

University of Valencia.
DOI: 10.7203/metode.81.3142
Article rebut: 16/12/2013, acceptat: 05/03/2014.

MOVIMENTS DE DISPERSIÓ EN ELS PRIMATS

VARIABILITAT EN ELS SEUS PATRONS I CAUSES

PABLO POLO RODRIGO

Els moviments de dispersió en els animals representen decisions crucials per als individus, ja que afecten la seua supervivència i èxit reproductiu, a més de ser un component important de la dinàmica poblacional. En aquest article es descriu la variabilitat en els patrons de dispersió en els primats i algunes de les causes, tant últimes com proximals, a les quals respon.

Paraules clau: competència intragrupal, elecció de parella, infanticidi, depressió consanguínia.

La distribució espacial dels organismes no sol ser aleatòria, sinó que respon als factors biòtics i abiòtics presents en l'ambient. Aquesta distribució, ja siga agregada o dispersa, és el resultat del moviment dels individus cap a la localització que ocupen en cada moment. En aquest sentit, els conceptes de migració i dispersió s'utilitzen per a descriure, de manera general, les característiques de certs moviments que realitzen els organismes. La migració fa referència al moviment conjunt d'un nombre elevat d'individus de la mateixa espècie entre dos hàbitats distints. Els moviments migratoris poden ser cíclics (amb distinta periodicitat, per exemple diària o anual) o d'anada únicament, la qual cosa dóna lloc a diversos patrons migratoris. La dispersió fa referència al moviment que provoca l'allunyament dels individus de les seues àrees natales i/o dels seus progenitors i individus pròxims. Aquests moviments es poden produir en solitari o en petits grups i poden ser actius o passius. La dispersió és una de les característiques clau de les poblacions pel fet que proporciona una connexió genètica entre aquestes i influeix de manera important en els processos demogràfics i en la dinàmica poblacional. En aquest article ens centrarem en els moviments de dispersió en els primats.

■ DISPERSIÓ EN ELS PRIMATS

L'ordre dels primats, al qual pertany l'espècie humana, és constituït per espècies altament socials els individus de les quals viuen en grups, en molts casos durant tota la vida. En aquest sentit la dispersió

dels primats, i en general de les espècies socials, té dues facetes: l'ecològica (dispersió espacial) i la social (dispersió social) (Isbell i Van Vuren, 1996). En la dispersió espacial els individus es traslladen a àrees domèstiques (*home range*) desconegudes, mentre que en la dispersió social els individus es traslladen a nous grups socials. Aquests dos aspectes de la dispersió es poden produir de manera conjunta o no, depenent, principalment, del tipus d'organització social dels grups. En aquelles espècies els grups de les quals defensen un territori, com en el cas dels ximpanzés, la dispersió dels individus sol combinar ambdós aspectes. En altres espècies, com els gorilles o els papions sagrats, les àrees domèstiques dels grups socials se solapen, per la qual cosa, generalment, la dispersió dels individus posseeix un component social però no ecològic. Finalment, la dispersió espacial en absència de dispersió social implicaria el desplaçament de tot el grup social a una àrea domèstica diferent. Aquests desplaçaments solen ser el resultat d'alteracions en l'hàbitat que afecten recursos o factors vitals per a l'espècie, la qual cosa impulsa el grup a cercar nous llocs amb condicions més adients. Encara que hem considerat aquest tipus de moviment com un cas de dispersió espacial, també podria ser valorat com un procés migratori no estacional.

«LA DISPERSIÓ
PROPORCIONA UNA
CONNEXIÓ GENÈTICA ENTRE
LES POBLACIONS I INFLUEIX
DE MANERA IMPORTANT
EN ELS PROCESSOS
DEMOGRÀFICS I EN LA
DINÀMICA POBLACIONAL»

■ PER QUÈ ABANDONAR L'ENTORN NATAL O CONEGUT?

