

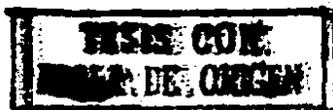
**VARIACIONES DIURNAS DEL ASEO SOCIAL EN MACACOS COLA DE MONJON
(Macaca arctoides)**

**T E S I S
PARA OBTENER EL TITULO DE:
MAESTRO EN PSICOBIOLOGIA
P R E S E N T A**

Ricardo Mondragón Ceballos

México, D.F.

1989





UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Resumen	2
Introducción	4
Forma y origen del aseo	4
Características y distribución del aseo en primates	6
Relaciones de parentesco y aseo social	9
El aseo en la integración social	10
Aparición cotidiana del aseo	14
Planteamiento del problema	15
Métodos	17
Sujetos y acomodamiento	17
Procedimiento	19
Análisis	20
Resultados	21
Variaciones mensuales y diurnas del aseo social	21
Diversidad de compañeros de aseo	23
Efectos del sexo y rango relativo de los actores	25
Atractivo individual y rango social absoluto	29
Discusión	36
Bibliografía	45

RESUMEN

En el presente trabajo se describen las variaciones diurnas del aseo social en dos grupos de macacos cola de mufión (Macaca arctoides). Este estudio enfatizó sobre los cambios ocurridos al aseo social durante los siete meses que duraron los registros, así como a lo largo del día (8:00-18:30 h), atendiendo las sugerencias de otros autores de que muchas veces variaciones temporales significativas del comportamiento pasan desapercibidas por agrupar los datos. En particular se trató de encontrar si la distribución intragrupal del aseo cambiaba durante el día y en correlación con las fases rutinarias por las que deben pasar los grupos (lavado de las jaulas, alimentación, anochecer, etc.). Se hizo un muestreo de la frecuencia con la que los macacos se involucraban en aseo social. Para esto se tomaron 22 muestras diarias (una cada media hora a partir de las 8:00 h) por grupo de octubre de 1985 a abril de 1986, durante las cuales se anotaban todos los aseos sociales que ocurrieran y los actores involucrados.

La frecuencia por individuo por hora de aseo social disminuyó durante la primavera con respecto al invierno y otoño. Esta disminución parece estar relacionada al incremento de la temperatura ambiental y los comportamientos termorregulatorios. Asimismo, se hizo aparente un ciclo bimodal ocurrido durante el periodo diurno. Las mayores cantidades de aseo se presentaron en la mañana (10:00-11:30 h) y por la tarde (15:00-17:30 h). En cambio, en la mañana temprano, al mediodía y al anochecer el aseo se abatió. Este ciclo parece acoplarse con el ritmo diurno de alimentación de los animales silvestres. En cuanto a la distribución intragrupal del aseo se encontró que el rango social era el factor más influyente en la elección de compañeros a quien aseo; buscándose de preferencia interactuar con animales de rango superior. Sin embargo, estas preferencias no eran constantes; la atraktividad de los machos dominantes incrementaba desproporcionadamente en las horas previas a que les fuera proporcionado el alimento a los monos. Por el contrario, la atraktividad de las hembras dominantes era más aparente en el periodo vespertino post-prandial. Todas estas variaciones en la distribución intragrupal de la conducta

sugieren que los macacos son capaces de predecir el conflicto que conllevan los diversos periodos cotidianos y utilizan el aseo social para abatir la tensión y posiblemente también para asegurarse un forrajeo sin hostigamientos.

INTRODUCCION

Forma y origen del aseo

La conducta de aseo es un comportamiento compuesto por un gran número de pautas motoras en las que se utilizan a los miembros o los apéndices y algunos órganos bucales (la lengua, los dientes, las mandíbulas y las maxilas) como los instrumentos encargados de su ejecución. El blanco del aseo puede ser el propio cuerpo del organismo que lo ejecuta o el cuerpo de algun congénere. Entre las acciones que conforman al aseo se encuentran: rascar, lamer, picotear, frotar, tallar, espolvorear y mojar. Estas pautas son diferentes entre si, tanto en la morfología como en la secuencia en la que se realizan. En consecuencia, antes de asignarle un papel funcional a esta conducta, al observar en algún animal la ejecución integrada de esta serie de actos, es posible advertir un factor común y aglutinante: todos se llevan a cabo sobre la superficie corporal sin dañarla aparentemente. Esta primera característica servirá para diferenciar morfológica y funcionalmente el aseo de otras acciones realizadas sobre la superficie del cuerpo.

Los actos que componen el comportamiento de aseo aparecen en una gran diversidad de especies animales, desde los artrópodos hasta el hombre (Hinde, 1970). Además de las similitudes morfológicas, también se revela una semejanza funcional interespecífica: en todos los animales las acciones del aseo ayudan a mantener la envoltura somática externa relativamente limpia de basurillas y ectoparásitos. En las moscas domésticas, el restregamiento de la cabeza y los ojos con las patas anteriores ayuda a conservar los órganos sensoriales cefálicos limpios de partículas que interfieran con la recepción de información (Dawkins y Dawkins, 1976), en tanto que en los grillos, el movimiento restregón de las patas posteriores contra los élitros desembaraza a estos últimos de basurillas que interfieran con el canto (Lefebvre, 1981). Así, el aseo adquiere un papel higiénico, primordial en ayudar a la conservación de un estado corporal óptimo. En contraste, otras series de pautas motoras, similares en cuanto al uso y movimien-

tos de los miembros y organos bucales, tienden a producir lesión tisular como los comportamientos 'agresivos' y 'auto-agresivos'.

El aseo puede clasificarse -entre otras maneras- en función del sujeto sobre el cual se ejecuta la acción. Se habla de aseo social o aloaseo cuando la conducta la lleva a cabo un animal sobre el cuerpo de otro. En cambio, el auto-aseo o aseo individual se refiere al comportamiento ejecutado por un organismo sobre si mismo. En principio, ambas formas de aseo son similares y aparecen en respuesta a los mismos estímulos externos y, posiblemente, obedeciendo a un estado interno semejante de motivación.

En el transcurso de la evolución es posible la aparición de funciones subordinadas a la función primitiva por la cual un caracter conductual fue seleccionado, en ocasiones enmascarando el papel primordial (Lorenz, 1965; Bonner, 1980). El aseo parece haber estado sujeto a un proceso semejante. Un examen cuidadoso del aseo en diversas especies animales revela una serie de diferencias funcionales subordinadas al papel higiénico primario. Por ejemplo, en ciertas hormigas algunas acciones -clasificadas como aloaseo- sirven para esparcir por el cuerpo secreciones biocidas que protegen al organismo de ataques bacterianos y fungales; infecciones a las cuales están ampliamente expuestas dado que habitan en hormigueros oscuros, húmedos y cálidos (Maschwitz, Koob y Schildknecht, 1970). En roedores, además de ayudar al mantenimiento de los organos sensoriales faciales (vibrisas), el lamer y embarrar saliva sobre el pelaje tiene funciones termorreguladoras; pues al evaporarse la película acuosa se abate ligeramente su temperatura corporal externa (Borchelt, Griswold y Branchek, 1976). Al lamer un gato a otro, además de otras cosas, le confiere un olor característico que permite identificarlo como familiar o conocido (Albone, 1984). Se le ha adjudicado una función similar de la diferenciación individual al auto-aseo de los roedores (Lehman y Adams, 1977); aunque también se ha observado que este comportamiento pueda estar relacionado con el control de la tensión (Morley y Levine, 1982; Veldhuis y De Wied, 1984). Finalmente, como se detallará más adelante, el aseo en primates llega a tener funciones sociales particulares, aparentemente desligadas de los aspectos higiénicos.

Características y distribución del aseo en primates

El aseo individual es una conducta generalizada en los mamíferos. El aseo social ha sido descrito para los roedores (Grant y Mackintosh, 1963), carnívoros (Albone, 1984), artiodáctilos (Pfeffer, 1967), quirópteros (Wilkinson, 1986) y primates (Sparks, 1969; Kaplan, 1987).

En los primates la frecuencia con la que se presenta el aseo social varía entre familias, géneros y especies, y es en los catarrinos y antropoides del Viejo Mundo donde constituye una de las interacciones más constantes y duraderas (Sparks, 1967; Kaplan, 1987). La conducta de aseo se identifica como una búsqueda aparente por la piel y entre el pelaje al tiempo que el pelo se separa y alisa con los dedos, y se espulgan o recogen -también con los dedos- pequeñas partículas o bichos, las cuales ocasionalmente son llevadas a la boca (Sade, 1965; Bertrand, 1969; Goosen 1973, 1974a,b). A esta pauta general pueden encontrarse muchas variantes, tales como recoger las partículas directamente con la boca. Bertrand (1969) describe que en macacos cola de muñón (Macaca arctoides) el aseo es propiciado espontáneamente cuando se les presenta una piel de gato o conejo a temperatura ambiente o ligeramente calentada. Por el contrario, el aseo no se presenta si la piel se enfría o carece de pelo. Esto parece indicar una motivación innata a desplegar la conducta ante un estímulo concreto (estímulo desencadenador innato en la terminología de la etología clásica; Hinde, 1970; Manning, 1985).

En los primates ambas formas de aseo, social e individual, parecen surgir de la necesidad de controlar las invasiones de ectoparásitos y mantener limpio el pelaje (Hutchins y Barash, 1976). Aunque en animales mantenidos en cautiverio no es posible apreciar plenamente la función higiénica, algunos estudios hechos en poblaciones silvestres muestran que en tanto los monos viven en grupo se mantienen libres de ectoparásitos (Ruch, 1959). Pero basta una breve ausencia (~ 24 h) o que vivan solitarios para llenarse de ácaros (Ruch, 1959; Struhsaker, 1967). Como complemento a los hallazgos anteriores, Rosenblum, Kaufman y Styne (1966) han descrito una correlación negativa entre el tiempo dedicado al auto-aseo y la recepción de aseo social en dos especies de macacos (M. nemestrina y M. radiata); mientras que Hutchins y Barash (1976) reportaron que en los lemures cola de gato (Lemur catta), en los macacos cola de león (M. silenus) y en

los macacos Sulawesi (M. nigra) el aseo social se concentra en regiones manualmente inaccesibles para el receptor. McKenna (1978) describe un comportamiento similar en los langures hanumanos (Presbytis entellus). Todos estos autores adjudican al aseo social la función de limpiar aquellas regiones corporales de difícil acceso para el sujeto mismo. Por el contrario, Boccia (1983) cuestiona la idea al mostrar que en monos rhesus (M. mulatta) el auto-aseo se concentra en regiones fácilmente visibles, además de señalar que dada la disposición anatómica de los miembros de los macacos, estos con facilidad pueden alcanzar cualquier sitio del cuerpo. Esta autora no halló correlación alguna entre el aseo social recibido y el auto-aseo. En cambio, ella y sus colaboradores reportan que es el animal aseado quien indica al otro en qué zonas desea que se ejecute el aseo (Boccia, Rockwood y Novak 1982) y enfatiza el papel del aseo social en la comunicación interindividual.

Goosen (1973, 1974a,b) encuentra que el aseo individual aparece cuando una barrera física (pero no visual), como un panel de acrílico transparente, separa a dos macacos cola de muñón, impidiéndoles establecer contacto manual. Observaciones anecdóticas similares llevaron a Bertrand (1969) a considerar al auto-aseo como una conducta de 'desplazamiento'; es decir, un comportamiento que aparece durante situaciones de conflicto, al parecer irrelevante a cualquiera de las tendencias en conflicto (Hinde, 1970). Por ejemplo, Troisi y Schino (1987) reportan que la cercanía -sin contacto físico- al macho dominante propicia el auto-aseo en monas de Java (M. fascicularis), como una respuesta al conflicto entre acercarse a establecer contacto con el macho (meta afiliativa), o mantenerse alejadas de este para evitar incurrir en situaciones agonistas (prevención de conflictos sociales). Estos autores señalan que la aparición de auto-aseo durante dicha situación puede interpretarse como una actividad de desplazamiento, o bien como una actividad redirigida en la cual el individuo exhibe una secuencia conductual que es la expresión verdadera de una de dos tendencias, pero dirigida a un objeto distinto del que la propició (Hinde, 1970).

Por otro lado, el aseo social se ha identificado como la táctica afiliativa más importante de los primates del Viejo Mundo. La figura 1 muestra a dos macacos cola de muñón adultos dedicados al aseo social. Aun cuando se trata de un dibujo a

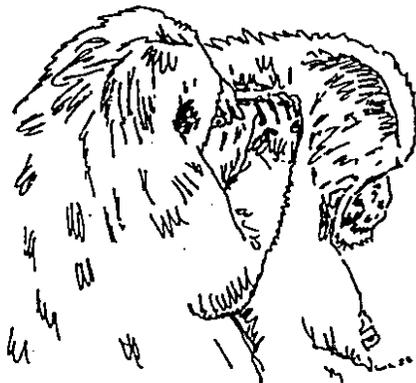


Figura 1. Aseo social entre dos macacos cola de muñón. La hembra de la izquierda es la emisora y el macho de la derecha el receptor de la conducta. Dibujo de Lucero López Vergara.

pluma, es posible advertir que la interacción es amable. Entre las funciones sociales del aseo se han enumerado la construcción y manutención de lazos interindividuales, la reducción de la tensión, el mantenimiento de la cohesión del grupo y tras los encuentros agonistas facilita la restauración de relaciones (Sade, 1965; McKenna, 1978; Boccia, 1986; de Waal, 1987a,b; Kaplan, 1987). Aparte, dentro de los grupos de primates, las relaciones afiliativas son evidentemente asimétricas; algunos individuos reciben mucho aseo y emiten poco, en tanto que otros apenas reciben aseo, pudiendo emitir mucho. Dos o tres animales pueden intercambiar mucho aseo entre ellos e interactuar escasamente con otros individuos, mientras que otros sujetos reparten aseo de manera homogénea. Así, se ha visto que son varios los factores que actúan de modo interdependiente en la elección (o rechazo) de un compañero de aseo. Para entender y explicar las

preferencias por uno u otro animal al cual asear, se ha hecho hincapié en los posibles beneficios que se pueden obtener al afiliarse con un individuo en particular, en relación a las características sociobiológicas (sexo, edad, rango social, etc.) de ambos (Sparks, 1969).

