



El Colegio de la Frontera Sur

**Comportamiento antidepredación durante el forrajeo en respuesta a
diferentes señales de riesgo de depredación en
el coatí (*Nasua narica*)**

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

KARLA CAROLINA NÁJERA CORDERO

2010

Había una vez un coatí que tenía tres hijos (...) Una vez que los coaticitos fueron un poco grandes, su madre los reunió un día arriba de un naranjo, y les habló así:

(...) Coaticitos: hay una sola cosa a la cual deben tener gran miedo. Son los perros. Yo peleé una vez con ellos y sé lo que les digo; por eso tengo un diente roto...



“Historia de dos cachorros de coatí y dos cachorros de hombre”
Horacio Quiroga (Fragmento)

Agradecimientos

- ☺ A mi *mamá y papá* por todo el apoyo que me brindaron desde que empecé este viaje... ¡gracias como siempre!
- ☺ A *Esteban*, que con paciencia y amor me acompañó en las buenas, en las intermedias, en las malas... en el aviario, en las selvas, en las playas... en la vida ¡gracias Cora!
- ☺ A *Carlos, Juan, Margo, Sonia y Fabricio* que desde lejos siempre me ayudaron de todas las formas posibles. A mis chamacos consentidos *Katya, Siena, Emilio, Natalia, Lía y Andrés*. ¡Gracias a todos por estar!
- ☺ A la Chiva y Luis por las ayudadas en las tierras yucatecas.



A mi directora de tesis Sophie Calmé, y a mis asesores Yann Hénaut y David Valenzuela por la dirección y el apoyo durante el proyecto, las revisiones de la tesis y el artículo. A mis sinodales Dr. Benjamín Morales y Dra. Gabriela Pérez

A CONACyT por el apoyo económico brindado durante la maestría.

Al aviario Xaman-Ha por permitirme trabajar en sus instalaciones, en especial a Javier Camacho y Javier González por darme todo el apoyo necesario para la realización de los experimentos. Gracias a Samuel, Leonel y Luis por la ayuda con los alimentos y trastes para los tejones.

A *Nancy, Ana, Ariane, René, Marco y Chava* por todos los buenos momentos en las clases, en las cascaritas, en las lagunas, en las pachangas con las aguas especiales... por darme una ayudadita en meter datos, en dictar, en aguantar los humores. Eso sí... aunque muchos de ellos dudaban que iba a encontrar tejones... ¡los encontré!

A los compañeros y amigos de ECOSUR que me ayudaban cada vez que daba lata: *Magda, Don José, Janet, Pablo*.

Índice

Agradecimientos	i
Índice	ii
Resumen	1
Introducción	2
Disyuntiva vigilancia y forrajeo.....	3
Asociaciones heteroespecíficas.....	5
Disyuntiva reproducción-alimentación-escape de depredación.....	7
Especie modelo.....	10
Objetivos	14
Hipótesis	14
Materiales y Métodos	16
Área de estudio.....	16
Sujetos de estudio.....	17
Diseño de muestreo.....	18
Método de registro de comportamientos.....	21
Análisis estadísticos.....	23
Resultados	24
Discusión	42
Conclusiones	53
Recomendaciones	54
Literatura citada	55
Anexo I	66
Anexo II	68
Anexo III	70
Anexo IV	75
Anexo V	100

Resumen

Junto con la socialidad y los diferentes comportamientos antidepredación, algunas especies han incorporado como parte de su estrategia para evitar la depredación el uso de señales de alarma auditivas, visuales y olfativas que se presentan constantemente en el ambiente. Estas señales tienen origen en diferentes fuentes y constituyen un conjunto de información que se encuentra disponible en el medio para quien pueda aprovecharla. Se sabe que las actividades de forrajeo-descanso-desplazamiento no pueden realizarse simultáneamente con las conductas antidepredación, lo que genera una disyuntiva entre estas actividades. Este estudio se enfocó a estudiar el efecto de diferentes señales de riesgo de depredación sobre la disyuntiva de comportamiento antidepredación-forrajeo en el coatí (*Nasua narica*), así como el efecto de la etapa reproductiva en las estrategias antidepredación. Para conseguirlo, se realizó un etograma del grupo sujeto de estudio, así como la descripción de su estructura social. Con base en esto se llevaron a cabo experimentos de reacción a estímulos auditivos de riesgo de depredación (ladrido de perro, halcón y pea). Los objetivos principales de este estudio fueron: (1) estudiar el efecto de diferentes señales de riesgo de depredación sobre el comportamiento antidepredación y el forrajeo en el coatí (*Nasua narica*), y (2) estudiar cuál es la respuesta de machos adultos, hembras solitarias en etapa reproductiva y hembras en grupo en etapa no reproductiva; ante un riesgo de depredación potencial, así como las diferentes estrategias antidepredación y forrajeo de estos tres grupos de estudio. Se esperaba que las conductas antidepredación y de forrajeo de los coatíes se vieran afectadas diferencialmente por los estímulos auditivos (señales de riesgo de depredación) y que hubiera un efecto tanto de la asocialidad y de la etapa reproductiva en las respuestas a los estímulos. Los coatíes interpretan los estímulos como un riesgo de depredación potencial y modifican las conductas de antidepredación-forrajeo; en hembras reproductivas este cambio fue más evidente, posiblemente por la presencia de crías. La estrategia de asocialidad de las hembras reproductivas, a pesar de ser costosa, puede representar una ventaja, ya que son menos vulnerables a un ataque. Estas hembras compensan la asocialidad con más comportamientos antidepredación durante el forrajeo, mostrando una disyuntiva más marcada entre vigilancia y alimentación durante la etapa reproductiva.

Palabras clave: Comportamiento de vigilancia, Alimentación, Riesgo de depredación, Señales de alarma, coatí.

Introducción

La plasticidad conductual es una característica presente en la mayoría de especies de animales que les permite adaptarse a diferentes condiciones ambientales (Alcock, 1997). La capacidad de los organismos de moldear las estrategias de forrajeo, de asociarse con otros individuos o especies para forrajeo y vigilancia, de regular el tamaño de grupo y su estructura social, son determinantes para su supervivencia (Randler, 2006a; Borries *et al.*, 2008). Sin embargo, imponen costos que generan disyuntivas entre diferentes estrategias para maximizar los beneficios y disminuir los costos energéticos (Caro, 2005; Di Blanco y Hirsch, 2006). Un ejemplo de esto se observa en las conductas antidepredación, donde los patrones de respuesta antidepredación están moldeados por una disyuntiva entre beneficios asociados al éxito de detección de depredadores y los patrones conductuales relacionados con la adecuación, como el forrajeo, el apareamiento y la defensa territorial (Lima y Dill, 1990; Treves, 2000). Los animales que son presas deben optimizar la disyuntiva entre forrajeo y vigilancia (Elgar, 1989; Verdolin, 2006). Dedicar mucho tiempo a la vigilancia puede tener un efecto negativo sobre la energía obtenida en la alimentación (Arenz y Leger, 1997; Borries *et al.*, 2008), por lo que utilizar la vigilancia o las señales de alarma de otros individuos de la misma o de otras especies puede ser una estrategia ventajosa para asegurar la supervivencia.

Es frecuente encontrar especies cuyos individuos se desarrollan solitariamente la mayor parte de su vida, lo que les da diferentes beneficios para su supervivencia, como una baja tasa de transmisión de enfermedades, disminución de la competencia por alimento y, por consiguiente, aumento en el éxito de forrajeo individual (Gompper, 1996). Sin embargo, esta asocialidad también genera algunas desventajas sobre todo en la cantidad de energía dirigida a diferentes actividades como la defensa de territorio y la vigilancia para detectar depredadores; la disyuntiva creada por la incompatibilidad entre vigilancia y alimentación hace a los individuos susceptibles de ataques o los obliga a disminuir el tiempo de forrajeo (Molvar y Bowyer, 1994; Treves, 2000; Fortin *et al.*, 2004). La socialidad, es una estrategia eficiente para enfrentar la depredación (Krause y Ruxton, 2002). Algunos de los beneficios de la socialidad son:

a) El aumento en la eficiencia de captura de alimento durante el forrajeo, la capacidad de detectar nuevas fuentes de alimento o recursos, así como la eficiencia en la captura de presas

grandes y la defensa de recursos alimenticios clave contra otros grupos de conespecíficos y heteroespecíficos (Gompper, 1996; Alcock, 1997; Hass y Valenzuela, 2002);

b) La reducción de la presión de depredación por el aumento en la detección y repulsión de depredadores potenciales, gracias a la cooperación en la vigilancia y defensa. De igual forma, la disponibilidad de varias opciones de presa genera el “efecto de dilución”, que consiste en confundir al depredador al momento de tomar la decisión de ataque, disminuyendo su efectividad (Alcock, 1997);

y, c) El aumento en la eficiencia del cuidado de las crías a través de la protección y alimentación colectiva (Silk, 2007).

Sin embargo, la socialidad también tiene algunas desventajas, entre las que se encuentran el incremento en la competencia por alimento, parejas u otros recursos limitados, aumento en la transmisión de enfermedades y parásitos, y en la mayor detectabilidad por depredadores (Alcock, 1997; Valenzuela *et al.*, 2000). Para contrarrestar estos efectos negativos, algunos animales gregarios han desarrollado conductas de antidepredación relacionadas con estructuras sociales complejas, como la presencia de individuos “vigías”, las vocalizaciones o llamadas de alarma específicas para el tipo de depredador, variación en el tamaño de los grupos, y asociaciones interespecíficas (Fichtel, 2004).

Disyuntiva vigilancia y forrajeo

En el transcurso de los periodos de alimentación, limpieza y descanso, los animales interrumpen sus actividades para observar los alrededores en diferentes intervalos de tiempo para detectar algún peligro (Beauchamp, 2003). Durante este comportamiento, que es conocido como de vigilancia, los animales escanean los alrededores para detectar depredadores potenciales (Elgar, 1989; Beauchamp, 2003) y de esta forma aumentan las probabilidades de sobrevivir (Di Blanco y Hirsch, 2006). La vigilancia también es usada para observar a los individuos conespecíficos en temporadas reproductivas y a las crías (Burger y Gochfeld, 1992), y es útil para sincronizarse con los demás individuos del grupo (Pays *et al.*, 2007a); se sospecha que la sincronización y coordinación permite a los individuos obtener información al mismo tiempo que sus vecinos, igualando las probabilidades de detectar un depredador (Pays *et al.*, 2007b).

Se sabe que la vigilancia y otras actividades como el forrajeo, son mutuamente excluyentes, lo que genera un alto costo energético y de asignación de tiempo para los individuos que la practican, ya que las actividades de forrajeo, desplazamiento y descanso, se ven interrumpidas y en muchos casos suspendidas por largos periodos de tiempo (Lima, 1994). El costo de esta actividad se incrementa en aquellos individuos que sufren de alto riesgo de depredación y es por esa razón que le dedican más tiempo a vigilar. Sin embargo, se sabe que los individuos vigilantes de los grupos son menos susceptibles a la depredación ya que localizan a los depredadores más rápidamente que aquellos que no son los vigilantes (Lima, 1994; Di Blanco y Hirsch, 2006). El tamaño del grupo es una característica que está muy relacionada con la vigilancia y la capacidad de detección de los depredadores. Los grupos grandes detectan a los depredadores más rápido debido a la mayor cantidad de vigilantes que observan los alrededores (Di Blanco y Hirsch, 2006). Se han realizado estudios sobre este comportamiento en muchas especies como en los canguros (Pays *et al.*, 2007), coatíes (*Nasua spp*) (Burger y Gochfeld, 1992; Di Blanco y Hirsch, 2006), ardillas (Randler, 2006a), perros de la pradera (*Cynomys gunnisoni*) (Verdolin y Slobodchikoff, 2002), marmotas (Blumstein y Armitage, 1997), entre muchas otras.

Diferentes estudios sobre vigilancia han demostrado que esta conducta parece ser una buen parámetro para estimar sus posibles consecuencias sobre la adecuación (e. g. Caro, 2005; Roux *et al.*, 2009), ya que este comportamiento representa una fuerte disyuntiva en contra de otras actividades como la alimentación, desplazamiento, limpieza o descanso; y afecta de manera negativa muchos aspectos en la adecuación del individuo (Randler, 2006b).

Durante el forrajeo los organismos están expuestos a un peligro potencial de depredación, (Baack y Switzer, 2000) ya que deben de tomar decisiones que les permitan minimizar el tiempo de forrajeo y maximizar la energía obtenida. Esto es conocido como la teoría del forrajeo óptimo, la cual busca predecir la estrategia de forrajeo de la especie bajo condiciones específicas (ver Begon *et al.*, 1996). Según esta teoría, la minimización del tiempo de forrajeo está directamente relacionada con el riesgo de depredación, que puede ser definido como la probabilidad de ser encontrado y atacado (Lima y Dill, 1990), afectando la selección de la dieta, hábitat, distribución, explotación de los parches y estrategia de forrajeo (Lima y Dill, 1990; Baack y Switzer, 2000). La presión de un depredador influye en las decisiones de forrajeo de un individuo para disminuir el riesgo de depredación, por ejemplo, disminuyendo el tiempo de estar expuesto a un ataque

forrajeando en tiempos cortos, haciendo vigilancia grupal, controlando el tamaño del grupo o asociándose con heteroespecíficos (Lima y Dill, 1990).

Asociaciones heteroespecíficas

En la naturaleza es común que individuos de diferentes especies que coexisten, interactúen en ciertos periodos obteniendo beneficios que favorecen la supervivencia de alguna o ambas especies (Kuniy *et al.*, 2003; Beisiegel, 2007).

Las asociaciones de forrajeo son aquellas agregaciones de especies que se dan en el momento de la búsqueda de alimento y durante la alimentación (Beisiegel, 2007). Las especies que se asocian para el forrajeo y que además comparten algunos elementos de la dieta, pueden obtener beneficios mutuos, ya que incrementan la probabilidad de encontrar alimento, o bien, pueden obtener información sobre nuevas fuentes de alimento o nuevas técnicas de forrajeo (Griffin *et al.*, 2005). Por otro lado, en el caso de las especies en asociación que no comparten la dieta, éstas pueden obtener beneficios para evitar depredadores mientras se disminuyen los costos por búsqueda y competencia por alimento (Terborgh, 1990). Algunas de estas asociaciones pueden ser consideradas como seguimientos oportunistas por parte de una especie a otra, principalmente para la ubicación de alimento (Beisiegel, 2007). Por ejemplo, es el caso de las aves *Sittasomus griseicapillus* que sigue a los grupos de micos león dorados (*Leontopithecus rosalia*) (Kuniy *et al.*, 2003); *Leucopternis albicollis* que sigue a los monos capuchinos (*Cebus apella*) (Zhang y Wang, 2000) y *Leucopternis polionata*, *Dendrocincla fuliginosa*, *Habia rubica* y *Trogon rufus* que siguen y forrajean junto con grupos de coatíes (*Nasua nasua*) en Brasil (Beisiegel, 2007). En este último caso, las aves esperan las presas que no son consumidas por los coatíes y las toman antes de que caigan al suelo (Beisiegel, 2007). Claramente esta asociación está dirigida al ahorro de energía de forrajeo por parte de las aves. Asimismo, es posible que los coatíes también se vean beneficiados por la presencia de las aves, como es el caso específico de *L. polionata*, ya que éstas pueden funcionar como centinelas heteroespecíficas y emitir vocalizaciones que señalan la detección de un peligro potencial. Las agregaciones de forrajeo heteroespecíficas permiten a las especies involucradas obtener más beneficios que los grupos monoespecíficos (Griffin *et al.*, 2005). Este tipo de interacciones conductuales son muy comunes

en la naturaleza y generalmente van de la mano con asociaciones de vigilancia, como es el uso de las señales de alarma heteroespecíficas.

Los individuos interpretan señales para evaluar el riesgo de depredación y así tomar ciertas decisiones conductuales (Lima y Dill, 1990). En respuesta a estas señales, ya sean de origen coespecífico o heteroespecífico, los individuos que viven en grupos despliegan diferentes conductas que hacen más conspicua la “señal de alarma” (Templeton y Greene, 2007), para alertar sobre la presencia o aproximación de un depredador potencial (Searcy y Nowicki, 2005). Cada señal tiene un tipo específico de reconocimiento; los tres tipos de reconocimiento que existen son: visual, olfativo y auditivo. El reconocimiento, visual, procura evidencia fidedigna de la presencia de depredadores y puede ser en base a una experiencia previa o no (Blumstein *et al.*, 2000). El segundo tipo de reconocimiento se basa en las señales olfativas que los animales pueden identificar; estas señales pueden no ser confiables, ya que permanecen una vez que el animal ya no está en el área (Bouskila y Blumstein, 1992). En el caso del reconocimiento auditivo, al parecer, está involucrado un factor de aprendizaje el cual permite identificar las señales auditivas para detectar la presencia de los depredadores (Berger *et al.*, 2001).

En el ambiente hay una gran diversidad de señales auditivas que pueden ser provistas por los depredadores o por las presas en respuesta a la detección de un depredador; estas últimas se conocen como “llamadas de alarma” y son comunes en aves (Randler, 2006a), roedores (Blumstein y Armitage, 1997) y primates (Seyfarth y Cheney, 1990; Ramakrishnan y Coss, 2000; Zuberbühler *et al.*, 1999). Las llamadas de alarma son vocalizaciones realizadas por presas potenciales que comunican la presencia de un depredador o el incremento en la percepción del riesgo de depredación. Estas llamadas son dirigidas principalmente a otros individuos de la misma especie, ya sean crías, parejas o al grupo entero; pero al ser tan conspicuas, otros animales tienen la oportunidad de escucharlas y utilizarlas (Templeton y Greene, 2007). Los individuos que son capaces de escuchar y utilizar la información dada por las llamadas de alarma de otras especies obtienen beneficios importantes ya que pueden tomar decisiones que les permitirán aumentar la probabilidad de supervivencia, sobre todo cuando estas especies tienen depredadores en común.

Cuando una especie reconoce y utiliza las señales auditivas realizadas por otra especie al percibir un riesgo de depredación, se presenta el reconocimiento heteroespecífico de llamadas de

alarma (Ramakrishnan y Coss, 2000; Randler, 2006a). Éste ha sido demostrado en diferentes especies de vertebrados superiores, como aves (Rainey *et al.*, 2004; Griffin *et al.*, 2005), primates (Oda y Matasaka, 1996; Ramakrishnan y Coss, 2000; Zuberbühler, 2000; Fichtel, 2004; Blumstein *et al.* 2008), ardillas (Randler, 2006a), marmotas (Blumstein y Armitage, 1997; Blumstein *et al.*, 2008) y murciélagos (Russ *et al.*, 2004). Incluso se ha reconocido que algunos primates distinguen y responden apropiadamente a llamadas de alarma de otras especies de primates y de aves, además de sus conespecíficos (Seyfarth *et al.*, 1980; Seyfarth y Cheney, 1990; Zuberbühler, 2000).

La interacción ave-mamífero en cuanto al reconocimiento heteroespecífico de llamadas de alarma ha sido poco estudiada. Un ejemplo de este tipo de estudios es el realizado en los monos *Ceropithecus aethiops* quienes usan las llamadas de alarma del ave *Spreo superbus* (Seyfarth y Cheney, 1990). Otro estudio con la misma especie de primate demostró que las aves *Ceratogymna elata* y *C. arata* pueden distinguir entre las diferentes llamadas de alerta realizadas por los primates al momento de la detección de depredadores aéreos o terrestres (Rainey *et al.*, 2004). Lo mismo se presenta en algunas especies de esciúridos (i.e. ardillas, marmotas y perros de la pradera) que utilizan llamadas de alarma de aves para detectar depredadores en común como halcones, búhos y gatos domésticos (Randler, 2006a). En un estudio realizado en la ardilla común (*Sciurus vulgaris*), al momento de las llamadas de alarma heteroespecífica de la urraca (*Garrulus glandarius*) o llamada de un coespecífico, se reportó que las ardillas responden con posturas de alerta, aumentan la vigilancia, disminuyen el tiempo de alimentación o escapan (Randler, 2006a).

Disyuntiva reproducción-alimentación-escape de depredación

La reproducción es otro factor muy estudiado al que se le atribuyen costos elevados y disyuntivas en la asignación de recursos (energía, nutrimentos) en los diferentes patrones reproductivos, tanto como en otras actividades que pueden verse disminuidas o afectadas por entrar en este proceso reproductivo (Speakman, 2008); así como en otros componentes de la adecuación (Roff, 1992). Un ejemplo de ello es la disminución en la vigilancia ante un riesgo de depredación ya sea por el apareamiento o la búsqueda de alimento para las reservas de energía ligadas a la gestación o lactación, entre otros (Lima y Dill, 1990).

Hay diferentes tipos de disyuntivas entre los componentes del esfuerzo reproductivo, como la que existe entre la reproducción actual y ciertos componentes de la adecuación futura, ya sea supervivencia o fecundidad (Speakman, 2008). Los costos de los eventos reproductivos pueden ser fisiológicos y ecológicos (i.e. Zera y Harshman, 2001), un ejemplo de este último es el incremento en el riesgo de depredación asociado al forrajeo de elementos ricos en energía y nutrientes, como proteínas y calcio, previo a un evento reproductivo (Speakman, 2008). Los costos pueden ser directos e indirectos; los directos están asociados con la demanda de energía y nutrientes; mientras que los indirectos se refieren a las compensaciones fisiológicas que realizan los individuos para preservar la energía que puede ser dirigida posteriormente a la reproducción (Speakman, 2008).

Todas las etapas de la reproducción (i.e. celo, cortejo, apareamiento, gestación, parto, lactancia y cuidado parental post-lactancia) generan un costo energético significativo para ambos sexos, sin embargo estos costos no son equivalentes y se presentan en diferentes etapas (Caro, 2005). En algunas especies en las que los machos no participan en el cuidado de las crías, los costos para ellos sólo se acotan a la primera etapa reproductiva (cortejo y apareamiento), en donde no sólo invierten en la búsqueda de parejas y en la competencia con otros machos, sino también en el apareamiento y la producción de esperma, que se sabe tiene un costo significativo en términos de medidas conductuales y fisiológicas (Neuhaus y Ruckstuhl, 2002). En cambio, para las hembras el apareamiento no impone grandes demandas energéticas (Gittleman y Thompson, 1988), en comparación con las etapas subsecuentes.

La gestación y lactancia son las etapas más costosas de todo el proceso reproductivo (Speakman, 2008). El uso máximo de energía durante la gestación ocurre pocos días antes del parto (Gittleman y Thompson, 1988). Sin embargo, en pequeños mamíferos se ha probado que hay poca diferencia en el consumo de alimento entre hembras gestantes y hembras no reproductivas, y que la principal diferencia se da en la disminución de actividad por parte de las gestantes (Gittleman y Thompson, 1988). Algunas especies modifican la asignación de energía para dirigirla a la gestación, reduciendo la frecuencia y duración de otros comportamientos (Kurta *et al.*, 1989). Así, la compensación conductual constituye una de las tácticas más importantes para minimizar el requerimiento de energía adicional durante la reproducción, al

modificar ciertas estrategias para asignar mejor el gasto de energía (Gittleman y Thompson, 1988).

La lactancia es el componente que más demanda energía en el cuidado materno de los mamíferos y es considerado el aspecto más costoso de la reproducción para las hembras (Clutton-Brock *et al.*, 1989). Este periodo se caracteriza por tener el mayor consumo de calorías, el cual asciende entre un 66-188% en comparación con hembras no reproductivas (Gittleman y Thompson, 1988). La lactancia puede afectar negativamente el crecimiento, la reproducción, la fecundidad y la supervivencia de las madres (Sterns, 1992). De igual modo, la energía que las hembras necesitan durante este periodo para cubrir las necesidades propias y las de sus crías (a través de la producción de leche) afecta de manera directa su condición corporal, lo que puede significar un riesgo (Rogowitz, 1996).

Se considera que el cuidado parental inicia desde la gestación, continua durante la lactancia y posteriormente se presenta en periodos, a menudo, prolongados aún después del término de la lactancia (Caro, 2005; Kunz y Hosken, 2008). En varias especies de mamíferos es común que las hembras con crías sean más vigilantes que las hembras no reproductivas (Caro, 2005). La vigilancia materna es un tipo de cuidado parental, que reduce el consumo de alimento y puede afectar a la madre en su capacidad de inversión en otras actividades, entre ellas en crianzas futuras. Se ha comprobado que los niveles de vigilancia aumentan en las hembras con crías, que es cuando las crías se encuentran en una etapa más susceptible a la depredación (Caro, 2005).

En mamíferos, los patrones de vigilancia difieren entre los sexos, siendo los machos más vigilantes que las hembras (FitzGibbon, 1990; Burger y Gochfeld, 1994; Pays y Jarman, 2008). En algunas especies la vigilancia en los machos más que estar dirigida hacia evitar la depredación, está asociada principalmente a la competencia intrasexual (Burger y Gochfeld, 1994; Isbell y Young, 1993). Por ejemplo, en algunas especies monógamas, los machos permanecen más tiempo vigilando y al pendiente de los alrededores que las hembras, permitiendo así que las hembras pasen más tiempo alimentándose, lo que traerá beneficios para los períodos de gestación y lactancia (Caro, 2005).

Son pocos los ejemplos de especies que modifican su condición social según la etapa reproductiva, una de ellas es el coatí (*Nasua spp*) (Gompper, 1995). Sin embargo, se conoce poco acerca de las razones en términos de costos-beneficios por las que las hembras de coatí modifican

su condición social, así como las diferentes estrategias conductuales que ellas adquieren para el aprovechamiento óptimo de los recursos. Los coatíes coexisten con especies de aves que realizan llamadas de alarma ante alguna señal de riesgo de depredación, lo que lo convierte en un buen modelo para realizar estudios conductuales detallados que permitan explorar el uso de las señales de riesgo de depredación heteroespecíficas durante el forrajeo, y la relación que guarda con la depredación, así como las estrategias antidepredación según la etapa reproductiva.

Especie modelo

El coatí es uno de los pocos mamíferos carnívoros con fuerte estructura social y hábitos diurnos y semiarborícolas que habita en el Neotrópico, lo que lo distingue del resto de las especies de la familia Procyonidae (Gompper 1995; Valenzuela 1998), como los mapaches, los olingos y las martuchas, entre otros (Sáenz-Méndez, 1994). El género *Nasua* está conformado por dos especies: 1) El coatí de nariz blanca o centroamericano (*Nasua narica*) que se distribuye desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Sudamérica (Decker, 1991) y 2) El coatí sudamericano (*Nasua nasua*) que se encuentra principalmente en la cuenca del Amazonas hasta el norte de Uruguay y Argentina (Emmons, 1990). En México se han registrado cuatro subespecies, entre ellas el coatí enano de la isla de Cozumel (*N. narica nelsonii*) que hasta hace poco era considerado como otra especie (Decker, 1991; Valenzuela, 2005).

Los coatíes son clasificados como carnívoros, pero su dieta es omnívora puesto que se alimentan principalmente de frutas e invertebrados de la hojarasca y, en menor proporción, de vertebrados terrestres pequeños como ratones y lagartijas (Kauffmann, 1962; Russell, 1982; Delibes *et al.*, 1989; Gompper, 1996) e invertebrados como las tarántulas (S. Calmé, Y. Hénaut, Com. pers.). Es un frugívoro oportunista que consume frutos que son producidos en cantidades abundantes, como los higos (*Ficus* spp.), el bonete (*Jacaratia* sp.), los ciruelos (*Spondias* spp.), el ramón (*Brosimum alicastrum*), entre otras (*Guapira*, *Astrocaryum*, *Cecropia*, *Dypteryx*, *Morisonia*, *Jacquinia*) (Kaufmann, 1962; Smythe, 1970; Russell, 1982; Valenzuela, 1998).