La incorporació a un nou grup social representa en molts casos la pèrdua de les relacions socials

| | Competència intragrupal pels recursos tròfics | Competència intrasexual per parelles reproductives | Evitació de l'endogàmia |
|---|---|---|--|
| Estat de maduresa sexual | No hi ha una relació clara | Durant o després de la maduresa sexual | Abans o durant la maduresa sexual |
| Biaix sexual | Possible | Possible | Sí |
| Evitació comportamental dels aparellaments consanguins abans de la dispersió | No | No | Sí |
| Agressió | Sí | Sí, entre els membres del mateix sexe | No |
| Diferències en l'accés als recursos entre els individus que es dispersen i els que no ho fan | Accés limitat als recursos tròfics per part dels individus que es dispersen | Accés limitat a les parelles reproductives per part dels individus que es dispersen | No hi ha una relació clara |
| Relació entre dispersió i estacionalitat | Sí, relacionada amb l'estacionalitat en els recursos tròfics | Sí, relacionada amb l'estacionalitat reproductiva | No hi ha una relació clara |
| Característiques del grup de destinació | Grups més petits o amb major proporció recursos/dimensions | Grups amb més parelles reproductives o de major qualitat | Grups amb parelles reproductives no emparentades |

Adaptat de la taula 2 de Field i Guatelli-Steinberg, 2003.

Taula 1. Característiques dels patrons de dispersió i la possible relació que mantenen amb les tres principals causes últimes de la dispersió natal.

cooperatives establides en l'anterior grup i la necessitat d'establir noves relacions, amb la consegüent despesa en temps i en energia. Tot això té lloc en un entorn social generalment hostil en el qual els membres del grup (o un subgrup d'aquest) agredeixen l'individu immigrant per desplaçar-lo dels llocs d'alimentació i evitar que s'incorpore al grup. A més, si la dispersió té lloc cap a una àrea desconeguda, l'individu pot esdevenir més vulnerable a l'atac dels depredadors i patir certs costos com els derivats del desconeixement de la localització dels recursos alimentaris. Encara que hi ha estratègies per a reduir aquests costos, com la dispersió en companyia de familiars o l'establiment d'algunes relacions amb el grup abans d'incorporar-s'hi, la dispersió és clarament un procés costós per als individus implicats, la qual cosa ens porta a plantejar-nos per què els individus exhibeixen aquest comportament.

«LA INCORPORACIÓ A
UN NOU GRUP SOCIAL
REPRESENTA EN MOLTS
CASOS LA PÈRDUA DE
LES RELACIONS SOCIALS
COOPERATIVES ESTABLIDES
EN L'ANTERIOR GRUP»

A l'hora d'intentar respondre aquesta qüestió cal distingir entre les causes proximals, que fan referència als mecanismes implicats en l'expressió del comportament, i les causes últimes, que estan relacionades amb les conseqüències adaptatives del comportament i, per tant, amb l'explicació de la selecció i evolució. Entre les possibles causes proximals per a la dispersió en primats es troben: l'atracció per individus d'altres grups, els factors fisiològics, l'estat nutricional de l'individu, les taxes d'interacció amb els membres del grup (entre les quals s'inclouen les agressions o les interaccions sexuals), la coerció o la resposta a perturbacions ambientals. En relació a les causes últimes de la dispersió en primats, s'han suggerit quatre grans categories. En primer lloc, els individus podrien abandonar el seu grup per evitar la competència pels recursos tròfics amb els membres d'aquest,

especialment amb els seus parents. En segon lloc, els individus podrien abandonar el seu grup en resposta a la competència intrasexual per les parelles reproductives, especialment la que ocorre entre parents. En tercer lloc, les femelles podrien emprar la dispersió com una estratègia contra l'infanticidi comès pels mascles. L'infanticidi representa una estratègia adaptativa per a certs mascles no emparentats amb les cries pel fet que redueix el període d'infertilitat postpart i accelera la taxa reproductiva de la femella. Finalment, els individus que abandonen el grup natal podrien obtenir un benefici si s'aparellen amb individus no emparentats i eviten els efectes negatius per a la supervivència de les cries derivats dels aparellaments endogàmics (*i. e.* depressió consanguínia).