Relaciones de parentesco y aseo social

Se mencionó anteriormente que el aseo social parece emerger de la necesidad de mantener la piel libre de ectoparásitos. Esta es, por tanto, su función utilitaria primitiva. Muy probablemente el aseo social se origina debido a la tendencia espontánea que presentan los monos a acicalar pieles cálidas, en un principio como una extensión del auto-aseo. Evidentemente, en la forma social, es el animal aseado quien sale beneficiado con el aseo, mientras que el individuo aseedor gasta tiempo en el bienestar del otro, sin obtener aparentemente una ganancia. A este tipo de comportamientos, donde un individuo invierte en el bienestar de otro sin ser directamente retribuido, se les conoce como conductas altruistas. Hamilton (1964) señaló que, siempre y cuando exista algún lazo de parentesco entre los animales involucrados, este tipo de comportamientos incrementan la adecuación inclusiva del individuo. De esta manera, al invertir un sujeto en sus parientes, está indirectamente invirtiendo en la selección y perpetuación de, cuando menos (en relación al grado de parentesco), una porción de su genotipo (selección familiar).

Entre las primeras particularidades reconocidas del aseo social en primates fue que esta interacción es más abundante entre madres e hijos -infantes y adultos-, que entre animales con parentesco escaso (tíos, tías, primos, etc.) o nulo (Yamada, 1963; Sade, 1965; McKenna, 1978; Anderson y Chamove, 1979; MacKenzie, McGrew y Chamove, 1985; Gouzoules y Gouzoules, 1987). Incluso, aun entre animales emparentados, el intercambio de aseo puede variar dependiendo del sexo y la edad de los actores; las interacciones son más frecuentes entre madres e hijas (Sade, 1965; Weigel, 1980; Dunbar, 1983a; Gouzoules y Gouzoules, 1987), o entre hermanas (Weigel, 1980; MacKenzie, McGrew y Chamove, 1985), que entre hijos y madres, entre hermanos o entre abuelas y nietos (Gouzoules y Gouzoules, 1987). Dadas las características de los comportamientos altruistas arriba mencionados, y en relación a la diversidad funcional del aseo social, se considera que

esta actividad afiliativa tienen un importante componente 'altruista' (West-Eberhard, 1975).

Si bien los resultados de las investigaciones de campo y laboratorio señalan claramente el sesgo introducido por el parentesco en el intercambio de aseo social, también se ha podido mostrar que estas preferencias están asociadas al reconocimiento y discriminación del estatus familiar de los miembros. Así, en la elección de un compañero de aseo puede tener mayor peso el haber compartido el desarrollo ontogenético que la verdadera relación genotípica. Los macacos cola de cochino (Wu, Holmes, Medina y Sackett, 1980; Frederickson y Sackett, 1984) y los macacos cola de muñón (Mackenzie, McGrew y Chamove, 1985) muestran marcadas preferencias afiliativas por sujetos con los cuales han crecido, sean o no sus hermanos. Esto se interpreta en el sentido que el desarrollo compartido permite a un animal diferenciar entre parientes y no-parientes (Holmes y Sherman, 1983). Por otro lado, hay también algunas especies de monos en los cuales se observan espontáneamente muchas interacciones afiliativas entre animales no emparentados, tales como: M. nemestrina, M. radiata (Defler, 1978, Silk, 1982), Theropithecus gelada (Dunbar, 1983b) y Cercopithecus aethiops (Seyfarth y Cheney, 1984). De esto se concluye que no son las relaciones de parentesco la dimensión social con mayor influencia sobre el aseo social.

El aseo en la integración social

En primates del Viejo Mundo, además de los parentescos, otro factor social determinante del comportamiento es el sistema de relaciones de dominancia-subordinación que mantienen al grupo en una situación estable. Se debe recordar que la sociabilidad provee de beneficios tales como mayor protección contra los predadores, defensa cooperativa de las fuentes de alimento y la oportunidad de criar colectivamente a la progenie. En consecuencia, los individuos deben competir unos con otros en el acceso a recursos escasos: la comida, el agua, los compañeros sexuales (Wilson, 1975; Walters y Seyfarth, 1987). Crook (1970) ha señalado que la vida en un grupo de primates es un delicado equilibrio entre la competencia y la cooperatividad. Una de las características de la gran mayoría de las especies de primates no-humanos, de los prosimios a los póngidos, es su vida social altamente estructurada (Eisenberg, Muckenhirn y Rudran, 1972;

Bernstein, 1976): un conjunto de sofisticados sistemas sociales que evolucionaron no a través de la desaparición de las tendencias cooperativas y agonistas, sino por medio del desarrollo de poderosos mecanismos de resolución de conflictos (de Waal, 1987b). La solución a estos problemas, generalizada en el reino animal, está basada en la reconciliación y la tolerancia, que permite a los perdedores convivir con los ganadores sin provocar mayor violencia. A estos sistemas, donde ciertos animales aceptan el mayor acaparamiento de recursos vitales por parte de otros se les conoce como relaciones de dominancia (Wilson, 1975; Walters y Seyfarth, 1987; de Waal, 1987b; Kaplan, 1987).

Característicamente, en la gran mayoría de las especies de vertebrados sociales, las relaciones de dominancia entre dos o más individuos se deciden por medio de encuentros agresivos, donde el animal vencedor queda como dominante (Bernstein, 1976; Chase, 1974, 1985). Una vez definidas las relaciones de dominancia, los encuentros agresivos dentro del grupo se vuelven relativamente raros. De hecho, los animales evitan las situaciones conflictivas que puedan desencadenar agresiones (de Waal, 1987b; Santillan-Doherty, Diaz y Mondragón-Ceballos, en preparación). En cambio, particularmente en los primates, las interacciones afiliativas y cooperativas se vuelven más o menos frecuentes; ya sea involucrando al grupo entero o entre subgrupos que formen coaliciones (Walters y Seyfarth, 1987; Silk, 1987; de Waal, 1987b; Kaplan, 1987).

Como se mencionó, el aseo social es la táctica afiliativa más conspicua y abundante entre los primates asiáticos y africanos. Esta conducta tiene entre sus principales funciones sociales las de apaciguamiento de la agresión y la solicitud y fomento de la cooperatividad. El aseo social permite formar alianzas duraderas entre individuos, las cuales subyacen las actitudes cooperativas; por ejemplo, durante los encuentros agresivos. No obstante, para asegurar la eficacia de la coalición, la elección del compañero debe representar un beneficio evidente a mediano plazo, cuando menos. En la sección anterior se explicó como puede beneficiarse un animal al invertir en el bienestar de un pariente; aunque esta sea una utilidad relativamente a largo plazo (si es que el beneficiado llega a reproducirse). Pero aparte del parentesco, se reconocen además dos sistemas fundamentales de vínculos afiliativos entre animales adultos y en relación a la estructura social:

las interacciones entre animales del mismo sexo y las interacciones heterosexuales. Esta división obedece a que se han reconocido distintas funciones dependientes del sexo, edad y rango social de los actores.

En la gran mayoría de monos cercopitecoideos las hembras invierten gran cantidad de tiempo en asearse unas a otras (Seyfarth, 1977). Aparte de las relaciones de parentesco ya mencionadas, uno de los atractivos principales en la elección de una compañera de aseo es el rango social; las hembras dominantes resultan más atractivas que aquellas de rango social bajo (Stammach, 1978; Stammach y Kummer, 1982). De hecho, se han descrito y modelado las relaciones entre hembras, donde la cantidad de aseo recibido tiene una fuerte correlación lineal con el rango social (Seyfarth, 1977), lo cual radunda en una activa competencia entre las hembras subordinadas por asear a una compañera socialmente ventajosa. Generalmente las hembras de rango intermedio consiguen establecer buenas alianzas, pero las subordinadas pueden llegar a carecer compañeras de aseo (Stammach y Kummer, 1982; Dunbar, 1983a). Los infantes lactantes pueden facilitar las relaciones afiliativas entre hembras, ya que en una gran cantidad de especies son foco de atención general y reciben una gran cantidad de conductas afiliativas y de cuidados (Kaplan, 1977; Horr, 1977; Nicolson, 1987), incluso de parte de los machos (Estrada, 1984; Hendy-Neely y Rhine, 1977; Whitten, 1987). Una madre que carga un pequeño se ve constantemente rodeada por otras hembras deseosas de interactuar con el infante, las cuales aprovechan para asear también a la madre. De esta manera, la madre les permite a las no-madres tocar e incluso cargar al crío; lo cual radunda en una cooperación activa durante la crianza. No obstante, esto no es una regla general de los primates, pues también existen especies como los langures hanumanos (P. entellus; Blaffer Hrdy, 1977), los quenones de Campbell (C. campbelli), los babuinos de sabana (P. cynocephalus, P. ursinus y P. anubis), los macacos japoneses (M. fuscata) y los monos rhesus donde el infanticidio puede llegar a ser una práctica común de la tropa (Nicolson, 1987), promoviéndose el distanciamiento social de las madres.

Las interacciones sociales entre machos, particularmente las afiliativas, no son tan frecuentes como entre las hembras en los monos cercopitecoideos, aun en aquellas especies con tropas que

contienen multiples machos como los babuinos y los macacos (Kaplan, 1987). Aun así, puede apreciarse un efecto del rango social (aunque no tan claramente lineal como en las hembras) donde los machos tienden a emitir más aseo a los individuos dominantes; en particular al macho alfa (Puruya, 1957; Kaufmann, 1967; Estrada, Estrada y Ervin, 1977). Por el contrario, entre los chimpances comunes (Pan troglodytes) las alianzas cooperativas son más frecuentes entre machos que entre hembras, aunque el macho dominante -al igual que en otras especies- sigue siendo el individuo socialmente más atractivo (Nishida y Hiraiwa-Hasegawa, 1987).

Las relaciones heterosexuales en función de los sistemas de dominancia son más variadas. Ya que las hembras son más activas que los machos, las interacciones que involucran a la hembra como emisora y al macho como receptor son las más frecuentes; sin ser esto necesariamente una regla. Entre los hamadryas (Papio hamadryas; Stambach, 1987), los bonobos (Pan paniscus; Nishida y Hiraiwa-Hasegawa, 1987; de Waal, 1987a) y los macacos cola de muñón (Rhine y Kronenwetter, 1972; Rhine, 1972, 1973; Estrada, Estrada y Ervin, 1977) los machos dominantes reciben una gran cantidad de aseo por parte de las hembras. Gracias a este tipo de interacciones, donde las hembras asumen el papel activo, se consiguen establecer alianzas ventajosas con el sujeto más poderoso del grupo, lo cual redundan en tolerancia y apoyo durante las situaciones de conflicto. Por el contrario, en los chimpancés las interacciones afiliativas heterosexuales son raras entre individuos adultos (Nishida y Hiraiwa-Hasegawa, 1987). En los gelada el macho adulto de mayor edad (y dominante) de la unidad reproductiva raramente es elegido como compañero de aseo por parte de las hembras de rango alto, por lo cual se ve obligado a intentar interactuar de preferencia con las hembras subordinadas carentes de familiares (Dunbar, 1983a,b). Dunbar (1983b) describe a las interacciones heterosexuales de los gelada como 'negligentes y faltas de interes'. Sin embargo, si el macho alfa cesa de repartir aseo entre las hembras del harem, estas llegan a desconocerlo como dominante, seleccionando un nuevo dominante de entre los jóvenes de la unidad que activamente las asean.

Aparición cotidiana del aseo

La repartición ordenada de las diferentes actividades a lo largo del día parece ser una característica de las especies diurnas de antropoides. En monos y póngidos de vida libre se ha identificado cómo estos reparten el día en periodos alternados de descanso, alimentación y desplazamientos por el ámbito hogareño. Las tropas de monos aulladores americanos (Alouatta spp.) comienzan el día con un bramar a coro por parte de los machos del grupo. Esto lo hacen para informar su ubicación en la selva a otras tropas (Crockett y Eisenberg, 1987), tras lo cual el grupo se dispersa para comer y descansar, volviéndose a reunir cada vez que se desplazan en busca de un nuevo lugar de forrajeo y al anochecer para dormir (Estrada, 1984). Una situación similar (excluidos los bramidos matutinos) se ha observado en los macacos japoneses (Yotsumoto, 1976); los cuales muestran de dos a tres picos diurnos de alimentación, alternados con otros tantos intervalos de descanso. Los gorilas de montaña (Gorilla gorilla beringei) presentan dos picos diurnos de alimentación y desplazamiento: uno temprano por la mañana y otro al atardecer, separados por uno de descanso al mediodía. A su vez, los periodos de alimentación se alternan con intervalos durante los cuales el grupo de gorilas se desplaza rápida y concertadamente por el bosque de un parche de comida a otro (Stewart y Harcourt, 1987).