Los coatíes forman grupos de 10 a 33 individuos (Gompper, 1995), aunque se han observado grupos más grandes (J. Camacho, S. Calmé, Com. pers.). Estos grupos están compuestos de hembras adultas e individuos juveniles de ambos sexos y se caracterizan por un alto grado de organización y cooperación entre los miembros del mismo (Kaufmann, 1962;

Russell, 1983). Los machos permanecen en los grupos hasta alcanzar los dos años de edad, antes de ser excluidos y convertirse en individuos solitarios que sólo se reúnen con las hembras durante los cortos periodos reproductivos anuales (Kauffman, 1962; Gompper, 1997). El periodo reproductivo parece estar asociado con ciclos de abundancia de artrópodos de la hojarasca y de fructificación de varias especies de árboles (Russell, 1982). El periodo de apareamiento se presenta una vez al año entre enero y abril dependiendo de la latitud, y tiene una duración de una o dos semanas (Gompper, 1995), aunque en algunas condiciones puede prolongarse por más tiempo (Obs. pers). Durante este periodo, las hembras se alejan de los grupos para aparearse (Gompper, 1995), adoptando una condición de solitarias por periodos de tiempo intermitentes, uniéndose en ocasiones a los grupos o a algún macho solitario (Obs. pers). El periodo de gestación dura entre 10 y 11 semanas (aproximadamente 77 días; Gompper, 1995). Las hembras dejan el grupo tres o cuatro semanas antes de dar a luz, y se mantienen solitarias hasta que las crías nacen y son capaces de movilizarse por sí solas; posteriormente vuelven a unirse al grupo (Kauffman, 1962; Russell, 1981).

Los patrones de actividad de los coatíes probablemente están asociados a cambios estacionales en la abundancia de recursos alimenticios. En Barro Colorado, Panamá, y en la costa de Jalisco, México, se observó que en algunas épocas del año cuando la disponibilidad de alimento disminuye, se desplazan mayores distancias en búsqueda de alimento; mientras que en los periodos de mayor abundancia de alimentos, aumentan los periodos de descanso diurno y reducen el área de actividad (Smythe, 1970; Russell, 1982). Hay una diferencia en los patrones de actividad y de alimentación entre machos solitarios y hembras y juveniles en grupo (Gompper, 1996). En cuanto a la actividad, los machos solitarios presentan más desplazamiento, más actividad nocturna e incluyen mayor porcentaje de vertebrados en su dieta en comparación con los grupos de hembras (Russell, 1982). Tanto hembras como machos pasan la mayor parte del tiempo en búsqueda de alimento ya sea en la hojarasca o en los árboles.

Los principales depredadores de *N. narica* dependen del área en el que éstos se localicen dentro de su distribución. Los adultos son depredados generalmente por pumas, jaguares y osos negros; también es factible que puedan ser atacados por gatos monteses, ocelotes y jaguarundis (Núñez, 1999; Hass y Valenzuela, 2002). Las crías y juveniles son más vulnerables al ataque de otro tipo de depredadores como águilas (*Aquila chrysaetos*), halcones (*Buteo jamaicensis*), boa

(*Boa constrictor*) y ocasionalmente, algunas especies de monos (Kaufmann, 1962; Gompper, 1995; Valenzuela, 1998). Además, estos prociénidos son ahuyentados por perros en zonas rurales (Goodwin, 1934; J. Camacho Com. pers.) y se ha reportado que los enfrentamientos entre coatíes y perros llegan a ser la mayor causa de heridas por animales silvestres en los perros (Duarte, 2005).

En cuanto a la depredación y a las historias de vida de machos y hembras de esta especie, se sabe que la socialidad representa un gran beneficio antidepredación en los grupos de coatíes. En un estudio realizado por Hass y Valenzuela (2002) se comprobó que la depredación fue más alta en adultos solitarios que en adultos en grupos. Asimismo, se encontró una diferencia en la tasa de depredación, siendo ésta dos a tres veces más grande en machos que en hembras; se piensa que es por la condición solitaria de los machos. En cuanto a las hembras en grupo o solitarias, los resultados de este mismo estudio mostraron que en Arizona fueron depredadas 12 hembras, de las cuales siete estaban en grupo y las cinco restantes se encontraban en período de crianza. En cambio, en Jalisco únicamente se registraron tres hembras depredadas, una pertenecía a un grupo, las otras dos se encontraban en período de crianza (Hass y Valenzuela, 2002). Lo anterior también se ha observado en otras especies de mamíferos como las gacelas Thompson, en donde las hembras que dieron a luz y los machos, fueron más vulnerables a la depredación que aquellos individuos en grupos (Fitzgibbon, 1990). En este último estudio, los machos resultaron más vulnerables que las hembras, por su condición solitaria, así como por su posición en la periferia de los grupos.

Los coatíes presentan conductas de vigilancia con un variado repertorio de comportamientos de alerta (llamadas de alarma, demostraciones de agresividad) que les ayuda a enfrentarse o defenderse de los depredadores (Valenzuela, 2002). En un estudio realizado por Di Blanco y Hirsch (2006) en coatíes, observaron que cuando un coatí vigila, se queda inmóvil, baja el nivel del cuerpo y con la cabeza levantada observa a su alrededor aproximadamente durante 1 a 3 segundos. La conducta de vigilancia es incompatible con cualquier otra conducta (forrajeo, desplazamiento), por lo que cuando el individuo vigila, suspende toda actividad. Esto implica que vigilar representa un costo energético, generando una disyuntiva entre vigilancia y otras actividades.

La alta adaptabilidad de esta especie, dada por las características antes mencionadas, le ha permitido habitar una gran variedad de hábitats, incluyendo sitios perturbados que son resultado de la manipulación del ser humano con fines productivos, lo que ha marcado una estrecha relación entre ellos. En algunas zonas de su distribución es una especie apreciada como mascota (Chiapas, Campeche, Yucatán y Quintana Roo) (Valenzuela, 2005; Obs. pers.). Sin embargo, es muy común e importante para la cacería de subsistencia, donde la caza de esta especie tiene un doble papel ya que en primera instancia es para evitar y controlar daños a cultivos de maíz y en consecuencia, se usa para consumo (Valenzuela, 2005; P. Ramírez, Com. pers.).

A pesar de ser una especie abundante en varias áreas de su distribución, el coatí (*N. narica*) ha sido poco estudiado. De hecho, en México sólo se han realizado tres trabajos importantes. Los dos primeros no estaban enfocados a la especie, pues Caso (1994) y Delibes *et al.* (1989) realizaron estudios comparativos entre tres carnívoros de sus respectivas zonas de estudio, entre ellos el coatí. Por último, Valenzuela (1999) estudió la relación entre la variación en la densidad, conducta de agrupamiento y tamaño de área de actividad de los coatíes, con respecto a la estacionalidad ambiental. Además, aunque se han realizado algunos estudios sobre el comportamiento de los coatíes (Burger y Gochfeld 1992; Gompper 1996, 1997; Di Blanco y Hirsch 2006), no se tiene ningún registro de estudios que permitan comprender su plasticidad conductual en distintas condiciones de alteración o degradación del ambiente.

Un estudio comparó la conducta de grupos de coatí en cautiverio y en vida libre (Smith, 1980), con base en las observaciones realizadas en Barro Colorado, Panamá, por Kaufmann (1962) y un grupo en cautiverio en Arizona. A partir de esta comparación el autor encontró pocas diferencias en el comportamiento social de los coatíes en vida libre y en cautiverio que son atribuidas a diferentes circunstancias, como la composición del grupo y la alimentación programada. Las diferencias entre los ambientes parecieron no tener efectos mayores en el comportamiento de esta especie. De hecho, la mayoría de los comportamientos sociales y no sociales fueron encontrados en las mismas proporciones. Otra diferencia se localizó en el uso de respuestas no vocales en el grupo en cautiverio como señal de inducir el acicalamiento e inhibir la agresión, mientras que en los de vida libre se presentaban señales vocales en el mismo contexto (Smith, 1980). Este tipo de estudios revelan información importante sobre las influencias ambientales en el comportamiento, que no puede ser obtenida por estudios individuales.

Objetivo general

Estudiar el efecto de tres señales de riesgo de depredación sobre el comportamiento antidepredación y el forrajeo en tres grupos de estudio en el coatí (*Nasua narica*).

Objetivos particulares

- Describir la estructura social del grupo de coatíes y caracterizar los comportamientos antidepredación (huída, vigilancia, inmovilidad y llamadas de alarma) y de forrajeo.
- Determinar cuál es el efecto de señales auditivas de dos depredadores potenciales y de un ave que realiza llamadas de alarma, sobre los comportamientos antidepredación y el forrajeo en hembras en grupo no reproductivas, hembras solitarias reproductivas y machos solitarios.
- Estudiar el efecto de las señales de riesgo de depredación sobre la disyuntiva forrajeo-comportamiento antidepredación en los tres grupos de estudio.
- Comparar las respuestas conductuales de los tres grupos de estudio, ante los diferentes estímulos auditivos (antes-después).
- Estudiar cuál es la respuesta de las hembras solitarias (al final de la etapa reproductiva) y en grupo (no reproductivas o en las primeras etapas del mismo), ante un riesgo de depredación potencial, así como sus diferentes estrategias antidepredación y de forrajeo.

Hipótesis

- Los coatíes interpretan los tres estímulos auditivos como señales de riesgo de depredación, incrementando la frecuencia y duración de los comportamientos antidepredación y disminuyéndolas en otras conductas (alimentación).
- Las conductas de antidepredación y forrajeo varían diferencialmente ante los estímulos auditivos en machos solos, hembras solas y en grupo.
- Los machos y hembras solitarias, con respecto a las hembras en grupo, responden con mayor frecuencia y duración de los comportamientos antidepredación ante los estímulos auditivos, debido a su mayor susceptibilidad a la depredación y a la

ausencia de conespecíficos que aumentan las probabilidades de detectar peligros potenciales.

- Las hembras que se encuentran al final de la etapa reproductiva (solitarias), debido a la necesidad de adquirir energía y nutrimentos para el desarrollo de las crías durante la gestación y la lactancia; vigilan y se alimentan durante más tiempo que los machos y las hembras en estado no reproductivo o en las primeras etapas del mismo; evaluando más los riesgos potenciales en su entorno.

Materiales y métodos

Área de estudio

El Aviario Xaman-Ha está ubicado en el norte del estado de Quintana Roo (20°37'03.52''N, 87°04'50.56''W), en el municipio Solidaridad, al sur de Playa del Carmen. Esta zona presenta un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano (Am, AW1) (García, 1990), con una temperatura promedio anual mayor a 27°C y una precipitación anual promedio superior a 1 105mm (Sánchez e Islebe, 2000). El sitio de estudio está dentro del fraccionamiento turístico Playacar, que fue diseñado incluyendo, además de la zona urbanizada, diferentes sitios de recreación como un club de golf, plazas comerciales y el Aviario Xaman-Ha. Este sitio representa un fragmento conservado en el contexto de una zona totalmente urbanizada, lo que pone en peligro constante a la fauna silvestre que se moviliza en esta región.

En el aviario Xaman-Ha se pueden encontrar ejemplares de más de 45 especies, muchas de las cuales se encuentran en semi-cautiverio en un área abierta, como los pelícanos blancos (*Pelecanus erythrorhynchos*), el ibis blanco (*Eudocimus albus*), el pijije (*Dendrocygna autumnalis*) y el flamenco (*Phoenicopterus ruber*), entre otras. Otras especies se encuentran en una jaula de vuelo. A pesar de ser un espacio dirigido especialmente a las aves, también existen otras especies de animales como iguanas, lagartijas y algunos mamíferos como tsereques (*Dasyprocta sp*), mapaches (*Procyon lotor*) y coatíes (*Nasua narica*) (Foto 1). Algunas de éstas representan fauna indeseable por el hecho de que causan destrozos en las instalaciones y se alimentan constantemente del alimento que se les proporciona a las aves. Ya que el aviario es un sitio donde se pudo comprobar la presencia de un grupo de coatíes cuyas conductas podían ser observadas de una manera más o menos controlada, se decidió elegirlo como sitio de estudio. Con base al estudio comparativo realizado en esta especie, en donde se observaron comportamientos similares en los grupos en vida libre y cautiverio, se tiene la confianza que las condiciones presentes en nuestro sitio, en donde los organismos son silvestres pero están habituados con los horarios de alimentación de las aves, no afectarán las respuestas de los grupos e individuos ahí presentes.

Sujetos de estudio

La población de coatíes del aviario está conformada por varios grupos de diferentes dimensiones de individuos adultos y juveniles. De igual forma, se registraron machos adultos solitarios y hembras adultas en periodo reproductivo, lo que pudo comprobarse por la condición solitaria de las hembras y por cópulas registradas en mayo del 2009. Tanto los grupos como los individuos solitarios visitaban las instalaciones del aviario por la mañana (09:00) para alimentarse de la comida que se les daba a las aves y que permanecía disponible en diferentes áreas; y por la tarde después de las 17:00, los individuos forrajaban en las mismas áreas, realizaban dormideros (Foto 2) en los árboles y dormían ahí hasta la mañana siguiente.

La temporada reproductiva inició a mediados de enero y se prolongó hasta finales de junio. La mayoría de las hembras solitarias o parejas de hembra-macho, se observaron a partir de principios de mayo, al igual que algunas hembras gestantes. Se consideró etapa reproductiva el momento en que los individuos buscaban una pareja para reproducirse y el tiempo posterior al apareamiento, lo que incluye el tiempo de gestación y el cuidado maternal (lactancia). El estudio de poblaciones de esta especie en Tikal, Guatemala, sugiere que esta especie presenta un sistema de apareamiento de tipo “lek móvil”, considerado un ejemplo único entre los carnívoros (Booth-Binczik *et al.*, 2004). Éste se caracteriza por la elección de pareja por parte de las hembras, la ausencia de cuidado parental por parte de los machos; y porque éstos acompañan el desplazamiento de los grupos de hembras, aumentando su oportunidad de conseguir apareamientos con las hembras del grupo, quienes además no ofrecen ningún recurso al momento del apareamiento (Booth-Binczik *et al.*, 2004). Sin embargo, el sistema de apareamiento de esta especie puede variar entre poblaciones, de acuerdo a las condiciones ecológicas de cada sitio.

Se identificaron tres grupos de estudio: los machos solitarios (Foto 3), representado por individuos adultos que llegaban solos al sitio de alimentación, y se reconocían por su mayor tamaño y testículos desarrollados; las hembras solitarias (Foto 4), representado por hembras adultas en estado reproductivo, se reconocían por su abdomen crecido (gestantes) y por tener las mamas hinchadas (lactantes); y, las hembras en grupo (Foto 5), representadas por individuos adultos que forman parte de un grupo y no estaban en estado reproductivo.

Es importante aclarar que la condición social y la condición reproductiva no son equivalentes, ya que las hembras pasan la primera parte de la gestación dentro del grupo de origen.

Diseño de muestreo

La metodología del estudio se dividió en dos partes principales, que serán explicadas a continuación. Los esquemas de los mismos se pueden observar en las figuras 1 y 2.

1. Descripción del grupo, estructura social y comportamientos antidepredación y forrajeo

Para esta primera etapa, las observaciones se realizaron en el Aviario Xaman-Ha diariamente durante dos semanas, de 09:00 a 11:00 en el estanque de las aves costeras, y de 17:00 a 19:00 en la malla de vuelo, por diez días consecutivos del 3 al 13 de febrero del 2009. El método de registro que se llevó a cabo fue *ad libitum* (observaciones sin restricción de tiempo y sujetos) y de manera continua (Martín y Bateson, 1986). Este método permitió registrar todo lo que los individuos realizaban durante el tiempo de observación, obteniendo un registro exhaustivo de sus comportamientos. De esta forma, se identificaron a los individuos y se obtuvo el repertorio de conductas que realizan, enfocándonos principalmente a los comportamientos antidepredación y forrajeo (Figura 1).

A partir de estas observaciones se obtuvo un etograma, definido como una descripción detallada del comportamiento propio de una especie, que contiene los comportamientos comunes de los individuos de la misma (Martín y Bateson, 1986); éste se usó como base para los siguientes experimentos de estímulos auditivos que se detallarán en la sección correspondiente. Asimismo, a partir del etograma se clasificaron los comportamientos en seis categorías diferentes, en donde se agruparon las conductas similares, con baja frecuencia y duración, con la finalidad de tomar en cuenta todas las conductas realizadas por los individuos y no perder ningún tipo de información. Las categorías conductuales se describirán junto con el etograma.

Las medidas conductuales que se registraron fueron:

- frecuencia (número de veces que aparece la conducta en tiempo total de observación).
- duración (tiempo que dura la conducta en el período de observación)

- duración total (tiempo total invertido en las diferentes conductas).

Para el forrajeo, las medidas que se tomarán en cuenta al registrar esta conducta fueron:

- duración de la conducta dirigida a un *item* en particular.
- duración total (tiempo total que dura la conducta en el período de observación, tiempo invertido en el forrajeo).

Se realizó una descripción de la estructura social del grupo, registrando la proporción de sexos y la estructura por edades (juvenil, pre-adulto y adulto). A partir de la reacción del grupo y del tiempo que permanezcan forrajeando en el estanque, se determinaron las metodologías exactas para los experimentos siguientes.

En esta sección se calcularon las frecuencias totales, la duración promedio de los comportamientos, en especial los de antidepredación y forrajeo, y el tiempo invertido en los diferentes comportamientos.

2. Experimento de estímulos auditivos de señales de riesgo de depredación

Para realizar este experimento fue necesario que el grupo de coatíes permaneciera en el estanque de aves costeras por un tiempo suficiente para poder realizar los estímulos y las videograbaciones de las reacciones de los individuos, por lo que se colocaron dos alimentos igualados en color y en consistencia (alimento para pavo en engorda y plátano machacado) que sirvieron como cebo para mantener a los individuos el tiempo suficiente en el área y, así, poder llevar a cabo los estímulos auditivos. Se establecieron cuatro estaciones de alimento, dos con alimento para pavo y dos con plátano machacado. Las estaciones de alimento se ubicaron a la misma distancia entre ellas (Foto 6) y a 10 metros de distancia de la bocina.

En el grupo de los machos solos y hembras solas, los individuos elegidos para esta etapa fueron los que llegaron al sitio de estudio a alimentarse de las estaciones de alimento colocadas. Las señales auditivas no se emitían si otro individuo llegaba justo antes de que la grabación iniciara; estos últimos debían ser adultos. En el caso de las hembras en grupo, la elección de la hembra en cada grupo se realizó de manera aleatoria al momento de hacer el registro de la videograbación.

Este experimento constó de tres estímulos auditivos diferentes (Cuadro 1). El experimento tuvo una duración de 50 días. Se realizaron 10 repeticiones de cada estímulo, los cuales se emitieron una vez al día y de forma alternada para evitar el acostumbamiento del grupo a los diferentes estímulos (Randler, 2006a). Cada estímulo se repitió cada cinco días para obtener un total de 10 repeticiones. Para los estímulos auditivos, se utilizaron dos grabaciones de diferentes individuos para emitir las de manera alternada en cada repetición, con la finalidad de evitar la pseudo replicación (McGregor, 2000).

Cuadro 1. Estímulos auditivos de señales de riesgo de depredación y control (previo al estímulo).

Estímulo	Señal de riesgo de depredación	Control previo al estímulo	Tratamiento
Auditivo	Llamada de alarma	Sonido ambiente	Pea (<i>C. morio</i>)
	Vocalización depredador	Sonido ambiente	Perro (<i>C. familiaris</i>)
		Sonido ambiente	Halcón (<i>Buteo magnirostris</i>)

Las pruebas de estímulos auditivos se realizaron del 30 de abril al 3 de agosto del 2009. Los estímulos auditivos fueron grabaciones de llamadas de alarma de pea (*Cyanocorax morio*), el silbido de halcón (*Buteo magnirostris*) y ladridos de perro (*Canis familiaris*), que coexisten, en mayor o menor medida, con el coatí en el área de estudio o alrededores. Se consideró que la pea era un buen ejemplo de un ave que realiza llamada de alarma cuando detectan la presencia de algún peligro potencial. La elección del halcón se basó en que este tipo de aves depreda juveniles y crías de coatí, además de que en la zona circundan algunos individuos de esta especie. Es importante mencionar que los perros no son considerados como depredadores de los coatíes, sin embargo, como ya se mencionó anteriormente, se ha registrado que los perros persiguen a los coatíes y los ahuyentan, sobre todo cuando los perros acompañan a cazadores. Es por esta razón que se eligió el ladrido de los perros, ya que puede representar una señal de riesgo de depredación eventual, si los coatíes han tenido una experiencia previa. Con estos elementos se determinó cuál es el efecto de las señales de riesgo de depredación en las conductas antidepredación y forrajeo de los coatíes.

La llamada de pea y el silbido del halcón se obtuvieron del CD “Cantos de las aves de México: Península de Yucatán” (Celis-Murillo *et al.*, 2008) y de “Birds of México” (Boesman,

2006). Los ladridos de perro se obtuvieron de grabaciones directas. Los estímulos se emitieron al momento en que los coatíes forrajearon en el sitio, si los individuos de los grupos o solitarios mostraban una reacción de escape hacia alguno de los estímulos, la grabación se detenía para evitar más disturbio en el grupo. Para la edición de las grabaciones se utilizó el programa Cool Edit Pro Version 2.00[®]. Las grabaciones del estímulo de halcón tuvieron una duración entre 16 y 18 segundos; el estímulo de perro tuvo una duración de 12 y 16 segundos y el de la pea varió entre 12 y 14 segundos. Los estímulos se emitieron al mismo volumen con una bocina Altec Lansing M602.

Los registros en esta experimentación se realizaron con video grabaciones con una cámara digital (Sony Handycam[®]). Los datos utilizados para el análisis fueron las conductas realizadas durante los 60 segundos antes del estímulo (considerado como control), 10-19 segundos durante el estímulo y los 60 segundos posteriores (Randler, 2006b) (Figura 2).

Para el estímulo de la pea se realizaron las pruebas con 11 machos solos, 10 hembras solas y ocho hembras en grupo. En el estímulo del halcón se realizaron las pruebas con nueve machos solos, 11 hembras solas y ocho hembras en grupo. Por último, para el estímulo de perro se registraron 11 machos solos, 8 hembras solas y 10 hembras en grupo.

Método de registro de comportamientos

Las videograbaciones se revisaron tomando en cuenta los comportamientos relacionados con la antidepredación, como son la vigilancia, inmovilización, llamada de alarma y huida. Las conductas realizadas se registraron por medio del muestreo focal. En este método se realizan las observaciones de un individuo o un grupo durante un tiempo determinado. La ventaja de este muestreo es que permite registrar todas las ocasiones en que se muestra una conducta (normalmente se registran varias categorías de conducta a la vez) (Martin y Bateson 1986). El registro se hizo de manera continua para cada individuo durante la grabación, registrando todas las conductas que se presentaron en este periodo de tiempo. De las conductas observadas en el registro se tomaron las medidas que se mencionaron en la primera etapa de la metodología.

Después de revisar los registros realizados, fue notorio observar tres comportamientos relacionados con la permanencia de los individuos en la zona después de la emisión de un estímulo: 1) los individuos corrían rápida y repentinamente del sitio y no regresaban

(comportamiento de huida); 2) permanecían en el sitio pero se alejaban caminando antes de que terminara el tiempo de registro (<60 segundos); y 3) permanecían todo el tiempo de registro después del estímulo (60 segundos). Con estos datos se realizó una comparación de las frecuencias de individuos que huían y los que permanecían en el sitio, con la finalidad de identificar estrategias antidepredación en los grupos de estudio.

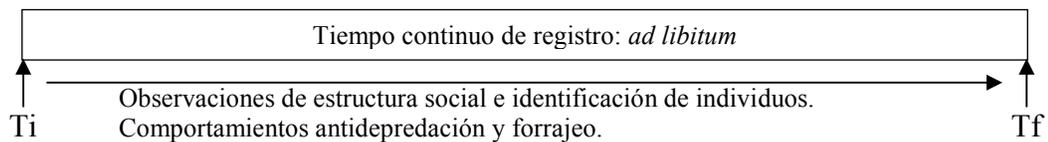


Figura 1. Esquema de diseño para la descripción del grupo, estructura social y comportamientos antidepredación y forrajeo (T_i = tiempo inicial de registro; T_f = tiempo final de registro)

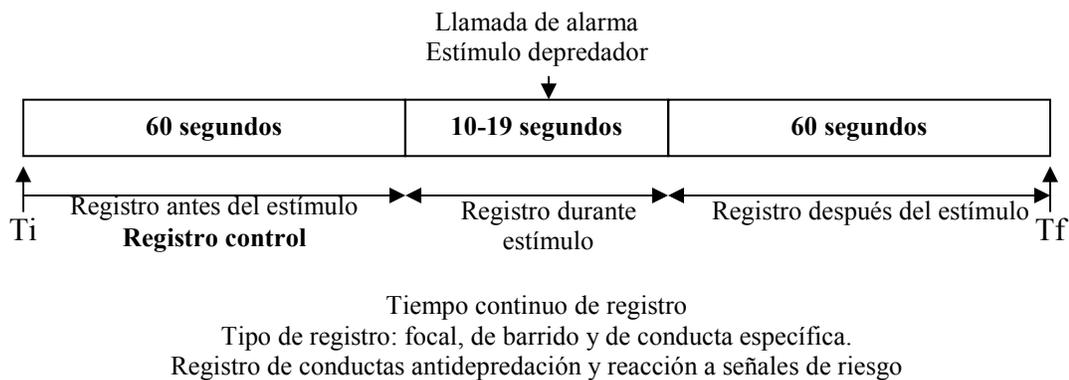


Figura 2. Esquema de diseño para experimento de estímulos de señales auditivas.

Análisis estadístico

Descripción del grupo, estructura social y comportamientos antidepredación y forrajeo

En esta sección se realizó un análisis cualitativo, a partir del cual se obtuvo el etograma. Los individuos se agruparon de acuerdo a su categoría social (solitarios y en grupo), edad (crías, juveniles y adultos), sexo y tamaño del grupo (chico, mediano, grande y muy grande). Se calculó el porcentaje y la proporción de individuos con respecto al tamaño del grupo. Se realizó una prueba G de bondad de ajuste, para comparar las frecuencias de los individuos en los grupos (chico, mediano, grande y muy grande).

Experimento de estímulos de señales de riesgo de depredación

Las categorías de los comportamientos que fueron identificados en las observaciones fueron: alimentación (ALIM), antidepredación (ANTID), alimentación y vigilancia simultáneas (ALIM+VIG), forrajeo (FO), desplazamiento (MOVE) y sin movimiento (SIN MOVE). Las categorías más representadas con mínimo 50 observaciones, fueron las tomadas en cuenta para los análisis comparativos. Se calculó la correlación simple (Pearson) entre las categorías conductuales más representadas.