Aquests quatre beneficis associats a la dispersió no són mútuament excloents, ja que, encara que la causa primària de la dispersió residira, per exemple, en l'evitació de la competència intragrupal pels recursos tròfics, en dispersar-se un dels sexes com a conseqüència d'aquesta pressió selectiva es podria, al seu torn, reduir el risc d'aparellaments endogàmics en la població o la competència per les parelles reproductives. L'estudi dels patrons de dispersió i, concretament, la determinació de quins individus i en quin moment la practiquen i del mode de dispersió ens pot ajudar a determinar les causes últimes de la dispersió en cada cas (taula 1). Al seu torn, el lloc o grup cap al qual es dispersen els individus també constitueix un factor important que es troba reflectit en alguns dels exemples que presentem en els següents apartats. D'aquesta manera, per exemple, quan la dispersió de les femelles no es troba associada amb la maduresa sexual sinó amb un increment de l'agressió intrasexual dins del grup i, al seu torn, les femelles tendeixen a desplaçar-se a grups menys densos o amb àrees domèstiques de major qualitat en termes de recursos tròfics, podem postular que la causa més probable de la dispersió és la competència pels recursos tròfics dins del grup.

■ CARACTERÍSTIQUES DELS PATRONS DE DISPERSIÓ

Qui es dispersa?

En la majoria de mamífers hi ha un caire en el patró de dispersió en relació amb el sexe: és el mascle el que generalment abandona la unitat natal. Això és degut a l'asimetria en la inversió parental que es produeix de manera general en els mamífers (les femelles hi



Daniele Colombo

Figura 1. En la imatge, dos langurs Hanuman (*Semnopithecus entellus*) a l'Índia. Aquesta espècie de cercopitècids asiàtics forma grups de 15 a 54 individus entre els quals podem trobar un sol mascle reproductor o diversos. La dispersió és masculina i està associada amb la competència per les parelles reproductives.

«EN LA MAJORIA DE
MAMÍFERS HI HA UN CAIRE
EN EL PATRÓ DE DISPERSIÓ
EN RELACIÓ AMB EL SEXE
I ÉS EL MASCLE EL QUE
GENERALMENT ABANDONA
LA UNITAT NATAL»

inverteixen més que els mascles) i que afecta les taxes reproductives potencials (nombre de cries que cada sexe podria produir per unitat de temps si la seua reproducció no es trobara limitada per la disponibilitat de parelles reproductives) i els factors que limiten l'èxit reproductiu en l'un i l'altre sexe (Trivers, 1972). D'una banda, romandre en l'entorn natal permet a les femelles tenir accés a

una font d'aliment coneguda, que representa el factor limitant per a la seua reproducció i, al seu torn, els facilita l'establiment d'una sèrie de relacions cooperatives entre individus emparentats (en dispersar-se els mascles, aquestes relacions s'establirien entre femelles emparentades i formarien les anomenades matrílínies) i no emparentats que té un impacte positiu sobre la seua supervivència i reproducció. D'altra banda, encara que els mascles podrien beneficiar-se igualment de romandre en el seu entorn natal, el seu èxit reproductiu es tro-

ba limitat pel nombre de parelles a què tenen accés, per la qual cosa els costos de la dispersió podrien veure's compensats incorporant-se a unitats en què optimitzaren aquest accés.

En primats hi ha diverses espècies que poden incloure's dins d'aquest patró general de dispersió (taula 2). Un exemple de dispersió masculina associada a la competència per les parelles reproductores el trobem en els langurs comuns o Hanuman (figura 1) (Koenig i Borries, 2001). Aquesta espècie, pertanyent a la família dels cercopitècids, pot formar grups amb només un mascle adult i diverses femelles (unimascle-multifemella) o grups multimascle-multifemella. En el primer cas, els mascles solen abandonar el grup al voltant de la maduresa sexual, encara que poden ser-ne expulsats abans si el mascle dominant (possiblement el seu pare) és reemplaçat per un altre individu aliè al grup. D'altra banda, en els grups multimascle-multifemella, els individus poden romandre durant més temps en les seues unitats natalis abans de dispersar-se. En ambdós casos, la competència per les parelles reproductores es postula com la principal causa de la dispersió. En el primer cas, un mascle és capaç d'expulsar la resta de competidors de la unitat i, en l'altre, el mascle dominant és el que monopolitza la major part de la paternitat en el grup. Els mascles que es dispersen solen unir-se a grups que només contenen mascles en espera de formar o accedir a un grup reproductor.