En condiciones de cautiverio la disposición de las actividades diarias es todavía más evidente. El aseo social es un comportamiento cuya distribución a lo largo del día es bien conocida para algunas especies de primates. Bernstein (1972, 1975, 1980) ha estudiado los patrones de actividad diurna de macacos cola de cerdo, babuinos gelada y macacos cola de muflón; describiendo un patrón general a las tres especies compuesto por un par de picos de aseo social: a media mañana y durante la tarde, separados estos periodos al mediodía por un intervalo de descanso y alimentación. Una distribución semejante ha sido descrita para monos de nieve (Troisi, D'Amato, Puccillo y Scucchi, 1982) y macacos de Java (Troisi y Schino, 1986), ocurriendo la mayor cantidad de interacciones durante la mañana (11:00-12:00 h) y al comienzo de la tarde (13:00-15:00 h), mientras que el aseo social se abate al mediodía (12:00-13:00 h) y es mínimo en la mañana temprano (8:00-10:00 h) y al atardecer (15:00 h en adelante). El auto-aseo en los macacos presenta una distribución independiente

del aseo social, mostrando un pico matutino único (Post y Baulu, 1978; Bernstein, 1980; Troisi y Schino, 1987).

Aunque se ha observado que la temperatura y la humedad afectan la ocurrencia del aseo (Bernstein, 1980; Troisi y Schino, 1986, 1987); también se ha encontrado que la influencia de estos factores climáticos no es suficientemente importante para modificar y explicar la distribución diurna del aseo en macacos. Por lo tanto, la motivación que subyace la expresión cíclica de esta conducta parece estar más en relación a otros factores ambientales (como la disponibilidad inmediata de alimento) y a las dinámicas sociales cotidianas.

Durante las situaciones de competencia (p. ej., la hora de la comida) en macacos cola de muñón (Bernstein, 1980), monos rhesus (Bernstein y Mason, 1963; Southwick, 1967), monos de nieve (Mori, 1977) y bonobos (de Waal, 1987a) se abate el aseo social y se incrementan las interacciones agonistas (conductas agresivas, respuestas sumisivas, señales de apaciguamiento). Cuando los animales pueden predecir estas situaciones de conflicto, dada la regularidad de su aparición, se aprecia un incremento previo del aseo social. De Waal (1987a) sugiere que este mayor índice de actividad afiliativa es un mecanismo anticipatorio a los momentos de antagonismo, donde el aseo juega un papel de aminorar la tensión.

Planteamiento del problema

Horwich (1976) encontró diferencias conductuales interindividuales y variaciones ultradianas y circádicas en los langures Nilgiri (*Presbytis johnii*), que habían pasado inadvertidas en estudios anteriores. Este autor concluyó que la presencia de variaciones significativas en los estudios de comportamiento es muchas veces oscurecida por la propensión de los investigadores a agrupar los datos en busca de medias poblacionales. Siguiendo lo propuesto por Horwich, en el presente trabajo se describe la distribución diurna del aseo social en dos grupos de macacos cola de muñón mantenidos en cautiverio. Ya que la evidencia reciente sugiere que los primates no-humanos pueden inferir las consecuencias de sus actos, siendo, al parecer capaces de intercambiar conductas afiliativas (como el aseo) por actos dentro de otra categoría social; como lo son las alianzas en contra de terceros (Cheney, Seyfarth y Smuts, 1986), se estudió si los monos utili-

zaban el aseo social de manera diferente según la fase diurna durante la cual fueran observados. Dadas las funciones sociales de este comportamiento, particularmente su papel en la reducción de la tensión y como estrategia para formar coaliciones afiliativas y sobrellevar situaciones futuras de intensa competencia, se estudiaron las variaciones en la elección de compañeros de aseo en función del sexo y rango de los actores, correlacionando estas variables con el periodo diurno. Esto se hizo debido a que a lo largo del día las distintas, aunque rutinarias fases, presentan diversos grados de conflicto y tensión social. En vista de los hallazgos antes mencionados, se esperaba que la elección de compañeros de aseo guardara una estrecha relación con los beneficios potenciales que la interacción pudiera traer en periodos inmediatamente posteriores cuando estos últimos anticiparan antagonismo. Mientras que una menor competencia por elegir ciertos sujetos específicos para aseo se observaría en fases del día socialmente relajadas. De esta manera, se preveía una correlación estrecha entre las jerarquías de dominio y el aseo social durante las horas previas a la comida, donde la distribución de las interacciones fuera mucho más lineal -de subordinados hacia dominantes- que en otras horas. Fundamentalmente, se anticipaba que la atractividad de un individuo variaría a lo largo del día según su sexo y rango y los posibles beneficios inmediatos que el emisor del aseo pudiera obtener de este. Por ejemplo, ya que el macho dominante tiene un importante papel como organizador y director de las actividades del grupo, era de esperarse que fuera el individuo más solicitado previamente a la comida.

MÉTODOS

Sujetos y acomodamiento

Los sujetos usados en el presente trabajo fueron 17 macacos cola de muñón; ocho machos adultos, ocho hembras adultas y un macho juvenil. La clasificación en categorías sexo-edad se hizo en base a la propuesta por Bertrand (1969) para esta especie. Estos monos constituyen la colonia de primates del Instituto Mexicano de Psiquiatría y durante la época en que se realizó el trabajo formaban dos grupos diferentes. En las tablas 1 y 2 se muestran las composiciones particulares de cada grupo durante dicho periodo y algunas características distintivas de los sujetos como son las relaciones de parentesco conocidas y los rangos sociales. Estos últimos fueron amablemente proporcionados por Ana María Santillán, quien en esa época realizaba un estudio sobre las relaciones de dominancia de los grupos (en preparación). Como

Tabla 1
Composición de la tropa Chicago durante el periodo de estudio.

Sujeto	Clave	Sexo	Filiación	Sitio de nacimiento ^a	Nacimiento	Pubertad	Rango
Orestes	OR	Macho	Desconocida	Chicago	Mayo 1973	Febrero 1977	1
Catrina	CA	Hembra	Desconocida	Chicago	Mayo 1973	Mayo 1976	2
Blas	BL	Macho	Desconocida	Chicago	Junio 1973	Abril 1977	3
Maggie	ME	Hembra	Orestes/Catrina	IMM	Mayo 1981	Enero 1984	(4) ^b
Lupe	LU	Hembra	Desconocida	Chicago	Diciembre 1973	Diciembre 1976	4
Titania	TI	Hembra	Desconocida	Chicago	Marzo 1973	Abril 1976	5
Nipolita	NI	Hembra	Desconocida	Chicago	Octubre 1973	Octubre 1976	6
Gravel	GR	Hembra	Desconocida	Chicago	Octubre 1974	Octubre 1977	7
Hansel	HA	Macho	Desconocida	Chicago	Octubre 1974	Agosto 1978	8
Toto	TA	Macho	Orestes/Catrina	IMF	Agosto 1984	-	?

^a Chicago :Universidad de Chicago
IMM :Instituto Nacional de Neurología y Neurocirugía
IMF :Instituto Mexicano de Psiquiatría

^b Rango otorgado por esta hembra desde el inicio del estudio hasta su muerte (noviembre 1985). Hasta ese momento los animales que la seguían (a partir de Lupe) tenían un rango menor (-1) por individuo al que se muestra.

Tabla 2
Composición de la troca Catemaco durante el periodo de estudio.

Sujeto	Clave	Sexo	Filiación	Sitio de nacimiento ^a	Nacimiento	Pubertad	Rango
Damian	DA	Macho	Carlos/Canela	INM	Octubre 1976	Enero 1980	1 [3] ^b
Canela	CN	Hembra	Desconocida	Tailandia	ca. 1967	ca. 1971	2
Pepe	PE	Macho	Carlos/Canela	INM	Febrero 1979	Marzo 1982	3 [1]
Mariana	MA	Hembra	Carlos/Canela	INM	Octubre 1980	Agosto 1983	4
DJ	DJ	Macho	7/Canela	Totogochillo	Agosto 1974	Abril 1978	5
Carlos	CR	Macho	Desconocida	Tailandia	ca. 1965	ca. 1969	6
Vico	VI	Macho	DJ/Canela	INM	Septiembre 1982	-	7
Tomas	TO	Macho	7/Bunnia	Totogochillo	Julio 1975	Diciembre 1979	8
Lila	LI	Hembra	Damian/Canela	INM	Agosto 1984	-	?
Isabel	IS	Hembra	Damian/Mariana	IMP	Junio 1985	-	?

^a Tailandia :Nacido en libertad en Tailandia
 Totogochillo :Catemaco, Veracruz
 INM :Instituto Nacional de Neurología y Neurocirugía
 IMP :Instituto Mexicano de Psiquiatría

^b Durante las primeras semanas de estudio el macho dominante del grupo era Pepe, el cual fue sustituido por Damian; los rangos de estos animales durante dicho periodo se muestran en los paréntesis (véase texto).

es tradicional en la asignación de jerarquías de dominancia, a un mayor índice de dominio se le asigna un valor de rango más bajo; de esta manera el macho dominante, o alfa, ostenta el rango 1, la hembra dominante el 2 y así sucesivamente hasta llegar al animal más subordinado al cual se le asigna el último número: por ejemplo, a Tomas -macho subordinado del grupo 2- se le asigna el rango 8. Un historial más detallado de esta colonia y sus sujetos se encuentra en los trabajos de Estrada y Estrada (1976b, 1981) y de Díaz (1985). Cabe aquí mencionar que en el primer grupo (grupo Chicago) una hembra (MG) murió durante el mes de noviembre de 1985. Este animal ocupaba el tercer rango de dominancia, y fue sustituida por la hembra inmediatamente inferior (LU). Con esta muerte todos los animales del grupo por debajo de MG ganaron un rango. Por otro lado, en el grupo Catemaco ocurrió un cambio de macho alfa durante la primera semana de registro: PE fue suplantado por su hermano DA. Por tanto, para evitar confusiones, esta semana no fue considerada en los análisis estadísticos.

Los macacos están acomodados en amplias jaulas exteriores de forma trapezoidal, cada una con las siguientes dimensiones: 6 x 6.2 [lado mayor] x 1.7 [lado menor] x 6 [altura] m. Dos platafor-

mas sólidas (6.2 x 1 m) se encuentran adosadas a la pared que forma el lado mayor del trapecio, a 1.5 y 3 m de altura respectivamente. El acceso a estas plataformas se consigue gracias a un conjunto de tubos metálicos que forman una especie de enrejado al frente de la mitad derecha (para el observador) de las plataformas. Estos tubos van del piso al techo. Además de estas plataformas, las jaulas también contienen dos pequeñas salientes (1 x 0.75 m), colocadas en las paredes laterales de las jaulas 6 m arriba del piso, a las cuales se llega por medio de un par de escaleras de marinero. Por último, desde el techo, a mitad de la jaula, cuelga un largo columpio (~5 m de largo) de cadenas.

Aparte del periodo de limpieza de las jaulas y del momento en que se les suministra el alimento, los monos rara vez son molestados con intrusiones humanas. Las jaulas se lavan diariamente entre las 9:00 y 10:00 h. A las 12:00 h los macacos son alimentados, la dieta consiste principalmente de frutas y legumbres frescas, tortillas, alimento comercial para perros, y ocasionalmente huevos como complemento. El acceso a agua fresca y limpia es constante.

Procedimiento

La conducta de aseo social fue definida como el acto de separar el pelo del compañero, usando una o dos manos, y proceder a pellizcar el pelo o la piel para retirar partículas con los dedos o la boca, o bien procediendo a lamer la piel (generalmente las heridas) del receptor.

Durante siete meses (octubre de 1985 a abril de 1986) se hizo un seguimiento diario (de lunes a viernes) de la conducta de aseo en los dos grupos de macacos. Para obtener una muestra representativa de la actividad diurna se tomaron 22 submuestras diarias, de las 8:00 a las 18:30 h; una cada media hora. Durante cada uno de estos 22 periodos de muestreo cada animal era observado por espacio de 10 a 20 segundos en busca de conducta de aseo, anotándose todas aquellas interacciones que ocurrieran, comenzaban o terminaban, así como los actores involucrados. Esto fue un muestreo de ocurrencias de la conducta (frecuencias) y no de duraciones de las interacciones (Altmann, 1974; Martín y Bateson, 1986). Gracias a este procedimiento se acumularon 770 muestras por grupo.

Análisis

Para llevar a cabo el análisis de los datos las ocurrencias de aseo social fueron transformadas en tasas de frecuencia individual por hora de registro, esto es un mejor índice estadístico, ya que representa una estimación pesada y sin sesgo de la ocurrencia de un evento (Altmann y Altmann, 1977). Los valores por animal fueron tomados de las interacciones diádicas y no de los totales, por tanto, en caso de no darse una mayor explicación, los datos pueden interpretarse simultáneamente como emisión y recepción del aseo. Sin embargo, en todas las secciones de los resultados se menciona y los análisis fueron hechos en base a las emisiones de aseo social por individuo por hora de registro (repartición del aseo, compañeros de aseo, etc.), a excepción de la última parte en donde la razón de ganancia de aseo fue calculada a partir de los valores individuales de recepción del comportamiento por hora de registro. El aseo, la razón de ganancia del aseo, el índice de Shannon (distribución que hace de la conducta un sujeto entre los miembros del grupo) y el número de compañeros de aseo fueron las variables dependientes, mientras que semanas, horas diurnas, sexo, rango e individuos fueron las variables independientes del presente trabajo. Los datos fueron analizados por medio de pruebas estadísticas convencionales, paramétricas y no-paramétricas, según ameritara el caso. Ya que las muestras eran heteroscedásticas y no-normales, para cumplir los requerimientos de los análisis paramétricos los datos fueron transformados en las raíces cúbicas de los valores originales. Esta transformación estadística fue seleccionada pues ha probado ser más efectiva que otras transformaciones de frecuencias (p. ej. la raíz cuadrada) para normalizar distribuciones de eventos y homogenizar las varianzas (Wilkinson, 1986). Como reiterativamente se muestrearon los mismos sujetos, se llevaron a cabo Análisis de Varianza para muestras repetidas (Vasey y Thayer, 1987), y se usó el procedimiento de Bonferroni mejorado por Holm (Hollander y Copenhaver, 1987) para realizar las comparaciones pareadas entre medias, posteriores al análisis de varianza. La coherencia entre sujetos y grupos en la aparición dinámica del aseo fue valorada por medio del coeficiente de concordancia W de Kendall (Siegel, 1970). Las probabilidades exactas de las razones de F, t de Student y χ^2 fueron calculadas por medio del procedimiento de Ogasawara (1982).