Se calcularon la duración promedio y frecuencia, antes, durante y después de los estímulos. Debido a la falta de normalidad de los datos, se realizaron las pruebas no paramétricas de Chi cuadrada (χ^2) para comparar las frecuencias de los comportamientos antes (control) y después de los estímulos. Para comparar la duración de los comportamientos se realizaron 1) pruebas Kruskal-Wallis (KW) para comparar los tres grupos de estudio (machos solos, hembras solas y hembras en grupo) antes y después de los estímulos, analizando cada una de las categorías conductuales; y 2) pruebas Wilcoxon (W) para muestras apareadas para comparar antes y después de los estímulos.

Para establecer si los tres grupos de estudio presentaban diferentes estrategias antidepredación en relación con su condición social, se registraron los tiempos y tipos de respuesta a los estímulos (huye/no huye). Se realizó una prueba G de bondad de ajuste para comparar las frecuencias agrupadas de los individuos que realizaron cada una de las respuestas.

Resultados

Descripción del grupo, estructura social y comportamientos antidepredación y forrajeo

A partir de la revisión de las videograbaciones y de los registros por medio del método *ad libitum*, se obtuvo el etograma (Cuadro 2), que consta de 23 comportamientos agrupados en diferentes categorías. Las categorías de alimentación (Foto 9), antidepredación (Foto 10), forrajeo, alimentación y vigilancia simultáneas, desplazamiento y sin movimiento agrupan los diferentes comportamientos con similitudes en la actividad y el objetivo de la misma. Sin embargo, las categorías de alimentación y antidepredación son las que presentaron mayor cantidad de datos, por lo que es en éstas que se enfocan los análisis posteriores entre los diferentes grupos de estudio. En la categoría “otras”, se encuentran comportamientos que no pudieron ser agrupados en las demás categorías y que por su baja frecuencia y duración no fueron incluidos en los análisis de este trabajo.

Estructura de grupos

Con base en las observaciones en el sitio y la revisión de los videos, se observó que al lugar llegan individuos solitarios y grupos de diferentes tamaños que se reúnen para alimentarse. Fue difícil poder delimitar de manera clara los grupos e identificar a los individuos que los componen ya que el número de individuos variaba continuamente. En ocasiones algunos de los individuos estaban fuera de la vista o ausentes en el sitio, sin embargo, fue posible registrar los grupos que visitaban el sitio con regularidad.

Se identificaron grupos de diferentes tamaños y se clasificaron de la siguiente manera: grupos chicos (<5 individuos), grupos medianos (6-10 individuos), grupos grandes (11-17 individuos) y grupos muy grandes (>18 individuos).

Cuadro 2. Etograma del grupo de coatíes del aviario Xaman-Ha.

Categoría	Comportamiento	Clave	Descripción
Alimentación	Come	Cm	Ingiere alimentos de cualquier recipiente de comida.
Movimiento	Corre	Crr	Se desplaza con las cuatro extremidades rápidamente de un sitio a otro.
	Camina	Ca	Se desplaza con las cuatro extremidades de un sitio a otro.
Sin movimiento	Sentado	S	El individuo se apoya con la parte de atrás de su cuerpo sobre el piso, barda o liana.
	Parado	P	Se apoya en sus cuatro extremidades.
Forrajeo	Forrajea	F	Busca comida por medio de olfatear el piso, rascar el suelo y meter el hocico al sitio donde rasca.
	Olfatea suelo	Os	El individuo acerca la nariz al suelo, mueve la nariz y explora el suelo. Conducta asociada al forrajeo.
	Olfatea alimento	Oal	El individuo acerca la nariz a los platos que contienen el alimento.
Antidepredación	Vigila	Vig	El individuo se queda inmóvil con la cabeza levantada, y observa hacia una dirección o a los alrededores.
	Voltea cuerpo	VC	El individuo gira todo el cuerpo y cambia de perfil.
	Levanta cuerpo	L	El individuo mueve hacia arriba la parte superior de su cuerpo, apoyándose sobre las patas delanteras.
	Gira cabeza	Gc	El individuo mueve la cabeza de un lado a otro.
	Levanta cabeza	Lc	El individuo mueve la cabeza hacia arriba y la mantiene.
	Inmóvil	Inm	El individuo permanece sin realizar ningún movimiento, sobre las cuatro extremidades. Puede tener la cola levantada o abajo.
	Olfatea	O	El individuo levanta el hocico y mueve la nariz hacia arriba.
	Huye	H	El individuo repentinamente corre del sitio en donde está y no regresa.
	Huye-Regresa	H-R	El individuo se retira del alimento, se detiene y después regresa corriendo o caminando al alimento.
	Levanta cola	LCol	El individuo mueve la cola lentamente hacia arriba. Movimiento asociado generalmente a la comunicación y a alguna alerta en el ambiente.
	Llamada de alarma	LLA	Sonido agudo fuerte repetitivo. La realizan cuando hay alguna señal de peligro.

Categoría	Comportamiento	Clave	Descripción
	Mueve oreja	MvO	El individuo mueve cualquiera de las dos orejas hacia adelante o hacia atrás en respuesta a algún sonido.
	Trepa	Tr	El individuo se impulsa con las extremidades para trasladarse a otro sitio, por algún sonido repentino.
Alimentación y vigilancia	Come y observa	Cm+O	El individuo se coloca enfrente del recipiente de comida, mete el hocico en el alimento y se mantiene observando hacia el frente.
	Vigila y mastica	V+M	El individuo se queda con el cuerpo inmóvil y la cabeza levantada, observa hacia una dirección y mueve el hocico para tragarse el alimento que tiene en la boca.
	Levanta cabeza y mastica	LC+M	El individuo mueve la cabeza hacia arriba con alimento en el hocico y se mantiene en esa posición masticando.
Otras	Chillido de riña	CH	Ruido realizado por un individuo cuando tienen algún enfrentamiento por comida o algún acercamiento no deseado. Por lo general lo usan para ahuyentar a otro individuo.
	Manoteo	M-A	Un individuo aleja o ataca a otro con cualquiera de las dos extremidades superiores.
	Rasca	R	El individuo se talla con las uñas de cualquiera de sus extremidades alguna parte de su cuerpo.
	Frota	Fr	Un macho pega el vientre al tronco de un árbol repetidas veces.

Se hicieron 25 avistamientos de grupos de menos de 10 individuos, en base al número de individuos y a las características conspicuas de algunos de los mismos, se identificaron en total 15 grupos chicos y 10 grupos medianos.

Del total de individuos pertenecientes a los grupos chicos, en su mayoría presentaban hembras adultas no reproductivas (54.8%), machos subadultos (16%) y machos adultos (14.5%) (Cuadro 3). Los grupos medianos presentaron en mayor cantidad hembras adultas no reproductivas (40%), juveniles de ambos sexos (25.6%) y en igual cantidad machos adultos y crías (12.2%) (Cuadro 3).

Con respecto a los grupos grandes con más de 10 individuos, fue más difícil identificar de manera clara los grupos ya que la cantidad de individuos variaba frecuentemente (grupos inestables como lo visto por Kaufmann, 1962). Sin embargo, de un total de 14 registros, se

identificaron con certeza tres grupos: uno de 11 a 15 individuos; otro de 18 y el más grande de más de 20 individuos. Es posible que en el sitio se encontrara un grupo más, de entre 18 a 22 individuos, pero no fue posible identificarlo con seguridad.

Se obtuvieron 14 avistamientos de grupos con más de 10 individuos, los grupos grandes de 11 a 17 individuos presentaban en su mayoría hembras adultas no reproductivas (52.3%), juveniles de ambos sexos (18.5%) y en igual cantidad machos adultos y sub adultos (9.2%). Los grupos de más de 18 individuos siguieron el mismo patrón, teniendo más hembras adultas no reproductivas (39.8%) y juveniles (28.3%). Sin embargo, estos grupos presentaron mayor cantidad de crías (18.6%) y hembras con crías (7.1%), presentando una cantidad menor de machos adultos (5.3%) que en cualquiera de los otros grupos con menos individuos.

En 22 de 39 registros (56.4%) se observaron machos adultos acompañando a los grupos. Por lo general el número de machos presentes en los grupos oscilaba de uno a tres individuos, con un promedio de 0.97 ± 1.04 ($\bar{x} \pm DE$) machos por grupo; con un máximo de cuatro machos en un grupo de 17 individuos. El número de hembras varió de uno a 15 individuos (4.70 ± 3.25) y dos tercios de los grupos presentaron entre tres y nueve hembras adultas.

En cuanto a los individuos solitarios, durante el estudio se registraron 20 machos solitarios y, debido a que las observaciones coincidieron con la temporada reproductiva, 24 hembras solitarias, de las cuales se registraron 16 gestantes y ocho lactantes. A partir de las observaciones se comprobó que los machos solitarios son los que más permanecen en las instalaciones del aviario; algunos de ellos presentaban varias lesiones corporales, lo que permitió diferenciar con facilidad, por lo menos a seis machos. Con respecto a las hembras solitarias, únicamente se diferenciaron nueve hembras.

De un total de 45 individuos solitarios, los machos solitarios adultos representaron la mayor proporción (44.4%), siguiendo las hembras gestantes (35.6%), lactantes (17.8%) y hembras con cría (2.2%) (Cuadro 3). En el caso de las hembras gestantes y lactantes, siempre se observaron en estado solitario (Figura 3), al menos cuando la gestación y lactancia eran detectables. Las hembras no reproductivas no fueron registradas en estado solitario (Figura 3)

La proporción de hembras con crías no varió en función del tamaño del grupo ($G= 7.6$, $gl=4$, $p=0.100$), contrariamente a lo esperado. Sin embargo, se observó una tendencia de mayor

frecuencia de hembras con crías en los grupos muy grandes (Cuadro 3). Las hembras no reproductivas fueron más frecuentes en los grupos grandes ($G=14.9$, $gl=3$; $p=0.001$).

La proporción de machos adultos tampoco varió con respecto al tamaño del grupo ($G=8.9$; $gl=4$; $p=0.06$). Estos individuos se distribuyen de manera homogénea en los grupos de diferente tamaño, sin embargo, la mayor frecuencia observada fue en estado solitario (Cuadro 3). Los machos subadultos se encontraron con mayor frecuencia en los grupos chicos (<5 individuos) y en los grupos grandes; fueron muy pocos los que se observaron en grupos muy grandes ($G=12.8$; $gl=3$; $p=0.005$) (Cuadro 3).

Con respecto a los juveniles y a las crías en ambos sexos, es claro que ambas clases de edad se encontraron con más frecuencia en los grupos muy grandes ($G=12.8$; $gl=3$; $p\geq 0.004$) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Frecuencias y porcentajes (mostrados entre paréntesis) de individuos en grupos de diferentes tamaños y prueba G de bondad de ajuste.

INDIVIDUOS	CATEGORÍAS DE AGREGACIÓN DE INDIVIDUOS					G- test		
	Solitarios	Chicos	Medianos	Grandes	Muy grandes	G	gl	p
Gestantes	16 (35.6)	0	0	0	0	-	-	-
Lactantes	8 (17.8)	0	0	0	0	-	-	-
Hembras con cría	1 (2.2)	2 (3.2)	4 (4.4)	3 (2.3)	8 (7.1)	7.6	4	0.1
Hembras NR	0	34 (54.8)	36 (40)	68 (52.3)	45 (39.8)	14.9	3	< 0.01
Machos Adultos	20 (44.4)	9 (14.5)	11 (12.2)	12 (9.2)	6 (5.3)	8.9	4.0	0.06
Machos SubA	0	10 (16.2)	5 (5.5)	12 (9.2)	1 (0.9)	12.8	3.0	< 0.01
Juveniles	0	3 (4.8)	23 (25.6)	24 (18.5)	32 (28.3)	29.8	3	< 0.01
Crías	0	5 (6.5)	11 (12.2)	11 (8.5)	21 (18.6)	12.8	3	< 0.01
Total individuos	45 (100)	62 (100)	90(100)	130 (100)	113 (100)			
Número de grupos	-	15	10	9	5			

Los coatíes se pueden clasificar en diferente condición social de acuerdo a la edad, el sexo y, en el caso de las hembras adultas, la etapa reproductiva. Existen principalmente dos estrategias sociales, vivir en grupo o ser solitario; sin embargo, durante ciertos periodos los machos adultos fluctúan entre estos dos estados (Figura 3).

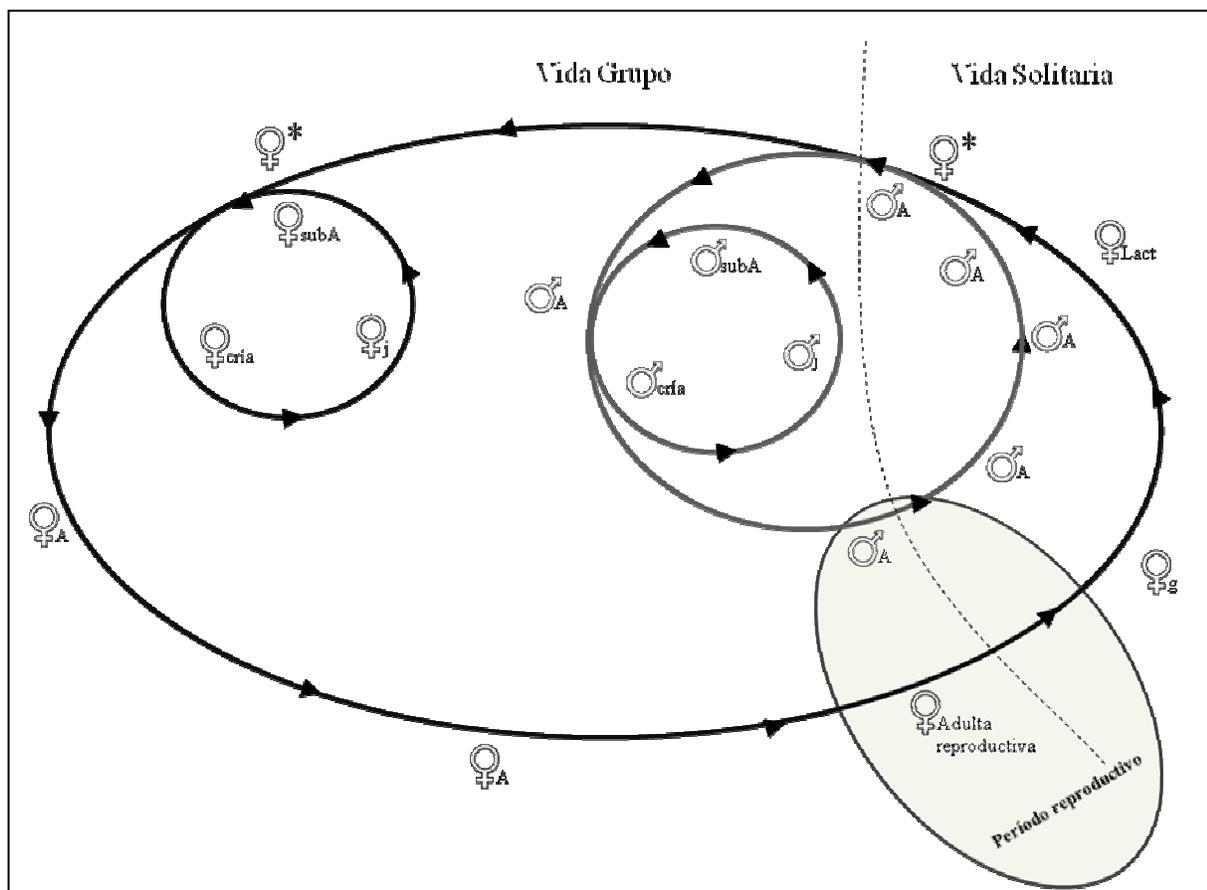


Figura 3. Esquema de la estructura social de los coatis (A=adulto; suba=sub adulto; j=juvenil; g=últimas semanas de gestación; Lact=lactante; *=con crías)

Temporada reproductiva

La temporada reproductiva inició a mediados del mes de enero, aproximadamente (con primeras crías a mediados del mes de marzo). Esta temporada fue evidente, ya que además de la presencia de crías en nidos, se registraron parejas de machos y hembras alimentándose juntos, y tres cópulas en el estrato arbóreo (Foto 7). En una de ellas, se encontraba la pareja copulando y otro macho muy cerca en el mismo árbol. De igual forma, en el transcurso del día se escuchaban riñas continuas entre machos; posiblemente estos enfrentamientos se daban por la competencia por el acceso a las hembras en el sitio.

A inicio del mes de marzo se registraron al menos dos machos que normalmente no visitaban el aviario, y que en los meses posteriores no volvieron a verse por esa zona. Posiblemente se debe a la búsqueda de hembras al inicio de la época de reproducción.

Las primeras crías se registraron el 18 de marzo del 2009, en nidos cerca de la jaula de vuelo; en uno de los nidos se pudieron observar 5 crías fuera del nido pero en el mismo árbol en donde éste se encontraba. En días posteriores se localizó otro nido en un árbol cerca del estanque en donde se hacían las observaciones de los grupos de coatíes, también se registraron crías en él.

Otras actividades

En los árboles alrededor del estanque de los flamencos se observó mucha actividad de algunas hembras, las cuales al atardecer, comenzaban a hacer nidos. Por lo general la realización del nido era entre dos hembras, éstas arrancaban ramas delgadas del mismo árbol y las colocaban en las horquetas gruesas del árbol.

Se observó que los grupos tienen diferentes rutas para llegar al estanque. Muchos de los adultos se quedan vigilando en la periferia. Algunos individuos adultos de los grupos, por lo general hembras, permanecían en las afueras del sitio de alimentación, ya sea en bardas o piedras en los alrededores. Las actividades de estos individuos, la mayoría de las veces estaban relacionadas con la vigilancia, siendo considerados vigilantes o centinelas, sin embargo también se hicieron registros de acicalamiento y descanso. Por lo general, estos individuos eran los primeros en llegar al sitio, se acercaban a comer, y después de algunos minutos tomaban un lugar en los alrededores, en ocasiones volvían a comer, siempre y cuando hubiera otros individuos en esa posición.

Estímulos de señales de riesgo de depredación

Los resultados globales de las pruebas y los promedios (\bar{x}) y desviaciones estándar (DE) para cada grupo de estudio y estímulo se encuentran resumidos en el Anexo I (Cuadro 7, 8 y 9).

Se obtuvieron en total 891 eventos comportamentales antes y 865 observaciones después de los estímulos. Para los fines de los análisis, únicamente se tomaron en cuenta aquéllas categorías que estuvieran representadas por más de 50 observaciones en total (lo que equivale al 5.6 %) antes de los tres estímulos juntos, para asegurar validez estadística. Así, las únicas categorías conductuales que fueron analizadas son alimentación (ALIM), antidepredación (ANTI) y desplazamiento (MOVE) (Figura 4).

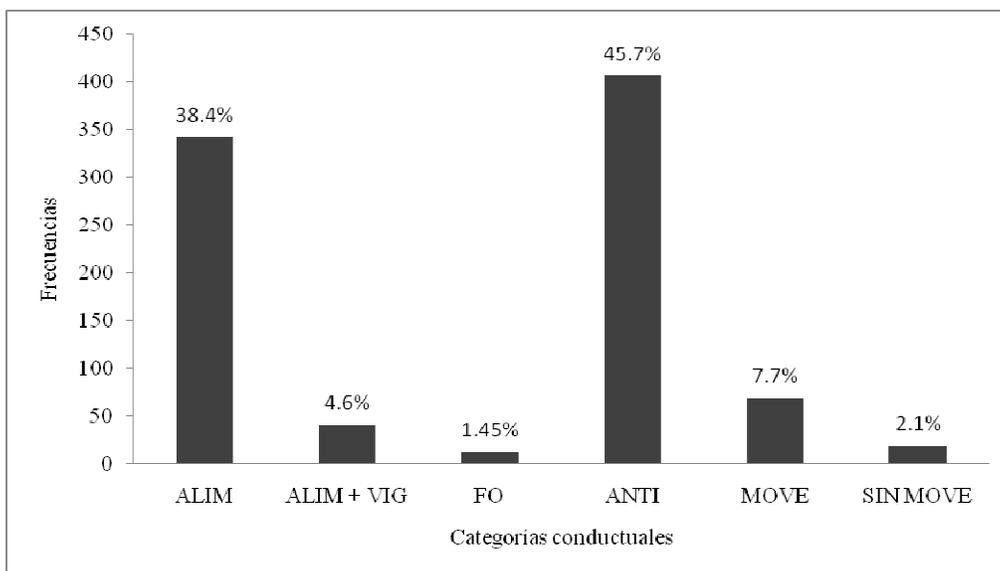


Figura 4. Frecuencias de comportamientos antes del estímulo en las seis categorías conductuales (ALIM= alimentación; ALIM + VIG= alimentación vigilancia simultánea; FO=forrajeo; ANTI= antidepredación; MOVE= desplazamiento; SIN MOVE= sin movimiento). Los porcentajes correspondientes se encuentran encima de la barra respectiva.

De igual forma, estas tres categorías resultaron relacionadas entre sí. La categoría de alimentación presentó una relación negativa con las categorías de desplazamiento y antidepredación; mientras que las categorías de antidepredación y desplazamiento tuvieron una relación positiva. Estas categorías corresponden a las que generan una disyuntiva para los individuos cuando realizan esos comportamientos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Matriz de correlación entre las tres categorías más representadas (N=86; *)= $p < 0.05$).

	ALIM	ANTID	MOVE
ALIM	1	-0.67 (*)	-0.54 (*)
ANTID	-	1	0.34 (*)
DESPLAZ	-	-	1

Para todos los grupos de estudio las frecuencias de las conductas no variaron antes y después de ninguno de los tres estímulos ($\chi^2 \leq 11.333$; $2 \leq gl \leq 12$; $p \geq 0.082$) a excepción del caso del estímulo de perro en donde los machos solos se alimentaron con menos frecuencia después del estímulo ($\chi^2 = 14.333$; $gl = 7$; $p = 0.046$) (Cuadro 7).

En los registros previos a los tres estímulos, no hubo diferencias entre los grupos de estudio para la duración de las tres categorías conductuales (KW:H ≤ 4.860 , $gl = 28$; $p \geq 0.088$) (Figuras 5, 6 y 7). En los registros posteriores a los estímulos, únicamente se observó una diferencia entre los grupos de estudio en la duración de las conductas antidepredación en el estímulo de halcón (KW:H=9.673; $gl = 27$; $p = 0.007$, Figura 6). Esta diferencia se debió al incremento de la duración de las conductas antidepredación en las hembras solitarias. No se registraron cambios en la duración de los comportamientos después de los estímulos en las categorías alimentación y desplazamiento (KW:H ≤ 1.783 ; $gl = 28$; $p \geq 0.410$, Figura 5 y 7) (Cuadro 7).

A pesar de que no se presentaron variaciones importantes en la duración de la mayoría de los comportamientos entre los grupos de estudio después de los estímulos, sí se obtuvieron diferencias en la comparación de la duración antes y después del estímulo (Cuadro 7). Las diferencias en la duración de la alimentación fueron notables para los tres grupos de estudio (Figura 8). En el caso de los machos solitarios la duración de esta conducta disminuyó después de los tres estímulos ($W:z \geq 2.400$; $8 \leq gl \leq 10$; $p \leq 0.032$), lo mismo ocurrió para las hembras solitarias ($W:z \geq 2.089$; $8 \leq gl \leq 10$; $p \leq 0.036$) y hembras en grupo ($W:z \geq 2.400$; $8 \leq gl \leq 11$; $p \leq 0.011$); aunque en este último grupo de estudio no se observaron diferencias significativas para el estímulo de pea ($W:z = 1.680$; $gl = 6$; $p = 0.092$). No se observaron cambios en la duración de los comportamientos para las categorías de antidepredación ($W:z \leq 1.605$; $7 \leq gl \leq 10$; $p \geq 0.108$) (Figura 9) ni de desplazamiento ($W:z \leq 1.782$; $7 \leq gl \leq 10$; $p \geq 0.074$) (Figura 10), con excepción de los machos solos para los comportamientos antidepredación después del estímulo de halcón ($W:z = 2.487$; $gl = 8$; $p = 0.012$) cuya duración disminuyó de manera significativa.

