



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
MAESTRÍA Y DOCTORADO EN PSICOLOGÍA**

Afiliaciones postconflicto en *Macaca arctoides*

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN PSICOLOGÍA**

**PRESENTA:
CLAUDIO ERIK DE LA O RODRÍGUEZ**

TUTORES PRINCIPALES:

**DR. RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS
INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ**

**DR. JAVIER NIETO GUTIÉRREZ
FACULTAD DE PSICOLOGÍA-UNAM**

COMITÉ TUTOR:

**DR. ANTONIO ZAINOS ROSALES
INSTITUTO DE FISIOLÓGÍA CELULAR-UNAM**

MÉXICO, D.F. MARZO DE 2013



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.

- ❖ A mi madre y a mi hermana.

- ❖ A Bibiana Montoya.

- ❖ A la memoria de mi padre.

- ❖ A mi familia y amigos. En especial a mi tía Licha.

- ❖ A mis tutores y maestros, en particular a Ricardo Mondragón.

- ❖ A Julia Ostner y Oliver Schülke.

- ❖ A la UNAM, *alma mater* y a las personas que la hacen posible.

- ❖ A los monos.

ÍNDICE

Resumen	5
---------------	---

Introducción

I) La agresión y el comportamiento social	7
II) Competencia, conflicto, agresión	8
III) El valor de las relaciones sociales	14
IV) Las afiliaciones postconflicto: una visión general	17
V) Objetivos generales	21
VI) Hipótesis	21
Cuadro 1: ¿Cómo se demuestra la ocurrencia de las afiliaciones postconflicto?	24

Capítulo 1.- La reconciliación

La forma y función de las afiliaciones postconflicto entre los oponentes	26
1.1) La función de las afiliaciones con el oponente	28
1.2) La ocurrencia de la reconciliación y sus fuentes de variación	31
1.3) La reconciliación entre machos del macaco cola de muñon en libertad	41
• Objetivo	45
• Hipótesis	45
• Predicciones	45
• Método	47
• Resultados	54
• Discusión	58

Capítulo 2.- Las afiliaciones postconflicto con terceros no involucrados

2.1)	Alternativas a la afiliación con los oponentes	67
2.2)	Las afiliaciones postconflicto con terceros	68
2.3)	El caso del consuelo	69
2.4)	Las afiliaciones dirigidas hacia un tercero	72
2.5)	Las afiliaciones postconflicto con terceros en un grupo de macacos cola de muñón en cautiverio	
•	Objetivo	79
•	Hipótesis	79
•	Predicciones	79
•	Método	83
•	Resultados y discusión	89
•	Discusión general	114
	Conclusiones	122
	Referencias	129

RESUMEN

El comportamiento agresivo representa una de entre varias opciones de resolución de conflictos. No obstante, los costos resultantes de esta opción incluyen la alteración negativa de las relaciones sociales. Dado que estas ofrecen beneficios en términos de éxito reproductivo para los animales involucrados, es de esperar la aparición de estrategias conductuales que permitan lidiar con los costos de la agresión. Numerosos estudios señalan que las afiliaciones postconflicto cumplen con dicha función. No obstante, las variables que influyen en su ocurrencia y variación aún son materia de debate. La primera parte de este manuscrito presenta una aproximación estadística (i.e. teoría de la información) que permite cuantificar la evidencia relativa sobre la influencia de las principales variables que se ha postulado influyen en la ocurrencia de la reconciliación. Dado que presiones selectivas favorecen las relaciones competitivas entre machos, en esta sección se analiza el comportamiento postconflicto de los machos de un grupo provisionado de macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) en Tailandia. Los resultados indican que los modelos que incluyen la fortaleza del vínculo entre los oponentes reflejan con mayor exactitud el fenómeno. Por otra parte, las afiliaciones postconflicto pueden involucrar a animales distintos al oponente. Las funciones postuladas para este tipo de afiliaciones son aún más variadas que en el caso de la reconciliación. En la segunda parte del manuscrito se analiza la ocurrencia de afiliaciones postconflicto con terceros en un grupo de macacos cola de muñón en cautiverio. Los resultados indican que las afiliaciones con terceros representan una estrategia conductual cuya frecuencia y efectividad para poner fin a la agresión es aún mayor que la de las afiliaciones entre los oponentes. En su conjunto, los resultados de esta tesis aportan evidencia novedosa sobre la ocurrencia, variación y funciones de las afiliaciones postconflicto, tanto en libertad como en cautiverio.