RESULTADOS

Variaciones mensuales y diurnas del aseo social

La primera parte del análisis de los datos se hizo buscando posibles diferencias entre los grupos de monos o variaciones a lo largo de los meses de registro. El análisis de varianza correspondiente a las contribuciones individuales de aseo social no reveló diferencias entre los grupos ($F_{[1,15]}=0.57$, N.S.), ni interacción entre grupos y meses ($F_{[1,15]}=0.56$, N.S.). En promedio cada individuo emitió cerca de 5 (± 2 ES) aseos por hora de registro, lo cual, al compararse con otras conductas sociales propias de los macacos cola de mufón, resulta una proporción relativamente elevada (véase Bernstein, 1980). A lo largo de los meses de estudio se apreció una variación significativa del aseo ($F_{[1,15]}=5.942$, $p=0.0263$). En la figura 2a se muestran los valores promedio mensuales por individuo; fácilmente se aprecia que la conducta disminuyó progresivamente; tendencia que ocurrió de manera coordinada en todos los sujetos ($W=0.164$, $X^2=15.696$, $g.l.=6$, $p=0.0154$). La mayor tasa de aseo social se registró a finales del otoño y durante el invierno (6 ± 2); pero tras la entrada de la primavera el número promedio diario de interacciones disminuyó (4 ± 1).

No obstante la progresiva reducción en la tasa del aseo social, la distribución diurna de este comportamiento no sufrió modificaciones, observándose siempre el mismo ciclo diurno ($W=0.610$, $X^2=63.471$, $g.l.=4$, $p<0.00001$). El análisis reveló variaciones significativas durante el día ($F_{[1,15]}=22.985$, $p=0.00042$), hallándose también una fuerte concordancia en los patrones individuales ($W=0.649$, $X^2=275.654$, $g.l.=21$, $p<0.00001$). Este último resultado, así como la similitud entre sujetos en las tasas promedio de aseo arriba mencionada, permitió combinar los datos de ambos grupos para llevar a cabo los análisis subsecuentes.

En la figura 2b se muestra la distribución diurna del aseo social. Claramente destaca el perfil de una distribución bimodal, donde el mayor número de interacciones ocurrió durante las tardes

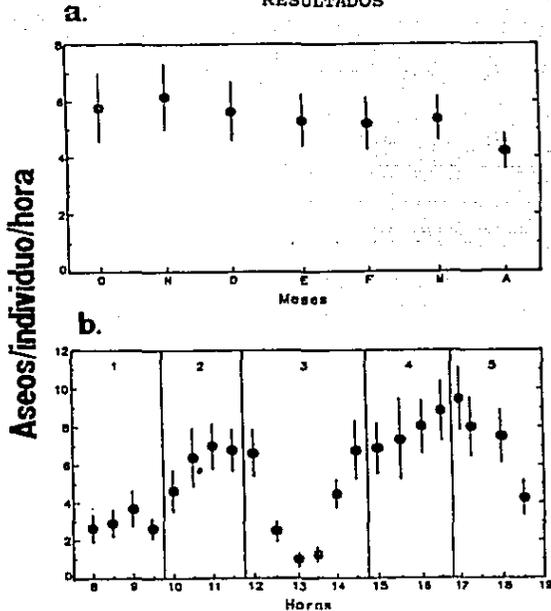


Figura 2. Distribuciones mensual (a) y diurna (b) del aseo social en macacos cola de mufón. Los círculos representan la media (iES). En la gráfica diurna (inferior) se muestran los cinco periodos en los cuales se agruparon los datos para su análisis posterior.

(16:00-18:00 h) y en las horas previas al mediodía (11:00-12:00 h). Se encontró que el aseo se abatía al mediodía, durante el tiempo de alimentación (12:30-14:00 h), y era escaso temprano en la mañana (8:00-9:30 h) y al anochecer (a partir de las 18:30 h). La marcada variación del aseo social durante el día fue, sobre todo, producto de la acción coordinada de los miembros de los grupos. De esta manera, los incrementos observados durante la mañana y la tarde se debieron a que un mayor número de individuos se involucraba en esta actividad, aunque también cada sujeto aumentaba su tasa promedio de interacciones afiliativas. Para facilitar los análisis estadísticos subsiguientes el día fue dividido en cinco periodos diferentes. Estos cinco periodos fueron

utilizados como diferentes situaciones experimentales (o tratamientos) para probar las hipótesis antes mencionadas. La categorización de los periodos fue hecha tomando en consideración los cambios en la pendiente del ciclo, así como factores externos que de alguna manera representaban un cambio cotidiano de relevancia para los animales, como lo era el final del lavado de las jaulas y la salida del mozo (ocurrido entre 9:30 y 10:00 h) y la administración del alimento (12:00 h). Así, los periodos o intervalos resultantes fueron: Mañana (8:00-9:30 h), Media-mañana (10:00-11:30 h), Mediodía (12:00-14:30 h), Tarde (15:00-16:30 h) y Anochecer (17:00-18:30 h). El Mediodía comprendió un intervalo mayor para reunir una mejor muestra, pues comprende la fase diurna donde el aseo social fue más escaso.

Diversidad de compañeros de aseo

Una siguiente fase del análisis de los datos incluyó las variaciones que pudieran ocurrir en cuanto a la elección de un cierto número de compañeros de aseo. La distribución intragrupal de la conducta no ocurre de manera aleatoria, más la elección de alguien a quien asear es producto de diversas influencias (según se vio en la Introducción). El sexo es, entre otros, uno de los factores determinantes de la distribución del aseo. En las especies de cercopitecinos, las hembras se caracterizan por asear a otros con mayor ahínco que los machos (Seyfarth, 1977) y mostrar claras preferencias en la elección de compañeros específicos (Stammback y Kummer, 1982; Dunbar, 1983a,b). Esto hizo suponer que el número promedio de compañeros de aseo que un animal elige podría variar en función de su sexo. Específicamente, se esperaba encontrar un mayor número de compañeros de aseo para las hembras que para los machos, además de un incremento vespertino generalizado en el promedio de compañeros debido al relajamiento en los niveles de competencia una vez pasada la hora de la comida, cuando los intentos afiliativos de los sujetos no se ven motivados por una presión ambiental cercana y predecible.

Se utilizó el índice normalizado de diversidad de Shannon H (Dunbar, 1983a,b) para analizar las distribuciones individuales del aseo, o sea el modo particular como cada sujeto repartía aseo a los otros animales. Este índice se escogió por proveer una sencilla medida cuantitativa del tipo de distribución: el índice normalizado de Shannon varía de $H=1$, cuando el individuo reparte

de manera equitativa (o aleatoria) una conducta, a $H=0$, cuando el comportamiento se concentra en un receptor único.

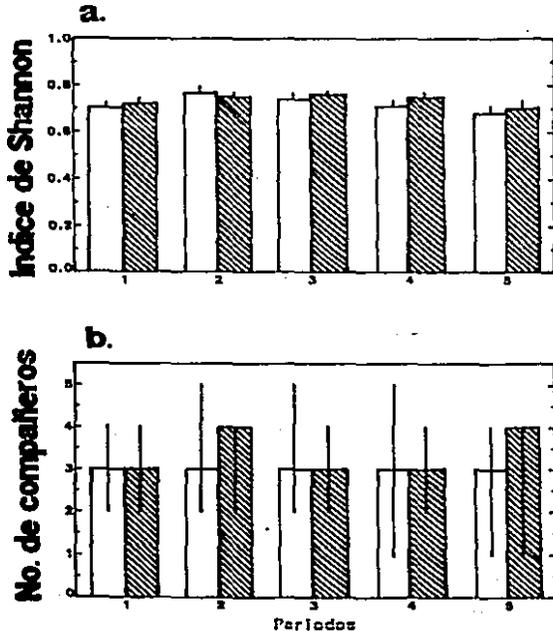


Figura 3. La gráfica a muestra el índice promedio ($\pm 1ES$) del reparto normalizado del aseo por sujeto al resto de los miembros del grupo durante los periodos diurnos (machos: barras blancas; hembras: barras rayadas). La grafica inferior muestra la mediana del número de compañeros de aseo (las rayas señalan el máximo y el mínimo de compañeros).

El análisis de varianza no reveló interacción entre los periodos del día y el sexo de los emisores de aseo ($F_{[1,15]}=0.1237$, N.S.), ni variaciones a lo largo del día ($F_{[1,15]}=0.8597$, N.S.) o diferencias entre sexos ($F_{[1,15]}=0.3297$, N.S.). Puede verse en la figura 3a que la diversidad de compañeros fue constante durante el día entero. Los macacos no concentraban el aseo en unos cuantos individuos (lo cual hubiera resultado en valores de H cercanos a cero), sino que cada mono lo distribuía más o menos ampliamente (de ahí los valores de H mayores de 0.5); sin que esta repartición fuera equitativa o aleatoria.

El índice de Shannon resulta un buen índice para determinar la distribución de un comportamiento, pero dada su no-linearidad resulta inválido extrapolar estos valores para obtener una estimación del número de individuos sobre los cuales se concentran las interacciones. En vista de esto, y siguiendo el procedimiento propuesto por Dunbar (1983a, b), se consideraron como compañeros de aseo aquellos sujetos con los cuales cada individuo fue visto interactuar más del 10% de las veces. En la figura 3b se muestra el número promedio de compañeros de aseo a lo largo del día para machos y hembras. Las barras representan las medianas y las líneas que las atraviesan señalan los valores máximo y mínimo de la distribución (y no los errores como es tradicional representarlos). No hubo variaciones durante el día ni diferencias sexuales; en promedio cada individuo, macho o hembra, fue visto más del 10% de las veces interactuando con alguno de tres sujetos.

Efectos del sexo y rango relativo de los actores

En los primates el sexo y el rango social introducen un sesgo importante en la distribución del aseo. Los miembros de la pareja dominante resultan los más atractivos compañeros de aseo en los macacos cola de muñón (Rhine, 1972; Estrada, Estrada y Ervin, 1977), aunque, si se dificulta el acceso debido a la intensa competencia que se establece por afiliarse con estos individuos, los monos tienden a seleccionar, de entre otros, a individuos de rango superior al suyo como sujetos de aseo. Por lo tanto, se establece una clara direccionalidad en la distribución del aseo que va de los sujetos subordinados hacia los dominantes, y en una interacción diádica la probabilidad que tiene un cierto individuo de actuar como emisor o receptor del comportamiento está aunada a su propia posición social relativa a la de la pareja: un mono

tiene mayores posibilidades de fungir como emisor si su estatus es inferior al del compa ero.

TABLA 3.
An lisis de varianza univariados contrastando los efectos del sexo y rango relativo de los actores involucrados en aseo social en diversos periodos diurnos.

Fuente	gl	Tasa-F				
		Mañana	Media-mañana	Mediod�a	Tarde	Anocheceer
Sexo de los actores	3	1.88	1.71	2.25	1.92	1.03
Rango relativo del receptor	1	7.37*	10.38*	6.01*	6.68*	6.61*
Interacci�n	3	3.01	3.91*	4.86*	3.98*	2.67
Error	103					

* Probabilidades consideradas significativas ($\alpha < 0.05$) por medio del procedimiento de Bonferroni modificado por Holm.

Dada la funci n coligativa del acicalamiento y su posible papel como conducta anticipatoria a los momentos de conflicto, resultaba interesante buscar una relaci n entre las caracter sticas sociales de los actores y el periodo diurno. En particular, se esperaba hallar una interacci n entre la fase del d a y la tasa de aseo intercambiada entre sujetos, sin que esto implicara cambios dr sticos en la direcci n (como podria ser que a ciertas horas del d a los dominantes asearan importantemente a los subordinados). De hecho, se esperaba que en las horas previas al mediod a, en comparaci n con otros periodos del d a, aumentara la proporci n de aseo dirigida a individuos de rango superior.