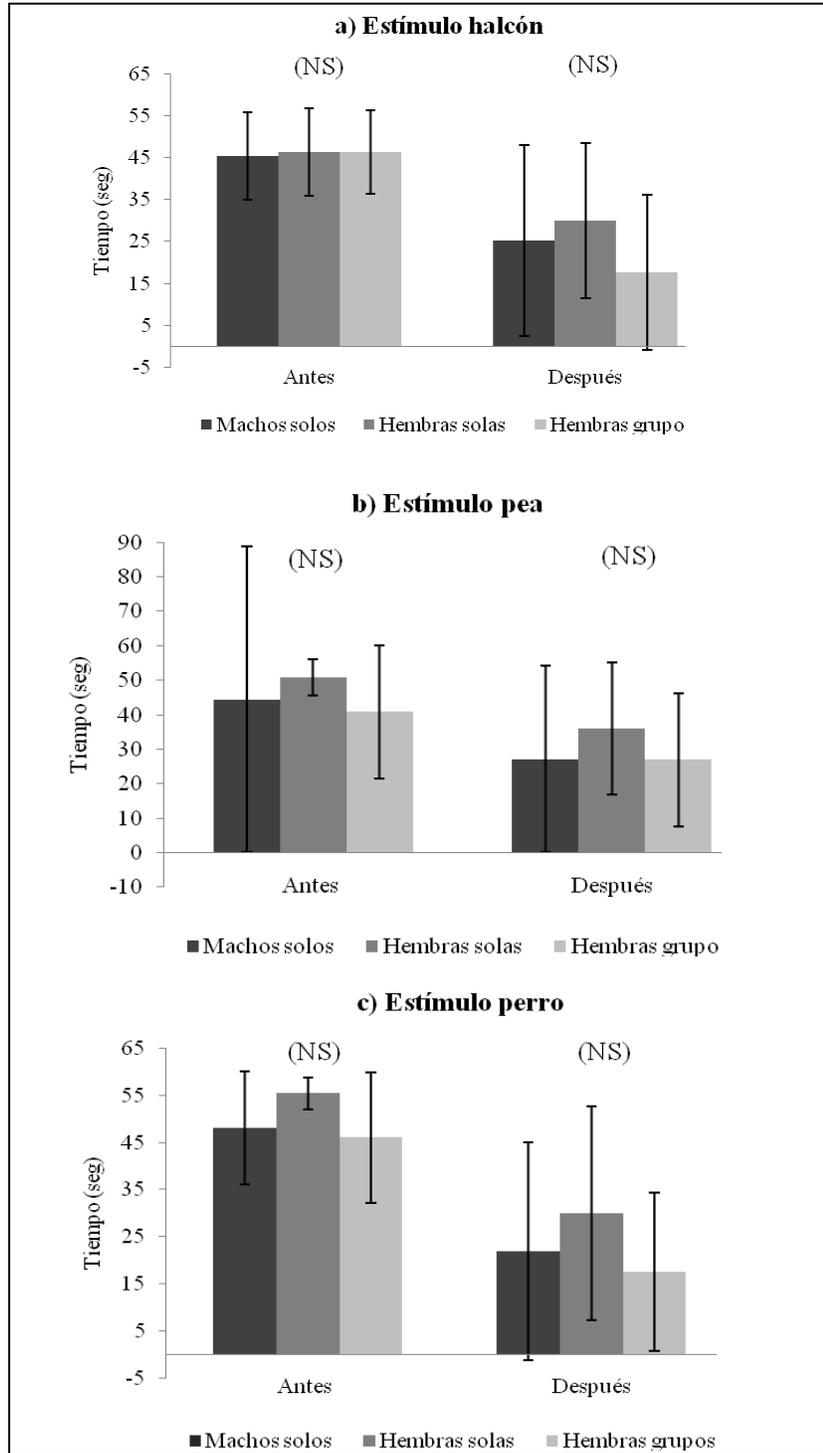


Figura 5. Duración promedio de conducta de alimentación antes y después de cada estímulo a) halcón, b) pea y c) perro, para los tres grupos de estudio. NS=no significativo. Barras de error representan la desviación estándar (DE)

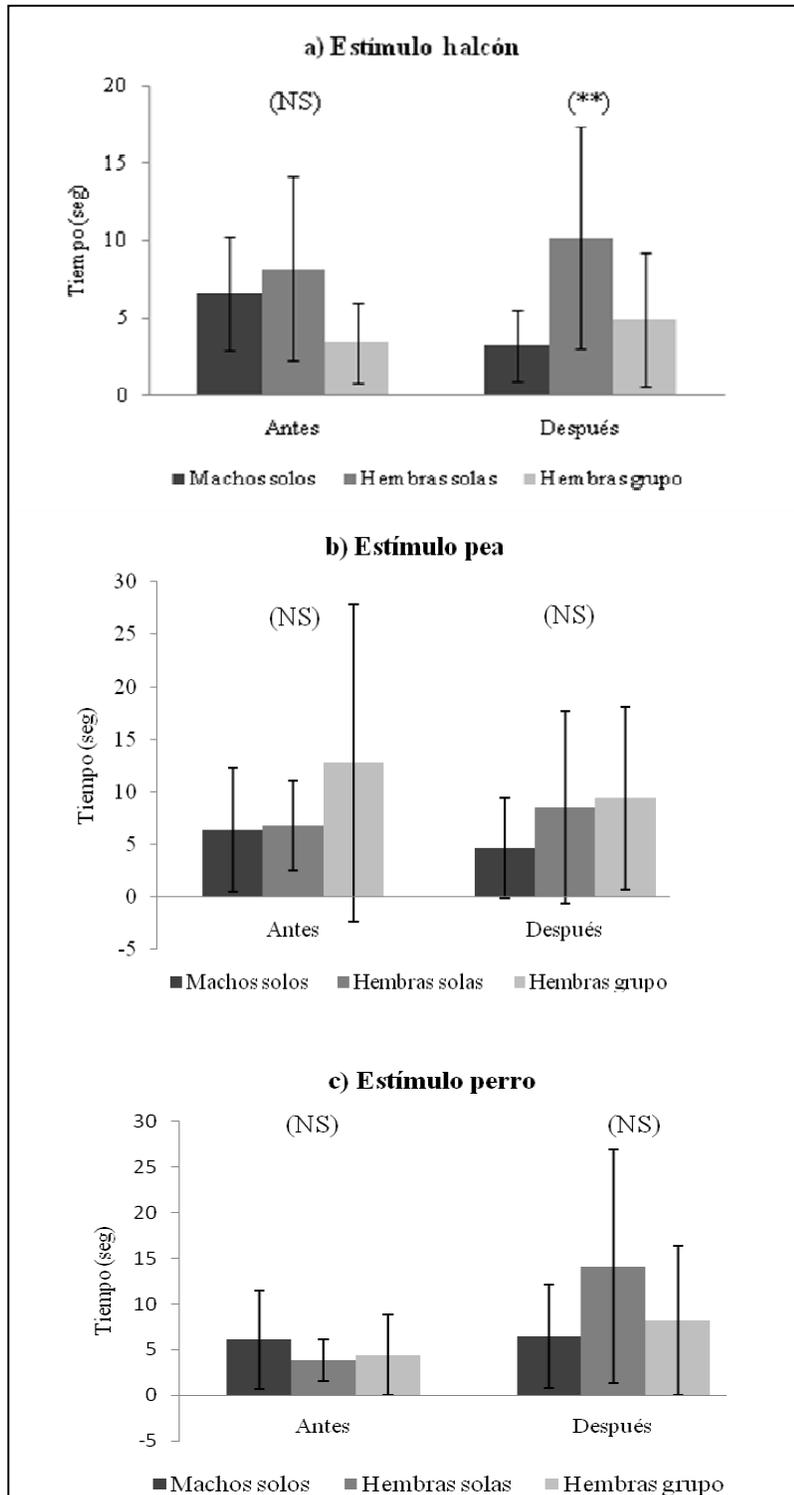


Figura 6. Duración promedio de conductas antidepredación antes y después de cada estímulo a) halcón, b) pea y c) perro, para los tres grupos de estudio. NS=no significativo. (**) $p < 0.01$. Barras de error representan DE.

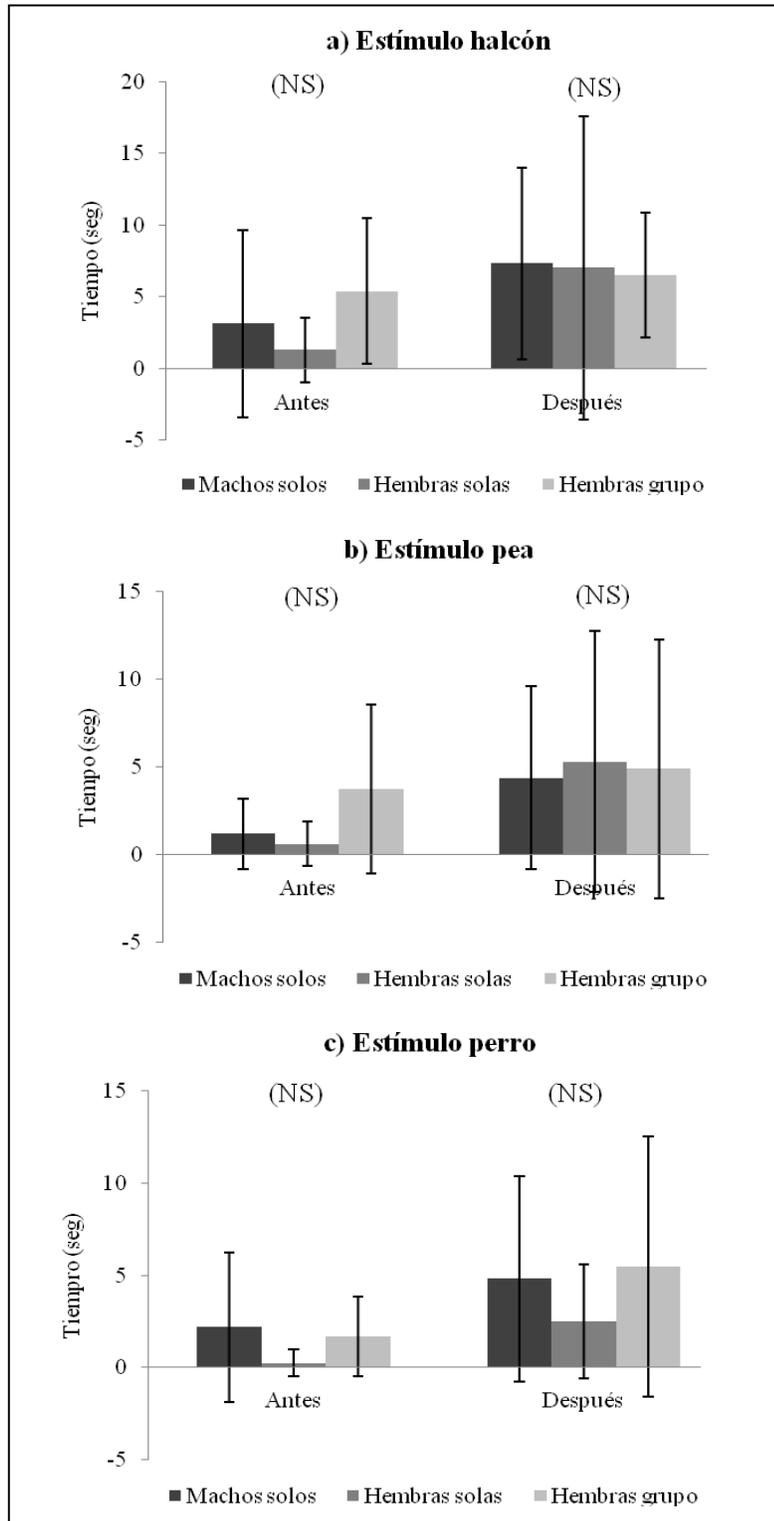


Figura 7. Duración promedio de conductas de desplazamiento antes y después de cada estímulo a) halcón, b) pea y c) perro, para los tres grupos de estudio. NS=no significativo. Barras de error representan DE.

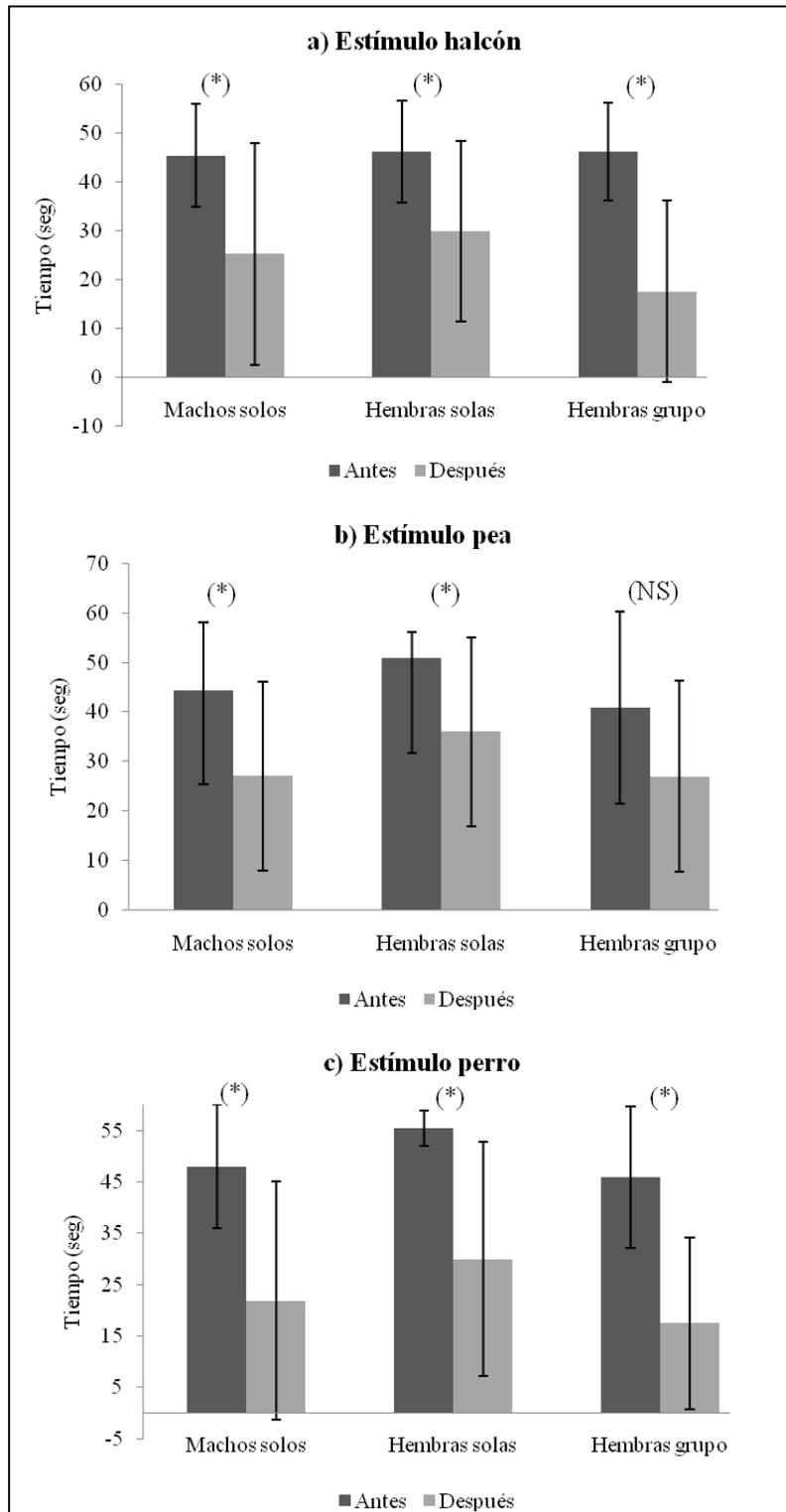


Figura 8. Duración promedio de conducta de alimentación antes y después del estímulo a) halcón, b) pea y c) perro, para los tres grupos de estudio. NS= no significativo. (*) $p < 0.05$. Barras de error representan DE.

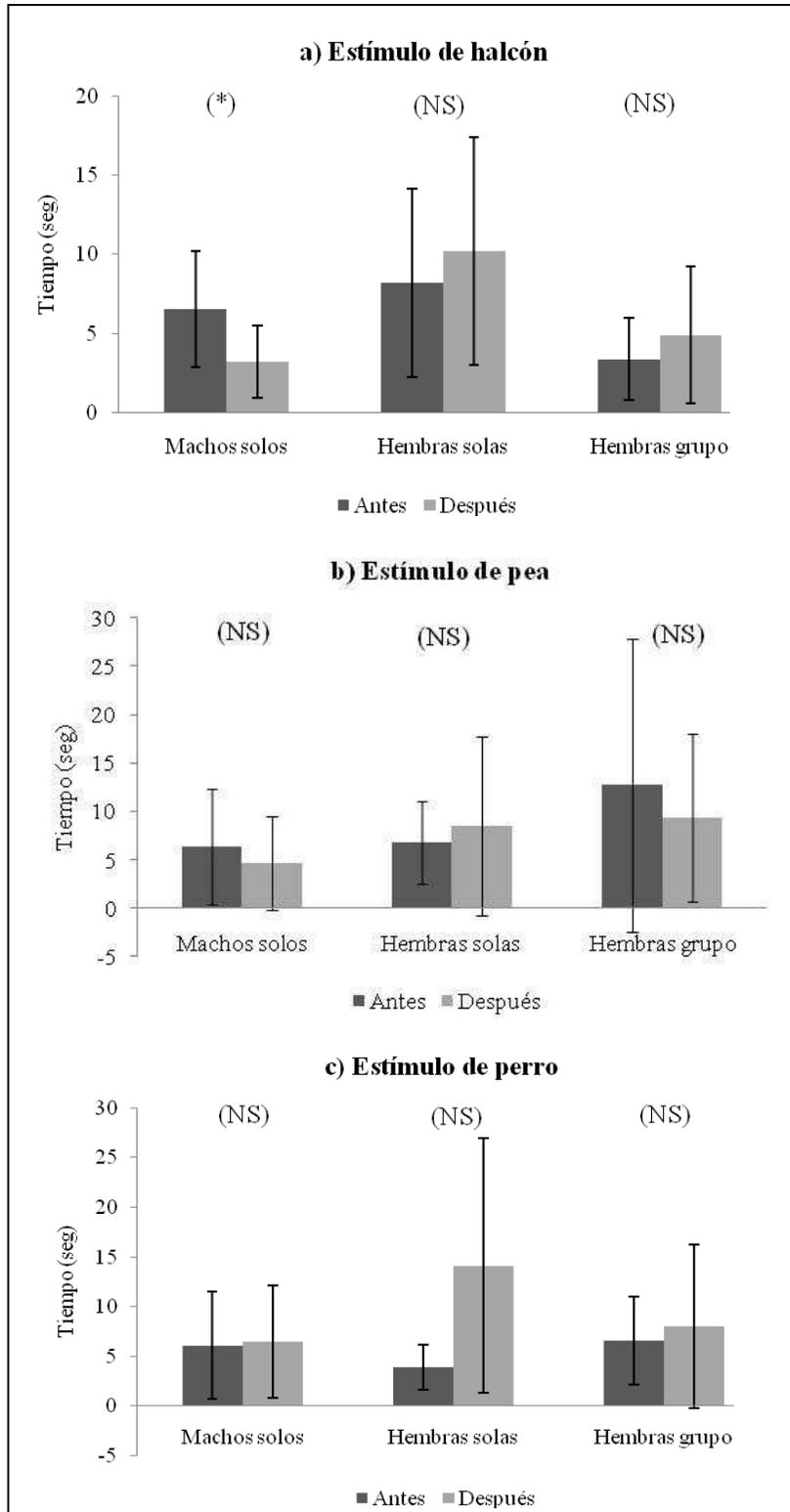


Figura 9. Duración promedio de conductas antidepredación antes y después del estímulo a) halcón, b) pea y c) perro, para los tres grupos de estudio. NS= no significativo. (*) $p < 0.05$. Barras de error representan DE.

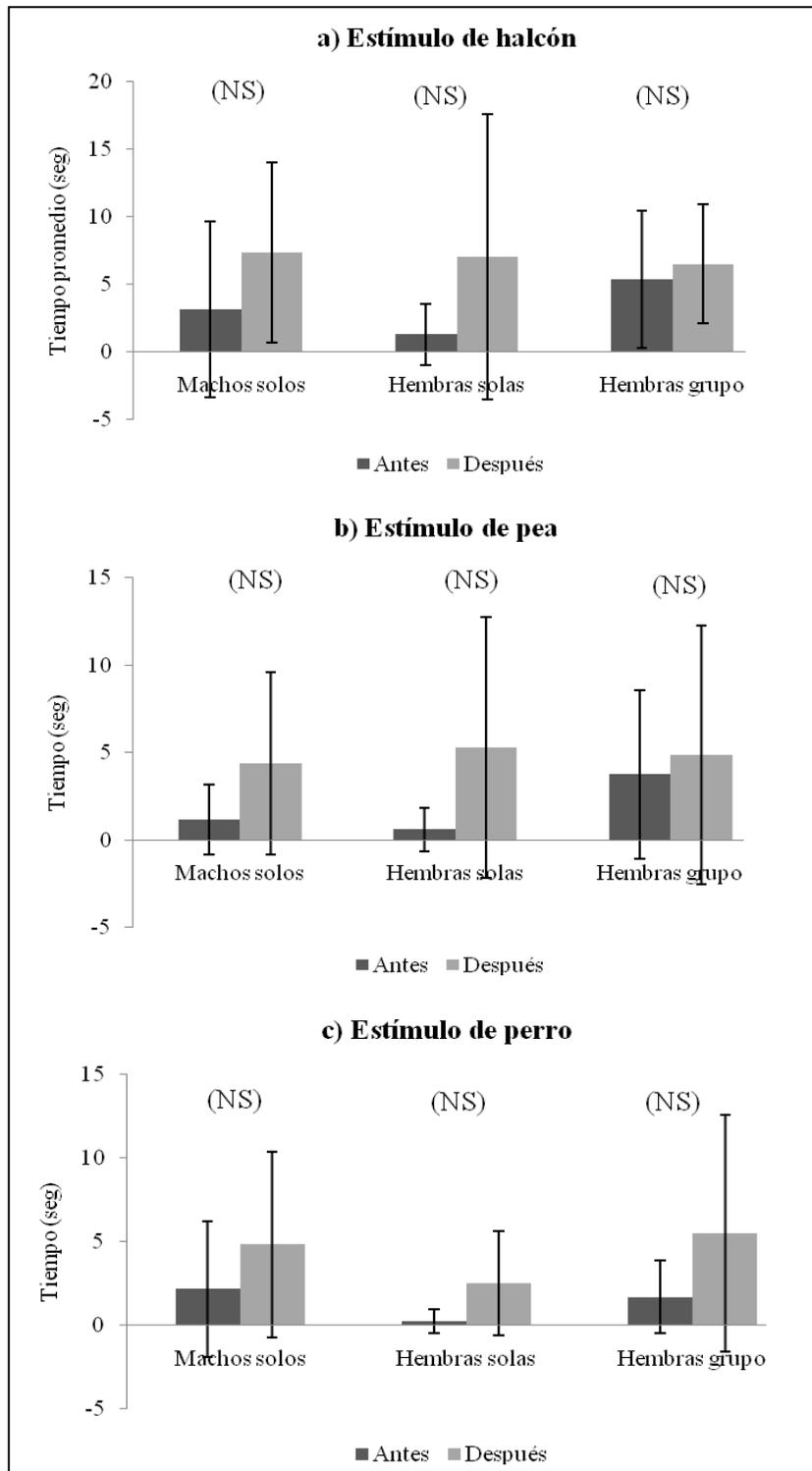


Figura 10. Categoría de conductas de desplazamiento antes y después del estímulo a) halcón, b) pea y c) perro, para los tres grupos de estudio. NS= no significativo. Barras de error representan DE

Estrategia de huída según el sexo

Ya que los datos de tiempo de huída fueron pocos para cada grupo y estímulo, estadísticamente fue imposible contrastar estos datos. A pesar de que los estímulos son de diferente naturaleza, en el transcurso de los experimentos auditivos se observó que los tres estímulos tuvieron un efecto en la disminución del tiempo de alimentación en los individuos solitarios y en grupo. Por esta razón fue posible agrupar los datos de los tres estímulos para cada respuesta en cada uno de los grupos. Los individuos que se retiraban de la zona de alimentación antes de finalizar el experimento sin presentar huída, no fueron tomados en cuenta para este análisis (Cuadro 5).

Se observa un patrón muy similar entre los individuos solitarios, quienes muy pocas veces huyeron a partir de la emisión de los estímulos. Las hembras en grupo no presentan una respuesta clara ($G=0.669$; $gl=1$; $p=0.413$), ya que no hay una diferencia importante entre las que huyen y las que se quedan en el sitio, sin embargo, huyen más veces que los individuos solitarios (Foto 8). En cambio, en los machos y hembras solitarias la estrategia es mucho más clara, siendo la proporción de individuos que se quedan, mucho mayor que los que huyen (Cuadro 5).

Cuadro 5. Frecuencia de individuos que realizan dos tipos de respuesta ante un estímulo de riesgo de depredación (datos agrupados para los tres estímulos auditivos) y prueba G de bondad de ajuste.

INDIVIDUOS	RESPUESTAS			G-test		
	Huyen	Se quedan	Se retiraron	G	gl	P
Hembras grupo	10	14	2	0.66	1	0.41
Machos solos	3	21	7	15.1	1	< 0.001
Hembras solas	2	25	1	23.17	1	< 0.001

Conductas durante los estímulos

Con respecto a las conductas realizadas durante los estímulos, no se realizó ninguna comparación con el tiempo antes y después del estímulo debido a la importante diferencia en la duración total, siendo la duración del estímulo entre 10 a 19 segundos, mientras los registros antes y después del estímulo tenían una duración de 60 segundos cada uno.

La duración de las categorías conductuales durante el estímulo fue representada en porcentajes para cada uno de los estímulos en los tres grupos de estudio (Cuadro 6). Durante el estímulo de halcón los tres grupos dedicaron más de la mitad del tiempo a la conducta de alimentación, siendo las hembras solas las que alcanzaron un tiempo mayor. En cuanto a las conductas de antidepredación, fueron realizadas por los tres grupos, siendo mayor en las hembras solas. La conducta de desplazamiento ocurrió más en las hembras en grupo, en contraste con las hembras solas, quienes casi no realizaron esta actividad. Los machos solos presentaron las seis categorías conductuales, mostrando así más variedad de comportamientos en el lapso de tiempo que duró el estímulo de halcón.

Durante el estímulo de pea las hembras solas fueron las que asignaron mayor cantidad de tiempo a la conducta de alimentación, seguidas por los machos solos y, por último, las hembras en grupo. Éstas últimas tienen porcentajes muy similares en las conductas de alimentación y de antidepredación (47% y 43%, respectivamente). Las categorías de desplazamiento y sin movimiento fueron realizadas por periodos de tiempo cortos por las hembras solas y en grupos, y junto con las antes mencionadas fueron las únicas conductas realizadas.

Durante el estímulo de perro, las categorías conductuales que se presentaron en los tres grupos fueron la alimentación, antidepredación y el desplazamiento. Únicamente en el grupo de machos solos se presentó la categoría de sin movimiento, pero en un porcentaje muy bajo (2%). La categoría de alimentación se registró más elevada en los machos solos, después en hembras solas y por último en las hembras en grupo. La categoría de conductas antidepredación presentó los mismos porcentajes para las hembras solas y hembras en grupo, mientras que en los machos fue menor al 30%. El desplazamiento se presentó por más tiempo en los machos solos que en los otros dos grupos de estudio.

Cuadro 6. Duración promedio representada en porcentajes de las categorías conductuales en machos solos, hembras solas y hembras en grupo. La categoría otras incluye los comportamientos de alimentación y forrajeo simultáneas, forrajeo y sin movimiento.

ESTÍMULO	CATEGORÍAS CONDUCTUALES (%)				TOTAL
	Alimentación	Antidepredación	Desplazamiento	Otras	
HALCÓN					
Machos solos	64	17	13	6	100
Hembras solas	70	27	2	1	100
Hembras grupo	54	20	20	6	100
PEA					
Machos solos	67	21	7	5	100
Hembras solas	70	26	2	2	100
Hembras grupo	47	43	7	3	100
PERRO					
Machos solos	62	25	11	2	100
Hembras solas	55	42	3	0	100
Hembras grupo	49	42	9	0	100

Discusión

En varios grupos de mamíferos, la socialidad ofrece ventajas (Burger y Gochfeld, 1992; Silk, 2007) e impone costos a los individuos que la practican (Isbell y Young, 1993; Krause y Ruxton, 2002; Silk, 2007). Estos costos varían de acuerdo a las diferentes etapas en el ciclo de vida que los individuos enfrentan, como es el caso de las hembras que inician el período reproductivo. Como ya se mencionó los comportamientos de forrajeo y de antidepredación son excluyentes, y se modifican de acuerdo a la condición social (Roux *et al.*, 2009), el sexo (FitzGibbon, 1990; Pays y Jarman, 2008), y el periodo reproductivo de un individuo (Barclay, 1989; FitzGibbon, 1993; White y Berger, 2001; Neuhaus y Ruckstuhl, 2002). Los organismos tienen que enfrentar esas disyuntivas y tomar decisiones de las cuales depende su supervivencia (FitzGibbon, 1990; Caro, 2005).

En este estudio mostramos que las hembras solitarias que están en periodo reproductivo (gestantes y lactantes), responden de diferente forma que las hembras en grupo a estímulos que significan un riesgo de depredación potencial. Asimismo, mostramos que estas hembras solitarias no responden de manera idéntica que los machos solitarios, lo que sugiere que las diferencias en las respuestas al riesgo de depredación están ligadas al costo diferencial de la reproducción en hembras y machos.

Cambios conductuales en hembras en temporada reproductiva

Mostramos que las hembras en periodo reproductivo aumentan la vigilancia pero huyen menos en comparación con las hembras observadas en grupo. Las hembras solitarias pierden menos tiempo huyendo o alejándose de la comida, y se alimentan por más tiempo. Los machos por su parte, permanecen la mayoría del tiempo solitarios, y en ocasiones se asocian a grupos; se ubican entre estas dos estrategias disminuyendo los eventos de huida y manteniendo o disminuyendo el tiempo de vigilancia. Los costos de la reproducción en machos y hembras difieren por la inversión de cada uno de los sexos en la progenie: mientras que los machos deben de asignar recursos a la competencia con otros machos por apareamiento y defensa de territorio, las hembras asignan los recursos a la gestación y lactancia (Clutton-Brock, 1991).

