



11281
33

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA

**INTERFERENCIAS A LAS CONDUCTAS
GENEROSAS EN MACACOS COLA DE MUÑO
(MACACA ARCTOIDES): EL DILEMA DEL
PRISIONERO Y LOS ATRIBUTOS
SOCIOBIOLÓGICOS COMPARTIDOS
ENTRE LOS ACTORES**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOMÉDICAS
P R E S E N T A:
RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

Tutores:
Dr. José Luis Díaz Gómez
Dr. Pascal Poindron Massot
Dr. Alejandro Barrios Álvarez



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 esta 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.

How much complicated life is than the attainment of a Ph. D. would lead one to believe.

Robertson Davies. *The Rebel Angels*, 1981.

Ah, bien cierta es la bíblica maldición: ni la gracia ni la creación por sí solas te hubiesen dado el conocimiento; no es gratuita la ciencia; has debido humedecerla con el sudor de tu frente.

Carlos Fuentes, *Terra Nostra*, 1975.

La naturaleza trabaja sobre su propio interés, calculando qué ventaja podrá sacar del otro.

Tomás de Kempis, *Imitación de Cristo*, 1418.

Two hunters, Ntino and Iko, were out strolling one day throughout the forest. They came across some chimpanzees who were playing in the branches of a mulamba tree. "Look at the chimpanzees," Ntino said, "look how they swing so easily through the branches. This is the happiness of the chimpanzee." "How can you know?" Iko said. "You are not a chimpanzee. How can you know if it is happy or not?" "You are not me," Ntino said. "How do you know that I do not know the happiness of the chimpanzee?"

William Boyd, *Brazzaville Beach*, 1950.

ÍNDICE

| | |
|--|-----------|
| 1. LA VIDA SOCIAL DE LOS PRIMATES | 5 |
| Los diversos niveles de análisis de la estructura social | 7 |
| La inteligencia maquiavélica de los primates y la evolución del cerebro social | 11 |
| Qué es un comportamiento complejo y cuánto los primates saben de las relaciones sociales | 15 |
| Lo "futable" como parte de la vida cotidiana de los primates | 19 |
| 2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA | 23 |
| El sistema social de los macacos cola de muñón | 23 |
| El valor de las conductas de afiliación | 24 |
| Las interferencias a las interacciones | 26 |
| Descripción de la interferencia a las interacciones de afiliación | 28 |
| Hipótesis general y objetivos | 30 |
| 3. LA EFECTIVIDAD DE LA INTERFERENCIA PARA SABOTEAR INTERACCIONES DE AFILIACIÓN | 32 |
| Métodos | 36 |
| Animales y acomodamiento | 36 |
| Comportamientos | 36 |
| Procedimiento | 39 |
| Análisis | 40 |
| Resultados | 41 |
| Conductas asociadas a la interrupción de una afiliación | 41 |
| La latencia de la interferencia como indicador de intencionalidad | 43 |
| Frecuencia y duración de las afiliaciones interferidas en relación con la conducta usada para interrumpirlas | 44 |
| Comportamientos usados para interferir a los distintos actores | 47 |
| La efectividad de la interferencia para inhibir afiliaciones subsecuentes | 48 |
| Discusión | 53 |
| 4. DIFERENCIAS SEXUALES EN LA ELECCIÓN DE LA DÍADA A INTERFERIR EN MACACOS COLA DE MUÑÓN ADULTOS Y SUBADULTOS | 57 |
| Métodos | 60 |
| Sujetos e interferencias | 60 |
| Coeficientes de parentesco | 60 |
| Índices de dominancia | 60 |
| Índices de amistad | 65 |
| Expectativas de actitud de interferencia por individuo y contexto | 70 |
| Análisis | 72 |

| | |
|--|------------|
| Resultados | 75 |
| Identidad de los actores de la afiliación y expectativa de sufrir una interferencia cuando solitarios o involucrados en una afiliación | 75 |
| Diferencias sexuales en la elección de los animales a los cuales interferir | 77 |
| Efectos del parentesco | 79 |
| Efectos de la diferencia de rangos | 81 |
| Efectos de la amistad | 83 |
| Discusión | 86 |
| | |
| 5. DIFERENCIAS SEXUALES EN LA ATENCIÓN SOCIAL Y LA VALORACIÓN DE LAS AFILIACIONES DE TERCEROS | 92 |
| Métodos | 95 |
| Resultados | 96 |
| Efectos generales del sexo y el rango social | 96 |
| Relaciones sociales y latencia de interferencia | 98 |
| Discusión | 103 |
| | |
| 6. CONCLUSIONES | 106 |
| | |
| 7. REFERENCIAS | 110 |

1. La vida social de los primates

CUARTA CONCLUSION. *Lo que no es finis, no es efecto.*
Se prueba así, en primer lugar: lo que no existe por alguna causa eficiente por sí misma,
no es efecto; lo que no existe para un fin, no existe por una causa eficiente por sí misma.
Duns Scoti, *De Primo Principio*, 1305.

La curiosidad y el asombro que despiertan las similitudes anatómicas y la vida social de prosimios, monos y simios acompañan la historia del ser humano. Su presencia se encuentra en los mitos de creación de culturas tan geográficamente alejadas como la de los pigmeos africanos, los chinos y los mayas (Braakhuis 1987). No solamente filósofos y naturalistas de la Antigüedad al Siglo de las Luces se fascinaron con estos animales, dedicándoles grandes apartados en sus libros y tratados (Urbani 1999); (Schwibbe 2001), sino también el hombre común los encuentra atractivos y hasta agradable o antipáticamente afines. Ya en el siglo V antes de Cristo, Hanno, un explorador cartaginés, relata sus encuentros con "gorilas"¹ en la costa occidental del África y consideró como humanos peculiares (Tattersall 1998). En los escritos de los misioneros jesuitas portugueses del siglo XVI, también aposentados en la costa oeste africana, se encuentran descripciones notables de los hábitos y juegos de los chimpancés que los nativos tenían como mascotas (Sept y Brooks 1994). Entre estas descripciones destacan las reseñas del uso de palos para atrapar hormigas y el empleo de piedras para partir nueces.

Debido a un mero sesgo antropocéntrico, el orden de los primates ha sido considerado por años como el preponderantemente gregario y eusocial de todo el *phylum Vertebrata* en la biología y la antropología biológica. Pues no solamente son animales que se nos parecen físicamente², sino que son los organismos filogenéticamente más cercanos al ser humano. Sin embargo, en la actualidad se sabe que los primates no son los *verdaderamente* sociales entre los mamíferos; clasificación que corresponde únicamente a las "ratas-topo desnudas" (*Heterocephalus glaber*). La sociabilidad de los primates no llega a ser tan extrema como para sacrificar la individualidad y la vida de sus miembros en

¹ Tattersall, sin embargo, considera que más posiblemente fueran chimpancés.

² De ahí el término *primate* acuñado por Linneo; cuya raíz latina *primus* hace alusión a los que vinieron primero (que el hombre)

favor de la reproducción de unos cuantos y la cooperación incondicional, tal como ocurre en los celenterados, himenópteros y termitas (Wilson 1975). Por lo tanto, de acuerdo a la clasificación de la evolución de los estadios de sociabilidad de Vehrencamp (1979), la gran mayoría de los primates se ubicarían como *subsociales intermedios*

[...] donde los miembros del grupo (todos los parientes de al menos dos generaciones) comparten y cooperan en el trabajo. Algunas o todas de las actividades subsiguientes pueden ser compartidas: alarma y defensa en contra de depredadores, construcción y mantenimiento de un refugio o nido, forrajeo comunitario, y el cuidado comunitario de las crías. Se implica que todos los adultos se aparean sin ninguna división reproductora del trabajo [Vehrencamp, 1979, p. 368].

De acuerdo con esta autora este estadio es uno de los pasos críticos a niveles superiores de sociabilidad, pues es en este nivel donde evoluciona la cooperación activa entre los miembros del grupo.

Ahora bien, aunque todas las especies de primates son sociales, no todas son gregarias. Con excepción de los lémures (Kappeler 1999b), el resto de los estrepsirinos o prosimios solamente se comportan de manera gregaria durante la estación de apareamiento y viven solitarios o en pequeños grupos familiares el resto del año (Jolly 1966a; Bearder 1987; Richard 1987). En los haplorrinos o antropoides, los orangutanes constituyen el caso extremo. El orangután es la especie menos gregaria del orden de los primates, pues la selección sexual ha sido tan intensa que los machos adultos (cuyas colosales necesidades alimenticias los obligan a forrajear aislados), se ven obligados a llevar una vida completamente solitaria, en tanto que las hembras viven en compañía de su progeñie inmadura (Rodman y Mitani 1987; van Hooff 1995). De otra manera, o bien el alimento sería insuficiente para el grupo o ellos no lograrían mantener su corpulencia y ornamentos faciales que les permiten competir intrasexualmente en la reproducción.

Con excepción de los prosimios no-lemúridos y el orangután, el resto de los primates son gregarios. Su principal característica es la vida en grupos que en general persisten por un tiempo mayor que la vida de sus miembros. Los grupos se distinguen por ser "cerrados", es decir, son renuentes a aceptar extraños (aunque a la larga terminen por incorporarlos). Los miembros se reconocen e interactúan entre ellos como individuos, a lo largo de vidas relativamente lar-

gas, de manera tal que las interacciones tempranas influyen sobre las tardías (Cords 1997). Estos grupos presentan una gran variedad de tipos de sistemas sociales que van desde las familias extendidas de los calitricidos y gibones, a las comunidades de atelinos y chimpancés (Kappeler 1999a).

La vida social de los primates no humanos puede verse como una continua sucesión de decisiones que afectan la vida del individuo a corto, mediano y largo plazo. Si la vida en grupo provee de oportunidades para establecer relaciones cooperativas duraderas, también acarrea un buen número de costos (Walters y Seyfarth 1987a). Por un lado, el bienestar del individuo, la sucesión de su genoma y la suerte de sus familiares genera un conflicto de intereses con aquellos otros que tienen necesidades semejantes de alimento, reproducción, espacio y cobijo. Por otro, la vida solitaria implica la dispersión de los géneros, la pérdida de la seguridad del grupo y con ello la cooperación en la defensa del territorio y las crías, así como la facilidad de establecer consorcios sexuales. Semejante a una gota de agua, sometida simultáneamente a fuerzas dispersoras tendientes a romper la estructura en moléculas individuales y fuerzas cohesivas que conservan su forma, la vida al interior de un grupo de primates, como lo mencionó (Crook 1970), es un delicado balance entre el conflicto y la cooperación, regido por dos modalidades fundamentales de interacción social: la agónica y la hedónica (Chance 1988). La primera de estas que da lugar a la autoritaria organización social jerárquica y al comportamiento conservador; la segunda favorece a las conductas igualitarias y el comportamiento innovador.

Los diversos niveles de análisis de la estructura social

Un grupo no es un mero agregado de sujetos, sino que se caracteriza por estar constituido por un número finito de miembros quienes interaccionan entre sí con mucho más frecuencia que con individuos ajenos al grupo. En virtud de su pertenencia al grupo, sus miembros son capaces de formar relaciones cognoscitivo-emocionales o cogno-afectivas a partir de sus interacciones; vivir regidos por ciertas normas privativas que definen al grupo y especificar implícita o explícitamente su membresía. Dicha definición, aunque apropiada tal vez para la sociología o la psicología social, no es, sin embargo, del todo satisfactoria para la ecología y la biología evolutiva.

Un grupo es una compleja red de canales de información de la cual emerge una estructura característica. En primates y otros mamíferos sociales esta estructura parece estar determinada principalmente por el sistema de apareamiento típico de la especie (Wrangham 1987a; Quiatt y Reynolds 1993). Debido a esto, las diferencias cualitativas en la estructura social de unos grupos y otros pueden sustentarse en diferencias en la distribución de edades, proporción de machos y hembras, adecuación inclusiva promedio, personalidades y hábitat ocupado.

Los elementos que conforman la estructura social son los vínculos que mantienen entre sí los miembros del grupo. Por lo tanto, en rigor, el análisis de la estructura social debe comenzar por el reconocimiento individual de los miembros del grupo. Para ciertas especies en vida libre esto no es fácil y por ello algunos autores usan a las diferentes categorías de sexo-edad (infantes machos, hembras adultas, etc.) como unidades de análisis.

Hinde (1976, 1987) y Díaz (1985c) reconocen cinco niveles sucesivos de complejidad en el análisis de los fenómenos sociales. El nivel más básico es el comportamiento de los individuos; esto es, la caracterización diferencial (generalmente estadística) de la frecuencia y duración de las conductas propias de la especie por parte de cada miembro del grupo. De esta manera es posible categorizar a los diferentes individuos simplemente en agresivos, sumisos, aseadores, comelones, juguetones, etc., sin ahondar en particularidades como a quién agreden o ante quién se someten. El siguiente nivel de complejidad son las *interacciones* que se dan entre los miembros del grupo; es decir, las conductas particulares que intercambian entre sí diferentes pares de animales. En este nivel la identidad de los actores adquiere mayor relevancia, pues un individuo puede interactuar agresivamente con otro, en tanto que comportarse sumiso hacia un tercero. Las *relaciones* —el tercer nivel de análisis— son las interacciones particulares que intercambian entre sí individuos particulares por periodos prolongados. De los animales que constantemente se pelean puede decirse que mantienen una relación agonista, en tanto que sujetos que se asean regularmente unos a otros llevan una relación de afiliación o amistosa. El cuarto nivel de complejidad lo constituyen los patrones de interacciones triádicas y de orden sucesivo. En este nivel —cuyo análisis es particularmente complejo— se constituyen las redes de información, la aparición de subgrupos dentro del

grupo, como las matrilineas o las coaliciones agonistas multimacho y emerge lo que podría denominarse la "personalidad" propia del grupo. Finalmente, el quinto nivel de complejidad es la dinámica del grupo a lo largo de su existencia, es decir, su historia. En este nivel se estudian las interacciones inter-grupales, la aparición y mantenimiento de las tradiciones locales (p.ej., hábitos alimenticios propios del grupo), la génesis y dispersión de nuevas conductas debido a la experiencia y el aprendizaje (p. ej., el uso de artefactos para optimizar el forrajeo); así como la constitución de las instituciones que regulan la vida social. En pocas palabras, el quinto nivel de complejidad constituye propiamente el estudio de la cultura.

Desde la aparición del texto clásico, *The social lives of monkeys and apes* de Solly Zuckermann (1932), la sincronía y la diacronía de las interacciones entre los individuos en grupos de primates ha sido uno de los principales temas de estudio de la primatología. Los numerosos estudios realizados en grupos y poblaciones de primates no humanos silvestres han llevado a la conclusión que existe una estrecha relación entre los sistemas de apareamiento y la estructura y función de las relaciones sociales (Wrangham 1980, 1987a; Smuts 1987b; Strier 1999; Kappeler 1999a,b). El *sistema de apareamiento* se refiere al modo como los individuos obtienen compañeros sexuales, el número de compañeros sexuales por individuo, las características del vínculo que une a los compañeros sexuales y las pautas de cuidados materno y paterno (Davies 1993). Cuando menos en el caso de los vertebrados, el tipo de sistema de apareamiento surge a partir del comportamiento de individuos en competencia para maximizar su éxito reproductivo conjuntamente con la maximización de su esfuerzo somático (supervivencia). Así, dependiendo de la disponibilidad de recursos necesarios para la supervivencia del individuo y sus crías, de la presión de depredación, la tasa sexual operativa y los patrones de deserción de uno u otro sexo, dos grandes factores influyen en la emergencia de los sistemas de apareamiento: la dispersión y el cuidado parental. La *dispersión* se refiere a la distribución diferencial de los animales, pero particularmente de las hembras, en el espacio y el tiempo. El *cuidado parental* se define como la inversión de machos y hembras, en tiempo y calidad de cuidados a las crías. Con base en estos dos factores, los sistemas de apareamiento en la gran mayoría de los animales comprenden desde la poliandria, donde una hembra se apareara simultáneamen-

te con varios machos, hasta la poliginia, donde un macho se apareia exclusivamente con varias hembras, pasando por la monogamia, el *lek*³ y la poliginia-poliandria (Davies 1993). El orden de los primates presenta todos los tipos de sistemas de apareamiento conocidos (Wrangham 1987b; Pusey y Packer 1987b), con excepción del *lek*, y una sola especie de este orden, el *Homo sapiens*, es capaz de abarcarlos todos (Foley y Lee 1989).

La manera en como se clasifican *grasso modo* los grupos de primates depende principalmente de la dispersión de las hembras y en menor medida de los machos. En ciertos primates, como el Aye-aye, el lémur enano (Kappeler 1999b), el gálago y el lorís (Lee 1999) y el orangután (van Hooff 1995), los machos y las hembras viven dispersos y solitarios casi todo el año. Cuando los primates son completamente gregarios, habitualmente un sexo abandona el grupo, en tanto que el otro reside más o menos permanentemente en él; lo cual se conoce como *filopatría natal* (Pusey y Packer 1987b). Si las hembras junto con hijas, sobrinas, nietas, etc., son las que forman el núcleo del grupo y los machos lo abandonan al llegar a subadultos o adultos, el tipo de organización se conoce como matrifocal o matrilineal. Dicho tipo de organización es característica de varios lémures (Kappeler 1999b) y de la mayoría de los monos del Viejo Mundo (Wrangham 1980, 1987a; Pusey y Packer 1987b; Smuts 1997b; Kappeler 1999a). Por otro lado, si los machos y sus hermanos o hijos forman el núcleo del grupo y las hembras lo abandonan, forman una organización patrifocal o patrilineal. Los chimpancés (Nishida y Hiraiwa-Hasegawa 1987) y la gran mayoría de los monos del Nuevo Mundo (Strier 1999) viven en este tipo de organización. Finalmente, hay también especies donde ambos sexos abandonan los grupos al llegar a la edad reproductora, tales como los gorilas (Kelly y Harcourt 1987), monos aulladores y babuinos *hamadrya* (Pusey y Packer 1987b).

Las relaciones sociales al interior de un grupo de primates se estructuran en concordancia con el tipo de sistema de apareamiento y, por ende, con el sexo de los individuos. Así, en organizaciones patrifocales, como la de los chimpancés (Nishida y Hiraiwa-Hasegawa 1987) o el mono araña de manos negras (Symington 1980; López-Luján y col. 1989) los machos se distinguen por ser

³ El *lek* es una forma de sistema de apareamiento en donde un número de machos defienden cada uno un territorio pequeño, carente de recursos, poniendo los machos todo su esfuerzo en hacer alarde de sí mismos por medio de exhibiciones visuales, acústicas u olfatorias.

más cooperativos que las hembras, pasar mayor tiempo juntos y viajar en bandadas. Las hembras, por el contrario, cooperan poco, a excepción de con sus parientes, se mantienen distanciadas y viajan solitarias o en compañía de sus infantes o hijas juveniles y adultas, transfiriéndose de un grupo a otro dentro de su comunidad (Symington 1980; Nishida y col. 1990). En el caso de los chimpancés las madres favorecen las afiliaciones con los hijos sobre las hijas (Nishida y col. 1990). En las sociedades matrilocales —que son las mejores conocidas del Orden Primate—, como las de macacos, los babuinos de sabana y algunos colobinos, las hembras son más cooperativas entre ellas que los machos, preferentemente afilian con la hijas, se mantienen cercanas, forman alianzas para defenderse de los machos o de otras matrilineas (Wrangham 1980) y rara vez abandonan temporal o permanentemente el grupo natal, o lo hacen sólo en situaciones muy especiales (como la amenaza de que un nuevo macho dominante mate a sus infantes (Blaffer-Hrdy 1977)).

La Inteligencia maquiavélica de los primates y la evolución del cerebro social

Desde 1953, se ha sugerido repetidamente que la compleja vida social que llevan los primates ha sido la presión selectiva para que estos desarrollaran una "gran" inteligencia, asociada a una extensa neocorteza cerebral (Chance y Mead 1953; Jolly 1966b; Humphrey 1976; Whiten y Byrne 1988b; Dunbar 1993, 1998). Sin embargo, pese a lo reiterativo de la propuesta, esta teoría no arraigó sino hasta finales de los años ochenta, con la publicación de dos libros, *Primate Societies*, editado por Barbara Smuts, Dorothy Cheney, Robert Seyfarth, Richard Wrangham y Thomas Struhsaker (1987), y *Machiavellian Intelligence*, editado por Andrew Whiten y Richard Byrne (1988). El primer libro reúne la primera recopilación extensa de lo que se conocía hasta entonces sobre las sociedades de primates, incluyendo desde biodiversidad, demografía y socioecología, hasta etología cognoscitiva. El segundo libro muestra toda la evidencia acumulada sobre la complejidad de la subsistencia al interior de los grupos de primates, enfatizando que las capacidades cognoscitivas superiores evolucionaron como adaptaciones para lidiar con las demandas de la vida social.

La hipótesis de la inteligencia maquiavélica no debe confundirse con el "maquiavelismo" de la psicología social. Dicho maquiavelismo es un rasgo de la

personalidad definido como una "estrategia de comportamiento social que implica manipular a otros en beneficio propio, frecuentemente en contra del interés del otro", que se contraponen a las actitudes altruistas o cooperativas (Wilson y col. 1996). A decir de Byrne y Whiten (1997), la inteligencia maquiavélica se refiere a las estrategias sociales complejas por las cuales un individuo busca maximizar su éxito reproductivo directo (adecuación genética) o indirecto (adecuación inclusiva), recurriendo para ello al uso convenenciero de comportamientos agonistas o cooperativos, según lo demande la situación. Pese a que desde 1967 Kummer (1967) había descrito la manifestación de comportamientos complejos en babuinos, y para 1988 había un buen catálogo de ellos (de Waal 1976, 1982b, 1984, 1985, 1987b; de Waal y van Roosmalen 1979; Nöe y col. 1980; Seyfarth y col. 1980; Cheney y Seyfarth 1982, 1984, 1986, 1999), los trabajos ciertamente no proveían medida alguna del éxito reproductivo conferido por estas conductas. El éxito reproductivo es algo muy difícil de medir en un orden caracterizado por su longevidad, pocas crías (en la gran mayoría de las especies una por parto), e intervalos entre partos relativamente largos. Además, donde un número grande de generaciones coinciden en el tiempo y viven en sociedades estructuradas. A la fecha son pocos los grupos de investigación que han podido documentar el éxito reproductivo en los grupos de primates que estudian (Goodall 1986b; Altmann y col. 1995b; Heyman y Soini 1999); y lo consiguieron sólo con un gran número de años consecutivos de trabajar con ellos. Silk (1987a) advierte esta dificultad, proponiendo, alternativamente, que si un comportamiento particular —por ejemplo el aseo social— se concentra entre parientes cercanos, es adecuado suponer que la selección de parentesco ha sido la principal presión de selección para esta conducta. De esta manera, a falta de datos sobre la relación entre comportamiento y éxito reproductivo, dicha correspondencia puede inferirse a partir de la distribución diferencial de un comportamiento particular entre los miembros del grupo. Esto, a su vez, permite atribuir a los diferentes mecanismos de selección (natural, de parentesco, sexual, etc.) el origen evolutivo de la conducta.

Si la hipótesis de que la expansión de la neocorteza y las capacidades cognoscitivas de los primates se debían a lo complejo de su vida social no cristalizó sino hasta el comienzo de la década de los noventa, pese a parecer hoy tan verosímil, fue debido en primer lugar a la preponderancia de la teoría con-

ductista iniciada por Watson y Skinner, y que solamente daba cabida a explicaciones mecanicistas del comportamiento. Por otro lado, la hipótesis preponderante, pese a no ser excluyente, era que la inteligencia de los primates se debía primordialmente a la presión selectiva de maximizar el forrajeo en hábitats complejos (Milton 1981; Menzel 1997). Esta hipótesis descansa en los hallazgos de los ecólogos conductuales en el sentido de que el aprendizaje y la memoria eran requisitos indispensables para forrajear óptimamente (Kamil 1983; Stephens y Krebs 1986). Finalmente, tras varias décadas de investigaciones relativamente independientes, a finales de los años ochenta se da la conjunción formal entre las principales disciplinas que conforman la médula de las ciencias cognoscitivas: psicología, computación, lingüística, neurofisiología y filosofía (1989). Es en las ciencias cognoscitivas donde encajan una buena cantidad de hallazgos de la ecología conductual y, en particular, de la primatología (Preuss 1993).

La hipótesis del cerebro social tiene sus orígenes en el trabajo de Chance y Mead (1953), quienes fueron los primeros en aventurar que la expansión de la neocorteza cerebral en primates se debía a la competencia intrasexual por conseguir pareja. A partir de entonces, toda hipótesis relacionada con la inteligencia social o no social de los primates se sustentó en el gran tamaño de sus cerebros. La hipótesis cobra fuerza a partir de los trabajos de Dunbar y colaboradores (1993, 1995, 1997, 1998; Aiello y Dunbar 1993; Joffe y Dunbar 1997; Barton y Dunbar 1997), quienes la concibieron como una hipótesis complementaria (no alternativa) a la de la inteligencia maquiavélica. La conjetura inicial de Dunbar tenía un inconveniente, él y sus colaboradores iniciales fundamentaron sus análisis en el tamaño total de la neocorteza (corregida con relación al tamaño total del cerebro) cuando en las neurociencias era para entonces bien conocido que a diversas partes de la neocorteza se le asocian diferentes funciones cognoscitivas y psicomotrices (Williams y Warwick 1975). Posteriormente los análisis filogenéticos relacionados con la evolución del comportamiento social, incluidos los del mismo Dunbar (Joffe & Dunbar 1997), han sido más cuidadosos en diferenciar las estructuras nerviosas y sus conexiones. Ya en 1987 Armstrong y col. (1987) habían reportado que los cerebros de los primates antropoides diferían en cuanto al número de neuronas que constituyen los núcleos talámicos anteriores; donde los animales cuyo sistema de apareamiento

to es de un solo macho adulto residente (p.ej., *Callithrix jacchus*, *Saguinus tamarin* o *Aotus trivirgatus*) tienen mayor densidad neuronal que aquellos cuyo sistema es multi-macho (p.ej., *Lagothrix lagothrix*, *Ateles* sp., *Macaca mulatta*, *Papio anubis*, *Gorilla gorilla* o *Pan troglodytes*). No obstante, los autores no aventuraron ninguna explicación funcional con respecto a estas diferencias, limitándose a señalar el paralelismo entre la morfología de los núcleos talámicos anteriores de los sistemas uni-macho y de harem con la del ser humano. Preuss (1993) muestra que la corteza temporal de los primates muestra un mayor número de conexiones con la corteza prefrontal que en otros mamíferos, lo cual sugiere una habilidad acrecentada para retener la información que se procesa (memoria de trabajo) y manipular la información visual sobre objetos y conespecíficos. Keverne y colaboradores (1996) han mostrado que en grupos de primates que naturalmente albergan más de 10 individuos en sistemas poliándricos-poliginicos, el tamaño de la neocorteza y el cuerpo estriado son mayores que en primates que viven en grupos menores o en sistemas que contienen una sola hembra adulta (p.ej., *Callimico goeldi* o *Hylobates lar*). Este crecimiento es a expensas del tamaño del hipotálamo y el septum, al parecer guiado durante el desarrollo embrionario por los genes maternos, que inhiben a los genes paternos (Moore y Haig 1991). Keverne y colaboradores atribuyen a la necesidad de mantener o incrementar la extensión de la matrilinea durante varias generaciones la presión de selección que favorece el aumento de dichas estructuras. Sawaguchi (1997), a su vez, encuentra que el tamaño relativo de la neocorteza es más grande en especies donde el dimorfismo sexual y la tasa sexual socrionómica (número de hembras adultas/número de machos adultos que constituyen el grupo) son mayores. Sawaguchi, al igual que Chance y Mead (1953), atribuye a la competencia intrasexual por aparearse la evolución hacia mayores tamaños relativos de la neocorteza. Además de confirmar que el tamaño de la neocorteza incrementa a la par que el tamaño del grupo social en otros ordenes de mamíferos sociales terrestres, Barton y Dunbar (1997), también reportan que los tamaños relativos de la amígdala y la neocorteza aumentan conforme el tamaño del grupo social es mayor en primates. En particular hallan una fuerte correlación positiva entre las conexiones del grupo cortico-lateral de los núcleos amigdalinos con la neocorteza y el tamaño del grupo social. Estas correlaciones sugieren la importancia de la modulación emocional

en el manejo de la vida social. Barton (1999) ha reportado diferencias en áreas del cerebro con relación a la dieta: los primates frugívoros de vida diurna tienen una corteza visual primaria mayor que los primates folívoros, en tanto que en las especies nocturnas los frugívoros tienen bulbos olfatorios y cortezas piriformes relativamente grandes. Asimismo, Barton encontró que el número de neuronas en las láminas parvocelulares del núcleo geniculado lateral aumenta en primera instancia conforme el tamaño del grupo social es mayor y sólo marginalmente en función del porcentaje de fruta incluido naturalmente en la dieta. Dado que el sistema parvocelular interviene en una vasta gama de procesos visuales de la neocorteza, en particular aquellos que involucran la percepción de detalles finos, Barton asocia su variabilidad con la capacidad de reconocimiento facial, así como con la percepción de la dirección de la mirada y la expresión facial de otros, pistas visuales que son fundamentales para la coordinación de la conducta social (Tomasello y col. 1998; Call y col. 1999b; Hare y col. 2000).

En resumen, los cada vez más minuciosos análisis de las relaciones entre los sistemas de apareamiento u otras características sociobiológicas de los primates y la alometría de sus cerebros apoyan fuertemente la idea de que ha sido la creciente complejidad filogenética en la vida social del orden lo que propició el desarrollo de cerebros de gran tamaño relativo y la aparición de nuevas o mayores estructuras neurales. A su vez, estos hallazgos correlacionan bien con la hipótesis de la inteligencia maquiavélica, en el sentido de que los cerebros de gran tamaño (particularmente las neocortezas) son necesarios para el procesamiento de información compleja, pasada y presente, que requiere de una salida conductual igualmente compleja.

Qué es un comportamiento complejo y cuánto los primates saben de las relaciones sociales

La evidencia neuroanatómica es poderosa: los primates y otros mamíferos sociales (p.ej., los carnívoros) han desarrollado tamaños relativos de neocorteza mucho mayores que los mamíferos no sociales (p.ej., insectívoros). Más allá de la neocorteza, se ha propuesto que la evolución del cerebro en mamíferos ha sido en mosaico, es decir algunas estructuras cerebrales evolucionaron a diferentes tiempos, otras coevolucionaron posiblemente en respuesta a las

mismas presiones selectivas y la evolución de las estructuras cerebrales se hace a expensas de reducir el tamaño de otras ya presentes (Barton y Harvey 2000). No obstante, aparte de los hallazgos neuroanatómicos, para sustentar ambas hipótesis, la de la inteligencia maquiavélica y la del cerebro social, es ineludible contar también con evidencias neurofisiológicas y etológicas.

En primer lugar es necesario definir una conducta compleja. Kummer (1967), inicialmente, asumió que los comportamientos complejos eran aquellos que involucraban a más de dos animales actuando simultáneamente. Actualmente se sabe que un comportamiento complejo puede incluir un par de animales o más de dos procediendo simultánea o secuencialmente. Ejemplos de esto son la *reconciliación* y el *consuelo* (de Waal y van Roosmalen 1979) o el *apoyo* (de Waal 1987a; Walters y Seyfarth 1987b). En la *reconciliación*, tras un encuentro agresivo, alguno de los contendientes emite un acto de afiliación al otro. En el *consuelo*, tras un encuentro agresivo, un tercer animal que no participó en la pelea, emite un acto de afiliación a uno de los contendientes. El *apoyo* se observa cuando dos animales se enzarzan en una pelea y un tercer animal se une a la contienda respaldando a uno de los contendientes en contra del otro. El apoyo se basa a su vez en las alianzas, las cuales se forman a partir de interacciones de afiliación frecuentes. Aún así descritos, hay involucrado algo más aparte de lo meramente observado en una interacción compleja. Por ejemplo, Cords (1988a, 1992b) mostró experimentalmente que si no ocurre la reconciliación en macacos de cola larga, el animal de mayor rango no tolera la cercanía del subordinado durante el acceso a un recurso vital (agua) y, además, el subordinado evita acercarse al dominante cuando este bebe, prefiriendo incluso perder su oportunidad de beber. Entre babuinos hembra (*Papio cynocephalus ursinus*), el animal que reconcilia anuncia su intención conciliatoria emitiendo un gruñido al acercarse al oponente, previo a la interacción de afiliación (Cheney y col. 1995b). En macacos cola de muñón la reconciliación está fuertemente sesgada por el parentesco (Pérez-Ruiz y Mondragón-Ceballos 1994b), pero también por la amistad (Call y col. 1999a). En cuanto a las alianzas, los chimpancés machos de alto rango las establecen con machos de bajo rango como una estrategia para conservar su dominancia, siendo el beneficio para el aliado que a su vez él asciende en la jerarquía social (de Waal 1982b). En contraste, los macacos de bonete macho (*Macaca radiata*) participan acti-

vamente en coaliciones contra terceros, siendo estos apoyo enteramente oportunistas, ya que los animales de bajo rango ayudan a animales de alto rango en contra de otros machos de bajo rango. Estos apoyos no mejoran el rango del macho que apoya, pero sirven para ser apoyados por los animales de rango alto en conflictos futuros, pues los machos que no apoyan tienen pocas esperanzas de ser apoyados subsecuentemente (Silk 1993). Más aún, los macacos de bonete reclutan aliados entre machos que sean de mayor rango que ellos y sus oponentes, maximizando así las posibilidades de salir victoriosos en el conflicto y mostrando que al reclutar un partidario lo hacen con conocimiento de las relaciones de dominancia-subordinación que mantienen entre sí el oponente con el partidario, el partidario con el reclutador y el reclutador con el oponente (Silk 1999).

