

139
2ej

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGIA

**EFFECTOS DEL SEXO, EDAD, PARENTESCO Y RANGO
SOCIAL
EN LA CONDUCTA RECONCILIATORIA DE MACACOS COLA
DE MUÑON (Macaca arctoides).**

T E S I S
PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
PRESENTA:

Alba Leticia Pérez Ruiz



MEXICO, D. F. 1993



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	5
I. INTRODUCCION	7
- VIDA SOCIAL	7
Distancia interindividual	8
Parentesco	10
Rango	11
Edad y sexo.....	14
Socioecología de la especie.....	15
- COMPETENCIA Y RECONCILIACION	17
- RECONCILIACION EN DIFERENTES ESPECIES DE PRIMATES.....	21
- INTERACCIONES TRIADICAS Y RECONCILIACION	30
- PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	33
Objetivo	34
Hipótesis	34
II. MATERIAL Y METODOS	36
- Sujetos y acomodamiento	36
- Conductas	37
- Procedimiento	40
- Análisis	41
III. RESULTADOS	43
- Interacciones afiliativas entre los adversarios después de un conflicto y en observaciones control.....	43
- Reconciliación en interacciones diádicas.....	43
Efectos del rango en la reconciliación.....	43
Efectos del parentesco en la reconciliación.....	47
Efectos de la edad en la reconciliación.....	50
- Reconciliación después de una interacción triádica de apoyo	55
IV. DISCUSION	58
- Reconciliación en interacciones diádicas.....	59
- Reconciliación en interacciones triádicas	64
V. CONCLUSION	69
VI. BIBLIOGRAFIA	71
APENDICE	82

RESUMEN

El comportamiento reconciliatorio, que ha sido definido como el encuentro afiliativo entre dos individuos después de un enfrentamiento, es de gran importancia en el estudio de las relaciones sociales en los grupos de primates no-humanos ya que se ha propuesto que funciona como un mecanismo restaurador de las relaciones dañadas por el enfrentamiento. En el presente estudio se hace un análisis de el papel que juegan las variables sociobiológicas: edad, sexo, rango y parentesco sobre el comportamiento reconciliatorio en interacciones diádicas y después de una interacción triádica de apoyo (en interacciones triádicas no se tomó en cuenta la edad) en tres grupos de macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) en cautiverio. Esperando que las variables mencionadas ejercieran un efecto en conjunto o sinérgico en la ocurrencia de reconciliaciones.

Se hicieron registros por el método de muestreo focal filmando cuatro animales por día por 10 min. cada uno, durante un periodo de 11 meses. Posteriormente se analizaron en las filmaciones, los episodios agonistas entre 2 o 3 individuos, tomando como reconciliación el primer contacto afiliativo entre los adversarios, posterior al conflicto. Los controles se hicieron midiendo el tiempo que tardaron los mismos individuos focales en hacer su primer contacto afiliativo, pero en este caso sin conflicto previo.

Se encontró que los individuos de bajo rango reconcilian significativamente más que los de alto rango, sobre todo cuando fueron los primeros los que iniciaron la agresión. El parentesco es determinante en la reconciliación principalmente en las hembras ya que tienden a reconciliar más con parientes sobre todo en las interacciones entre hembras. Los individuos juveniles tienden a reconciliar mayormente con adultos en el caso de ser los juveniles los agresores. Los adultos agredidos reconcilian más cuando son atacados por machos adultos. Los infantes machos reconcilian significativamente más entre ellos.

En cuanto a las interacciones de apoyo se observó un claro efecto de las variables en la tasa de reconciliación. Los individuos atacados fueron casi sin excepción los que iniciaron la reconciliación. Reconciliando mayormente con los individuos, ya sea, apoyadores o apoyados, de mayor rango que ellos. Además, se observó una tendencia

de los atacados a reconciliar con los animales apoyados que eran sus parientes y con los apoyadores no-parientes. En cuanto al sexo, se observó que los machos atacados reconciliaron significativamente más con machos apoyadores y las hembras atacadas reconciliaron más con hembras apoyadoras y con machos apoyados.

I. INTRODUCCION

VIDA SOCIAL

Los primates no-humanos se caracterizan por presentar un comportamiento social sumamente complejo, y con pocas excepciones, viven en grupos. Un grupo típico de primates contiene individuos de diferentes edades, sexos, rangos de dominancia y parentesco, los cuales forman alianzas temporales, subgrupos y, aun más, forman asociaciones a largo plazo, lo que da como consecuencia una compleja red de interacciones, con variadas estrategias alternativas para la supervivencia y la reproducción (Cheney *et al.*, 1987). Así, dentro de los grupos, las tendencias individuales de cada sujeto están supeditadas y se integran a las de sus congéneres, constituyendo la estructura social, que se define como un modelo de las relaciones dinámicas de un grupo tomado como totalidad de autorregulación, es decir como sistema, en el cual los individuos con sus características biológicas y sociales funcionan como elementos del sistema y las relaciones como las fuerzas de cohesión y dispersión (Díaz, 1985). La estructura de las sociedades de primates adquiere formas específicas de acuerdo a la especie de que se trate, ya que la presión ecológica y la organización social son los principales determinantes en las diferencias de comportamiento de las distintas especies de primates (Wrangham, 1987).

Dado que la vida dentro de un grupo de primates no-humanos implica un delicado equilibrio entre la competencia y la cooperación (Crook, 1970; Walters y Seyfarth, 1987), existen numerosos beneficios potenciales en la socialización, que incluyen el aumento en la protección ante los depredadores; la cooperación en la defensa de los recursos

alimenticios, el mayor acceso a un compañero sexual y la crianza compartida de la descendencia (Fleagle, 1988). La vida en grupo también proporciona una oportunidad para establecer relaciones sociales de cooperación a largo plazo; ejemplo de esto son el aseo social (Cheney *et al.* 1987; Mondragón, 1989) y la formación de alianzas (Harcourt, 1988) que no son sólo utilizados por sus beneficios inmediatos, sino también para establecer y mantener relaciones sociales particulares. Al mismo tiempo la vida en grupo entabla un número de costos, ya que los individuos deben competir entre ellos por los recursos limitados como son el alimento, el agua y pareja sexual (Walters y Seyfarth, 1987).

Los grupos de primates no se pueden considerar unidades estables y permanentes: cambian constantemente. Su naturaleza dinámica apoya la idea de que las sociedades de primates son resultado de muchos factores selectivos que actúan sobre cada individuo (Fleagle, 1988).

Las relaciones entre parientes, la distancia interindividual, la ordenación jerárquica de los individuos según rangos sociales, así como las relaciones entre individuos de diferentes edades y sexos desempeñan un papel primordial en el comportamiento de los individuos, en el mantenimiento de la cohesión del grupo y de la diversidad de funciones (Smuts, 1987, Estrada, 1988).

Distancia interindividual.

En los grupos de primates no humanos, una de las consecuencias de la vida social es tener que compartir un área de vivienda, común a los miembros del grupo, durante la mayor parte del tiempo (Morse, 1980).

Un mecanismo adaptativo por el cual se minimiza la competencia, es el espaciamiento de los individuos dentro de su área de vivienda. A los espacios que los sujetos guardan entre sí se les denomina distancias individuales (Hall, 1966; Wilson, 1980). El grado de tolerancia a la cercanía de un animal con respecto a otro refleja, para una diada particular, el balance entre los costos y beneficios de la proximidad (López Luján *et al.*, 1989). Estas distancias están dentro de un margen específico, de manera que no son tan grandes como para interferir en la comunicación, rompiendo así la unidad grupal, ni demasiado pequeñas que favorezcan el hacinamiento y perturben los movimientos (López-Luján *et al.*, 1988). Cada especie animal tiene una distancia individual mínima cuya trasgresión provoca reacciones agresivas (Wilson, 1980). En los primates la variación en la tasa de competencia a través del día se refleja en las distancias sociales; así, en los periodos que suponen un mayor nivel de competencia entre sujetos de un grupo (como es el caso de los periodos de alimentación) se incrementan los espacios interindividuales (Morse, 1980). Por otro parte, los periodos en los cuales las condiciones ambientales se tornan inhóspitas, favorecen el acercamiento. Por ejemplo, durante la noche la distancia individual se reduce a un mínimo en las tropas de primates, esto les ayuda a conservar el calor corporal y a ponerse a salvo contra posibles ataques de animales depredadores (Anderson, 1984); de ahí que el estudio del espaciamiento sea de gran importancia para comprender la dinámica social de los primates, ya que diferentes distancias interindividuales pueden producir comportamientos distintos.

Parentesco

Las relaciones de parentesco juegan un papel determinante en el comportamiento social de los primates. La influencia de este factor se ha estudiado en diferentes especies de primates principalmente en macacos japoneses: *Macaca fuscata* (Kurland, 1977; Gouzoules, 1980; Grewal, 1980; Gouzoules et al., 1982; Aureli et al., 1992) y en macacos rhesus: *Macaca mulatta* (Berman, 1980, 1992; Colvin, 1983; de Waal y Yoshihara, 1983; Chapais, 1983; Bernstein y Ehardt, 1985; de Waal y Luttrell, 1986; Ehardt y Bernstein, 1986), donde se ha visto que un gran número de interacciones conductuales y de relaciones sociales, sobre todo las que se dan en hembras, están correlacionadas con el parentesco (Gouzoules y Gouzoules, 1987); en ambas especies, los grupos están organizados en matrilineas, donde las hembras mantienen relaciones sociales muy cercanas (Melnick y Pearl, 1987). Por lo general los lazos entre la madre y sus hijos de varias generaciones tienden a durar muchos años y los individuos tienden a permanecer juntos y a apoyarse mutuamente en interacciones agresivas con otros o en situaciones de peligro (Silk, 1982; Bernstein y Ehardt, 1985, Cheney y Seyfarth, 1986). Así, el parentesco influye en la ontogenia del desarrollo social, en la adquisición y mantenimiento del rango de dominancia y en la elección de pareja (Gouzoules y Gouzoules, 1987), pues el comportamiento de cada individuo dentro de un grupo está influido por el número de parientes y sus rangos (Estrada, 1988; Santillán-Doherty, 1988) y es supuestamente la asociación durante el desarrollo el mecanismo más importante por el cual el parentesco es reconocido (Gouzoules y Gouzoules, 1987). Diferentes mecanismos dentro de la red de relaciones de parentesco afectan en

forma distinta a machos y hembras, esta relación es más determinante generalmente en las hembras. Los animales de diferentes líneas de parentesco tienen diferentes experiencias en socialización y aprendizaje. Así como los animales de diferentes grupos exhiben diferentes pautas de comportamiento parece razonable esperar que animales dentro de un grupo de parientes actuarán de modo más parecido entre ellos que animales no emparentados (Poirier, 1977).

El carecer de parientes parece ser, por lo tanto, un impedimento social que fuerza al individuo a poner un mayor esfuerzo en mantenerse dentro del grupo. Esto se aprecia por el empeño que ponen los animales que no tienen parentela en afiliarse con los individuos dominantes primordialmente por medio del aseo social (Santillán-Doherty, 1988). Dicha conducta constituye una de las interacciones más constantes y duraderas en diversas especies de primates, sobre todo en primates del Viejo Mundo donde se ha encontrado que el aseo se distribuye preferencialmente entre individuos emparentados (Silk *et al.*, 1981; Walters, 1981; Pusey, 1983; Rowell y Olson, 1983).

Rango

Las jerarquías se definen por rangos de dominancia dentro del sistema social. En el interior de un grupo de primates la jerarquía se establece y mantiene por medio de luchas ocasionales. A lo largo de los diversos enfrentamientos, cada miembro del grupo aprende por experiencia propia o al observar las interacciones de terceros, qué individuo le es superior o inferior y regula su conducta en consecuencia (Heymer, 1982). Si bien las relaciones de dominancia-subordinación dependen en parte de la agresión o de la agresividad potencial, no han de confundirse

con ellas, es decir, el concepto de dominancia se refiere a la relación entre los individuos, no a la cuantía de comportamientos agresivos que muestran (Estrada, 1988).

Los individuos alfa se encuentran en el rango superior, a los cuales suele seguir toda una gama de rangos hasta llegar a los individuos omega que son subordinados a toda jerarquía (Heymer, 1982). Una vez establecida una jerarquía, ésta se mantiene por actitudes de amenaza o demostración de dominancia. Esta última consiste en conductas que permiten el mantenimiento y consolidación de una posición jerárquica dentro de un grupo social, las cuales no son siempre inducidas por el animal alfa sino a menudo también por otros miembros del grupo y dirigidas hacia los individuos de bajo rango. En el caso en que un animal alfa ya no satisface las exigencias de su estatus, se entablan combates por la dominación, desencadenados sobre todo por individuos subdominantes que aprovechan la ocasión para apoderarse del rango más alto (Heymer, 1982). La futura posición jerárquica de un animal también está determinada por la que posee la madre (Heymer, 1982; Melnick y Pearl, 1987; Walters y Seyfarth, 1987; Estrada, 1988) como es el caso de los macacos: *M. fuscata* (Kurland, 1977), *M. mulatta* (Berman, 1980), *Macaca arctoides* (Gouzoules, 1975; López-Luján *et al.*, 1988); babuinos: *Papio cynocephalus* (Altmann, 1980; Walters, 1980) y monos verdes: *Cercopithecus aethiops* (Cheney, 1983; Horrocks y Hunte, 1983). El origen de las jerarquías de dominancia se ha atribuido a que representan un mecanismo de regulación en el acceso a los recursos (Silk, 1987). Las ventajas de ser de alto rango se miden en sus consecuencias conductuales inmediatas: los individuos de alto rango tienen acceso preferencial a sitios para dormir, alimento, pareja

sexual (que supone como consecuencia mayor éxito reproductivo), compañeros sociales, y a otros recursos deseables que son de acceso limitado (Cheney y Seyfarth, 1991). Cabe mencionar que la relación entre el rango y el éxito reproductivo es un tema que ha sido de gran controversia, ya que el rango, no es el único factor que determina el éxito reproductivo, lo cual ha desencadenado una polémica en las recientes investigaciones al respecto por: Cowlshaw y Dunbar, (1991); Barton y Simpson, (1992); Bercovitch, (1992a, 1992b); Dunbar y Cowlshaw, (1992). Puede haber también distintos costos asociados con la dominancia de alto rango, como es el caso de la mayor vulnerabilidad de los miembros de familias de alto rango que los de bajo rango a los depredadores, como fue observado en monos verdes por Cheney (1981). Los individuos de menor rango también reciben los beneficios de la vida en grupo y tienen la posibilidad de ascender en la jerarquía (Wilson, 1980).

En la mayoría de las especies de los monos del Viejo Mundo, el resultado de las interacciones competitivas es con frecuencia altamente predecible, y los individuos de diferentes rangos se ordenan en una jerarquía de dominancia lineal (Walters y Seyfarth, 1987). Aunque este concepto se complica con la formación de coaliciones, ya que dos animales apoyándose mutuamente pueden dominar a otro que ninguno de ellos podría dominar solo, o bien un animal de rango inferior a otro puede llegar a dominarlo pidiendo apoyo a un animal de rango superior.