En mamíferos, las hembras en etapa de reproducción modifican las estrategias de forrajeo y comportamientos antidepredación (Barclay, 1989). Los cambios conductuales que ocurren en las hembras en etapa reproductiva, como el aumento en la vigilancia y disminución de alimentación en las hembras con cría, han sido bien documentados en varias especies (i.e. FitzGibbon, 1990, 1993; Colagross y Cockburn, 1993; Burger y Gochfeld, 1994; Molvar y Bowyer, 1994; Toigo, 1999; Neuhaus y Ruckstuhl, 2002). Un ejemplo es el caso del ciervo canadiense (*Cervus elaphus*); las ciervas con crías vigilan más que los machos y cualquier individuo en otra clase de edad (Childress y Lung, 2003). De igual forma, en los alces (*Alces alces*) la vigilancia de las madres aumenta de acuerdo al aumento de la actividad de las crías (White y Berger, 2001). Asimismo, las hembras modifican los comportamientos de vigilancia durante el periodo de gestación (Hill *et al.*, 2008). En los delfines hocico de botella (*Tursiops truncatus*), las hembras gestantes modifican los niveles de actividad y realizan nados más lentos y flotan durante más tiempo; cuando las crías están recién nacidas la actividad aumenta y realizan más comportamientos relacionados con la vigilancia (Hill *et al.*, 2008). Lo observado en este trabajo coincide con lo antes mencionado, las hembras solitarias reproductivas de coatí, mostraron mayores niveles de comportamientos antidepredación que los machos solitarios y hembras en grupo pero solo ante el estímulo de halcón.

Con respecto a la modificación en el tiempo y las estrategias de forrajeo en hembras reproductivas, se puede mencionar el ejemplo de los berrendos (*Antilocapra americana*), en donde las hembras solitarias con crías dedican menos tiempo al forrajeo a comparación de los machos solitarios, y las hembras sin crías tienen tiempos de forrajeo intermedios (Lipetz y Bekoff, 1982). Otro ejemplo son las hembras del murciélago *Lasiurus cinereus*, quienes se enfrentan a los costos impuestos por la lactancia, forrajeando sólo el tiempo mínimo necesario para alcanzar las demandas de energía dependiendo del número de crías y la etapa de desarrollo en la que éstas se encuentren. Esta estrategia parece ser la óptima para esta especie, ya que forrajear por tiempos muy largos es demasiado costoso y el consumo excesivo de alimento aumenta la masa de los individuos y dificulta el vuelo, lo que resultaría en la disminución de la eficiencia de forrajeo y podría ser peligroso en el caso de un ataque de depredador (Barclay, 1989). Lo que mostramos en el coatí es que los machos y las hembras solitarias y en grupo,

dedican el mismo tiempo a la alimentación antes y después de los estímulos, aunque se esperaba que las hembras solitarias se alimentaran más para cubrir las necesidades fisiológicas de la etapa que están cursando. Sin embargo, posiblemente esto se observó debido a que dedicar mucho tiempo en la alimentación podría significar un mayor riesgo de depredación para ellas, por lo adquieren estrategias alternativas que les permiten mantener un equilibrio entre costos y beneficios. Algunos ejemplos de estas estrategias pueden ser: descansar menos y vigilar simultáneamente mientras se alimentan; o, previo al periodo de crianza, prepararse acumulando reservas para evitar dejar a las crías solas y de esta manera pueden alimentarse por menos tiempo e invertirlo en la vigilancia y en la crianza usando las reservas acumuladas.

Se pueden identificar algunas razones por las que las hembras reproductivas adquieren la condición de solitarias. La condición de asocialidad puede representar una ventaja con respecto a la antidepredación y al éxito de forrajeo (Gompper, 1996), ya que al adquirir esta estrategia obtienen beneficios importantes. Se sabe que los depredadores ubican con más facilidad a los grupos numerosos (Habblewhite y Pletscher, 2002; Silk, 2007). De acuerdo con lo anterior podemos considerar que un beneficio de ser solitaria radica en que estas hembras a diferencia de los grupos, son menos fáciles de ubicar. Sin embargo, en un trabajo realizado en coatíes, se encontró una tasa diaria de depredación mayor en machos y hembras solitarias con respecto a las hembras en grupo (Hass y Valenzuela, 2002). Esto sugiere que una vez ubicados, los individuos solitarios son más fáciles de capturar, al igual que los individuos de grupos que son más débiles, muy jóvenes o viejos (Daly *et al.*, 1990) o que se alejan de su manada, por ejemplo, para dar a luz (e.g. leones (*Panthera leo*), Packer y Pusey, 1995; perros de la pradera (*Cynomys ludovicianus*), Hoogland, 1985; coatí (*Nasua spp.*), Kauffman, 1962). El grupo provee beneficios frente a la depredación (Burger y Gochfeld, 1992; Krause y Ruxton, 2002; Silk, 2007), sin embargo en un grupo, una hembra gestante o con cría es más vulnerable ante los depredadores por no poder huir con la misma velocidad que los otros miembros del grupo. Sin embargo, la condición de solitario implica un aumento en los niveles de vigilancia, para compensar la falta de ayuda en la detección de depredadores. Los coatíes muestran diferencias en el tiempo invertido en los comportamientos antidepredación (vigilancia, levantar cabeza, girar cabeza, inmóvil), siendo las hembras solitarias las que realizan más comportamientos de vigilancia después de los estímulos, especialmente el

halcón, lo que puede estar ligado a la temporada reproductiva, particularmente la presencia de crías. En el trabajo realizado por Di Blanco y Hirsch (2006) en la especie *Nasua nasua* se comprobó que en grupos en donde se encontraban juveniles (<6 meses), los niveles de vigilancia aumentaban, ya que estos individuos son más susceptibles a la depredación. Las crías y los juveniles de esta especie son comúnmente depredados por halcones, águilas, monos capuchinos y boas (Kauffman, 1962), por lo que es posible pensar que la causa del aumento de comportamientos antidepredación después del estímulo de halcón, se deba a que el estímulo es interpretado como un peligro potencial por la presencia de crías en los nidos o en las áreas cercanas a la zona de alimentación. Asimismo, las tasas de depredación aumentan cuando las hembras de coaties se encuentran anidando (en condición solitaria) (Hass y Valenzuela, 2002), lo que concuerda con lo observado en este estudio, i.e. los coaties incrementan los niveles de vigilancia posiblemente por la ausencia de otros individuos que cooperen con la vigilancia, y además, para la protección de las crías.

A nivel de las estrategias de forrajeo, los beneficios de la asocialidad en los coaties han sido estudiados sobre todo en los machos solitarios. La asocialidad de los machos se ha explicado con base en la diferencia de tamaño con respecto a las hembras. Su mayor tamaño genera una mayor necesidad de consumo de alimento, por lo que abandonan las bandas para aumentar el éxito de forrajeo (Gompper, 1996). Los machos en este estudio se alimentaron durante más tiempo que las hembras en grupo y sólo un poco menos que las hembras solitarias, confirmando así que los individuos solitarios pueden tener más éxito de forrajeo. En el estudio realizado por Gompper (1996) los machos y hembras solitarios alcanzaron mayor éxito de forrajeo de frutas que los grupos de hembras e individuos sub adultos; asimismo, no se comprobaron diferencias importantes en el forrajeo entre machos y hembras solitarios. En varios grupos filéticos se ha comprobado que la vida en grupo implica costos en términos de repartición del alimento, por competencia intraespecífica dentro del grupo (Janson y Goldsmith, 1995; Treves, 2000; Borries *et al.*, 2008). Los machos y las hembras de coatí viviendo de forma solitaria evitan la competencia con intraespecíficos.

La diferencia entre machos y hembras solitarias radica en que, la energía obtenida se dirige a aspectos diferentes en cada sexo (Clutton-Brock *et al.*, 1991; Kunz y Hosken, 2008). En

los machos, la energía se dirige a mantener la corpulencia para poder defender territorio ante otros individuos solitarios más pequeños (hembras o machos), así como para tener más posibilidades de defenderse ante un encuentro con depredadores (ocelotes, víboras grandes, águilas) (Gompper, 1995) y probablemente para tener mayor acceso a hembras durante el período de apareamiento. En las hembras, el caso es diferente ya que cuando cursan el periodo reproductivo, la energía asimilada se dirige principalmente a la gestación o la lactancia (Rogowitz, 1996; Therrien *et al.*, 2008).

En este estudio, existe evidencia de que las hembras en período reproductivo, sobre todo las lactantes o con crías, se enfrentan a la disyuntiva forrajeo-vigilancia, debido a la disminución en el tiempo de alimentación por el aumento en el tiempo dedicado a vigilar. Estas hembras solitarias requieren de más tiempo de vigilancia, ya que no cuentan con la ayuda de otros individuos del grupo que participen en esta actividad. Sin embargo, por el período que están cursando (gestación y lactancia), el requerimiento de nutrientes es elevado, lo que las lleva a alimentarse más o con alimentos de mayor calidad. A pesar que en los coatíes las hembras solitarias reproductivas vigilan más, éstas no pierden tiempo de alimentación, alejándose o huyendo del sitio con la misma frecuencia que las hembras en grupo.

Condición social en relación con el riesgo de depredación

Las reacciones de los coatíes a partir de los estímulos variaron de acuerdo al sexo y a la condición reproductiva, las hembras en grupo presentaron más respuestas de huída que los individuos solitarios. Esto puede deberse a que al reaccionar un solo individuo con huída repentina ocurre una reacción de grupo al estímulo, como se ha observado en el venado cola blanca, en donde los grupos grandes huyen más que los grupos chicos en los bosques de Georgia (LaGory, 1986). Esto se puede explicar por la generación de un efecto cascada provocando una huída grupal. En este tipo de respuesta se puede explicar que el grupo pueda tomar ventaja del depredador aprovechando el efecto de dilución (Delm, 1990), sin embargo, estos individuos que huyen disminuyen su tiempo de alimentación. De esta forma, la estrategia de las hembras en grupo está representada por más huída, lo que explica que en nuestro estudio los comportamientos antidepredación no aumenten después de los estímulos. Las hembras solas en

cambio evalúan más las señales del ambiente, huyendo menos y realizando más comportamientos de vigilancia, lo que les permite continuar alimentándose, así como percibir la presencia de algún peligro potencial. Además estas hembras no tienen que sufrir el estrés provocado por la permanencia en un grupo y por la competencia por alimento. Se ha registrado que los individuos en grupos de tamaños extremos, presentan niveles altos de hormonas asociadas al estrés, debido a la competencia por alimento. Un ejemplo es el lemúr de cola anillada (*Lemur catta*), en donde las hembras en grupos medianos presentaron niveles más bajos de cortisol, que aquellas en grupos muy chicos o muy grandes (Pride, 2005).

Los modelos de comportamientos de vigilancia de acuerdo al tamaño de grupo sugieren que los grupos más grandes tienen bajas tasas de depredación (Hass y Valenzuela, 2002) ya que detectan más rápido a los depredadores por tener más vigilantes en el grupo (Di Blanco y Hirsch, 2006). Asimismo, los niveles de vigilancia individual en grupos grandes tienden a disminuir (e.g. Elgar, 1989; Lima y Dill, 1990; Roberts 1996). Muchos estudios han mostrado los beneficios de la socialidad en las hembras de coatíes (Russell, 1981; Gompper, 1996; Gompper *et al.*, 1997; Hass y Valenzuela, 2002), al aumentar la habilidad para defender parches de alimento en contra de machos adultos (Gompper, 1996), ubicar con más facilidad parches de alimento de buena calidad o evitar la depredación y el infanticidio y la infestación por parásitos (Russell, 1983; Burger y Gochfeld, 1992; Valenzuela *et al.*, 2000). La permanencia en grupo es una estrategia que se mantiene ya que ofrece además, ventajas importantes como el cuidado grupal de las crías (guarderías), aprendizaje social para estrategias de forrajeo, así como aumentar la protección y la posibilidad de escape de un depredador (Krause y Ruxton, 2002; Silk, 2007). Por ejemplo en la gacelas (*Gazella thompsoni*) las tasas de depredación por chitas (*Acinonyx jubatus*) son más elevadas en los machos solitarios que en los grupos, debido a que éstos se ubican en la periferia de los grupos. Se observó que las hembras dedican más tiempo a la vigilancia que los machos, lo que resulta en más ataques a los machos, además de que son menos precavidos. Sin embargo, cuando los chitas atacan a hembras solitarias tienen más éxito de caza que si atacan machos solitarios, ya que éstos tienen más capacidad de escape y reaccionan más rápido a un ataque (FitzGibbon, 1990).

Son varias las especies de mamíferos sociales que funcionan como presas en las que se ha registrado que la vigilancia en los machos es menor que en las hembras, como es el caso de las gacelas (FitzGibbon, 1990), elefantes, búfalos, antílopes (*Loxodonta africana*, *Kobus kob*, *Aepycerus melampus*) (Burger y Gochfeld, 1994) y canguros (*Macropus giganteus*) (Pays y Jarman, 2008). Sin embargo, se sabe de otras especies en donde los machos tienen tasas de vigilancia más elevadas que las hembras, como por ejemplo los monos capuchinos (Rose y Fedigan, 1995), el mono verde (*Cercopithecus aethiops*) (Isbell y Young, 1993), cebras (*Equus burchelli*), antílope africano (*Kobus defassa*) y el ñú azul (*Connochaetes taurinus*), pero esto puede reflejar más una competencia intraespecífica, y que la vigilancia está más dirigida hacia individuos conespecíficos intrusos o hembras receptivas (Burger y Gochfeld, 1994).

En el caso de los coatíes, se registró algo muy particular, después de los estímulos los individuos que realizaron por más tiempo los comportamientos antidepredación fueron las hembras reproductivas. Las hembras en grupo tuvieron una duración intermedia de los comportamientos antidepredación, siendo los machos solitarios los que realizaron por menos tiempo estos comportamientos, a pesar de estar solitarios y que varias hembras estuvieran receptivas a un apareamiento. Lo que no refleja claramente la razón de la vigilancia por parte de los machos de esta especie.

Se han generado dos hipótesis para explicar las diferencias encontradas en la vigilancia y tasas de depredación entre machos y hembras en el coatí *Nasua nasua* (Di Blanco y Hirsch, 2006), que podrían aplicarse a la especie de este estudio. La primera sugiere que las hembras podrían vigilar más para proveer los beneficios de la adecuación inclusiva (cuidado de crías emparentadas) a su descendencia y al grupo, mientras que los machos presentan menos vigilancia, debido a que la progenie en el grupo puede no ser propia. La segunda afirma que los machos son menos susceptibles que las hembras a la depredación debido a su mayor tamaño corporal. En este estudio no se puede llegar a conclusiones definitivas debido a que no se determinaron las tasas de depredación en ambos sexos; sin embargo el hecho de que las hembras en grupo vigilen más que los machos solitarios, puede apoyar más la primera hipótesis. De igual manera, se observó que los machos solitarios tienen una gran capacidad de tolerancia ya sea a la

presencia humana o a lo que pueda significar un peligro (observaciones personales); lo que tal vez se debe a las características físicas de estos individuos.

Estructura social

En los coaties se pueden observar diferentes estrategias sociales durante todo su ciclo de vida (Figura 4) en donde es muy clara la alternancia entre asocialidad y socialidad de los individuos adultos (Gompper, 1996). En este estudio únicamente observamos en estado solitario a hembras reproductivas y a algunos machos adultos; las hembras adultas no reproductivas sólo se registraron en grupos de diferentes tamaños.

La estructura social en animales, en particular en mamíferos, depende en mayor medida del tipo de hábitat en el que se encuentran. Por ejemplo, el venado cola blanca varía el tamaño de grupo de acuerdo a la disponibilidad de alimento debido a la época del año (Lagory, 1986). Este autor observó que durante el otoño, época de abundancia de alimento, los grupos eran pequeños en los campos abiertos, a diferencia de otras temporadas, cuando estos grupos son más comunes en la vegetación densa. Propuso que se mantienen en grupos reducidos en estos hábitats cerrados debido a que tienen más dificultades de mantener contacto entre los miembros del grupo cuando la visibilidad es limitada (Lagory, 1986). En las áreas abiertas los depredadores tienen mejor visibilidad de las presas, por lo que en estas zonas los organismos tienden a formar grupos más grandes para disminuir la probabilidad de ser depredados, aprovechando el efecto de dilución (Delm, 1990). Otra estrategia para los individuos solitarios o en grupos pequeños es mantenerse cerca de las áreas con vegetación para esconderse o escapar de los depredadores: por ejemplo los grupos grandes de alces de Alaska (*Alces alces gigas*) explotan áreas más alejadas de los bordes de bosques que los individuos solitarios o los grupos chicos (Molvar y Bowyer, 1994).

A diferencia de lo reportado por Kaufmann (1962), en este estudio sí se observaron centinelas en los grupos. Al igual que en otros trabajos se observaron grupos mixtos, con presencia de machos adultos (Gompper y Krinsley, 1992; Gompper *et al.*, 1997; Booth-Bincizk *et al.* 2004), lo que se debe a que la población del sitio se encontraba en época reproductiva. Se ha reportado que la cantidad de machos asociados a grupos aumenta durante el periodo reproductivo, alcanzando un promedio de 3.7 machos por grupo (Booth-Bincizk *et al.*, 2004). A

diferencia del trabajo antes mencionado, el promedio de machos por grupo en este estudio fue muy bajo, lo que puede deberse a la diferencia en la densidad de coatíes en los sitios.

En cuanto a las hembras, en los estudios realizados se reportan grupos de diferentes tamaños (Burger y Gochfeld, 1992; Hass y Valenzuela, 2002). En nuestro estudio el promedio de hembras adultas es muy similar a lo reportado por Hass y Valenzuela (2002), en donde el número de hembras por grupo varió de dos a 10 individuos, y en el 75% de los grupos se presentaron entre tres y siete hembras, registrándose un promedio de cinco hembras por grupo. En los trabajos antes mencionados y en el presente, se encuentran diferencias en el tipo de hábitat, a pesar de lo cual los promedios de hembras adultas por grupo no varían. En el caso del trabajo de Booth-Binczik y colaboradores (2004), éste fue realizado en Tikal en donde la vegetación es densa; el trabajo de Hass y Valenzuela (2002) se llevó a cabo en Arizona y Jalisco, donde los sitios de estudio son contrastantes en cuanto a vegetación, actividad humana y disponibilidad de agua (Valenzuela, 1998); y por último, nuestro estudio fue realizado en Playa del Carmen, una zona altamente urbanizada y fragmentada, con algunos remanentes de vegetación. La coherencia en el número de hembras en cualquier tipo de ambiente, puede explicar el éxito de esta especie aún en lugares muy fragmentados y antropizados. Los grupos de coatíes pueden mantener el tamaño que les resulte más efectivo para la búsqueda de alimento y los beneficios antidepredación, variando el tamaño dividiéndose cuando son muy grandes o juntándose con otros cuando son muy pequeños; muy similar a lo reportado en venados (Lagory, 1986). Sin embargo, no se pueden realizar comparaciones concisas, por lo que sería interesante profundizar en esta área comparando los resultados arrojados por estos estudios para obtener información más respaldada y firme que permita conocer la variación de los tamaños y características de los grupos en diferentes zonas de distribución del coatí.

Uso de llamadas intra y heteroespecíficas en coatí

En los grupos mixtos observados, pudo registrarse de manera aislada que algunos de los machos asociados a los grupos, en ocasiones, fueron los individuos que emitieron las señales de alarma ante la presencia de algún visitante o trabajador del sitio o algún evento que los asustara; lo que

ha sido poco reportado y contrasta con lo observado en Tikal, en donde nunca se registraron machos en grupos realizando señales de alarma (Booth-Bincizk *et al.*, 2004).

El uso de llamadas de alarma heteroespecíficas (e.g. pea en este estudio) no pudo comprobarse de manera clara en este trabajo. Se esperaba que los coatíes aumentaran significativamente los comportamientos antidepredación después de la emisión de la llamada, sin embargo, solo se observó una reacción de los individuos solitarios en la disminución del tiempo de alimentación y aumentando la realización de los comportamientos de desplazamiento. Esto puede deberse a que al no contar con más vigilancia de otros individuos, los solitarios son más sensibles a las señales de otras especies que realizan llamadas de alarma y que indican algún peligro potencial. Si bien los coatíes de este estudio no respondieron fuertemente, se ha observado que estos organismos se asocian con algunas aves que funcionan como centinelas heteroespecíficas (ver: Beisiegel, 2007), pero hasta el momento no se ha estudiado una asociación formal entre los coatíes y algún ave que emita llamadas de alarma. Asimismo, en la zona de estudio hay una baja densidad de peas, por lo que es posible que los coatíes no reconozcan esa llamada como una alerta. Para comprobar que los coatíes utilizan llamadas de otras especies, se necesitaría realizar pruebas con especies que son más abundantes en la zona, como es el caso de la chara yucateca (*Cyanocorax yucatanicus*).

Las reacciones a los estímulos de depredadores potenciales fueron variables en los individuos. Al estímulo de perro, únicamente reaccionaron algunos de los individuos, lo que puede apuntar a una experiencia previa con perros en los alrededores del aviario, originando un aprendizaje que en un futuro encuentro les permite reaccionar a esta señal (Ramakrishnan y Coos, 2000). En las hembras en grupo fue común observar la reacción al ladrido de perro de un solo individuo provocando un efecto de cascada de huida en el resto del grupo. En los individuos solitarios, pocas veces se registró la huida como reacción a este estímulo; estos individuos permanecían vigilando o inmóviles después del mismo, probablemente para localizar visualmente al depredador potencial y evaluar el peligro. Los animales silvestres que habitan cerca de zonas urbanas reaccionan a los ladridos de los perros, aunque éstos no estén a la vista, incrementando la vigilancia (Randler, 2006b). Tal es el caso de las gallinas de agua (*Fulica atra*), que incrementan la vigilancia después de la emisión de ladridos de perro (Randler, 2006b); y algunas aves de

pastizales (*Pooecetes gramineus*, *Sturnella neglects*) y venados (*Odocoileus hemionus*) que responden alejándose de la zona o alertándose cuando se acerca una persona con un perro (Miller *et al.*, 2001). Sería muy interesante continuar esta línea de estudio, aumentando estímulos olfativos y visuales para explorar y comparar la reacción de los coatíes, y de esta forma conocer cuáles estímulos provocan más reacción en esta especie.

Conclusiones

Los coatíes alternan dos estrategias sociales durante todo su ciclo de vida: la asocialidad y la socialidad. La estrategia asocial es adquirida por las hembras cuando entran en la etapa reproductiva, se compensa con la realización de más comportamientos antidepredación durante el forrajeo, mostrando una disyuntiva más marcada entre vigilancia y alimentación durante la reproducción y la presencia de crías.

Las señales auditivas de riesgo de depredación tuvieron un efecto diferencial en los tres grupos de estudio, siendo más claro para los estímulos de los depredadores potenciales. Los grupos de estudio disminuyeron el tiempo de alimentación y aumentaron los niveles de vigilancia ante los tres estímulos auditivos; sin embargo, fueron las hembras reproductivas las que más reaccionaron al estímulo de halcón, aumentando los comportamientos antidepredación después de este estímulo, lo que posiblemente se deba a la presencia de crías en los nidos. Esto sugiere que los coatíes son capaces de diferenciar las señales emitidas por los depredadores, y en consecuencia modifican y adquieren estrategias que les permiten detectar eficazmente un depredador. A partir de lo anterior, se concluye que los coatíes se enfrentan a la disyuntiva alimentación-vigilancia, sobre todo las hembras lactantes o con crías a quienes se les suman los costos de la reproducción, el cuidado y protección de las crías.

Se comprobó un efecto de la etapa reproductiva sobre las estrategias antidepredación y de forrajeo en las hembras. Las hembras reproductivas evalúan más las señales del ambiente, huyen menos y realizan más comportamientos de vigilancia; a diferencia de las hembras en grupo, que responden con más huídas.

En este estudio se analizaron algunos elementos que permiten entender la adaptabilidad que tienen los coatíes para adaptarse a ambientes urbanizados (Foto 11), adquiriendo nuevos elementos en su dieta y estrategias conductuales que les permiten asegurar la supervivencia; lo que confirma la alta plasticidad conductual de la especie. En nuestro sitio de estudio fue posible observar una gran cantidad de individuos viviendo en los alrededores, habituados a diferentes condiciones que han alterado su entorno. A partir del experimento con el estímulo del perro, fue claro que algunos de los individuos del estudio habían tenido experiencia previa con estos animales. Las experiencias previas con fauna asociada a los humanos, con vehículos y turistas

altera los comportamientos de las especies que ahí habitan y obliga a estas poblaciones a adaptarse a estos nuevos elementos y utilizar fuentes de alimento de origen antrópico (basura, alimentos para mascotas, etc). Es de gran importancia continuar con estudios que reporten cómo estos organismos enfrentan las modificaciones en su entorno por actividades antropogénicas y los cambios climáticos, para tener un mayor conocimiento de la plasticidad conductual de esta especie.

Recomendaciones

Los grupos de coatíes que se encuentran en el fraccionamiento PlayaCar en Playa del Carmen, parecen estar totalmente habituados a la urbanización del sitio. A partir de los recorridos por el lugar pudimos constatar que se distribuyen y se alimentan en diversas áreas a lo largo del fraccionamiento. Son organismos que toleran la presencia de humanos, vehículos y mascotas (perros); y han sido capaces de adaptarse a los cambios acelerados en la zona en los últimos años. La visita de algunos de los grupos de coatíes al aviario se debe a que es uno de los pocos remanentes de vegetación “conservados” dentro del fraccionamiento, que cuenta con árboles que brindan alimento por temporadas y que pueden utilizar para realizar sus dormitorios y nidos; además de que el alimento que se les brinda a las aves es un recurso permanente para estos individuos. El principal problema de la presencia de los coatíes en el aviario era que se alimentaban del alimento proporcionado a los flamencos, lo que representaba un costo para los administradores del lugar. Este problema fue resuelto, cambiando el contenedor de alimento para las aves a un islote en el estanque de la zona de alimentación; de esta forma se evitó que los coatíes tengan acceso a este alimento. Es importante mencionar que durante los seis meses de trabajo y observación de la población de coatíes, nunca se registró un ataque de estos individuos a algún ejemplar del aviario. Es difícil evitar que los coatíes continúen visitando el aviario, sin embargo a partir de este estudio se hacen algunas recomendaciones al Aviario Xaman Ha, que se muestran en el Anexo II, junto con una monografía (Anexo III) en la que se plantean los daños más comunes ocasionados por la especie y algunos métodos de control y prevención de daños.