La forma como los monos reconocen las relaciones de otros a partir de escuchar vocalizaciones es no menos compleja. Tras varios años de investigación Dorothy Cheney y Robert Seyfarth han mostrado que dos especies, los monos verdes (*Cercopithecus aethiops*) y los babuinos de sabana (*P. c. ursinus*) son capaces de entender las relaciones que vinculan a terceros a partir de escuchar vocalizaciones reproducidas desde sitios ocultos en la maleza de sus hábitats naturales. Los experimentos de Cheney y Seyfarth han mostrado que las monas son capaces de reconocer vocalizaciones reproducidas en audio de sus parientes y de sus no parientes, pero, más sorpresivamente aún: las monas que escucharon junto con las primeras la vocalización, son igualmente capaces de reconocer el parentesco guardado entre la primera mona y el emisor de la vocalización (Cheney y Seyfarth 1980). Una mona que ha sido previamente aseada por otra atiende y acude con presteza al sitio del cual proviene un grito angustioso emitido por la emisora del aseo, en cambio no presta atención al mismo tipo de grito si es emitido por una hembra con la cual no tuvo una interacción de afiliación previa (Seyfarth y Cheney 1984). De igual manera, cuando a dos monas que están sentadas próximas se les hizo escuchar vocalizaciones de un conflicto aparente entre dos parientes suyos, aparte de atender hacia la fuente de sonidos y voltearse a ver una a la otra, su comportamiento posterior hacia los parientes de la otra se tornó más agresivo y menos amistoso (Cheney y Seyfarth 1999). De manera similar, los monos rhesus pueden reco-

nocer a los miembros de su tropa y categorizar a los vocalizadores de acuerdo a su pertenencia a las diversas matrilineas del grupo (Rendall y col. 1996).

Los trabajos mencionados arriba son algunos ejemplos, de la evidencia actual de que los primates conocen sus propias relaciones sociales, así como las de terceros y hacen uso de ese conocimiento para orientar su comportamiento social. Para poder adquirir y hacer uso de dicho conocimiento se requieren de capacidades cognitivas que incluyen a las siguientes:

1. La memoria, cuando menos a corto y mediano plazo, de las interacciones que ocurren entre los animales de su propio grupo, incluyendo las suyas, e incluso aquellas que observan en tropas o comunidades vecinas;
2. la capacidad de clasificar las diversas relaciones cuando menos como asociaciones de distinto grado e índole entre pares de individuos aprendidas por medio de la frecuencia y forma de interacción entre distintos animales, lo cual no requiere de conceptos abstractos semejantes a los usados por los observadores para su estudio (dominante-subordinado, amigo-enemigo, pariente-no pariente), sino simplemente la facultad de correlacionar "intuitivamente" uno o más eventos;
3. la capacidad de inferir relaciones transitivas del tipo $a > b > c$, aunque no lo hagan por medio de representaciones abstractas como la aquí puesta;
4. reconocer que el intercambio de actos de cierto tipo (p.ej., A pone cara de amenaza a B, B hace una presentación pudenda a A) son socialmente distintos del intercambio de otros tipos de actos (p.ej., A hace una presentación pudenda a B, B ase a A);
5. colegir que al intercambio de una cierta categoría de actos o conductas con otro individuo o entre terceros, se asocia la posible ocurrencia de un intercambio de actos que incluyan a un tercero (A ase a B, B arremete contra C y A de inmediato muerde a C) o a sí mismo en semejante situación;
6. enfrentado ante tal escenario, el animal debe tomar una decisión y actuar conforme a disparar o prevenir (según sea el caso de un devenir favorable o desfavorable) la ocurrencia de la serie final de actos.

Aparte de la evidencia conductual, la neurobiología también ha contribuido de manera importante en confirmar que los primates cumplen con la mayoría de los supuestos arriba mencionados. En la sección subsiguiente se describen algunas evidencias neurobiológicas de importancia para la comprensión de la evolución de la neocorteza.

Lo "futable" como parte de la vida cotidiana de los primates

Ciertamente, el valor adaptativo y de ajuste social de las conductas complejas de los primates, tales como la reconciliación o la formación de alianzas, se reconoce en las expectativas futuras que a partir de realizar dichas acciones obtiene el individuo. Esto es bien conocido en la reconciliación, donde se ha mostrado que de no llevarse a cabo, no se da fin a la tensión existente entre los contendientes y alguno de ellos, generalmente el animal subordinado en el caso de los monos (pero no de los simios), paga las consecuencias perdiendo oportunidades de acceso a recursos vitales, tales como el agua (Cords 1992a). Esto en sí mismo es un menoscabo a su esfuerzo somático y, aunque no se han estudiado los efectos de la ausencia de reconciliación a mayor tiempo, no sería de extrañar que su éxito reproductivo también se viera mermado.

Ahora bien, no obstante lo importante que es la reconciliación, en la realidad un gran número de conflictos no terminan en un acto afectivo entre los contrincentes (de Waal y Ren 1988b; Pérez-Ruiz y Mondragón-Ceballos 1994). Situación que también se observa en la formación de alianzas, donde no todos los aseos sociales culminan en un apoyo durante un conflicto (Silk 1993) y las lealtades cambian rápidamente en relación a las permutas en rango social de uno o ambos aliados (Silk 1999). Todo lo cual sugiere que en las decisiones para llevar a cabo cualesquiera de los comportamientos antes mencionados, el animal evalúa como mayormente importante los efectos futuros de la conducta que las acciones pasadas. Sin que esto implique que los recuerdos, o la memoria y el aprendizaje, no jueguen un papel importante en las decisiones. En este sentido, de acuerdo con la hipótesis de la inteligencia maquiavélica, el animal va a obrar "según le convenga", usando el conocimiento previo y "generando" una expectativa futura, para echar mano de alguna de las diversas tácticas o estrategias de las cuales dispone para conseguir sus fines.

La idea de que los primates actúen "pensando" a futuro es posiblemente una de presiones de selección a las cuales se deba el incremento de la neocorteza. Los estudios de neuroanatomía comparativa, sistemas de apareamiento y comportamiento social apenas comienzan a interesarse por la estructura fina del cerebro (Keverne y col. 1996; Barton 1999; Barton y Harvey 2000), por lo cual sus suposiciones sobre los procesos cognoscitivos superiores, tales como predicción y toma de decisiones, en primates no humanos son aún tentativas. No obstante, las neurociencias cognoscitivas proveen datos interesantes al respecto, pese a que los neurobiólogos no hagan mayor énfasis sobre la historia natural de las especies con las trabajan.

El trabajo de Brothers y Ring (1992), mostrando que neuronas distintas del sistema de núcleos tálamicos difusos responden exclusivamente a la percepción visual de diferentes expresiones faciales de congéneres en los macacos cola de muñón, explícitamente a gestos emocionales, fue uno de los primeros en sugerir que la representación mental está íntimamente ligada a la vida social y su evolución. El tálamo obtiene información "de primera mano" de los sistemas sensoriales y propioceptivos, así como de las diferentes estructuras de la neocorteza; información misma que comunica al cíngulo (sistema límbico), donde adquiere un significado emocional primario, y después es transferida a la corteza prefrontal, donde la emoción primaria adquiere las cualidades de una emoción secundaria (Damasio 1994). Por emociones primarias Damasio (1994) define aquellas tales como el miedo, el enojo, la tristeza, el disgusto y la sorpresa, cuya característica principal es la de ser innatas y universales (cuando menos para la especie humana); en tanto que las emociones secundarias son esencialmente sociales, correspondiendo a la asociación aprendida entre una situación específica con una emoción o conjunto de emociones (estas pueden ser incluso contradictorias), la cual se traduce por un lado en una serie de cambios corporales autónomos y no conscientes (secreción de hormonas, cambios en la presión sanguínea, etc.), mientras que por otro lado, en ruta paralela al *estado corporal emocional*, pero también retroalimentados por este, ocurren una serie de cambios cognoscitivos y perceptuales que conducen a la expresión conductual adecuada. Brothers (1995) reseña la intensa "apatía" social, la incapacidad para seguir las reglas de dominancia y la indiferencia sexual producidas por las lesiones en la corteza prefrontal de monos y chim-

pancés, aludiendo a una deficiencia en la "cognición social". Interesantemente, las lesiones en la inmediata corteza frontal no producen ninguno de estos cambios. Más recientemente Hasegawa y colaboradores (2000) han publicado que la corteza prefrontal del mono rhesus fija el tono conductual para ejecuciones futuras. En particular estos autores reportan que la actividad neuronal registrada no está ligada al presente, o sea al momento de la ejecución de la prueba, sino que mientras que unas neuronas llevan un registro de las tareas pasadas, otras parecen estar anticipando las tareas futuras no inmediatas a las cuales están condicionados los animales.

Finalmente, tal como ha señalado Platt (2002), la evidencia etológica ha mostrado que las decisiones juegan un papel sumamente importante en la vida social de los primates, lo cual, en su versión neurobiológica más sencilla, implica la participación de las cortezas sensoriales (p. ej., la corteza occipital), las áreas de asociación de las cortezas prefrontal y parietal, las estructuras motoras corticales y subcorticales, los ganglios basales, la corteza orbitofrontal y la corteza del cíngulo. A partir de la percepción y codificación del estímulo, el animal debe evaluar la evidencia y las perspectivas de la acción observada (áreas de asociación prefrontal y parietal), reaccionar con una respuesta conductual categórica (estructuras motoras corticales y subcorticales), evaluar los resultados de su acción (ganglios basales y cortezas orbitofrontales y del cíngulo), asignar un valor (generalmente emocional) prospectivo a la acción elegida y contrastarlos (la acción y su valor prospectivo asociados) con nuevas perspectivas de acción de los animales-estímulo (nuevamente cortezas prefrontal y parietal). Desde una perspectiva cognoscitiva todo esto implica, antes de llevar a cabo la conducta o el acto motor, la participación conjunta de la memoria y el aprendizaje, la emoción secundaria coligada al escenario social percibido, la emoción o emociones primarias que sustentan la emoción secundaria, la visión (en sentido figurado) de al menos dos "escenarios sociales futuros": las consecuencias de actuar o no actuar, y la respuesta activa a los nuevos estímulos mediada por lo que Shallice (Pérez-Rincón 1994) denominó el "sistema atencional de supervisión".

Lo anterior sugiere que muchas de las funciones neocorticales de los primates han sido diseñadas para enfrentar el futuro social con la finalidad de ocultar (o adivinar) intenciones, prevenir (o llevar a cabo) el engaño táctico y predecir

(o llevar a cabo) una variación sucedida impredecible de las estrategias sociales (Miller 1997). No obstante, existe una diferencia sustancial entre "el escenario futuro" y el futuro real: el primero es una acción puramente mental y su correlación con la realidad depende contingentemente de la repetición del evento observado. En filosofía, a este conocimiento anticipado los estoicos y epicúreos griegos lo llamaron *prolepsis*, Cicerón lo denomina *anticipatio* y en la actualidad se conoce como lo *futurable*, en el sentido de que no es el verdadero futuro, sino lo susceptible de devenir (Pérez-Rincón 1994). El "futuro" como un acontecimiento verosímil no existe, sino se genera momento a momento a partir de la interacción de una infinidad de eventos deterministas, probabilísticos y aleatorios, donde su predicción reside en la aportación diferencial de estos tres tipos de eventos (de los cuales los observadores también son partícipes⁴) a la sucesión de acontecimientos. De ahí que, ante la imposibilidad real de predecir el futuro, los procesos de selección hayan diseñado neocortezas que trabajan sobre lo *futurable*. Es decir la "representación" de posibles escenarios sociales con distintas repercusiones a corto plazo sobre la vida social del individuo. Estas, a su vez, pueden estar ligadas a la supervivencia y éxito reproductivo del animal, aunque muy improbablemente el sujeto advierta dicho vínculo, ya que ni siquiera en humanos hay evidencia de una conciencia de que su comportamiento social obedece a estrategias reproductivas (Bossong 2001). No obstante, es en el patrón de decisiones (evaluadas en la salida conductual) donde puede valorarse la causalidad última que subyace a la elección de los escenarios *futurables*, de manera similar a como Silk (1987b) ha propuesto estudiar los diversos tipos de selección que dieron origen al comportamiento social.

⁴ Por observador no me refiero aquí en particular a los investigadores de cualquier disciplina, sino a todo ser vivo cuya participación, activa o inactiva, consciente o inconsciente, introduce un elemento entrópico en el devenir del sistema que habita.

2. Planteamiento del problema

El sistema social de los macacos cola de muñón

Los macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*), al igual que la gran mayoría de las especies del género *Macaca* son asiáticos (Roonwal y Mohnot 1977), la única excepción es el mono de la Berbería (*M. sylvanus*), que radica en los Montes Atlas del norte de África. El macaco cola de muñón habita principalmente en sur de China, noreste de la India, Burma, Tailandia, Laos y Vietnam, encontrándose poblaciones desde el nivel del mar hasta los 2400 m de altitud (Roonwal y Mohnot 1977; Fooden 1990). Estos macacos viven en grupos que contienen múltiples machos y hembras adultos, además de los juveniles e infantes, llegando a albergar hasta 100 miembros (Fooden 1990). Aunque se conoce poco de esta especie en su habitat natural, al parecer los machos abandonan el grupo al alcanzar la madurez sexual, en tanto que las hembras permanecen como residentes más o menos permanentes, organizadas en matrilineas (Roonwal y Mohnot 1977; Fooden 1990). Es una especie con un gran dimorfismo sexual (Harvey y col. 1987; Fooden 1990), lo cual es sugerente de una competencia activa entre machos y elección de parejas sexuales por parte de la hembra (Andersson 1994). No obstante, son reproductores lentos (Estrada y Estrada 1976, 1981) y no forman consorcios sexuales como otras especies de primates (Smuts 1987c). Jamás se ha reportado un caso de infanticidio en esta especie; al contrario, los machos son tolerantes y protectores con los infantes (Hendy-Neely y Rhine 1977), lo cual hace suponer que a diferencia de otras especies de macacos, el cola de muñón ha optado por una estrategia reproductiva K más que r (Fooden 1990).

Los macacos cola de muñón mantienen estructuras sociales lineales (Díaz 1985c; Santillán-Doherty y col. 1991), no muestran marcadas diferencias entre sexos en cuanto a conductas agonistas (Estrada 1978; Smuts 1987b; Santillán-Doherty y col. 1991), o cooperativas (Estrada 1978; López-Vergara y col. 1989; Santillán-Doherty y col. 1991; Mayagoitia y col. 1993a). Se les considera una especie altamente sociable (de Waal y Ren 1988b; Butovskaya 1993; Call y col. 1999a), aunque para una opinión discrepante véase Maestripiéri 1996). En cau-

tiverio el macho dominante es quien copula con mayor frecuencia, aunque los subordinados logran copular tan frecuentemente como el alfa cuando las hembras no se hallan en fase periovulatoria (Murray y col. 1985). Asimismo, datos moleculares de nuestro laboratorio (no publicados) muestran que el macho dominante no es el padre de todos los infantes nacidos durante su periodo como alfa, lo cual sugiere tácticas reproductoras alternativas por parte de los machos subordinados, fuera de la competencia agonista (Dunbar 1984; Cowlinshaw y Dunbar 1991; Smuts 1985a,c, 1997b; Smuts y Nicolson 1989; Smuts y Smuts 1993;).

El valor de las conductas de afiliación

A partir de la aceptación del modelo de Hamilton (1964) acerca de las bases genéticas del comportamiento social según las relaciones de parentesco, pronto surgió un problema si se deseaba continuar considerando al individuo como el sujeto de la evolución y desechar al grupo. El problema se reducía a interpretar desde la nueva perspectiva de la teoría evolutiva, cómo dos individuos no emparentados entre sí podían intercambiar actos altruistas y al mismo tiempo maximizar su adecuación genética. Esto no era un problema trivial, ya que se conocían desde los inicios de la etología situaciones en que un animal ayudaba a otro, sin que los uniera un estrecho parentesco. El mejor ejemplo de esto lo constituía el aseo de un animal a otro y estaba mejor documentado en los primates que en cualquier otro taxón (Sade 1965). El beneficio de ser aseado por otro era evidente: Struhsaker (1967) había observado que aquellos monos verdes silvestres, que vivían solitarios, incluso por un periodo corto (~24 h), tenían un mayor número de ectoparásitos que los que vivían en grupo intercambiando aseo constantemente. De esto se sigue que el despioje mutuo favorecía la salud, apariencia y supervivencia, de los individuos. En 1971, Trivers dio la primera solución al problema: para que la adecuación genética de dos individuos incrementara por medio de actos cooperativos debía, en principio, haber reciprocidad. Es decir, un individuo podría invertir en el bienestar de otro si, a su vez, el beneficiado correspondía con un acto de la misma naturaleza, si bien no necesariamente del mismo tipo. A esto Trivers (1971) lo llamó *altruismo recíproco* y las condiciones socioecológicas para que tal altruismo evolucionara debían incluir: 1) la capacidad de reconocimiento individual (que los organismos reco-

nocieran y recordaran a otros de su misma especie más allá de sus parientes cercanos); 2) una alta probabilidad de que los organismos se volvieran a encontrar en un lapso corto de tiempo; 3) haber la suficiente "confianza" entre el beneficiario y el beneficiado para "saber" que este último devolvería en un futuro la inversión, es decir que no hubiera engaño. Trivers mismo advirtió que el aseo social de los primates era un modelo ideal para estudiar el altruismo recíproco. A lo largo de los años se fue descubriendo que las funciones sociales del aseo social se sobreponían a su función higiénica original, sirviendo, entre otras cosas, para apaciguar la tensión, mantener la cohesión del grupo, desarrollar y mantener vínculos sociales, formar consorcios sociales, "amistades" y alianzas y reparar las relaciones maltrechas tras una agresión (Dunbar 1991b; Cords 1997). Igualmente, se fue reconociendo que el aseo social no era privativo de los primates, encontrándose también en otros mamíferos, tales como las ratas (Lehman y Adams 1977), los vampiros (Wilkinson 1987), los gatos domésticos (Kerby y Macdonald 1988) o los borregos (Rowell y Rowell 1993).

A la par que se descubrían las funciones sociales del aseo, se fueron identificando otras conductas que calificaban también como de afiliación en primates, tales como estar dos o más individuos largo rato cercanos o en contacto cuerpo a cuerpo; dar señales de alarma ante la presencia de depredadores o de un grupo rival; poner en contacto una boca con otra ("beso"); mostrar los cuartos traseros entre animales del mismo sexo, fuera de un contexto sexual y sin suceder a una agresión; y algunas conductas cooperativas en el resultado de otras previas, como las alianzas (Walters y Seyfarth 1987a).

Aparte del modelo de altruismo recíproco de Trivers, surgió otro modelo para explicar la evolución de los comportamientos cooperativos, el de los "mercados biológicos" de Noë y Hammerstein (1995), en el cual los individuos intercambian "comodidades" para beneficio mutuo. Los autores definen a la "comodidad" como "un beneficio que miembros de una clase de *comerciantes* pueden ofrecer a otra clase de *comerciantes*". Una clase de comerciantes son todos aquellos comerciantes que ofrecen el mismo tipo de comodidad. Asimismo, los miembros de una misma clase de comerciantes pueden ser de diferente edad, sexo e incluso especie. De ahí que la *selección de mercado* sea: "la selección de caracteres que maximizan la adecuación [...], tales como la habilidad para competir con miembros de la misma clase [de comerciantes], la habilidad para

atraer marchantes, la habilidad para muestrear [comodidades] eficientemente entre marchantes alternativos" (Noë y Hammerstein 1995). La idea de la selección de mercado se aplica a caracteres tales como los "obsequios nupciales", ayudar a los jóvenes con los que no se guarda parentesco o la producción de néctar. En suma, la teoría de la selección de mercado comprende los mecanismos evolutivos por medio de la cooperación y el mutualismo.

En primates hay evidencias de que los individuos pueden intercambiar actos de afiliación por apoyo durante encuentros agonistas (Cheney y Seyfarth 1990a) de acuerdo a la hipótesis del altruismo recíproco. No obstante, Barrett y colaboradores (1999) han propuesto recientemente que las hembras de los babuinos chacma (*Papio cynocephalus ursinus*) intercambian aseo social como una comodidad, cuando las condiciones ecológicas les impiden cambiarlo por algo más.

Las interferencias a las interacciones

Como se mencionó anteriormente, las afiliaciones tienen una variedad de funciones prosociales que permiten a los individuos contender con la intensa competencia que supone vivir en grupo. Aparte de los efectos a corto plazo o inmediatos, como son reducir la tensión o reestablecer la relación amistosa tras un conflicto, las repetidas interacciones de afiliación conducen a la formación de coaliciones, alianzas y relaciones amistosas. Todos estos son vínculos poderosos que comprometen a la reciprocidad, pero simultáneamente incrementan las capacidades para lidiar con la vida social. Hemos visto como a la larga, entre otras cosas, las alianzas facilitan el acceso a los recursos, se traducen en apoyo durante los conflictos y en protección contra los depredadores o los compañeros dañinos. En el caso de las amistades entre machos y hembras, estas pueden facilitar la formación de un consorcio reproductivo (Smuts 1985a, 1987c, 1997b; Hemelrijk y col. 1999), en tanto que las amistades entre machos resultan en alianzas duraderas (Díaz 1985c; Silk 1994; de Waal 1996; de Waal y Lanting 1997; Smuts 1997b). Finalmente, a partir de la observación de las interacciones de afiliación, el resto de los miembros del grupo aprenden a reconocer los nexos entre terceros, tales como parentescos, amistades, etc.

Dada la importancia estratégica de las afiliaciones resulta lógico suponer que los primates no humanos hayan desarrollado alguna estrategia conductual para prevenir su formación, o cuando menos intentaran intervenir en las afiliaciones en curso. Tal comportamiento proveería a los animales con una estrategia concurrente que incrementaría sus capacidades de manipulación social, a saber, la habilidad de interferir los intentos de afiliación de terceros. Curiosamente, tales acciones no parecen haber despertado un interés particular entre los primatólogos conductuales. Una de las primeras menciones se encuentra en Fedigan (1992), en su descripción de la "suplantación" (término acuñado por Rowell 1966), comportamiento observado cuando "un miembro del grupo se acerca a otro que está aseando, copulando o simplemente sentado y el animal aproximado se apresura a alejarse antes de que ocurra algún intercambio manifiesto de señales." Díaz (1985a, p. 235) describe anecdóticamente cómo en un grupo cautivo de macacos cola de muñón, dos matriarcas eran constantemente interrumpidas por sus respectivas crías cuando se aseaban una a la otra. Huffman (1987) hizo el primer trabajo específicamente dirigido a estudiar el papel de las intervenciones a las interacciones de afiliación en los macacos japoneses. Los aseos sociales entre hembras y machos son constante y violentamente interrumpidos por los machos consortes, posiblemente como un mecanismo para controlar y mantener su acceso sexual a la hembra y evitar posibles "cornúpetas". La competencia por asear a ciertos miembros del grupo, reconocida cuando un animal se aproxima a dos sujetos que están aseándose y suplanta a alguno de ellos para proceder a acicalar o ser acicalado por el que queda ha sido observada en monas verdes en vida libre (Cheney y Seyfarth 1990a), en macacos cola de muñón en cautiverio esperando ser alimentados (Mayagoitia y col. 1993b), en hembras bonobo en cautiverio (Franz 1999) y entre chimpancés machos (Watts 2000). Gore (1994) ha descrito en hembras de monos rhesus y babuinos hamadrya una conducta que llama "interposición", la cual es la separación física de dos animales por un tercero que se planta entre ellas. A excepción de Huffman y Franz, el resto de los autores apenas si menciona para qué o cómo suceden las interferencias a las afiliaciones, proporcionando descripciones de las condiciones en que aparecieron y en algunos casos la frecuencia de casos observados.

Para ilustrar la manera en que las hembras del mono verde son capaces de reconocer la transitividad de las relaciones de dominio Cheney y Seyfarth (1990b) se apoyan en la competencia por asear. En lugar de aportar una explicación funcional a tal comportamiento, enfatizando sobre las capacidades cognitivas de los monos verdes. Huffman (1987) es el único que da una interpretación funcional a las intervenciones de los macacos japoneses macho en las afiliaciones de sus hembras consorte, aludiendo a la competencia intra-sexual y a la incertidumbre de la paternidad. Finalmente, Franz (1999) hace la descripción más minuciosa, destacando que son las hembras bonobo dominantes las responsables del mayor número de "desplazamientos en el aseo social" (como ella llama a esta acción), en un afán competitivo por asear hembras de rango intermedio. La autora argumenta que dicho hallazgo fue contrario a lo esperado, es decir, que la competencia entre hembras de bajo rango por afiliarse con compañeras de rango superior indujera dichos desplazamientos, en lugar de ser las de alto rango.

Puede apreciarse que la literatura relativa a la interferencia de las afiliaciones es escasa y en su mayoría meramente descriptiva.

Descripción de la interferencia a las interacciones de afiliación

Dado que ninguno de los autores antes mencionados, a excepción de Gore (1994), provee una descripción detallada del acto de interrumpir afiliaciones, refiriéndose a éstas con términos vagos tales como "el animal subordinado se retira ante la presencia del dominante", usé la siguiente definición para reconocerla y registrarla durante el desarrollo de la presente tesis. La interferencia a una interacción de afiliación se reconoce cuando un animal se acerca a una pareja involucrada en algún tipo de conducta de afiliación o amistosa, y su simple presencia o el despliegue de alguna conducta particular resulta en la interrupción de la afiliación en curso por más de 15 segundos y en el alejamiento de uno de los actores más allá de 2 metros del otro.

Desde una perspectiva meramente descriptiva, la acción de interferir las interacciones de afiliación de terceros no parece conferir ventaja o desventaja adaptativa alguna a quien lo hace. La interferencia a las afiliaciones no provoca represalias activas, como mordidas, persecuciones o jalones, que mengüen la integridad física de quien interfiere; cuando mucho se observan algunos gestos

de amenaza a los infantes si el comportamiento de estos resulta fastidioso para los actores de la afiliación (p. ej., al aterrizar sobre el cuerpo de alguno de ellos). Asimismo, en teoría, interferir las interacciones de afiliación no implica romper la relación entre la pareja de actores; tan sólo interrumpe la conducta en curso, pudiendo ésta reanudarse posteriormente en cualquier momento.

A diferencia de los comportamientos de afiliación como el aseo social, donde un animal invierte en el bienestar de otro, o de las coaliciones, donde un individuo arriesga su integridad física al salir en apoyo de un tercero, la interferencia no parece tener mayor costo que el esfuerzo que implica, ni mayor beneficio que la de frustrar transitoriamente un acto de afiliación. Por esto, el acto de interferir dichas interacciones podría describirse como una acción casual, carente de funcionalidad. Casual en tanto que la probabilidad con que se interfieren las interacciones de individuos particulares parece ser una mera función de la frecuencia y la duración de sus interacciones, sin guardar relación alguna con atributos particulares de los actores como lo son sexo, edad, parentesco o rango social. De esta manera, las parejas o díadas que interactúan frecuentemente o cuyos comportamientos de afiliación se prolongan demasiado tienen una mayor posibilidad de ser interferidos, sin que en ello influyan sus identidades.

Sin embargo, lo que se conoce a la fecha sobre la interferencia de las afiliaciones apunta a que se trata de un comportamiento generalizado en una diversidad de especies, no todas cercanamente emparentadas de primates del Viejo Mundo (como por ejemplo el mono verde y el chimpancé). Esta conducta parece estar relacionada directamente con lo futurable de la interacción, ya que, en todos los trabajos en que ha sido descrita, los animales se comportan como si el esfuerzo de interferir una afiliación estuviera dirigido a minimizar, cuando no anular, algún perjuicio (o costo) venidero de dicha interacción. Esencialmente la interferencia tiende a perjudicar la formación de posibles alianzas, consorcios sexuales, reconciliaciones, etc., entre los actores a los que se interrumpe. Si bien el acto de interferir no necesariamente inhabilita las interacciones de afiliación a corto y mediano plazo, sí obliga a los actores a reanudar una y otra vez la interacción, lo cual implica desatender otras relaciones y actividades vitales de sustento. En otras palabras, dado lo restringido que es en primates el presupuesto de tiempo cotidiano dedicado a la socialización (Dunbar 1988), la interferencia vendría a representar una pérdida de tiempo valioso. Por otro lado,

el animal que interfiere puede tener motivos para estorbar las afiliaciones, tales como conservar una alianza ventajosa, impedir que su madre invierta demasiado en una hermana, etc.

Hipótesis general y objetivos

Para ampliar el sustento de las posibilidades mencionados, la hipótesis general de la tesis supone que la interferencia de las afiliaciones es una manifestación de lo que Chance (1967) denominó como la "estructura de atención del grupo como un todo". Es decir, la propiedad que emerge³ a partir del incesante monitoreo que hacen los miembros de un grupo del comportamiento social de los otros; en donde cada sujeto lleva un registro mnémico de su historia individual y de la del grupo, e infiere las consecuencias que (cuando menos) para sí mismo (si no es que también para sus familiares) podrán acarrear las diversas interacciones que constantemente se suscitan entre sus compañeros. En este sentido, la interferencia a las interacciones de afiliación vendría siendo uno de los indicadores más precisos de la estructura de atención, pues, desde la perspectiva del sujeto, implica decidir la interrupción puntual de un evento ubicuo y a la vez único. Ubicuo en razón de que las afiliaciones, particularmente en los macacos cola de muñón, ocurren simultáneamente dentro del grupo (Davis y col. 1968; de Waal y Ren 1988a; Butovskaya 1993; Mayagoitia y col. 1993b; Pérez-Ruiz y Mondragón-Ceballos 1994a; Call y col. 1999a). Único por acontecer entre diferentes pares (o tríos, cuartetos, etc.) de animales; donde las afiliaciones entre cada combinación particular de sujetos posee una consecuencia potencial a futuro diferente, lo cual fuerza (hipotéticamente) al animal a tomar la mejor decisión "racional" o maquiavélica posible. Esto último recordando que lo futurible corresponde a aquello que pudo o podrá ser, sin necesariamente llegar a ocurrir, pero que confiere a cada interacción particular una relevancia histórica irrepetible. Como Dunbar (1988) ha señalado, esto conduce a apartarnos de la concepción de los animales como máquinas genéticamente programadas a conducirse de tal o cual manera, y optar por una visión más cognoscitiva se-

³ Estoy usando el término *emergente* en su sentido epistemológico, o sea, de una propiedad o estructura que aparece como una nueva propiedad de un sistema, sin que su origen esté causalmente determinado por la unión aritmética de los componentes del sistema al cual está ligada.

gún la cual los animales se comportan como evaluadores racionales de diversas estrategias.

El término "racional", tomado de la Teoría de Juegos (Frank 1998), alude a que los jugadores van a optar por la estrategia que les confiere la mayor ganancia posible, sin que esto implique que los jugadores "conocen" o están "conscientes" de la eficacia de su jugada. No obstante, sí permite haber aprendido que la jugada adoptada es la más efectiva socialmente, es decir en un alcance próximo. Asimismo, "estrategia" no debe entenderse en su sentido de dirigir un asunto, sino también en un sentido evolutivo; es decir, como el conjunto de reglas (conscientes o no) que en cada momento aseguran una decisión que incrementa la adecuación genética o inclusiva del individuo.

De acuerdo con estas consideraciones los tres objetivos principales de la tesis son los siguientes: En primer lugar, mostrar que la interferencia de las afiliaciones no es un evento aleatorio, sino un acto 1) deliberado, en cuanto a que la interferencia ocurre por iniciativa del animal que interrumpe la afiliación; 2) selectivo en cuanto que no todas las díadas son interferidas por igual y de la misma manera, sino con relación a los vínculos que unen a los tres animales: el que interfiere y los que afilian; y 3) cuyas consecuencias inmediatas son entorpecer el esfuerzo de los actores, ya sea obligándolos a reanudar repetidamente la interacción de afiliación o forzándolos a mantenerse separados por algún rato. En segundo lugar, dado el sistema matrifocal de los macacos cola de muñón, mostrar diferencias sexuales en las interferencias dado que las expectativas sociales y reproductivas de machos y hembras son diferentes. Es decir, machos y hembras debieran orientar diferentemente sus interferencias en función de las relaciones de parentesco, las relaciones de dominancia-subordinación y los lazos de amistad que mantenían con los actores de la afiliación, esperándose que las hembras dieran mayor importancia a las relaciones de parentesco y los machos a las relaciones de dominancia. En tercer lugar y concordantemente con el patrón de interferencias, machos y hembras debieran mostrar diferencias en la presteza con la que interfirieran afiliaciones entre díadas diferentes: las hembras interfiriendo con mayor rapidez afiliaciones que involucraran parientes, en tanto que los machos actuaran con mayor celeridad cuando los actores les estuvieran subordinados.