No obstant això, hi ha diverses espècies que no s'ajusten a aquest patró general de dispersió i en les quals les femelles habitualment abandonen les unitats natalis mentre que els mascles hi romanen (taula 2). Es considera que la competència pels recursos tròfics constitueix la causa més freqüent que determina aquest patró, encara que l'evitació de l'endogàmia o la tria de parella també constitueixen causes probables en certs casos. Les mones aranya llanoses són una espècie del Nou Món, pertanyent a la família dels atèlids, que formen grups multimascle-multifemella amb un sistema de fusió-fissió en què les femelles abandonen habitualment el grup natal al voltant de la maduresa sexual. Encara que no són expulsades agressivament del grup, les femelles adultes les desplacen ben sovint dels llocs d'alimentació, per la qual cosa es pensa que aquesta dispersió és deguda en gran manera a la competència pels recursos tròfics (Printes i Strier, 1999). Els ximpanzés, pertanyents a la família dels homínids, també presenten sistemes socials de fusió-fissió formats per grups multimascle-

«L'INFANTICIDI REPRESENTA
UNA ESTRATÈGIA
ADAPTATIVA PER A CERTS
MASCLES NO EMPARENTATS
AMB LES CRIES PERQUÈ
REDUEIX EL PERÍODE
D'INFERTILITAT POSTPART»



Weesam 2010

Figura 2. Un exemplar de goril·la de muntanya (*Gorilla berengei*) a Uganda. En aquesta espècie, que forma grups amb un o dos mascles reproductors, ambdós sexes es dispersen habitualment de les seues unitats natalis.

multifemella (Stumpf, 2007). Els mascles són filopàtrics, ja que romanen en les seues comunitats natalis, en les quals formen coalicions i cooperen en la defensa del territori, i són les femelles les que es dispersen a altres grups al voltant de la maduresa sexual. No obstant això, a diferència del que ocorre en el cas de les mones aranya llanoses, aquesta dispersió sembla més aviat relacionada amb l'atracció de les femelles cap als mascles de fora del grup que no amb la competició per l'aliment dins del grup. En aquest cas, les causes proximals de la dispersió semblen indicar que aquesta està majoritàriament relacionada amb l'evitació de l'endogàmia, encara que la competència pels recursos tròfics podria estar representant un cert paper en el procés. Finalment, l'espècie humana també representa una excepció al patró general de dispersió en els primats, ja que, encara que ambdós sexes poden abandonar les seues unitats natalis, la dispersió es troba esbiaixada cap a les femelles en la majoria de les societats estudiades (Rodseth *et al.*, 1991).



| Organització social predominant | Sexe que es dispersa majoritàriament | Exemples i possibles causes últimes de la dispersió |
|---------------------------------|--------------------------------------|---|
| Grups multimasclle-multifemella | Mascles | Babuí groc: Competència intrasexual per les parelles reproductives. Macaco rhesus: Competència intrasexual per les parelles reproductives. Competència intragrupal pels recursos. Evitació de l'endogàmia. |
| | Femelles | Mona aranya llanosa: Competència intragrupal pels recursos. Ximpanzé: Evitació de l'endogàmia. Competència intragrupal pels recursos. Còlob vermell occidental: Competència intrasexual per les parelles reproductives. Evitació de l'endogàmia. |
| | Ambdós | Aluata vermell: Competència intrasexual per les parelles reproductives. Competència intragrupal pels recursos. |
| Grups unimasclle-multifemella | Mascles | Langur Hanuman: Competència intrasexual per les parelles reproductives. |
| | Femelles | Papió sagrat: Transferència de les femelles com a conseqüència de la competència i coerció dels mascles. |
| | Ambdós | Goril·la: Competència intrasexual per les parelles reproductives. Evitació de l'endogàmia (en la dispersió natal de les femelles). |
| Grups unifemella-multimasclle | Ambdós | Titi de front negre: Competència intrasexual per les parelles reproductives. |
| Parelles | Ambdós | Gibó de mans blanques: Competència intrasexual per les parelles reproductives. Competència pels recursos. |

Taula 2. Principals patrons de dispersió descrits en primats en funció del tipus predominant d'organització social de l'espècie i del caire sexual en la dispersió. Al seu torn, es mostren diversos exemples i les causes últimes més probables de la dispersió en cada cas.