Literatura citada

- Alcock, J. 1997. *Animal Behavior. An evolutionary approach*. 6ª edición. Sinauer Association.
- Arenz, C. y Leger, D. 1997. The antipredator vigilance of adult and juvenile thirteen-lined ground squirrels (Sciuridae: *Spermophilus tridecemlineatus*): visual obstruction and simulated hawk attacks. *Ethology*. **103**: 945-953.
- Baack, J. y Switzer, P. 2000. Alarm calls affect foraging behavior in eastern chipmunks (*Tamias striatus*, Rodentia: Sciuridae). *Ethology*. **106**: 1057-1066.
- Barclay, R. 1989. The effect of reproductive condition on the foraging behavior of female hoary bats, *Lasiurus cinereus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **24**: 31-37.
- Begon, M., Harper, J. y Townsend, C. 1996. *Ecology*. Blackwell Science. EUA.
- Beisiegel, B. 2007. Foraging association between Coatis (*Nasua nasua*) and Birds of the Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica*, **39**: 283-285.
- Berger, J., Swenson J.E. y Persson I. 2001. Recolonizing carnivores and naive prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science*. **291**:1036–1039
- Beauchamp, G. 2003. Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioral Processes*. **63**:111–121.
- Blumstein, D. y Armitage, K. 1997. Alarm calling in yellow-bellied marmots: The meaning of situationally-specific calls. *Animal Behaviour*. **53**: 143-171.
- Blumstein, D., Daniel, J., Griffin, A. y Evans, C. 2000. Insular tammar wallabies (*Macropus eugenii*) respond to visual but not acoustic cues from predators. *Behavioral Ecology*. **11**: 528–535
- Blumstein, D., Cooley, L., Winternitz, J. y Daniel, J. 2008. Do yellow-bellied marmots respond to predator vocalization? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **62**: 457-468.

- Boesman, P. 2006. Birds of Mexico. MP3 sound collection. Peter Boesman y Birdsound.nl.
- Booth-Binczik, S., Binczik, G. y Labisky, R. 2004. Lek-like mating in white-nosed coatis (*Nasua narica*): socio-ecological correlates of intraspecific variability in mating systems. *Journal Zoology of London*. **262**: 179-185.
- Borries, C., Larney, L., Lu, A., Ossi, K. y Koenig, A. 2008. Costs of group size: lower developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. *Behavioral Ecology*. **19**: 1186-1191.
- Bouskila, A., y Blumstein, D. 1992. Rules of thumb for predation hazard assessment: predictions from a dynamic model *The American Naturalist*. **139**:161-176.
- Burger, J. y Gochfeld, M. 1992. Effect of group size on vigilance while drinking in the coati, *Nasua narica* in Costa Rica. *Animal Behaviour*. **44**: 1053-1057.
- _____. 1994. Vigilance in African Mammals: Differences among Mothers, Other Females, and Males. *Behaviour*, **131**:153-169.
- Caro, T. 2005. *Antipredator defences in birds and mammals*. The University Chicago Press, Chicago, Estados Unidos. 592 pp.
- Celis-Murillo, A., González-García, F. y Meltzer, D. 2008. Cantos de las aves de México: Península de Yucatán. Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo.
- Childress, M. y Lung, M. 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behavior of conspecifics? *Animal Behaviour*. **66**: 389-398.
- Clutton-Brock, T. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, 337: 260-262.

- Clutton-Brock, T., Albon, S. y Guinness, F. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press. p 3-46.
- Colagross, A. y Cockburn A. 1993. Vigilance and grouping in the eastern grey kangaroo, *Macropus giganteus*. *Australian Journal of Zoology*. **41**:325-334.
- Daly, M., Wilson, M., Behrends, P. y Jacobs, L. 1990. Characteristics of kangaroo rats, *Dipodomys merriami*, associated with differential predation risk. *Animal Behaviour*. **40**: 380-389.
- Decker, D. 1991. Systematics of the coatis, genus *Nasua* (Mammalia:Procyonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. **104**: 370-386.
- Delm, M. 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **26**:337-342.
- Delibes, M., Hernández, L. e Hiraldo, F. 1989. Comparative food habitats of three carnivores in Western Sierra Madre, México. *Zeitschrift Säugetierkunde*. **54**: 107-110.
- Di Blanco, Y. y Hirsch, B. 2006. Determinants of vigilance behavior in the ring-tailed coati (*Nasua nasua*): the importance of within-group spatial position. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **61**: 173-182.
- Duarte, I. 2005. Aspectos zoonosológicos de la interacción entre fauna silvestre y animales domésticos en una comunidad maya de la región de Calakmul. Tesis de Maestría. ECOSUR-Unidad Chetumal.
- Elgar, M. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*. **64**:13-33.

- Emmons, L. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals*. The University of Chicago Press. Chicago. 281 pp.
- Fichtel C. 2004. Reciprocal recognition of sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) and redfronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) alarm calls. *Animal Cognition*. **7**:45–52.
- FitzGibbon, C.. 1990. Why do hunting cheetahs prefer male gazelles? *Animal Behaviour*. **40**:837-845.
- _____. 1993. Antipredator strategies of female Thomson's gazelles with hidden fawns. *Journal of Mammalogy*. **74**: 758-762.
- Fortin, D., Boyce, M., Merrill, E. y Fryxell, J. 2004. Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos*. **107**: 172-180.
- García, E. 1990. Atlas Nacional de México, Vol II. Carta IV(4)10 (A, B), Clima 1:4000000. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geografía. México. D.F.
- Gittleman, J.L. y Thompson, S.D. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist*. **28**:863-875.
- Goodwin, G. 1934. Mammals collected by A. W. Anthony in Guatemala, 1923-1928. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. **68**:1-60.
- Gompper, M. y Krinsley, J. 1992. Variation in social behavior of adult male coatis (*Nasua narica*) in Panama. *Biotropica*. **24**:216-219.
- Gompper, M. 1995. *Nasua narica*. *Mammalian Species*. **487**: 1-10.
- _____. 1996. Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behavioral Ecology*. **7**: 254-263.

- _____. 1997. Population ecology of the white-nosed coatis (*Nasua narica*) on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Zoology* (Londres). **241**: 441-455.
- Gompper, M., Gittleman, J. y Wayne R. 1997. Genetic relatedness, coalitions and social behaviour of white-nosed coatis, *Nasua narica*. *Animal Behaviour*. **53**:781-797.
- Griffin, A., Savani, R., Hausmanis, K. y Lefebvre, L. 2005. Mixed-species aggregations in birds: zenaída doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles, *Quiscalus lugubris*. *Animal Behaviour*, **70**: 507-515.
- Habblewhite, M. y Pletscher, D. 2002. Effect of elk group size on predation by wolves. *Canadian Journal of Zoology*. **80**:800-809.
- Hass, C. y Valenzuela, D. 2002. Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **51**:570-578.
- Hill, H., Carder, D. y Ridgway, S. 2008. Vigilance in female bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) before and after calving. *International Journal of Comparative Psychology*. **21**:35-57.
- Hoogland, J. L. 1985 Infanticide in prairie dogs: lactating females kill offspring of close kin. *Science*. **230**:1037-1040.
- Isbell, L. y Young, T. 1993. Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys, and their implications for group living. *Behavioral Ecology*. **32**: 377-385.
- Janson, C. y Goldsmith, M. 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*. **6**: 326-336.
- Kaufmann, J. 1962. Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica* on Barro Colorado Island Panama. University of California Press, Berkley and Los Angeles, E.U.A.
- Krause, J. y Ruxton, G. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford.

- Kuniy, A., De Morais, M. Y Gomes, E. 2003. Association between olivaceous woodcreeper (*Sittasomus griseicapillus*) and golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*) at Uniao Biological Reserve, Rio das Ostras, Brazil. *Acta Biológica Leopoldensia*, **25**: 261-264.
- Kunz, T. y Hosken, D. 2008. Male lactation: why, why not and is it care? *Trends in Ecology and Evolution*. **24**:80-85.
- Kurta, A., Bell, G., Nagy, K. y Kunz, T. 1989. Energetics of pregnancy and lactation in Free-ranging Little Brown Bats (*Myotis lucifugus*). *Physiological Zoology*. **62**(3): 804-818.
- LaGory, K. 1986. Habitat, group size, and the behaviour of white-tailed deer. *Behaviour*. **98**:168-179.
- Lima, S. 1994. On the personal benefits of anti-predatory vigilance. *Animal Behaviour*. **48**:734-736.
- Lima, S. y Dill, L. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation. *Canadian Journal of Zoology*. **68**:619-640.
- Lipetz y Bekoff, 1982. Group size and vigilance in pronghorns. *Tierpsychol*. **58**, 203-216.
- Martin, P. y Bateson, P. 1986. *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press. Cambridge.
- McGregor, P. 2000. Playback experiments: design and analysis. *Acta Ethologica*. **3**:3-8.
- Miller S.G., Knight R.L. y Miller C.K. 2001. Wildlife responses to pedestrians and dogs. *Wildlife Society Bulletin*. **29**:124-132.
- Molvar, E. y Bowyer, T. 1994. Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. *Journal of Mammalogy*. **75**:621-630.

- Neuhaus, P. y Ruckstuhl, K. 2002. Foraging behavior in Alpine ibex (*Capra ibex*): consequences of reproductive status, body size, age and sex. *Ethology Ecology and Evolution*. **14**:373-381.
- Núñez, R. 1999. Hábitos alimentarios del jaguar (*Pantera onca*, Linnaeus 1758) y el puma (*Puma concolor*, Linnaeus 1771) en la Reserva de la Biosfera Chamela.Cuixmala, Jalisco, México. Tesis, Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo, Morelia, México.
- Oda, R. y Matasaka, N. 1996. Interspecific responses of ringtailed lemurs to playbacks of antidepredator alarm calls given by Verreaux's sifakas. *Ethology*. **102**:441-453.
- Packer, C. y Pusey, A. E. 1995. The Lack clutch in a communal breeder: lion litter size is a mixed evolutionarily stable strategy. *American Naturalist*. **145**:833-841.
- Pays, O., Jarman, P., Loisel, P. y Gerard, J. 2007. Coordination, independence or synchronization of individual vigilance in the eastern grey kangaroo? *Animal Behaviour*. **73**: 595-604.
- Pays, O., Renaud, P., Loisel, P., Petit, M., Gerard, J. y Jarman, P. 2007b. Prey synchronize their vigilant behaviour with other group members. *Proc. R. Soc. B*. **274**:1287-1291.
- Pays, O. y Jarman, P. 2008. Does sex affect both individual and collective vigilance in social mammalian herbivores: the case of the eastern grey kangaroo? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **68**: 757-767.
- Pride, R. 2005. Optimal group size and seasonal stress in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Behavioral Ecology*. **16**:550-560.
- Ramakrishnan, U. y Coss, R. 2000. Recognition of Heterospecific Alarm Vocalizations by Bonnet Macaques (*Macaca radiata*). *Journal of Comparative Psychology*, **114**:3-12.

- Rainey, H., Zuberbühler, K. y Slater, P. 2004. Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proceedings of Royal Society of London B*, **271**:755-759.
- Randler, C. 2006a. Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Ethology*. **112**: 411-46.
- Randler, C. 2006b. Disturbances by dog barking increase vigilance in coots *Fulica atra*. *European Journal of Wild Research*. **52**: 265-270.
- Roberts, G. 1996. Why individual vigilance decline as group size increases. *Animal Behaviour*. **51**: 1077-1086.
- Roff, D. A. 1992 *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman y Hall. Nueva York, E.U.A.
- Rogowitz, G. 1996. Trade-offs in energy allocation during lactation. *American Zoologist*. **36**:197-204.
- Rose y Fedigan, 1995. Vigilance in White-faced capuchins, *Cabus capuinus*, in Costa Rica. *Animal Behaviour*. **49**:63-70.
- Roux, A., Cherry, M., Gyax, L. y Manser, M. 2009. Vigilance behavior and fitness consequences: comparing a solitary foraging and an obligate group-foraging mammal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **63**:1097-1107.
- Russ, J., Jones, G., Mackie, I. y Racey, P. 2004. Interspecific responses to distress calls in bats (Chiroptera: Vespertilionidae): a function for convergence in call design? *Animal Behaviour*, **67**:1005-1014.
- Russell, J. 1981. Exclusion of adult male coatis from social groups: protection from predation. *Journal of Mammalogy*. **62**: 206-208.

- _____. 1982. Timing of reproduction by coatis (*Nasua narica*) in relation to fluctuations in food resources. Pp. 413-431. En: Leigh, E. G., Rand, A.S. y Windsor, D.S. (eds.). *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long Term Changes*. Smithsonian Institution, Washington, 468pp.
- _____. 1983. Altruism in coati bands: nepotism or reciprocity? Pp. 263-290. En: Wasser (ed.). *Social behavior of female vertebrates*. Academic Press, Nueva York. Pp379.
- Sáenz-Méndez, J. 1994. Ecología del pizote (*Nasua narica*) y su papel como dispersador de semillas en el bosque seco tropical, Costa Rica. Tesis de Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Sánchez, S. O. e Islebe, G. 2000. *El Jardín Botánico Dr. Alfredo Barrera Marín. Fundamento y estudios particulares*. Ed. CONABIO-ECOSUR, México. 15-26 pp.
- Searcy, W. y Nowicki, S. 2005. *The evolution of animal communication*. Princeton. Princeton University Press.
- Seyfarth, R., Cheney, D. y Marler, P. 1980. Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, **28**: 1070-1094.
- Seyfarth, R. y Cheney, D. 1990. The assessment by vervet monkeys of their own and another species' alarm calls. *Animal Behaviour*, **40**:754-764.
- Silk, J. 2007. The adaptative value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transaction of The Royal Society B*. **362**: 539-559.
- Smith, H. 1980. Behavior of the Coatí (*Nasua narica*) in captivity. *Carnivore*. **2**:88-136.
- Smythe, N. 1970. The adaptative value of the social organization of the coati (*Nasua narica*). *Journal of Mammalogy*. **51**: 818-820.

Speakman, J.R. 2008. Costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **363**, 375–398.

Stearns, S. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Nueva York.

Templeton, C. y Greene, E. 2007. Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Ecology*. **104**: 5479-5482.

Terborgh, J. 1990. Mixed flocks and polyspecific associations: costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. *American Journal of Primatology*. **21**: 87-100.

Therrien, J.F., D. Cote', S., Bianchet, M.F., y Ouellet, J.P. 2008. Maternal care in white-tailed deer: trade-off between maintenance and reproduction under food restriction. *Animal Behaviour*. **75**:235-243.

Toigo, C. 1999. Vigilance behavior in lactating female Alpine ibex. *Canadian Journal of Zoology*. **77**: 1060-1063.

Treves, A. 2000. Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour*. **60**: 711-722.

Valenzuela, D. 1998. Natural history of the white-nosed coati, *Nasua narica* in a tropical dry forest of western México. *Revista Mexicana de Mastozoología*. **3**: 26-44.

_____. 1999. Efectos de la estacionalidad ambiental en la densidad, la conducta de agrupamiento y el tamaño del área de actividad del coatí (*Nasua narica*) en selvas tropicales caducifolias. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología, UNAM, México, D.F.

_____. 2002. *Nasua narica* (Linnaeus, 1776). En: *Historia Natural de Chamela*: 407-410. (eds.) Noguera, F.A.; Vega, J.H.; García-Aldrete, A.N. y Quesada, M. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.

- _____. 2005. Tejón, coatí. En: *Los mamíferos silvestres de México*: 411-413. (coord.)
Ceballos, G. y Oliva, V.G. FCE-CONABIO.
- Valenzuela, D., Ceballos, G. y García, A. 2000. Mange epizootic in white-nosed coatis in western México. *Journal of Wildlife Diseases*. **36**: 56-63.
- Verdolin, J. y Slobodchikoff, C. 2002. Vigilance and predation risk in Gunnison's prairie dogs (*Synomys gunnisoni*). *Canadian Journal of Zoology*, **80**:1197-1203.
- Verdolin, J. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology Sociobiology*. **60**:457-464.
- White, K. y Berger, J. 2001. Antipredator strategies of Alaskan moose: Are maternal trade-offs influenced by offspring activity? *Canadian Journal of Zoology*. **79**: 2055-1062.
- Zera, A. y Harshman, L. 2001. The physiology of life history trade-offs in animals. *Annual Review Ecology Systems*. **32**:95-126.
- Zhang, S. y Wang, L. 2000. Following of brown capuchin monkeys by white hawks in French Guiana. *Condor*. **102**: 198-201.
- Zuberbühler, K., Jenny, D. y Bshary, R. 1999. The predator deterrence function of primate calls. *Ethology*. **105**:477-490.
- Zuberbühler, K. (2000). Interspecific semantic communication in two forest monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 267, 713-718.

ANEXO I

Cuadro 7. Comparación de la frecuencia promedio de las categorías conductuales entre antes y después (χ^2); y comparación de la duración promedio de las categorías conductuales entre los tres grupos de estudio (KW: Kruskal-Wallis) antes y después en cada estímulo; y entre antes y después en cada uno de los grupo de estudio (W: Wilcoxon). Se muestran los valores de p.

ESTÍMULO	CATEGORÍAS CONDUCTUALES											
	Alimentación				Antidepredación				Desplazamiento			
	KW		W	χ^2	KW		W	χ^2	KW		W	χ^2
HALCÓN	Antes	Después			Antes	Después			Antes	Después		
Machos solos			0.020	0.31			0.012	0.29			0.12	0.46
Hembras solas	0.99	0.47	0.016	0.54	0.08	0.007	0.42	0.57	0.08	0.65	0.09	0.82
Hembras grupo			0.011	0.08			0.44	0.66			0.31	0.88
PEA												
Machos solos			0.032	0.6			0.37	0.25			0.07	0.32
Hembras solas	0.56	0.54	0.036	0.76	0.72	0.44	0.67	0.33	0.21	0.96	0.11	0.15
Hembras grupo			0.09	0.76			0.73	0.47			0.60	0.62
PERRO												
Machos solos			0.016	0.04			0.78	0.44			0.26	0.44
Hembras solas	0.16	0.43	0.012	0.54	0.32	0.40	0.11	0.18	0.18	0.70	0.14	0.24
Hembras grupo			0.010	0.22			0.51	0.34			0.19	0.38

Cuadro 8. Duración promedio (seg) y desviación estándar ($\bar{x}\pm de$) para cada grupo de estudio antes y después de los tres estímulos en las categorías alimentación, antidepredación y desplazamiento.

	Alimentación		Antidepredación		Desplazamiento	
	Antes	Después	Antes	Después	Antes	Después
HALCÓN						
Machos solos	45.4±10.4	25.2±22.7	6.5± 3.68	3.2±2.2	3.1±6.5	7.3±6.6
Hembras solas	46.2±10.4	29.9±18.5	8.1± 5.9	10.2±7.2	1.2±2.2	7±10.5
Hembras grupos	46.2±9.9	17.6±18.4	3.3 ±2.6	4.8±4.3	5.3±5.1	6.5±4.3
PEA						
Machos solos	44.4±13.6	27.1±19.1	6.3±5.9	4.6±4.7	1.18±1.99	4.3±5.2
Hembras solas	50.9±5.2	36±19.1	6.8±4.2	8.5±9.2	0.6±1.26	5.3±7.4
Hembras grupos	40.8±19.3	27±19.2	12.7±15.1	9.37±8.7	3.75±4.80	4.8±7.4
PERRO						
Machos solos	48±12	21.9±23.1	6.09±5.38	6.45±5.63	2.18±4.05	4.8±5.5
Hembras solas	55.3±3.4	30±22.7	3.87±2.30	14.12±12.83	0.25±0.71	2.5±3.1
Hembras grupos	46±13.7	17.5±16.7	6.6±4.4	8±8.21	1.7±2.16	5.5±7.1

Cuadro 9. Frecuencia promedio y desviación estándar ($\bar{x}\pm de$) para cada grupo de estudio antes y después de los tres estímulos en las categorías alimentación, antidepredación y desplazamiento.

	Alimentación		Antidepredación		Desplazamiento	
	Antes	Después	Antes	Después	Antes	Después
HALCÓN						
Machos solos	5±2.4	2.2±2.6	5.1±3.9	4.27±3.9	1±2	1.6±1.7
Hembras solas	5±2.3	3.3±1.9	6.9± 4.9	6.6±1.3	0.7±1.1	1.3±2.1
Hembras grupos	2.6±0.9	1.4±0.9	2.4±1.2	2.9±1.6	1.9±1.5	2.3±1.4
PEA						
Machos solos	5±3.6	3.6±3.1	5.2±3.7	3.4±2.4	0.4±0.5	1.3±1.7
Hembras solas	3.7±2	3.7±2.5	4.7±3.1	5.8±6.3	0.2±0.4	1.3±1.6
Hembras grupos	3.3±1.8	2.8±2.6	6±5.5	5.3±4.2	1±1.2	1.6±1.9
PERRO						
Machos solos	3.8±2	2.2±2.6	4±2.7	4.3±4	0.8±1.4	1.6±1.7
Hembras solas	2.6±1.3	2.6±1.9	2.7±2	6.2±6.7	0.1±0.3	0.6±0.7
Hembras grupos	4.2±2.6	2.3±2.5	5.2±3.2	4.3±4.3	1.4±1.6	1.6±1.8

ANEXO II

Recomendaciones para el Aviario Xaman-Ha

Ya que el área del aviario es uno de los pocos remanentes de vegetación conservada en el fraccionamiento, es difícil que los grupos de coatíes dejen de visitar sus instalaciones, pues representa una zona de refugio y alimentación. Pudimos constatar que esta zona también es importante para los períodos de reproducción y crianza, a diferencia de otras en donde los individuos, sobre todo las crías, están más expuestos.

Durante los seis meses que se realizó el trabajo de campo, los coatíes que visitan el aviario no realizaron ataques a las aves, ni destrozos importantes en el lugar, más que algunos rascaderos en la zona de vegetación y, el que se puede considerar más severo, por el costo que puede generar, es el daño a la red de vuelo. Los individuos solitarios y los grupos, principalmente se acercan a alimentarse de los licuados que se ofrecen en el estanque de patos, sin embargo no terminan con este alimento, ya que en las observaciones realizadas en la tarde, muchas veces se observaron restos de este alimento en los recipientes. Los coatíes se ven atraídos por las mezclas que contienen alimento para gallinas, sobre todo el que colocan en el estanque para patos que tiene ingredientes con importancia nutricional (miel, huevo, alimento gallinas). Los experimentos que se realizaron mostraron que los individuos de los grupos y los solitarios se alimentaron

Los coatíes están habituados a los horarios en los que se proporcionan los alimentos a las aves, las recomendaciones son las siguientes:

- Alternar los horarios de alimentación, retrasando o adelantando por el tiempo que se considere apropiado (hora y media a dos horas); de esta forma se puede disminuir el consumo de alimento por parte de los coatíes y así se permite que las aves se alimenten libremente. Esto sólo podría ser posible, si los cambios de horario de alimentación no producen un efecto negativo en las aves.
- Los coatíes no se acercan cuando los trabajadores están en el área de alimentación, por lo que los trabajadores podrían quedarse por un lapso de tiempo para evitar que los coatíes se acerquen. Otra opción podría ser colocando (sólo en los horarios de

alimentación) un modelo (maniquí) con la vestimenta de los trabajadores, pero se necesitarían hacer pruebas para ver si realmente funciona como amenaza visual para estos organismos.

A partir de los experimentos realizados con estímulos auditivos como señales de riesgo de depredación, se determinó que los coatíes responden a los estímulos disminuyendo el tiempo de alimentación y aumentando los comportamientos antidepredación o, mayormente en el caso de los grupos, huyendo. Aunque los grupos de coatíes huyeran en respuesta al estímulo, algunos de los individuos regresaban a alimentarse, debido a que el estímulo no continuaba y al evaluarlo no lo consideraban un riesgo verdadero. El espantamiento con estímulos auditivos puede ser útil, si se considera un repertorio variado de estímulos que hagan reaccionar a los coatíes (ladridos de perros, motores de vehículos, claxon, motocicletas, etc.). Sin embargo, ya que la realización de los experimentos se llevo a cabo fuera de los horarios de alimentación de las aves, no se conoce cuál es el efecto de las grabaciones sobre éstas. Por lo que antes de utilizar este método, se tendrían que hacer pruebas para verificar que las aves no se vean afectadas.

ANEXO III

Monografía Coatí (*Nasua narica*, *N. nasua*)

COATÍ (*Nasua narica*, *N. nasua*)



Reino:	Animalia
Phylum:	Cordata
Subphylum:	Vertebrata
Clase:	Mammalia
Orden:	Carnívora
Familia:	Procyonidae
Género:	<i>Nasua</i>
Especies:	<i>narica</i> , <i>nasua</i>
Nombres:	Coatimundi, coatí, tejón, pizote



Figura 1. Distribución de *Nasua spp*

Distribución

La distribución de las especies y subespecies de coatíes abarca desde el suroeste de Estados Unidos hasta el norte de Argentina (Fig 1). Para la especie *N. narica* el límite inferior de su distribución es el norte de Colombia; se han registrado cinco subespecies en México (Valenzuela, 2005). Su alta adaptabilidad le ha permitido establecerse en una gran variedad de hábitats como zonas secas (matorrales xerófilos), bosques tropicales, bosques mixtos; así como ecosistemas fragmentados y sitios perturbados, que son resultado de la manipulación del ser humano con fines productivos (cultivos), lo que ha marcado una estrecha relación entre ellos.

Biología, reproducción y comportamiento

El coatí es uno de los pocos mamíferos carnívoros con fuerte estructura social y hábitos diurnos. Pesan

entre 3 a 5 kg, y miden entre 80 a 130 cm, Los machos adultos son más grandes que las hembras, y tienen más actividad nocturna. El tiempo de vida de estos individuos es de entre 7 y 8 años. Forman grupos de 5 hasta 50 individuos, que están compuestos por hembras adultas e individuos juveniles de ambos sexos, que cooperan en la crianza y la vigilancia para evitar se depredados. Los machos permanecen en los grupos hasta alcanzar los dos años de edad, posteriormente son excluidos de los grupos y se convierten en individuos solitarios que sólo se reúnen con las hembras durante los cortos periodos reproductivos anuales.

Estos prociénidos semiarborícolas, son clasificados como carnívoros, pero su dieta es omnívora. Se alimentan principalmente de frutas e invertebrados

de la hojarasca, y en menor proporción, de vertebrados terrestres pequeños como ratones, lagartijas, tarántulas e insectos. Es considerado un frugívoro oportunista que consume frutos que son producidos en cantidades abundantes, como las higueras (*Ficus spp.*), el ciruelo (*Spondias spp.*), el ramón (*Brosimum alicastrum*), entre otros.

El periodo reproductivo varía entre locaciones, sin embargo, parece estar asociado con ciclos de abundancia de artrópodos de la hojarasca y de fructificación de varias especies de árboles. El periodo de apareamiento se presenta una vez al año entre enero y abril o entre octubre y febrero dependiendo de la latitud, y tiene una duración de una o dos semanas. El periodo de gestación dura entre 10 y 11 semanas, y por lo general nacen entre 2 a 7 crías. La mayoría de los nacimientos ocurren entre abril y junio. Las hembras realizan nidos en los árboles, en donde permanecen junto con sus crías de manera solitaria hasta que éstas crecen y pueden movilizarse junto con la madre, posteriormente regresan con su grupo de origen.

Importancia biológica y económica

Los coatíes ayudan en el control de las poblaciones de pequeños roedores e insectos que alcanzan la condición de plaga. Constituyen una fuente importante de alimento para grandes depredadores como el puma (*Puma concolor*), el jaguar (*Panthera onca*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), entre otros. De igual forma tienen un rol importante en la dispersión de semillas de los árboles de los que se alimentan.

En algunas zonas dentro de su distribución es una especie apreciada como mascota (Chiapas y Quintana Roo) y alimento (Chiapas). No tiene una importancia económica fuerte, por el contrario, esta especie ocasiona daños importantes en zonas utilizadas por los humanos.

Daños más comunes

Afectan cultivos de maíz y frutales (mangos y plátanos), ocasionan altas pérdidas económicas en

las cosechas de maíz debido a que forman grupos muy numerosos con una capacidad de consumo elevada. Son atraídos especialmente por maíz de granos lechosos y suaves. Asimismo, aunque son pocos los casos reportados pueden llegar a consumir huevos de aves de crianza.