3. La efectividad de la interferencia para sabotear interacciones de afiliación

Con excepción de los trabajos de Huffman (1987) y Franz (1999), el resto de los autores se ha limitado a reseñar los efectos inmediatos de la interferencia, esto es, interrumpir una afiliación en curso, sin ahondar en sus consecuencias próximas o últimas. No obstante, tal como lo han mostrado los estudios sobre las coaliciones y alianzas, las amistades y las conductas posteriores al conflicto la utilidad de un comportamiento social en animales se aprecia mejor en sus secuelas a corto y mediano plazo. Por lo tanto, antes de evaluar los efectos de variables sociales que intervienen en la ocurrencia de las interferencias, tales como el sexo, la edad o el rango social, la primera parte de la tesis está dirigida a mostrar que la acción de interferir interacciones sociales constituye un sistema conductual a la vez propositivo y funcional.

Un *sistema conductual* es aquel que incluye un conjunto de pautas conductuales relacionadas funcional y causalmente tanto en referencia a la información que transmiten, la motivación que satisfacen y los efectos sobre la adecuación de los participantes, como en los sistemas estructurales (p. ej., neurales, endocrinos o sociales) responsables de su expresión (Hinde 1982); (Allen y Bekoff 1997). Ejemplos de sistemas conductuales son la "alimentación" o el comportamiento "reproductivo". En una vasta diversidad de especies animales se conocen bien las diferentes pautas de conducta que comprenden estos sistemas, la motivación que satisfacen, los efectos próximos y últimos y los sistemas anatómicos, fisiológicos e incluso moleculares relacionados con su expresión. El carácter *propositivo* de un comportamiento o sistema conductual se refiere a que la acción obedece a la iniciativa del animal que la ejecuta con alguna finalidad específica. Este neologismo (tanto en inglés como en castellano) se ha adoptado en lugar de palabras como *intención* o *motivo*, que sugieren una decisión consciente, precisamente para optar por un término que describa el objetivo de la conducta, sin implicar deliberaciones mentales difíciles de probar. La breve revisión acerca del comportamiento de afiliación desarrollado en la Introducción proporciona un ejemplo de un sistema conductual propositivo. En cuanto al término *funcional*, en la biología contemporánea este se utiliza comúnmente para referirse a *cómo* y *para qué* fue seleccionado el carácter de

interés (Dennett 1995; Dawkins 1995); sin embargo, aquí se utiliza para mostrar la eficiencia de la interferencia como posible acto de sabotaje.

La actividad estudiada en el presente trabajo incluye, por un lado, una diversidad de actos de afiliación de los cuales echan mano los animales para interactuar, así como otro tanto de conductas con las que un tercero puede intervenir. Los objetivos particulares de esta sección fueron los siguientes: en primer lugar reconocer las instancias donde la presencia de un tercer animal interrumpía una afiliación en curso, junto con la acción empleada en la interrupción. Para este efecto fueron seleccionados *a priori* siete comportamientos de afiliación característicos de los macacos cola de muñón (véase Métodos), mientras que la identificación de las conductas asociadas a la interferencia se hizo posteriormente. La elección previa de siete conductas de afiliación se hizo para limitar el estudio a aquellos comportamientos cuya finalidad es inequívocamente de afiliación, dejando de lado actos en los cuales no existe esta certeza (una explicación detallada al respecto se da en la sección de Métodos). Por otro lado, a pesar de que en la literatura han sido descritos algunos comportamientos asociados a la interferencia, tales como la competencia por asear o la interposición (véase Introducción), en esta tesis las acciones usadas para tal efecto fueron descritas *a posteriori*, pues cabía la posibilidad de que otros actos también estuvieran involucrados en la interrupción de las interacciones. De esta manera, de acuerdo con Grafen (1991) se buscaba definir al *conjunto de estrategias* usadas para interrumpir una afiliación en curso.

A continuación, buscar evidencia de que la interrupción de la afiliación obedecía a la presencia —activa o no— de un tercer animal. Esto se hizo comparando las duraciones de las afiliaciones que llegaban a término naturalmente (cuando alguno de los actores cesaba de afiliarse) con aquellas consideradas como interferidas. En particular se esperaba que la duración de las afiliaciones consideradas como interferidas fuera menor que la de aquellas que finalizaban espontáneamente. Así, no solamente se corroboraba la idea de que la interferencia era una iniciativa del tercer animal, sino también que la duración de la afiliación interferida era una *latencia*. A saber, "la cantidad de tiempo transcurrida entre la presentación de un estímulo y el inicio de una respuesta" (Fagen y Young 1978). En este caso, el estímulo era la interacción afiliativa y la respuesta la interferencia.

En tercer lugar, mostrar que todos los comportamientos considerados de afiliación en el estudio eran susceptibles de ser interrumpidos por un tercero. Ya que naturalmente ciertas conductas de afiliación ocurren con mayor frecuencia que otras, se esperaba que la proporción de interferencias estuviera correlacionada con la frecuencia relativa de cada tipo particular de afiliación. De esta forma, una correlación positiva mostraría que la probabilidad de una interferencia simplemente está ligada a la frecuencia natural con la que ocurren las diferentes clases de afiliaciones; indicando que es la mera afiliación, no el tipo de acto afiliativo, lo que motiva a la interrupción por parte de un tercero. Por el contrario, una correlación negativa —donde las interacciones poco comunes fueran proporcionalmente más interferidas que las recurrentes— sugeriría una categorización de las afiliaciones por parte de los macacos. Una ausencia de correlación debida a que todas las modalidades de interacción fueran interferidas en la misma proporción sugeriría a la identidad de los actores como el factor decisivo para facilitar la interrupción. Por otro lado, si la falta de correlación fuera debida a que ciertas afiliaciones fueran interferidas y otras no, podría interpretarse como un error en la clasificación, por parte del observador, de las diversas interacciones estudiadas en un mismo rubro de "afiliaciones".

Averiguar si el tipo de afiliación inflúa en el comportamiento utilizado para interferirla y la presteza con que era interferida. Con esto se intentaba corroborar las hipótesis nulas de que tanto la conducta usada para interrumpir la afiliación y la celeridad con que se llevaba a cabo eran independientes del tipo de afiliación. La hipótesis alternativa sería una asociación entre clase de afiliación interferida y el comportamiento o la prontitud usados para conseguirlo. De ser así, se reforzaría la idea de que los macacos asignan diferente valor a las distintas afiliaciones y actúan de acuerdo a lo que ven.

Asimismo, ya que también era posible que fuera el actor al que se quería ahuyentar quien determinara el tipo de conducta para llevarlo a cabo, se esperaba que los comportamientos involucrados en la interferencia fueran distintos cuando se interrumpía al emisor, al receptor o a ambos animales. Esto favorecería la hipótesis de que son las identidades de los actores las que influyen no sólo en la decisión de interrumpir, pero también a quién ahuyentar y cómo. Los análisis de las identidades de los actores con relación a la frecuencia y prontitud de la interferencia se muestran en los siguientes capítulos de la tesis. En

este apartado únicamente se hace referencia a quién fue ahuyentado (el emisor, el receptor o ambos) y de qué manera.

Como hemos visto, los efectos a corto y largo plazo de las afiliaciones sobre las coaliciones, alianzas y amistades confirman el papel funcional de dichos comportamientos. Queda por demostrar si la interferencia tenía algún efecto aparte de separar, quizás momentáneamente, a los actores, para asignarle un papel utilitario dentro de la dinámica social de los macacos cola de muñón. La hipótesis general supone que la interferencia tiene la finalidad de sabotear los esfuerzos de terceros por afiliarse, lo cual supone interrumpir la formación de una alianza o una amistad, o bien malograr una relación ya establecida. Como se verá en la sección de Métodos, por la manera en que fueron colectados los datos no había modo de responder categóricamente la anterior suposición. Sin embargo, para abordar cuando menos parcialmente la hipótesis se planteó que si la hipótesis general es correcta, tras la ocurrencia de una interferencia, la probabilidad de que los animales interrumpidos volvieran a afiliarse durante el mismo periodo de observación debería ser baja o nula. Esto indicaría que la interferencia tenía un efecto inhibitorio a corto plazo en la motivación a proseguir afiliando. De otra manera, si la interferencia únicamente era una perturbación fugaz, pudiéndose reanudar la afiliación tan pronto se alejaba el animal que intervenía, el acto de interferir carecería de la utilidad propuesta. Para cumplir con la finalidad de sabotear, el animal que interfiere debería repetir el comportamiento una y otra vez en un periodo relativamente corto, hasta conseguir una separación temporal, posiblemente más breve que el tiempo que le llevó conseguirla. Todo lo cual implica un mayor costo que beneficio (en términos de tiempo y energía) para quien obstruye. Para reafirmar lo anterior se buscó comprobar que la frecuencia de reinicio de afiliaciones fuera mayor si estas terminaban espontáneamente, a cuando fueran interferidas. Por otro lado, en caso de reincidir en una afiliación tras una interferencia, la ocurrencia de una segunda interferencia por parte del mismo animal interruptor debería ser mayor que la posibilidad de terminar espontáneamente la nueva interacción. Finalmente, ante una ineficacia de la primera intervención, también se esperaba que la segunda interferencia fuera de un carácter más enérgico o violento que la previa.

Métodos

Animales y acomodamiento

Los animales de estudio fueron 29 macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*), dispuestos en tres grupos independientes, ubicados en el Departamento de Etología del Instituto Nacional de Psiquiatría. Cada grupo estaba compuesto por individuos de todas las categorías sexo-edad (Tabla 1). El historial más detallado de estos monos se encuentra en los trabajos de Estrada y Estrada (1976, 1981) y Díaz (1985a).

Los macacos están acomodados en amplias jaulas exteriores de forma trapecoidal, cada una con las siguientes dimensiones: 6 x 6.2 (lado mayor) x 1.7 (lado menor) x 6 (altura) m. Dos plataformas sólidas (6.2 x 1 m) se encuentran adosadas a la pared que forma el lado mayor del trapecio, a 1.5 y 3 m de altura respectivamente. El acceso a estos lugares se consigue gracias a un conjunto de tubos metálicos que forman un enrejado y una escalera al frente de la mitad derecha (para el observador) de las plataformas. Estos tubos van del piso al techo. En las jaulas también hay dos pequeños salientes (1 x 0.75 m), colocadas en las paredes laterales, 6 m arriba del piso, a las cuales se llega por medio de un par de escaleras de marínero. Por último, desde el techo, a mitad de la jaula, cuelga un columpio (5 m de largo) de cadenas.

Aparte del periodo de limpieza de las jaulas y del momento en que se les suministraba el alimento los monos rara vez eran molestados con intrusiones humanas. Las jaulas se lavaban diariamente entre las 7:00 y las 10:00 h. A las 13:00 h se proporcionaba el alimento. La dieta consistía de frutas y verduras de la estación, alimento procesado para perro y tortillas de maíz. El acceso a agua fresca y limpia era constante.

Comportamientos

El evento a registrar fue aquel donde un sujeto intervenía o parecía intervenir en una interacción de afiliación llevada a cabo entre terceros, interrumpiéndola por más de 10 segundos o por la partida y separación de uno o ambos actores. Se consideró como afiliación una interacción entre dos monos en la cual se presentarán cualquiera de los siguientes comportamientos:

Tabla 1. Composiciones de los grupos de macacos cola de muñón estudiados.

| Animal | Sexo | Fecha de Nacimiento | Edad al comienzo del estudio | Hijos ^a |
|---------------------|--------|------------------------------|------------------------------|---|
| Grupo 1 | | | | |
| Hipólita | Hembra | Octubre de 1973 ^b | 15.3 | |
| GreteI | Hembra | Octubre de 1974 | 14.3 | Francisco |
| Tilania | Hembra | Marzo de 1975 | 13.9 | Cuca y Esdras |
| Tomás | Macho | Julio 1975 | 13.6 | |
| Pepe | Macho | Febrero 1 de 1979 | 9.0 | |
| Vico | Macho | Septiembre 13 de 1982 | 6.4 | |
| Francisco | Macho | Diciembre 4 de 1986 | 2.2 | |
| Cuca | Hembra | Septiembre 25 de 1987 | 1.4 | |
| Esdras | Macho | Mayo 23 de 1990 | 0.0 | |
| Grupo 2 | | | | |
| Carlos | Macho | ca. Junio de 1965 | 23.7 | |
| Lupe | Hembra | Diciembre de 1973 | 15.8 | |
| Catrina | Hembra | Mayo de 1973 | 15.2 | Tato, Samuel, Jana, Aura y Aleph |
| DJ | Macho | Septiembre 1 de 1974 | 14.4 | |
| Damián | Macho | Octubre 7 de 1976 | 12.3 | |
| Tato | Macho | Agosto 14 de 1984 | 4.5 | |
| Samuel | Macho | Abril 23 de 1986 | 2.9 | |
| Jana | Hembra | Julio 2 de 1987 | 1.6 | |
| Aura | Hembra | Febrero 27 de 1989 | 0.9 | |
| Aleph | Macho | Mayo 3 de 1990 | 0.0 | |
| Grupo 3 | | | | |
| Canela ^c | Hembra | ca. Junio de 1967 | 21.7 | DJ, Damian, Pepe, Mariana, Vico, Lila, Nuria y Poncho |
| Orestes | Macho | Abril de 1973 | 15.9 | |
| Bias | Macho | Junio de 1973 | 15.7 | |
| Hansel | Macho | Octubre de 1974 | 14.3 | |
| Mariana | Hembra | Octubre 10 de 1980 | 8.3 | Isabel y Darwin |
| Lila | Hembra | Agosto 1 de 1984 | 4.5 | |
| Isabel | Hembra | Junio 14 de 1985 | 3.7 | |
| Nuria | Hembra | Julio 18 de 1986 | 2.4 | |
| Poncho | Macho | Septiembre 25 de 1987 | 1.4 | |
| Darwin | Macho | Diciembre 4 de 1987 | 1.2 | |

^a Solamente se muestran los descendientes por línea materna, que son los seguros.

^b Los animales de los cuales sólo se da su mes de nacimiento son los fundadores de la colonia y se desconoce el día exacto del parto.

^c Este animal murió a comienzos de febrero de 1990.

Aseo Social. Separar el pelo de otro animal, recoger partículas con la mano, la boca o la lengua; incluye aseo de genitales y región perineal.

Contacto. Dos o más sujetos se hallan a menos de un metro de distancia o bien juntos, de manera tal que los cuerpos de unos se tocaban con los de otros. La condición para registrar un evento como Contacto era que durara cuando menos 10 segundos. La categoría de Contacto incluyó Acurrucarse (contacto corporal ventro-ventral, dorso-ventral o latero-ventral, donde el animal

acurrucado se encucullilla al abrigo del vientre del segundo animal) y Abrazar (rodear con los brazos cualquier parte del torso o cabeza de a otro animal).

Rondar. Un animal se acerca a otro y por espacio de cuando menos 5 segundos da vueltas a su alrededor sin emitir ningún otra conducta.

Toque. Colocar los dedos, la mano o el pie (palmas o dorsos) sobre el receptor, sin presionar, por espacio de cuando menos 5 segundos.

Presentación pudenda. Mostrar ostensivamente la región perineal a otro individuo, sin que anteceda alguna amenaza o agresión, ni se proceda a la cópula.

Beso. Colocar la boca abierta en la boca abierta de otro.

Juego rudo. Acciones que implican contacto corporal activo (abrazarse, luchar, fingir mordida) y persecuciones continuas, sin que los actores lleguen a lastimarse ni a usar conductas sumisas para detener uno el comportamiento del otro. Esta conducta se reconoce principalmente por ser cualitativamente diferente de la agresión, además de que los jugadores muestran una expresión facial única: la cara de juego, en donde los animales mantienen la boca abierta constantemente, sin mostrar los dientes.

Los siguientes comportamientos, también considerados como de afiliación en la literatura, fueron descartados por las siguientes razones. La Consolidación se excluyó por su carácter propagandístico, ya que es usada principalmente para llamar la atención del grupo sobre los individuos que consolidan, muy posiblemente con la finalidad de anunciar "cuan buena es su relación" (Díaz 1985a). El Contacto pasajero, cuando un animal roza o toca a otro al pasar a su lado, no se incluyó por lo breve que es, pues resultaba difícil reconocer cuando comenzaba y finalizaba y tenía pocas posibilidades de ser interferido. Cualquier tipo de inspección genital (visual, táctil u olfativa) fue descartada, pues hay evidencia muy reciente de que estos actos median el comportamiento reproductivo de los macacos cola de muñón, factiblemente por medio de feromonas (A.L. Cerda, comunicación personal). Por lo tanto, para evitar sesgos, incluyendo, por ejemplo, las inspecciones entre machos, todo tipo de inspección genital, isosexuales y heterosexuales fueron eliminadas de los análisis.

A diferencia de las interacciones de afiliación, las conductas utilizadas para interferir no se definieron *a priori*, pues como se verá en la sección de Resultados, eran más las conductas relacionadas circunstancial o intencionalmente con una interferencia de las que pudieron haberse propuesto al inicio del estu-

dío. Por lo tanto, cualquier conducta que anteciedera a una interferencia fue considerada como la usada para romper la interacción.

Aparte de las interferencias de las afiliaciones, también se evaluaron las afiliaciones que ocurrieran espontáneamente, pero que no fueran interrumpidas por un tercer animal, sino que finalizaran cuando uno o ambos de los actores se separaban. En los análisis se contrastaron las afiliaciones espontáneas que ocurrieran lo más cercanos temporalmente a cada interferencia observada para una día específica, ya fuera unas horas más tarde o al día siguiente. A este procedimiento de registrar interacciones espontáneas lo más cercanas en el tiempo a las observaciones de interés se ha dado por llamar, en estudios conductuales, "control pareado" y han resultado muy efectivos para inferir intencionalidad en estudios tales como los de reconciliación en primates no-humanos (Cords 1988b, 1992a; de Waal y Aureli 1996; Pérez-Ruiz y Mondragón-Ceballos 1994a).

Procedimiento

La muestra proviene de registros focales (Altmann 1974; Martin y Bateson 1986) grabados en video, hechos a partir de febrero de 1988 hasta diciembre de 1990. Cada registro focal tuvo una duración de 10 a 15 minutos y se filmó repetidamente a cada individuo hasta acumular un total de 3 horas de grabación por animal, cuidando no hacer un muestreo excesivo del mismo individuo en periodos cercanos. La muestra total consta de 87 horas de registros.

El procedimiento seguido para levantar esta muestra se describe a continuación. Diariamente se escogían al azar y por separado 4 animales y 4 momentos del día (entre las 700 y las 1900 h). A cada individuo se le asignaba una de las horas, que correspondían al tiempo durante el cual serían filmados. Estos videos forman parte de la videoteca del Departamento de Etología que, aparte de ser utilizada en este trabajo, permite recurrir a ella para otras investigaciones.

Se tomó como punto de inicio de la interacción el momento en que el animal focal –el filmado– comenzaba a afiliarse o era objeto de una afiliación por parte de otro sujeto. A partir de ahí se anotaban todas las conductas de afiliación que intercambiaban estos animales hasta el término de la interacción; ya fuera que finalizara por iniciativa de uno o ambos de los actores (control pareado), o a la

acción o presencia de un tercer individuo, en cuyo caso también se cuantificaron los comportamientos utilizados por éste último para interrumpir. Hay que mencionar que los episodios de afiliación más largos, el aseo social, rara vez duran más allá de cinco minutos (López-Vergara y col. 1989), por lo cual es posible obtener muestras de episodios completos en al menos 10 minutos de registro.

Los datos de cada sujeto focal fueron almacenados en hojas electrónicas de datos, preservando la identidad de los sujetos con los cuales interactuaron, los comportamientos intercambiados y las duraciones de los episodios de afiliación. Esto permite recuperar información muy específica en cualquier momento.

Análisis

Gracias al tipo de muestreo focal por individuo fue posible evaluar tanto eventos (frecuencias) como estados (duraciones y latencias) (Altmann, 1974; Martín y Bateson, 1986). Las unidades de análisis fueron las díadas y las tríadas, según fuera el caso. Se eligió este nivel de análisis por corresponder al de la relación interindividual, la cual es independiente de una díada o tríada a otra (de Vries 1998). Sin embargo, para controlar los efectos de autocorrelación debido a la repetición de una misma díada o tríada en los análisis, fueron seleccionadas submuestras específicas que satisficieran la condición de independencia, es decir, sin repetir la misma díada o tríada en la serie de datos a analizar. En los análisis estadísticos se usaron pruebas paramétricas y no paramétricas, de acuerdo a la naturaleza de los datos y la hipótesis a probar. Estas se describen en las subsecciones de los Resultados, para facilitar la comprensión del lector. Todas las pruebas fueron de dos colas y el nivel de significancia se estableció a $P \leq 0.05$.

Resultados

Conductas asociadas a la Interrupción de una afiliación

Los comportamientos utilizados para interferir fueron de una índole muy diversa. La Figura 1 muestra las 30 conductas que al menos en una ocasión estuvieron vinculadas con la interferencia de una interacción afiliativa. Cabe destacar que varias de las conductas que son interferidas, también pueden ser utilizadas para interferir (v.gr., Aseo Social, Acurrucarse, Toque, etc.).

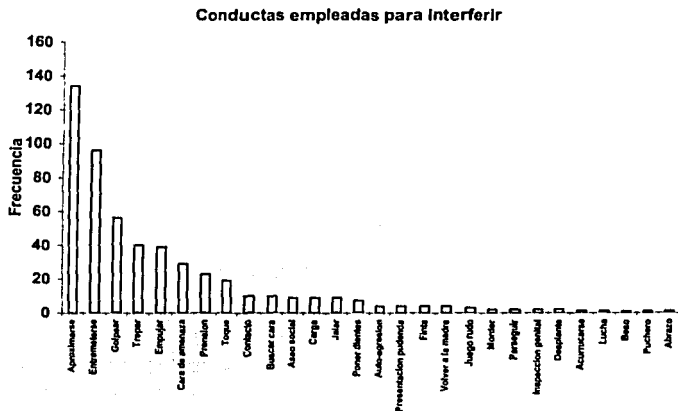


Figura 1. Distribución de las conductas usadas para interferir.

Para facilitar los análisis subsecuentes los comportamientos usados para interferir fueron agrupados en 7 categorías amplias:

Presencia. La interacción afiliativa se interrumpe ante la aparición o acercamiento de un tercer animal que no interactúa de manera apreciable (puede tal vez emitir un gruñido bajo, inaudible para el observador), llegando a pasar de largo o situarse cuando menos a 1 m de distancia de los actores, a realizar alguna actividad como asearse o comer. Esta categoría incluyó únicamente la conducta *Aproximarse*.

Reemplazo. Ocurre cuando un tercer animal se allega a la pareja que interactúa y a su vez inicia una interacción afiliativa con el emisor, provocando que alguno de los dos actores o ambos se retiren. Las conductas incluidas en esta categoría fueron: *Aseo Social, Contacto, Beso, Toque, Presentación Pudenda, Inspección Genital y Abrazo.*

Competencia. Ocurre cuando un tercer animal se reúne a la pareja que interactúa e inicia una interacción afiliativa con el receptor, provocando que alguno o ambos actores se retiren. Las conductas incluidas en esta categoría fueron las mismas que en el Reemplazo.

Interponerse. El animal que interfiere lo hace forzando su paso entre los cuerpos de la pareja o acurrucándose en el regazo de alguno de los actores. Esta categoría incluyó las conductas *Entremeterse y Acurrucarse.*

Amenazar. El animal que interfiere lo hace dirigiendo a alguno de los actores gestos, vocalizaciones y otros actos amenazantes, puede incluso solicitar apoyo de terceros, pero no llega a realizar un verdadero ataque. En esta categoría se incluyeron *Cara de Amenaza, Finta, Chillar, Desplante, Poner Dientes y Buscar Cara.*

Agredir. El animal que interfiere ataca a alguno de los actores. Esta categoría comprende *Prensión, Carga, Empujar, Golpear, Morder, Perseguir, Luchar y Jalar.*

Disimulada. Reconocida cuando el animal que interfiere parece acercarse a la diada de manera casual, ya sea por estar involucrado en otra actividad o interactuando con un cuarto animal, y utiliza a uno o ambos actores como escalón para alcanzar una superficie alta o roza con alguna parte del cuerpo el cuerpo de alguno de ellos, sin dejar de llevar a cabo aquello que realizaba inicialmente. En esta categoría se incluyeron las conductas *Trepar [sobre] y Juego Rudo.*

La ocurrencia de los distintos comportamientos para interferir varió significativamente ($\chi^2=249.277$, g.l.=6, $P<0.001$), de la siguiente manera Presencia > Agredir > Interponerse > Amenazar > Disimulada > Reemplazo > Competencia. Las frecuencias correspondientes se muestran en la Tabla 2 como totales de hilera.

La latencia de la Interferencia como indicador de Intencionalidad

La hipótesis fundamental de la presente tesis asumía que frustrar las interacciones de afiliación de terceros conlleva un cierto propósito; básicamente, la de estorbar en la formación y mantenimiento de una relación cooperativa y recíproca entre pares de sujetos. En esta primera parte, a falta de una mejor ventana a la mente de los animales, se muestra que el tiempo que tarda un tercero en interrumpir una afiliación en curso permite considerar a dicha conducta como "intencional". Esto quiere decir que para considerar a una interacción como intencionalmente interferida, el tiempo transcurrido desde que los animales comenzaban a interactuar, hasta el momento en que un tercero aparecía e interrumpía la conducta afiliativa (latencia de interferencia), debía ser significativamente menor que la duración promedio propia de dicha pareja para el tipo particular de conducta intercambiada.

Para corroborar esta hipótesis se seleccionaron 156 instancias independientes (sin repetir a la tríada) donde hubiera afiliaciones llevadas a término entre la misma diada, previa y posterior a la ocurrencia de la interferencia; siendo estas afiliaciones de la misma naturaleza que la interferida. Se hizo un análisis de varianza para muestras repetidas, en el cual las repeticiones fueron las duraciones (en segundos) de las afiliaciones inmediatamente previa y posterior a la interferencia, así como la latencia a la interferencia (también en segundos); mientras que la variable independiente se formó con las 156 instancias arriba mencionadas. El análisis mostró diferencias significativas entre las duraciones de las afiliaciones y las latencias de las interferencias (Traza de Pillai=0.534, $P<0.001$). Las latencias de las interferencias fueron significativamente menores que las afiliaciones llevadas a término previas ($F=130.462$, g.l.=1/155, $P<0.001$) y posteriores ($F=158.614$, g.l.=1/155, $P<0.001$). Estos resultados se resumen en la Figura 2.

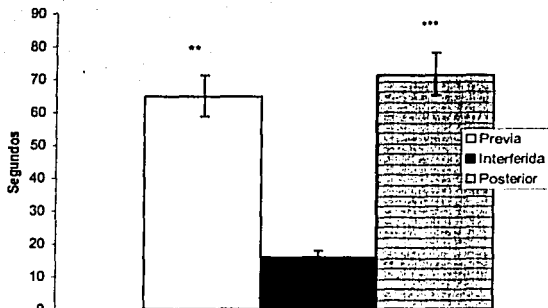


Figura 2. Duración promedio (\pm E.E.) de las afiliaciones interferidas e inmediatas previa y posterior. ***: $P < 0.001$ respecto a la duración de la afiliación interferida.

Frecuencia y duración de las afiliaciones interferidas en relación con la conducta usada para interrumpirlas

La Figura 3 muestra la distribución de la tasa de interferencia en función de la frecuencia relativa de cada una de las conductas de afiliación. Tal como se esperaba, las conductas abundantes (Aseo Social y Contacto) fueron proporcionalmente más interrumpidas que las escasas (Beso y Juego). La correlación entre la frecuencia de interferencia a los distintos comportamientos y la frecuencia de estos comportamientos fue significativa (Coeficiente de correlación de Spearman $r_s = 0.955$, $N = 7$, $P < 0.01$). Sin embargo, al analizar la tasa de interferencia con relación a la frecuencia relativa de cada tipo de afiliación se encontró que las interacciones raras y de corta duración (como el Beso) eran proporcionalmente más interferidas que las frecuentes y de larga duración (Figura 4); siendo la correlación negativa y casi-significativa ($r_s = -0.667$, $N = 7$, $P < 0.1$).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

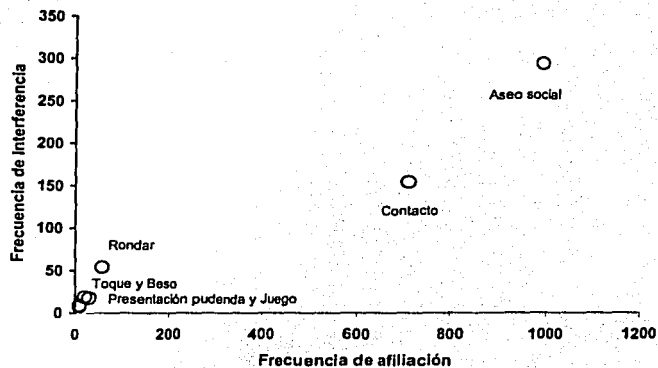


Figura 3. Frecuencia absoluta con que eran interferidas las diferentes afiliaciones con relación a su frecuencia absoluta.

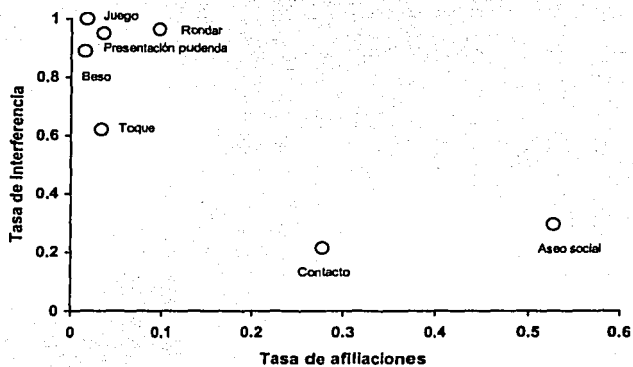


Figura 4. Proporción de interferencia a las diferentes afiliaciones con relación a la frecuencia relativa de cada tipo de afiliación.

Tabla 2. Frecuencia y latencia promedio (\pm E.E.) con que las diversas afiliaciones fueron interferidas con distinta actitud.

| Actitud usada para interferir | Comportamiento interferido | | | | | | | Total |
|----------------------------------|----------------------------|------------|------------|------------|-------------------------|------------|------------|------------|
| | Aseo social | Contacto | Rondar | Toque | Presentación pudenda | Beso | Juego | |
| Ataque | | | | | | | | |
| Frecuencia | 67 | 48 | 7 | 9 | 5 | 5 | 2 | 143 |
| Latencia | 21 \pm 1 | 19 \pm 4 | 2 \pm 4 | 3 \pm 4 | 3 \pm 1 | 3 \pm 1 | 3 \pm 3 | 14 \pm 5 |
| Amenazar | | | | | | | | |
| Frecuencia | 28 | 15 | 5 | 2 | 5 | 3 | 0 | 58 |
| Latencia | 11 \pm 2 | 12 \pm 2 | 4 \pm 11 | 10 \pm 4 | 3 \pm 3 | 3 \pm 1 | - | 9 \pm 5 |
| Interponerse | | | | | | | | |
| Frecuencia | 45 | 25 | 11 | 4 | 1 | 1 | 0 | 87 |
| Latencia | 30 \pm 1 | 14 \pm 1 | 5 \pm 4 | 4 \pm 3 | 4 \pm 0 | 4 \pm 0 | - | 17 \pm 4 |
| Reemplazo | | | | | | | | |
| Frecuencia | 17 | 8 | 4 | 0 | 2 | 0 | 0 | 31 |
| Latencia | 22 \pm 3 | 28 \pm 2 | 4 \pm 2 | - | 7 \pm 0 | - | - | 17 \pm 4 |
| Competencia | | | | | | | | |
| Frecuencia | 12 | 12 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 23 |
| Latencia | 39 \pm 3 | 22 \pm 5 | 3 \pm 2 | - | - | - | - | 30 \pm 4 |
| Presencia | | | | | | | | |
| Frecuencia | 89 | 43 | 23 | 3 | 6 | 0 | 7 | 171 |
| Latencia | 22 \pm 4 | 12 \pm 4 | 13 \pm 4 | 1 \pm 1 | 10 \pm 3 | - | 21 \pm 3 | 17 \pm 4 |
| Disimulada | | | | | | | | |
| Frecuencia | 30 | 8 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 | 43 |
| Latencia | 26 \pm 3 | 47 \pm 4 | 9 \pm 2 | - | 4 \pm 0 | - | - | 25 \pm 4 |
| Total | | | | | | | | |
| Frecuencia | 288 | 156 | 56 | 18 | 20 | 9 | 9 | 556 |
| Latencia | 22 \pm 4 | 17 \pm 4 | 7 \pm 4 | 3 \pm 3* | 5 \pm 3* | 3 \pm 2* | 13 \pm 4 | 16 \pm 4 |

* Significativamente distinto de Aseo Social y Contacto a $P < 0.05$.