El an lisis comprendi  la cantidad de aseo dada por individuo a sujetos de uno y otro sexo cuyos rangos fueran superiores o inferiores. No se hall  interacci n entre sexo de los actores, rango del receptor y periodo del d a ($T^2=0.129$, $F[12,296]=1.057$, N.S.), y el efecto del rango del receptor apenas fue significativo ($T^2=0.105$, $F[5,99]=2.073$, $p=0.075$). En cambio, las variaciones del aseo a lo largo del d a fueron altamente significativas

($T^2=1.157$, $F[4,100]=28.920$, $p<0.0001$) y por esto se hicieron análisis univariados diferentes para cada periodo del día. Se utilizó el procedimiento de Bonferroni modificado por Holm (Hollander y Copenhaver, 1987) para controlar el error tipo I introducido por la consideración simultánea de análisis univariados. La tabla 3 muestra los resultados de los análisis de varianza por fase diurna; puede apreciarse que la interacción entre sexo de los actores y rango de los receptores fue significativa durante los tres periodos intermedios (Media mañana-Tarde), pero no en los extremos (Mañana y Anochecer). El rango del receptor ejerció efectos significativos en todo momento, con excepción de las interacciones de macho a hembra. Los animales de rango superior siempre resultaron más atractivos como receptores de aseo. Nuevamente se utilizó el procedimiento de Bonferroni para evaluar las comparaciones pareadas entre medias por periodo; así se destacaron aquellas categorías de interacción que resultaron mayormente significativas (véase la fig. 4). Este tipo de análisis permitió revelar la importancia de una categoría de interacción en comparación con el mismo tipo de interacción ocurrido en otros momentos del día y en contraste con las otras categorías. Se encontró que los mayores efectos debidos al rango de los receptores en relación al sexo de los actores ocurrían durante la fase matutina; pues fue en esta cuando se presentaron las mayores diferencias estadísticas. En la figura 4 se ilustra el intercambio diurno de aseo social entre animales de diferente sexo y rango. Los machos de rango superior eran escogidos como compañeros de aseo por otros machos durante todo el día, con excepción de la Mañana (fig. 4a), cuando el aseo intercambiado entre machos fue siempre escaso (menos de una interacción por hora). De manera similar, las hembras mostraron preferencias significativas por asear machos de rango superior al suyo durante el día entero, aunque al Anochecer la diferencia en aseo dado a machos de uno u otro rango ya no fue significativamente diferente (fig. 4d). En cuanto a las interacciones teniendo a las hembras como receptoras del aseo se observó que además de seleccionarias poco frecuentemente como compañeras, los machos no hacían una distinción importante en relación al rango (fig. 4b). Las hembras, en cambio, emitieron mucho más aseo a compañeras de rango superior; estas preferencias fueron particularmente significativas en la Mañana y la Tarde, pero no antecediendo la comida, durante la comida y al

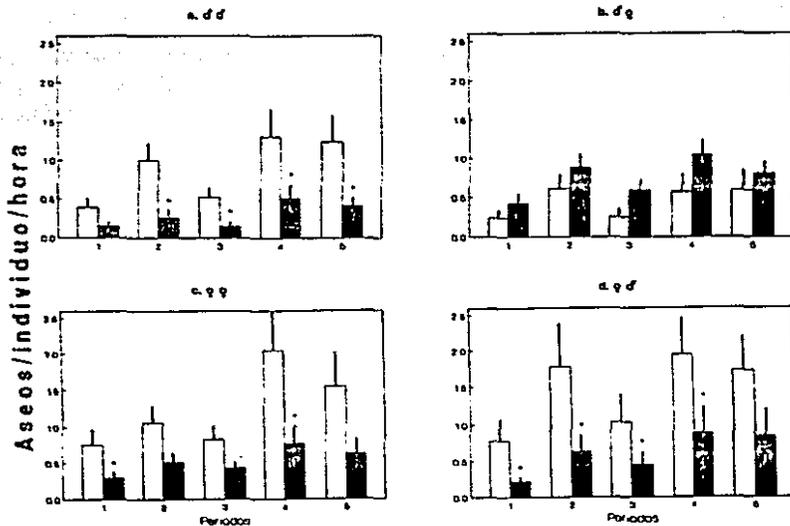


Figura 4. Emisión promedio (+1ES) de aseos durante el día a monos de rango superior (barras blancas) e inferior (barras rayadas) al emisor. En a se muestran las interacciones entre machos; en b las emisiones de machos a hembras; en c las interacciones entre hembras y en d las emisiones de hembras a machos.

* $p < 0.05$ respecto a los sujetos de rango superior al emisor.

Anochecer (fig. 4c). Esta ausencia de diferencias significativas entre compañeras de alto y bajo rango durante los periodos segundo y tercero fue efecto de la interacción entre sexo y rango, donde la atractividad de los machos de rango superior aumentó en mayor proporción (sinérgicamente) que la de las hembras.

Atractivo individual y rango social absoluto

Los resultados de la sección anterior resaltaron la importancia del rango y el sexo en la selección de compañeros de aseo; haciéndose evidente que los animales preferían buscar receptores de rango superior al suyo para asearlos. Las grandes varianzas asociadas a estos incrementos sugerían una considerable heterogeneidad en las tasas de emisores y receptores. Junto con esto, la importancia del rango de los machos como compañeros de aseo durante la fase matutina, en comparación con la vespertina, sugería un diferente efecto del estatus de cada sujeto.

Se han usado en primatología la proximidad y el intercambio de conductas no-agonistas como un índice de la atractividad existente entre dos animales. La atractividad ha sido definida como el conjunto de atributos de un individuo que incrementan la motivación de otro sujeto por interactuar positivamente con este primero (Stambach y Kummer, 1982). Entre estos atributos pueden hallarse el rango, el parentesco, el sexo, la fase del ciclo estral, el desarrollo compartido, etc.

Seyfarth (1977, 1983) ha mostrado que la relación existente entre cantidad de aseo social recibido y emitido (A_r/A_e) es un buen índice adimensional de la atractividad individual, pues provee una medida del esfuerzo invertido en la relación. De esta manera, en una relación diádica con valores $A_r/A_e < 1$ el receptor se revela como un animal poco atractivo, pues sus esfuerzos afiliativos son pobremente retribuidos. Una tasa $A_r/A_e = 1$ indica una relación equilibrada, donde el receptor recupera sin exceso el esfuerzo afiliativo invertido. Finalmente, valores $A_r/A_e > 1$ son indicativos de un receptor fuertemente atractivo, objeto de mayores esfuerzos afiliativos de los que el mismo prodiga.

Se utilizó la tasa A_r/A_e para evaluar la atractividad de cada macaco y relacionar esta medida con el rango social absoluto (el papel individual en relación a la estructura social). El análisis reveló una fuerte dependencia del atractivo individual en relación al periodo diurno ($T^2 = 1.028$, $F_{[60,366]} = 1.568$, $p = 0.007$) y un efecto significativo de la atractividad individual ($T^2 = 1.306$, $F_{[75,452]} = 1.575$, $p = 0.003$). Los análisis univariados mostraron que las mayores diferencias en atractivo individual ocurrían en la Mañana ($F_{[15,96]} = 2.239$, $p = 0.010$) y a Media-mañana ($F_{[15,96]} = 2.775$, $p = 0.001$). En las figuras 5 y 6 se muestran las redes de aseo de los grupos Chicago y Catemaco respectivamente, corres-

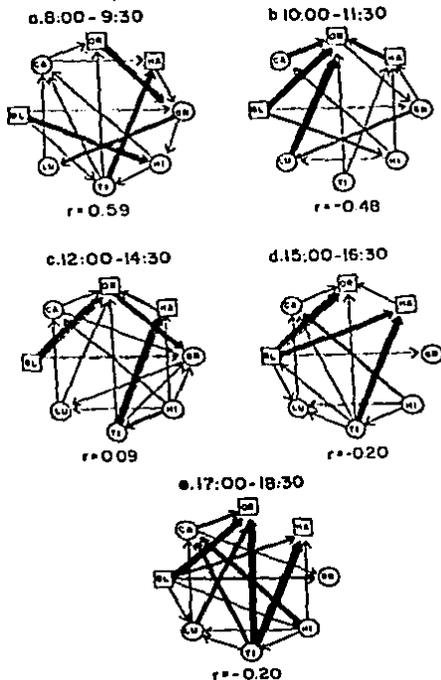


Figura 5. Redes de aseo del grupo Chicago durante diversos periodos diurnos. Las flechas representan la atractividad diádica (Aseo recibido/Aseo emitido) y sólo se han dibujado las tasas $Ar/Ae > 1$. También se muestran los coeficientes de correlación de Spearman (r) entre rango social y tasa Ar/Ae .

- = 1-2 Ar/Ae
- ≡ = 3-4 "
- ≡≡ = 5-6 "
- ≡≡≡ = ≥ 7 "

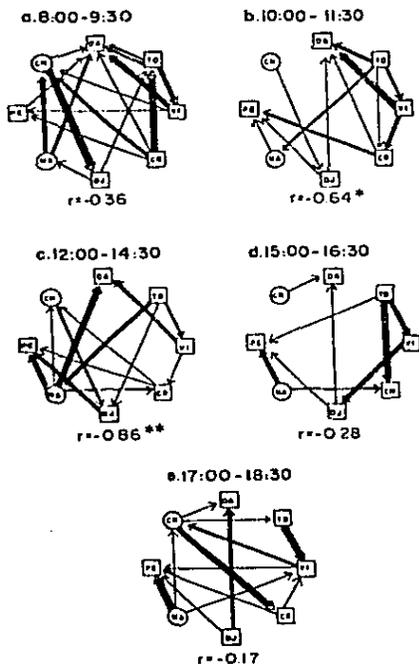


Figura 6. Redes de aseo del grupo Catemaco durante diversos periodos diurnos. Las flechas representan la atractividad didáctica (Aseo recibido/Aseo emitido) y sólo se han dibujado las tasas $Ar/Ae > 1$. También se muestran los coeficientes de correlación de Spearman (r) entre rango social y tasa Ar/Ae (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$).

— = 1-2 Ar/Ae
 || = 3-4 "
 ||| = 5-6 "
 > = 7 "

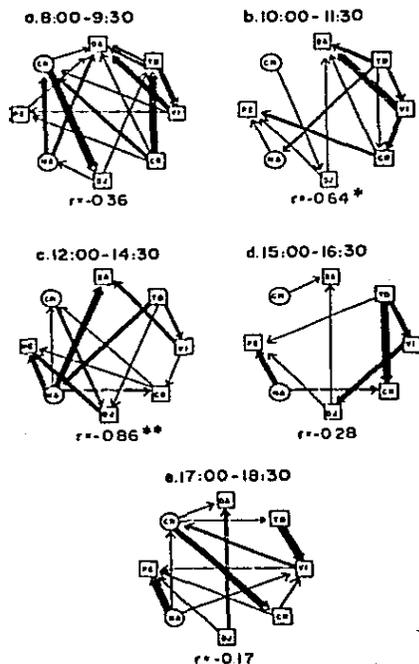


Figura 6. Redes de aseo del grupo Catemaco durante diversos periodos diurnos. Las flechas representan la atractividad dididca (Aseo recibido/Aseo emitido) y sólo se han dibujado las tasas $Ar/Ae > 1$. Tambien se muestran los coeficientes de correlación de Spearman (r) entre rango social y tasa Ar/Ae (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$).

- = 1-2 Ar/Ae
- == = 3-4 "
- ≡ = 5-6 "
- ≡≡ = > 7 "

pondientes a las cinco fases diurnas. Este procedimiento gráfico ha sido usado tradicionalmente para representar las interacciones interindividuales en grupos de primates no-humanos (véase por ejemplo Seyfarth, 1977 o Colvin, 1983). Para formar la red los animales se ordenan por rango jerárquico descendente en sentido contrario a las manecillas del reloj, de modo que el animal dominante o alfa forma el ápice del polígono, abajo a su izquierda (alrededor de las 11:00 h) se coloca al animal subordinante, y en ese orden se continúan ubicando el resto de los sujetos hasta llegar al animal omega (el más subordinado) que viene a quedar inmediatamente a la derecha del dominante. Así, los sujetos forman las aristas del polígono y las proporciones Ar/Ae, producto de las interacciones diádicas (representadas por flechas que van del emisor al receptor), forman la red propiamente dicha. En el caso particular de las redes aquí mostradas no se han señalado la totalidad de las interacciones, sino solamente aquellas tasas mayores que uno, pues estas son indicativas de ganancia efectiva.

A simple vista se puede apreciar que los machos dominantes eran los animales más atractivos del grupo, pues sus tasas Ar/Ae estaban muy por arriba de la unidad y sus relaciones abarcaban el mayor número de emisores. Las hembras dominantes seguían en atractividad a los machos y también se observó que los sujetos dominantes tenían preferencias por asear a uno o más sujetos subordinados. En el grupo Chicago, Orestes, el macho dominante, interactuaba muy activamente con Gretel, entre las hembras la más subordinada (fig. 5). Por el contrario, el macho dominante del grupo Catemaco, Damian, no se comportaba como un aseador activo y no mostraba preferencias por un compañero en particular, mientras que Canela, la hembra dominante, emitía una importante proporción de aseo a DJ, su primogénito y uno de los machos intermedios (fig. 6). Aparte de estas, hubo otras reversiones importantes, como las interacciones del macho subordinante del grupo Chicago, Blas, con las hembras subordinadas Hipólita, Gretel y el macho omega Hansel (fig. 5). No obstante, en general la atractividad se da en orden ascendente en relación al rango social: el mayor número de flechas corren de derecha a izquierda.

Ahora, si bien el patrón usual de la atractividad está en función directa del rango social, también se observa en las figuras 5 y 6 que es variable; a lo largo del día las interacciones sufrieron cambios: los valores Ar/Ae cambiaron en uno y

otro grupo en interacción con los componentes de la diada (Chicago: $F[42,42]=8.3759$, $p<0.00001$; Catemaco: $F[42,42]=3.7492$, $p=0.00007$). La proporción de aseo intercambiado durante el día por un animal con el resto de los sujetos no fue constante, y las variaciones estaban enlazadas a la identidad de cada pareja de actores. En el grupo Catemaco estas variaciones estuvieron significativamente correlacionadas con el rango social a Media-mañana ($r_s=-0.64$, $p<0.05$) y al Mediodía ($r_s=-0.86$, $p<0.01$), en tanto que en el grupo Chicago no hubo correlaciones significativas. Esto no significa que en el grupo Chicago el rango social no ejerciera influencia, sino que el ordenamiento no era lineal, como en el otro grupo de macacos; donde la linealidad señala a los animales dominantes como los más atractivos, seguidos por los subdominantes, los intermedios, y de esta manera la atractividad decrece proporcionalmente hasta llegar al macho omega.