En áreas urbanas se suelen alimentar de basura, dispersándola y ocasionando problemas de contaminación. Ya que durante el forrajeo buscan invertebrados en la hojarasca y la tierra, hacen rascaderos profundos, lo que para muchas áreas turísticas, como campos de golf y jardines, representa un problema.

Son portadores y transmisores de enfermedades como la rabia y la sarna, por lo que cuando presentan estas enfermedades constituyen un problema de sanidad en áreas urbanas y rurales.

Métodos de control y prevención de daños

El uso de los métodos a continuación señalados, dependerá de las características del sitio y del tipo de daño que el individuo o los grupos estén ocasionando.

Método mecánico

Exclusión

Es un método que puede ser muy funcional para esta especie, siempre y cuando las áreas puedan cerrarse por completo, ya que estos organismos tienen alta capacidad de evitar cableados o cercas de alambre. Para evitar la entrada de estos animales a campos de cultivo o sitios de crianza de aves, se pueden colocar cercados muy cerrados o cercas eléctricas con al menos 10cm de espacio entre cada cable. La cerca debe de estar activa durante las horas de más actividad de los coatíes (suele ser en las primeras horas de la mañana y antes del atardecer).

Otra forma de evitar daños en las mazorcas tiernas es colocarles de manera individual cinta adhesiva, alambre o bolsas de plástico.

Trampeo

El trampeo es un método efectivo para los coatíes, ya que son fáciles de atrapar colocándoles cebos que los atraigan, como plátano, mango, alimento para gallinas y en algunos casos sardinas. Las trampas que se utilizan son las Tomahawk (Fig. 2), o bien, alguna otra de fabricación casera que mida al menos 25.4 x 30.5 x 81.3cm y de materiales resistentes. Al igual que los mapaches, los coatíes pueden ser capturados con trampas de garra (No. 1 ó 11/2). Los coatíes machos, presentan características similares a los mapaches, por la vida en solitario y los hábitos nocturnos, por lo que algunos de los métodos utilizados para controlar a los mapaches pueden funcionar para los machos de esta especie (ver Bogges, 1994).

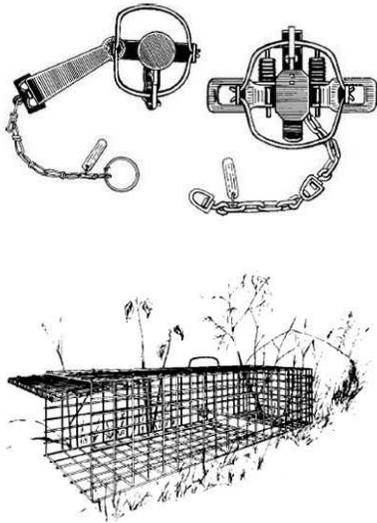


Figura 2. Trampa de garra y Tomahawk.

Caza

Debido a los hábitos diurnos de esta especie este método puede ser accesible y efectivo, se puede centrar la atención a uno de los individuos del grupo, de ser posible al más grande y al que vaya enfrente o en la parte posterior del grupo. Únicamente se le dispara a este individuo, los otros individuos se espantarán, lo que posiblemente,

funcione para evitar que el resto del grupo regrese al área por un período de tiempo.

Método cultural

De presentarse un problema con esta especie en algún cultivo, sobre todo en la siembra de maíz, se deben considerar las siguientes recomendaciones:

- Rotación de cultivos (maíz-fríjol).
- Asocio de cultivo (maíz-fríjol).
- Épocas de siembra.
- Densidad de siembra adecuada.
- Barreras del mismo tipo de cultivo como sacrificio para que se alimenten.

Método químico

Ya que el sentido del olfato está muy desarrollado en esta especie, es muy probable que si se identifica un aroma que sirva como repelente, los organismos se mantengan alejados de la zona.

No se conoce ningún tipo de repelente, tóxicos o fumigantes para el control de esta especie. Sin embargo, sería interesante identificar algún olor que les sea muy desagradable y que les provoque alejarse del sitio. El olor de algún depredador común en el área, podría mantener alejados a estos organismos, pero sería necesario realizar estudios para comprobarlo.

Método etológico

El espantamiento puede ser útil para el control de esta especie, sin embargo, la efectividad a largo plazo no ha sido del todo comprobada. En este método pueden utilizarse diferentes estímulos para obligar a los organismos a retirarse del lugar:

Espantamiento visual

Se utilizan modelos de depredadores que se tenga el conocimiento coexistan en el área (Fig. 3) o un maniquí tipo espantapájaros. Deberán colocarse cerca del sitio al que llegan a alimentarse o en el camino por el que llegan al lugar. Para tener más efecto de espantamiento, se recomienda que los modelos se cambien de lugar constantemente.



Figura 3. Ejemplos de modelos de depredadores: águila real (*Aquila chrysaetos*) y jaguar (*Puma onca*)

Estímulos auditivos

Se utilizan grabaciones de diversos orígenes, algunas opciones son: de ladridos de perros, de aves que realicen llamadas de alarma en contra de algún depredador que coexistan con los coatis, grabaciones de vehículos (automóvil/motocicletas) o algún sonido estruendoso que logre espantarlos. Deberán emitirse con un altavoz a un volumen adecuado para lograr que los organismos lo escuchen, desde un lugar cercano (mínimo cinco metros de distancia) a donde se alimentan o por donde entra el grupo de coatis.

El principal problema con el espantamiento auditivo es que los coatis pueden llegar a acostumbrarse a los sonidos y por lo tanto dejar de responder a estos estímulos, por lo que la efectividad del método se ve reducida a un periodo de tiempo límite. Se recomienda utilizar diferentes estímulos y emitirlos alternadamente para evitar el acostumbramiento y mantener la efectividad del método por lo menos en toda la temporada de cosecha.

Para el control de esta especie se recomienda probar diferentes métodos hasta encontrar el que mejor se adecúe a las condiciones del sitio, ya que debido a la alta adaptabilidad, tolerancia y acostumbramiento de esta especie a la presencia humana, los métodos utilizados posiblemente tengan que modificarse y alternarse.

Bibliografía complementaria

<http://www.animaldiversity.ummz.umich.edu>

Bogges, E. 1994. Prevention and control of wildlife damage. Institute of Agriculture and Natural Resource. University of Nebraska.

Gompper, M. 1995. *Nasua narica*. *Mammalian Species*. **487**: 1-10.

Kaufmann, J. 1962. Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica* on Barro Colorado Island Panamá. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, E.U.A.

Monge, J. 2007. ¿Qué son las plagas vertebradas? *Agronomía Costarricense*. **31**: 11-121.

Nájera-Cordero, K. 2010. Comportamiento antidepredación durante el forrajeo en respuesta a diferentes señales de riesgo de depredación en el coati (*Nasua narica*). Tesis de Maestría. ECOSUR.

Valenzuela, D. 1998. Natural history of the white-nosed coati, *Nasua narica* in a tropical dry forest of western México. *Revista Mexicana de Mastozoología*. **3**: 26-44.

Valenzuela, D. 2005. Tejón, coati. En: *Los mamíferos silvestres de México*: 411-413. (coord.) Ceballos, G. y Oliva, V.G. FCE-CONABIO.

Ilustraciones:

<http://www.wild-about-trapping.com/images>

http://www.costaricalink.com/costa_rica_fauna

<http://www.minaxtarantulas.sebiologicoatimundi>

<http://conabioweb.conabio.gob.mx/bancoimagenes>

<http://www.donramiro.com.mx/jaguar.jpg>



ANEXO IV

Artículo enviado a publicación

Title: Social and reproductive conditions as determinant of predation risk response during foraging in the white-nosed coati (*Nasua narica*)

Karla Nájera-Cordero¹, Sophie Calmé^{1,2}, Yann Hénaut¹ & David Valenzuela-Galván³

1 El Colegio de la Frontera Sur, Área de Conservación de la biodiversidad. Av. Centenario km 5.5. CP. 77014 Chetumal, Quintana Roo, México

2 Université de Sherbrooke, Département de Biologie, 2500 boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada J1K 2R1

3 Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC-UAEM). Departamento de Ecología Evolutiva, Av. Universidad No. 1001, CP. 62209. Cuernavaca Morelos, México.

Corresponding autor:

Karla Nájera-Cordero

E-mail: karla_cnc@yahoo.com

Tel: 55 56419373

1 **Abstract**

2 In some animals the social and reproductive conditions modify the foraging and
3 vigilance strategies. Anti-predatory and foraging-resting-moving behaviors are
4 mutually exclusive, implying a trade-off. In this study, we explore the foraging-anti-
5 predatory trade-off in the white-nosed coati (*N. narica*). This species forms groups of
6 females and juveniles, while adult males are solitary; however, during the breeding
7 season females become solitary. We tested the responses of adult males and females to
8 predation risks in relation to social group. The foraging and anti-predatory behaviors
9 were measured on gregarious females, solitary females and solitary males in response
10 to three auditory signals related to predation risk: Brown jay alarm call, barking dogs
11 and Roadside hawk call. In all three categories of individuals, anti-predatory behaviors
12 increased while foraging duration decreased after the stimuli, showing that all were
13 perceived as related to predation risks. This effect was higher for the Roadside hawk
14 stimulus in solitary females, possibly due to the presence of young in the nest. The
15 reproductive stage had an effect on anti-predatory and foraging strategies in females.
16 Compared to gregarious females, solitary females increased the vigilance, but fled less
17 in response to predation-related signals. Solitary males showed similar strategy to
18 solitary females. The plasticity in behavioral responses according to the nature of
19 predation risk and social group in the white-nosed coati might explain, at least
20 partially, why this species adapts very well to anthropogenic landscapes.

21

22 **Key words:** vigilance, foraging, gregarious, solitary, anti-predation behavior,
23 reproduction status, social group, auditory signals.

24

25 **Introduction**

26 All animal species are faced with situations requiring them to make decisions that are
27 crucial for their survival; this imposes costs that generate trade-offs among different
28 strategies to maximize benefits while minimizing energy demands (Caro 2005; Di
29 Blanco & Hirsch 2006). Any strategy intended to avoid predation means a choice
30 between positive and negative consequences (Roux et al. 2009). Anti-predatory
31 response patterns are shaped by trade-offs between benefits associated with the
32 successful detection of predators and behavioral patterns related to fitness such as
33 foraging, mating and territorial defense. Animals that are prey should optimize the
34 trade-off between foraging and vigilance (Elgar 1989; Verdolin 2006). As spending
35 too much time in vigilance can have a negative effect on the energy gained during
36 foraging (Arenz & Leger 1997), vigilance or alarm calls of others individuals may be
37 advantageous anti-predatory strategies to ensure survival.

38 In mammals, sociality offers benefits to individuals, such as increasing the probability
39 of detecting predators, locating food resources, as well as mating opportunities
40 (Burger & Gochfeld 1994; Silk 2007). However, sociality also imposes costs, as it
41 increases the competition for accessing resources and mates (Isbell & Young 2002)
42 and can make the groups more conspicuous to predators (Krause & Ruxton 2002; Silk
43 2007). The cost of sociality varies for individuals depending on their energy
44 requirements, such as when females are gestating or lactating and the accumulation of
45 energy reserves becomes critical (Ruckstuhl 1998; Neuhaus & Ruckstuhl 2002).

46 Therefore, during such high-energy demanding periods a switch in the balance of costs
47 and benefits of feeding and vigilance behaviors can be expected (Lima & Dill 1990;
48 Di Blanco & Hirsch 2006; Fortin et al. 2004). It is known that foraging and anti-

49 predatory behaviors are modified according to social condition (Roux et al. 2009), sex
50 (FitzGibbon 1990; Pays & Jarman 2008), and reproductive status (Barclay 1989;
51 FitzGibbon 1993; White & Berger 2001; Neuhaus & Ruckstuhl 2002), creating trade-
52 offs on which survival depends (FitzGibbon 1990; Caro 2005).

53 The white-nosed coati (*Nasua narica*, WNC) is among the few social carnivore
54 species which shift their sociality a few weeks before giving birth, remaining solitary
55 until the young are able to follow the mother and then meet with their group (Gompper
56 1995). However, little is known about the trade-off between anti-predatory behaviors
57 and foraging when females change their social group in response to their reproductive
58 status, as well as the different anti-predatory strategies that they adopt.

59

60 *Study species*

61 Coatis are among the few carnivorous mammals with strong social structure and
62 diurnal semi-arboreal habits living in the Neotropics (Gompper 1995, Valenzuela
63 1998). They form groups of 10-33 related individuals (Gompper 1995), composed of
64 adult females and juveniles of both sexes. These groups are characterized by a high
65 degree of organization and cooperation among members (Kaufmann 1962; Russell
66 1983).

67 Males remain within groups until they reach sexual maturity (at approximately two
68 years of age). Adult males become solitary and meet with the females only for mating
69 (Kaufmann 1962; Gompper 1997).

70 The breeding period is highly synchronized and occurs once a year between January
71 and April (depending on latitude) and lasts one to four weeks (Gompper 1995).

72 During this period, females adopt a solitary condition for intermittent periods of time

73 (Gompper 1997), sometimes joining groups or a solitary male (pers. obs.). Gestation
74 lasts between 10 and 11 weeks (Gompper 1995). Females leave the group three to four
75 weeks before giving birth and remain apart until the offspring are able to follow; then
76 they return to the group (Kaufmann 1962; Russell 1981).

77 The main predators of the WNC vary geographically within its range, but adults are
78 usually predated by medium to large carnivores (Núñez et al. 2000; Hass &
79 Valenzuela 2002). Young and juveniles are also preyed on by eagles (e.g. *Aguila*
80 *chrysaetos*), hawks (e.g. *Buteo* spp.), boa (*Boa constrictor*) and occasionally by some
81 primates (Kaufmann 1962; Gompper 1995; Valenzuela 1998). In addition, these
82 procyonids are chased by dogs in rural areas (Goodwin 1934).

83 In terms of predation and life histories of males and females of this species, sociability
84 is known to represent a big anti-predatory benefit. Hass and Valenzuela (2002) found
85 that predation was higher in solitary adults than in adults living in groups. In
86 particular, for females in nesting season (i.e., solitary), the daily rate of predation was
87 6.5-13 times higher than for females within groups.

88 Because of its social and life habits, WNC is a good model species for developing
89 detailed behavioral studies to understand the relation between behavioral plasticity,
90 including strategies to avoid predation, and adaptability to landscape changes.

91

92 The purpose of this work was to study the foraging-anti predatory trade-off in the
93 WNC in relation to social group, and hence female reproductive status, in order to
94 answer the following questions: do females and males respond differently to auditory
95 stimuli that represent a predation risk? And if so, is this differential anti-predatory
96 response related to social group and therefore to the degree of gregariousness? To

97 answer these questions, we measured the foraging and anti-predatory behaviors of
98 WNC in response to predation risk signals in gregarious females, solitary females and
99 solitary males.

100

101 **Methods**

102 *Study area*

103 Our study took place at the Xaman-Ha Aviary (20°37'03.52''N, 87°04'50.56''W), a
104 1.23 ha compound located south of Playa del Carmen City, at the north of Quintana
105 Roo State in southern Mexico. The aviary is part of an altered semi evergreen forest
106 (with areas of natural vegetation, human made gardens, and a Golf course) in a matrix
107 of fully urbanized area to the north and natural forest to the south. The area was
108 developed in the early 1990s.

109 In addition to the bird species found in captivity and semi-captivity, the study area
110 hosts several species of wild mammals such as raccoons (*Procyon lotor*), agoutis
111 (*Dasyprocta punctata*), White-tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) and coatis (*Nasua*
112 *narica*), as well as many bird species, including raptors such as eagles and hawks
113 (*Buteo* spp).

114

115 *Study individuals*

116 Our study was done between January and August, 2009, while the aviary was used by
117 several groups of WNC of varying sizes as well as by several solitary males. Before
118 the beginning of the study, we registered that groups and solitary individuals visited
119 the aviary in the morning (between around 09:00 and 10:30 h) and in the afternoon
120 (around 17:00 h and up to roosting at nightfall). In the aviary, WNC feed on the food

121 provided to the birds and remain near feeding areas or roost in trees. Therefore it was
122 possible to record the behavior of the WNC individuals using the aviary under such
123 semi-controlled circumstances. Coatis had habituated to human visits in the aviary;
124 therefore, no pre-experimental habituation was necessary.

125 Based on our observations, the breeding season of WNC at our study site was not as
126 synchronized and brief as reported elsewhere (Kaufmann, 1962; Gompper 1995). The
127 breeding season was considered the period of the year starting with individuals
128 seeking a partner to reproduce and ending when newborns and nursing females rejoin
129 groups. Based on this definition, the breeding season started in mid January (when the
130 firsts copulations were observed) and continued until late July. The highest frequency
131 of single and gestating females was observed in early May; at this time some
132 copulation was registered. Thus, female coatis were classified as gregarious (i.e. living
133 within a group) or solitary (i.e. reproductive at the end of the gestation or lactating).

134

135 *Auditory signals of predation risk*

136 To test WNC responses to potential predation risks we chose the sounds produced by
137 three species that coexist with coatis in the study area or nearby, and thus can work as
138 auditory signals of predation risk for coatis: Roadside hawk (*Buteo magnirostris*), dog
139 (*Canis familiaris*) and Brown jay (*Cyanocorax morio*). The first two species are
140 considered as potential predators of coatis at different life-stages. Hawk calls are
141 known to induce anti-predatory behavior in young and juvenile WNC (Kaufmann
142 1962). Dogs are known to chase, hurt and eventually kill coatimundis (Goodwin
143 1934), therefore its barking should be considered a signal of potential predation risk,
144 especially where both species coexist. The Brown jay produces alarm calls when it

145 detects the presence of a potential danger, and it is known that alarm calls of some
146 species (e.g. jays, apostlebirds, chickadees) cause heterospecific antipredator
147 behavior (Johnson et al., 2003; Randler, 2006a).

148 The calls of Brown jay and Roaside hawk were obtained from the CD "Cantos de aves
149 de México: Península de Yucatán" (Celis-Murillo *et al.* 2008) and "Birds of Mexico"
150 (Boesman 2006). Dog barks were obtained from direct recordings. Two different
151 recordings of each auditory stimulus were used, in order to avoid pseudo-replication
152 (McGregor 2000). We used the software Cool Edit Pro Version 2.00 ® to edit the
153 sounds tracks. The time recordings of the stimuli were as follows: 16 and 18 s for the
154 two hawk stimuli, during which there were four and seven calls, respectively; the two
155 dog stimuli lasted for 12 and 16 s (13 barks and 12 barks, respectively) and the two
156 brown jay stimuli ranged from 12-14 s, encompassing respectively eight and 17 alarm
157 calls.

158 The stimuli were played using the same volume with an Altec Lansing M602 speaker.

159 In the area visited by WNC we established four food stations, separated by 2 m
160 between neighboring stations, which served as bait to keep the individuals long
161 enough in the area to be able to perform the tests. The food stations were located 12 m
162 away from the speaker (hidden on a tree), the observer was 7-8 m from the food
163 stations, and 4 m from the speaker.

164 Auditory stimuli tests were conducted from April 30 to August 3, 2009; with a total of
165 10 repetitions of each stimulus. Stimuli were performed alternatively to prevent
166 habituation (Randler 2006b), and the closest stimulus tests were on consecutive days.

167 We used a video camera (Sony Handycam ®) to record all auditory stimuli tests.

168 Video recording started when WNC individuals arrived at the feeding stations; after

169 one minute (used as control), the stimulus was played for 10-19 s (depending on the
170 species) and video recording lasted for 60 s after the stimulus ended (modified from
171 Randler 2006b). Thus, each video recording lasted 131-139 s (depending on the
172 species).

173 For hawk stimulus we performed tests with 11 solitary females, eight gregarious
174 females and nine males; for dog stimulus test were carried out with nine solitary
175 females, nine gregarious females and 11 males; finally, for brown jay stimulus tests
176 were performed with 10 solitary females, eight gregarious females, and 11 males.

177

178 *Behavioral records*

179 Video recordings were reviewed using focal sampling to record the behaviors of
180 recorded individuals. The advantage of this sampling is that, for a given period of
181 time, it records all the occurrences and length of a given behavior, covering all
182 behaviors occurring during the sampling time (Martin & Bateson 1986). Recording
183 was continuous for each individual during the total time of video-recording. We
184 identified 23 behaviors that were grouped into six categories: feeding (ALIM), anti-
185 predatory (ANTI), foraging (FOR), simultaneous feeding and vigilance (ALIM+VIG),
186 movement (MOVE), no movement (NO MOVE). MOVE and NO MOVE were used
187 only when the corresponding behavior could not be attributed to another of the
188 previous categories.

189

190 **Statistical Analyses**

191 The observations of the behavioral categories before the three stimuli were grouped
192 Behavioral categories with a minimum of 50 observations were taken into account for
193 comparative analysis. In order to keep only independent categories, we checked for
194 simple correlation (Pearson correlation) among the resulting behavioral categories.
195 Thus, further analyses were performed for the following behaviors: feeding
196 (consumption at any of the food stations); movement (moving from one place to
197 another), and anti-predatory, composed of 13 behaviors (e.g. vigilance, immobility,
198 turns and lift head, flee, among others). The average duration and frequency of each
199 behavioral category, before and after the stimulus, were also obtained. Due to the lack
200 of normality of data, we performed Pearson Chi-square (χ^2) statistics to compare the
201 frequency of each behavioral category before and after stimulation in the three
202 categories of studied individuals (i.e. solitary male, solitary female and gregarious
203 female). To compare the duration of each behavioral category we performed: 1) a
204 Kruskal-Wallis test (KW) among the three categories of studied individuals before and
205 after the stimulus, and 2) a Wilcoxon test (W) for paired samples before and after the
206 stimulus for each behavioral and individual category. Finally, to determine if the
207 frequency of anti-predatory strategies differed between sexes and solitary or
208 gregarious individuals, we used a likelihood ratio-test for goodness-of-fit (G- test). All
209 means are reported as \pm SE.

210

211 **Results**

212 *Categories of studied individuals*

213 Based on the observations and records of individuals who visited the place, and on the
214 reproductive stage of the adult individuals, we classified our observations in three
215 different categories of individuals: A) solitary males, represented by adult males, not
216 living with a group. However, some of these males could be recorded for brief periods
217 coupled with a female; B) solitary females, represented by adult females in the last
218 portion of its reproductive period. These females remained solitary because they are
219 approaching the time of delivery (pregnant), or because they had young in the nest
220 (infants); and C) Gregarious females, represented basically by non reproductive adult
221 females within groups.

222

223 *Response to auditory signals of predation risk*

224 From all registered individuals, we obtained a total of 891 behavioral samples before
225 and 865 after stimulus. We considered only the behavioral categories that were
226 represented by more than 50 observations in total (5.6%): feeding (38.4%), anti-
227 predation (45.7%) and movement (7.7%).

228 For all the categories of studied individuals, the frequencies of the behaviors did not
229 vary before and after of any of the three stimuli ($\chi^2 \leq 11.33$; $2 \leq df \leq 12$; $p \geq 0.08$), except
230 in the case of dog stimuli in which the solitary males showed less feeding after the
231 stimuli ($\chi^2 = 14.33$; $df = 7$; $p = 0.04$).

232 In the pre-stimuli observations no differences were found in the time spent on any of
233 the three behavioral categories between the categories of studied individuals on the
234 three auditory tests (KW: $H \leq 4.86$, $df = 28$; $p \geq 0.08$). However, post-stimuli statistical
235 differences in duration of anti-predatory behavior between solitary males, solitary
236 females and gregarious females after dog stimuli we observed a tendency to spend

237 more time for anti-predatory behavior for solitary female. However, we notice a
238 significant higher direction of anti-predatory behavior for solitary female after hawk
239 stimulus (KW:H=9.67; df=27; p=0.007) (Figure 1). Feeding and movement
240 behavioral categories did not differ between categories of studied groups after
241 auditory stimuli of predation risk (KW:H \leq 1.783; df=28; p \geq 0.410). The duration of
242 feeding events differed before and after stimuli for the three categories of studied
243 individuals (Figure 2), decreasing after the three stimuli: males (W:z \geq 2.40; 8 \leq df \leq 10;
244 p \leq 0.03), solitary females (W:z \geq 2.08; 8 \leq df \leq 10; p \leq 0.03) and gregarious females
245 (W:z \geq 2.40; 8 \leq gl \leq 11; p \leq 0.01); except for the gregarious females after brown jay
246 stimulus (W:z=1.68; gl=6; p=0.09). Solitary males spent more time for
247 antidepredation behaviors before the hawk stimulus than after (Solitary males: before
248 hawk stimulus: 6.56 \pm 3.68 vs after hawk stimulus: 3.22 \pm 2.28; W:z=2.48; df=8;
249 p=0.012). However, in the case of solitary males, for the other kind of stimuli there
250 are no statistical differences (before brown jay stimulus: 6.36 \pm 5.94 vs after brown jay
251 stimulus: 4.64 \pm 4.78; W:z=0.88; df= 8; p= 0.37; before dog stimulus: 6.09 \pm 5.38 vs
252 after dog stimulus: 6.45 \pm 5.63; W: z=0.26; df= 8; p= 0.78). All other categories of
253 individuals show no statistical differences in anti-predation behaviors for hawk
254 stimuli (Solitary female: mean before: 8.18 \pm 5.96; mean after: 10.18 \pm 7.19; W:z=0.8;
255 df= 10; p= 0.42; Gregarious female: mean before: 3.37 \pm 2.62; mean after: 4.87 \pm 4.32;
256 W:z= 0.76; df= 7; p= 0.44), for brown jay stimuli (Solitary female: mean before:
257 6.8 \pm 4.26; mean after: 8.5 \pm 9.2; W:z=0.41; df= 9; p= 0.67; Gregarious female: mean
258 before: 12.75 \pm 15.14; mean after: 9.37 \pm 8.7; W:z= 0.33; df= 7; p= 0.73) and for dog
259 stimuli (Solitary female: mean before: 3.87 \pm 2.30; mean after: 14.12 \pm 12.83; W:z=1.6;

260 $df= 8$; $p= 0.1$; Gregarious female: mean before: 6.6 ± 4.4 ; mean after: 8 ± 8.21 ; $W:z=$
 261 0.65 ; $df= 8$; $p= 0.51$).

262 Despite of a tendency to spent more time in movement after a stimulus regardless the
 263 nature of it, no statistically significant differences were observed: hawk (Solitary
 264 male: mean before: 3.11 ± 6.51 ; mean after; 7.33 ± 6.69 , $W:z= 1.12$; $df= 10$; $p= 0.26$;
 265 solitary female: mean before: 1.27 ± 2.24 ; mean after: 7 ± 10.56 , $W:z=1.46$; $df=8$;
 266 $p=0.14$; gregarious female: mean before: 5.37 ± 5.07 ; mean after: 6.5 ± 4.38 , $W:z=1.3$;
 267 $df=8$; $p=0.19$); brown jay (Solitary male: mean before: 1.18 ± 1.99 ; mean after;
 268 4.36 ± 5.22 , $W:z=1.78$; $df=10$; $p=0.07$; solitary female: mean before: 0.6 ± 1.26 ; mean
 269 after: 5.3 ± 7.44 , $W:z= 1.6$: $df=9$; $p=0.1$; gregarious female: mean before: 3.75 ± 4.80 ;
 270 mean after: 4.87 ± 7.40 , $W:z=0.52$; $df=7$; $p=0.6$) and dog (Solitary male: mean before:
 271 2.18 ± 4.05 ; mean after; 4.82 ± 5.56 , $W:z=1.2$; $df=10$; $p=0.26$; solitary female: mean
 272 before: 0.25 ± 0.71 ; mean after: 2.5 ± 3.12 , $W:z=1.46$; $df=8$; $p=0.14$; gregarious female
 273 after: mean before: 1.7 ± 2.16 ; mean after: 5.5 ± 7.06 , $W:z=1.3$: $df=8$; $p=0.19$).