La frecuencia y duración promedio de las distintas afiliaciones en relación con las actitudes usadas para interferir se muestran en la Tabla 2. Dado lo asimétrico⁶ de la distribución de las frecuencias en la tabla de contingencia, se usó la λ_B de Goodman y Kruskal (Siegel y Castellan 1988) para probar la hipótesis de que la actitud usada para interferir era dependiente del tipo de afiliación. Asimismo se hizo un análisis de varianza ponderado (los pesos siendo la frecuencia relativa con que cada tríada contribuyó a la muestra) para probar la hipótesis de que las latencias de interferencia dependían del tipo de afiliación interrumpida y la actitud para conseguirlo. Ninguno de los análisis dio resultados significativos. Los comportamientos usados para interferir fueron independientes del tipo de afiliación obstaculizada ($\lambda_B=0.042 \pm 0.026$, $z=1.61$, NS), en tanto que las latencias no covariaron en función de los comportamientos interferidos y las actitudes ($F=1.401$, g.l.=23/520, NS). Sin embargo, se encontró una variación significativa de la latencia en relación con el tipo de afiliación ($F=10.430$, g.l.=6/520, $P<0.001$), hallándose que las afiliaciones de corta duración, Beso, Presentación Pudenda y Toque, eran interferidas significativamente más pronto que las duraderas Aseo Social y Contacto (ver tabla 2, última fila).

Comportamientos usados para interferir a los distintos actores

El análisis subsiguiente consistió en averiguar la dependencia entre el tipo actitud usada para interferir y el actor que era ahuyentado. Se encontró que la actitud dependía significativamente del actor al que se buscaba ahuyentar (Lambda de Goodman y Kruskal $\lambda_B=0.203 \pm 0.041$, $z=4.95$, $P<0.001$). Las conductas Agredir y Amenazar estaban dirigidas principalmente al emisor; Interponerse y Presencia resultaban en la evasión de ambos actores; Reemplazo y Presencia estaban dirigidos al receptor; en tanto que la Competencia terminaba con el retiro del emisor o el receptor, pero nunca ambos a la vez (Figura 5).

⁶El término "asimetría" se refiere a que en unas pocas celdas se concentran la mayoría de los valores, en tanto que en otras los valores son pequeños o nulos.

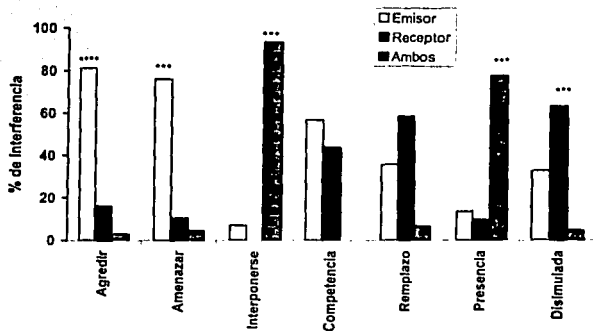


Figura 5. Porcentaje de actitudes usadas para interferir dirigidas al emisor, receptor o ambos actores de la afiliación. *** $P < 0.001$ con respecto a los actores restantes.

La efectividad de la interferencia para inhibir afiliaciones subsecuentes

Hasta aquí los análisis muestran que las interferencias a conductas de afiliación no ocurren al azar, e incluso que parece tratarse de un comportamiento intencional desencadenado primordialmente por la identidad de los actores, más que por la frecuencia o duración de las afiliaciones. No obstante, ninguno de los anteriores resultados aclara si la interferencia tenía la capacidad de inhibir futuras interacciones. Para probar la efectividad de la interferencia como conducta disuasiva se analizó la frecuencia con que las díadas que habían sido interrumpidas reanudaban la afiliación antes de transcurridos 10 minutos, en comparación con la frecuencia con que las mismas díadas iniciaban una nueva interacción afiliativa tras haber terminado naturalmente una anterior. Estos resultados se muestran en la Figura 6. Corresponden a una muestra selecta de 163 díadas diferentes cuyas conductas de afiliación ($n=323$) fueron interferidas o terminadas espontáneamente durante los dos primeros minutos de las grabaciones de video y que, por lo tanto, había una buena posibilidad de observarlas repetirse en un plazo de 8 a 9 minutos. Se encontró que la frecuencia de iniciar una afiliación tras una interferencia (mediana=0, rango 0-13) era significativa-

mente menor que cuando la afiliación llegaba espontáneamente a su fin (mediana=3, rango 0-25; Prueba de rangos pareados de Wilcoxon: $T^*=82.23$, $N=163$, $z=-9.758$, $P<0.001$).

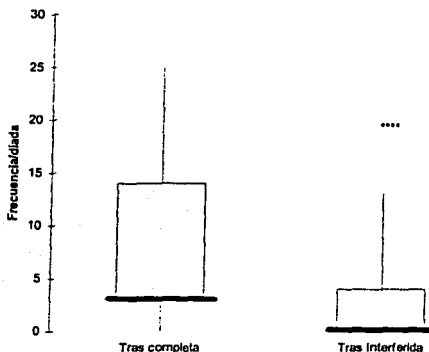


Figura 6. Frecuencia con que a una afiliación completa (Tras completa) o interferida (Tras interferida) seguía otra interacción entre la misma dñada. Las cajas abarcan la distribución del 75% de los datos, las líneas gruesas muestran las medianas de cada distribución, en tanto que las líneas verticales muestran el rango de las distribuciones. *** $P<0.001$ respecto a Tras completa.

Asimismo, al analizar la frecuencia con la que a una interacción interferida le seguía una nueva interferencia (mediana=1, rango 0-13) o se permitía que la afiliación terminara naturalmente (mediana=0, rango 0-2), se encontró que la frecuencia de una siguiente interferencia era significativamente mayor que la ocurrencia de una afiliación completa ($T^*=31.94$, $N=64$, $z=-6.107$, $P<0.001$). Estos resultados se ilustran en la Figura 7.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

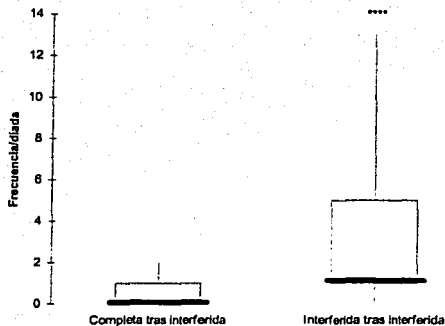


Figura 7. Frecuencia con que a una afiliación interferida seguía una completa u otra interferida. Al igual que en la Figura 6, las cajas y líneas muestran ciertos aspectos de las distribuciones. *** $P < 0.001$ con respecto a Completa tras interferida.

Los análisis previos muestran que las interferencias ejercen un considerable efecto disuasivo para intentar repetir una interacción afiliativa, lo cual sugería que la latencia de una interferencia que seguía a otra fuera menor. La hipótesis tras esto era que si un animal que hubiera interferido a otros advertía la insistencia de estos en reanudar la afiliación, su tolerancia sería menor. El análisis de las latencias previa y posterior en interferencias secuenciales de 163 triadas independientes dio una diferencia significativa en una prueba de una sola cola ($T=66.34$, $N=163$, $P=0.03$). En la figura 8 puede apreciarse que en promedio la latencia de la interferencia subsecuente era ligeramente menor que la interferencia precedente.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

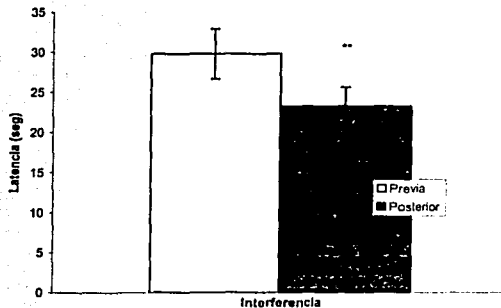


Figura 8. Duración promedio (\pm E.E.) de dos afiliaciones entre las misma díadas que fueron interferidas secuencialmente. ** $P < 0.05$ respecto de la afiliación previamente interferida.

Por último, con el fin de probar si la reincidencia de las afiliaciones provocaba un escalamiento de la agresión, se analizaron las actitudes usadas para interferir en las interferencias precedentes y subsecuentes. La Tabla 7 muestra la matriz de transiciones de una actitud a otra. Se encontró que la actitud siguiente era dependiente de la precedente ($\lambda_0 = 0.223 \pm 0.068$, $z = 3.27$, $P = 0.0014$); siendo esta dependencia principalmente una función de la frecuencia total con que cada actitud fue usada para interferir (véase tabla 3). Las actitudes más frecuentemente usadas (Agredir, Presencia y Frustrar), asimismo tenían la mayor probabilidad de repetirse. No obstante que las transiciones de Amenazar y Presencia a Agredir fueran significativamente mayores que lo esperado ($P < 0.01$) sugiere en algunos casos un incremento en la agresividad entre dos interferencias sucesivas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 3. Frecuencias de transición de las actitudes entre dos interferencias sucesivas.

| Interferencia precedente | Interferencia subsiguiente | | | | | | | Total |
|-----------------------------|----------------------------|-----------|-------------|------------|-----------|-----------|-----------|------------|
| | Agredir | Amenazar | Competencia | Disimulada | Frustrar | Presencia | Reemplazo | |
| Agredir | 24 | 3 | 1 | 2 | 4 | 6 | 2 | 42 |
| Amenazar | 9 | 5 | <i>0</i> | <i>1</i> | <i>0</i> | <i>1</i> | <i>0</i> | 16 |
| Competencia | <i>0</i> | <i>0</i> | <i>0</i> | <i>1</i> | <i>0</i> | <i>0</i> | <i>0</i> | 1 |
| Disimulada | 3 | 1 | <i>0</i> | 3 | <i>0</i> | 2 | <i>0</i> | 9 |
| Frustrar | 5 | <i>0</i> | <i>0</i> | 2 | 10 | 8 | 1 | 26 |
| Presencia | 8 | 4 | 2 | 2 | 1 | 22 | 3 | 42 |
| Reemplazo | 3 | 2 | <i>0</i> | <i>0</i> | <i>0</i> | 4 | 1 | 10 |
| Total | 52 | 15 | 3 | 11 | 15 | 43 | 7 | 146 |

Los números en negritas indican una frecuencia significativamente mayor que lo esperado, en tanto que las *cursivas* corresponden a frecuencias significativamente menores a lo esperado ($P < 0.05$ en ambos casos) en comparación con una distribución de Poisson con parámetro $\lambda = 3.1$.

Discusión

Los resultados del presente capítulo apoyan la idea de que la interferencia a las interacciones de afiliación es un sistema conductual, pues incluye un amplio conjunto de actos utilizados para interrumpir una diversa índole de afiliaciones. Asimismo, de acuerdo a la definición original de *conducta compleja* (Kummer 1967; de Waal y col. 1976; Thierry 1986), involucra cuando menos a tres sujetos.

Debido a la definición de interferencia, sólo se evaluaron las exitosas ya que si los animales interrumpidos no se alejaban 2 m o más uno del otro, la acción del tercero no era calificada como interferencia. De igual forma, las ocasiones en que el tercer animal se aproximaba e incluso interactuaba con la pareja en afiliación fueron pasadas por alto, pese a que el macaco bien podría estar intentando interferir. En estos casos hubo de asumirse la interpretación más parsimoniosa: que el tercer animal se unía a una afiliación en curso. No resultaría sorprendente que observaciones más minuciosas –incluyendo quizá el registro de vocalizaciones– o alguna manipulación experimental, mostraran que en ciertas ocasiones el tercer individuo intenta infructuosamente separar a la pareja que afilia. Esto reforzaría la idea de que la interferencia se realiza intencionalmente, en el sentido de que el animal interrumpe ya que el comportamiento afiliativo de los actores puede conducir a una consecuencia futura inconveniente para sí mismo.

La tasa de interferencias registradas en la presente tesis parece demasiado alta: aproximadamente un tercio de las afiliaciones grabadas fueron interrumpidas por un tercer sujeto. Sin embargo, esta proporción es muy similar a la reportada por Franz (1999) en dos de cuatro grupos de bonobos, en referencia a los “desplazamientos sobre el aseo social” de las hembras. La principal diferencia entre el trabajo de esta autora y el presente es que todas las interrupciones de la afiliación en curso por ella registradas se debieron a lo que aquí se denominó Presencia; en tanto que en este trabajo la interferencia agonista (Agredir y Amenazar) fue la más cuantiosa. La Presencia quedó como la tercera causa más frecuente de obstaculización. Dicha discrepancia muy probablemente se deba a que las bonobos tienen un temperamento más amable y su estructura social es igualitaria (de Waal y Lanting 1997) y no requieren de la

agresión manifiesta o la simulación para interferir. Además, muy posiblemente las hembras metidas en una afiliación fácilmente entiendan las miras (hagan una teoría de la mente) de quien se acerca. Por otro lado, los resultados de este capítulo apoyan los hallazgos de que los macacos y babuinos, para lograr sus fines, dependen principalmente de comportamientos auto-assertivos; mientras que en la misma medida, el miedo ocasionado por ciertos individuos al aproximarse es capaz de modificar las acciones en curso (Thierry 1986; de Waal y Ren 1988; Butovskaya 1993).

El vivir en cautiverio posiblemente fue otra influencia importante en la gran ocurrencia de interferencias. Dado que los animales confinados dedican mayor tiempo a las interacciones sociales (principalmente de afiliación) en comparación con sus congéneres en libertad, no es sorprendente que el número de interferencias aumente a la par con las afiliaciones. También cabe recordar que los macacos cola de muñón destacan de entre otros macacos por dedicar una buena parte del tiempo a construir y mantener vínculos amistosos, siendo su vida social cohesiva y tolerante (Davis y col. 1968; de Waal y Ren 1988a; Santillán-Doherty y col. 1991; Butovskaya 1993; Pérez-Ruiz & Mondragón-Ceballos 1994a; Call y col. 1999a). Tales singularidades de los macacos cola de muñón son una influencia adicional que explicaría las altas tasas de interferencia, aunque para concluir lo anterior es necesario llevar a cabo estudios comparativos dentro de la misma especie y entre especies.

A excepción de un solo animal macho, todos los macacos del Instituto Nacional de Psiquiatría, incluidos los infantes de apenas 3 meses de edad, fueron observados interfiriendo las afiliaciones de otros. No hubo diferencias entre sexos en cuanto a la cantidad de veces que unas y otros interferían a sus compañeros de grupo. No obstante, las diferencias sexuales pueden estar en la identidad de los animales que son interferidos. Esta posibilidad se explora en el siguiente capítulo.

La duración de las afiliaciones interrumpidas fue significativamente menor que las duraciones de afiliaciones previas y posteriores a la interferencia, entre los mismos animales y para la misma categoría de interacción. Este dato es indicativo de que la duración de las afiliaciones interferidas es una latencia, donde la persistencia de la interacción depende del animal que la interrumpe.

De acuerdo con lo esperado, los interruptores reaccionaban indiscriminadamente ante las interacciones de afiliación y no ante alguna oculta cualidad en el tipo de afiliación. Las interacciones abundantes, tales como el Aseo Social y el Contacto, fueron mucho más frecuentemente interferidas que las afiliaciones poco comunes, como el Beso y el Toque. La probabilidad de interferencia de una afiliación en particular es sencillamente una función de la frecuencia con que se presenta dicha afiliación. Sin embargo, el hecho de que las latencias de interferencia a afiliaciones de corta duración (Beso y Toque) fueron significativamente menores que las latencias de interferencia a afiliaciones duraderas (Aseo Social y Contacto; véase Tabla 2) sugiere que los macacos cola de muñón reconocen y distinguen las diferentes categorías de afiliación las cuales, a su vez, funcionan como estímulos distintos. De otra manera, se hubiera observado que una gran proporción de afiliaciones de corta duración escapaba a la interferencia. Esto concuerda con los hallazgos de otros autores (Hinde 1976; Díaz 1985a; Dasser 1988; Silk 1999), en que es por medio de los actos intercambiados insistentemente entre pares de animales que los terceros son capaces de reconocer, categorizar y conceptualizar las relaciones sociales que mantienen entre sí dichos individuos.

Las conductas usadas para interferir variaron en cuanto a su frecuencia (véase arriba), así como a quién eran dirigidas. La ausencia de relación entre comportamiento interferido y acto usado para llevarlo a cabo, lo mismo que la inexistencia de un efecto sobre la latencia a la interferencia en función del acto interruptor y el comportamiento interrumpido, de nueva cuenta apoyan la importancia de los actores –no de las afiliaciones– como el estímulo que desencadena la interrupción. Se observó una clara diferenciación en cuanto al actor a quien se dirigieron las diversas actitudes, en el sentido de que el comportamiento interruptor raramente era encauzado al receptor de la afiliación. Las actitudes beligerantes (Agredir y Amenazar) estaban principalmente dirigidas al emisor de la afiliación. Las conductas tranquilas (Disimulada) o incluso de afiliación (Competencia y Reemplazo) finalizaban con el alejamiento de ambos actores. Las formas imprecisas para el observador (Interponerse y Presencia), en la cuales no pareció que estuvieran dirigidas a algún animal en particular, también resultaban en la separación de ambos actores. De este último par de actitudes puede decirse que Interponerse era ciertamente agresiva, ya que el

interruptor forzaba su paso empujando hasta separar a los actores. En contraste, la súbita interrupción de la afiliación ante la aparición de un tercer animal (Presencia) muy posiblemente era debida al miedo ocasionado por el animal que se acercaba.

La interferencia fue eficaz para evitar, al menos en los siguientes 8 a 9 minutos, la reanudación de las sesiones de afiliación entre los actores interrumpidos. Mientras un 84% de las afiliaciones terminadas espontáneamente se repitieron eventualmente durante la misma sesión de registro, apenas un 16% de los episodios de afiliación interferidos fue restablecido. De estos, tan sólo 10% finalizaron espontáneamente, en tanto que el restante 90% fue de nueva cuenta interferido. Asimismo, la interferencia consecuente tuvo una latencia significativamente más corta que la primera, lo cual sugiere, por un lado, que el interruptor estaba particularmente atento al comportamiento de los individuos a los que había interferido, y por otro, que su motivación a interferir incrementaba.

Aunque la agresión no pareció aumentar en interferencias consecuentes (ver Tabla 3), al retirar de la matriz secuencial las interrupciones antecedentes conseguidas ofensivamente, se advirtió una ligera transición hacia Atacar en las interferencias siguientes. Posiblemente una importante proporción de los ataques en las interferencias antecedentes fueron, a su vez, interferencias consecuentes de afiliaciones no observadas debido a la técnica de registro.

En resumen, los resultados presentados en este capítulo apoyan la hipótesis de que la interferencia de las afiliaciones pretende sabotear las relaciones de afiliación de terceros en los macacos cola de muñón. Si bien es cierto que una simple interferencia no destruye la relación amistosa de los actores, ésta retarda la reanudación de episodios de afiliación, ejerciendo un efecto significativamente coercido. A la larga esto puede traducirse en un déficit de afiliaciones entre los actores recurrentemente interrumpidos que merme la calidad de su relación.

4. Diferencias sexuales en la elección de la díada a interferir en macacos cola de muñón adultos y subadultos

En el capítulo anterior se mostró que uno de los efectos inmediatos de la interferencia de una afiliación es inhibir la reanudación inmediata de la interacción. Como se mencionó en la Discusión antecedente, los actores que son forzados a interrumpir su afiliación fácilmente podrían volver a ella tan pronto se alejara el saboteador, con excepción, quizás, en los casos de Competencia y Reemplazo; situaciones en las cuales el saboteador puede tomar el lugar de alguno de los desplazados. El hecho de que la tendencia fuera a no retomar la interacción en los siguientes 8 a 9 minutos después de ocurrida la interferencia, muestra que el acto de interrumpir las afiliaciones tiene como función próxima malograr las sesiones de afiliación (véase Introducción) entre los sujetos involucrados. Como tal, califica como una conducta agresiva, pues además de involucrar una buena cantidad de acciones belicosas o amenazantes, de acuerdo con la definición de agresión de Wilson (1978), la interferencia vendría siendo "un acto físico o amenaza de acción por parte de un individuo que reduce la libertad o la adecuación genética de otro". Además, el hecho de que el tipo de comportamiento usado para interferir estuviera vinculado al papel jugado por cada uno de los actores de la afiliación, sugiere que el objetivo o la "intención" del saboteador era interrumpir animales específicos por medio de acciones definidas. De ahí que, para adjudicar un significado socioecológico a la interferencia, es preciso suponer que los actores interferidos representaban una amenaza directa o indirectamente relacionada con el éxito reproductivo del saboteador. Dado que en primates (y en particular en el presente estudio) es necesario realizar estudios a muy largo plazo para evaluar el éxito reproductivo de los distintos miembros de un grupo, se recurrió a la táctica de estudiar los esquemas de interferencia de los macacos cola de muñón y cotejarlo con lo que se esperaría de la estructuración de sus relaciones sociales con base a su sistema de apareamiento.

En las especies de primates, como el macaco cola de muñón (Roonwal y Mohnot 1977) que viven en sistemas sociales tipo multimacho-multihembra o poligínicos-poliándricos, donde las hembras son filopátricas y las matrilineas conforman el núcleo estable del grupo, las hembras prestan mayor atención a

las relaciones de parentesco, a la competencia entre matrilineas, a la conformación de alianzas (Wrangham 1980; Gouzoules y Gouzoules 1987; Dunbar 1988) y a prevenir infanticidios (van Schaik 1996, 2000). En cambio los machos atienden principalmente a las relaciones jerárquicas, la competencia intrasexual y la formación de amistades hembra-macho, con vistas a consolidar un consorcio sexual (Smuts 1987c; Cowlinshaw y Dunbar 1991; Smuts y Smuts 1993). En pocas palabras, en los sistemas poligínicos-poliándricos las hembras parecen cuidar más de su adecuación inclusiva, en tanto que los machos se concentran primordialmente en su adecuación genética (Silk 1994,1999).

A partir de la suposición que los esfuerzos reproductivos de los machos y hembras cola de muñón son distintos, lo cual puede apreciarse en los sesgos debidos al género en las interacciones sociales (Santillán-Doherty y col. 1991), el objetivo general de esta parte del estudio fue contrastar las diferencias sexuales en cuanto al esfuerzo puesto por machos y hembras en interferir diversos tipos de diadas, según los lazos sociales mantenidos entre los tres animales involucrados.

Dado que el reconocimiento individual y el conocimiento de las relaciones individuo-individuo son los fundamentos de las habilidades socio-cognoscitivas de los primates (Quiatt y Reynolds 1993), y en vista de la tendencia descrita en el capítulo anterior de interferir más cierto tipo de afiliaciones, además de utilizar distintas conductas con relación al animal ahuyentado, es de suponer que dichas particularidades estén asociadas a la identidad de los actores. De esta manera, antes de ahondar en los atributos particulares que ligaban a los figurantes en la interferencia y su relación con el sexo del saboteador, el primer objetivo fue buscar evidencias de que la probabilidad de ocurrencia de interrupción de una interacción de afiliación, así como la actitud usada para lograrlo, variara de animal a animal. Más aún, para reafirmar la conclusión sustentada en la latencia de la interferencia, de que es la afiliación propiamente dicha la que facilita en el saboteador la iniciativa de interrumpirla, se compararon las expectativas de interrupción de la actividad en curso cuando cada animal se hallaba solitario (p. ej., comiendo, aseándose a sí mismo, descansando, etc.) y cuando estaba involucrado en una afiliación. Se buscó así probar que un animal involucrado en una interacción de afiliación tenía mayores posibilidades de ser objeto de una Agresión, una Amenaza o una conducta Disimulada, o aban-

donar al compañero ante la aproximación de un tercero (Presencia) que cuando estaba entregado a cualquier otra actividad no social. Las actitudes Reemplazo, Competencia y Frustrar no fueron incluidas en los análisis pertinentes de esta hipótesis por no haber actividades no sociales con las cuales contrastarlas, pues por definición implicaban la interrupción de dos animales intercambiando algún tipo de acto amistoso, aunque este fuera pasivo (como estar sentado en contacto).

A continuación se analizaron las influencias las relaciones de parentesco, las amistosas y las diferencias en rango social de los tres animales involucrados en la interferencia. Esto se hizo con el objeto de conocer las diferencias sexuales con relación a la interferencia y ligadas al tipo de relaciones que vinculaban a los tres participantes. En lo referente a las relaciones de parentesco, se supuso que las hembras prestarían más atención a ellas que los machos; especialmente a las interacciones donde estuvieran involucradas un pariente y un no-pariente, debido a la competencia intermatrilínea antes mencionada. Si consideramos que uno de los mayores esfuerzos sociales a los que se ven obligadas las hembras cola de muñón es a mantener la unión entre los miembros de su matrilinea (Pérez-Ruiz y Mondragón-Ceballos 1994a), era de esperar que pusieran especial énfasis en interrumpir aquellas afiliaciones que (supuestamente) representaran un riesgo futuro a la cohesión familiar. No así los machos cuyo esfuerzo social está mayormente encaminado a mantener o mejorar su rango de dominancia y a conformar consorcios sexuales. Se esperaba así que las interferencias de los machos estuvieran dirigidas a interacciones entre animales con los cuales no guardaran parentesco alguno, pero cuyas relaciones amistosas fueran estrechas, particularmente entre machos y hembras, de lo cual potencialmente podría resultar una cópula. Igualmente, se esperaba de acuerdo a la hipótesis una mayor interferencia a aquellas interacciones entre un animal de mayor rango y otro de menor rango que el macho saboteador o entre dos animales de menor rango, lo cual a futuro pudiera llevar a consolidar en alguna alianza.

Métodos

Sujetos e interferencias

Los sujetos fueron los mismos macacos cola de muñón descritos en la sección de Métodos del capítulo anterior. En el presente apartado solamente se analizaron las interferencias de los animales subadultos y adultos (ver Tabla 1) que fungieron como saboteadores. Las interferencias fueron tomadas de los registros focales descritos en el capítulo antecedente. Los datos corresponden a 11 machos y 9 hembras. Las edades promedio de estos fueron muy semejantes (hembras: media \pm d.e.=12.3 \pm 5.1; machos: 11.3 \pm 5.5 años). En cuanto a los animales interferidos, los análisis se limitaron igualmente a los subadultos y adultos. La muestra fue de 229 interferencias, debidas al mismo número de triadas independientes.

Coefficientes de parentesco

Los coeficientes de parentesco (r) por el lado de las madres, se calcularon a partir de los pedigrís correspondientes. No hubo problema para calcular los coeficientes de parentesco entre madres e hijos ($r=0.5$), abuelas y nietos, así como tíos, sobrinos y primos en primer grado ($r=0.125$). Los coeficientes de parentesco entre hermanos se calcularon como $r=0.25$, ya que se desconocía la identidad del padre, asumiéndose este valor como el más conservador. La única excepción fueron 3 animales (DA, MA, PE), nacidos durante un periodo (1977-1980) en que solamente hubo un macho adulto (CR) presente en el grupo; por lo que el coeficiente de parentesco entre estos 3 hermanos sí se consideró de 0.5. Finalmente, a los animales supuestamente no emparentados se les asignó como coeficiente de parentesco el coeficiente de endogamia K de acuerdo a la tasa sexual efectiva al momento de la formación del grupo. Se entiende por tasa sexual efectiva (*operational sex ratio*) al número de hembras adultas en posibilidad de reproducirse (excluyendo a las gestantes y lactantes) en relación al número de machos adultos, en un momento dado de la historia del grupo o población. Estos coeficientes variaron de 0.07 a 0.03.

Índices de dominancia

Los datos usados para calcular los índices de dominancia y las relaciones de afiliación se obtuvieron de un banco de datos independiente de los registros

focales, que se venía levantando diariamente por medio de muestreos de barrio cada media hora (700-1900 h) desde mayo de 1988 con la colaboración de todos los integrantes del Departamento de Etología, del Instituto Nacional de Psiquiatría. Dado que durante el estudio ocurrieron 2 nacimientos y una muerte, se calcularon los Índices de dominancia y de afiliación semestrales.

Los Índices de dominancia se obtuvieron a partir de las conductas Evitar-Retirarse y gestos de sumisión, pues estos comportamientos son los indicadores más seguros de las jerarquías de dominio (Rowell 1966; Rowell 1974; de Waal 1982a), siendo asimismo más frecuentes y menos circunstanciales que las agresiones o las amenazas (de Waal 1982a). El método de Boyd y Silk (1983a) para asignar rangos cardinales fue empleado para calcular los Índices de dominancia y sus errores estándar. Se prefirió esta técnica estadística pues hasta la fecha sigue siendo considerada la más robusta de todas, siempre y cuando el número de datos sea suficientemente grande para asegurar una estabilidad temporal en las relaciones interindividuales y un sesgo mínimo en las observaciones (de Vries 1998; Jameson y col. 1999). Las Figuras 9 a 11 muestran los Índices de dominio individuales por semestre por grupo. Puede apreciarse que si bien no hubo derrocamientos de los machos dominantes, los embarazos de las hembras Titania y Gretel, así como los nacimientos de los infantes Esdras y Aleph, en los grupos 1 y 2 respectivamente, y la muerte de la matriarca Canela en el grupo 3, provocaron rearrreglos en los órdenes jerárquicos de dominación-subordinación.

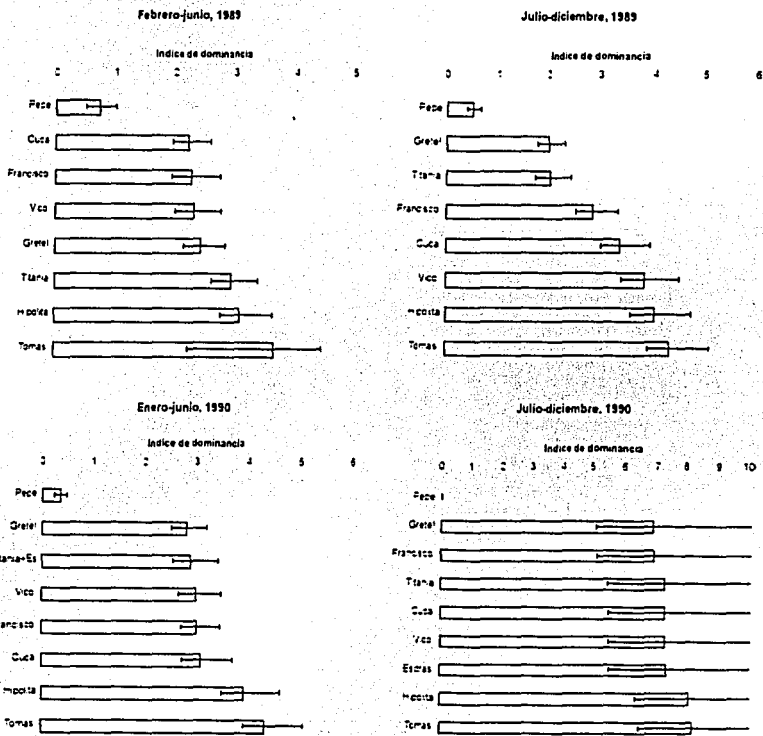


Figura 9. Índices semestrales de dominancia (\pm E.E.) correspondientes al grupo 1.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

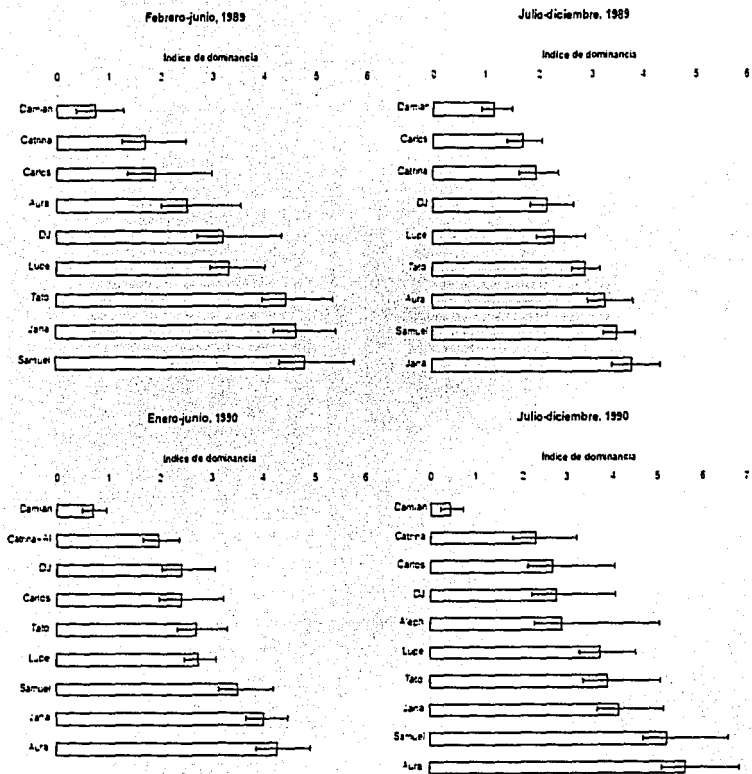


Figura 10. Índices de dominancia (\pm E.E.) correspondientes al grupo 2.