En altres espècies no hi ha un biaix sexual en el patró de dispersió, ja que ambdós sexes abandonen el grup natal (taula 2). Els goril·les, pertanyents a la família dels homínids, constitueixen un exemple d'aquest patró de dispersió (figura 2). Els seus grups socials són formats per un sol mascle reproductor o, de vegades, per dos, encara que el dominant acapara la majoria dels aparellaments i, per tant, de la paternitat en el grup (Harcourt i Stewart, 2007). Conseqüentment, la principal causa de dispersió en els mascles seria la competència reproductiva. En el cas de les femelles, aquesta dispersió està relacionada amb l'evitació dels aparellaments endogàmics i amb l'elecció de parella.

Per finalitzar, cal assenyalar que el tipus de biaix sexual en la dispersió constitueix un factor important ja que determinarà l'estructura de parentiu dins dels

grups i influirà sobre les característiques de les relacions socials (*i. e.* estructura social). En general, el sexe que es dispersa perd la major part de les relacions socials amb els seus parents. Al seu torn, els vincles que estableix en el nou grup amb els individus del mateix sexe solen ser dèbils o inexistents. En contraposició, el sexe filopàtric, el que roman en el seu entorn natal, estableix forts vincles cooperatius i aliances amb els seus parents i forma el nucli de l'estructura social del grup (matrilínies o patrilínies, depenent del sexe). D'aquesta manera, filopatria, consanguinitat i cooperació solen coincidir. En l'espècie humana, però, les femelles tendeixen a mantenir els vincles amb els seus parents, a pesar de separar-se'n, excepte en societats amb un component patriarcal extrem. Al seu torn, també poden formar vincles cooperatius en els seus nous

grups amb femelles amb les quals no estan emparentades, circumstància que es dona en menor grau en altres espècies de primats amb dispersió femenina amb excepció, potser, dels bonobos. D'altra banda, en aquelles societats humanes en què les femelles són filopàtriques, els mascles tampoc perden els vincles amb els seus parents i, de fet, aquestes societats solen estar caracteritzades per un alt grau d'endogàmia comunitària, ja que els mascles o no abandonen la comunitat natal o es desplacen a grups veïns, moltes vegades dependents de la comunitat natal (Rodseth *et al.*, 1991).

Quan dispersar-se? El moment de la dispersió i la relació amb l'infanticidi

Podem parlar de dos tipus de dispersió social en funció del moment en què té lloc. La dispersió primària (o natal) és la que ocorre al voltant de la maduresa sexual i representa una separació de l'individu del seu grup natal, mentre que la dispersió secundària constitueix un canvi d'unitat social durant l'edat adulta.

El moment en què els individus es dispersen de la seua unitat natal pot ser crític per a la seua supervivència, no obstant això, aquest és un paràmetre que varia substancialment entre espècies i per a diferents individus dins d'una mateixa espècie, com hem vist en el cas dels langurs Hanuman. Es pensa que el moment de la dispersió és determinat pel balanç entre els costos potencials de romandre en el grup (depressió consanguínia, agressió per part dels membres del grup, accés limitat als recursos tròfics i socials) i els costos potencials d'abandonar-lo, que han estat descrits prèviament.