Entre las hembras, el rango de dominancia está determinado principalmente por el rango materno, y éste es relativamente estable a través del tiempo de vida de la hembra (Walters y Seyfarth, 1987), ya que forman alianzas con quienes consideran importantes. Entre los

machos adultos, el rango de dominancia parece estar determinado principalmente por la edad, sexo, capacidad de lucha, tiempo dentro del grupo, y la presencia de compañeros aliados, como ha sido propuesto por Walters y Seyfarth, (1987); Estrada, (1988).

Edad y sexo

En los primates no-humanos, la socialización es un proceso continuo que ocurre a lo largo de la vida, de ahí que la edad de un individuo puede ser una variable significativa en el proceso de socialización por las siguientes razones: 1) puede haber una simple relación causal entre la edad y alguna variable dependiente y 2) puede existir un efecto mucho más complejo de la edad, para no ser solamente expresado en términos cuantitativos (Poirier, 1977) ya que el proceso de socialización tiene diferentes tipos de efectos cualitativos en varios periodos del ciclo de vida (Poirier, 1977; Manning, 1985). El individuo es socialmente activo desde el momento de su nacimiento (Hinde, 1977, Poirier, 1977; Manning, 1985). Los juveniles aprenden sus roles y estatus dentro del grupo a una edad temprana, dicho proceso de socialización se completa al final del periodo juvenil (Poirier, 1977; Walters, 1987). La socialización en los adultos se caracteriza no tanto por el desarrollo de nuevos patrones de comportamiento y sus relaciones, sino por la modificación y especificación de los patrones ya existentes (Poirier, 1977; Manning, 1985). Los cambios durante el proceso de socialización a diferentes edades dependen de variables como la especie de que se trate, el sexo, el hábitat y la posición filogenética (Poirier, 1977; Manning, 1985).

Se ha demostrado la relación de las clases edad y sexo con las interacciones sociales de los primates-no humanos (Bernstein y Ehardt, 1985; Nakamichi, 1989; Small y Blaffer-Hrdy, 1986; Loy y Loy, 1987; Zucker, 1987; Aureli *et al.* 1990; Mace, 1990; van Schaik y de Visser, 1990). En cada especie existen tendencias a que clases particulares de organismos se asocien entre sí. Por ejemplo, los machos jóvenes pueden ser atraídos por sus iguales o por los machos adultos; los machos viejos por las hembras, las hembras por hembras con las que tienen lazos genealógicos, los infantes por la madre, etc. (Nicolson, 1987; Walters, 1987; Estrada, 1988).

En resumen, la atracción diferencial entre individuos de diferentes edades y sexos está influida no solo por aspectos fisiológicos, sino también por factores sociales como la posición en la jerarquía y los lazos de parentesco, los cuales regulan el desarrollo de las relaciones sociales entre los individuos (Estrada, 1988).

Socioecología de la especie

Los primates estudiados en este trabajo pertenecen a la especie *Macaca arctoides* (véase clasificación en el apéndice). Estos macacos son originarios de Asia, se encuentran distribuidos en el sur y sureste de Asia (sur de China, este de la India, Birmania, Tailandia, Laos, Camboya y Vietnam) y al norte de Malasia. Se localizan desde el nivel del mar hasta 2400 mts. de altura en los Himalayas, de ahí que se les encuentre en los ámbitos ecológicos más diversos, desde bosques tropicales y estepas, hasta lugares montañosos altos donde hay temporadas de temperatura muy bajas (Fooden *et al.*, 1985; Fooden,

1990). Su ritmo de actividad es diurno, son altamente sociables y mantienen una jerarquía bien definida (Bernstein, 1980).

Las características físicas de la especie se han analizado extensamente por Roowal y Mohnot (1977), y por Fooden, (1990).

La estructura social de *M. arctoides* se basa en un arreglo de machos múltiples. Los grupos son en general numerosos con hembras y machos juveniles adultos e infantes. Son matrilineales al igual que otras especies de cercopitecinos (Melnick y Pearl, 1987). La sociedad de estos macacos está organizada en una jerarquía prácticamente lineal, en la cual el elemento dominante, alrededor del cual giran múltiples funciones del grupo, es un macho adulto; éste brinda cohesión al grupo y mantiene el orden patrullando el área y reprimiendo a otros individuos (Fooden et al., 1985). Los nuevos miembros y los de bajo rango, tienen que escalar desde abajo para lograr una posición superior en el grupo, o de lo contrario se vuelven sumisos, temerosos y se mantienen en la periferia. Los machos periféricos emiten señales de alarma en caso de peligro (Fooden et al., 1985). El acceso al alimento es por orden de jerarquía. Los infantes heredan el rango de la madre, lo cual dura por lo menos hasta la pubertad (Walters, 1987; Estrada, 1988). Existe una evidente tendencia a unirse en grupo para atacar a miembros de baja jerarquía. Los ataques frecuentemente pueden provocar heridas graves, pero estos animales poseen una gran capacidad de rehabilitación. La causa más frecuente de muerte es el estrés social (Díaz, 1985).

Los macacos cola de muñón se comunican por un amplio rango de sonidos guturales, expresiones faciales, formas corporales, signos táctiles y olfatorios (Bertrand, 1969; Roowal y Mohnot, 1977). Las

interacciones se presentan tanto heterosexualmente como entre individuos del mismo sexo (Roowall y Mohnot, 1977).

Se conoce poco sobre la jerarquía y las relaciones sociales de *M. arctoides* en libertad. En cambio, los estudios en cautiverio, iniciados con los trabajos de Bertrand (1969), han permitido un conocimiento más amplio del comportamiento de esta especie.

COMPETENCIA Y RECONCILIACION

Una de las tendencias básicas que gobierna las complejas interacciones sociales entre primates es la competencia (de Waal, 1987) que involucra principalmente la competencia por el alimento, la competencia sexual y la lucha territorial, de ahí que la mayor parte de las agresiones entre miembros de la misma especie puede considerarse como un conjunto de comportamientos que funcionan a manera de técnicas competitivas (Walters y Seyfarth, 1987). Dado que los primates dedican mayor tiempo a interactuar unos con otros (Cheney, et al., 1987) y la consecuencia de un acto puede perdurar mucho tiempo, la competencia tiene consecuencias costosas no solamente en términos de heridas físicas, sino también en términos de relaciones sociales (de Waal, 1986b). Ya que estas relaciones pueden durar toda una vida, algunos las comparan a inversiones a largo plazo como ha sido propuesto por Cheney et al., (1987). Los primates pasan horas aseando a sus parientes y amigos y rechazando a aquellos que parecen intentar crear lazos con sus compañeros. Así, la mayor amenaza para las relaciones sociales no proviene del exterior sino del interior de las relaciones mismas, a través de la agresión y la competencia. Por otra parte, existe un límite en la

cantidad de conflictos que una relación amistosa puede soportar. En consecuencia, un primate generalmente no desencadenará un incidente agresivo por razones triviales, incluso en el caso de estar seguro de vencer; ya que, un recurso codiciado, a menudo no merece poner en peligro una relación. En otras palabras los costos y los beneficios de la competencia dependen del valor como compañero y aliado de un competidor, esto ha sido discutido en los trabajos de: de Waal, (1986a); Walters y Seyfarth, (1987); Noe *et al.* (1991). Ello no significa que los conflictos entre primates, aunque tengan una relación afiliativa muy fuerte, no adquieran algunas veces una cierta envergadura, ya que se han observado un gran número de enfrentamientos agresivos entre familiares o aliados (de Waal y van Roosmalen, 1979; de Waal, 1982; de Waal y Yoshihara, 1983). Pero al mismo tiempo existen mecanismos reparadores destinados a mantener las relaciones y así asegurar la cohesión del grupo. La principal forma de reparación observada es el proceso conocido con el nombre de **reconciliación**, el cual ha sido definido como un encuentro amistoso entre los oponentes poco tiempo después de un episodio agonista (de Waal y van Roosmalen, 1979; de Waal, 1986a). Este comportamiento en primates no-humanos ha llamado la atención, en los últimos años a los primatólogos interesados en las capacidades intelectuales y en la armonización de la vida en grupo. Aunque el comportamiento reconciliatorio se conoce desde los comienzos de los estudios conductuales en primates, no se le había prestado interés debido a lo antropomórfico que se consideraba. En un principio, la etología tenía una visión mecanicista de la conducta animal, y comportamientos que parecen no estar regidos por patrones innatos y estereotipados no tenían cabida dentro de sus conceptos. Por

supuesto, debido a las restricciones conceptuales iniciales de la etología, la conducta de los mamíferos y en particular la de los primates, no encajaba de manera adecuada. Chance y Mead (1953), Essock-Vitale y Seyfarth (1987), Humprey (1988), Jolly (1988) de manera independiente señalan que no es posible comprender adecuadamente la conducta de los primates, si no se consideran las capacidades intelectuales de estos animales. Estos autores, junto con Milton (1981), hacen hincapié en la importancia del intelecto como un producto de la selección natural, necesario para adaptarse a la vida social y para formar mapas cognitivos que permitan una exploración eficiente del hábitat, para su mayor adecuación.

Al considerar que la conducta animal puede definirse mejor desde una perspectiva funcional, que desde una perspectiva puramente morfológica, el acervo conceptual de la biología de la conducta se enriquece con términos como «engaño» (Whiten y Birne, 1988), «coalición» (de Waal, 1982; Seyfarth y Cheney, 1984; Cheney y Seyfarth, 1986; Harcourt, 1988) y «reconciliación» (de Waal y van Roosmalen, 1979; de Waal y Yoshihara, 1983; de Waal y Ren, 1988; Cords, 1988, 1992; York y Rowell, 1988; Cheney y Seyfarth, 1989; Judge, 1991; Aureli, 1992). Todas estas palabras definen conductas complejas las cuales sólo pueden explicarse dentro de un contexto social y adjudicando a los animales cierta capacidad de raciocinio (Seyfarth y Cheney, 1988). Las únicas capacidades cognitivas que requiere el proceso de reconciliación son el reconocimiento individual y memoria (los animales tienen que recordar al menos a corto plazo, a aquellos individuos con los que han sostenido un conflicto) (de Waal, 1986a, 1987). Con base en esto no hay razón para suponer que el

comportamiento reconciliatorio esté reservado al orden de los primates. Sin embargo hasta ahora sólo se ha demostrado este comportamiento dentro de este orden.

Para que una interacción sea considerada como reconciliatoria debe responder a los tres criterios siguientes: a) un incremento en la probabilidad de contactos entre los oponentes durante un periodo limitado de tiempo después de la agresión; b) el incremento de contacto es selectivo, es decir, el contacto está orientado especialmente hacia el adversario (ya que si los episodios agresivos van seguidos de un aumento general de contactos que afectan a todos los miembros del grupo, sin discriminación, no puede hablarse de reconciliación); c) debe presentar conductas afiliativas específicas, las cuales varían dependiendo de la especie que se trate (de Waal y Yoshihara, 1983). Se han realizado varios estudios sistemáticos destinados a identificar el comportamiento reconciliatorio en diferentes especies de primates, para corroborar que la reconciliación funciona como un mecanismo reparador de los lazos entre los individuos y reduce la tensión provocada por el episodio agonista, así como para observar el efecto de ciertas variables sociales en éste comportamiento (de Waal y van Roosmalen, 1979; de Waal y Yoshihara, 1983; Thierry, 1985; de Waal y Ren, 1988; Cords, 1988, 1992; York y Rowell, 1988; Cheney y Seyfarth, 1989; Judge, 1991; Aureli, 1992). La mayoría de las investigaciones utilizan la metodología definida en uno de los primeros estudios sobre el tema efectuados por de Waal y Yoshihara (1983) en Macacos rhesus, que consiste en filmar a un individuo focal a partir del inicio de un conflicto, cronometrando el tiempo que transcurre desde que termina el conflicto hasta completar diez minutos; tomándose como

reconciliación, la primera interacción afiliativa entre los oponentes después del conflicto. Las observaciones control se hacen el día más próximo posible al episodio agonista, filmando el mismo individuo focal con los mismos lineamientos que en la observación post-conflicto, sólo que esta vez sin conflicto previo.

RECONCILIACION EN DIFERENTES ESPECIES DE PRIMATES.

Los estudios sobre reconciliación han sido realizados en diferentes especies de primates no-humanos (macacos, chimpancés, bonobos, monos verdes y gorilas).

De Waal y van Roosmalen (1979) reportaron por primera vez la ocurrencia de reconciliaciones entre chimpancés (*Pan troglodites*). Mediante grabaciones continuas de video de los chimpancés observaron que los individuos oponentes a menudo se encontraban más próximos entre sí (a menos de dos metros) después de un conflicto que antes. Evidentemente uno de los adversarios intentaba huir o hacer huir al otro durante la pelea, pero con frecuencia el acercamiento se daba inmediatamente después de que finalizaran las agresiones. Otro método de observación utilizado por De Waal y van Roosmalen, (1979) consistía en anotar el comportamiento de un chimpancé durante 45 minutos a partir de haber estado implicado en un conflicto con otro individuo. Con ello demostraron que los adversarios intentan establecer un contacto amistoso poco tiempo después de un conflicto y los comportamientos que presentan durante esas interacciones son específicos. En el chimpancé común (*P. troglodites*) la reconciliación se inicia mediante

un gesto de invitación con la mano abierta. Si el compañero acepta la invitación, ambos compañeros se abrazan y se besan según la forma típica de los chimpancés, presionándose mutuamente con la boca abierta (de Waal y van Roosmalen, 1979).

Después de los estudios con chimpancés, de Waal en colaboración con Yoshihara (1983) propusieron que había una relación entre las relaciones de dominancia bien establecidas y la tendencia a reconciliar después de un conflicto; aquí, el vínculo hipotético es el «apaciguamiento condicional». De acuerdo con ésta hipótesis, los individuos dominantes están preparados para reconciliar sólo con subordinados quienes claramente y con frecuencia hubieran demostrado reconocer su posición (de Waal, 1986b, 1987). Así, si la coexistencia pacífica depende de la formalización de las relaciones de dominancia, esto es muy probablemente debido al hecho de que el individuo dominante toma los signos de sumisión como indicadores de que su posición está a salvo, y es en este punto donde el «apaciguamiento condicional» entra en juego. Con base en esto, de Waal hizo estudios sobre reconciliación en macacos, donde las relaciones de dominancia subordinación están bien establecidas (de Waal y Yoshihara, 1983; de Waal, 1984; de Waal y Ren, 1988).