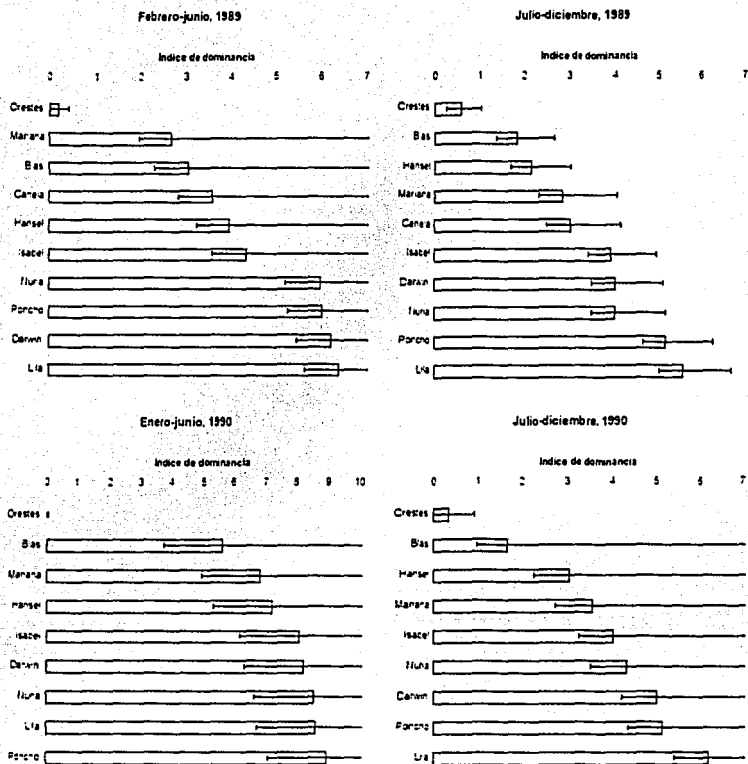


Figura 11. Índices de dominancia (\pm E.E.) correspondientes al grupo 3.

Los rangos cardinales crudos, sin embargo, no fueron usados en los análisis, sino la diferencia de rangos entre diadas. Esto se hizo ya que el índice de dominancia del macho alfa sesga fuertemente el rango promedio de los machos, quedando los conjuntos de hembras, por lo tanto, con rangos promedio por debajo del de estos, aun cuando en el ordenamiento jerárquico machos y hembras se entremezclan. En contraste, la diferencia de rangos iguala a hembras

con machos (incluyendo al macho alfa) en cuanto a las decisiones que deben tomar para interferir una afiliación. Las diferencias de rangos que se tomaron en cuenta fueron las siguientes: saboteador-emisor, saboteador-receptor y receptor-emisor. Una diferencia negativa entre saboteador y emisor o receptor significa que el saboteador era de mayor rango que el emisor o el receptor, mientras que una diferencia negativa entre emisor y receptor denota que el receptor era de mayor rango que el emisor. Al contrario, las diferencias positivas señalan que el saboteador o el emisor eran de rango inferior al otro animal.

Índices de amistad

Las relaciones de afiliación diádicas se obtuvieron de la frecuencia del aseo social. Se utilizó únicamente esta conducta de afiliación para calcular los índices de amistad, por ser la que mejor se ha estudiado y de la cual se conocen con certeza sus funciones cohesivas (ver Introducción). Debido a que en los macacos cola de muñón el aseo social está fuertemente sesgado por el parentesco (López-Vergara y col. 1989), se intentó obtener un índice de amistad independiente del parentesco. El procedimiento se describe a continuación. En primer lugar se obtuvieron los residuos estandarizados de las matrices de aseo, calculados de la suma del total de aseos intercambiados por cada pareja de individuos, de la siguiente manera:

$$z_{ij} = \frac{x_{ij} - m_{ij}}{\sqrt{m_{ij}}}$$

Donde z_{ij} es el residuo estandarizado de la díada ij obtenido a partir de sustraer el total x_{ij} de aseo intercambiado entre dicho par de animales del valor esperado m_{ij} (total de hilera \times total de columna / número total de datos) para dicha díada, dividido por la raíz cuadrada del valor esperado. Los residuos estandarizados de una tabla de contingencia de R hileras \times R columnas tienen una distribución aproximadamente normal con media cero y varianza 1, siempre y cuando el número total de datos sea mayor a R^2 (Fagen & Young 1978). Las matrices sociométricas semestrales de aseo social cumplan con dichos requisitos, dada la gran frecuencia con que este comportamiento se presenta en los macacos cola de muñón (la R^2 esperada de la matriz de mayor tamaño era 100, cuando el menor número de aseos registrados en un semestre fue de 1800 instancias). Los índices de amistad por grupo y semestre se muestran en las

Tablas 4 a 6. Un examen preliminar mostró una gran cantidad de índices positivos significativos (≥ 1.96). En general muchos de estos correspondieron a las relaciones de las madres con sus vástagos juveniles e infantes, los cuales no se incluyeron en los análisis. Por lo que no afectan los resultados y discusión posteriores.

Tabla 4. Índices de amistad en el grupo 1 a lo largo del estudio

| Febrero a junio de 1989 | | Receptor | | | | | |
|-------------------------|-----------|----------|----------|-------|---------|-------|-------|
| Emisor | Francisco | Gretel | Hipólita | Pepe | Titania | Tomás | Vico |
| Cuca | -4.11 | -3.16 | -0.89 | -4.71 | 16.84* | -3.77 | -0.28 |
| Francisco | | 12.57* | -3.02 | -2.64 | 0.50 | -0.90 | 1.47 |
| Gretel | | | 0.24 | -0.08 | -0.87 | -1.53 | -0.56 |
| Hipólita | | | | 10.56 | -1.68 | 1.54 | -2.95 |
| Pepe | | | | | -0.15 | 3.92 | 0.89* |
| Titania | | | | | | -1.84 | -2.97 |
| Tomás | | | | | | | 7.82 |

Julio a diciembre de 1989

| | Francisco | Gretel | Hipólita | Pepe | Titania | Tomás | Vico |
|-----------|-----------|--------|----------|-------|---------|-------|--------|
| Cuca | -1.75 | -2.65 | -2.47 | -4.63 | 16.45* | -2.36 | 0.10 |
| Francisco | | 9.01* | -3.71 | -3.64 | 2.01 | 1.56 | 2.02 |
| Gretel | | | -1.64 | 0.10 | 0.69 | 1.09 | 1.97 |
| Hipólita | | | | 16.62 | -1.59 | -1.99 | -1.85 |
| Pepe | | | | | -1.88 | 3.72 | -2.47* |
| Titania | | | | | | -1.76 | -3.34 |
| Tomás | | | | | | | 6.73 |

Enero a Junio de 1990

| | Esdras | Francisco | Gretel | Hipólita | Pepe | Titania | Tomás | Vico |
|-----------|--------|-----------|--------|----------|-------|---------|-------|--------|
| Cuca | -1.06* | -2.27 | -2.24 | -2.64 | -3.05 | 13.73* | -2.47 | -1.68 |
| Esdras | | -4.86 | 12.48 | -3.90 | -1.98 | -1.77* | -0.40 | 3.88 |
| Francisco | | | -6.52* | -2.90 | 4.01 | -1.07 | -0.76 | -0.10 |
| Gretel | | | | -6.60 | 10.44 | 3.59 | 0.62 | -2.77 |
| Hipólita | | | | | -8.83 | -2.19 | 4.61 | -1.15 |
| Pepe | | | | | | -8.75 | -3.04 | -2.97* |
| Titania | | | | | | | -5.78 | 7.52 |
| Tomás | | | | | | | | -2.67 |

Julio a diciembre de 1990

| | Esdras | Francisco | Gretel | Hipólita | Pepe | Titania | Tomás | Vico |
|-----------|--------|-----------|--------|----------|-------|---------|-------|--------|
| Cuca | 0.36* | -1.70 | -3.10 | -1.41 | -1.70 | 11.18* | -2.41 | 0.08 |
| Esdras | | -3.83 | -4.39 | -4.55 | -4.55 | 18.66 | -2.71 | -1.67 |
| Francisco | | | 13.91* | -5.49 | -0.49 | -4.53 | 2.98 | 6.56 |
| Gretel | | | | 0.08 | 3.32 | -2.64 | -0.48 | -0.34 |
| Hipólita | | | | | 12.19 | 2.95 | 3.05 | -2.69 |
| Pepe | | | | | | -6.34 | 4.51 | -0.60* |
| Titania | | | | | | | -4.19 | -1.04 |
| Tomás | | | | | | | | 2.71 |

* Indica una relación madre-hijo; • Indica una relación fraternal (por vía materna).

Tabla 5. Índices de amistad en el grupo 2 a lo largo de la duración del estudio

| Febrero a junio de 1989 | | | | | | | | | |
|---------------------------|----------|---------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Emisor | Receptor | | | | | | | | |
| | Carlos | Catrina | Damián | DJ | Jana | Lupe | Samuel | Tato | |
| Aura | -2.61 | 9.38* | -2.14 | -1.55 | 3.04* | -1.91 | -1.86* | -2.77* | |
| Carlos | | -1.37 | -2.68 | 11.79 | 0.16 | -2.93 | -0.62 | 3.70 | |
| Catrina | | | 1.75 | -4.02 | -2.26* | 5.68 | 3.44* | -2.47* | |
| Damián | | | | 1.43 | 3.85 | 2.15 | -1.44 | 1.91 | |
| DJ | | | | | -1.86 | -4.15 | -0.03 | 2.99 | |
| Jana | | | | | | 1.32 | 1.73* | -1.76* | |
| Lupe | | | | | | | 1.02 | 4.55 | |
| Samuel | | | | | | | | -0.43* | |
| Julio a diciembre de 1989 | | | | | | | | | |
| Emisor | Receptor | | | | | | | | |
| | Carlos | Catrina | Damián | DJ | Jana | Lupe | Samuel | Tato | |
| Aura | -2.84 | 11.85* | -2.41 | -2.12 | -2.20* | 2.45 | -2.62* | -3.66* | |
| Carlos | | -2.34 | -4.02 | 13.71 | 0.43 | -3.04 | -0.31 | 4.86 | |
| Catrina | | | 5.90 | -3.84 | -2.42* | 1.91 | -0.24* | -1.20* | |
| Damián | | | | 0.28 | 1.90 | 4.42 | -1.12 | 1.24 | |
| DJ | | | | | 2.83 | -5.61 | 1.80 | 1.28 | |
| Jana | | | | | | 2.40 | 1.23* | -0.34* | |
| Lupe | | | | | | | 4.70 | 3.78 | |
| Samuel | | | | | | | | -0.14* | |
| Enero a junio de 1990 | | | | | | | | | |
| Emisor | Receptor | | | | | | | | |
| | Aura | Carlos | Catrina | Damián | DJ | Jana | Lupe | Samuel | Tato |
| Aleph | -4.73 | -1.71 | 2.49 | 1.88 | 0.28 | 6.06 | 1.37 | -3.00 | -4.44 |
| Aura | | -3.88 | 1.13 | -4.81 | 15.94 | -0.91 | -2.50 | 0.01 | 1.28 |
| Carlos | | | -8.86 | 1.69 | -4.08 | -1.61 | 2.43 | 0.17 | 1.37 |
| Catrina | | | | -9.22 | -1.43 | 0.88 | 6.32 | 0.54 | 4.19 |
| Damián | | | | | -3.98 | 1.57 | -5.91 | 0.90 | 2.87 |
| DJ | | | | | | -6.32 | 0.77 | 0.95 | -0.16 |
| Jana | | | | | | | -10.25 | 5.74 | 2.06 |
| Lupe | | | | | | | | -6.18 | -0.32 |
| Samuel | | | | | | | | | -6.81 |
| Julio a diciembre de 1990 | | | | | | | | | |
| Emisor | Receptor | | | | | | | | |
| | Aura | Carlos | Catrina | Damián | DJ | Jana | Lupe | Samuel | Tato |
| Aleph | -1.05* | -3.43 | 14.59* | -4.93 | -2.38 | -0.93* | 3.20 | -2.64* | -3.98* |
| Aura | | -3.60 | -2.82* | 6.32 | 2.80 | 4.68* | 2.01 | -3.24* | -2.22* |
| Carlos | | | 1.45 | -4.77 | 20.45 | -2.27 | 0.47 | -2.21 | 0.71 |
| Catrina | | | | 0.49 | -4.32 | -1.17 | 6.72 | -0.52 | -3.46 |
| Damián | | | | | -3.87 | 4.34* | 3.72 | 3.58* | 2.38* |
| DJ | | | | | | -1.23 | -5.28 | 0.91 | 1.68 |
| Jana | | | | | | | -1.17 | -0.84* | 4.72* |
| Lupe | | | | | | | | 0.87 | -2.92 |
| Samuel | | | | | | | | | 7.82* |

* Indica una relación madre-hijo; * Indica una relación fraternal (por vía materna).

Tabla 6. Índices de amistad en el grupo 3 a lo largo del estudio

| Emisor | Receptor | | | | | | | | |
|----------------------------------|----------|--------|--------|--------|--------|---------|--------|---------|--------|
| | Canela | Darwin | Hansel | Isabel | Lila | Mariana | Nuria | Orestes | Poncho |
| Febrero a junio de 1989 | | | | | | | | | |
| Blas | -7.73 | -3.41 | 3.63 | -0.40 | 6.79 | -2.69 | 3.30 | 4.37 | -2.00 |
| Canela | | -2.64 | -1.20 | 0.26 | -0.37* | 12.52* | -1.31* | -3.36 | -0.15* |
| Darwin | | | -3.22 | 6.33* | 0.27 | -4.68* | 5.80 | -3.47 | 0.09 |
| Hansel | | | | -4.58 | -3.05 | 3.95 | -2.92 | 2.14 | -1.22 |
| Isabel | | | | | -5.86 | -5.08* | 1.39 | -1.54 | 8.48 |
| Lila | | | | | | -7.42* | -1.62* | 4.49 | 2.15* |
| Mariana | | | | | | | -3.38* | 0.29 | -1.81* |
| Nuria | | | | | | | | -6.97 | -3.61* |
| Orestes | | | | | | | | | -2.41 |
| Julio a diciembre de 1989 | | | | | | | | | |
| Blas | 3.57 | -3.26 | 0.78 | -0.78 | 0.00 | -1.23 | -1.82 | 6.25 | -3.34 |
| Canela | | -4.29 | -2.33 | -3.09 | 4.18* | 0.22* | 2.46* | 11.75 | -3.27* |
| Darwin | | | 3.95 | 3.71* | -1.09 | 10.48* | 0.09 | -4.59 | -1.18 |
| Hansel | | | | 5.47 | 1.97 | -4.59 | 5.55 | -4.02 | 0.38 |
| Isabel | | | | | -3.35 | 7.54* | -2.19 | 0.88 | -1.70 |
| Lila | | | | | | -3.84* | 2.20* | -2.48 | 12.82* |
| Mariana | | | | | | | -0.88* | -0.07 | 4.29* |
| Nuria | | | | | | | | 0.66 | -3.12* |
| Orestes | | | | | | | | | -3.09 |
| Enero a junio de 1990 | | | | | | | | | |
| Blas | -3.19 | -3.05 | -1.92 | 5.30 | -1.48 | 3.25 | 1.53 | 4.36 | -3.74 |
| Canela | | -3.52 | -0.17 | -3.78 | 6.72* | 0.40* | 3.42* | 5.31 | -1.39* |
| Darwin | | | 4.78 | 2.03* | -0.66 | 9.30* | -1.26 | -4.76 | 0.95 |
| Hansel | | | | 4.14 | 2.35 | -5.80 | 7.72 | -5.12 | 0.89 |
| Isabel | | | | | -4.79 | 3.38* | -3.30 | 5.99 | -3.39 |
| Lila | | | | | | -5.51* | -0.46* | 0.30 | 14.66* |
| Mariana | | | | | | | -1.84* | 5.09 | 3.34* |
| Nuria | | | | | | | | 2.93 | -3.25* |
| Orestes | | | | | | | | | -4.59 |
| Julio a diciembre de 1990 | | | | | | | | | |
| Blas | -4.27 | -3.47 | 5.86 | 2.85 | -2.01 | -1.13 | 7.64 | -4.40 | |
| Darwin | | 2.28 | 2.14* | -1.31 | 8.71* | -1.10 | -1.83 | -2.09 | |
| Hansel | | | 4.07 | 6.22 | -5.28 | 5.62 | -4.94 | -0.36 | |
| Isabel | | | | -4.04 | 5.42* | -2.49 | 1.30 | -3.67 | |
| Lila | | | | | -4.93* | 0.78* | -1.53 | 13.23* | |
| Mariana | | | | | | 0.14* | 2.42 | 5.23* | |
| Nuria | | | | | | | 7.12 | -3.86* | |
| Orestes | | | | | | | | | -1.69 |

* Indica una relación madre-hijo; • Indica una relación fraternal (por vía materna).

Expectativas de actitud de interferencia por individuo y contexto

Los datos requeridos para comparar las posibilidades de que cada animal fuera interferido en su comportamiento cuando se hallaba solitario o durante una interacción de afiliación se tomaron respectivamente del banco de datos arriba referido y de las grabaciones en video. Dado que dichas frecuencias fueron obtenidas por dos diferentes técnicas de registro, y siendo la muestra proveniente del banco de datos mucho mayor que la de las grabaciones en video, en lugar de comparar directamente las frecuencias o las proporciones de interferencias, se calculó la verosimilitud bayesiana⁷ (Freund 1992; Lindley 1992) de que cada animal fuera interrumpido en su actividad por un Ataque, Amenaza, Presencia o conducta Disimulada de un tercero, de acuerdo al contexto en que ocurría dicha interrupción. Para tal efecto fueron estimadas las siguientes probabilidades por individuo:

$$P(A_i|B_r \cap C_j) = \frac{P(A_i \cap B_r \cap C_j)}{P(B_r \cap C_j)}$$

en el que el término de la izquierda denota la probabilidad *a posteriori* de que el animal A_i (Aleph, Aura, Blas, etc.) interrumpiera su actividad dado que había ocurrido la conducta B_r (Ataque, Amenaza, Presencia o Disimulada) en el contexto C_j (solitario o en afiliación). Las probabilidades *a priori* de las ocurrencias conjuntas o simultáneas de A_i , B_r y C_j (numerador) fueron calculadas como:

$$\frac{N(A_i B_r C_j)}{N(C_j)}$$

Donde $N(A_i B_r C_j)$ corresponde al número de ocasiones en que simultáneamente fueron registradas interferencias al animal i , por medio de la conducta r en el contexto j (por ejemplo, número de ataques dirigidos a Blas durante una afiliación). En tanto que $N(C_j)$ corresponde a la frecuencia de ocurrencia del contexto j para cada grupo, o sea el total de afiliaciones (interferidas o no) o el total de registros de

⁷ En un sentido matemático estricto estos estimados no corresponden exactamente a una probabilidad, sino a una posibilidad o contingencia. En inglés a dichas estimaciones se les conoce como *likelihoods*, para diferenciarlos de las verdaderas probabilidades. Sin embargo, en el español no se ha acuñado un término que permita diferenciarlos tanto en un sentido técnico como coloquial, por lo cual en la presente tesis me refiero a dichas estimaciones como verosimilitudes.

conductas no sociales (interrumpidas o no) en cada uno de los grupos de macacos. De manera similar, las probabilidades *a priori* correspondientes al denominador de la función bayesiana ($P(B_r \cap C_j)$) se calcularon como:

$$\frac{N(B_r C_j)}{N(C_j)}$$

En este caso, $N(B_r C_j)$ corresponde a la frecuencia por grupo de las conductas de interferencia r en cada uno de los contextos j . Al combinar las expresiones anteriores el cálculo de las verosimilitudes bayesianas se reduce en la práctica a:

$$P(A_i | B_r \cap C_j) = \frac{N(A_i B_r C_j)}{N(B_r C_j)}$$

Sin embargo, dado que las afiliaciones podían ser interferidas por medio de 7 actitudes distintas —no solamente 4— y un animal puede ser registrado en más de 2 contextos (p. ej., copulando), las verosimilitudes fueron re-normalizadas para cumplir con la condición:

$$\sum_{r=1}^4 P(A_i | B_r \cap C_j) = 1,$$

ya que la suma de dichas estimaciones por individuo no alcanzaba a ser 1, dado el déficit de información mencionado al principio de la frase. La Tabla 8 muestra los estimados bayesianos por individuo, actitud con que eran interferidos y contexto.

Una medida adicional que puede evaluarse a partir de la división de las verosimilitudes bayesianas es lo que los apostadores llaman los momios o razón de ventaja. Esta medida nos dice a cuanto ascienden las posibilidades de que un evento ocurra sobre otro. Así, a partir de los datos de la Tabla 8 podemos ver que la posibilidad de que Catrina recibiera una Ataque durante una afiliación era 1.4 (0.108/0.079) veces mayor a cuando solitaria; o que las posibilidades de que Darwin, ante la Presencia de un tercero, interrumpiera una afiliación eran 2.3

(0.537/0.234) veces mayores a que cesara su actividad en curso ante la misma situación en contextos no-sociales.

Análisis

Con excepción de los análisis de las estimaciones bayesianas, para cumplir con la condición de independencia en los datos individuales, se usó una muestra de 237 datos de un total de 275. Esta muestra se obtuvo promediando las latencias de interferencia por tríada, obteniéndose un listado en el cual cada protagonista de las interferencias estaba representado una única vez como emisor, receptor o saboteador.

Para identificar los factores sociales que diferenciaban a machos de hembras en la frecuencia de interferir a los actores de la afiliación, se llevó a cabo un análisis multivariado de regresión logística (Jovell 1995). Este análisis permite calcular, para una variable dependiente dicotómica (1 ó 0), la verosimilitud de que ésta ocurra en función de la influencia de cada variable independiente. Se usó el método de introducción en un solo paso de todas las variables a la función modelo y de ahí se eligieron como variables discriminantes aquellas cuya aportación al modelo lineal antes descrito era significativa. La variable dicotómica dependiente en el análisis de regresión logística fue el sexo del saboteador (macho=0, hembra=1). Los 3 grupos de variables independientes principales, cada uno compuesto por 3 variables subordinadas, sobre las cuales se llevó a cabo la regresión se detallan en la Tabla 7.

Tabla 7. Listado y descripción de las variables independientes usadas en el análisis multivariado de regresión logística

| Grupos de variables | Tipo | Descripción |
|--|--------------------------------|--|
| Parentesco | | |
| Entre el saboteador y el emisor | Continua y después categórica* | Coefficiente de parentesco del saboteador y el emisor de la afiliación. |
| Entre el saboteador y el receptor | Continua y después categórica | Coefficiente del parentesco del saboteador y el receptor de la afiliación. |
| Entre el emisor y el receptor | Continua y después categórica | Coefficiente de parentesco del emisor de la afiliación y el receptor. |
| Amistad | | |
| Entre el saboteador y el emisor | Continua y después categórica | Índice de afiliación o amistoso entre el saboteador y el emisor de la afiliación. |
| Entre el saboteador y el receptor | Continua y después categórica | Índice de amistad entre el saboteador y el receptor de la afiliación. |
| Entre el emisor y el receptor | Continua y después categórica | Índice de amistad entre el emisor y el receptor de la afiliación. |
| Rango social | | |
| Diferencia de los rangos sociales del saboteador con el emisor | Continua y después categórica | Diferencia de los índices de dominancia del saboteador y el emisor de la afiliación. |
| Diferencia de los rangos sociales del saboteador con el receptor | Continua y después categórica | Diferencia de los índices de dominancia del saboteador y el receptor de la afiliación. |
| Diferencia de los rangos sociales del emisor y el receptor | Continua y después categórica | Diferencia de los índices de dominancia del emisor y el receptor de la afiliación. |

* Estas variables fueron transformadas a categóricas para facilitar los análisis univariados (véase texto).

El modelo lineal hipotético consistió en una función de la siguiente forma:

$$\log\left(\frac{P(\text{hembra})}{P(\text{macho})}\right) = \beta_0 + \beta_1(r_{\text{emisor-saboteador}}) + \beta_2(r_{\text{receptor-saboteador}}) + \beta_3(r_{\text{emisor-receptor}}) + \dots$$

$$+ \beta_4(r_{\text{emisor-saboteador} \times \text{receptor-saboteador}}) + \beta_5(r_{\text{emisor-saboteador} \times \text{emisor-receptor}}) + \dots$$

$$+ \beta_6(r_{\text{emisor-saboteador} \times \text{receptor-saboteador}}) + \beta_7(r_{\text{emisor-saboteador} \times \text{receptor-saboteador}}) + \dots$$

$$+ (r_{\text{emisor-saboteador} \times \text{emisor-receptor}})(r_{\text{emisor-saboteador} \times \text{receptor-saboteador}}) + \dots$$

$$+ \beta_{12}((\text{rang}q_{\text{emisor}} - \text{rang}q_{\text{saboteador}})(\text{rang}q_{\text{receptor}} - \text{rang}q_{\text{saboteador}}))$$

$$(\text{rang}q_{\text{receptor}} - \text{rang}q_{\text{emisor}}).$$

caracterizada por los efectos principales de las variables independientes y las interacciones de segundo y tercer orden entre variables correspondientes al mismo grupo. Las interacciones entre variables pertenecientes a diferentes categorías (p.ej., sexo por amistad) no se incluyeron en el modelo, para mantenerlo lo más parsimonioso posible.

Una vez identificadas las variables de peso para diferenciar machos de hembras saboteadoras se llevaron a cabo análisis univariados con el fin de ahondar en

estas diferencias. Las variables continuas (parentesco, amistad y diferencia de rango social) fueron transformadas a variables categóricas con el fin de facilitar los análisis y su comprensión. Las categorías en las que cada una de las variables continuas se dividió se describen en las secciones correspondientes. Asimismo, para buscar diferencias entre sexos en los comportamientos usados para interferir, estos últimos se agruparon en tres categorías conductuales: Agonistas (Agresión, Amenaza y Frustrar), Aseo Competitivo (Competencia y Reemplazo) y Presencia. Juego y Disimulada no aparecieron en la muestra de los animales subadultos y adultos, por lo mismo no se incluyen. Los contrastes pareados entre machos y hembras se llevaron a cabo por medio de la prueba de la prueba binomial (Siegel y Castellan 1988), pues el tamaño de las muestras a comparar incluía muchos valores pequeños ($n < 36$).

Resultados

Identidad de los actores de la afiliación y expectativa de sufrir una interferencia cuando solitarios o involucrados en una afiliación

La Tabla 8 muestra las verosimilitudes bayesianas por individuo y sexo de que su actividad de afiliación o no-social fuera interrumpida por un Ataque, una Amenaza, la Presencia de un tercer sujeto o una actitud Disimulada. Un examen detallado de la tabla permite apreciar una considerable variabilidad inter e intraindividual. En las hembras las posibilidades de recibir un Ataque, una Amenaza o retirarse ante la Presencia de un tercero fueron significativamente mayores cuando estaban involucradas en una afiliación a cuando se hallaban solitarias (los resultados de los análisis estadísticos se muestran en la Tabla). En los machos ningún contraste resultó significativo. Al parecer, los machos dominantes (Damian, Orestes y Pepe) sesgaban las distribuciones, ya que rara vez fueron atacados o amenazados durante una afiliación. Al sacarlos de los análisis, se incrementó la posibilidad de ser atacados durante una afiliación, aunque la diferencia no llegó a ser significativa (solitarios: media \pm error estándar = 0.176 ± 0.047 ; en afiliación: 0.315 ± 0.088 ; Prueba de la diferencia de rangos de Wilcoxon $T^* = 55$, $N = 13$, N.S.). En cuanto a la Amenaza, está también mostró únicamente una tendencia a aumentar durante las afiliaciones (solitarios: 0.181 ± 0.051 ; en afiliación: 0.274 ± 0.074 ; $T^* = 66$, $N = 13$, $P = 0.084$). Interrumpir una afiliación debido a la Presencia de un tercero en comparación con estar solitario fue significativa en los machos, solamente al sacar a los dominantes de los análisis (solitarios: 0.554 ± 0.084 ; en afiliación: 0.269 ± 0.074 ; $T^* = 76$, $N = 13$, $P = 0.02$). En cuanto a finalizar la afiliación debido a la conducta Disimulada de un tercero, ni en hembras o machos la verosimilitud fue distinta cuando se hallaban entregados a una afiliación o solitarios.

Tabla 8. Estimados bayesianos de la verosimilitud de ocurrencia de una interferencia debida a una de cuatro conductas distintas cuando los animales se encontraban solitarios o afiliando

| Sujeto | Sexo | Ataque | | Amenazar | | Presencia | | Disimulada | |
|-------------|--------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|
| | | Solitario | Afiliando | Solitario | Afiliando | Solitario | Afiliando | Solitario | Afiliando |
| Aura | Hembra | 0.234 | 0.394 | 0.294 | 0.264 | 0.341 | 0.342 | 0.004 | 0.000 |
| Canela | Hembra | 0.079 | 0.108 | 0.121 | 0.390 | 0.769 | 0.502 | 0.031 | 0.000 |
| Catrina | Hembra | 0.016 | 0.176 | 0.016 | 0.302 | 0.140 | 0.382 | 0.800 | 0.141 |
| Cuca | Hembra | 0.359 | 0.211 | 0.452 | 0.362 | 0.184 | 0.427 | 0.006 | 0.000 |
| Gretel | Hembra | 0.094 | 0.153 | 0.067 | 0.000 | 0.766 | 0.298 | 0.072 | 0.549 |
| Hipólita | Hembra | 0.306 | 0.437 | 0.108 | 0.000 | 0.578 | 0.189 | 0.008 | 0.374 |
| Isabel | Hembra | 0.254 | 0.528 | 0.044 | 0.272 | 0.693 | 0.200 | 0.009 | 0.000 |
| Jana | Hembra | 0.296 | 0.293 | 0.270 | 0.566 | 0.256 | 0.111 | 0.030 | 0.029 |
| Lila | Hembra | 0.208 | 0.141 | 0.099 | 0.290 | 0.642 | 0.116 | 0.050 | 0.453 |
| Lupe | Hembra | 0.054 | 0.162 | 0.052 | 0.358 | 0.725 | 0.201 | 0.116 | 0.278 |
| Mariana | Hembra | 0.099 | 0.099 | 0.099 | 0.358 | 0.621 | 0.263 | 0.180 | 0.280 |
| Nuria | Hembra | 0.173 | 0.201 | 0.072 | 0.341 | 0.673 | 0.105 | 0.062 | 0.353 |
| Titania | Hembra | 0.171 | 0.194 | 0.059 | 0.350 | 0.698 | 0.077 | 0.053 | 0.380 |
| Media | | 0.191 | 0.261 | 0.151 | 0.278 | 0.502 | 0.259 | 0.128 | 0.202 |
| E.E. | | 0.033 | 0.041 | 0.036 | 0.043 | 0.062 | 0.034 | 0.062 | 0.053 |
| T** | | 74 | | 76 | | 81 | | 34 | |
| P | | 0.024 | | 0.016 | | 0.005 | | N.S. | |
| Aleph | Macho | 0.003 | 0.636 | 0.006 | 0.364 | 0.989 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| Blas | Macho | 0.097 | 0.000 | 0.067 | 0.187 | 0.829 | 0.229 | 0.007 | 0.584 |
| Carlos | Macho | 0.046 | 0.606 | 0.016 | 0.000 | 0.591 | 0.394 | 0.301 | 0.000 |
| Damián | Macho | 0.022 | 0.000 | 0.020 | 0.000 | 0.473 | 1.000 | 0.455 | 0.000 |
| Darwin | Macho | 0.459 | 0.244 | 0.298 | 0.219 | 0.234 | 0.537 | 0.009 | 0.000 |
| DJ | Macho | 0.034 | 0.000 | 0.032 | 0.256 | 0.430 | 0.086 | 0.458 | 0.657 |
| Esdras | Macho | 0.027 | 1.000 | 0.052 | 0.000 | 0.922 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| Francisco | Macho | 0.439 | 0.129 | 0.282 | 0.442 | 0.268 | 0.223 | 0.011 | 0.206 |
| Hansel | Macho | 0.050 | 0.000 | 0.032 | 0.000 | 0.914 | 1.000 | 0.005 | 0.000 |
| Orestes | Macho | 0.212 | 0.172 | 0.684 | 0.000 | 0.000 | 0.342 | 0.104 | 0.485 |
| Pepe | Macho | 0.027 | 0.000 | 0.022 | 0.000 | 0.946 | 1.000 | 0.004 | 0.000 |
| Poncho | Macho | 0.414 | 0.529 | 0.388 | 0.259 | 0.198 | 0.212 | 0.000 | 0.000 |
| Samuel | Macho | 0.223 | 0.115 | 0.266 | 0.804 | 0.372 | 0.032 | 0.011 | 0.050 |
| Tato | Macho | 0.042 | 0.505 | 0.087 | 0.000 | 0.817 | 0.292 | 0.016 | 0.202 |
| Tomás | Macho | 0.278 | 0.336 | 0.223 | 0.288 | 0.468 | 0.243 | 0.031 | 0.134 |
| Vico | Macho | 0.178 | 0.000 | 0.612 | 0.748 | 0.178 | 0.252 | 0.032 | 0.000 |
| Media | | 0.159 | 0.267 | 0.193 | 0.223 | 0.539 | 0.365 | 0.009 | 0.145 |
| E.E. | | 0.040 | 0.076 | 0.054 | 0.066 | 0.081 | 0.086 | 0.040 | 0.057 |
| T* | | 73 | | 80 | | 44 | | 59 | |
| P | | N.S. | | N.S. | | N.S. | | N.S. | |
| Media total | | 0.173 | 0.264 | 0.174 | 0.245 | 0.523 | 0.317 | 0.107 | 0.170 |
| EE. | | 0.026 | 0.045 | 0.034 | 0.041 | 0.052 | 0.050 | 0.035 | 0.039 |
| T* | | 277 | | 305 | | 99 | | 227 | |
| Z | | -1.287 | | -1.892 | | -2.562 | | -1.308 | |
| P | | N.S. | | 0.058 | | 0.010 | | N.S. | |

* T de Wilcoxon; se muestra la suma de los rangos positivos.