TABLE 4.
Análisis de varianza univariados contrastando los efectos de sexo y rango en la tasa de ganancia de aseo entre periodos diurnos.

Fuente	gl	Tasa-F			
		Mañana- Media-mañana	Media-mañana- Mediodía	Mediodía- Tarde	Tarde- Anochecer
Sexo	1	3.55	5.99*	0.43	0.01
Rango	2	3.81*	8.33*	5.17*	0.91
Interacción	2	5.23*	3.37*	0.31	0.11
Error	106				

* Probabilidades consideradas significativas ($\alpha<0.05$) por medio del procedimiento de Bonferroni modificado por Holm.

Para aclarar la relación entre periodo diurno y atractividad debida a la posición social se analizó la razón de ganancia de aseo de una etapa a otra en función del rango; esto es el incremento (o decremento) promedio en número de recepciones de aseo social. Esta razón de ganancia corresponde a la diferencia en

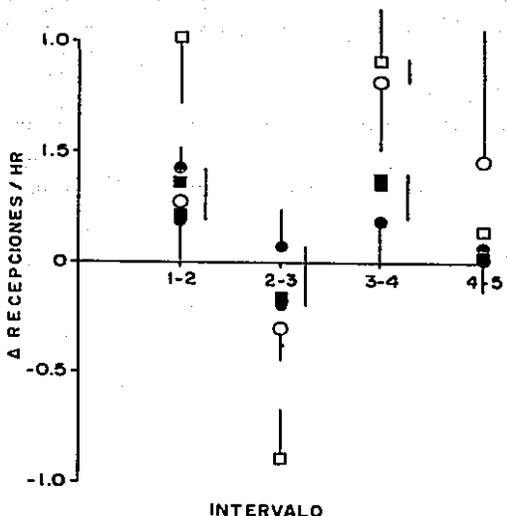


Figura 7. Media (+1ES) de la razón de ganancia de aseo entre periodos diurnos sucesivos de los dominantes machos (□) y hembras (○), los intermedios machos (◻) y hembras (◐), y los subordinados machos (■) y hembras (●). Las líneas a la derecha de los símbolos unen las medias no significativamente diferentes a $p < 0.05$.

cantidad de aseos recibidos durante cualquier periodo diurno con respecto al periodo inmediatamente previo. Para facilitar los análisis estadísticos los animales fueron divididos en sexos y dentro de cada sexo en tres rangos: dominantes (con un solo representante por sexo por grupo), intermedios y subordinados. Estos últimos rangos comprendían varios animales por sexo y grupo (véase las tablas 1 y 2). En la figura 7 se ilustran las variaciones diurnas de la razón de ganancia. Puede apreciarse una falta de paralelismo en las variaciones de un rango respecto a otro. De hecho, el análisis reveló una interacción ligeramente significativa entre sexo, rango e intervalo entre periodos ($T^2=0.117$, $F_{[6,206]}=2.015$, $p=0.065$). El rango y el intervalo

interactuaron muy significativamente ($T^2=0.243$, $F_{[6,206]}=4.164$, $p=0.001$), mientras que las interacciones entre sexo e intervalo ($T^2=0.052$, $F_{[3,104]}=1.816$, $p=0.149$) y sexo y rango ($T^2=0.123$, $F_{[8,204]}=1.571$, $p=0.135$) no fueron significativas. Los análisis univariados (tabla 4) mostraron una interacción entre sexo y rango sobre la razón de ganancia durante los intervalos entre Mañana y Media-mañana y entre Media-mañana y Mediodía. Entre el primer y segundo periodo del día los machos dominantes mostraron las mayores ganancias promedio de aseo social, indicándose con esto que su atractividad se incrementaba grandemente durante los momentos previos a la comida (fig. 7). En cambio, ningún otro rango social mostró incrementos tan marcados durante dicho intervalo. Al pasar de las horas previas a la comida al Mediodía, las tasas se vuelven en promedio negativas, indicando un abatimiento de la atractividad. Ambos, machos y hembras dominantes mostraron los decrementos más acusados, haciéndose evidente que al suministrarse el alimento se perdía interés por continuar interactuando activamente con estos sujetos. Finalmente, a pesar de las aparentes diferencias entre medias, las razones de ganancia no se vieron afectadas por el sexo y el rango durante los dos periodos vespertinos, y aunque se mantuvo la tendencia a asear preferentemente a animales de rango superior, la gran variabilidad asociada a estos intervalos sugiere que los compañeros de aseo eran seleccionados primordialmente por atributos diferentes de las dos variables consideradas.

DISCUSION

De acuerdo a lo propuesto por Horwich (1976), los resultados del presente trabajo resaltan la importancia de considerar las variaciones temporales del comportamiento para comprender adecuadamente las dinámicas sociales de los monos. Nuestros datos mostraron variaciones a corto y largo plazo en la emisión individual del aseo social: las primeras al parecer relacionadas a un ciclo estacional, mientras que las segundas se manifestaron como un claro ciclo ultradiano. Asimismo, se encontró que la distribución intragrupal del aseo variaba significativamente a lo largo del día, aunque sin mayores cambios a lo largo de los meses que duraron los registros.

La frecuencia de emisión del aseo social disminuyó durante el mes de abril, en tanto que los valores máximos se observaron en el mes de noviembre. De hecho, fue durante casi todo el invierno (noviembre a enero) cuando la ocurrencia de la conducta fue mayor, comenzando a declinar al finalizar la estación. Un ciclo estacional inverso del distanciamiento social ha sido observado en estos mismos macacos por López-Luján y colaboradores (en preparación): las distancias interindividuales son menores al finalizar el otoño y durante el invierno, incrementándose con el arribo de la primavera. Estos cambios estacionales del espaciamiento social parecen estar vinculados a las conductas de termorregulación. Cuando hace frío los animales se mantienen muy cercanos para calentarse mutuamente por medio del contacto corporal, por el contrario, al aumentar la temperatura ambiental se alejan unos de otros para mantenerse frescos. No resulta extraño que la cercanía física durante los meses de frío favorezca el aseo social, pues se sabe que la proximidad incrementa la tensión, propiciando los conflictos (Hall, 1966). Probablemente en este caso el aseo social juegue un importante papel como inhibidor de ataques por parte de los animales dominantes hacia los subordinados que se cobijan cercanos al núcleo central del grupo (macho alfa, hembras e infantes).

La repartición de diversas faenas a lo largo del día, tal que su ocurrencia no sea un fenómeno aleatorio, sino un proceso estocástico coordinado con las variaciones ambientales cotidianas, permite a los animales optimizar sus actividades, haciendo redituár más el esfuerzo invertido en un comportamiento particular. De esta manera, los animales acomodan sus ocupaciones diarias en función de sus adaptaciones particulares, aprovechando las condiciones ambientales propicias para llevarlas a cabo con mayor eficiencia. En un contexto natural un animal compete con otros organismos por alimento, debe evitar predadores y está expuesto a los cambios cíclicos de temperatura, humedad y luz. Las temperaturas extremas pueden interferir con el forrajeo pues el organismo debe añadir al gasto energético de la búsqueda de comida aquel de termorregulación corporal (ya sea para mantenerse caliente o para abatir la temperatura). Los animales ectotérmicos, como los reptiles, quienes dependen de las fuentes ambientales de calor para regular su temperatura, alternan baños de sol con otras actividades; de esta manera consiguen mantenerse calientes e incluso incrementan su tasa digestiva (Morse, 1980). Para evitar competir con otros organismos con hábitos alimenticios similares y en coordinación con los patrones circádicos de las especies que consume, un predador puede desplegar conductas de forrajeo solamente durante ciertas horas del día (Daan, 1981).

Quizá el ejemplo más conocido de la ciclicidad cotidiana del comportamiento lo constituyan el sueño y la vigilia. Por ejemplo, los primates se caracterizan por ser animales de hábitos diurnos, descartando un número de especies de prosimios y al 'mico de noche' sudamericano, *Aotus trivirgatus*. En el transcurso de la evolución se ha favorecido en ellos una aguda visión estereoscópica, aunque no el olfato, y conservan características ancestrales propias de la vida arbórea, como las manos pentadáctilas y prensiles (Walker, 1975). Una buena visión favorece el forrajeo: los frutos, las hojas tiernas, los nidos y los animales pequeños son avistados con facilidad, siempre y cuando la luminosidad lo permita. La mera visión sin el complemento del olfato, como ocurre en los gatos, no resulta de gran eficiencia en la penumbra. En la obscuridad los antropoides son torpes, lucen medrosos, vocalizan con mayor frecuencia y tienden a moverse poco de un sitio (Anderson, 1984); esta necesidad obliga a la quietud y favorece estados de reposo.

Aparte de los ritmos circádicos, los animales también presentan ciclos conductuales ultradianos; es decir que la frecuencia (entendida como el número de ciclos por día) con que aparecen (y desaparecen) los momentos de cierta actividad es mayor de una vez diaria. A diferencia de los ritmos circádicos y de los estacionales, donde es fácil asociar la ciclicidad conductual con variables del medio ambiente (p.ej., luz-obscuridad, tiempo de secas-tiempo de lluvias), y dada la vasta diversidad de ritmos ultradianos, se ha tratado de explicar estos ritmos cortos como un producto colateral de la retroalimentación de circuitos fisiológicos relacionados con las demandas metabólicas de la especie (Daan y Aschoff, 1981). En los primates se ha descrito un ritmo ultradiano de locomoción para los monos aulladores (Altmann, 1959) y monos rhesus (Delgado-García, Grau, De Feudis, Del Pozo, Jimenez y Delgado, 1976), que podría estar acoplado con la tasa digestiva y los patrones de forrajeo cuando la tropa se mueve de un parche de comida a otro.

Cuando un animal vive solitario solamente debe atender las demandas que satisfacen sus necesidades individuales básicas (comer, descansar, etc.). Mas cuando vive en grupo, una nueva carga de necesidades y obligaciones se imponen al sujeto. Los animales gregarios, aparte de satisfacer sus necesidades, deben mantenerse socialmente activos, de otra manera pueden ser desplazados de sus papeles, perder oportunidades de alimentación, reproducción y descanso, e incluso dejar de ser considerados miembros de la tropa. Por esto el sujeto debe asignar algún periodo del día a socializar; fundamentalmente a establecer lazos cohesivos con otros miembros. D'Amato (1986) ha mostrado que el tiempo asignado por los ratones domésticos a sus diversas actividades cotidianas es diferente si viven en grupo que aislados: cuando los animales viven agrupados tienden a sincronizarse conductualmente; incluyendo en esta sincronía el tiempo dedicado a las interacciones sociales. Rusak (1980) señala que la estimulación provista por conspecificos es suficiente para inducir la sincronización conductual. De ahí que los ciclos de interacción social pudieran ser considerados exógenos, siendo la estimulación mutua y constante los acopladores que generan y mantienen el ritmo. En animales cautivos o aprovisionados las presiones ambientales relacionadas con la alimentación y la protección se minimizan, produciéndose un incremento en el tiempo disponible para la

socialización. Así, no resulta extraña la aparición de claras distribuciones cíclicas del comportamiento social, tales como la hallada en el presente trabajo.

Distribuciones diurnas del aseo social semejantes a la descrita por nosotros han sido reportadas por Bernstein (1980) para la misma especie y por Troisi y colaboradores (1982, 1986) en macacos japoneses y de Java. Debe aclararse, sin embargo, que el abatimiento del aseo de nuestros macacos durante la hora de la comida no es enteramente causal, pues un ritmo diurno similar ha sido reportado en grupos cautivos de monos con diferentes horarios de aprovisionamiento (Troisi, D'Amato, Fuccillo y Scucchi, 1982; Troisi y Schino, 1986, 1987) o con acceso libre al alimento (Bernstein, 1972, 1975, 1980). Esto hace suponer que el ciclo ultradiano del aseo este acoplado con algún ciclo metabólico endógeno, como lo han sugerido Daan y Aschoff (1980). En este caso, un candidato promisorio parece ser el ciclo diario de ingesta de alimentos. Bertrand (1969) reportó en macacos cola de muflón silvestres una alternancia de periodos de ingesta con periodos de descanso y aseo. Según los datos de esta autora los macacos comienzan el día forrajeando hasta las 10:00 o 10:30 h, cuando interrumpen para descansar y asearse. Reanudan el forrajeo alrededor de las 13:30 a 14:30 h, el cual continúan hasta las 17:30 a 18:00 h. El día lo finalizan agrupándose en los arboles, listos a ocupar los sitios donde duermen, donde pueden entretenerse aseándose en tanto cae la obscuridad. Es posible apreciar que el ciclo observado en los M. arctoides de vida libre es muy similar al aquí reportado. Las diferencias probablemente estriban en las condiciones particulares a las cuales nosotros hemos sometido a nuestros monos (p. ej., el horario estricto de administración del alimento).

No es solamente un hallazgo importante que los primates puedan predecir los eventos cotidianos, sino también el hecho de que modulen sus interacciones para acomodarlas ventajosamente en concordancia con los cambios ambientales cíclicos. Se ha enfatizado el papel de los procesos cognitivos en la regulación social de los primates no-humanos. En estos se incluyen la modulación de las conductas utilizadas durante las interacciones con otros sujetos y la capacidad de inferir relaciones con otros individuos o entre terceros a partir de experiencias pasadas (Cheney, Seyfarth y Smuts, 1986). Los macacos utilizan de modo distinto el

repertorio conductual en función del sexo y el parentesco guardado con el animal con el cual interactúan (Baker y Estep, 1985; Santillán-Doherty, Díaz y Mondragón-Ceballos, en preparación). Los monos verdes son capaces de reconocer las alianzas formadas por otro sujeto con diferentes animales, llegando a hostigar a estos terceros, sin que necesariamente anteceda algún tipo de provocación o conflicto, si previamente ha existido conflicto con el segundo animal (Cheney y Seyfarth, 1986).