En algunes espècies en què les femelles es dispersen secundàriament, la decisió de quan fer-ho es troba influïda pel risc d'infanticidi (Sterck i Korstjens, 2000). En primer lloc, per norma general, les femelles canvien de grup social quan no tenen cries dependents a càrrec seu per evitar agressions infanticides comeses pels mascles en els nous grups. I en segon lloc, en aquelles espècies, com els goril·les, els langurs de Thomas o els còlobs vermells, en què la paternitat es concentra en un sol mascle o hi està fortament esbiaixada, la percepció del risc que aquest mascle siga reemplaçat per un altre d'extern al grup, circumstància que ocasionaria una situació de risc d'infanticidi per a les cries, és el factor que desencadena la dispersió de les femelles no lactants, de vegades, al grup del potencial mascle infanticida. Aquesta dispersió s'interpreta des del punt de

«L'ESPÈCIE HUMANA
REPRESENTA UNA EXCEPCIÓ
AL PATRÓ GENERAL DE
DISPERSIÓ EN ELS PRIMATS,
JA QUE LA DISPERSIÓ ES
TROBA ESBIAXADA CAP
A LES FEMELLES EN LA
MAJORIA DE LES SOCIETATS
ESTUDIADES



Pablo Polo

Figura 3. En els papions sagrats (*Papio hamadryas hamadryas*) els mascles agredeixen amb intensitat les femelles que estan sent transferides a les seues unitats. El mos al bescoll és una de les agressions característiques que es produeix durant aquests episodis denominats pasturatges.

vista de l'elecció de parella, ja que les femelles sembla que canvien d'unitat social en cerca d'un mascle que els proporcione una millor protecció per a les seues cries enfront de les agressions.

El mode de dispersió. conflicte sexual i dispersió en els papions sagrats

Com ja hem avançat, la dispersió es pot produir per iniciativa pròpia o com a conseqüència del rebuig i agressió per part dels individus del grup. No obstant això, en els papions sagrats, pertanyents a la família dels cercopitècids, les femelles no es dispersen per cap d'aquests dos processos sinó que són «segrestades». El segrest és un tipus de coerció sexual que implica la separació forçosa d'una femella de la seua unitat social. En els papions sagrats aquest és un procés complex en què els mascles competeixen per la femella i aquesta, al seu torn, rep una agressió

intensa del mascle segrestador que té com a objectiu condicionar el comportament de la femella a canviar d'unitat i té associat un cost per a l'èxit reproductiu immediat de la femella (Polo i Colmenares, 2012; Polo *et al.*, 2014) (figura 3). D'aquesta manera, la dispersió de les femelles entre les unitats unimascle, que constitueix la unitat social i reproductiva bàsica en aquesta espècie, està més relacionada amb una estratègia coercitiva del mascle que no amb una estratègia reproductiva de la femella, ja que el canvi de grup és forçat pel mascle i és costós per a la femella.

■ CONSIDERACIONS FINALS

A mesura que els patrons de dispersió es caracteritzen millor i per a un nombre més gran d'espècies, s'observa que hi ha nombroses excepcions als patrons generals que s'han descrit. En primer lloc, encara que la causa última de la dispersió dels mascles es relaciona en moltes espècies amb la competència intragrupal per l'accés a les parelles reproductives, també hi ha casos en què aquesta causa sembla estar més relacionada amb la competència per l'aliment dins del grup o l'evitació de l'endogàmia. Al seu torn, la dispersió en les femelles sembla estar més relacionada amb la competència per l'aliment dins del grup o l'evitació de l'endogàmia, no obstant això, en certes espècies es pensa que les femelles també podrien abandonar el seu grup en cerca de millors oportunitats reproductives. De fet, segons el consens actual, es considera que la dispersió en primats apareix com a resultat de la combinació d'aquestes causes o d'algunes d'elles, tant a escala interespecífica com intraespecífica. I, en segon lloc, no tots els individus d'una població es comporten segons el patró general de dispersió d'aquesta població. Per exemple, en alguns casos, les femelles de ximpanzès no es dispersen i romanen durant tota la vida en els grups nats. Al seu torn, s'han descrit casos en espècies en què les femelles constitueixen el sexe filopàtric, en què algunes d'aquestes abandonen el seu grup natal (per exemple, en les mones caputxines). Aquests casos es poden explicar mitjançant una aproximació al fenomen de la dispersió basada en l'individu, pel fet que els costos i beneficis de la dispersió no depenen només de l'espècie i del sexe, sinó que també ho són de la situació de cada individu en el grup (Jack i Isbell, 2009). De manera que, per a certes femelles, en espècies amb filopatria femenina, el balanç entre costos i beneficis pot afavorir l'abandó del grup a causa, per exemple, d'una baixa posició en la jerarquia de dominància del grup