INTRODUCCIÓN

I) La agresión y el comportamiento social

Probablemente uno de los temas más candentes en las ciencias del comportamiento ha sido el referente al comportamiento agresivo, el cual ha sido concebido como un fenómeno socialmente problemático, indeseable o característico de algún tipo de patología (Baron y Richardson, 1994; de Waal, 1989; Ferguson y Beaver, 2009; Fromm, 1986; Higley et al. 1996; Pinker, 2003). Durante buena parte del siglo XX, tanto la psicología (e.g. Bandura, 1973; Freud, 1932; Dollard et al., 1939), la antropología (e.g. Ardrey, 1969; Montagu, 1968) y la etología (e.g. Lorenz, 1967; Morris, 1967, 1969) sostuvieron un enfoque similar, si bien no idéntico, con respecto al carácter antisocial del comportamiento agresivo. Desde las ciencias sociales se postuló que la agresión era producto de impulsos internos, los cuales eran modulados por pulsiones opuestas (Freud, 1932); o bien que se trataba de un comportamiento aprendido socialmente (Bandura, 1973) y mantenido por medio de reforzamientos o estimulado culturalmente (Montagu, 1968). En el caso de la etología clásica se postulaban rígidos programas innatos, que dotaban a los individuos portadores de una ventaja al momento de luchar por los recursos vitales (i.e. eran adaptativos), pero que en el caso de los humanos se convertían en problemáticos dada la veloz modificación de sus circunstancias ambientales durante los últimos miles de años (Lorenz, 1967).

En la posición más extrema de este planteamiento, se llegó incluso a plantear como un problema teórico el que los organismos no luchasen incesantemente hasta conseguir la eliminación de todos los rivales por el más fuerte (Popp y DeVore, 1979). De este modo, para algunos académicos la agresión representaba la principal vía para resolver todo problema derivado de la sociabilidad, cuya solución consistía en la eliminación de la fuente

del problema (Freud, 1932; Popp y DeVore, 1979). La opción alternativa estaba dada por la renuncia al ejercicio de la agresión y su sustitución por conductas rituales, las cuales habrían evolucionado dados sus efectos benéficos para la especie (Lorenz, 1967).

Estas explicaciones al fenómeno de la agresión remiten al concepto de lucha por la vida, según el cual los individuos son feroces enemigos entregados a una lucha permanente, cuyo resultado es la selección de los más fuertes (Huxley, 1888; Spencer, 1895). Aunque los conceptos de competencia interindividual y reproducción diferencial constituyen parte fundamental de la obra de Darwin (1872), el término “lucha por la vida” sólo aparece ocasionalmente en ella, siendo interpretaciones posteriores las que enfatizaron la fortaleza y la aptitud para la confrontación física como las características de mayor importancia para solventar los desafíos que enfrentan los organismos, incluida la existencia de otros individuos con las mismas necesidades. De esta manera, se llegaron a igualar los términos competencia, conflicto y agresión (Colmenares, 1996), en donde los individuos empleaban la última con el fin de eliminar la competencia y acceder a los recursos en disputa.

II) Competencia, conflicto, agresión.

La competencia por el acceso y explotación de recursos vitales es un fenómeno inherente a la vida. Tanto la competencia interindividual, como la reproducción diferencial son condiciones fundamentales para la ocurrencia del fenómeno de selección natural (Darwin, 1872). En el caso de los individuos de la misma especie, estos presentan necesidades similares y buscan satisfacerlas explotando las mismas fuentes de recursos (Darwin, 1872). Dado el carácter limitado de los recursos necesarios para la satisfacción de tales

necesidades, el fenómeno de la competencia emerge en forma directa (Darwin, 1872). En el caso de los animales gregarios, la intensidad de la competencia interindividual es aún más grande (Silk, 2007), lo cual da lugar a múltiples conflictos sociales. Estos se reconocen por la oposición de objetivos y conductas individuales (Aureli, Cords y van Schaik, 2002; Colmenares, 1996), i.e. la conducta empleada para la obtención del objetivo por parte de uno de los individuos se enfrenta a una conducta de oposición por parte del otro (Colmenares, 1996). Ahora bien, la existencia de un conflicto a nivel social no conduce de manera inevitable a la agresión y esta es sólo una de entre varias formas de resolver una situación de conflicto (de Waal, 1996; Kappeler y van Schaik, 1992).