El aseo social ha sido reconocido como uno de los comportamientos más indicativos del manejo de las estrategias sociales. Seyfarth y Cheney (1984) han descrito en el mono verde un significativo incremento en la probabilidad de que un animal ayude a otro, si el necesitado de ayuda anteriormente (aunque no inmediatamente antes) aseó al primero. De Waal (1987a) ha encontrado que en bonobos cautivos el aseo social incrementa durante los periodos previos a que se les alimenta, pero no antecediendo momentos agudos y espontáneos de agonismo. Estos resultados sugieren que los primates, al anticipar ciertas situaciones de conflicto más o menos regulares (como la comida), utilizan el aseo social no solo para modular la tensión, sino incluso para afianzar los lazos afiliativos.

Los datos presentados en este trabajo refuerzan la anterior idea. De acuerdo a lo encontrado por otros autores para la especie M. arctoides (Rhine y Kronenwetter, 1972; Estrada, Estrada y Ervin, 1977; Díaz, 1985), nuestros datos no descartan que las relaciones afiliativas siguen un orden ascendente: los animales subordinados emiten aseo preferentemente a sujetos de rango superior al suyo, en particular a los individuos dominantes. Sin embargo, pese a ser este el patrón general, se halló que variaba significativamente, sin perderse, a lo largo del día. Mientras que en los extremos del día (Mañana y Anochecer) solamente el rango ejerció efectos significativos sobre la elección de compañeros de aseo, durante el resto del día los efectos de sexo y rango de los actores fueron sinérgicos. Esto es, aun cuando se mantuvieron las diferencias debidas al rango, no variaron de manera proporcional entre machos y hembras. Previamente a la hora de la comida y durante la comida los machos de rango superior al emisor (macho o hembra) fueron más atractivos que las hembras. En cambio, durante la Tarde se apreció un notable incremento en la atractividad de las hembras de rango superior. Asimismo, al

analizar los datos en relación al rango absoluto, se encontró que la atraktividad individual variaba según la hora que se tratara. De acuerdo a lo esperado, el macho y la hembra dominantes de cada grupo eran, en promedio, individuos más atractivos que los subordinados. Sin embargo, esto no implica que a todas horas se observara una distribución intragrupal del comportamiento semejante, ni igual proporción de aseo social dirigida a la pareja dominante; de hecho la atraktividad de los machos y hembras dominantes no corrieron paralelas a lo largo del día.

Los efectos de sexo y rango fueron más acusados en el periodo previo a la comida, cuando los machos dominantes fueron los sujetos más solicitados como compañeros de aseo. Durante el resto del día compartieron atraktividad con las hembras dominantes. Las relaciones de dominancia no son el único factor influyente en la distribución intragrupal del aseo social: los parentescos, las relaciones madre-infante, la formación de coaliciones afiliativas entre animales de rango similar y las interacciones socio-sexuales participan también en el arreglo de la conducta. Esto explicaría las preferencias por aseo animales donde el rango no ejerció una influencia decisiva, tratándose primordialmente de relaciones de tipo histórico o de parentesco. La proximidad a un individuo dominante genera una situación de conflicto donde el animal (en este caso el subordinado) se debate entre permanecer cercano -exponiéndose a ser agredido- o alejarse (Troisi y Schino, 1987), perdiendo así oportunidades de afiliarse con un sujeto ventajoso. En vista de esto, no resulta extraño que una vez pasados los periodos de tensión y conflicto cobren fuerza las relaciones afiliativas no tan ligadas a la dominancia del macho.

La aparición de aseo social como un fenómeno cíclico, bimodal y cotidiano no constituye el principal hallazgo de este trabajo. De mayor relevancia es la manera cómo, durante un mismo día, la distribución intragrupal del aseo cambia; al parecer en función de diversas estrategias sociales. Los datos aquí mostrados sugieren que los macacos cola de mufón consiguen acomodar propositivamente sus interacciones afiliativas cotidianas, optimizando así el esfuerzo y beneficio obtenidos de ellas. Durante los momentos de mayor tensión como aquellos que anteceden la alimentación, los mayores esfuerzos afiliativos se concentran sobre el individuo que ejerce el control del grupo, lo cual seguramente redundará en el apaciguamiento del dominante y conlleva un incremento en la

permissividad. Aparte de la prioridad de acceso a los recursos, en muchas especies de cercopitacinos el macho dominante juega un importante papel como moderador social (Smuts, 1987); inhibiendo conflictos que se susciten entre los subordinados y asegurando el acceso al alimento o al espacio de sujetos en desventaja física (p. ej., los infantes). Durante una situación de conflicto debe ser mucho más fácil contender con un macho alfa poco tenso, con el cual se acaba de interactuar afiliativamente momentos antes, pues las posibilidades de fomentar agresiones se abaten. No parece existir una relación causal entre la alimentación y el tiempo invertido en aseo social (Dunbar y Sharman, 1984): estas dos actividades se han destacado como independientes. Sin embargo, tal vez la liga entre alimentación y aseo social no se halle tanto en la cantidad y tiempo de alimentación, como en la oportunidad de llevar a cabo el forrajeo sin hostigamientos. De ahí que el beneficio obtenido a partir de asear a un dominante no necesariamente es un mayor acceso al recurso, sino la posibilidad de desarrollar libremente una conducta (en este caso la alimentación). Debe destacarse que una alternativa a esta táctica sería incrementar el distanciamiento social, lo cual también reduce las posibilidades de enfrentamientos agresivos, pero no permite establecer coaliciones afiliativas. Otros trabajos han mostrado que los monos son capaces de recordar y ayudar a los sujetos que previamente los han aseado (Seyfarth y Cheney, 1984); por tanto no es de extrañar en los presentes datos que los subordinados compitan por asear al dominante, lo cual les asegura no ser fuertemente hostigados y les brinde un posible apoyo en encuentros conflictivos con otros sujetos.

Los macacos cola de mufón destacan como una de las especies de primates que más tiempo diario dedica al aseo social (Wilson, 1975), sin grandes diferencias sexuales en esta actividad (Bertrand, 1969). Por ejemplo, en comparación con los galada, donde las hembras tienen en promedio una sola compañera de aseo (Dunbar, 1983b), mientras que los machos incrementan su distribución de aseo en correlación con el tamaño de la unidad reproductiva (Dunbar, 1983a); los macacos cola de mufón muestran una repartición relativamente laxa del aseo social, teniendo machos y hembras en promedio tres compañeros de aseo a lo largo de todo el día; pero sin que estos receptores sean necesariamente los mismos. Otros estudios (véase Kaplan, 1987) han destacado la mayor

actividad afiliativa de los macacos y los babuinos en comparación con los cercopitecos. Además de esta tendencia a involucrarse más frecuentemente en interacciones afiliativas, típica de la mayoría de las especies que comprende la tribu de los Papionini, el hecho que la conducta social sea modulada según convenga a las demandas que impone la cotidianidad social resalta la capacidad plástica de macacos y babuinos para acomodar ventajosamente sus manejos sociales dentro de los templetas impuestos por el medio. A diferencia de los Cercophitecini (monos verdes, patas, quenones), cuyas relaciones sociales tienen un fuerte arraigo en las interacciones agonistas, las estructuras sociales de los Papionini se caracterizan por una mayor tolerancia y la posesión de un elaborado sistema de determinación jerárquica que incluye una mayor ritualización conductual y una fuerte dependencia en la experiencia y el aprendizaje para el manejo de las relaciones interindividuales (Kaplan, 1987).

Se ha reconocido, en la actualidad, que la vida social de los primates no-humanos se caracteriza por su complejidad; a partir de sus interacciones con los miembros del grupo cada mono construye y mantiene una serie de relaciones que le permiten contender con los requerimientos de la vida social (Hinde, 1983). Las consecuencias de alguna interacción particular pueden seguir apreciándose durante tiempo despues de que esta sucedió. La resolución de un conflicto puede incluir conductas de apaciguamiento y afiliación por parte del vencedor (Kummer, 1975; De Waal y Van Roosmalen, 1979). La vida social de los primates no excluye la intensa competencia interindividual característica de la gregariedad; aparte de la oportunidad para entablar relaciones cooperativas a largo termino, los miembros del grupo deben competir unos con otros por el acceso a recursos escasos como comida, agua y compañeros (Walters y Seyfarth, 1987). No obstante, uno de los rasgos distintivos de los grupos de primates es la intensa actividad social: los animales constantemente interactúan de muy diversas maneras. Sin que las tendencias competitivas y agresivas hayan desaparecido, en el curso de la evolución los primates han desarrollado poderosos mecanismos de resolución de conflictos (De Waal, 1987). Junto con las relaciones de dominancia, los lazos de parentesco y la categorización por sexos y edades, las habilidades mentales de los primates se expresan en las dinámicas sociales: el reconocimiento individual, la capacidad de inferir

relaciones entre terceros y la posibilidad de predecir con un alto grado de certeza eventos futuros -por mencionar unas cuantas capacidades cognitivas- se incluyen como importantes reguladores de la vida en grupo .

BIBLIOGRAFIA

- Albone, E.S. (1984). **Mammalian semiochemistry. The investigation of chemical signals between mammals.** John Wiley & Sons Limited, Chichester.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, 49: 227-267.
- Altmann, S.A. (1959). Field observations on a howling monkey society. **Journal of Mammalogy**, 40:317-330.
- Altmann, S.A. y Altmann, J. (1977). On the analysis of rates of behaviour. **Animal Behaviour**, 25:364-372.
- Anderson, J.R. (1984). Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. **Advances in the Study of Behavior**, 14:165-229.
- Anderson, J.R. y Chamove, A.S. (1979). Contact and separation in adult monkeys. **South African Journal of Psychology**, 9:49-53.
- Baker, S.C. y Estep, D.Q. (1985). Kinship and affiliative behavior patterns in a captive group of Celebes black apes (Macaca nigra). **Journal of Comparative Psychology**, 99: 356-360.
- Bernstein, I.S. (1972). Daily activity cycles and weather influences on a pigtail monkey group. **Folia Primatologica**, 18: 390-415.
- Bernstein, I.S. (1975). Activity patterns in a gelada monkey group. **Folia Primatologica**, 23: 50-71.
- Bernstein, I.S. (1976). Dominance, aggression, and reproduction in primate societies. **Journal of Theoretical Biology**, 60: 459-472.
- Bernstein, I.S. (1980). Activity patterns in a stump-tail macaque group. **Folia Primatologica**, 20-45.
- Bernstein, I.S. y Mason, W.A. (1963). Activity patterns of rhesus monkeys in a social group. **Animal Behaviour**, 3: 455-460.

- Bertrand, M. (1969). The behavioral repertoire of the stump-tail macaque: a descriptive and comparative study. S. Karger, Basilea.
- Blaffer Hrdy, S. (1977). Infanticide as a primate reproductive strategy. *American Scientist*, 65: 40-49.
- Boccia, M.L. (1983). A functional analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 4: 399-418.
- Boccia, M.L. (1986). Grooming site preferences as a form of tactile communication and their role in the social relations of rhesus monkeys. En: *Current Perspectives in Primate Social Dynamics* (Eds. Taub, D.M. y King, F.A.), Van Nostrand Reinhold Company, New York, pp. 505-518.
- Boccia, M.L., Rockwood, B. y Novak, M.A. (1982). The influence of behavioral context and social characteristics on the physical aspects of social grooming in rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 3: 91-108.
- Bonner, J.T. (1980). *The evolution of culture in animals*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Borchelt, P.L., Griswold, J.G. y Branchek, R.S. (1976). An analysis of sandbathing and grooming in the kangaroo rat (*Dipodomys merriami*). *Animal Behaviour*, 24: 347-353.
- Chase, I.D. (1974). Models of hierarchy formation on animal societies. *Behavioral Science*, 19: 374-382.
- Chase, I.D. (1985). The sequential analysis of aggressive acts during hierarchy formation: an application of the 'jigsaw puzzle' approach. *Animal Behaviour*, 33: 86-100.
- Cheney, D.L. y Seyfarth, R.D. (1986). The recognition of social alliances in vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 34: 1722-1731.
- Cheney, D.L., Seyfarth, R.D. y Smuts, B.B. (1986). Social relationships and social cognition in non-human primates. *Science*, 234: 1361-1366.
- Colvin, J. (1983). Rank influences rhesus male peer relationships. En: *Primate social relationships. An integrated approach*, (Hinde, R.A., ed.), Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., pp. 57-64.