Por otro lado, el rango social promedio de las hembras estacorrelacionado con la verosimilitud de interferencia por medio de algunas conductas particulares, dependiendo de estar sola o involucrada en una afiliación. De esta manera, la posibilidad de recibir una agresión cuando sola incrementaba significativamente conforme el rango de la hembra era menor ($r_s=0.813$, $N=13$, $P=0.0007$). Por el contrario, interrumpir una afiliación ante la Presencia de un tercero aumentaba conforme era mayor el rango de la hembra ($r_s=-0.648$, $N=13$, $P=0.016$). Para los machos, al igual que en las hembras, la posibilidad de recibir una Agresión aumentaba significativamente conforme era de menor rango y se hallaba solo ($r_s=0.573$, $N=16$, $P=0.02$).

Diferencias sexuales en la elección de los animales a los cuales Interferir

El objetivo de los análisis que se presentan a continuación era mostrar si los vínculos de los tres protagonistas de la interferencia influyen en la frecuencia con que eran interferidos. El análisis multivariado de regresión logística mostró que las diferencias en la frecuencia de interferencia entre hembras y machos saboteadores se debían a los efectos significativos de 3 de las 22 variables independientes (Ajuste del modelo: $\chi^2=48.334$, $g.l.=3$, $P<0.001$). El 39% de los datos aportó la mayor parte de la varianza a la regresión (coeficiente de regresión de Nagelkerke $R^2=0.389$). Las variables que contribuyeron a diferenciar machos de hembras saboteadoras fueron todas interacciones de segundo grado. Enumeradas en orden de importancia, de acuerdo a su carga (o correlación parcial), estas son: 1) la interacción entre el parentesco emisor-receptor por el parentesco saboteador-emisor; 2) la interacción entre la diferencia de rango saboteador-emisor por la diferencia de rango saboteador-receptor; 3) la amistad emisor-receptor por la amistad saboteador-receptor. Las correlaciones parciales son pequeñas, lo cual muestra que a ninguna variable en particular se le puede atribuir el ajuste significativo del modelo.

El examen de los coeficientes β positivos permite advertir que las hembras tenían una mayor probabilidad de actuar como saboteadoras cuando estaban emparentadas con el emisor y el receptor de la afiliación y en relación a su diferencia de rango con el emisor. En las 2 variables restantes, las diferencias de rango con el emisor y el receptor de la afiliación y las amistades con el emisor y el receptor, los machos tenían una mayor probabilidad de actuar como sabo-

teadores. La exponencial del coeficiente β (e^β o $\exp[\beta]$) expresa la razón de momios⁸ de un sexo sobre otro. Los momios se estiman de la siguiente manera:

$$\text{Momios} = \frac{P(\text{hembra})}{P(\text{No-hembra})};$$

de manera tal que la razón de momios se calcula como:

$$\text{Momios} \left(\frac{\text{hembra}}{\text{macho}} \right) = \frac{\frac{P(\text{hembra})}{P(\text{no-hembra})}}{\frac{P(\text{macho})}{P(\text{no-macho})}}$$

Ya que $P(\text{no-hembra})=P(\text{macho})$ y $P(\text{no-macho})=P(\text{hembra})$, la razón de momios se transforma a:

$$\text{Momios} \left(\frac{\text{hembra}}{\text{macho}} \right) = \frac{P(\text{hembra})}{P(\text{macho})},$$

Si recordamos que el modelo de regresión logística está definido como:

$$\log \left(\frac{P(\text{hembra})}{P(\text{macho})} \right) = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \dots + \beta_p X_p,$$

entonces

$$\text{Exp} \left[\log \left(\frac{P(\text{macho})}{P(\text{hembra})} \right) \right] = e^{\beta_0 + \beta_1 X_1 + \dots + \beta_p X_p},$$

y la expresión e^β corresponde a la razón de momios.

La e^β para las variables continuas indica el cambio en la razón de momios cuando la variable X_i aumenta una unidad, es decir a X_i+1 . Esto señala que la posibilidad de que fuera una hembra la saboteadora, en lugar de un macho, incrementaría más de un millón de veces ($e^\beta=2.0 \times 10^{13}$) veces si el parentesco con respecto al emisor y al receptor pasara de 0 a 1. Esto es irreal en situaciones naturales pero podría ser factible si se trataran de clonas de la hembra. Igualmente, la posibilidad de que un macho fuera el saboteador aumentaba 1.2 (1/0.81) veces con relación a las hembras, al aumentar en una unidad la diferencia en rango entre el saboteador y el emisor y el receptor de la afiliación. Es decir, conforme emisor y saboteador aumentaban en grado de subordinación

⁸ He traducido el término inglés "odds" por momio. Donde por momio se entiende lo que se da o se obtiene por encima de lo que corresponde a una probabilidad o verosimilitud.

con respecto al saboteador. También, conforme aumentaba la amistad entre el emisor y el receptor junto con la amistad entre el saboteador y el receptor, la verosimilitud de que un macho fuera el saboteador acrecentaba en 5.55 veces con respecto a las hembras, al incrementar simultáneamente las amistades entre emisor-receptor y saboteador-receptor. Los efectos específicos de cada una de estas variables, con relación al sexo del saboteador, se analizan a continuación.

Tabla 9. Variables, coeficientes (β), errores estándar, significancia, correlaciones y exponenciales de los coeficientes en el orden que entraron al modelo multivariado de regresión logística como discriminantes entre las interferencias de machos y hembras

| Variable | β | Error estándar | p | R ^a | Exp(β) ^b | Intervalo de confianza al 95% | |
|--|---------|----------------|-------|----------------|-----------------------------|-------------------------------|--------------------|
| | | | | | | Inferior | Superior |
| Parentesco entre el emisor y el receptor por parentesco entre el saboteador y el emisor | 29.97 | 7.15 | 0.000 | 0.38 | 2×10^{13} | 8.4×10^5 | 7×10^{19} |
| Diferencia de rango entre el saboteador y el emisor por la diferencia de rango entre el saboteador y el receptor | -0.20 | 0.05 | 0.000 | -0.35 | 0.81 | 0.73 | 0.90 |
| Amistad entre el emisor y el receptor por la amistad entre el saboteador y el receptor | -0.02 | 0.01 | 0.045 | -0.18 | 0.98 | 0.96 | 1.00 |

^a Coeficiente de correlación parcial; equivale a la carga (y su dirección) de la variable al modelo lineal.

^b Razón de ventaja de interferir una afiliación con relación a las probabilidades de las hembras sobre los machos.

Efectos del parentesco

La influencia del parentesco en la distinción entre machos y hembras saboteadores resultó de la interacción entre el parentesco del emisor con el receptor y el saboteador. Para facilitar los análisis univariados y la comprensión de este efecto los datos del parentesco con respecto al saboteador fueron categorizados de la siguiente manera: parentesco cercano ($r \geq 0.25$), lejano ($0.25 > r \geq 0.125$) y parentesco nulo ($r < 0.125$). Esto, como se muestra en la Tabla 12, resultó en 18 combinaciones posibles entre los tres animales.

Tabla 10. Diferencias sexuales en las interferencias con relación a los parentescos entre el saboteador, el emisor y el receptor de la afiliación

| Parentesco emisor-receptor | Parentesco emisor-saboteador | | | | | | | | |
|-------------------------------|------------------------------|--------|----------------|--------|--------|-------|-------|--------|-------|
| | Cercano | | | Lejano | | | Nulo | | |
| | Macho | Hembra | P ^a | Macho | Hembra | P | Macho | Hembra | P |
| Cercano | 6 | 19 | 0.007 | 0 | 8 | 0.004 | 36 | 14 | 0.003 |
| % | 5 | 16 | | 0 | 7 | | 30 | 12 | |
| Lejano | 0 | 11 | 0.001 | 0 | 3 | N.S. | 9 | 6 | N.S. |
| % | 0 | 9 | | 0 | 3 | | 7 | 5 | |
| Nulo | 15 | 21 | N.S. | 0 | 0 | N.S. | 55 | 34 | 0.034 |
| % | 12 | 18 | | 0 | 0 | | 45 | 29 | |

^a Se usó la prueba binomial para todas las comparaciones entre machos y hembras saboteadoras.

Se aprecia en la Tabla 10 que los machos nunca interfirieron una afiliación en la cual mantenían un parentesco lejano con el emisor de la afiliación. Igualmente, las hembras tampoco interfirieron ninguna afiliación entre un emisor no-pariente con un receptor emparentado lejanamente, además de interferir escasamente afiliaciones entre emisores cercana y lejanamente emparentados con el receptor, pero lejanamente emparentados con la saboteadora.

Las hembras interfirieron significativamente más que los machos (40/46; $P < 0.0001$) afiliaciones donde el parentesco emisor-receptor y el parentesco saboteador-emisor iba de cercano a lejano, es decir, donde los tres animales estaban emparentados. De estas, las hembras interfirieron un mayor número de afiliaciones donde una hembra era la receptora (28/40; prueba binomial: $P = 0.008$), particularmente interacciones de una hembra a otra (18/24; prueba binomial: $P = 0.0119$). Se interrumpieron significativamente más interacciones donde la madre de la saboteadora era el objeto de la afiliación (15/40), que las afiliaciones de la madre hacia un hermano (4/40; $P = 0.01$) u otro pariente (3/40; $P = 0.004$); además de las afiliaciones entre hermanos (8/40; $P = 0.01$); pero no más que las interacciones entre hermanos y primos (10/40; $P = 0.212$). Las afiliaciones con la madre fueron interferidas en la misma medida por medio de comportamientos Agonistas (5/15), Aseo Competitivo (4/15) y Presencia (6/15). Por el contrario, las afiliaciones entre hermanos o entre hermanos y primos fueron interferidas significativamente más por actos Agonistas (hermanos:

11/12; hermanos y primos: 7/13), que por Aseo Competitivo (hermanos 1/12: $P=0.003$; hermanos y primos: 3/13: $P=0.046$) o Presencia (hermanos: 0/12: $P<0.001$; hermanos y primos: 3/13: $P=0.046$).

A diferencia de las hembras, los machos interfirieron primordialmente interacciones donde su parentesco con el emisor era nulo (100/154; $P=0.0001$), especialmente aquellas dadas en las cuales el parentesco entre los tres animales era nulo (55/91; $P=0.03$), pero también aquellas donde el parentesco emisor-receptor era cercano (Tabla 10). En el caso donde el parentesco emisor-receptor era nulo, los machos interfirieron en igual proporción cualquier combinación de sexos de los actores, e indistintamente emplearon actos Agonistas (24/55) o Presencia (28/55), aunque la Presencia se usó significativamente más cuando el receptor era hembra (20/28: $P=0.02$). Cuando el emisor y el receptor estaban cercanamente emparentados, la mayoría de las interferencias fueron a afiliaciones que iban de una hija o hijo hacia su madre (29/36: $P=0.0001$), siendo las interferencias Agonistas significativamente más usadas que la Presencia (23/35: $P=0.04$) y el Aseo Competitivo (23/24: $P<0.001$). A su vez, la Presencia fue más usada que el Aseo Competitivo (12/13: $P=0.002$). En esta situación particular ambos, el emisor y la madre tenían un rango menor que el saboteador (diferencia de rangos emisor-saboteador: -3.1 ± 0.4 ; madre-saboteador: -2.7 ± 0.4).

Efectos de la diferencia de rangos

La contribución de las diferencias de rangos se debió al efecto de la diferencia de rango entre el saboteador y el receptor por la diferencia de rango entre el saboteador y el emisor. Los análisis univariados se hicieron nuevamente en variables categóricas con respecto a la diferencia de rango con el saboteador: emisor y receptor subordinados, emisor subordinado y receptor dominante, emisor dominante y receptor subordinado, emisor y receptor dominantes. Tanto machos como hembras mostraron la misma tendencia a interferir máximamente aquellas dadas en las cuales ambos actores les eran subordinados, decreciendo linealmente el número de interferencias hasta llegar a un mínimo cuando ambos actores eran dominantes sobre ellos (Figura 12). Asimismo, la concordancia entre ambas distribuciones (hembras y machos saboteadores) fue significativa (τ de de Kruskal y Goodman=0.047, $P=0.011$).

Se encontró que los machos interrumpían significativamente más que las hembras las diadas donde ambos actores les eran subordinados (81/140; $P=0.038$). Además de que la diferencia de rango promedio entre el receptor y el emisor era significativamente menor que en las hembras (diferencia de rango entre el receptor y el emisor; machos: 0.23 ± 0.16 ; hembras: 0.65 ± 0.14 ; $t_3=1.987$, g.l.=138, $P=0.049$). Es decir, aunque tanto machos como hembras interfirieron afiliaciones entre actores que ocupaban un rango social cercano, los machos interrumpían de preferencia aquellos empatados o casi empatados en rango social. Además, los machos interfirieron de preferencia diadas donde el receptor era hembra (57/81; $P=0.0001$), mientras que las hembras interfirieron por igual cualquier combinación de sexos. Hembras y machos interfirieron en la misma proporción por medio de conductas Agonistas (hembras: 33/68; machos: 35/68). Las hembras usaron más el Aseo Competitivo para interferir (hembras: 6/8; machos: 2/8), sin que esta diferencia fuera significativa. En cambio, la interferencia por medio de la Presencia fue significativamente mayor en los machos (machos: 43/63; hembras: 20/63; $P=0.002$).

Las hembras tendieron a interrumpir más que los machos aquellas diadas donde el emisor era subordinado y el receptor dominante (33/53; $P=0.09$) o donde el emisor era dominante y el receptor subordinado (12/16, $P=0.08$). Al combinar ambas situaciones se confirmó que las hembras interferían significativamente más que los machos las diadas donde uno de los actores era dominante sobre ellas y el otro subordinado (45/69; $P=0.016$). Este sesgo se debió a que las hembras interferían las interacciones de sus madres, tanto cuando eran las emisoras (7/7; $P=0.008$) o las receptoras (19/20; $P<0.001$), siendo que las madres eran en promedio dominantes sobre las hijas (diferencia de rangos promedio: -0.82 ± 0.2). Tal como se describió en la sección anterior, no hubo diferencias en los comportamientos usados para interferir a las madres.

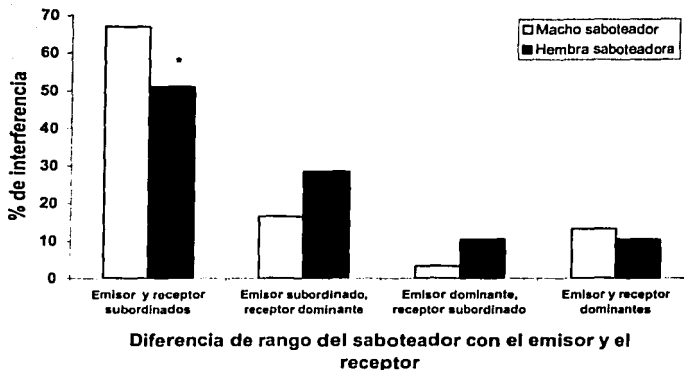


Figura 12. Porcentaje de interferencia debida a los machos (barras vacías) o a las hembras (barras sombreadas) de acuerdo a la diferencia de rango que guardaban con el emisor y el receptor de la afiliación. *: $P < 0.05$.

Efectos de la amistad

Pese a que la amistad fue una de las variables independientes que aportó la menor varianza al modelo logístico, la amistad entre el saboteador y el emisor por la amistad entre el emisor y el receptor calificó como una de las variables discriminantes. En los análisis univariados las amistades fueron categorizadas de la siguiente manera: nula (índice de amistad ≤ -1), escasa ($-1 < \text{índice de amistad} < 1$), cercana a intensa (índice de amistad ≥ 1).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 11. Diferencias sexuales en las interferencias con relación a las amistades entre el saboteador, el emisor y el receptor de la afiliación

| Amistad emisor-receptor | Amistad interferidor-receptor | | | | | | | | |
|-------------------------|-------------------------------|--------|----------------|--------|--------|------|---------|--------|-------|
| | Nula | | | Escasa | | | Cercana | | |
| | Macho | Hembra | P ^a | Macho | Hembra | P | Macho | Hembra | P |
| Nula | 16 | 13 | N.S. | 15 | 10 | N.S. | 10 | 15 | N.S. |
| % | 13 | 11 | | 12 | 9 | | 8 | 13 | |
| Escasa | 10 | 16 | N.S. | 15 | 12 | N.S. | 8 | 17 | 0.04 |
| % | 8 | 14 | | 12 | 10 | | 7 | 15 | |
| Cercana | 14 | 11 | N.S. | 10 | 16 | N.S. | 22 | 6 | 0.002 |
| % | 12 | 9 | | 8 | 14 | | 18 | 5 | |

^aSe usó la prueba binomial para todas las comparaciones entre machos y hembras saboteadoras.

La Tabla 11 muestra la distribución de las interferencias con relación a las amistades emisor-receptor y saboteador-receptor. En general, tanto machos como hembras interferían por igual afiliaciones donde la amistad entre el emisor y el receptor iba de nula a cercana, mientras que la del saboteador iba de nula a escasa. Las diferencias entre sexos surgieron en cuanto a la cercanía del receptor con el saboteador: las hembras interfirieron significativamente más que los machos dadas donde su amistad con el receptor de la afiliación era cercana, en tanto que la amistad entre el emisor y el receptor era escasa. La mayor cantidad de interferencias fue dirigida hacia dadas donde la hembra saboteadora mantenía una amistad cercana con un receptor macho (14/17: $P=0.006$) y un parentesco de lejano a nulo (14/14). El parentesco no tuvo influencia en el patrón de interferencias. En cambio, el rango sí tuvo una influencia, pues las hembras saboteadoras eran de mayor rango que los emisores (diferencia de rangos saboteadora-emisor: -1.17 ± 0.4 ; $t_{\text{pareada}}=3.122$, g.l.=16, $P=0.007$), el emisor era de menor rango que el receptor (diferencia de rangos emisor-receptor: 0.8 ± 0.4 ; $t_{\text{pareada}}=2.275$, g.l.=16, $P=0.037$), y la saboteadora y el receptor compartían el mismo rango (diferencia de rango: -0.31 ± 0.8 ; $t_{\text{pareada}}=1.186$, g.l.= 16, N.S.). Aunque se usaron más conductas Agonistas (11/17) que la Presencia (6/17) para interrumpir la interacción, la diferencia no fue significativa ($P=0.17$).

Los machos interfirieron significativamente más que las hembras interacciones donde tanto su amistad con el receptor así como la amistad entre el emisor y el receptor eran cercanas (ver Tabla 11). La mayor cantidad de interferencias fueron dirigidas a diadas de dos hembras (12/15: $P=0.02$), en las cuales su índice de amistad (4.2 ± 0.6) era igual de cercano que entre el saboteador y la receptora (4.5 ± 0.4), pero significativamente bajo en cuanto a la amistad entre el saboteador y la emisora (-0.6 ± 0.7 ; $t_{\text{pareada}}=2.896$, g.l.=21, $P=0.009$). En todos los casos, el saboteador y la receptora no tenían parentesco alguno. No obstante, el saboteador era de mayor rango que la emisora (-2.7 ± 0.6 ; $t_{\text{pareada}}=4.233$, g.l.=21, $P<0.001$), empatada en rango con la receptora (-1.6 ± 0.8 ; $t_{\text{pareada}}=1.933$, g.l.=21, N.S.), y la emisora de ligeramente menor rango que la receptora (1.2 ± 0.6 ; $t_{\text{pareada}}=2.024$, g.l.=21, $P=0.056$). Las conductas Agonistas (12/22) y la Presencia (10/22) fueron usadas en igual proporción para interferir.

Discusión

Los resultados de este capítulo muestran que en los macacos cola de muñón los machos y las hembras difieren en cuanto a la obstrucción de las afiliaciones de terceros. En primer lugar se encontró que la posibilidad de que ocurriera una interferencia era mayor si el animal se encontraba involucrado en una afiliación a sí se hallaba solitario realizando cualquier otra actividad. Esto refuerza los hallazgos del capítulo anterior, en el sentido de que las afiliaciones desencadenan específicamente la conducta de interferencia. Esta diferencia se debió principalmente a las hembras, quienes mostraron una mayor verosimilitud de recibir un ataque, una amenaza o de deshacer la afiliación ante la cercanía de un tercer animal. Por el contrario, en los machos la posibilidad de ser interferidos en su actividad no resultó ser significativamente diferente cuando se hallaban solos u ocupados en una afiliación. Dado que los machos dominantes generan temor en sus compañeros (de Waal 1977), lo cual podría estar sesgando la distribución hacia una media menor de interferencias durante las afiliaciones, estos fueron descartados de los análisis. La exclusión de los machos dominantes mostró una tendencia en el resto de los machos a incrementar la posibilidad de recibir un Ataque o una Amenaza cuando estaban involucrados en una afiliación, en tanto que la verosimilitud de finalizar la afiliación debido a la Presencia de otro animal fue ahora significativamente mayor a cuando se hallaban solitarios entregados a cualquier otra actividad.

La idea de que la identidad de los actores lo que promueve la interferencia (Chance 1967) se ve reforzada por el hecho de que tanto entre machos y hembras la verosimilitud de ser interrumpidos durante alguna actividad solitaria por medio de un Ataque (o también de una Amenaza en el caso de las hembras) estaba correlacionado significativamente con su rango social, incrementándose la posibilidad de interferencia conforme disminuía su rango. Por el contrario, en el caso de las hembras, la posibilidad de interrumpir la afiliación debido a la Presencia de un tercero aumentaba conforme mayor era el rango de la hembra involucrada en la interacción.

El análisis de regresión logística no sólo confirmó que los vínculos entre el saboteador(a) y los actores propiciaban la interferencia, sino además mostró

que efectivamente machos y hembras actuaban de manera diferente con relación a los lazos sociales. Más aún, solamente 3 (12%) de los 25 efectos posibles diferenciaron las interferencias entre machos y hembras. Estos incluyeron 3 interacciones de segundo grado: el parentesco entre el saboteador y el emisor junto con el parentesco entre el saboteador y el receptor; las diferencias de rango del saboteador con el emisor y el receptor; y la amistad entre el emisor y el saboteador junto con la amistad entre el saboteador y el receptor. Ninguna interacción de tercer grado (p.ej. las diferencias de rango del saboteador con el emisor y el receptor junto con la diferencia de rango entre el emisor y el receptor) discriminó las preferencias de interferencia de machos y hembras. Esto podría indicar que la interacción de tercer grado, esto es, la información contenida en la combinación de las relaciones de los tres animales, es deducida por el saboteador a partir de las relaciones que guarda con alguno de los actores, aunado al conocimiento que tiene de las relaciones de los actores. Esto robustece los hallazgos de Cheney y Seyfarth (1986, 1990c, 1999) de que los monos son capaces de inferir relaciones transitivas del tipo $a > b > c$, a partir del conocimiento de las relaciones de terceros, así como de sus propias relaciones con otros sujetos. Los resultados del presente capítulo muestran que los macacos cola de son capaces de inferir relaciones transitivas en otros dominios aparte de las relaciones de dominancia-subordinación; específicamente con relación a los parentescos y la amistad.

De acuerdo a los coeficientes de correlación parcial, el parentesco fue la variable de mayor peso en diferenciar la conducta de hembras y machos ($R_{\text{parcial}}=0.38$). Las hembras pusieron el mayor esfuerzo en interferir interacciones que involucraban a sus parientes cercanos, particularmente cuando su madre era la receptora y la emisora era una hermana, sobrina o prima. Sin embargo, las hembras fueron más agresivas al interferir interacciones entre parientes diferentes de la madre, que a la madre misma. Asimismo, las hembras y los machos también interfirieron importantemente las interacciones de un animal no emparentado hacia sus madres o hermanos (ver Tabla 10). Los machos, por el contrario, centraron sus interferencias en actores con los cuales no tenían parentesco, principalmente en interacciones donde ninguno de los tres animales estaba emparentado, empleando por igual actos Agonistas y Presencia para llevar a cabo la interrupción. No obstante, en los casos en que una hembra

era la receptora de la afiliación, la mera Presencia bastó para interrumpir la interacción, independientemente del sexo del emisor. Por otro lado, los machos interrumpieron más que las hembras afiliaciones donde el emisor y el receptor estaban cercanamente emparentados entre sí, especialmente aquellas donde la madre del emisor era la receptora. Efecto que, sin embargo, está mejor explicado por la diferencia en rangos, ya que ambos actores eran subordinados al macho saboteador.

El hecho que las hembras adultas y subadultas invirtieran tanto en interferir a sus propios parientes, particularmente las afiliaciones que involucraban a la madre, es indicativo de altos niveles de competencia entre parientes en esta especie. Es sabido que en monos catarrinos y algunos simios la madre influye en el éxito reproductor de sus hijas, favoreciéndolas en el orden inverso a sus nacimientos, es decir, las últimas en nacer parecen gozar de un mejor éxito reproductor que las primogénitas (Pusey y Packer 1987a; Datta y Beauchamp 1991; Wasser y Norton 1993; Packer y col. 1995; Altmann y col. 1995b). Dicho efecto es posiblemente el responsable de la alta tasa de interferencia de afiliaciones hacia la madre.

En lo concerniente al rango social, ambos, machos y hembras interfirieron primariamente las afiliaciones entre actores subordinados a ellos. Sin embargo, los machos lo hicieron significativamente más que las hembras. Especialmente los machos interrumpieron aquellas afiliaciones donde el receptor era una hembra, sin prestar gran atención al sexo del emisor. Las conductas más usadas por machos y hembras para interferir a sus subordinados fueron las Agonistas, aunque la Presencia, en el caso de los machos, fue más efectiva que en las hembras. Por otro lado, las hembras emplearon más el Aseo Competitivo para deshacer la interacción. A diferencia de los machos, las hembras interfirieron significativamente más afiliaciones donde alguno de los actores era dominante, aunque un análisis detallado mostró estar dirigidas a interacciones en las cuales estaba involucrada su madre, siempre y cuando esta tuviera un rango social mayor que la saboteadora (en las Figuras 9-11 puede verse que, a excepción de Catrina, las madres no siempre fueron dominantes sobre todas sus hijas). Esto señala la importancia social de las matriarcas, fenómeno que apenas ha sido estudiado en la primatología (Goodall 1986a). Puede apreciarse en las Figuras 9 a 11 que las matriarcas no siempre ostentan el rango más

alto de su matrilinea. No obstante, la muerte de la matriarca conduce a rearranglos jerárquicos dentro del grupo, pues como se advierte en la Figura 11c y d, tras el deceso de Canela hubo un número notable de cambios en rango social entre los animales intermedios y subordinados del grupo 3. Por lo visto, independientemente de su rango social, la matriarca representa tal vez la aliada más importante de la matrilinea para enfrentar la competencia inter e intramatri-lineal.

Los resultados concernientes al rango muestran que el patrón de interferencia de los machos parece enfocarse a evitar una posible alianza, tal vez a través de una amistad (ver más abajo) entre un macho subordinado y una hembra dominante. Las hembras dominantes de los macacos cola de muñón tienen un gran poder para propiciar cambios en las relaciones de dominancia-subordinación dentro del grupo y favorecer a machos específicos (P. Chiappa, comunicación personal). Dichos cambios no necesariamente están relacionados con una sustitución del macho alfa, como sucede en babuinos gelada (Dunbar 1983), pero consiguen elevar al macho favorecido a su mismo estatus social. Parece ser que los machos saboteadores buscaban evitar precisamente tal evento. En el caso de las hembras, pese a que la matrilinea es la base de su fortaleza social, pueden darse casos en que una hembra se desligue de sus lazos de parentesco y ascienda en la escala social sin ayuda de hijas o hermanas. La hembra consigue esto asociándose con machos de rango superior o a una matrilinea dominante (Small 1993; Packer y col. 1995), incrementando así su éxito reproductor, sin necesariamente extenderlo a su progenie. Ya que el éxito reproductor de la matrilinea depende de la fuerza de sus relaciones cooperativas, una matriarca que establece vínculos de afiliación más intensos con miembros ajenos a la matrilinea puede a la larga debilitar la cohesión entre sus hijas. Esto podría llevar a la pérdida eventual de la dominancia matrilineal durante un enfrentamiento con una matrilinea subordinada (Smuts y Nicolson 1989; McDonald Pavleka 1997). Tal parece que las hembras macaco cola de muñón usan las interferencias para evitar dichas posibilidades.

Por último, la amistad también entró como un factor discriminante entre machos y hembras. Si bien el peso de esta variable fue pequeño ($R_{\text{parcial}} = -0.18$), los resultados prueban que las relaciones amistosas sí juegan un papel en la dinámica social de los macacos cola de muñón. La mayoría de las interferen-

das de machos y hembras fueron dirigidas a animales con los cuales no tenían una amistad estrecha. La distinción estuvo en que las hembras interferían significativamente más que los machos diadas donde su amistad con el receptor era estrecha y la del emisor y el receptor era escasa (o promedio). Comúnmente interfirieron afiliaciones hacia algún macho no emparentado; en donde un emisor de menor rango que la saboteadora, pero dominante sobre el receptor, afiliaba con un macho empatado en rango con la saboteadora. Los machos, en cambio, interfirieron básicamente diadas de hembras donde la amistad entre el saboteador y la receptora era estrecha, aparte de compartir el mismo rango social. Igualmente la amistad entre la emisora y la receptora eran estrecha, pero la emisora era de menor rango social que la receptora y el saboteador, además de tener una amistad escasa con este último. Ambos, machos y hembras usaron por igual conductas Agonistas y la Presencia para interferir.

Las amistades macho-hembra proporcionan ventajas selectivas. Las hembras se benefician de la amistad con un macho, pues este puede cuidar de ella y de sus infantes (que no son hijos del "amigo") de los ataques de otros animales. Los machos, por su lado, a través de la amistad pueden conseguir a la larga formar un consorcio sexual o copular (en las especies que no forman consorcios) con la "amiga" o conseguir integrarse a un grupo al cual busca transferirse (Smuts 1985a, 1987d, 1997a; Smuts y Smuts 1993). Los datos de las interferencias muestran que los macacos cola de muñón protegen activa y celosamente sus amistades con animales del sexo opuesto.

En suma, aunque en ambos sexos la interferencia obedece a motivos *egoístas*, las motivaciones de uno y otro sexo son acordes al sistema de apareamiento poliándrico-poligínico. Las diferencias sexuales en el acto de interferir no aparecieron en el grueso de los datos. Al igual que ocurre con la distribución diádica de las conductas agonistas en macacos cola de muñón (Santillán-Doherty y col. 1991), machos y hembras interfirieron principalmente y por igual animales de bajo rango social, sin parentesco y con los que no tenían amistades cercanas. Sin embargo, los resultados muestran claramente que las hembras dan prioridad a las relaciones de parentesco y los machos a las relaciones de dominancia, tal como se conoce ocurre dentro de las sociedades matrilocales; donde las hembras son residentes más o menos permanentes del grupo, en tanto que los machos migran en búsqueda de oportunidades reproductivas

(Wrangham 1980; Gouzoules y Gouzoules 1987; Dunbar 1988). Esto mismo explica el por qué machos y hembras pusieran cierto empeño en proteger sus amistades particulares con miembros del sexo opuesto.