que limitaria el seu accés als recursos. Aquestes dues característiques que hem descrit provoquen l'aparició de la gran variabilitat tant interespecífica com intraespecífica i interindividual que trobem en els patrons de dispersió en els primats. ➔

REFERÈNCIES

- FIELD, M. i D. GUATELLI-STEINBERG, 2003. «Dispersal and the Inbreeding Avoidance Hypothesis». *Primate Report*, 67: 7-60.
- HARCOURT, A. H. i K. J. STEWART, 2007. *Gorilla Society: Compromise and Cooperation between Sexes*. University of Chicago Press. Chicago.
- ISELL, L. A. i D. VAN VUREN, 1996. «Differential Costs of Locational and Social Dispersal and Their Consequences for Female Group-living Primates». *Behaviour*, 133: 1-36. DOI: <10.1163/156853996X00017>.
- JACK, K. M. i L. A. ISELL, 2009. «Dispersal in Primates: Advancing An Individualized Approach». *Behaviour*, 146: 429-436. DOI: <10.1163/156853909X410612>.
- KOENIG, A. i C. BORRIES, 2001. «Socioecology of Hanuman Langurs: the Story of Their Success». *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 10: 122-137. DOI: <10.1002/evan.1026>.
- POLO, P. i F. COLMENARES, 2012. «Behavioural Processes in Social Context: Female Abductions, Male Herding and Female Grooming in *Hamadryas Baboons*». *Behavioural Processes*, 90: 238-245. DOI: <10.1016/j.beproc.2012.02.004>.
- POLO, P.; HERNÁNDEZ-LLOREDA, M. V. i F. COLMENARES, 2014. «Male Takeovers Are Reproductively Costly to Females in *Hamadryas Baboons*: A Test of The Sexual Coercion Hypothesis». *PLOS ONE*, 9(3): e90996. DOI: <10.1371/journal.pone.0090996>.
- PRINTES, R. C. i K. B. STRIER, 1999. «Behavioral Correlates of Dispersal in Female Muriquis (*Brachyteles arachnoides*)». *International Journal of Primatology*, 20: 941-960. DOI: <10.1023/a:1020882719850>.
- RODSETH, L. *et al.*, 1991. «The Human Community as a Primate Society [and Comments]». *Current Anthropology*, 32: 221-254. DOI: <10.2307/2743773>.
- STERCK, E. H. M. i A. H. KORSTJENS, 2000. «Female Dispersal and Infanticide Avoidance in Primates». En VAN SCHAİK, C. P. i C. H. JANSON (eds.). *Infanticide by Males and its Implications*. Cambridge University Press. Cambridge.
- STUMPE, R., 2007. «Chimpanzees and Bonobos: Diversity within and between Species». En CAMPBELL, C. J.; FUENTES, A.; MACKINNON, K. C.; PANGER, M. y S. K. BEARDER (eds.). *Primates in Perspective*. Oxford University Press. Oxford.
- TRIVERS, R., 1972. «Parental Investment and Sexual Selection». En CAMPBELL, B. (ed.). *Sexual Selection and The Descent of Man 1871-1971*. Aldine-Atherton. Chicago.

ABSTRACT

Dispersal in Primates. Variation in Patterns and Causes.

In the animal kingdom, dispersal represents a critical decision as it affects survival and reproductive success, and is also an important component of population dynamics. This article looks at the variations in dispersal patterns in primates and some of the underlying causes – both in the past and more recently.

Keywords: intra-group competition, mate choice, infanticide, inbreeding depression.

Pablo Polo Rodrigo. Investigador del grup d'estudi del comportament animal i humà. Departament de Psicobiologia. Universitat Complutense de Madrid.