La especie *M. mulatta* es una de las más interesantes para el estudio de la reconciliación, ya que es una de las más agresivas y menos tolerantes, por lo cual si la reconciliación pudo ser demostrada en esta especie es indicio de que se trata de un comportamiento muy difundido en los primates. Los estudios sobre reconciliación en macacos rhesus (de Waal y Yoshihara, 1983) mostraron que estos animales inician contactos amistosos más a menudo después de una agresión que durante

las observaciones control y muestran comportamientos característicos como el movimiento rápido y sonoro de los labios sin abrir la boca (labiateo) y el abrazo. Además, se demostró que la reconciliación es más previsible en individuos estrechamente ligados ya que se observó una tendencia reconciliatoria mas alta entre los miembros de las matrilineas.

Otra especie de cercopitecinos en la que se ha estudiado el comportamiento reconciliatorio es: *M. arctoides* (de Waal y Ren, 1988). Esta especie, en cautiverio, manifiesta un comportamiento reconciliatorio muy bien desarrollado. En 1988, de Waal y Ren realizaron un estudio comparativo entre *M. arctoides* y *M. mulatta* donde reportaron que los macacos cola de muñón presentan una tendencia reconciliatoria mayor que los rhesus (56.1% y 21.1% de las parejas atacadas respectivamente) y el porcentaje de reconciliación entre parientes también es mayor en *M. arctoides*. Además poseen un repertorio de comportamientos reconciliatorios mayor que los macacos rhesus. Una conducta característica de la reconciliación en los macacos cola de muñón es la consolidación en la cual, el individuo subordinado hace «presentación» es decir recula hacia el dominante orientando sus cuartos traseros hacia él, el dominante lo toma por las caderas, simulando la conducta de «candado» que se presenta en la cópula, mientras ambos atraen la atención del resto del grupo, emitiendo gritos agudos y potentes (de Waal y Ren, 1988).

Los estudios realizados en chimpancés (de Waal y van Roosmalen, 1979) y en macacos (de Waal y Yoshihara (1983); de Waal y Ren, 1988) confirmaron la hipótesis de de Waal (1986b) acerca de que la ocurrencia de reconciliaciones depende de que las relaciones de

dominancia dentro del grupo sean estables. Aunque, por otro lado, esta hipótesis ha tenido sus contrapartes en los años recientes, ya que se ha observado reconciliación en especies que no presentan relaciones de dominancia bien establecidas como es el caso de los monos patas (*Erithrocebus patas*: York y Rowell, 1988); donde se encontró que los oponentes se aproximan afiliativamente más rápido y con mayor frecuencia después de un conflicto que sin conflicto previo. Una tercera parte de los periodos post-conflicto incluían comportamientos afiliativos entre los oponentes, es decir, reconciliaciones, proporción similar a la que se encontró en macacos rhesus (De Waal y Yoshihara, 1983).

York y Rowell (1988) observaron también que los patas no muestran comportamientos afiliativos característicos de la reconciliación. Además, los agresores presentaron una tendencia más alta a reconciliar que los receptores de la agresión. También aquí se reportó que los individuos emparentados reconcilian más entre ellos que lo que lo hacen los no emparentados, caso similar al observado en macacos (de Waal y Yoshihara, 1983; de Waal y Ren, 1988). Otro aspecto interesante en relación al parentesco en los patas fue el hecho de que los individuos involucrados en un conflicto parecen reconocer a los parientes de sus oponentes ya que se observó que había más contactos de los adversarios con la parentela de sus oponentes (no-parientes) en observaciones post-conflicto que en los controles. Los monos verdes *Cercopithecus aethiops*, también parecen reconocer la parentela de sus oponentes (Cheney y Seyfarth, 1986), ya que en esta especie la reconciliación entre adversarios emparentados y no emparentados difiere en los siguientes aspectos: cuando se comparó el comportamiento durante los periodos post-conflicto con el

comportamiento durante los periodos de control, las reconciliaciones ya sea, directamente con el oponente o con la parentela del mismo, fueron más comunes entre no-parientes que entre parientes. Los individuos emparentados presentaron la misma tendencia a reconciliar con sus oponentes o con la parentela de sus oponentes. En contraste los individuos no emparentados reconciliaron más frecuentemente con los parientes de su oponente que con el oponente mismo. El hecho de que exista una mayor tasa de reconciliación entre no parientes se basa en la idea de que las relaciones entre los individuos no emparentados son típicamente menos predecibles y estables que las que se dan entre parientes (Cheney y Seyfarth, 1989), esta idea fue propuesta inicialmente por Cords (1988) en macacos de cola larga.

En algunas especies el alimento es motivo de conflictos, que dan lugar a reconciliaciones específicas incluso de carácter sexual (de Waal, 1987). Los estudios realizados en macacos han demostrado que las tensiones sociales creadas por un alimento atractivo eran seguidas de conductas tales como el aseo y el contacto corporal de efectos calmantes (de Waal, 1984, 1986a).

Cords (1988) ha estudiado la reconciliación en macacos de cola larga (*Macaca fascicularis*) en base a un previo conflicto por el alimento. Los conflictos agresivos fueron provocados al dar un cacahuate a un individuo subordinado bajo la mirada de un dominante, involucrando en los conflictos diadas específicas, donde las relaciones de dominancia subordinación estaban bien definidas ya que la agresión siempre fue del individuo dominante al subordinado. Además se observó que los no-parientes presentaron una tasa más alta de reconciliación, por lo que Cords (1988) sugirió que las interacciones

afiliativas post-conflicto sirven para reparar los lazos entre los individuos no emparentados, y tales interacciones afiliativas pueden ser menos importantes entre parientes quienes tienen una mayor tasa de interacciones entre ellos en cualquier situación. Este caso es opuesto a lo reportado en *M. mulatta* (de Waal y Yoshihara, 1983) y *M. arctoides* (de Waal y Ren, 1988), donde se vio que entre más fuertes sean los lazos que unen a los individuos mayor es la tendencia a reconciliar.

También, se han hecho estudios de reconciliación en macacos rhesus con relación al sexo y a la competencia por el alimento (de Waal, 1984) en grupos formados por individuos juveniles del mismo sexo, provocando un conflicto por el alimento y se observó que los machos reconcilian después de sus conflictos mucho más que las hembras.

En los chimpancés los comportamientos de apaciguamiento aparecen incluso antes de la competencia por la comida (de Waal y van Roosmalen, 1979). Cuando los chimpancés en cautiverio ven aproximarse a quien les proporciona el alimento, se abrazan se tocan y se besan, siendo estos contactos similares a los que caracterizan su reconciliación y probablemente tienen una misma función: sirven para controlar las tensiones sociales que favorecen más la tolerancia y permiten que la comida pueda compartirse (de Waal y van Roosmalen, 1979). Esta es una diferencia crucial con los demás primates, más importante por el hecho de que compartir el alimento se considera un elemento clave de la evolución humana (de Waal, 1986a).

El chimpancé pigmeo o bonobo (*Pan paniscus*) es una especie interesante en el estudio de la reconciliación ya que se considera la más parecida al antecesor común de la especie humana (De Waal, 1987).

Los estudios sobre los mecanismos de regulación de tensión, en especial los sociosexuales, durante interacciones alimenticias y después de episodios agonistas en esta especie propusieron dos alternativas en cuanto al comportamiento sexual en los periodos alimenticios (de Waal, 1987). La primera es que la actividad sexual es un simple fenómeno de excitación no específico, es decir que la vista de la comida crea una excitación que desencadena entonces una excitación sexual, ya que la provisión de alimento produjo un aumento en las erecciones y montas; la segunda hipótesis es de carácter funcional: dice que el comportamiento sexual quizá no es una respuesta directa al alimento, sino a las tensiones sociales y a la atmósfera competitiva creada por la presencia del alimento. Según esta teoría el comportamiento sexual serviría para reducir y homogeneizar la competencia en la expectativa de compartir alimento. Si esto es cierto entonces el comportamiento sexual también debería aparecer en respuesta a las tensiones sociales sin relación con el alimento, para lo cual de Waal (1987) observó el comportamiento de estos individuos después de un episodio agonista y encontró que las reconciliaciones en los chimpancés pigmeos implican los mismos comportamientos sexuales que en el curso de los periodos alimenticios. De esta manera la actividad sexual se intensifica en el curso de los periodos de alimentación y después de interacciones agonistas fuera de estos periodos. Los bonobos presentan un porcentaje (48%) mayor de reconciliaciones que los chimpancés comunes (34.7%) y los agresores iniciaron el 63% del total de las reconciliaciones observadas. Así, los bonobos presentan un gran repertorio de conductas sexuales que no están relacionadas con funciones reproductivas sino con mecanismos de regulación de tensiones (de Waal, 1987).

Recientemente, Watts (1992, comunicación personal) realizó estudios sobre reconciliación en gorilas (*Gorila gorila beringei*) en vida libre, donde se apoya la hipótesis de la importancia de la reconciliación en las relaciones, ya que repara los daños en las relaciones sociales importantes para la adecuación del animal. Las observaciones mostraron que los gorilas no emparentados tienden más a evitarse entre ellos que los parientes, y, por otra parte, todas las hembras muestran una alta tendencia a buscar contacto afiliativo con los machos después de una agresión de los mismos, y varios tipos de comportamiento de las hembras está distintivamente relacionado con este contexto. Los machos (en grupos multimachos) parecen ser competidores por pareja sexual y tienen pocas interacciones afiliativas en cualquier contexto, generalmente se evitan unos a otros después de los conflictos, no reconcilian, y los perdedores tienden a redirigir la agresión a terceros (Watts, 1992 comunicación personal).

Una nueva alternativa de investigación con respecto al estudio de la reconciliación que se está realizando actualmente es el hecho de llevar a cabo experimentos para demostrarla (Cords, 1992; de Waal, 1992 comunicación personal). Los experimentos son valiosas herramientas en el estudio de la reconciliación, pues nos permiten no sólo descifrar qué es lo que produce las interacciones afiliativas post-conflicto, sino también saber cómo y por qué varían en su ocurrencia, ya que permiten estandarizar los conflictos (los cuales son provocados por el experimentador) y examinar el comportamiento post-conflicto en diadas escogidas por el experimentador (incluyendo aquellas en las que la agresión espontánea es muy poco frecuente o no se presenta). Aún más importante, es el hecho de que los experimentos pueden demostrar

relaciones causales mientras que los estudios basados sólo en la observación únicamente pueden sugerir las causas (de Waal, 1992 comunicación personal). De ahí que recientemente se esté tomando más en cuenta el hecho de experimentar en el estudio del comportamiento reconciliatorio.

Cords (1992) hizo un diseño experimental donde sometió a diadas a varios tratamientos provocando conflictos para medir el efecto de la agresión y la subsecuente tolerancia de los compañeros sociales en el acceso al agua y el papel que juegan las reuniones post-conflicto en la restauración de las relaciones. Reportó que después de los conflictos, los individuos dominantes se mostraron agresivos con los subordinados con más frecuencia que en los controles y esto dio como resultado que el subordinado se alejara del área de la toma de agua cuando no hubo reconciliación. En el caso en el que se les permitió reconciliar se observó un aumento en el tiempo que permanecían los oponentes en la toma de agua. Estos resultados muestran que la reconciliación restaura las relaciones entre las diadas en relación con los periodos control.

Por otra parte de Waal (1992, comunicación personal) estudió la modificación de la conducta reconciliatoria a través de la experiencia social. En su trabajo, examinó el efecto de una especie altamente conciliatoria (*M. arctoides*) sobre otra menos conciliatoria (*M. mulatta*). Los juveniles se colocaron en grupos integrados por individuos de las dos especies por un periodo de cinco meses después de esto los individuos fueron observados por seis semanas pero separando de nuevo a las especies. El grupo control de macacos rhesus juveniles no fue expuesto a permanecer con los individuos de la otra especie. Los resultados mostraron que los macacos rhesus que estuvieron

conviviendo con la otra especie, presentaron una mayor tasa de episodios que terminaron en una subsecuente reconciliación en comparación con los controles, incluso al estar separados de la otra especie, con esto se propone que en lugar de imitar la conducta de la especie altamente reconciliadora, la conducta de los macacos rhesus refleja un efecto mucho mayor que la mera imitación. Esto apoya la idea de que las actitudes sociales de los primates son aprendidas y se desarrollan con base en la experiencia (Horwich y Manski, 1975; Fairbanks y McGuire, 1985; Gunderson y Swartz, 1986; Gouzoules y Gouzoules, 1987).

INTERACCIONES TRIADICAS Y RECONCILIACION

Un complicado factor en el estudio de las dinámicas de los grupos de primates es que la integración y el balance entre la competencia y la cooperación no pueden ser entendidos al nivel de interacciones diádicas, es decir, sin considerar la influencia de terceros o del grupo como un todo (de Waal, 1987).

Kummer (1988) reportó que las relaciones sociales en geladas (*Theropithecus gelada*) son distintas cuando involucran un tercer animal, aunque este último sea simplemente un observador. Kummer (1988) entre otras cosas, describe como un animal al ser atacado por otro, en lugar de devolver el ataque, redirige la agresión a un tercer animal, generalmente no involucrado en el conflicto, incitando al agresor inicial a apoyarlo. Stambach y Kummer (1982) mostraron que la presencia de terceros influía en la selección de compañeros de aseo en los babuinos de la sabana, y los animales parecían evitar interactuar

afiliativamente con sujetos poco atractivos, situación que no se observaba cuando los animales vivían en parejas. Las interacciones triádicas también juegan un papel en las relaciones de dominancia, es decir, el dominio de A sobre B puede depender de C (de Waal, 1987). En la última década, un número importante de estudios de observación han sido enfocados a la función de las relaciones triádicas de apoyo en la estructuración y cambio de rango en los grupos (Walters, 1980; Datta, 1983; Bernstein y Ehardt, 1985; Butovskaya y Ladygina, 1989; Harcourt y Stewart, 1989). Los primates recurren a alianzas para mantener o mejorar su posición social; los individuos dentro de un grupo prácticamente nunca permanecen indiferentes a los conflictos que acontecen a su alrededor, sino que se ayudan unos a otros en los encuentros agonistas (Butovskaya y Ladygina, 1989; Harcourt, 1989). La relación entre parientes, las simpatías interindividuales y el antagonismo juegan un papel importante en la estabilidad del grupo, muy probablemente estos factores pueden constituir un importante estímulo en la elección del sujeto de apoyo y cooperación en situaciones agonistas entre los miembros del grupo (Butovskaya y Ladygina, 1989). Este tipo de hallazgos apoyan la idea de que el comportamiento social de los primates tiene alcances mayores de los que se suponía, es decir, las interacciones sociales no se llevan a cabo con miras a obtener un beneficio próximo, sino que parecen hacerse para establecer relaciones duraderas que conlleven beneficios a largo plazo (Cheney et al., 1987). La conducta reconciliatoria pertenece a esta categoría de comportamientos.