5. Diferencias sexuales en la atención social y la valoración de las afiliaciones de terceros

Los resultados del capítulo anterior refuerzan los hallazgos de otros autores en el sentido que los monos identifican con bastante precisión sus propias relaciones sociales, así como las de otros individuos (Tomassello y Call 1997; Cheney y Seyfarth 1999). Tal identificación constituye una necesidad para adecuarse a la vida en un entorno social complejo y permite a los animales sacar el mayor provecho a sus interacciones sociales al menor costo (Cheney y col. 1995a; Byrne y Whiten 1997; Silk 1999). Por ello, la vida en los grupos de primates involucra un continuo vigilar el comportamiento de los otros. Dicho monitoreo constante fue llamado por Chance (1967) la "estructura de atención del grupo". La estructura de atención se hace evidente en quienes suplantán unos a otros (Chance 1967) o, como se mostró en el capítulo 4, a quienes interfieren, ya que en ambos casos es claro que dichos actos no son ejecutados de manera aleatoria, sino que están dirigidos a animales específicos.

Desde 1953 Chance y Mead (1953) habían sugerido que la competencia por conseguir un compañero sexual, principalmente la acción de vigilar y predecir los comportamientos de otros, era la presión selectiva responsable del aumento de la neocorteza en los primates. Idea tal que se sostiene dado el acrecentamiento de las estructuras visuales neocorticales y sus asociaciones neurales en primates no humanos (Joffe y Dunbar 1997). Esto es congruente con la idea de que vigilar las acciones de los otros ha sido una importante presión evolutiva en este Orden, ya que existe una estrecha relación en la selección sexual de las estrategias reproductivas y el sistema de apareamiento (Andersson 1994; Dixon 1998). Esto redundaría en que las interacciones y las relaciones sociales al interior de los grupos de primates varían de acuerdo al sistema social propio de la especie (Smuts 1987a). Con base en la anterior, es de esperarse que la atención social y la valoración del comportamiento de terceros muestren también un sesgo social acorde con cada sistema social particular, dado que, en correspondencia con su sistema de apareamiento, las expectativas sociales y reproductoras son distintas entre machos y hembras (Silk 1994).

En la Introducción se describió que los macacos cola de muñón viven en grupos que contienen múltiples machos y hembras adultos y que los machos

abandonan el grupo al llegar al estado adulto. En consecuencia, las hembras parecen llevar una vida social más intensa, particularmente en lo concerniente a las actividades cooperativas (Santillán-Doherty y col. 1991). Por otro lado, si de acuerdo a lo propuesto, la interferencia es una contra-estrategia encaminada a entorpecer la formación y mantenimiento de vínculos entre terceros, la vigilancia de las interacciones que ocurren en el grupo debe ser constante, ya que las afiliaciones se suceden a lo largo del día entero y simultáneamente entre diferentes diadas (Mayagoitia y col. 1993b). Por otra parte, en el capítulo anterior se vio que el patrón de interferencias de machos y hembras es diferente en muchos aspectos, estando directamente relacionado con los lazos que guardan entre sí los tres animales involucrados. En particular, de acuerdo con las hipótesis de Brothers (Brothers y Ring 1992; Brothers 1995), con relación a la vida social *cogno-afectiva* que llevan los primates, la interferencia parece obedecer a las evaluaciones de la situación percibida y de las consecuencias de permitir llegar a término dicha afiliación. El saboteador debe decidir de entre una variedad de opciones cuál o cuáles afiliaciones interferir en un momento dado, ya que le es difícil interrumpirlas todas al mismo tiempo o no todas son de consecuencia para él o ella. En este sentido la latencia de interferencia es una medida combinada de la atención y valoración que el saboteador da a las afiliaciones entre terceros por las siguientes razones. En primer lugar, toda proporción guardada, la latencia de interferencia podría verse como una especie de *tiempo de reacción*, la medida utilizada en experimentos de neurobiología cognoscitiva para evaluar la atención de un organismo por medio del tiempo que tarda en reconocer un estímulo específico y dar una respuesta (generalmente conductual o motora) que advierte al experimentador que el estímulo ha sido reconocido (Luck y Hillyard 2000)⁹. Dado que la latencia de interferencia es significativamente menor que la duración promedio de una afiliación, esto es indicativo de una reorientación de la atención hacia el estímulo percibido (en este caso la afiliación) seguido de una acción motora y propositiva: allegarse a los actores e interrumpirlos. En segundo lugar, como no todas las afiliacio-

⁹ Ciertamente es que en neurobiología cognoscitiva los tiempos de reacción están en el orden de los milisegundos, dado el estricto control de los experimentos y la posibilidad de registrar *in situ* neuronas individuales; en observaciones naturales es posible extender este lapso al orden de los segundos ya que la tasa ruido de fondo/señal es varios órdenes de magnitud más grande, y la atención del individuo puede estar pasando constantemente de un sitio a otro.

nes son interrumpidas por igual, sino en respuesta a los lazos que ligan a los tres animales, de igual manera la variabilidad en la latencia de interferencia es una medida del valor que el saboteador da a las diferentes interacciones de afiliación.

Al considerar en conjunto que la atención y la valoración de las afiliaciones de terceros se ajusta al sistema de apareamiento, y que la latencia de interferencia provee una medida de la variabilidad en la atención y la valoración de las interacciones, se probaron las siguientes predicciones. 1) La presteza con que los saboteadores interfirieran debía estar directamente correlacionada con la presión social a la que viven sometidos. Ya que la presión social es mayor conforme el animal es de menor rango (Sapolsky y col. 1997), se esperaba que la latencia de interferencia fuera asimismo menor conforme disminuía el rango social de los saboteadores. Esto pondría de manifiesto que los niveles de atención social son mayores en los subordinados que en los dominantes, los cuales llevan una vida social más relajada. 2) Como en los macacos cola de muñón las hembras son el sexo filopátrico, su latencia de interferencia promedio debería disminuir conforme mayor fuera el parentesco o la amistad con alguno de los actores involucrados en la afiliación. Esto mostraría que su atención está puesta sobre los individuos que en condiciones naturales son residentes fijos del grupo, al igual que ellas, y, por lo tanto, sus principales competidores. Por el contrario, se esperaba que la latencia de interferencia de los machos disminuyera con relación a las diferencias en rango social, en particular cuando dos animales de rango inferior al saboteador fueran los actores. Dicha situación puede interpretarse como la formación de una alianza que suponga un riesgo futuro para el estatus del animal que interfiere, como ocurre en chimpancés (de Waal 1982a). Sin embargo, al igual que las hembras, se esperaba que los machos también interfirieran con prontitud las afiliaciones en las que estuviera involucrado una amiga o amigo cercano. Esto debido a que la afiliación de un tercer animal con una amiga puede representar un riesgo a las oportunidades reproductivas del saboteador, mientras que la afiliación con un amigo puede amenazar una alianza ya establecida entre el saboteador y alguno de los actores.

Métodos

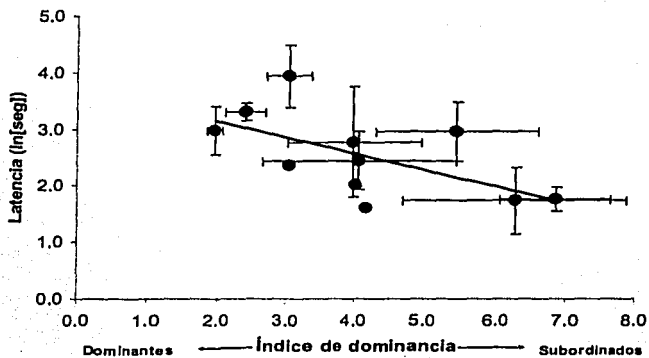
Los sujetos, muestras conductuales e índices de relaciones sociales usados fueron los mismos que los del capítulo anterior. El logaritmo natural de la latencia de interferencia fue la variable dependiente, en tanto que sexo del saboteador y los índices de relaciones sociales fueron las variables independientes. Se transformó la latencia (segundos) al logaritmo natural pues su distribución no era normal. Se usó la *t* de Student para comparar las latencias de machos y hembras. Para las correlaciones entre rango social y latencia de interferencia se usó la prueba de Spearman. Finalmente, se llevaron a cabo dos análisis de regresión múltiple, seguidos de análisis de residuos; uno para machos saboteadores y otro para hembras saboteadoras, en el que las variables independientes fueron las mismas que las utilizadas en el análisis de regresión logística del capítulo anterior, además de dos variables categóricas adicionales: sexo del emisor y sexo del receptor. El modelo lineal fue básicamente el mismo que el usado en la regresión logística.

Resultados

Efectos generales del sexo y el rango social

No hubo diferencias significativas entre machos y hembras saboteadores en la latencia de interferencia (hembras: 19 ± 1 seg.; machos: 20 ± 1 seg.; $t_s = -0.03$, g.l.=184, $P > 0.05$), al igual que no hubo diferencias en la frecuencia de interferencia (ver capítulo 3). En lo referente al efecto del rango social, se encontró una correlación negativa significativa con la latencia de interferencia en las hembras saboteadoras ($r_s = -0.29$, $N = 88$, $P = 0.007$), pero no en los machos ($r_s = -0.12$, $N = 98$, $P > 0.05$). En la Figura 13 se aprecia que estas correlaciones se mantuvieron aún utilizando los promedios del rango social por individuo (hembras: $r_s = -0.702$, $N = 11$, $P = 0.016$; machos: $r_s = -0.067$, $N = 10$, $P > 0.05$). A simple vista se advierte en la Figura 13a que a menor rango de la hembra, menor era su latencia de interferencia, mientras que en los machos la distribución aparece repartida alrededor de una media central de $\ln(3)$, correspondiente a los 20 segundos arriba descritos. Cabe la pena recordar que convencionalmente a los animales de mayor rango se les asignan índices (ordinales o cardinales) menores, de manera tal que el animal alfa o dominante ostenta el rango ordinal 1 ó, en el caso de los índices de dominancia, el número real más pequeño, creciendo conforme el rango del animal es menor, hasta llegar al animal omega, que adquiere el último número de todos los miembros del grupo (Boyd y Silk 1983b).

A. Hembras



B. Machos

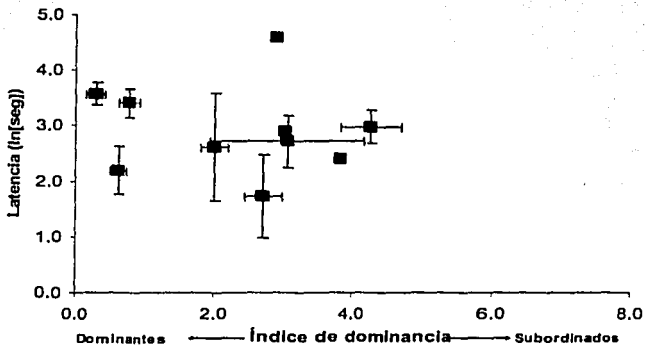


Figura 13. Promedio del logaritmo natural de la latencia de interferencia (segundos) en función del rango social promedio (o índice de dominancia promedio) semestral de los 21 macacos cola de muñón adultos y subadultos estudiados en el presente trabajo. A) Distribución de las hembras y línea de tendencia; B) distribución de los machos.

Relaciones sociales y latencia de interferencia

Se encontró el mayor número de diferencias entre machos y hembras en las relaciones sociales entre el saboteador y los actores. Los resultados de las regresiones múltiples se muestran en la Tabla 12.

Tabla 12. Variables que contribuyeron significativamente a la variabilidad de la latencia de interferencia de saboteadores hembras y machos

| Variable | β | Error estándar | <i>t</i> | <i>P</i> |
|---|---------|----------------|----------|----------|
| Hembras | | | | |
| Parentesco saboteador-emisor | -3.11 | 0.76 | -4.10 | <0.001 |
| Diferencia de rango entre el saboteador y el emisor | -0.20 | 0.08 | 2.42 | 0.02 |
| Amistad saboteador-receptor | -0.06 | 0.03 | -1.96 | 0.05 |
| Constante | 3.59 | 0.21 | 16.79 | <0.001 |
| Machos | | | | |
| Diferencia de rango entre el emisor y el receptor | 0.16 | 0.07 | 2.13 | 0.035 |
| Constante | 3.11 | 0.14 | 21.61 | <0.001 |

En las hembras tres variables fueron responsables de cambios lineales en la latencia de interferencia ($R^2=0.19$, $F=6.52$, $g.l.=3/84$, $P=0.0005$): el parentesco entre la saboteadora y el emisor; la diferencia de rangos entre la saboteadora y el emisor; y la amistad entre la saboteadora y el receptor de la afiliación. De estas, el parentesco fue responsable del 99% de la varianza; la diferencia de rangos el 76%; y la amistad tan sólo el 21%. En los machos la latencia de interferencia varió linealmente en función de una sola variable: la diferencia de rango entre el emisor y el receptor ($R^2=0.10$, $F=4.91$, $g.l.=2/90$, $P=0.009$), la cual explicó el 67% de la varianza.

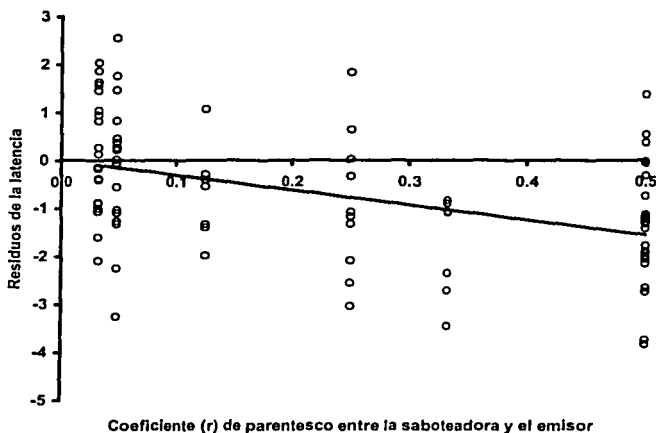
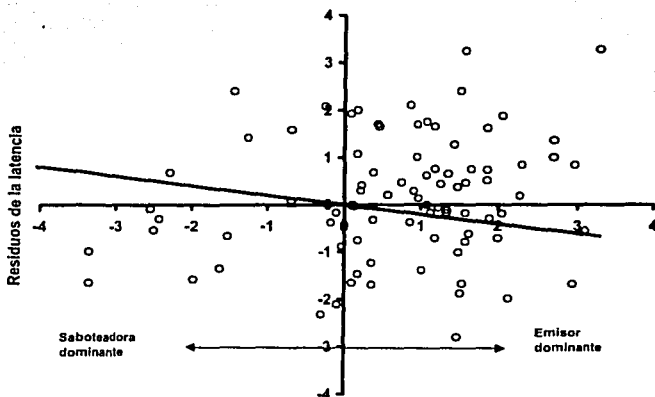


Figura 14. Variación de la latencia de interferencia de las hembras saboteadoras con relación al parentesco con los emisores. Se muestra la distribución de la varianza residual debida al parentesco entre saboteadoras y emisores (círculos vacíos), así como la línea de regresión parcial.

En la Figura 14 se muestra la distribución de la varianza residual de la latencia en función del parentesco entre la saboteadora y el emisor de la afiliación, así como la línea de regresión parcial. Puede apreciarse que las interferencias ocurrían con mayor presteza conforme era mayor el parentesco entre la saboteadora y el emisor de la afiliación.



Diferencia de rango entre la saboteadora y el emisor

Figura 15. Variaciones en la latencia de la interferencia de hembras saboteadoras con relación a la diferencia de rango con el emisor de la afiliación. Los símbolos vacíos corresponden a la distribución de la varianza residual debido a la diferencia de rangos, la línea sólida corresponde a la regresión parcial. Las diferencias negativas indican que la saboteadora era de mayor rango que el emisor, en tanto que las positivas indican que la saboteadora era de menor rango que el emisor.

La Figura 15 muestra la varianza residual y la línea de regresión parcial de la latencia en función de la diferencia de rango entre la saboteadora y el emisor de la afiliación. Las diferencias negativas indican que la saboteadora era de mayor rango que el emisor, en tanto que las diferencias positivas muestran que la saboteadora era de menor rango que el emisor. La pendiente negativa (ver Tabla 12) y la distribución de la varianza residual revelan que las interferencias tomaban mayor tiempo conforme se trataba de interrumpir emisores de menor rango que el de la saboteadora, siendo en cambio más rápidas cuando el emisor era de mayor rango que la saboteadora.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

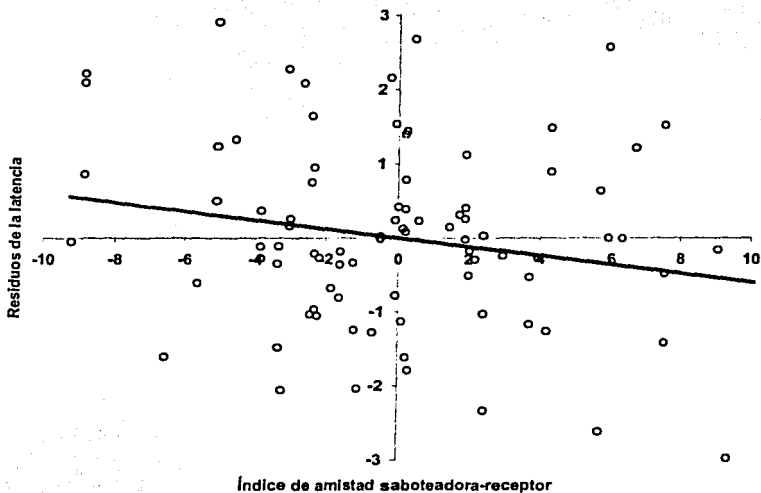


Figura 16. Variación de la latencia de interferencia de las hembras saboteadoras con relación a su amistad con el receptor. Se muestra la distribución de la varianza residual debida a la amistad entre saboteadoras y receptores (círculos vacíos), así como la línea de regresión parcial.

En la Figura 16 se muestra nuevamente la varianza residual de la latencia de interferencia debida a la amistad entre la saboteadora y el receptor de la afiliación. Al igual que en el caso del parentesco, la latencia de interferencia disminuyó conforme la amistad entre la saboteadora y el receptor era mayor. En otras palabras, las saboteadoras se tomaban más tiempo para interferir interacciones en donde la amistad con el receptor de la afiliación era escasa, a aquellas en donde la amistad era intensa. En cuyo caso actuaban con bastante presteza.

Como se mencionó con anterioridad, en el caso de los machos la variable de mayor peso en la variación de la latencia de interferencia fue la diferencia de rangos entre el receptor y el emisor. En la Figura 16, se muestran la distribución de los datos de la latencia y la línea de regresión. Ya que en este caso únicamente una sola variable independiente fue la responsable de la regresión,

los datos se expresan como los de una regresión lineal simple (en lugar de utilizar las varianzas residuales). Se observa que la latencia de interferencia aumentó conforme el emisor de la afiliación era de mucho mayor rango que el receptor. Por el contrario, cuando el rango del receptor era varias veces más alto que el del emisor la latencia de interferencia era pequeña.

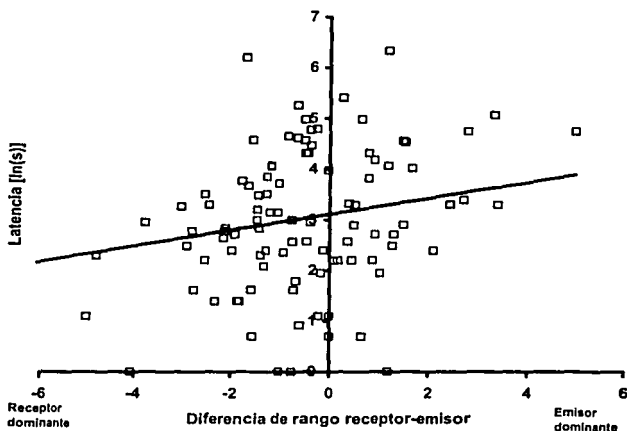


Figura 17. Variación de la latencia de interferencia con relación a las diferencias de rangos entre el receptor y el emisor de la afiliación. Se muestra la distribución original de los datos, ya que la diferencia de rangos entre el receptor y el emisor fue la única variable independiente con un efecto significativo sobre la distribución. La línea sólida corresponde a la regresión. Las diferencias negativas indican que el receptor era de mayor rango que el emisor, en tanto que las positivas indican que el emisor era de mayor rango que el receptor.

Cabía la posibilidad de que la amistad del saboteador fuera una variable que interviniera indirectamente en la determinación de la regresión. Para controlar este efecto se hicieron analizar las correlaciones parciales entre la diferencia de rango receptor-emisor y las amistades entre los tres animales. Ninguna resultó significativa (amistad receptor-emisor controlando amistad saboteador-emisor y saboteador-receptor: $r_{\text{parcial}}=0.033$; amistad saboteador-receptor controlando amistad receptor-emisor y amistad saboteador-emisor: $r_{\text{parcial}}=0.132$; amistad saboteador-emisor controlando amistad receptor-emisor y amistad saboteador-receptor: $r_{\text{parcial}}=0.008$; $N=117$, $P > 0.05$ en todos los casos.

Discusión

Al igual que con la frecuencia de interferencia, no hubo ninguna diferencia en la latencia debida al sexo. Lo cual refuerza la idea de que no es el sexo del animal lo que motiva la interferencia. No obstante, la latencia de interferencia disminuyó conforme disminuía el rango social de las hembras saboteadoras, pero no el de los machos. Esto podría indicar que los niveles de atención de las hembras son mayores conforme son más subordinadas, en el sentido de que la intensa competencia reproductiva en las especies matrilocales conlleva un incremento en el estrés social conforme las oportunidades reproductivas son menores (Altmann y col. 1995a; Sapolsky y col. 1997). Pareciera que las hembras deben incrementar su vigilancia de los actos de otros conforme su rango es menor, pues además, en general, un rango menor corresponde a una matrilinea de menor tamaño o, inclusive, no haberse reproducido todavía (independientemente de la edad). Esta situación entraña tener pocas alianzas con miembros del mismo sexo, lo cual en situaciones naturales equivale a alianzas duraderas, y por lo tanto hallarse desprotegida en términos de competencia intrasexual e intermatrilineal.

La falta de variabilidad en la latencia de interferencia con relación al rango social de los machos no implica que estos no estén sometidos a estrés social alguno. Por el contrario, lo más probable es que el estrés sea aún mayor en los machos que en las hembras; particularmente en las condiciones en que se llevó a cabo este estudio, donde los animales no podían transferirse libremente de un grupo a otro. De hecho, el gran dimorfismo sexual propio de los macacos cola de muñón (Harvey y col. 1987; Fooden 1990), sugiere que la competencia intrasexual en los machos ha sido intensa, y aunque entre ellos pueden formar amistades duraderas (Díaz 1985a), en general son poco tolerantes unos de otros, manteniéndose de preferencia distanciados a lo largo del día (López-Luján y col. 1989). Es quizás el hecho de que la permanencia en el grupo de los machos dependa primordialmente de su esfuerzo individual, aunado a que los rangos sociales de los machos son más lábiles, lo que los obliga a estar por igual de atentos a las interacciones sociales.

Lo más llamativo de las modificaciones a la latencia de interferencia fueron las distintas pistas que usaron machos y hembras para intervenir con mayor o

menor presteza en las afiliaciones. Como Silk (1987a) lo ha señalado, las interacciones de afiliación se caracterizan porque un animal —el emisor— invierte tiempo en el bienestar de otro —el receptor; aunque esto puede traducirse en un acto recíproco a futuro (Cheney y Seyfarth 1986, 1990a). En dicho sentido, la actuación de los macacos cola de muñón corresponde de manera precisa a una clara identificación del actor al cual interferir con relación a los vínculos sociales mantenidos entre los tres animales.

Las hembras parecían querer evitar a toda costa que sus parientes cercanos —especialmente su madre— o las hembras de mayor rango que ellas invirtieran en el bienestar de otro (en este último caso sobre todo si era un animal de mucho menor rango). En tanto que reaccionaban con mayor presteza si un amigo o amiga cercana era el beneficiario de la interacción. Los machos, en contraste, actuaban con diligencia en las ocasiones en que un animal beneficiaba alguno de mucho menor rango, tomándose su tiempo conforme el animal beneficiado era de mayor rango. Esto pese a que en todos los casos el saboteador era dominante sobre ambos. El por qué machos y hembras difieren en estas decisiones de interferencia fue discutido en el capítulo pasado, por lo que aquí me concentraré únicamente en discutir la relación entre latencia y atención social.

En la Introducción se mencionó que la evolución de las estructuras neocorticales en los primates aparentemente ha sido producto de la selección sexual (Keverne y col. 1996; Sawaguchi 1997). Los géneros y especies con neocortezas de mayor tamaño son aquellos en los cuales los grupos contienen múltiples machos y hembras adultas como moradores permanentes. Teóricamente, las presiones evolutivas para facilitar la expansión de la neocorteza han sido las necesidades de reconocer y recordar individualmente a los miembros del grupo (Dunbar 1993, 1997, 1998), de adquirir tácticas alternativas de reproducción cuando la competencia intrasexual es intensa y el dimorfismo sexual grande (Sawaguchi 1997), y mantener la cohesión social junto con la continuidad histórica del grupo por medio de la matrilinea (Keverne y col. 1996). La atención social de los macacos cola de muñón se ajusta a las propuestas de Keverne y col. y Sawaguchi. La atención social de las hembras estaba dirigida a interferir rápidamente afiliaciones que directamente implicaban a sus parientes cercanos ($r \geq 0.25$), lo cual puede interpretarse como una manifestación de la necesidad

de mantener la cohesión de la matrillínea, aunado a entorpecer el favoritismo de la madre (ver Discusión del capítulo 4). De igual manera, interferir con presteza las afiliaciones dirigidas hacia un amigo redundaría en evitar que dicho amigo forme una nueva amistad (vale recordar que el beneficiado es quien acepta la alianza) que perjudique ulteriormente su rango social, éxito reproductor o el éxito reproductor de su progenie.

Por el contrario, los machos estaban mayormente atentos a que sus subordinados pudieran establecer alianzas entre ellos, actuando con mayor rapidez cuando la posibilidad de que un emisor muy bajo en rango estableciera una coalición con un receptor que estuviera cercano en rango a ellos mismos. En cambio tomándose más tiempo en interferir a un animal cercano en rango (aunque subordinado) que afiliaba con un animal muy subordinado. Ya que los análisis de correlación no mostraron ninguna asociación entre diferencia de rangos receptor-emisor y los índices de amistad, puede descartarse la suposición de que los saboteadores estaban protegiendo alguna alianza ya establecida. Silk (1999), ha mostrado que los machos del macaco cola de bonete usan la información de las relaciones entre terceros para reclutar aliados. Similarmente, los macacos cola de muñón parecen utilizar esta información para evitar la formación de alianzas. Ya que es el animal que emite la afiliación quien busca la alianza, en los monos es común que los individuos de bajo rango obtengan algunos beneficios sociales (p.ej., tolerancia durante la comida o reciprocidad en el aseo) al afiliarse con animales de mayor rango (Cheney y Seyfarth 1990b). En cambio, la situación contraria no parece acarrearle mayores beneficios al emisor. La ausencia de distinción entre el sexo de los actores es debida a en los macacos cola de muñón las hembras pueden ser aliadas igualmente eficientes que los machos (Díaz 1985c). Vista de esta manera, la atención y la interferencia sería una estrategia del macho para competir intrasexualmente, con la función de evitar ser agredido simultáneamente por animales de menor rango y sus aliados machos. Lo cual, aunque no incrementa de manera inmediata las oportunidades reproductoras del macho, cuando menos lo protege físicamente de futuras y lesivas agresiones que menoscaban su bienestar físico.

6. Conclusiones

Tal como se mostró en esta tesis, la interferencia a las afiliaciones de terceros va más allá de una simple interrupción instantánea de los actos prosociales, comprendiendo una serie de decisiones por parte del saboteador que van desde cuál tipo de afiliación interrumpir, hasta a quiénes interrumpir de preferencia y con presteza. No obstante, dista mucho de estar perfectamente conocido el papel social de la interferencia, generándose una serie de nuevas preguntas, quizás aún mayor que las aquí contestadas.

Silk (1982) ha clasificado las interacciones de afiliación en primates, en particular el aseo social, en dos tipos: el episodio y la sesión. El episodio es aquella interacción más o menos continua, en donde las interrupciones de la afiliación escasamente duran 5 segundos, volviendo a reanudarse sin que los actores intercambien los papeles de emisor y receptor. El término de un episodio se reconoce cuando la afiliación se interrumpe más de 5 segundos o los actores intercambian los papeles. La sesión consiste en una serie de episodios, donde el tiempo máximo transcurrido entre un episodio y otro es menor de 15 minutos. El final de la sesión ocurre cuando los animales dejan de intercambiar actos de afiliación por más de 15 minutos consecutivos. Los resultados del presente trabajo sugieren que la interferencia está encaminada a interrumpir las sesiones de afiliación de animales particulares. No obstante, dado lo corto de los muestreos focales (10 min), tan sólo puede concluirse que retardan la reanudación de nuevos episodios. Hace falta todavía estudiar la longitud del intervalo entre una afiliación y otra, cuando la primera es interferida o termina naturalmente, para juzgar si la interferencia realmente pone fin a la sesión o meramente alarga el lapso entre un episodio y otro. Más aún, de forzar el final de la sesión, bueno sería también estudiar si la interferencia retarda o no el inicio de una nueva sesión. De ser cierto esto último, podría afirmarse con mayor certeza que la interferencia constituye un verdadero acto de sabotaje, ya que en situaciones naturales el tiempo dedicado al comportamiento prosocial no excede del 20% del presupuesto diario de actividades del grupo (Dunbar 1988, 1993, 1995, 1997; Cowlinshaw y Dunbar 1991; Aiello y Dunbar 1993), lo cual obliga a los animales a ser extremadamente selectivos en la elección de un compañero con el cual afiliarse. La interrupción de una afiliación, seguida por una inhibición a

reanudarla significa una pérdida de tiempo precioso para cualesquiera de las funciones del comportamiento afiliativo; ya sea para formar coaliciones y consolidar alianzas (Silk 1982, 1993, 1994, 1999; Seyfarth y Cheney 1984, 1986, 1999; Samuels y col. 1987) y amistades (Smuts 1985b, 1997b; Silk 1994; Cords 1997), o simplemente como un intercambio de comodidades (Barrett y col. 1999).

Los macacos cola de muñón mostraron poseer un conocimiento preciso de la naturaleza de los actos de afiliación propios de su especie, así como también apreciarlos de manera diferente a como lo hacemos los observadores. Lo cual se hizo evidente en la correlación que hubo entre la duración promedio de cada tipo de afiliación y la presteza con que dichos actos eran interferidos: los de corta duración mucho más rápidamente que los de larga duración. De igual manera, actos poco frecuentes, como el Beso, fueron, en proporción, mucho más interferidos que actos abundantes, como el Aseo Social. Esto puede ser meramente un artefacto estadístico o, por lo contrario, ser un indicador de que en la jerarquía de afiliaciones de los macacos cola de muñón ciertos actos conllevan mucha más información afectiva que otros y, por ende, son utilizados con menor frecuencia. Lo cual, paradójicamente, implicaría una mayor capacidad de simbolización de la supuesta para estos animales, ya que la opinión prevaleciente es que el valor social o afectivo que dan los animales a un comportamiento afiliativo se basa enteramente en el tiempo de inversión. En otras palabras, una mayor duración promedio del acto se asocia con una mayor inversión en el beneficio del otro y, por lo tanto, con un interés social o afectivo creciente. Únicamente en seres humanos se conoce que una acción tan efímera, como lo es un beso, entraña una mayor demostración de afecto que otros comportamientos mayormente corrientes y duraderos, tal como sentarse juntos en clases o durante las comidas. Pese a todo, dicha posibilidad —la de poseer una decorosa capacidad de simbolización— concuerda con el planteamiento de (Allen y Bekoff 1997), en el sentido de que los comportamientos sociales, más allá de sus funciones utilitarias inmediatas, son también “iconos de intencionalidad”, que señalan de manera simbólica las pretensiones del emisor o de los actores. Si como es comúnmente aceptado, las funciones sociales de las conductas de afiliación son actualmente más importantes que sus funciones utilitarias originales (ver revisión de Dunbar 1991a) y el tiempo es la mayor limitante

para desenvolverse socialmente, no resulta disparatado pensar que en el transcurso de la evolución los primates hayan adquirido comportamientos "taquigráficos" que les permitan afiliarse ahorrando tiempo. Esto puede traducirse en una mayor disponibilidad de tiempo para incrementar sus redes sociales, pero, al igual que otras conductas, como el "engaño táctico" (Whiten y Byrne 1988a), aparece por necesidad la habilidad de caracterizarlas y asignarles un valor social. Es decir, convertirse en "íconos de intencionalidad", donde en la forma, duración y dirección [social] de la conducta (Díaz 1985b), se transmite toda la información referente a lo que pueda estar pasando por la mente del otro, en particular sus intenciones. Hecho que a su vez se traduce, en vista de los datos obtenidos a partir de las interferencias, que los actos cuyo contenido afiliativo o afectivo sea mayor, se reserven para relaciones y circunstancias muy particulares, y por lo tanto sean escasos en lugar de abundantes. Todo lo cual apunta a que pese a la gran cantidad de estudios que se han hecho sobre afiliaciones, en particular sobre el aseo social, conocemos todavía poco sobre la diversidad de actos cooperativos, afectivos y de afiliación en primates no humanos. En particular, recordando el llamado de (Dennett 1988) a abandonar en la etología el lenguaje conductista para sustituirlo por uno más mentalista, vale también la pena reflexionar si para desarrollar una verdadera etología cognoscitiva es necesario sobrepasar los métodos conductistas tradicionales (mediciones de frecuencias y duraciones) por modelos y análisis más refinados que permitan entender la influencia de actos eventuales en el comportamiento de terceros, la dinámica social y a largo plazo, el éxito reproductivo de quien lo llevó a cabo.