- Crockett, C.M. y Eisenberg, J.P. (1987). Howlers: variations in group size and demography. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 54-68.
- Crook, J.H. (1970). Social organization and environment: aspects of contemporary social ethology. *Animal Behaviour*, 18: 197-209.
- D'Amato, F.R. (1986). Time budgets and behavioural synchronization in aggregated and isolated male and female mice. *Behavioural Processes*, 13: 385-397.
- Daan, S. y Aschoff, J. (1981). Short-term rhythms in activity. En: *Handbook of behavioral neurobiology. Biological rhythms*, (Aschoff, J., ed.), Plenum Press, New York & London, pp. 491-498.
- Daan, S. (1981). Adaptive daily strategies in behavior. En: *Handbook of behavioral neurobiology. Biological rhythms*, (Aschoff, J., ed.), Plenum Press, New York & London, pp. 275-298.
- Dawkins, R. y Dawkins, M. (1976). Hierarchical organization and postural facilitation: rules for grooming in flies. *Animal Behaviour*, 24: 739-765.
- De Waal, F.B.M. (1987a). Tension regulation and non-reproductive functions of sex in captive bonobos (*Pan paniscus*). *National Geographic Research*, 3: 318-335.
- De Waal, F.B.M. (1987b). Dynamics of social relationships. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 421-429.
- De Waal, F.B.M. y van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolidation among chimpanzees. *Behavior, Ecology and Sociobiology*, 5: 55-66.
- Deffler, T.R. (1978). Allogrooming in two species of macaque (*Macaca nemestrina* and *Macaca radiata*). *Primates*, 19: 153-167.
- Delgado-García, J.M., Grau, C., De Feudis, P., Del Pozo, F., Jiménez, J.M. y Delgado, J.M.R. (1976). Ultradian rhythms in the mobility and behavior of rhesus monkeys. *Experimental Brain Research*, 25: 79-91.

- Díaz, J.L. (1985). Dinámica de la estructura social en primates: crónica de seis años de observación de dos tropas de macacos en cautiverio. En: Análisis estructural de la conducta (Díaz, J.L., ed.), U.N.A.M., México, D.F., pp. 213-294.
- Dunbar, R.I.M. (1983a). Structure of gelada baboon reproductive units. II. Social relationships between reproductive females. *Animal Behaviour*, 31: 556-564.
- Dunbar, R.I.M. (1983b). Structure of gelada baboon reproductive units. III. The male's relationship with his females. *Animal Behaviour*, 31: 565-575.
- Dunbar, R.I.M. y Sharman, M. (1984). Is social grooming altruistic? *Z. Tierpsychologie*, 64: 163-173.
- Eisenberg, J.F., Muckenhirn, N.A. y Rudran, R. (1972). The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863-874.
- Estrada, A. (1984). Resource use by howler monkeys (Alouatta palliata) in the rain forest of "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. *American Journal of Primatology*, 2: 363-372.
- Estrada, A. y Estrada, R. (1976a). Birth and breeding cyclicity in an outdoor living stumptail macaque group (Macaca arctoides). *Primate*, 17: 225-231.
- Estrada, A. y Estrada, R. (1976b). Establishment of a free-ranging colony of stumptail macaques (Macaca arctoides): relations to the ecology I. *Primates*, 17:337-355.
- Estrada, A. y Estrada, R. (1981). Reproductive seasonality in a free-ranging troop of stumptail macaques (Macaca arctoides): a five year report. *Primates*, 22: 503-511.
- Estrada, A., Estrada, R. y Ervin, F. (1977). Establishment of a free-ranging colony of stumptail macaques (Macaca arctoides): social relations I. *Primates*, 18: 647-676.
- Frederickson, W.T. y Sackett, G.P. (1984). Kin preferences in primates (Macaca nemestrina): relatedness or familiarity?. *Journal of Comparative Psychology*, 98: 29-34.
- Furuya, Y. (1957). Grooming behavior in the wild Japanese monkeys. *Primates*, 1: 47-68.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA,
BIBLIOGRAFIA

- Goosen, C. (1973). Experimental analysis of causal relationships between grooming behaviour and inter-individual proximity in the stump-tailed macaque (Macaca arctoides): a preliminary report. *American Journal of Physical Anthropology*, 38: 531-536.
- Goosen, C. (1974a). Immediate effects of allogrooming in adult stump-tailed macaques (Macaca arctoides). *Behaviour*, 48: 75-88.
- Goosen, C. (1974b). Some causal factors in autogrooming behaviour of adult stump-tailed macaques (Macaca arctoides). *Behaviour*, 49: 11-129.
- Gouzoules, S. y Gouzoules, H. (1987). Kinship. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 299-305.
- Grant, E.C. y Mackintosh, J.H. (1963). A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour*, 21: 246-259.
- Hall, E.T. (1966). *The hidden dimension*. Doubleday-Garden City, New York.
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behavior, I and II. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-52.
- Hendy-Neely, H. y Rhine, R.J. (1977). Social development of stump-tail macaques (Macaca arctoides): momentary touching and other interactions with adult males during the infants' first 60 days of life. *Primates*, 18: 589-600.
- Hinde, R.A. (1970) *Animal behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology*. McGraw Hill, London.
- Hinde, R.A. (1983). A conceptual framework. En: *Primate social relationships. An integrated approach*, (Hinde, R.A., ed.), Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., pp. 1-7.
- Holland, B.S. y Copenhaver, M.D. (1987). An improved sequentially rejective Bonferroni test procedure. *Biometrics*, 43: 417-423.
- Holmes, W.G. y Sherman, P.W. (1983). Kin recognition in animals. *American Scientist*, 71: 46-55.
- Horwich, R.H. (1976). The whooping display in Nilgiri langurs: an example of daily fluctuations superimposed on a general trend. *Primates*, 17: 419-431.

- Horr, D.A. (1977). Orangutan maturation: growing up in a female world. En: *Primate bio-social development: biological, social, and ecological determinants* (Chevalier-Skolnikoff, S. y Poirier, F.E., eds.), Garland Publishing, Inc., New York & London, pp/ 289-321.
- Hutchins, M. y Barash, D.P. (1976). Grooming in primates: implications for its utilitarian function. *Primates*, 17: 145-150.
- Kaplan, J.R. (1977). Patterns of fight interference in free-ranging rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 47: 278-288.
- Kaplan, J.R. (1987). Dominance and affiliation in the Cercopithecini and Papionini: a comparative examination. En: *Monographs in primatology. Comparative behavior of African monkeys* (Zucker, E.L., ed.), Alan R. Liss Inc., New York, pp. 127-150.
- Kaufmann, J.H. (1967). Social relations in adult males in a free-ranging band of rhesus monkeys. En: *Social communication among primates* (Altmann, S.A., ed.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 73-98.
- Kummer, H. (1975). Rules of dyad and group formation among captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*). En: *Proceedings from the symposia of the 5th congress of the International Primatological Society* (Kondo, S., Kawai, M., Ehara, A. y Kawamura, S., eds.), Japan Science Press, Tokio, pp. 129-159.
- Lefebvre, L. (1981). Grooming in crickets: timing and hierarchical organization. *Animal Behaviour*, 29: 973-984.
- Lehman, M.N. y Adams, D.B. (1977). A statistical and motivational analysis of the social behaviour of the male laboratory rat. *Behaviour*, 61: 238-275.
- Lorenz, K. (1965). *Evolution and modification of behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.
- MacKenzie, M.M., McGrew, W.C. y Chamove, A.S. (1985). Social preferences in stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*): effects of companionship, kinship, and rearing. *Developmental Psychobiology*, 18: 115-123.
- Manning, A. (1985). *Introducción a la conducta animal*. Alianza Editorial S.A., Madrid.

- Martin, P. y Bateson, P. (1986). **Measuring behaviour. An introductory guide.** Cambridge University Press, Cambridge.
- Maschwitz, U., Koob, K. y Schildknecht, H. (1970). Ein Beitrag zur funktion del metathoracaldruse der ameisen. *Journal of Insect Physiology*, 16: 387-404.
- McKenna, J.J. (1978). Biosocial functions of grooming behavior among the common Indian langur (Presbytis entellus). *American Journal of Physical Anthropology*, 48: 503-510.
- Mori, A. (1977). Intra-troop spacing mechanisms of the wild Japanese monkeys of the Koshima troop. *Primates*, 18: 331-357.
- Morley, J. y Levine, A.S. (1982). Corticotropin-releasing factor, grooming and ingestive behavior. *Life Sciences*, 31: 1459-1464.
- Morse, D.H. (1980). **Behavioral mechanisms in ecology.** Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Nicolson, N.A. (1987). Infants, mothers, and other females. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 330-342.
- Nishida, T. y Hiraiwa-Hasegawa, M. (1987). Chimpanzees and bonobos: cooperative relationships among males. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 165-178.
- Ogasawara, T.H. (1982). The calculation of F, t, and r on the Apple II. *Behavior Research Methods and Instrumentation*, 14: 492-493.
- Pfeffer, P. (1967). Le mouflon de Corse (Ovis ammon musimon Schreber 1782): position systematique, ecologie et ethologie comparees. *Mammalia* (supplement), 31: 1-262.
- Post, W. y Baulu, J. (1978). Time budgets of Macaca mulatta. *Primates*, 19: 125-140.
- Rhine, R.J. (1972). Changes in social structure of two groups of stumptail macaques (Macaca arctoides). *Primates*, 13: 181-194.
- Rhine, R.J. (1973). Variation and consistency in the social behavior of two groups of stumptail macaques (Macaca arctoides). *Primates*, 14: 21-35.

- Rhine, R.J. y Kronenwetter, C. (1972). Interaction patterns of two newly formed groups of stump-tail macaques (Macaca arctoides). *Primates*, 13: 19-33.
- Rosenblum, L.A., Kaufman, I.C. y Stynes, A.J. (1966). Some characteristics of adult social grooming and autogrooming patterns in two species of macaque. *Folia Primatologica*, 4: 438-451.
- Ruch, T.C. (1959). Diseases of the skin. En: *Diseases of laboratory primates* (Ruch, T.C., ed.), Saunders, Philadelphia, pp. 501-528.
- Rusak, B. (1981). Vertebrate behavioral rhythms. En: *Handbook of behavioral neurobiology. Biological rhythms*, (Aschoff, J., ed.), Plenum Press, New York & London, pp. 183-213.
- Sade, D.S. (1965). Some aspects of parent-offspring and sibling relations in a group of monkeys, with a discussion of grooming. *American Journal of Physical Anthropology*, 23: 1-18.
- Seyfarth R.A. (1983). Grooming and competition in primates. En: *Primate social relationships. An integrated approach*, (Hinde, R.A., ed.), Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., pp. 182-190.
- Seyfarth, R.A. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65: 671-698.
- Seyfarth, R.A. y Cheney, D.L. (1984). Grooming alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308: 541-543.
- Siegel, S. (1970). *Estadística no-paramétrica*. Editorial Trillas.
- Silk, J.B. (1982). Altruism among female Macaca radiata: explanations and analysis of patterns of grooming coalition formation. *Behaviour*, 79: 162-188.
- Silk, J.B. (1987). Social behavior in evolutionary perspective. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 318-329.
- Smuts, B.B. (1987). Gender, aggression, and influence. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 400-412.
- Sokal, R.R. y Rohlf, J.F. (1969). *Biometry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.

- Southwick, C.H. (1967). An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (Macaca mulatta). *Behaviour*, 28: 182-209.
- Sparks, J.H. (1969). Allogrooming in primates: a review. En: *Primate ethology: essays on the socio-sexual behavior of apes and monkeys* (Morris, D., ed.), pp. 190-225.
- Stammbach, E. (1978). On social differentiation in groups of captive female hamadryas baboons. *Behaviour*, 47: 322-338.
- Stammbach, E. y Kummer, H. (1982). Individual contributions to a dyadic interaction: an analysis of baboon grooming. *Animal Behaviour*, 30: 964-971.
- Stewart, K.J. y Harcourt, A.H. (1987). Gorillas: variation in female relationships. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 155-164.
- Struhsaker, T. (1967). Social structure among vervet monkeys (Cercopithecus aethiops). *Behaviour*, 29: 83-121.
- Troisi, A., D'Amato, F.R., Fucillo, R. y Scucci, S. (1982). Diurnal patterns of allogrooming behaviour in a group of Japanese macaques (Macaca fuscata fuscata Blyth.). *Monitore Zoologico Italiano*, 16: 149-160.
- Troisi, A. y Schino, G. (1986). Diurnal and climatic influences on allogrooming behaviour in a captive group of Java monkeys. *Animal Behaviour*, 34: 1420-1426.
- Troisi, A. y Schino, G. (1987). Environmental and social influences on autogrooming behaviour in a captive group of Java monkeys. *Behaviour*, 100: 292-301.
- Vasey, M.W. y Thayer, J.F. (1987). The continuing problem of false positives on repeated measures ANOVA in psychophysiology: a multivariate approach. *Psychophysiology*, 24: 479-486.
- Veldhuis, H.D. y Wied de, D. (1984). Differential behavior actions of corticotropin-releasing factor (CRF). *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 21: 707-713.
- Walker, E.P. (1975). *Mammals of the world*. John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

- Walters, J. y Seyfarth, R.M. (1987). Conflict and cooperation. En: *Primate societies*, (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 306-317.
- Weigel, R.M. (1980). Dyadic spatial relationships in pigtail and stump-tail macaques: a multiple regression analysis. *International Journal of Primatology*, 1: 287-321.
- West-Eberhard, M.J. (1975). The evolution of social behavior by kin selection. *Quarterly Review of Biology*, 50: 1-33.
- Whitten, P.L. (1987). Infants and adult males. En: *Primate societies* (Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T., eds.), The University of Chicago Press, Chicago, pp. 343-357.
- Wilkinson, G.S. (1986). Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 34: 1880-1889.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wu, H.M.H., Holmes, W.G., Medina, S.R. y Sackett, G.P. (1980). Kin preference in infant *Macaca nemestrina*. *Nature*, 285: 225-227.
- Yamada, M. (1963). A study of blood relationships in the natural society of the Japanese monkey. *Primates*, 4: 43-65.
- Yotsumoto, N. (1976). The daily activity rhythm in a troop of wild Japanese monkeys. *Primates*, 17: 183-204.