Judge (1991) fue el primero en reportar las reconciliaciones triádicas como tales en macacos cola de cerdo (*Macaca nemestrina*),

proponiendo que si la reconciliación es un mecanismo para resolver conflictos, entonces la reconciliación triádica puede ocurrir entre un combatiente y la parentela de su oponente, así como las reconciliaciones diádicas ocurren entre los oponentes. Judge (1991) encontró que los agresores reconciliaban significativamente más con la parentela de sus oponentes, un patrón similar observado por Cheney y Seyfarth (1989) en monos verdes. Este patrón puede considerarse una forma de interacción triádica en la que los parientes de los combatientes llegan a involucrarse en la resolución del conflicto. Las reconciliaciones triádicas en macacos cola de cerdo sugieren la presencia de una cognición social compleja donde los animales reconocen las alianzas que típicamente ocurren entre parientes (Judge, 1991). En los estudios de relaciones diádicas en esta especie se encontró que los parientes y los individuos de rangos cercanos tendieron más a reconciliar que los no parientes o animales con rangos muy distantes. Un 30% de los episodios agresivos concluyeron en reconciliación.

Dado que las interacciones triádicas involucran una diversidad de conductas que aún no han sido bien estudiadas, todavía queda mucho por hacer en cuanto al estudio de la reconciliación en estas interacciones dentro de las diferentes especies de primates.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La agresión se considera en forma clásica como un comportamiento dispersivo, es decir, que provoca un distanciamiento entre los animales (Scott, 1977; Manning, 1985). Sin embargo, ahora sabemos que en los primates, la agresión después de haber dispersado inicialmente a los adversarios, puede llevarles a un acercamiento subsecuente (de Waal, 1986a), sobre todo si tomamos en cuenta que las especies sociales viven en buena armonía la mayor parte del tiempo y los individuos muestran una profunda necesidad de pertenecer a un grupo (Díaz, 1985; de Waal 1986a), donde la disponibilidad de un animal para interactuar con otro puede ser explicada como el resultado de la evaluación de los posibles resultados (a corto o a largo plazo) de la interacción (Santillán-Doherty *et al.*, 1991). Con base en que las variables sociobiológicas como el sexo, rango y parentesco modulan los patrones de interacción entre los sujetos, al parecer en el sentido de favorecer la adecuación individual (Smuts, 1987; Estrada, 1988; Santillán *et al.*, 1991), la interrelación de estas variables provee a los individuos con bases para decidir sus tasas de interacción social (Santillán *et al.* 1991).

Al considerar el comportamiento reconciliatorio como un mecanismo reparador de las relaciones entre los individuos (de Waal y van Roosmalen, 1979; de Waal y Yoshihara, 1983; de Waal y Ren, 1988); en los estudios sobre el tema se ha analizado el efecto por separado del sexo (de Waal, 1984), rango (de Waal y Yoshihara, 1983; de Waal y Ren, 1988; Judge, 1991) y parentesco (Cords, 1988, 1992; York y Rowell, 1988, Cheney y Seyfarth, 1989) en la conducta reconciliatoria de diferentes especies de primates.

Objetivo.

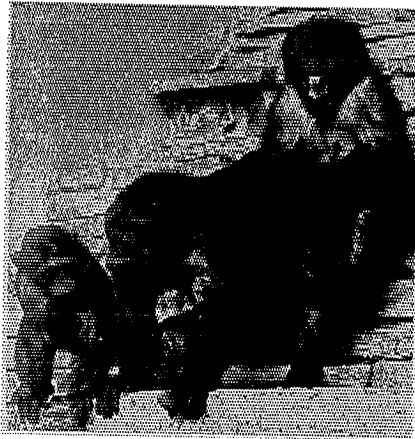
El presente estudio tiene como objetivo analizar el papel de las variables sociobiológicas: edad, sexo, rango y parentesco (con las combinaciones sexo-rango, sexo-edad y sexo-parentesco) sobre la conducta reconciliatoria en interacciones diádicas de la especie *M. arctoides* en cautiverio. Por otra parte, se pretende también, analizar el efecto del parentesco, rango y sexo sobre el proceso de reconciliación después de interacciones triádicas de apoyo.

Los macacos cola de muñón presentan un comportamiento reconciliatorio bien desarrollado, puesto que la cohesión social es imprescindible para la sobrevivencia de los individuos de esta especie (de Waal y Ren, 1988), ya que se ha observado que los macacos cola de muñón no pueden soportar la perturbación creada por las agresiones y hacen todo para controlar las consecuencias dispersivas de estas situaciones (Diaz, 1985; de Waal, 1986a).

Hipótesis

Con base en los hallazgos anteriores concernientes a la conducta reconciliatoria de *M. arctoides* (de Waal y Ren, 1988); en este trabajo se propone como hipótesis nula que las variables edad, sexo, rango y parentesco ejercen efectos independientes sobre la conducta reconciliatoria de esta especie. La hipótesis alternativa propone que estas variables ejercen un efecto en conjunto o sinérgico en la ocurrencia de reconciliaciones, es decir, dependiendo de los costos y los beneficios que reditue el reparar las relaciones dañadas por el conflicto, será la decisión que el individuo tome de reconciliar o no,

donde la interrelación de las variables antes mencionadas es determinante en la toma de decisión.



La consolidación es el comportamiento reconciliatorio característico de la especie *M. arctoides*.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

Sujetos y Acomodamiento

Los sujetos estudiados fueron 27 macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) que se encuentran en cautiverio en la División de Neurociencias del Instituto Mexicano de Psiquiatría, divididos en tres grupos constituidos por 8, 9 y 10 individuos, durante el periodo de estudio, los cuales se formaron a partir de dos grupos anteriores, uno procedente de la Universidad de Chicago y el otro proveniente del Lago de Catemaco, Veracruz. Se cuenta con información más detallada sobre el origen e historia de estos grupos en los trabajos de Estrada y Estrada (1976) y de Díaz, (1985).

En la tabla 1 aparece la composición de cada grupo (sexo, parentesco, edad, rango e índice de dominancia). Durante el periodo de estudio, que duró 11 meses, murió un individuo (CN) (al noveno mes) perteneciente al grupo 3.

Los grupos se encuentran distribuidos en tres jaulas exteriores de forma cónica, cada una con las siguientes dimensiones: 6 x 6.2 (lado mayor) x 1.7 (lado menor) x 6 m de altura. Las jaulas están dotadas de plataformas, un columpio en el centro y tubos que permiten mayor facilidad de movimiento a los macacos y mayor espacio disponible. Para mayores detalles sobre dichas estructuras véase Ramírez y López, (1989). Las videograbaciones se llevaron a cabo desde un observatorio de 1.70 x 1.70 m a una altura de 4 m en cada jaula.

La alimentación de los animales fue a base de frutas, verduras frescas, granos de maíz, tortillas, alimento comercial para monos y huevos, suministrados a las 12 hrs. Las jaulas se limpiaban diariamente

(entre 9-10 hrs) excepto los domingos. Cada jaula fue provista de un bebedero que permitía el libre acceso al agua.

Conductas

Las interacciones a considerar en el presente estudio se dividen en dos grandes tipos: diádicas, es decir, las interacciones entre dos sujetos, y triádicas, es decir, las interacciones que involucran tres sujetos.

Las categorías molares (es decir, que incluyen un conjunto de conductas del mismo tipo) de las interacciones diádicas se describen a continuación:

Agresión. Comportamientos en los cuales un animal hace contacto con otro, de manera violenta, en ocasiones infligiendo daño tisular (p.e. morder, golpear o empujar).

Amenaza. Conductas que no requieren de contacto corporal, pero donde el gesto, ademán o acto del animal emisor provoca una conducta sumisiva en el receptor (p.e. cara de amenaza, finta o buscar la mirada del otro).

Sumisión. Conductas que no implican contacto corporal, pero que tienen una alta probabilidad de ocurrencia tras de ser el animal objeto de una agresión o de una amenaza, o ante la aproximación de otro individuo. El sujeto emisor tiende a disminuir en apariencia su tamaño (encogerse, o agazaparse), interrumpe la actividad que está llevando a cabo y elude al que se acerca (evitar), se aparta precipitadamente del atacante (huir o revolverse) o expone partes vulnerables de su cuerpo (presentación pudenda, frontal o lateral). Cuando la sumisión es muy intensa se acompaña de respuestas emocionales de miedo (por ej. orinar o defecar).

Afiliación. En este tipo de interacciones los actores entran en contacto corporal, sin causarse daño tisular y existe tolerancia respecto a la cercanía de uno con el otro (que se hace evidente por la duración). La afiliación puede ser activa, donde el emisor realiza algún acto sobre el cuerpo del receptor (beso o aseo social), o pasiva, cuando el emisor se limita a quedar cuerpo con cuerpo con el receptor (contacto), sin intercambio de actos y donde cada sujeto puede además realizar alguna actividad distinta al contacto (p.e. comer).

En cuanto a las interacciones triádicas, se tomaron en cuenta las conductas de apoyo y reclutamiento contra terceros.

Apoyo. Cuando un individuo externo a un episodio agonista entre dos individuos toma parte en el conflicto apoyando a uno de los oponentes.

En el presente estudio toman en cuenta tres terminos importantes: el apoyador es el individuo externo que entró a tomar parte en el conflicto para apoyar a uno de los oponentes. El apoyado es uno de los dos individuos que estaban involucrados en el conflicto inicial y recibió la ayuda de un tercero. El atacado es el otro individuo que estaba involucrado en el conflicto inicial y recibió una agresión por parte del apoyador de su adversario.

Reclutamiento. Cuando un individuo que está involucrado en un conflicto con otro, solicita la ayuda de un tercero, en contra su oponente. El animal reclutante mira intermitente y alternativamente a un tercer animal y a su oponente, dirigiendo al tercero un Toque , un Castañeteo o una Presentación Pudenda Afiliativa, dependiendo de la intensidad del Reclutamiento y recibiendo a cambio un Apoyo.

Los comportamientos específicos considerados como reconciliatorios en ambos tipos de interacciones (diádicas y triádicas) fueron:

Aseo social. Esparcir el pelo de otro animal, entresacando partículas con la boca o lamido continuo; incluye aseo de los genitales y de la región perineal.

Beso. Colocar la boca ligeramente abierta, algunas veces protruida, sobre la boca de otro.

Abrazo. Rodear con uno o ambos brazos a otro individuo.

Presentación pudenda. Adopción de una posición cuadrúpeda con diferentes inclinaciones del tronco, dirigiendo la parte pudenda hacia otro individuo.

Presentación lateral o frontal. Adopción de una postura que muestra y dirige la parte lateral o frontal del cuerpo hacia otro individuo.

Inspección genital. Mirar, tocar, olfatear o lamer y/o introducir los dedos brevemente en la región anogenital de otro individuo.

Consolidación. Este comportamiento es característico de la reconciliación en *M. arctoides* y consiste en tomar a otro individuo de las caderas con ambas manos. El ejecutor jala al otro individuo hacia su regazo en forma semejante a la conducta de «candado» que es característica después de la cópula en esta especie.

Contacto corporal. Cuando dos individuos se tocan uno al otro con cualquier parte del cuerpo (excepto manos y patas), por un lapso mayor de 5 segundos.

Toque. Colocar la mano o los dedos sobre el cuerpo de otro individuo, por un lapso mayor de 5 segundos.

Procedimiento

Se realizaron muestreos focales de cada animal, mediante filmaciones de video. Estas filmaciones se hicieron diariamente durante un periodo de 11 meses. Se filmaron 4 animales por día por diez minutos cada uno (en caso de que el conflicto comenzara después de los primeros cinco minutos de filmación, se filmaron cinco minutos más de lo usual) hasta completar una hora por individuo. El orden de muestreo (animal y hora del día) se hizo en forma aleatoria, mediante un programa de computadora preestablecido, para minimizar los efectos de la autocorrelación.

Posteriormente, las filmaciones de video se analizaron con relación a los episodios agonistas ocurridos entre 2 ó 3 animales. Una vez que se encontraba un episodio agonista, la más próxima interacción afiliativa entre los oponentes se consideró como la reconciliación.

El tiempo, en segundos, a partir del final de un conflicto hasta el principio de un comportamiento afiliativo entre los oponentes fue considerado la latencia de reconciliación. Las observaciones control se hicieron midiendo, en la filmación más próxima del animal envuelto en un conflicto previo, el tiempo que éste tomó en iniciar una interacción afiliativa espontánea.

Un total de 571 episodios agonistas, 101 intentos de reconciliación y 302 reconciliaciones se analizaron. Las observaciones control fueron también 571 interacciones afiliativas espontáneas de los individuos focales.

Análisis

Excepto por los intervalos de contacto siguientes a un conflicto o en afiliaciones espontáneas control, que fueron medidos en segundos, todos los datos restantes son frecuencias. Las distribuciones post-conflicto y control se compararon por medio de la prueba de los signos.

Se hicieron análisis log-lineales de tablas de contingencia para todos los otros resultados. El empleo del análisis log-lineal permite examinar los datos en una tabla multifactorial para obtener una descripción de las relaciones entre los factores. Este análisis está basado en el ajuste a un modelo jerárquico (log-lineal).

Se emplearon los residuos estandarizados (res. est.) para buscar las desviaciones significativas de los valores esperados. Estas desviaciones se indican en las figuras, como la tasa de (frecuencias de lo observado/esperado) - 1; esto se hizo para que los valores tuvieran el signo de los residuos estandarizados y dieran una dirección más precisa de la desviación.

Las interacciones triádicas, que fueron las menos frecuentes de las interacciones agonistas, se analizaron por medio de la prueba binominal de Fisher.

Los rangos de los individuos de cada grupo se determinaron por medio de la prueba de índice de dominancia de Boyd y Silk (1983).

Tabla 1. Composición de los grupos de macacos cola de muñón.

Animal	Sexo	Edad	Índice de dominancia	Parentesco
Grupo 1				
PE	M	Adulto	0.941 (1)	Hermano de VI
TI	H	Adulto	1.925 (2)	Madre de CU
GR	H	Adulto	2.016 (3)	Madre de FR
TO	M	Adulto	2.067 (4)	
FR	M	Juvenil	2.809 (5)	
CU	H	Juvenil	2.867 (6)	
VI	M	Adulto	3.022 (7)	
HI	H	Adulto	3.261 (8)	
Grupo 2				
DA	M	Adulto	0.013 (1)	
LU	H	Adulto	5.701 (2)	
CR	M	Adulto	5.775 (3)	
CA	H	Adulto	6.039 (4)	Madre de TA, SA, JA, AU
TA	M	Adulto	6.696 (5)	
DJ	M	Adulto	6.787 (6)	
SA	M	Juvenil	7.228 (7)	
JA	H	Juvenil	7.277 (8)	
AU	H	Infante	8.128 (9)	
Grupo 3				
OR	M	Adulto	0.399 (1)	
MA	H	Adulto	2.090 (2)	Madre de IS y DW
BL	M	Adulto	2.350 (3)	
CN	H	Adulto	3.570 (4)	Madre de MA, LI, NU, PO
HA	M	Adulto	3.715 (5)	
IS	H	Juvenil	3.914 (6)	
DW	M	Infante	4.420 (7)	
PO	M	Infante	4.460 (8)	
NU	H	Juvenil	4.572 (9)	
LI	H	Adulto	5.569 (10)	

El índice de dominancia se calculó de acuerdo a Boyd y Silk (1983), los números dentro del paréntesis indican los rangos sociales. La edad se determinó de acuerdo a Bertrand (1969).