Hembras y machos difirieron en la frecuencia con que interfirieron interacciones de afiliación. De acuerdo a la hipótesis, estas diferencias se debieron a las relaciones que vinculaban a los tres animales: el emisor, el receptor y el saboteador. Las hembras interfirieron con mayor frecuencia que los machos las afiliaciones donde sus parientes cercanos fungían como actores, en particular aquellas donde participaba su madre. Es sabido que en los sistemas matrilocales la competencia intra-matrilínea es intensa (Cheney y Seyfarth 1990a; Datta y Beauchamp 1991), muy posiblemente motivada por el favoritismo mostrado por las madres a favorecer socialmente a sus hijas más jóvenes en detrimento de sus relaciones con las hijas mayores, lo cual, a la larga, puede llevar a un mayor éxito reproductivo de las hijas menores. Los datos de la presente tesis

apoyan dicha idea, particularmente debido a la diferencia con los machos, quienes notoriamente dirigieron sus esfuerzos a interferir animales con los cuales no estaban emparentados, dando poca importancia a las afiliaciones entre sus parientes. Ellos, en cambio, dieron mayor importancia a las diferencias de rango social, interfiriendo asiduamente aquellas afiliaciones que a los ojos del observador parecen potencialmente las fundamentalmente amenazantes: las afiliaciones de un emisor de rango inferior al saboteador, pero superior al receptor, donde este último era de preferencia una hembra. Esta evidencia sugiere un cuidado activo de su éxito reproductivo por parte de los machos de rango alto, ya que al interferir activamente dichas afiliaciones parecen estar propositivamente saboteando la formación de una amistad (y sus posibles repercusiones sexuales) entre un macho y una hembra. El patrón de interferencias con relación a las amistades refuerza dicha conclusión, pues los machos interrumpieron significativamente más que las hembras afiliaciones donde su amistad con la receptora era cercana. Las diferencias sexuales en atención y presteza con que los macacos cola de muñón interferían distintas afiliaciones robustecen lo anterior. Las hembras interferían con menor latencia las afiliaciones que involucraban a su madre, en tanto que los machos lo hacían cuando machos afiliaban con hembras de menor rango.

La variación entre sexos en la latencia de interferencia refuerza los hallazgos anteriores. No sólo machos y hembras difirieron en cuanto a la frecuencia con que interfirieron diferentes dñadas, sino también parecen prestar una atención distinta a las afiliaciones, como se hizo evidente en la diferencia entre el patrón de las hembras con respecto al de los machos. Al igual que con la frecuencia, las hembras prestaron mayor atención a las interacciones en las cuales guardaban algún parentesco, amistad o diferencia de rango con alguno de los actores. Por el contrario, los machos prestaron más atención a la diferencia de rangos entre los actores. El parentesco y la amistad no influyeron de modo significativo en la presteza a interferir de los machos. Estos resultados apoyan las hipótesis relacionadas con la evolución del cerebro social y la inteligencia maquiavélica, revisadas en el Capítulo 1, en el sentido de que en los sistemas matrifocales, tales como el del macaco cola de muñón, las presiones sociales sobre las hembras y sus matrilineas han favorecido la aparición de sistemas neurales relacionados con la vigilancia y las expectativas a futuro.

7. Referencias

- Alello, L.C. y Dunbar, R.I.M. 1993. Neocortex size, group size, and the evolution of language. *Current Anthropology* **34**, 184-193.
- Allen, C. y Bekoff, M. 1997. *Species of Mind. Philosophy and Biology of Cognitive Ethology*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-267.
- Altmann, J., Sapolsky, R. y Licht, P. 1995a. Baboon fertility and social status. *Nature* **377**, 688-689.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Armstrong, E., Clarke, M.R. y Hill, E.M. 1987. Relative size of the anterior thalamic nuclei differentiates anthropoids by social system. *Brain, Behavior and Evolution* **30**, 263-271.
- Barrett, L., Henzi, P., Weingrill, T., Lycett, J.E. y Hill, R.A. 1999. Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society London B* **266**, 665-670.
- Barton, R.A. 1999. Evolutionary ecology of the primate brain. En: *Comparative Primate Socioecology*. (Ed. by P.C.Lee), pp. 167-203. Cambridge, Cambridge University Press.
- Barton, R.A. y Dunbar, R.I.M. 1997. Evolution of the social brain. En: *Machiavelian Intelligence II: Extensions and Evaluations*. (Ed. by A.Whiten y R.W.Byrne), pp. 240-263. Cambridge, Cambridge University Press.
- Barton, R.A. y Harvey, P.H. 2000. Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature* **405**, 1055-1058.
- Bearder, S.K. 1987. Lorises, bushbabies, and tarsiers: diverse societies in solitary foragers. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 11-24. Chicago, The University of Chicago Press.
- Blaffer-Hrdy, S. 1977. *The Langurs of Abu: Female and Male Strategies of Reproduction*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Bossong, B. 2001. Gender and age differences in inheritance patterns. why men leave more to their spouses and women more to their children: an experimental analysis. *Human Nature* **12**, 107-122.

- Boyd,R. y Silk,J.B. 1983. A method for assigning cardinal dominance ranks. *Animal Behaviour* **31**, 45-58.
- Braakhuis,H.E.M. 1987. Artificers of the days: functions of the Howler monkey gods among the Mayas. *Anthropologica* **29**, 25-53.
- Brothers,L. 1995. Neurophysiology of the perception of intentions by primates. En: *The Cognitive Neurosciences* (Ed. by M.S.Gazzaniga), pp. 1107-1116. Cambridge, Mass., The MIT Press.
- Brothers,L. y Ring,B. 1992. A neuroethological framework for the representation of minds. *Journal of Cognitive Neuroscience* **72**, 132-144.
- Butovskaya,M. 1993. Kinship and different dominance style in groups of three species of the Genus *Macaca* (*M. arctoides*, *M. mulatta*, *M. fascicularis*). *Folia Primatologica* **60**, 210-224.
- Byrne,R.W. y Whiten,A. 1997. Machiavellian intelligence. En: *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations* (Ed. by A.Whiten y R.W.Byrne), pp. 1-23. Cambridge, Cambridge University Press.
- Call,J., Aureli,F. y de Waal,F.B.M. 1999a. Reconciliation patterns among stump-tailed macaques: a multivariate approach. *Animal Behaviour* **58**, 165-172.
- Call,J., Hare,B. y Tomasello,M. 1999b. Chimpanzee gaze following in an object choice task. *Animal Cognition* **1**, 89-100.
- Chance,M.R.A. 1967. Attention structure as the basis of primate rank orders. *Man* **2**, 503-518.
- Chance,M.R.A. 1988. *The Social Fabrics of the Mind*.
- Chance,M.R.A. y Mead,A.P. 1953. Social behavior and primate evolution. *Symposia of the Society for Experimental Biology, Evolution* **7**, 395-439.
- Cheney,D.L. y Seyfarth,R.M. 1980. Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Animal Behaviour* **28**, 362-367.
- Cheney,D.L. y Seyfarth,R.M. 1982. How vervets monkeys perceive their grunts: field playback experiments. *Animal Behaviour* **28**, 362-367.
- 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. 1990a. *How Monkeys See the World. Inside the Mind of Another Species*. Chicago: The University of Chicago Press.

- Cheney,D.L. y Seyfarth,R.M. 1990c. The representation of social relations by monkeys. *Cognition* **37**, 167-196.
- Cheney,D.L. y Seyfarth,R.M. 1999. Recognition of other individuals' social relationships by female baboons. *Animal Behaviour* **58**, 67-75.
- Cheney,D.L., Seyfarth,R.M. y Silk,J.B. 1995a. The response of female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) to anomalous social interactions: evidence for causal reasoning? *Journal of Comparative Psychology* **109**, 134-141.
- Cheney,D.L., Seyfarth,R.M. y Silk,J.B. 1995b. The role of grunts in reconciling opponents and facilitating interactions among adult female baboons. *Animal Behaviour* **50**, 249-257.
- 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.
- Cords,M. 1997. Friendships, alliances, reciprocity and repair. En: *Machiavellian Intelligence II. Extensions and Evaluations*. (Ed. by A.Whiten y R.W.Byrne), pp. 24-49. Cambridge, Cambridge University Press.
- Cowlinslaw,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 ethology. *Animal Behaviour* **18**, 197-209.
- Damasio,A.R. 1994. *Descartes' Error*. New York: G.P. Putnam's Sons.
- Dasser,V. 1988. Mapping social concepts in monkeys. En: *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. (Ed. by R.W.Byrne y A.Whiten), pp. 85-93. Oxford, Oxford University Press.
- Datta,S.B. y Beauchamp,G. 1991. Effects of group demography on dominance relationships among female primates. I. Mother-daughter and sister-sister relations. *American Naturalist* **138**, 201-226.
- Davies,N.B. 1993. Mating systems. En: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (Ed. by J.R.Krebs y N.B.Davies), pp. 263-294. Oxford, Blackwell Scientific Publications.

- Davis,W.H., Leary,R.W., Smith,M.D.C. y Thompson,R.F. 1698. Species differences in the gross behaviour of nonhuman primates. *Behaviour* 31, 326-338.
- Dawkins,R. 1995. *River Out of Eden*. New York: Basic Books.
- de Vries,H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour* 55, 827-843.
- de Waal,F.B.M. 1976. Straight-aggression and appeal-aggression in *Macaca fascicularis*. *Experientia* 32, 1268-1270.
- de Waal,F.B.M. 1977. The organization of agonistic relations within two captive groups of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 44, 225-282.
- de Waal,F.B.M. 1982a. *Chimpanzee Politics: Power and Sex Among Apes*. New York: Harper and Row.
- de Waal,F.B.M. 1984. Coping with social tension: sex differences in the effect of food provision to small rhesus monkey groups. *Animal Behaviour* 32, 765-773.
- de Waal,F.B.M. 1985. Deception in the natural communication of chimpanzees. En: *Deception*. (Ed. by R.W.Mitchell y N.S.Thompson), pp. 221-244. Albany, State University of New York Press.
- de Waal,F.B.M. 1987a. Dynamics of social relationships. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 421-430. Chicago, The University of Chicago Press.
- de Waal,F.B.M. 1987b. Tension regulation and nonreproductive functions of sex among captive bonobos (*Pan paniscus*). *National Geographic Research* 3, 318-335.
- de Waal,F.B.M. 1996. *Good Natured. The Origins of Right and Wrong in Humans and Other Animals*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- de Waal,F.B.M. y Aureli,F. 1996. Consolation, reconciliation, and a possible cognitive difference between macaques and chimpanzees. En: *Reaching into Thought. The Minds of the Great Apes*. (Ed. by A.E.Russon, K.A.Bard y S.Taylor Parker), pp. 80-110. Cambridge, Cambridge University Press.
- de Waal,F.B.M. y Lanting,F. 1997. *Bonobo. The Forgotten Ape*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.

- de Waal,F.B.M. y Ren,R. 1988. Comparison of the reconciliation behaviour of stump-tail and rhesus macaques. *Ethology* **78**, 129-142.
- de Waal,F.B.M., van Hooff,J.A.R.A.M. y Netto,W.J. 1976. An ethological analysis of types of agonistic interaction in a captive group of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Primates* **17**, 257-900.
- de Waal,F.B.M. y van Roosmalen,A. 1979. Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **5**, 55-66.
- Dennett,D.C. 1988. The intentional stance in theory and practice. En: *Machiavellian Intelligence. Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. (Ed. by R.W.Byrne y A.Whiten), pp. 180-201. Oxford, Clarendon Press.
- Dennett,D.C. 1995. *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. New York: Simon y Schuster.
- Dixon,A.F. 1998. *Primate Sexuality. Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans*. Oxford: Oxford University Press.
- Díaz,J.L. 1985a. Dinámica de la estructura social en primates: crónica de seis años de observación de dos tropas de macacos en cautiverio. En: *Análisis Estructural De La Conducta*. (Ed. by J.L.Díaz), pp. 213-294. México, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Díaz,J.L. 1985b. Estructura del comportamiento y de la dinámica social: una analogía musical. En: *Análisis Estructural De La Conducta* (Ed. by J.L.Díaz), pp. 19-47. México, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Díaz,J.L. 1985c. Grupos no manipulados de primates cautivos como modelos en la investigación psiquiátrica. *Salud Mental* **18**, 67-74.
- Dunbar,R.I.M. 1983. Structure of gelada baboon reproductive units, 3: the male's relationships with his females. *Animal Behaviour* **31**, 565-575.
- Dunbar,R.I.M. 1984. *Reproductive Decisions*. Princeton: Princeton University Press.
- Dunbar,R.I.M. 1988. *Primate Social Systems*. Ithaca: Cornell University Press.
- Dunbar,R.I.M. 1991. Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica* **57**, 121-131.
- Dunbar,R.I.M. 1993. Coevolution of neocortical size, group size and language in humans. *Behavioral and Brain Sciences* **11**, 681-735.

- Dunbar, R.I.M. 1995. Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *Journal of Human Evolution* 28, 287-296.
- Dunbar, R.I.M. 1997. *Grooming, Gossip, and the Evolution of Language*. 1 edn. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Dunbar, R.I.M. 1998. The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 6, 178-190.
- Estrada, A. 1978. A study of the social relationships in a free-ranging troop of stumptail macaques (*Macaca arctoides*). *Boletín de Estudios Médicos y Biológicos* 29, 313-394.
- Estrada, A. y Estrada, R. 1976. Birth and breeding cyclicity in an outdoor living stumptail macaque (*Macaca arctoides*) group. *Primates* 17[2], 225-231.
- Estrada, A. y Estrada, R. 1981. Reproductive seasonality in a free-ranging troop of stumptail macaques (*Macaca arctoides*): a five-year report. *Primates* 22[4], 503-511.
- Fagen, R.M. y Young, D.Y. 1978. Temporal patterns of behaviors: durations, intervals, latencies, and sequences. En: *Quantitative Ethology*. (Ed. by P.W. Colgan), pp. 79-114. New York, John Wiley & Sons.
- Fedigan, L. 1992. *Primate Paradigms: Sex Roles and Social Bonds*. 2 edn. Chicago: Chicago University Press.
- Foley, R.A. y Lee, P.C. 1989. Finite social space, evolutionary pathways and reconstructing hominid behavior. *Science* 243, 901-906.
- Fooden, J. 1990. The bear macaque, *Macaca arctoides*: a systematic review. *Journal of Human Evolution* 19, 607-686.
- Frank, S.A. 1998. *Foundations of Social Evolution*. 1 edn. Princeton: Princeton University Press.
- Franz, C. 1999. Allogrooming behavior and grooming site preferences in captive bonobos (*Pan paniscus*): association with female dominance. *International Journal of Primatology* 24, 525-546.
- Freund, J.E. 1992. *Mathematical Statistics*. London: Prentice Hall International.
- Goodall, J. 1986a. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge, Massachusetts: Belknap.

- Gore, M.A. 1994. Dyadic and triadic aggression and assertiveness in adult rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, and Hamdryas baboons, *Papio hamdryas*. *Animal Behaviour* **48**, 385-392.
- Gouzoules, S. y Gouzoules, H. 1987. Kinship. En: *Primate Societies* (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 299-305. Chicago, Chicago University Press.
- Grafen, A. 1991. Modelling in behavioural ecology. En: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (Ed. by J.R.Krebs y N.B.Davies), pp. 5-31. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1-51.
- Hare, B., Call, J., Agnetta, B. y Tomasello, M. 2000. Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour* **59**, 771-785.
- Harvey, P.H., Martin, R.D. y Clutton-Brock, T.H. 1987. Life histories in comparative perspective. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 181-196. Chicago, Chicago University Press.
- Hasegawa, R.P., Blitz, A.M., Geller, N.L. y Goldberg, M.E. 2000. Neurons in monkey prefrontal cortex that track past or predict future performance. *Science* **290**, 1786-1789.
- Hemelrijk, C.K., Meier, C. y Martin, R.D. 1999. 'Friendship' for fitness in chimpanzees? *Animal Behaviour* **58**, 1223-1229.
- Hendy-Neely, H. y Rhine, R.J. 1977. Social development of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): momentary touching and other interactions with adult males during the infants' first 60 days of life. *Primates* **18**, 589-600.
- Heyman, E.C. y Soini, P. 1999. Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and the number of adult males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **46**, 400-404.
- Hinde, R.A. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man* **11**, 1-17.
- Hinde, R.A. 1982. *Ethology: Its Nature and Relations With Other Disciplines*. Oxford: Oxford University Press.
- Hinde, R.A. 1987. Can nonhuman primates help us to understand human behavior? En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 413-429. Chicago, The Chicago University Press.

- Huffman, M. 1987. Consort intrusion and female choice in Japanese macaques. *Ethology* **75**, 221-229.
- Humphrey, N.K. 1976. The social function of intellect. En: *Growing Points in Ethology* (Ed. by P.P.G. Bateson y R.A. Hinde), pp. 303-317. Cambridge, Cambridge University Press.
- Jameson, K.A., Appleby, M.C. y Freeman, L.C. 1999. Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance. *Animal Behaviour* **57**, 991-998.
- Joffe, T.H. y Dunbar, R.I.M. 1997. Visual and socio-cognitive information processing in primate brain evolution. *Proceedings of the Royal Society London B* **264**, 1303-1307.
- Jolly, A. 1966. Lemur social behavior and primate intelligence. *Science* **153**, 501-506.
- Jovell, A.J. 1995. *Análisis De Regresión Logística*. Madrid: Centro de Investigaciones Sociológicas.
- Kamil, A.C. 1983. Optimal foraging theory and the psychology of learning. *American Zoologist* **23**, 291-302.
- Kappeler, P.M. 1999a. Convergence and divergence in primate social systems. En: *Primate Communities* (Ed. by J.G. Fleagle, C. Janson y K.E. Reed), pp. 158-170. Cambridge, Cambridge University Press.
- Kappeler, P.M. 1999b. Lemur social structure and convergence in primate socioecology. En: *Comparative Primate Socioecology* (Ed. by P.C. Lee), pp. 273-299. Cambridge, Cambridge University Press.
- Kelly, J.S. y Harcourt, A.H. 1987. Gorillas: variation in female relationships. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R. Wrangham y T.T. Struhsaker), pp. 155-164. Chicago, University of Chicago Press.
- Kerby, G. y Macdonald, D.W. 1988. Cat society and the consequences of colony size. En: *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour*. (Ed. by D.C. Turner y P. Bateson), pp. 67-82. Cambridge, Cambridge University Press.
- Keverne, E.B., Martel, F.L. y Nevison, C.M. 1996. Primate brain evolution: genetic and functional considerations. *Proceedings of the Royal Society London B* **263**, 689-696.

- Kummer,H. 1967. Tripartite relations in hamadryas baboons. En: *Social Communication Among Primates*. (Ed. by S.A. Altmann), pp. 63-71. Chicago, Chicago University Press.
- Lee,P.C. 1999. Editor's conclusion. Socioecology and social evolution. En: *Comparative Primate Socioecology*. (Ed. by P.C. Lee), pp. 406-409. Cambridge, Cambridge University Press.
- Lehman,M.N. y Adams,D.B. 1977. A statistical and motivational analysis of the social behaviour of the male laboratory rat. *Behaviour* **61**, 238-275.
- Lindley,D.V. 1992. *Making Decisions*. London: John Wiley & Sons.
- López-Luján,A.X., Ramírez Ochoa,I., Mayagoitia,L. y Mondragón-Ceballos,R. 1989. Sex differences in intra-group spacing behaviour in stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *Folia Primatologica* **52**, 102-108.
- López-Vergara,L., Santillán-Doherty,A.M., Mayagoitia,L. y Mondragón-Ceballos,R. 1989. Self and social grooming in stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*): effects of kin presence or absence within the group. *Behavioural Processes* **18**, 99-106.
- Luck,S.J. y Hillyard,S.A. 2000. The operation of selective attention at multiple stages of processing: evidence from human and monkey electrophysiology. En: *The New Cognitive Neurosciences*. (Ed. by M.S.Gazzaniga), pp. 687-700. Cambridge, Mass., The MIT Press.
- Maestriperi,D. 1996. Social communication among captive stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *International Journal of Primatology* **17**, 785-802.
- Martin,P. y Bateson,P. 1986. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayagoitia,L., Santillán-Doherty,A.M., Lopez-Vergara,L. y Mondragón-Ceballos,R. 1993a. Affiliation tactics prior to a period of competition in captive groups of stump-tail macaques. *Ethology Ecology & Evolution* **5**, 435-446.
- McDonald Pavleka,M.S. 1997. The social life of Japanese monkeys. En: *The Evolving Female: Life-History Perspectives*. (Ed. by M.E.Morbeck, A.Galloway y A.L.Zihlman), pp. 76-85. Princeton, N.J., Princeton University Press.
- Menzel,C.R. 1997. Primates' knowledge of their natural habitat: as indicated by foraging. En: *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations* (Ed. by A.Whiten y R.W.Byrne), pp. 207-239. Cambridge, Cambridge University Press.

- Miller, G.F. 1997. Protean primates: the evolution of adaptive unpredictability in competition and courtship. En: *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations* (Ed. by R.W.Byrne y A.Whiten), pp. 312-340. Cambridge, Cambridge University Press.
- Milton, K. 1981. Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist* **83**, 534-548.
- Moore, T. y Haig, D. 1991. Genomic imprinting in mammalian development: a parental tug of war. *Trends in Genetics* **7**, 45-49.
- Murray, R.D., Bour, E.S. y Smith, E.O. 1985. Female menstrual cyclicity and sexual behavior in stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *International Journal of Primatology* **6**, 101-113.
- Nishida, T. y Hiraiwa-Hasegawa, M. 1987. Chimpanzees and Bonobos: cooperative relationships among males. En: *Primate Societies* (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 165-177. Chicago, University of Chicago Press.
- Nishida, T., Takasaki, H. y Takahata, Y. 1990. Demography and reproductive profiles. En: *The Chimpanzees of the Mahale Mountains: Sexual and Life History Strategies*. (Ed. by T.Nishida), pp. 64-97. Tokyo, University of Tokyo Press.
- Noë, R. y Hammerstein, P. 1995. Biological markets. *Trends in Ecology and Evolution* **10**, 336-339.
- Noë, R., de Waal, F.B.M. y van Hooff, J. 1980. Types of dominance in a chimpanzee colony. *Folia Primatologica* **34**, 90-110.
- Packer, C., Collins, D.A., Sindimwo, A. y Goodall, J. 1995. Reproductive constraints on aggressive competition in female baboons. *Nature* **373**, 60-63.
- Pérez-Rincón, H. 1994. La anticipación. Fenomenología y clínica. *Salud Mental* **5**(17), 53-58.
- Pérez-Ruiz, A. y Mondragón-Ceballos, R. 1994. Rates of reconciliatory behaviors in stump-tail macaques: effects of age, sex, rank and kinship. En: *Current Primatology. Volume II. Social Development, Learning and Behaviour*. (Ed. by J.J.Roeder, B.Thierry, J.R.Anderson y N.Herrenschmidt), pp. 147-155. Strasbourg, Université Louis Pasteur.
- Platt, M.L. 2002. Neural correlates of decisions. *Current Opinion in Neurobiology* **12** (en prensa).

- Preuss, T.M. 1993. The role of the neurosciences in primate evolutionary biology. En: *Primates and Their Relatives in Phylogenetic Perspective*. (Ed. by R.S.D.E. Macphee), pp. 333-362. New York, Plenum Press.
- Pusey, A.E. y Packer, C. 1987b. Dispersal and philopatry. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker), pp. 250-266. Chicago, The University of Chicago Press.
- Pusey, A.E. y Packer, C. 1987a. Dispersal and philopatry. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker), pp. 250-266. Chicago, The University of Chicago Press.
- Quiatt, D. y Reynolds, V. 1993. *Primate Behaviour. Information, Social Knowledge, and the Evolution of Culture*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rendall, D., Rodman, P.S. y Emond, R.E. 1996. Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkey (*Macaca mulatta*) vocalizations. *Animal Behaviour* 51, 1007-1015.
- Richard, A.F. 1987. Malgasy prosimians: female dominance. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker), pp. 25-33. Chicago, The University of Chicago Press.
- Rodman, P.S. y Mitani, J.C. 1987. Orangutans: sexual dimorphism in a solitary species. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker), pp. 146-154. Chicago, The University of Chicago Press.
- Roonwal, M.L. y Mohnot, S.M. 1977. *Primates of South Asia: Ecology, Sociobiology, and Behavior*. Cambridge (Mass.): Harvard University Press.
- Rowell, T.E. 1966. Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Animal Behaviour* 14, 430-443.
- Rowell, T.E. 1974. The concept of social dominance. *Behavioral Biology* 11, 131-154.
- Rowell, T.E. y Rowell, C.A. 1993. The social organization of feral *Ovis aries* ram groups in the pre-rut period. *Ethology* 95, 213-232.
- Sade, D.S. 1965. Some aspects of parent-offspring and sibling relations in a group of rhesus monkeys, with a discussion of grooming. *American Journal of Physical Anthropology* 23, 1-18.
- Samuels, A., Silk, J.B. y Altmann, J. 1987. Continuity and change in dominance relations among female baboons. *Animal Behaviour* 35, 785-793.

- Santillán-Doherty,A.M., 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.
- Sapolsky,R.M., Alberts,S.C. y Altmann,J. 1997. Hypercortisolism is associated with social subordination or social isolation among wild baboons. *Archives of General Psychiatry* 54, 1137-1143.
- Sawaguchi,T. 1997. Possible involvement of sexual selection in neocortical evolution of monkeys and apes. *Folia Primatologica* 68, 95-99.
- Schwibbe,M. 2001. Der Orang Utan: Eine Zusammenstellung historischer Quellen. Schwibbe, pp. 1-8. Göttingen, Deutsches Primatenzentrum.
- Sept,J.M. y Brooks,G. 1994. Reports of chimpanzee natural history, including tool use in 16 th- and 17 th-century Sierra Leone. *International Journal of Primatology* 15, 867-878.
- Seyfarth,R.M. y Cheney,D.L. 1984. Grooming, alliances, and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature* 308, 541-543.
- Seyfarth,R.M., Cheney,D.L. y Marler,P. 1980. Monkey responses to three different alarm calls: evidence for predator classification and semantic communication. *Animal Behaviour* 28, 1094.
- Siegel,S. y Castellan,Jr.N.J. 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. 2 edn. New York: Mc Graw-Hill International Editions.
- 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. 1987b. Social behavior in an evolutionary perspective. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 318-329. Chicago, The University of Chicago Press.
- Silk,J.B. 1987a. Social behavior in an evolutionary perspective. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 318-329. Chicago, The University of Chicago Press.
- Silk,J.B. 1993. Does participation in coalitions influence dominance relationships among male bonnet macaques? *Behaviour* 126, 171-189.
- Silk,J.B. 1994. Social relationships of male bonnet macaques: male bonding in a matrilineal society. *Behaviour* 130, 271-292.

- Silk, J.B. 1999. Male bonnet macaques use information about third-party rank relationships to recruit allies. *Animal Behaviour* **58**, 45-51.
- Small, M.F. 1993. *Female Choices: Sexual Behavior of Female Primates*. Ithaca: Cornell University Press.
- Smuts, B.B. 1985. *Sex and Friendship in Baboons*. New York: Aldine de Gruyter.
- Smuts, B.B. 1987a. Gender, aggression and influence. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 400-412. Chicago, The University of Chicago Press.
- Smuts, B.B. 1987b. Sexual competition and mate choice. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 385-399. Chicago, The University of Chicago Press.
- Smuts, B.B. 1997. Social relationships and life histories of primates. En: *The Evolving Female. A Life-History Perspective*. (Ed. by M.E.Morbeck, A.Galloway y A.L.Zihlman), pp. 60-68. Princeton, N.J., Princeton University Press.
- Smuts, B.B. y Nicolson, N.A. 1989. Reproduction in wild female olive baboons. *American Journal of Primatology* **19**, 229-246.
- Smuts, B.B. y Smuts, R.W. 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior* **22**, 1-63.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Strier, K.B. 1999. Why is female kin bonding so rare? En: *Comparative Primate Socioecology* (Ed. by P.C.Lee), pp. 300-319. Cambridge, Cambridge University Press.
- Struhsaker, T.T. 1967. Ecology of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in the Masai-Amboseli game reserve, Kenya. *Ecology* **48**, 891-904.
- Symington, M.M. 1980. Spider monkey social relationships: competition and cooperation in males and females (manuscrito no publicado).
- Tattersall, I. 1998. *Becoming Human*. San Diego, Harcourt and Brace.
- Thierry, B. 1986. A comparative study of aggression and response to aggression in three species of macaque. En: *Primate Ontogeny, Cognition, and Social*

- Behaviour*. (Ed. by J.G.Else y P.C.Lee), pp. 307-311. Cambridge, Cambridge University Press.
- Tomasello, M., Call, J. y Hare, B. 1998. Five species of nonhuman primates follow the visual gaze of conspecifics. *Animal Behaviour* 55, 1063-1069.
- Tomasello, M.J. y Call, J. 1997. *Primate Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Trivers, R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46, 35-57.
- Urbani, B. 1999. Nuevo Mundo, nuevos monos: sobre primates neotropicales en los siglos XV y XVI. *Neotropical Primates* 7, 121-125.
- van Hooff, J.A.R.A.M. 1995. The orangutan: a social outsider. A socio-ecological test case. En: *The Neglected Ape*. (Ed. by R.D.Nadler), pp. 153-162. New York, Plenum Press.
- van Schaik, C.P. 1996. Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings of the British Academy* 88, 9-31.
- van Schaik, C.P. 2000. Social counterstrategies against infanticide by males in primates and other mammals. (Ed. by P.M.Kappeler), pp. 34-52. Cambridge, Cambridge University Press.
- Vehrencamp, S.L. 1979. The roles of individual, kin, and group selection in the evolution of sociality. En: *Handbook of Neurobiology* (Ed. by P.Marler y J.G.Vandenbergh), pp. 351-394. New York, Plenum Press.
- Walters, J.R. y Seyfarth, R.M. 1987a. Conflict and cooperation. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 306-317. Chicago, The University of Chicago Press.
- Walters, J.R. y Seyfarth, R.M. 1987b. Conflict and cooperation. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 306-317. Chicago, The University of Chicago Press.
- Wasser, S.K. y Norton, G. 1993. Baboons adjust secondary sex ratio in response to predictors of sex-specific offspring survival. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32, 273-281.
- Watts, D.P. 2000. Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. II. Influence of male rank and possible competition for partners. *International Journal of Primatology* 21, 211-238.

- Whiten,A. y Byrne,R.W. 1988a. Tactical deception in primates. *Behavioral and Brain Sciences* **11**, 233-273.
- Whiten,A. y Byrne,R.W. 1988b. The manipulation of attention in primate tactical deception. En: *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. (Ed. by R.W.Byrne y A.Whiten), pp. 211-223. Oxford, Clarendon Press.
- Wilkinson,G.S. 1987. Social grooming in the the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour* **34**, 1880-1889.
- Williams,P.L. y Warwick,R. 1975. *Functional Neuroanatomy of Man*. Philadelphia: W.B. Saunders.
- Wilson,D.S., Near,D. y Miller,R.R. 1996. Machiavellianism: a synthesis of the evolutionary and psychological literatures. *Psychological Bulletin* **119**, 285-299.
- Wilson,E.O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: The Harvard University Press.
- Wilson,E.O. 1978. *On Human Nature*. Cambridge (Mass.): Harvard University Press.
- Wrangham,R. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* **75**, 262-300.
- Wrangham,R. 1987a. Evolution of social structure. En: *Primate Societies*. (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T.Struhsaker), pp. 282-295. Chicago, The University of Chicago Press.
- Zuckermann,S. 1932. *The Social Life of Monkeys and Apes*. London: Kegan Paul, Trench & Trubner.