274

275 *Escape strategy by sex and condition*

276 To compare the response rates in each group, the data of the three stimuli were
 277 assembled for each response in each group of study (Table 1). A similar pattern was
 278 observed for solitary, who rarely escaped from played stimulus. Results for gregarious
 279 females yield no clear answer ($G: 0.66$; $df=1$; $p=0.41$), since there is no significant
 280 difference between those escape and those who remain on the site. Nonetheless,
 281 escape occurred more often than for solitary individuals. In contrast, for solitary males
 282 and females the strategy is evident, with a much higher proportion of individuals who
 283 remain in the study area than those who escape (Table 1).

284

285 **Discussion**

286 After a signal risk solitary males, solitary and gregarious females decreased the
287 duration of feeding, showing an effect to all kind of auditory stimuli. However, we just
288 observed a tendency to increase the time of antipredation and movement behaviors,
289 maybe because the behavioral responses were very different depending of individuals,
290 particularly between coatis that escape and those who stay. Our results showed that the
291 response to the stimulus representing a potential predation risk is different for solitary
292 females (i.e., reproductive at the end of the gestation or lactating) than that of
293 gregarious females.

294 In mammals, females in reproductive stage (gestation and with offspring) commonly
295 modify foraging strategies and anti-predatory behaviors (Barclay 1989). Their
296 behavioral changes, such as an increased vigilance and reduced feeding when young
297 offspring are present or modified activity levels, have been documented in several
298 species, some examples are the rocky mountain elk (*Cervus elaphus*), bottlenose
299 dolphins (*Tursiops sp.*), Alpine ibex (*Capra ibex*) and moose (*Alces alces*) (e.g.
300 FitzGibbon 1990, 1993; Colagross & Cockburn 1993; Burger & Gochfeld 1994;
301 Molvar & Bowyer 1994; Toigo 1999; Neuhaus & Ruckstuhl 2002; Childress & Lung
302 2003; Hill et al. 2008). Our work is consistent with those previous observations on
303 different species of mammals, as we observed higher levels of anti-predatory
304 behaviors in the reproductive female coati than in the solitary males and gregarious
305 females.

306 While practically all solitary females of coatis stay in place and remained eating after a
307 predatory stimuli, half of the gregarious females prefer to leave the feeding place and

308 stop eating. This confirms that although there is a potential risk in the environment,
309 reproductive females should eat to meet their physiological needs, regardless of the
310 threat. A similar strategy was reported for the Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) where
311 females with young individuals fed as much as males and females without them, but
312 rested less and were more vigilant (Toigo 1999). This is however an unusual strategy,
313 as many studies in mammals have reported that the reproductive females or females
314 with offspring spend less time foraging compared to solitary males and females
315 without offspring. Some examples are the pronghorn (*Antilocapra americana*) (Lipetz
316 & Bekoff 1982), hoary bats (*Lasiurus cinereus*) (Barclay 1989), and Alaskan moose
317 (*Alces alces gigas*) (Molvar & Bowyer 1994).

318 Gregarious females had more escape responses than solitary individuals. This may
319 occur because the sudden escape of one individual produces a group response, as it has
320 been observed in the white-tailed deer, where large groups escape more than the small
321 groups (LaGory 1987). This cascade effect in the group can allow them to escape from
322 predators by the dilution effect (Delm 1990). However, this strategy that causes a
323 reduced time for feeding is not always linked with a predator attack. In contrast,
324 solitary females assess more the environmental signals by fleeing less and performing
325 more vigilance behaviors, which allows them to feed more to accumulate energy for
326 maintenance and care of their offspring and to further perceive additional dangers.

327 The solitary condition may represent an advantage over the anti-predatory and
328 foraging success (Gompper, 1996; Roux et al, 2009) (i.e. reproductive females). It is
329 known that predators locate large groups easily (Habblewhite & Pletscher 2002; Silk
330 2007), so the benefit of being solitary, in relation to predation, could be that these
331 females contrary to the groups could be less easy to locate. The group gives benefits

332 against predation (Burger & Gochfeld 1992; Krause & Ruxton 2002; Silk 2007), but in
333 a group, pregnant females or with offspring, is more vulnerable to predators because
334 they cannot escape as fast as the others group members. Solitary males and females
335 have shown to have a higher risk of predation than coatis living in groups (Hass &
336 Valenzuela 2002). This suggests that once located, the solitary are easier to capture, as
337 well as individuals from groups that are weaker, very young or old, or moving away
338 from its herd for example, to give birth (e.g. lions (*Panthera leo*), Packer and Pusey
339 1995; prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*), Hoogland 1985; coatimundi (*Nasua*
340 *narica*), Kaufmann 1962). Being solitary implies increased levels of vigilance to
341 compensate for the lack of help in detecting predators. The coatis show differences in
342 the time spent in anti-predatory behaviors (vigilance, turn and lift head, immobility),
343 being the solitary females those who perform more vigilant behavior after the stimuli,
344 especially hawk stimulus; this can be linked to the breeding season, particularly by the
345 presence of young individuals. Di Blanco and Hirsch (2006) found that in *Nasua*
346 *nasua* groups with juveniles (<6 mo), the vigilance levels increased, because
347 individuals at this age class are more susceptible to be predated. The young and
348 juveniles of this species are commonly preyed by hawks, eagles and boas (Kaufmann
349 1962). Thus, increased anti-predatory behaviors after the hawk stimulus may be
350 because it is interpreted as a potential danger to offspring in the nests or in the
351 surroundings of the food area. Moreover, predation rates increased when female coatis
352 are nesting (Hass & Valenzuela 2002) and this is consistent with our observations, i.e.,
353 solitary coatis increased vigilance levels after predation risk stimuli. In terms of
354 foraging, the benefits of being solitary for coatis have been studied mostly in solitary
355 males of this species. The male asociality has been explained based on the difference

356 in size relative to females. Its larger size creates a greater need for food intake, so
 357 males leave the bands to increase foraging success (Gompper 1994). Males and
 358 solitary females in our study stay in place after predator stimuli, but not the gregarious
 359 ones (Table 1); in this way, solitary individuals take advantage of the possibility of an
 360 increased feeding. Gompper (1996) has shown that solitary individuals (males and
 361 females) have greater success in fruit foraging than groups and sub adult individuals.
 362 The same author also found no significant differences in foraging between solitary
 363 males and solitary females. In several phyletic groups have been shown that living in
 364 group involve costs in terms of distribution of food, because intraspecific competition
 365 within the group (Janson & Goldsmith 1995; Treves 2000; Borries et al. 2008).
 366 Solitary male and female coatis may avoid intraspecific competition because both
 367 increase the feeding time and therefore their foraging success.
 368 There are several species of social mammals that are preys for which a lower vigilance
 369 in males than in females has been registered; this is the case of the Thomson's gazelles
 370 (FitzGibbon 1990), African elephant, Uganda kob, impala (*Loxodonta africana*, *Kobus*
 371 *kob*, *Aepycerus melampus*) (Burger & Gochfeld 1994) and kangaroo (*Macropus*
 372 *giganteus*) (Pays & Jarman 2008). However, in other species males have higher rates
 373 of monitoring than females, such as the capuchin monkeys (Rose & Fedigan 1995),
 374 the vervet mokey (*Cercopithecus aethiops*) (Isbell & Young 1993), zebras (*Equus*
 375 *burchelli*), Defassa water-buck (*Kobus defassa*) and the blue wildebeest
 376 (*Connochaetes taurinus*) (Burger & Gochfeld 1994). Nonetheless, this may reflect
 377 intraspecific competition, and also that vigilance is more directed towards conspecific
 378 intruders or receptive females (Burger & Gochfeld 1994). The obtained energy is
 379 directed to different aspects for each sex (Clutton-Brock 1992; Kunz & Hosken 2008).

380 In males, the energy is used for maintaining the body size in order to defend their
381 territory against other smaller solitary individuals (females or males) and probably to
382 get greater access to females during the mating period. It can also increase the
383 possibilities to defend themselves if they encounter with predators (ocelot, big snakes,
384 eagles; Gompper 1994). On the other hand, during the reproductive period, females
385 direct their energy mainly for pregnancy or breastfeeding (Rogowitz 1996; Therrien et
386 al. 2008). Our observations show that solitary males and females present practically
387 the same responses to predator stimuli, with the exception of females being more
388 sensitive to the hawk, surely because it is a juvenile predator. The convergence in
389 behavioral responses between solitary individuals of both sex may be explained by a
390 higher energy requirement for solitaries than gregarious coatis.

391 In response to our questions, we have shown in this study that gregarious and solitary
392 conditions do affect the behavioral strategy of anti-predation in coatis, and are more
393 important than the sex of the individuals. There is only a specificity for solitary female
394 that are sensitive to predatory stimuli related to juvenile predators. However, solitary
395 male and female do present the same trade off for eating or escape but not for the same
396 reasons.

397

398 **Acknowledgements**

399 We thank to the Aviario Xaman-Ha for allowing us to conduct fieldwork in the
400 compound. We are grateful to Esteban Benítez for his assistance in the field, and to
401 Juan Hernández-Cordero, for their helpful comments on previous versions of this
402 manuscript. This contribution is part of the postgraduated work of the first author
403 (KNC). This study was supported by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-

404 México (CONACyT) through a scholarship for KNC (245112/213405) and El Colegio
405 de la Frontera Sur, through an institutional fund to SC.

406

407 **Cited Literature**

408 Arenz, C. & Leger, D. 1997. The antipredator vigilance of adult and juvenile thirteen-
409 lined ground squirrels (Sciuridae: *Spermophilus tridecemlineatus*): visual obstruction
410 and simulated hawk attacks. *Ethology* **103**, 945-953.

411 Boesman, P. 2006. Birds of Mexico. MP3 sound collection. Peter Boesman and
412 Birdsound.nl.

413 Borries, C., Larney, L., Lu, A., Ossi, K. & Koenig, A. 2008. Costs of group size: lower
414 developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. *Behav. Ecol.*
415 **19**, 1186-1191.

416 Burger, J. & Gochfeld, M. 1992. Effect of group size on vigilance while drinking in
417 the coati, *Nasua narica* in Costa Rica. *Anim. Behav.* **44**, 1053-1057.

418 Caro, T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. The University Chicago
419 Press. E.U.A.

420 Celis-Murillo, A., González-García, F. & Meltzer, D. 2008. Cantos de las aves de
421 México: Península de Yucatán. Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo.

422 Childress, M. & Lung, M. 2003. Predation risk, gender and the group size effect: does
423 elk vigilance depend upon the behavior of conspecifics? *Anim. Behav.* **66**, 389-398.

424 Clutton-Brock, T. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press. p
425 3-46.

426 Colagross, A. & Cockburn A. 1993. Vigilance and grouping in the eastern grey
427 kangaroo, *Macropus giganteus*. *Aust. J. Zool.* **41**, 325-334.

- 428 Delm, M. 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behav. Ecol.*
429 *Sociobiol.* **26**, 337-342.
- 430 Di Blanco, Y. & Hirsch, B. 2006. Determinants of vigilance behaviour in the ring-
431 tailed coati (*Nasua nasua*): the importance of within-group spatial position. *Behav.*
432 *Ecol. Sociobiol.* **61**, 173-182.
- 433 Elgar, M. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical
434 review of the empirical evidence. *Biol. Rev.* **64**, 13-33.
- 435 Fitzgibbon, C.D. 1990. Why do hunting cheetahs prefer male gazelles? *Anim. Behav.*
436 **40**, 837-845.
- 437 Fitzgibbon, C.D. 1993. Antipredator strategies of female Thomson's gazelles with
438 hidden fawns. *J. Mamm.* **74**, 758-762.
- 439 Fortin, D., Boyce, M., Merrill, E. & Fryxell, J. 2004. Foraging costs of vigilance in
440 large mammalian herbivores. *Oikos* **107**, 172-180.
- 441 Gittleman, J.L. & Thompson, S.D. 1988. Energy allocation in mammalian
442 reproduction. *Am. Zool.* **28**, 863-875.
- 443 Gompper, M. 1995. *Nasua narica*. *Mamm. Species.* **487**, 1-10.
- 444 Gompper, M. 1996. Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*):
445 foraging costs and benefits. *Behav. Ecol.* **7**, 254-263.
- 446 Gompper, M. 1997. Population ecology of the white-nosed coatis (*Nasua narica*) on
447 Barro Colorado Island, Panama. *J. Zool. Lond.* **241**, 441-455.
- 448 Gompper, M., Gittleman, J. & Wayne R. 1997. Genetic relatedness, coalitions and
449 social behaviour of white-nosed coatis, *Nasua narica*. *Anim. Behav.* **53**, 781-797.
- 450 Goodwin, G. 1934. Mammals collected by A. W. Anthony in Guatemala, 1923-1928.
451 *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **68**, 1-60.

- 452 Habblewhite, M. & Pletscher, D. 2002. Effect of elk group size on predation by
453 wolves. *Can. J. Zool.* **80**, 800-809.
- 454 Hass, C. & Valenzuela, D. 2002. Anti-predator benefits of group living in White-
455 nosed coatis (*Nasua narica*). *Behav. Ecol. and Sociobiol.* **51**, 570-578.
- 456 Hill, H., Carder, D. & Ridgway, S. 2008. Vigilance in female bottlenose dolphins
457 (*Tursiops sp.*) before and after calving. *Int. J. Comp. Physiol.* **21**, 35-57.
- 458 Hoogland, J.L. 1985 Infanticide in prairie dogs: lactating females kill offspring of
459 close kin. *Science* **230**, 1037-1040.
- 460 Isbell, L. & Young, T. 1993. Social and ecological influences on activity budgets of
461 vervet monkeys, and their implications for group living. *Behav. Ecol.* **32**, 377-385.
- 462 Janson, C. & Goldsmith, M. 1995. Predicting group size in primates: foraging costs
463 and predation risks. *Behav. Ecol.* **6**, 326-336.
- 464 Johnson, F.R., McNaughton, E.J., Shelley, C.D. & Blumstein, D. 2003. Mechanism of
465 heterospecific recognition in avian mobbing calls. *Aust. J. Zool.* **51**, 577-585.
- 466 Kaufmann, J. 1962. Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica* on Barro
467 Colorado Island Panama. University of California Press, Berkley and Los Angeles,
468 E.U.A.
- 469 Krause, J. & Ruxton, G. 2002. Living in groups. Oxford University Press, Oxford.
- 470 Kunz, T. & Hosken, D. 2008. Male lactation: why, why not and is it care? *Trends.*
471 *Ecol. Evol.* **24**, 80-85.
- 472 LaGory, K. 1986. Habitat, group size, and the behaviour of white-tailed deer.
473 *Behaviour* **98**, 168-179.
- 474 Lima, S. & Dill, L. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation. *Can.*
475 *J. Zool.* **68**, 619-640.

- 476 Lipetz, V.E. & Bekoff, M. 1982. Group size and vigilance in pronghorns. *Tierpsychol.*
477 58, 203-216.
- 478 Martin, P. & Bateson, P. 1986. *Measuring behavior. An introductory guide.*
479 Cambridge University Press. Cambridge.
- 480 McGregor, P. 2000. Playback experiments: design and analysis. *Acta Ethol.* **3**, 3-8.
- 481 Molvar, E. & Bowyer, T. 1994. Costs and benefits of group living in a recently social
482 ungulate: the Alaskan moose. *J. Mamm.* **75**, 621-630.
- 483 Nájera-Cordero, K. 2010. Comportamiento antidepredación durante el forrajeo en
484 respuesta a diferentes señales de riesgo de depredación en el coatí (*Nasua narica*).
485 Master thesis. ECOSUR-Chetumal, México.
- 486 Neuhaus, P. & Ruckstuhl, K. 2002. Foraging behavior in Alpine ibex (*Capra ibex*):
487 consequences of reproductive status, body size, age and sex. *Ethol. Ecol. Evol.* **14**,
488 373-381.
- 489 Núñez, R., Miller, B. & Lindzey, F. 2000. Food habits of jaguar and pumas in Jalisco,
490 Mexico. *J. Zool.* 252: 373-379.
- 491 Packer, C. & Pusey, A.E. 1995. The Lack clutch in a communal breeder: lion litter
492 size is a mixed evolutionarily stable strategy. *Am. Nat.* **145**, 833–841.
- 493 Pays, O. & Jarman, P. 2008. Does sex affect both individual and collective vigilance
494 in social mammalian herbivores: the case of the eastern grey kangaroo? *Behav. Ecol.*
495 *Sociobiol.* **68**, 757-767.
- 496 Randler, C. 2006a. Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian
497 jays (*Garrulus glandarius*). *Ethology.* **112**: 411-46.
- 498 Randler, C. 2006b. Disturbances by dog barking increase vigilance in coots *Fulica*
499 *atra*. *Eur. J. Wildl. Res.* **52**, 265-270.

- 500 Rogowitz, G. 1996. Trade-offs in energy allocation during lactation. *Am. Zool.* **36**,
501 197-204.
- 502 Roux, A., Cherry, M., Gygax, L. & Manser, M. 2009. Vigilance behavior and fitness
503 consequences: comparing a solitary foraging and an obligate group-foraging mammal.
504 *Behav. Ecol. Sociobiol.* **63**, 1097-1107.
- 505 Rose & Fedigan, 1995. Vigilance in White-faced capuchins, *Cebus capuinus*, in Costa
506 Rica. *Anim. Behav.* **49**, 63-70.
- 507 Ruckstuhl, K. 1998. Foraging behavior and sexual segregation in bighorn sheep.
508 *Anim. Behav.* **56**, 99-106.
- 509 Russell, J. 1981. Exclusion of adult male coatis from social groups: protection from
510 predation. *J. Mamm.* **62**, 206-208.
- 511 Russell, J. 1983. Altruism in coati bands: nepotism or reciprocity? In: *Social behavior*
512 *of female vertebrates* (Wasser, S.K., ed.). Academic Press, New York. Pp. 263-290.
- 513 Silk, J. 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Phil. Trans. R.*
514 *Soc. B.* **362**, 539-559.
- 515 Speakman, J.R. 2008. Costs of reproduction in small mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B.*
516 **363**, 375-398.
- 517 Therrien, J.F., D. Cote', S., Bianchet, M.F. & Ouellet, J.P. 2008. Maternal care in
518 white-tailed deer: trade-off between maintenance and reproduction under food
519 restriction. *Anim. Behav.* **75**, 235-243.
- 520 Toigo, C. 1999. Vigilance behavior in lactating female Alpine ibex. *Can. J. Zool.* **77**,
521 1060-1063.
- 522 Treves, A. 2000. Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Anim.*
523 *Behav.* **60**, 711-722.

524 Valenzuela, D. 1998. Natural history of the white-nosed coati, *Nasua narica* in a
 525 tropical dry forest of western México. Rev. Mex. Mastozool. **3**, 26-44.

526 Verdolin, J. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial
 527 systems. Behav. Ecol. Sociobiol. **60**, 457-464.

528 White, K. & Berger, J. 2001. Antipredator strategies of Alaskan moose: Are maternal
 529 trade-offs influenced by offspring activity? Can. J. Zool. **79**, 2055-1062.

530

531

532

533 **Table 1.** Comparison of categories of studied individuals reactions to three
 534 auditory stimuli of predation risk. Statistic based on a likelihood ratio-test for
 535 goodness-of-fit (G- test).

	Responses		G-test		
	Escape	Stay	G	df	p
Gregarious females	10	14	0.66	1	0.41
Males	3	21	15.1	1	0.00009
Solitary females	3	25	19.7	1	0.00000008

536

537

538

539

540

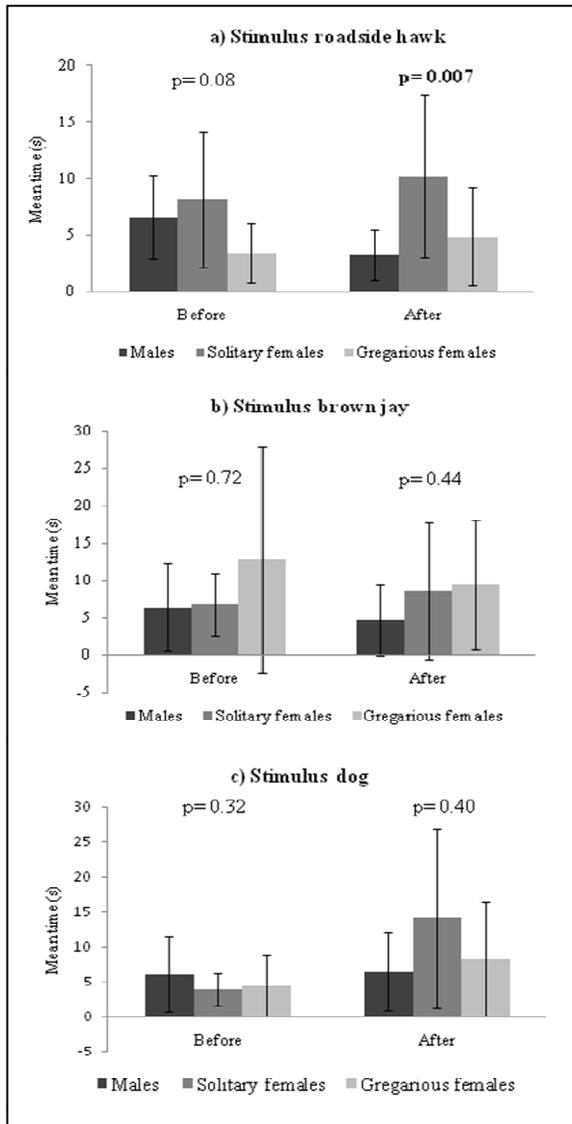


Figure 1. Anti-predatory behavior category before and after of stimuli: a) roadside hawk, b) brown jay and c) dog, for the three categories of studied individuals.

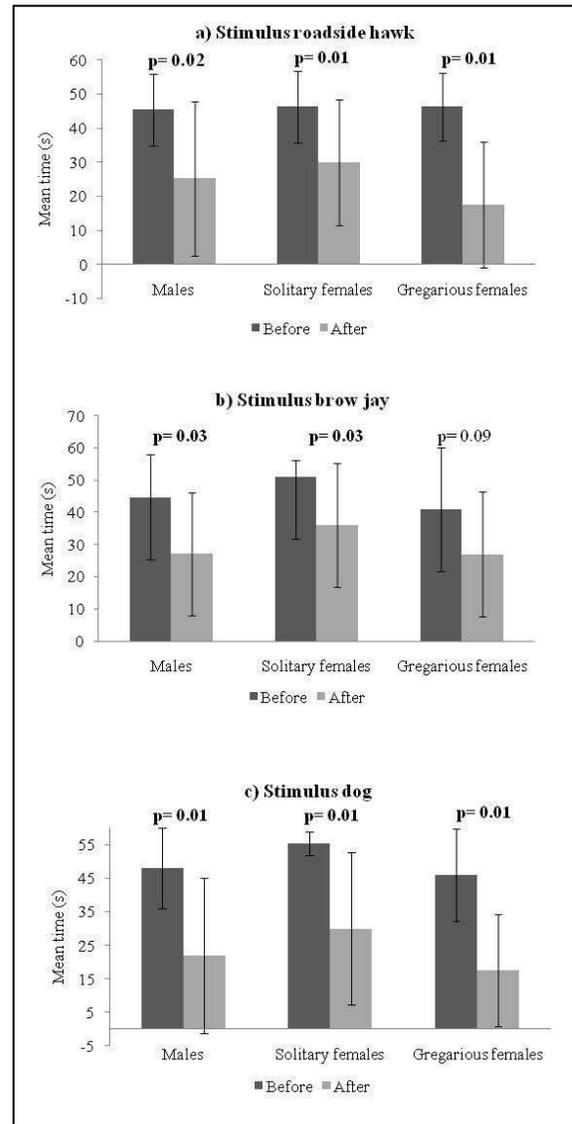


Figure 2. Feeding behavior category before and after of stimuli: a) roadside hawk, b) brown jay and c) dog, for the three groups of study

ANEXO V



Foto 1. Estanque de patos con coatí, tsereque y patos.



Foto 2. Dormidero de coatí en el aviario Xaman-Ha.



Foto 3. Macho adulto solitario



Foto 4. Hembra solitaria lactante



Foto 5. Hembra adulta en grupo realizando comportamientos antidepredación (inmóvil).



Foto 6. Estaciones de alimento para pruebas de estímulos auditivos.

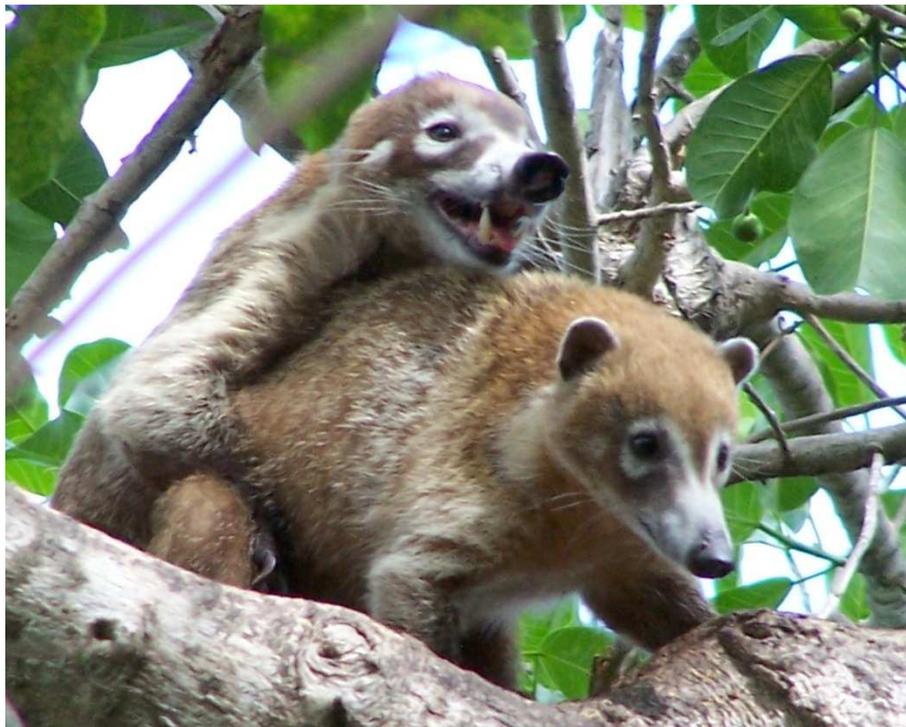


Foto 7. Cópula de coatíes en estrato arbóreo (14 de mayo del 2009).



Foto 8. Individuos de grupo grande huyendo a partir de un estímulo.



Foto 9. Conducta de alimentación en tres individuos.



Foto 10. Comportamiento de vigilancia en una hembra en grupo con crías



Foto 11. Coatí en un ambiente urbanizado.