III. RESULTADOS

Interacciones afiliativas entre los adversarios después de un conflicto y en observaciones control.

La figura 1 muestra el porcentaje acumulativo de parejas de oponentes haciendo su primer contacto afiliativo después de un conflicto (reconciliación) y sin conflicto previo (control). Se puede observar que el 35% de parejas de oponentes hicieron su primer contacto afiliativo durante el primer minuto después de un conflicto. Diez minutos después de un conflicto, el 53% de las parejas (número total de reconciliaciones observadas de los 571 episodios agonistas) habían presentado reconciliación, mientras que sólo habían ocurrido el 27% de las afiliaciones espontáneas. La comparación de ambas curvas dio una diferencia significativa (prueba de los signos, $p < 0.001$). Esto hace evidente que los intervalos de contacto ocurrieron con mayor rapidez en las interacciones consideradas como reconciliatorias.

Reconciliación después de una interacción diádica

Efectos del rango en la reconciliación

Se hizo un análisis log-lineal de una tabla de contingencia de 2 (ataques de animales de alto a bajo rango y de bajo a alto rango) x 4 (la dirección de las agresiones: macho-macho, macho-hembra, hembra-macho, hembra-hembra) x 3 (atacado=reconciliador, agresor=reconciliador, y no reconciliación) factores, que dio una dependencia

significativa de las tres variables (L.R. Chi-cuadrada=84.659, g.l.=17, $p < 0.001$) en la tasa de reconciliaciones.

Atacado=reconciliador

Las hembras atacadas de bajo rango reconciliaron significativamente más de lo esperado cuando sus agresores fueron machos de mayor rango que ellas.(res. est.=3.225, $p < 0.005$), en cambio, las hembras de alto rango atacadas por machos de rango menor iniciaron significativamente menos reconciliaciones de las esperadas (res. est.= -3.732, $p < 0.005$) (Fig. 2A).

Agresor=reconciliador

Cuando el agresor fue un macho o hembra de bajo rango, y el animal atacado fue un macho de alto rango (Fig. 2B), ambos agresores subordinados iniciaron significativamente más reconciliaciones que en cualquier otro caso (res. est.=2.622, $p < 0.01$; res. est.=5.115, $p < 0.005$, respectivamente).

No reconciliación

Finalmente un número significativo de episodios que no finalizaron en reconciliaciones (res. est.=2.071, $p < 0.05$) ocurrieron cuando machos de bajo rango atacaron a machos de alto rango (Fig. 2C).

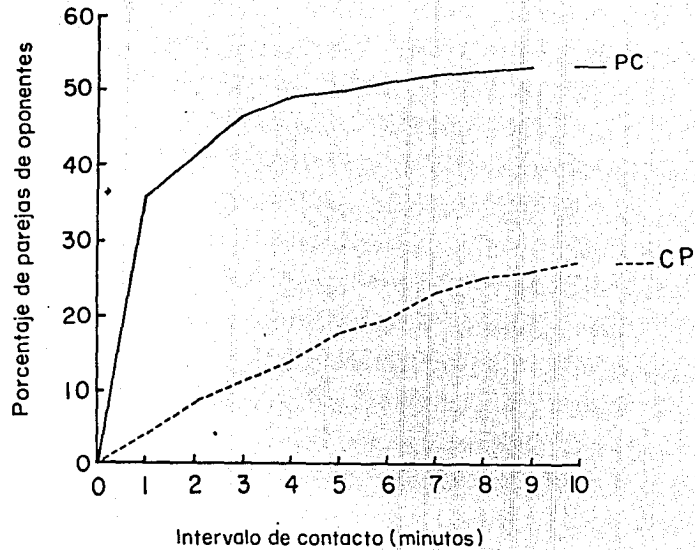


Fig. 1. Porcentaje acumulativo de oponentes, haciendo su primer contacto afiliativo tras un episodio agonístico y espontáneamente. PC=observaciones post-conflicto, CP=control pareado, N=571 parejas de oponentes.

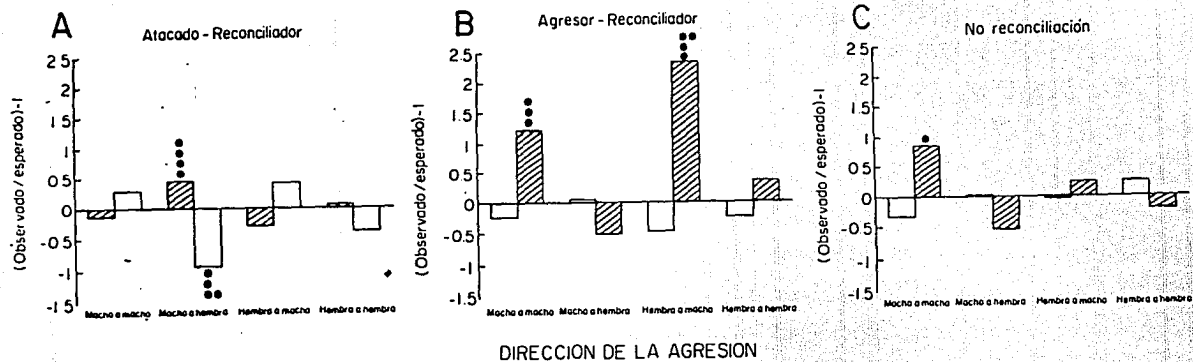


Fig. 2. Tasa de (frecuencias de observado/esperado) - 1 de reconciliaciones cuando A) atacado=reconciliador; B) agresor=reconciliador y, C) no reconciliación. Reconciliación de alto a bajo rango (□), y de bajo a alto rango (▨). El signo de las tasas indica ya sea que la tasa fue mayor (+) o menor (-) de lo esperado. * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.025$; *** : $p < 0.01$; **** : $p < 0.005$.

Efectos del parentesco en la reconciliación

Para probar cómo las relaciones de parentesco afectaron la tasa de reconciliación, se hizo un análisis log-lineal de una tabla de contingencia de 2 (entre parientes, entre no parientes) x 4 (la dirección de las agresiones: macho-macho, macho-hembra, hembra-macho, hembra-hembra) x 3 (atacado=reconciliador, agresor=reconciliador y no reconciliación) factores. Se obtuvo una dependencia significativa de las tres variables (L.R. Chi-cuadrada=64.292, g.l.=17, $p < 0.001$). La figura 3 muestra las tasas de reconciliación.

Atacado=reconciliador

Los machos o hembras atacados por hembras con quienes no tenían lazos de parentesco (Fig. 3A) iniciaron significativamente menos reconciliaciones de lo esperado (res. est.=-2.608 y -2.629, respectivamente; $p < 0.01$ en ambos casos). Por otra parte, cuando la agresión ocurrió entre hembras emparentadas (Fig. 3A), las hembras atacadas iniciaron un número de reconciliaciones significativamente mayor de lo esperado (res. est.=2.569, $p < 0.025$).

Agresor=reconciliador

En la figura 3B se muestra el caso en el cual, las hembras que agredieron a otras hembras no-parientes, casi nunca iniciaron reconciliaciones (res. est.=-2.542, $p < 0.025$). Por otra parte, se observó una tasa de reconciliación mayor de lo esperado, por parte de las hembras agresoras (aunque no significativa en los resultados) en los conflictos entre hembras parientes (Fig. 3B).

Cabe mencionar que también, en los casos en los cuales, las hembras agredieron a machos que no eran sus parientes, se observó un

mayor número de reconciliaciones iniciadas por las hembras de lo que se esperaba (pero no significativo, Fig. 3B). Esta actitud de reconciliar por parte de las hembras con machos con los que no tienen lazos de parentesco es muy probable que haya sido dirigida hacia machos adultos y de rango mayor que ellas, ya que no es conveniente para las hembras prolongar conflictos con machos adultos y de mayor rango, puesto que éstos pueden ser buenos aliados en enfrentamientos posteriores.

No reconciliación

Un número significativamente alto de episodios que no finalizaron en reconciliación ocurrieron en conflictos entre machos no-parientes (res. est. = 2.718, $p < 0.01$), mientras que los conflictos que involucraban a un macho agresor con un macho o una hembra parientes, raramente se presentaron sin la subsecuente reconciliación (res. est. = -2.194 y -2.360, $p < 0.05$ respectivamente) (Fig. 3C).

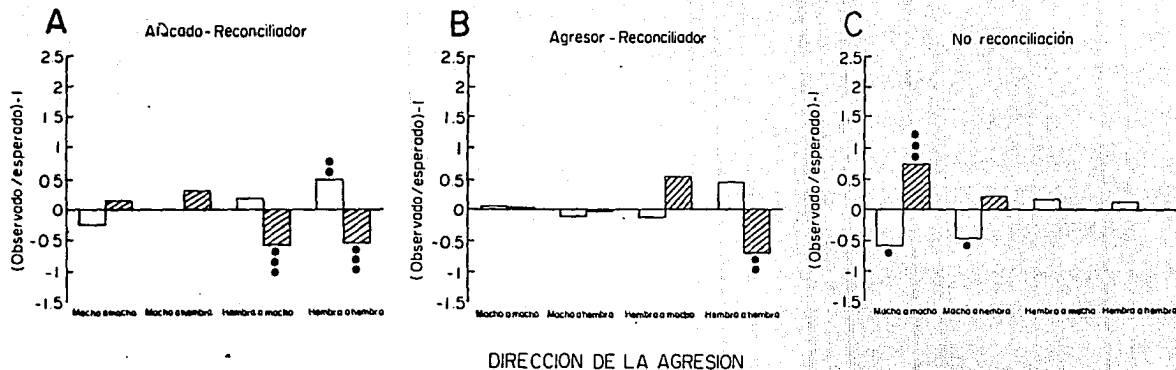


Fig. 3. Tasa de (frecuencias de observado/esperado)- 1 de reconciliaciones cuando A) atacado=reconciliador, B) agresor=reconciliador, C) no reconciliación. Entre parientes (▨), y entre no parientes (□). * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.025$, *** : $p < 0.01$, **** : $p < 0.005$.

Efectos de la edad en la reconciliación

Las figuras 4 y 5 muestran el caso en el que machos y hembras de diferentes edades atacaron a individuos, también de diferentes edades, sin importar el sexo de los atacados. Se hizo un análisis log-lineal de una tabla de contingencia de 2 (sexo del agresor) x 3 (edad de los agresores: infantes, juveniles y adultos) x 3 (edad de los atacados) x 3 (atacado=reconciliador, agresor=reconciliador y no reconciliación) factores. La tabla de contingencia dio una dependencia significativa de las variables (L.R. Chi-cuadrada=189.681, g.l.=46, $p < 0.001$).

En la figura 4 se muestran las tasas de reconciliación cuando machos infantes, juveniles o adultos fueron los agresores.

Atacado=reconciliador

Un número significativo de reconciliaciones (res. est.=3.225, $p < 0.005$) fueron iniciados por infantes atacados por machos infantes (Fig. 4A). Además, un número significativo de reconciliaciones (res. est.=2.340, $p < 0.025$) fueron iniciados por adultos atacados por machos adultos; mientras que los infantes atacados por machos adultos mostraron una tasa de reconciliación significativamente baja (res. est.=-2.573, $p < 0.01$) (Fig. 4A).

Agresor=reconciliador

Los machos infantes que atacaron a otros infantes presentaron la tasa de reconciliaciones más alta y significativa (res. est.=6.169, $p < 0.005$). Cuando un macho juvenil atacó a un adulto, el agresor mostró una tasa de reconciliación significativamente grande (res. est.=3.111, $p <$

0.005). Contrastantemente, cuando un macho adulto atacó a un juvenil, el agresor raramente reconcilió (res. est. = -2.849, $p < 0.005$) (Fig. 4B).

No reconciliación

El único caso donde la tasa de no reconciliación fue significativamente alta, en el caso de los machos agresores, fue cuando un macho juvenil atacó a un adulto (res. est. = 2.832, $p < 0.005$) (Fig. 4C).

La figura 5 muestra las tasas de reconciliación cuando hembras infantas juveniles o adultas atacaron a otro individuo infante, juvenil o adulto.

Atacado=reconciliador

En la figura 5A se muestra que un número significativamente alto de reconciliaciones ocurrió cuando una hembra adulta atacó a un juvenil (res. est. = 3.403, $p < 0.005$). Por otra parte, cuando una hembra adulta atacó a un adulto, este último reconcilió significativamente menos que lo esperado (res. est. = -2.408, $p < 0.025$).

Agresor=reconciliador

Las hembras juveniles agresoras se comportaron significativamente muy reconciliadoras cuando atacaron a un infante (res. est. = 2.793, $p < 0.01$) o a un adulto (res. est. = 2.120, $p < 0.05$). Cuando una hembra adulta atacó a un infante ocurrieron menos reconciliaciones de las esperadas por parte de la hembra agresora (res. est. = -2.430, $p < 0.025$) (Fig. 5B).

No reconciliación

El único caso significativo donde los episodios agonistas no terminaron en reconciliación en el caso de hembras agresoras, fue en los ataques de hembras juveniles a infantes (res. est. =4.299, $p < 0.005$) (Fig. 5C).

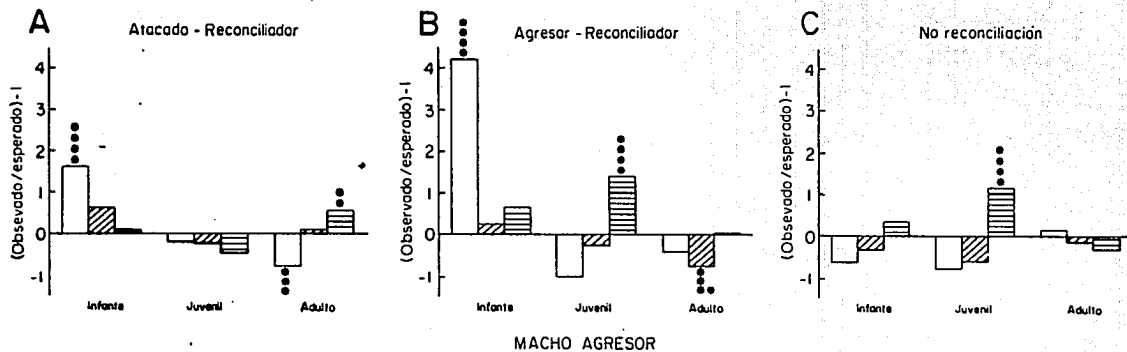


Fig. 4. Tasa de (frecuencias de observado entre esperado) - 1 de reconciliaciones cuando un macho perteneciente a una edad particular, atacó a: un infante (□), a un juvenil (▨) ó a un adulto (▨) de cualquier sexo. A) atacado=reconciliador, B) agresor=reconciliador y, C) no reconciliación. * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.025$, *** : $p < 0.01$, **** : $p < 0.005$.

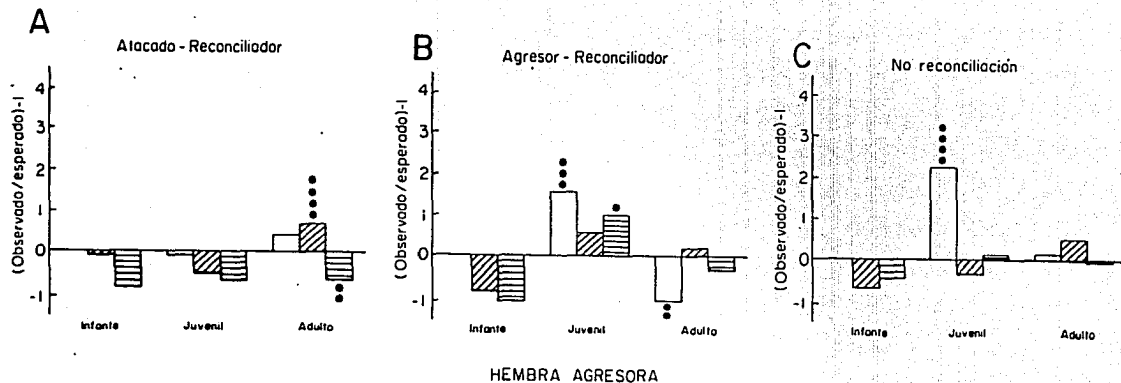


Fig. 5. Tasa de (frecuencias de observado entre esperado) - 1 de reconciliaciones cuando una hembra perteneciente a una edad particular atacó a: un infante (□), juvenil (▨) ó adulto (▨) de cualquier sexo. A) atacado=reconciliador, B) agresor=reconciliador y, C) no reconciliación. * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.025$, *** : $p < 0.01$, **** : $p < 0.005$.

Reconciliación después de una interacción triádica de apoyo

La última parte del análisis se enfocó en reconciliaciones cuando un agresor fue apoyado por un tercero. Como esta clase de interacciones fueron mucho menos frecuentes que las diádicas, solo el sexo, rango y parentesco fueron tomados en cuenta.

En la figura 6A y B se muestra el porcentaje de veces que un macho o hembra atacado reconcilió ya sea con el apoyador o con el apoyado. Se encontró que los machos atacados reconcilian significativamente más con los machos apoyadores ($p < 0.001$), mientras que raramente reconcilian con los individuos apoyados. Por otra parte, las hembras atacadas (Fig. 6B) reconciliaron significativamente más con los machos apoyados ($p < 0.05$) que con hembras apoyadas, mientras que reconciliaron significativamente más con las hembras apoyadoras ($p < 0.01$) que con machos apoyadores.

La figura 7A muestra los porcentajes de reconciliación en relación al rango de los oponentes. Se encontró que en ambos casos, el animal atacado reconcilió significativamente más veces con los apoyados ($p < 0.001$) y apoyadores ($p < 0.001$) de alto rango.

Finalmente, la figura 7B muestra las reconciliaciones en relación al parentesco de los oponentes. Los animales atacados reconciliaron significativamente más con los apoyados que eran sus parientes ($p < 0.05$) que con no parientes. En contraste, reconciliaron significativamente con mayor frecuencia con apoyadores no parientes ($p < 0.05$).

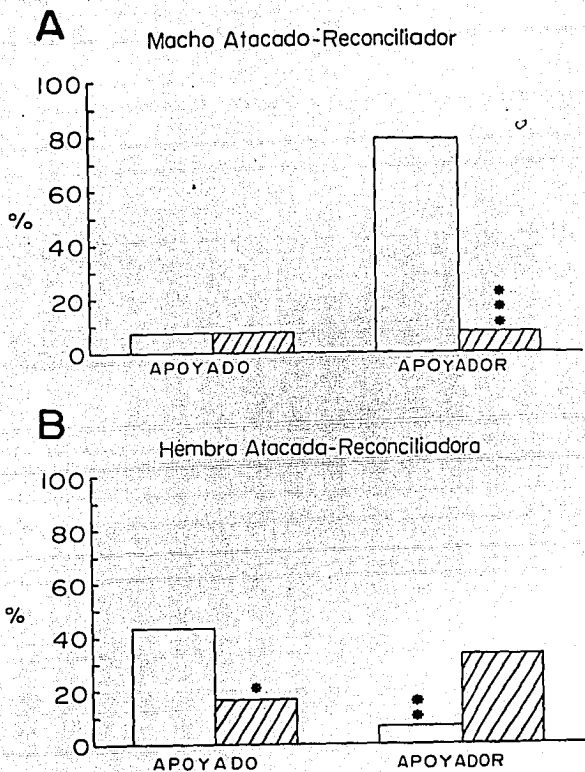


Fig. 6. Porcentaje de veces que el animal atacado reconcilió ya sea con el apoyador o con el apoyado, durante una interacción triádica, en relación al sexo de los oponentes.

A) macho atacado reconcilió con: machos (white), hembras (hatched).
 B) hembra atacada reconcilió con: machos (white), hembras (hatched).
 * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

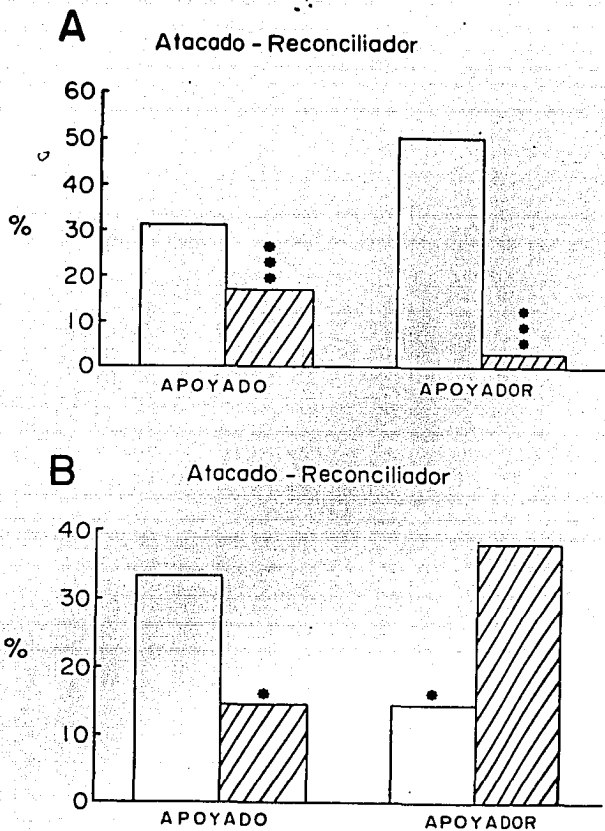


Fig. 7. Porcentaje de veces que el animal atacado reconcilió ya sea con el apoyador o con el apoyado, durante una interacción triádica, en relación al rango y al parentesco.

A) El animal atacado de cualquier sexo reconcilia con: oponente de más alto rango (□), oponente de más bajo rango (▨).

B) El animal atacado de cualquier sexo reconcilia con oponente: pariente (□), no-pariente (▨).

* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$.

IV. DISCUSION

La estructura social de los grupos de primates parece basarse, en cierto grado, en la habilidad de los miembros del grupo para valorar las relaciones interindividuales (Dasser, 1988); de ahí que el estudio de las interacciones sociales a menudo sugiere que los primates emplean estrategias y hacen juicios sofisticados cuando interactúan con su medio ambiente (Seyfarth y Cheney, 1988). Para competir, sobrevivir y reproducirse, un individuo debe hacer juicios acerca de las relaciones que existen entre otros (Seyfarth y Cheney, 1984, 1988) y de sus propias relaciones dentro del grupo (Seyfarth y Cheney, 1984). Existen evidencias de que los primates no humanos reconocen las relaciones sociales que existen entre ellos (Cheney y Seyfarth, 1982, 1986; Seyfarth y Cheney, 1988). Al considerar la conducta reconciliatoria como una estrategia para restaurar las relaciones dañadas entre los individuos a causa de un episodio agonista, es evidente que se trata de una forma de interacción que requiere un buen conocimiento de las relaciones sociales, como ha sido manifestado por de Waal (1986a).

Los resultados muestran que la interrelacion de las variables sociobiológicas estudiadas: edad, sexo, rango y parentesco es determinante para definir la cantidad y dirección del comportamiento reconciliatorio, lo cual comprueba nuestra hipótesis. Las reconciliaciones son selectivas y dependen del valor que los individuos dan a sus relaciones. El valor que los individuos dan a sus relaciones está determinado por la influencia de las variables sociobiológicas, ésta situación propicia que los individuo dentro de un grupo utilicen estrategias como la reconciliación, ya sea, para evitar poner en peligro

las relaciones con sus parientes (de Waal y Yoshihara, 1983; de Waal y Ren, 1988; York y Rowell, 1988), con los individuos que no están emparentados (Cords, 1988, 1992; Cheney y Seyfarth, 1989) o también su propia posición social (de Waal y van Roosmalen, 1979; de Waal, 1982, 1986b, de Waal y Ren, 1988), lo cual conduce a complejos patrones de interacción (Harcourt, 1988).

Reconciliación en interacciones diádicas

Se observó que el rango social y el sexo del oponente ejercen un claro efecto en el comportamiento reconciliatorio de las hembras. La necesidad de restablecer los lazos afiliativos después de un conflicto es de gran valor para las hembras de bajo rango cuando sus oponentes son machos de más alto rango, esto apoya la idea de que las hembras requieren establecer buenas relaciones con los machos, con el propósito de protegerse ellas mismas y a su descendencia contra los ataques de otros machos (Smuts, 1987; O'Brien, 1991) puesto que, los machos de alto rango generalmente apoyan a las hembras durante los encuentros agonistas (Robinson, 1982; Santillán-Doherty, *et al.*, 1991), por otra parte, las hembras de alto rango rara vez reconcilian cuando son atacadas por machos de bajo rango, lo cual coincide con lo reportado sobre la especie *M. arctoides* acerca de que las hembras de alto rango raramente interactúan afiliativa o amistosamente con los machos de bajo rango (Santillán-Doherty, *et al.*, 1991).

Los machos dan una especial importancia a la reconciliación cuando son ellos los que iniciaron un conflicto con machos de más alto rango, puesto que, aparte del estrés que genera estar en conflicto con un

macho dominante, tienen en su contra el hecho de ser ellos los agresores iniciales, lo cual puede derivar en una agresión escalada, ya que otros miembros del grupo pueden aprovecharse oportunamente de esta situación, apoyando a los machos de más alto rango. Esta conducta oportunista es muy frecuente en la formación de alianzas. Con base en que el éxito de las mismas depende de la habilidad de aprovechar las oportunidades en el momento en que éstas se presenten (Harcourt, 1988).

En relación a los episodios agonistas entre machos de bajo a alto rango, muchos de ellos no terminaron en reconciliación, quizá porque el hecho de que sean no-parientes ejerce una influencia negativa en facilitar las reconciliaciones (véase Fig. 3C), ya que se ha propuesto que el caso de ser no-parientes es un factor que puede influir para que las relaciones entre machos de las especies de macacos sean menos afiliativas (Melnick y Pearl, 1987).

Con base en todo lo anterior podemos decir que en las interacciones diádicas la ocurrencia de las reconciliaciones es casi siempre de bajo a alto rango, y se observó (no reportado en los resultados) que las escasas reconciliaciones iniciadas por individuos de alto rango hacia individuos de rango menor fueron principalmente entre parientes y de individuos dominantes a individuos de rango inmediato inferior. Por otra parte, observando la ocurrencia de las agresiones, se puede ver que hay bastantes agresiones de individuos de bajo a alto rango y este hecho ocurrió con mayor frecuencia cuando los individuos tenían rangos cercanos; de cualquier manera el hecho de ser los de bajo rango los que inicien la agresión es mucho más estresante para éstos y es por ello que, en este caso, la tasa de reconciliación por parte de los

individuos de bajo rango es más elevada que en los casos en los que fueron ellos los agredidos.

En los conflictos que involucraban hembras, una hembra atacada o agresora tuvo menos iniciativas de reconciliación cuando el oponente no estaba emparentado con ella (excepto en el caso de que las hembras agredieran a machos, ya que se observó una tasa de reconciliación mayor de la esperada, pero no significativa). Además, cuando los machos fueron atacados por hembras no emparentadas con ellos, éstos reconciliaron significativamente menos de lo esperado. Así se nota un claro efecto del parentesco en el comportamiento reconciliatorio, principalmente en las instancias donde el agresor es una hembra, esto puede explicarse por el hecho de que en las especies de macacos los lazos entre miembros de la misma matrilinea son de gran valor para los individuos (de Waal y Ren, 1988), sobretodo para las hembras que forman el soporte estable del grupo (Melnick y Pearl, 1987).

En cuanto al sexo y la edad, los machos infantes valoran altamente sus relaciones, ya que mostraron una alta tasa reconciliatoria, tanto en el caso de que éstos fueran los agredidos o agresores de otros infantes. Las reconciliaciones entre infantes usualmente fueron oportunistas y rápidas, ya que no es conveniente para ellos mantener un conflicto de larga duración, pues tienen relaciones amistosas, que la mayoría de las veces les sirven para construir fuertes lazos después del destete, como ha sido reportado por Clark (1977) y Poirier (1977). Además, un conflicto entre infantes puede provocar un ataque de los parientes de los oponentes, especialmente por parte de la madre (Horrocks y Hunte, 1983).

Si comparamos las tasas de reconciliación en el caso de que un adulto fuera atacado por un macho adulto o por una hembra adulta los datos nos muestran que las reconciliaciones hacia los machos fueron más elevadas, esto podría reflejar que las agresiones de los machos, evocan una situación más estresante, que las de las hembras, ya que comunmente son más severas (Smuts, 1987), sobretodo cuando el macho agresor es de más alto rango, hecho que puede ser aprovechado por terceros para formar coaliciones con los individuos de rango superior en contra del perdedor, una situación que ha sido observada en monos verdes (*Cercopithecus aethiops*) (Cheney y Seyfarth, 1986).

Los machos agresores adultos mostraron menos reconciliaciones de las esperadas con los individuos juveniles, esto podría deberse a que los adultos agresores reconciliaron con los parientes del atacado, como ha sido reportado por Cheney y Seyfarth (1986) en *C. aethiops* y por Judge (1991) en *Macaca nemestrina*.

Por otra parte, las hembras agresoras adultas mostraron menos reconciliaciones con los infantes de las esperadas. Varias razones pueden explicar este hecho: la más común es que el infante pueda estar pasando a través del periodo de destete, y por ello la madre intencionalmente provoque un conflicto (ej. para no permitir al infante abrazarse a su regazo) e ignore o evite los intentos del infante para reconciliar, como ha puesto de manifiesto de Waal, (1986a). Otra razón puede ser que la hembra agresora no esté emparentada con el infante e intente escapar de la posible agresión de la madre, de otro pariente del infante o del macho alfa o por otra parte que intente reconciliar con la madre (Cheney y Seyfarth, 1989). Y finalmente, que la hembra sea de mayor rango que la madre del infante y no reconcilie ni con el infante

atacado ni con su madre, ya que este conflicto no representa una situación estresante para una hembra de alto rango, como sería en el caso de ser una hembra subordinada, puesto que se sabe que las relaciones entre hembras de las especies de macacos están determinadas por rangos de dominancia bien establecidos (Melnick y Pearl, 1987).

En el caso de los conflictos iniciados por machos o hembras juveniles, la tasa de reconciliación con los adultos fue mayor de la esperada. Esto podría explicarse por el hecho de que los primates juveniles están estableciendo las relaciones sociales que les ayudarán a adquirir un rango determinado dentro del grupo (Walters, 1987), por lo que se encuentran activamente envueltos en una alta tasa de interacciones agresivas (Walters y Seyfarth, 1987) y el que sean ellos los iniciadores del conflicto con un adulto es más estresante sobre todo cuando éste último es de alto rango y no está emparentado, ya que esta situación puede provocar la formación de coaliciones en su contra (Cheney y Seyfarth, 1986). También cabe destacar que los individuos juveniles se sienten más atraídos hacia los individuos adultos de alto rango, tanto hacia las hembras (Walters, 1987) como hacia los machos (Walters y Seyfarth, 1987; Estrada, 1988).

En cuanto a los episodios agonistas iniciados por los machos juveniles en contra de individuos adultos, la frecuencia observada fue muy elevada, muchos de estos finalizaron en reconciliaciones como se mencionó anteriormente, pero también encontramos una tasa de conflictos que no finalizaron en reconciliaciones, esto puede ser debido al hecho de que un adulto de más bajo rango fue el animal atacado o porque los individuos no mantenían ninguna relación de parentesco, ya

que se ha reportado que en esta especie los individuos tienden a reconciliar preferentemente con sus parientes (de Waal y Ren, 1988).

Se sabe que las hembras juveniles de los cercopitecinos muestran un gran número de interacciones con los infantes, (Walters, 1987). Los resultados muestran que las hembras agresoras juveniles frecuentemente mantuvieron conflictos con infantes, en los cuales hubo una gran tasa de reconciliaciones iniciadas por las hembras juveniles atacantes, y al mismo tiempo, una gran proporción de conflictos iniciados por éstas en contra de los infantes quedaron sin reconciliación. Esta ambivalencia puede explicarse por la competencia entre juveniles e infantes para adquirir un cierto rango o una relación amistosa con los adultos, así que, la reconciliación puede ser una estrategia de los juveniles para evitar perder rango o coaliciones con adultos. Como las hembras son la base social del grupo y las juveniles se están construyendo una posición dentro de su grupo o matrilinea, es por ello que son más activas socialmente, además, como propone Nicolson (1982), el hecho de interactuar con infantes es parte del proceso de aprendizaje para su posterior maternidad.

Reconciliación en interacciones triádicas

Ya que la conducta social de los individuos se ve influenciada por la presencia y la conducta de otros miembros del grupo, esto hace de la interacción un proceso complejo (Harcourt, 1988), como en el caso de las relaciones triádicas, las cuales se definen como interacciones compuestas de secuencias en las que tres individuos interactúan simultáneamente, desempeñando cada uno de los participantes un papel

diferente al dirigir su conducta hacia los otros dos (Kummer, 1988). A este tipo de interacciones pertenece la conducta de apoyo, la cual consiste en la intervención de un tercer individuo dentro de un conflicto, para ayudar ya sea al atacante o al atacado.

El apoyo es una alianza, lo cual implica que es una interacción social mucho más compleja que las interacciones diádicas y requiere de una mayor información para una conclusión exitosa. Con base en esto, los individuos deben tomar decisiones, en función de los costos y beneficios de la alianza, acerca de a quién apoyar, y a quién no apoyar, y bajo qué circunstancias (Parker, 1984). Además, la presencia e identidad de los aliados de cada uno de los contendientes requiere tomarse en cuenta. Un contendiente debe hacer un balance no sólo de su propia habilidad competitiva con relación a la de su oponente, sino también, de la habilidad competitiva de los apoyadores de su oponente con la de sus propios aliados, e incluso de la habilidad de los aliados de su oponente comparándola con la suya propia (Harcourt, 1988).

Los resultados observados de las reconciliaciones después de una interacción triádica de apoyo, mostraron que los machos atacados reconciliaron preferentemente con los machos apoyadores, principalmente porque estos eran generalmente de mayor rango que el macho atacado y que el oponente inicial. También, para los machos, un conflicto con otro macho puede generar más estrés que conflictos con hembras, aun cuando estas últimas fueran de alto rango.

Por otra parte, las hembras atacadas fueron más reconciliadoras con las hembras apoyadoras que con los machos apoyadores. Dado que las hembras de *M. arctoides* forman fuertes coaliciones contra los machos o contra otras hembras, estas deben mostrar preferencia por

reconciliar con hembras apoyadoras, ya que estas últimas, como sucede en otras especies (Cheney, 1983), en la conducta de apoyo se revelan como potencialmente buenas aliadas. Las hembras atacadas muestran una mayor tasa de reconciliación con los machos apoyados que con las hembras apoyadas, principalmente porque estos fueron de mayor rango que ellas, pues se encontró que la mayoría de los apoyadores y apoyados fueron de mayor rango que el individuo atacado.

Finalmente, en cuanto a la influencia del parentesco en la reconciliación en las interacciones triádicas de apoyo, los animales atacados reconciliaron preferentemente con individuos apoyados que eran sus parientes, pero en el caso de apoyadores, los atacados presentaron una tasa de reconciliaciones mayor hacia los apoyadores no parientes. Esto se explica porque generalmente los apoyadores rara vez apoyan contra sus parientes, más bien ellos apoyan contra los no emparentados, además, en este caso también influye el rango ya que los resultados muestran que un alto porcentaje de los apoyadores eran de mayor rango que los atacados.

Mis observaciones personales en cuanto a las interacciones triádicas en relación a la edad muestran que el apoyo de los individuos adultos fue dirigido principalmente hacia los juveniles sobre todo por parte de sus parientes de mayor rango. Los juveniles que con frecuencia se involucran en interacciones agonistas generalmente solicitaban (reclutaban) apoyo de individuos con los que mantenían buenas relaciones sociales. Por otra parte, en los conflictos que involucraban infantes, fueron los infantes de madres de alto rango los que recibieron el mayor apoyo.

También se observó que los individuos que permanecían más tiempo cerca de los animales de alto rango, recibían apoyo de estos últimos independientemente del parentesco y del rango de sus madres; una situación similar ha sido observada por Butovskaya y Ladygina (1989).

La reconciliación como ya se discutió, fue en casi todos los casos por parte del individuo que no recibió apoyo (atacado), y en el caso de que los dos oponentes recibieron apoyo, la reconciliación fue más importante entre los oponentes iniciales, aunque en esta situación inflúa factores como la edad de los oponentes y el tipo de relación social que mantuvieran entre sí; no así, en los casos donde uno de los apoyadores era un macho dominante, ya que en este caso, el individuo agredido por el dominante reconciliaba casi inmediatamente con él.

El comportamiento reconciliatorio de las hembras parece estar relacionado con el valor que ellas dan a sus relaciones con los otros miembros del grupo. El rango ejerce una influencia decisiva en las iniciativas reconciliatorias en hembras, porque ellas se comportan mayormente reconciliatorias a los individuos de más alto rango.

También el parentesco es determinante en la reconciliación entre hembras, la cual es más intensa cuando éstas se encuentran emparentadas, y se ha reportado que son más afiliativas cuando pertenecen a la misma matrilinea (Santillán-Doherty *et al.*, 1991). Dado que las hembras forman el corazón estable del grupo y dirigen la mayoría de las relaciones sociales dentro de éste, dan mucho más valor a sus relaciones, ya que ésto las ayudará a encontrar soporte mutuo en el grupo (Melnick y Pearl, 1987).

Con base en todo lo que se ha mencionado, es evidente que el estudio de la reconciliación tiene numerosas ramificaciones teóricas, ya que es una estrategia de comportamiento que da prueba de la inteligencia de los primates, pues forma parte de un conjunto de sofisticaciones sociales.

V. CONCLUSION

La interrelación de las variables sociobiológicas (sexo, edad, rango, y parentesco) afecta a cada individuo dentro de un grupo de manera diferente de acuerdo a su contexto social. Esta interrelación determina la decisión que el individuo tome, de cuál será su estrategia de reconciliación o simplemente que no reconcilie, dependiendo de los costos y beneficios que conlleve. Esta toma de decisión, en los miembros de *M. arctoides* se hace más evidente en las hembras, ya que son más selectivas en su comportamiento reconciliatorio, donde el rango es determinante, pues prefieren reconciliar con individuos de mayor rango que ellas. Además, las hembras dan mucho más valor a la reconciliación cuando se involucran en conflictos con otras hembras de la misma matrilinea. Esto denota que las hembras en esta especie forman el núcleo del grupo social y requieren apoyarse mutuamente.

La reconciliación también fue muy evidente en los individuos juveniles ya que estos no tienen una posición definida dentro del grupo y se involucran constantemente en conflictos, por lo que requieren mantener «buenas relaciones» con el resto del grupo, para lograr establecer su futura posición.

En cuanto a las interacciones agonistas de apoyo, el individuo más afectado (atacado) es, por lo general, el que reconcilia y tiende a hacerlo hacia los individuos dominantes, los cuales son, con mayor frecuencia, los apoyadores de su adversario. Además, se observó una tendencia del atacado a reconciliar con los apoyadores de su mismo sexo. Esta estrategia de reconciliación le permite restaurar las relaciones con los individuos de alto rango, lo cual es conveniente para

que en enfrentamientos posteriores pueda solicitar apoyo de éstos y evitar así la formación de coaliciones en su contra.

Finalmente se puede decir que la reconciliación, al restaurar las relaciones dañadas entre los individuos, influye de manera importante en la cohesión grupal, y es por ello que el análisis del comportamiento reconciliatorio, sobre todo en esta especie (que se caracteriza por su gran cohesión) constituye una importante aportación al estudio de las complicadas dinámicas sociales dentro de los grupos de primates no-humanos.

El estudio de la reconciliación es una importante contribución al campo de la etología cognitiva, ya que, dentro de sus complejos patrones de interacción, da prueba de la inteligencia de los primates no-humanos.

VI. BIBLIOGRAFIA

- Altmann, J. 1980. Baboon mothers and infants. Cambridge: Harvard University Press.
- Anderson, J. R. 1984. Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. En: Advances in the study of behavior. Academic Press Inc. New York. 14: 165-229.
- Aureli, F. 1992. Post-conflict behaviour among wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). Behavioral Ecology and Sociobiology. 31: 329-337.
- Aureli, F., Schino, G., Cordischi, C., Cozzolino, R., Scucchi, S., y van Schaik, C. 1990. Social Factors Affect Secondary Sex Ratio in Captive Japanese Macaques. Folia Primatológica. 55: 176-180.
- Aureli, F., Cozzolino, R., Cordischi, C. y Scucchi, S. 1992. Kin-oriented redirection among Japanese macaques: an expression of a revenge system?. Animal Behaviour. 44: 283-293.
- Barton, R. A. y Simpson, A. J. 1992. Does the number of males influence the relationship between dominance and mating success in primates?. Animal Behavior. 44: 1159-1161.
- Bercovitch, F. B. 1992a. Re-examining the relationship between rank and reproduction in male primates. Animal Behaviour. 44: 1168-1170.
- Bercovitch, F. B. 1992b. Dominance rank, reproductive success and reproductive tactics in male primates: a reply to Dumbaugh y Cowlshaw. Animal Behaviour. 44: 1174-1175.
- Berman, C. M. 1980. Mother-infant relationships among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago: a comparison with captive pairs. Animal Behaviour. 28: 860-873.
- Berman, C. M. 1992. Immature siblings and mother-infant relationships among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago. Animal Behaviour. 44: 247-259.

- Bernstein, I. S. 1980. Activity patterns in a stumptail macaque group. Folia Primatologica. 33: 20-45.
- Bernstein, I. S. y Ehardt, C. L. 1985. Agonistic aiding: Kinship, rank, age and sex influences. American Journal of Primatology. 8: 37-52.
- Bertrand, M. 1969. The behavioral repertoire of the stumptail macaque. A descriptive and comparative study. S. Karger, New York.
- Boyd, R. y Silk, J. B. 1983. A method for assigning cardinal dominance ranks. Animal Behaviour. 31: 45-58.
- Butovskaya, M. L. y Ladygina, O. N. 1989. Support and cooperation in agonistic encounters of stumptail macaques (*Macaca arctoides*). Anthropologie. 27/1 pp. 73-81.
- Clark, C. B. A 1977. Preliminary Report on Weaning among Chimpanzees of the Gombe National Park, Tanzania. En: Primate Bio-Social Development: Biological, Social and Ecological Determinants. Chevalier-Skolnikoff, S y Poirier, F. E. (eds.). Garland Publishing, Inc. New York and London. pp. 235-260.
- Colvin, J. 1983. Description of sibling and peer relationships among immature male rhesus monkeys. En: Primate social relationships: An integrated approach. Hinde, R. A. (ed.). Oxford: Blackwell.
- Cords, M. 1988. Resolution of aggressive conflicts by immature male long-tailed macaques. Animal Behaviour. 36: 1124-1135.
- Cords, M. 1992. Post-conflict reunions and reconciliation in long-tailed macaques. Animal Behaviour. 44: 57-61.
- Cowlishaw, G. y Dunbar, R. I. M. 1991. Dominance Rank and mating success in male primates. Animal Behaviour. 41: 1045-1056.
- Crook, J. H. 1970. Social Organization and Environment: Aspects of contemporary social ethology. Animal Behavior. 18: 197-209.
- Chance, M. y Mead, A. 1953. Social Behaviour and Primate Evolution. Symposia of the Society for Experimental Biology. Evolution. 7: 395-439.

- Chapais, B. 1983. Autonomous bisexual subgroups in a troop of rhesus monkeys. En: Primate social relationships: An integrated approach. Hinde, R. A. (ed.). Oxford: Blackwell.
- Cheney, D. L. 1981. Inter-group encounters among free-ranging vervet monkeys. Folia Primatológica. 35: 124-146.
- Cheney, D. L. 1983. Extra-familial alliances among vervet monkeys. En: Primate social relationships: An integrated approach. Hinde, R. (ed.). Oxford: Blackwell.
- Cheney, D. L., Seyfarth, R., Smuts, B. y Wrangham, R. 1987. The Study of Primates Societies. En: Primate Societies. Smuts, B. et al. (eds.) The University of Chicago Press. Chicago and London pp. 1-8.
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. 1982. Recognition of individuals within and between groups of free-ranging vervet monkeys. Am. Zool. 22: 519-529.
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. 1986. The recognition of social alliances among vervet monkeys. Animal Behaviour. 34: 1722-1731.
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. 1989. Redirected aggression and reconciliation among vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*. Behaviour. 110: 258-275.
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. 1991. How Monkeys see the World. Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. (eds.). University of Chicago Press. Chicago and London. 377 pp.
- Dasser, V. 1988. Mapping social concepts in monkeys. En: Maquiavellian Intelligence. Byrne, R. y Whiten, A. (eds.). Clarendon Press. Oxford. pp. 85-93.
- Datta, S. B. 1983. Patterns of agonistic interference. En: Primates social relationships: An integrated approach. Hinde, R. A. (ed.) Oxford: Blackwell.
- De Waal, F. 1982. Chimpanzee Politics. Jonathan Cape, London.

- De Waal, F. 1984. Coping with social tension: sex differences in the effect of food provision to small rhesus monkeys groups. Animal Behaviour. 32: 765-773.
- De Waal, F. 1986a. Conflict resolution in monkeys and apes. En: Primates. The road to Self-sustaining Populations. Benirschke, K. (ed.). Springer-Verlag, New York, pp. 341-350.
- De Waal, F. 1986b. Integration of dominance and social bonding in primates. Q. Rev. Biol. 61: 459-479.
- De Waal, F. 1987. Tension regulation and nonreproductive functions of sex among captive bonobos (*Pan paniscus*). National Geographic Research. 3: 318-335.
- De Waal, F. y Lutrell, L. 1986. The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys. Folia primatologica. 46: 215-234.
- De Waal, F. y Ren, R. 1988. Comparison of the reconciliatory behavior of Stumptail and Rhesus Macaques. Ethology. 78: 129-142.
- De Waal, F. y van Roosmalen, A. 1979. Reconciliation and consolation among chimpanzees. Behavior, Ecology and Sociobiology. 5, 55-66.
- De Waal, F. y Yoshihara, D. 1983. Reconciliation and re-directed affection in rhesus monkeys. Behaviour. 85: 224-241.
- Díaz, J. L. 1985. Análisis Estructural de la conducta. UNAM, México. 399 pp.
- Dunbar, R. I. M. y Cowlshaw, G. 1992. Mating success in male primates: dominance rank, sperm competition and alternative strategies. Animal Behaviour. 44: 1171-1173.
- Ehardt, C. L. y Bernstein, I.S. 1986. Matrilineal overthrows in rhesus monkeys groups. International Journal of Primatology. 7: 157-181.

- Essock-Vitale, S. y Seyfarth, R. 1987. Intelligence and Social Cognition. En: Primates Societies. Smuts, B. et al. (eds.). The University of Chicago Press. Chicago and London. pp. 452-461.
- Estrada, A. 1988. Comportamiento animal. El caso de los primates. Colección la ciencia desde México. Num. 65. Fondo de Cultura Económica, S.A. de C.V.
- Estrada, A. y Estrada, R. 1976. Birth and breeding cyclicity in an outdoor living Stumptail macaque group (*Macaca arctoides*). Primates: 17: 337-355.
- Fairbanks, L. y McGuire, M. 1985. Relationships of vervet mothers with sons and daughters from one through three years of age. Animal Behaviour. 33: 40-50.
- Fleagle, J. G. 1988. Primate Adaptation and Evolution. Academy Press Inc. London. pp. 45-66.
- Fooden, J. 1990. The bear macaque, *Macaca arctoides*: a systematic review. Journal of Human Evolution. 19: 607-686.
- Fooden, J., Gouquiang, Q., Zongren, W., y Yingxiang, W. 1985. The stumptail macaques of China. American Journal of Primatology. 8: 11-30.
- Gouzoules, H. 1975. Maternal rank and early social interactions of infant stumptail macaques, *Macaca arctoides*. Primates. 16: 405-418.
- Gouzoules, H. 1980. Biosocial determinants of behavioral variability in infant Japanese monkeys. Ph. D. diss., University of Wisconsin.
- Gouzoules, H., Gouzoules, S. y Fedigan, L. 1982. Behavioural dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). Animal Behaviour. 30: 1138-51.
- Gouzoules, S. y Gouzoules, H. 1987. Kinship. En: Primate Societies. Smuts, B. B. et al. (eds.). The University of Chicago Press. Chicago and London. pp. 299-305.

- Grewall, B. S. 1980. Social relationships between adult central males and kinship groups of Japanese monkeys at Arashiyama with some aspects of troop organization. Primates. 21: 161-180.
- Gunderson, V. M. Swartz, K. B. 1986. Effects of familiarization time on visual recognition memory in infant pigtailed macaques (*Macaca nemestrina*). Developmental Psychology. 22: 477-480.
- Hall, E. T. 1966. The hidden dimension. Doubleday-Garden City, New York.
- Harcourt, A. H. 1988. Alliances in contests and social intelligence. En: Maquiavellian Intelligence. Byrne, R. y Whiten, A. (eds.). Clarendon Press, Oxford. pp 132-152.
- Harcourt, A. H. y Stewart, K. J. 1989. Functions of alliances in contests within wild gorillas groups. Behaviour. 110: 176-190.
- Heymer, A. 1982. Diccionario Etológico. Ed. Omega. S. A. Barcelona.
- Hinde, R. A. 1977. Bases Biológicas de la Conducta Social Humana. Siglo Veintiuno (eds.). México.
- Horrocks, J. y Hunte, W. 1983. Maternal rank and offspring rank in vervet monkeys: An appraisal of the mechanisms of rank acquisition. Animal Behaviour. 31: 772-782.
- Horwich, R. H. y Manski, D. 1975. Maternal care and infant transfer in two species of Colobus monkeys. Primates. 16: 49-73.
- Humphrey, N. K. 1988. The social function of intellect. En: Maquiavellian Intelligence. Byrne, R. y Whiten, A. (eds.). Clarendon Press. Oxford. pp. 13-26.
- Jolly, A. 1988. Lemur social behaviour and primate intelligence. En: Maquiavellian Intelligence. Byrne, R. y Whiten, A. (eds.). Clarendon Press. Oxford. pp.27-33.
- Judge, P. J. 1991. Dyadic and Triadic reconciliation in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). American Journal of Primatology. 23: 225-237.

- Kurland, 1977. Kin selection in the Japanese monkeys. En: Contributions to Primatology. vol. 12. Karger, S. (ed.). Basel.
- Kummer, H. 1988. Tripartite relations in hamadryas baboons. Extract from Social Communication among Primates Altmann, A. (ed.) University of Chicago Press, Chicago (1967). En: Maquiavellian Intelligence. Clarendon Press. Oxford. pp. 113-121.
- López-Luján, A., Ramírez-Ochoa, I., Mayagoitia, L., Mondragón-Ceballos, R. y Díaz, J. L. 1988. Situación cotidiana y separación madre-infante en los macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) en cautiverio. Salud Mental. 11: 9-14.
- López-Luján, A., Ramírez-Ochoa, I., Mayagoitia, L., y Mondragón-Ceballos, R. 1989. Sex Differences in Intra-Group Spacing Behaviour in Stumptailed Macaques (*Macaca arctoides*). Folia Primatologica. 52: 102-108.
- Loy, K. M. y Loy, J. 1987. Sexual Differences in Early Social Development Among Captive Patas Monkeys. En: Comparative Behavior of African Monkeys. Zucker, E. L. (ed.). Alan R. Liss, Inc. New York. pp. 23-37.
- Mace, G. M. 1990. Birth Sex Ratio and Infant Mortality Rates in Captive Western Lowland Gorillas. Folia Primatológica. 55: 156-165.
- Manning, A. 1985. Introducción a la conducta animal. Alianza Universidad A. Editorial 3a. (ed.). 425 pp.
- Melnick, J. y Pearl, M. C. 1987. Cercopithecines in Multimale Groups: Genetic Diversity and Population Structure. En: Primates Societies. Smuts, B. B. et al. (eds.). University of Chicago Press. Chicago and London. pp. 121-146.
- Milton, K. 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. American Naturalist. 117: 496-505.
- Mondragón, R. 1989. Variaciones Diurnas del Aseo Social en Macacos Cola de Muñón (*Macaca arctoides*). Tesis de Maestría en Psicobiología. Fac. de Psicología. UNAM.

- Morse, D. H. 1980. Behavioral mechanism in ecology. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 383 pp.
- Nakamichi, M. 1989. Sex differences in social development during the first 4 years in a free-ranging group of Japanese monkeys, *Macaca fuscata*. Animal Behaviour. 38: 737-748.
- Nicolson, N. A. 1982. Weaning and the development of independence in olive baboons. Ph. D. diss. Harvard University.
- Nicolson, N. A. 1987. Infants, Mothers and other Females. En: Primates Societies. Smuts, B. B. et al. (eds.). University of Chicago. Chicago and London. pp. 330-342.
- Noe, R., van Schaik, C. P. y van Hooff, J. A. R. 1991. The market effect: an explanation for pay-off asymmetries among collaborating animals. Ethology. 87: 97-118.
- O'Brien, T. G. 1991. Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. Animal Behaviour. 41: 555-567.
- Parker, G. A. 1984. Evolutionarily stable strategies. En: Behavioral ecology. Krebs, J. R. y Davies, N. B. (eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 30-61.
- Poirier, F. E. 1977. Introduction. En: Primate Bio-social Development: Biological, Social and Ecological Determinants. Chevalier-Skolnikoff, S. y Poirier, F. (eds.). Garland Publishing, Inc. New York and London. pp. 1-39.
- Pusey, A. E. 1983. Mother-offspring relationships in chimpanzees after weaning. Animal Behaviour. 31: 363-377.
- Ramírez, O. M. y López, L. A. 1989. Distancias individuales en grupos cautivos de macacos (*Macaca arctoides*). Tesis de Licenciatura. Biología. Fac. de Ciencias. UNAM.
- Robinson, J. G. 1982. Intrasexual competition and mate choice in primates. American Journal of Primatology. Suppl. 1: 131-144.

- Roonwal, M. L. and Mohnot, S. M. 1977. Primates of South Asia. Ecology, Sociobiology and Behavior. Harvard University Press, Massachusetts. 421 pp.
- Rowell, T. E. y Olson, D. K. 1983. Alternative mechanisms of social organization in monkeys. Behaviour. 86: 31-54.
- Santillán-Doherty, A. 1988. La Cognición social de los Primates. En: IV Reunión de Investigación del Instituto Mexicano de Psiquiatría. pp. 189-197.
- Santillán-Doherty, A., Díaz, J. L. y Mondragón-Ceballos, R. 1991. Synergistic Effects of Kinship, Sex and Rank in the Behavioural Interactions of Captive Stump-Tailed Macaques. Folia Primatologica. 56: 177-189.
- Scott, J. P. 1977. Agonistic Behavior: Adaptive and Maladaptive Organization. En: Ethological Psychiatry: Psychopathology in the context of evolution biology. Michael, T et al. Grune and Stratton Inc. pp. 193-209.
- Seyfarth, R. M. y Cheney, D. L. 1984. Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. Nature. 308: 541-543.
- Seyfarth, R. M. y Cheney, D. L. 1988. Do monkeys understand their relations?. En: Maquiavellian Intelligence. Byrne, R. y Whiten, A. (eds.). Clarendon Press. Oxford. pp. 69-84.
- Silk, J. B. 1982. Altruism among female *Macaca radiata*: Explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. Behaviour. 79: 162-188.
- Silk, J. B. 1987. Social Behaviour in Evolutionary Perspective. En: Primates Societies. Smuts, B. B. et al. (eds.). University of Chicago Press. Chicago and London. pp. 318-329.
- Silk, J. B., Samuels, A. y Rodman, P. 1981. The influence of kinship, rank, and sex on affiliation and aggression between adult female and immature bonnet macaques (*Macaca radiata*). Behaviour. 78: 111-177.

- Small, M. y Blaffer-Hrdy, S. 1986. Secondary sex ratios by maternal rank, parity and age in captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*). American Journal of Primatology, 11: 359-366.
- Smuts, B. 1987. Gender, Aggression and Influence. En: Primate Societies. Smuts, B. et al. (eds.). The University of Chicago Press. Chicago and London. pp. 400-412.
- Stammach, E. y Kummer, H. 1982. Individual contributions to a dyadic interaction: an analysis of baboon grooming. Animal Behaviour. 30: 964-971.
- Thierry, B. 1985. A comparative study of aggression and response to aggression in three species of macaque. En: Primate Ontogeny, Cognition and Social Behaviour. Else, I. y P. Lee. (eds.) Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 307-313.
- Van Schaik, C. P. y de Visser, J. A. 1990. Fragile Sons or Harassed Daughters?. Folia Primatologica. 55: 10-23.
- Walters, J. 1980. Interventions and the development of dominance relationships in female baboons. Folia Primatologica. 34: 61-89.
- Walters, J. 1981. Inferring kinship from behaviour: Maternity determinations in yellow baboons. Animal Behaviour. 29: 126-136.
- Walters, J. R. 1987. Transition to Adulthood. En: Primates Societies. Smuts, B. B. et al. (eds.). University of Chicago. Chicago and London. pp. 358-369.
- Walters, J. y Seyfarth, R. 1987. Conflict and Cooperation. En: Primate Societies. Smuts, B. et al. (eds.). The University of Chicago Press. Chicago and London. pp. 306-317.
- Whiten, A. y Byrne, R. W. 1988. Tactical deception in primates. Behavioral and Brain Sciences. 11: 233-273.
- Wilson, E. O. 1980. Sociobiología. La Nueva Síntesis. Ed. Omega S. A. Barcelona. 701 pp.

Wrangham, R. 1987. Evolution of Social Structure. En: Primate Societies. Smuts, B. et al. (eds.). The University of Chicago Press. Chicago and London. pp. 282-296.

York, A. y Rowell, T. E. 1988. Reconciliation following aggression in patas monkeys, *Erythrocebus patas*. Animal Behaviour. 36: 502-509.

Zucker, E. L. 1987. Social Status and the Distribution of Social Behavior by Adult Female Patas Monkeys: A Comparative Perspective. En: Comparative Behavior of African Monkeys. Zucker, E. L. (ed.). Alan R. Liss, Inc. pp. 151-173.

APENDICE

Clasificación taxonómica de la especie *Macaca arctoides*

Orden	Primates
Suborden	Anthropoidea
Infraorden	Catarrhini
Superfamilia	Cercopithecoidea
Familia	Cercopithecidae
Subfamilia	Cercopithecinae
Género	Macaca
Especie	<i>M. arctoides</i>
Nombre común	macaco cola de muñón, macaco de cara roja, macaco oso.

Fleagle (1988).