Si bien existen numerosas definiciones de agresión, una de las más aceptadas es aquella que la describe como la acción de un individuo encaminada a producir daño a otro (Colmenares, 1996; Feedigan, 1992). Aunque es útil en términos operativos (i.e. describir la conducta de interés de manera que permita su comprensión pública), esta definición resulta insuficiente para clarificar su función biológica (ver Tinbergen, 1963). Por ello, es necesario precisar que en el caso de la agresión entre individuos de la misma especie, esta se inscribe en el contexto de competencia y conflicto por el acceso a recursos de diversa índole (de Waal 1996; Colmenares 1996; Kappeler y van Schaik, 1992), por lo que es de esperar que las expectativas de los beneficios obtenidos por su ejercicio y su relación con los probables costos, influyan en su ocurrencia (Maynard-Smith y Parker, 1976).

Las sociedades animales: cooperación y conflicto

A partir de los años setenta del siglo XX, algunos estudiosos de los fenómenos sociales notaron que la agresión era un comportamiento riesgoso: los organismos podían sufrir

lesiones como consecuencia de sus luchas (Dawkins, 1993; Innocent y West, 2006; Maynard-Smith y Parker, 1976; Pussey y Packer, 1997) u otro tipo de costos personales (ver Aureli, 1992; Cords y Thurner, 1993; Kutsukake y Clutton-Brock, 2008), incluyendo a mediano plazo el modificar negativamente la dinámica de las relaciones sociales y de la misma estructura y funcionamiento de los grupos (Cords, 1997; Hinde, 1976), aun cuando el resultado inmediato fuese una victoria en el episodio agresivo. No obstante, la agresión, y de manera más general el conflicto que eventualmente puede conducir a la agresión, son fenómenos bien integrados y característicos de las sociedades animales (Colmenares, 1996; de Waal, 1992), incluyendo la humana (Pinker, 2003).

Los animales gregarios son particularmente sensibles a las consecuencias de las situaciones de conflicto, pues la vida grupal es una adaptación (Bertrand, 1978; Silk, 2007; Wrangham, 1980; Krause y Ruxton, 2002; Rubinstein y Wrangham, 1986) ante diversas presiones selectivas (e.g. depredación, búsqueda de parejas reproductivas, forrajeo eficiente), de manera que modificaciones a las características, estructurales o dinámicas, de los grupos aproximan o alejan a sus miembros de las condiciones óptimas para vivir en estos. Los organismos no sólo derivan beneficios de la vida grupal, pues como se mencionó anteriormente, esta incrementa la intensidad de la competencia interindividual (Silk, 2007).

Por otra parte, los estudiosos de la sociabilidad animal (e.g. Trivers, 1971), principalmente entomólogos (Hammilton, 1964a,b; Wilson, 1975) y primatólogos (Packer, 1977; Seyfarth, 1977; Wrangham, 1980, 1982; Seyfarth y Cheney, 1984) enfatizaron el hecho de que los animales no sólo compiten entre ellos, sino también son capaces de mantener interacciones de tipo cooperativo o mutuamente benéficas y que estas poseen una importancia

fundamental en su vida diaria, a partir de los beneficios que otorgan a nivel individual. Por lo tanto, es de esperar el desarrollo de compromisos entre costos y beneficios en diversos aspectos de la vida en grupo (e.g. Desjardins et al., 2008).

Un cambio sustancial en la manera de entender la agresión y el conflicto en el comportamiento animal, fue que ambos comenzaron a concebirse como elementos implicados en la construcción y moldeamiento de las relaciones sociales (Kummer, 1967); ejemplo de ello es el uso conjunto de la agresión en contra de terceros (i.e. coaliciones; ver de Waal y Harcourt, 1992), situación de la cual pueden derivarse beneficios mutuos, como la modificación o afirmación de posiciones de privilegio (i.e. jerarquía de dominancia) que permiten el acceso diferencial a recursos valiosos y limitados (Pussey y Packer, 1997). Ello conduce a su vez, a la minimización subsiguiente de la confrontación física (Pussey y Packer, 1997) y los riesgos asociados a ella (Hinde, 1974; Maynard-Smith y Parker, 1976). De esta manera el estudio de la agresión adquirió un matiz más ecológico, al postularse como uno de entre varios medios de resolución del conflicto y de modulación de las relaciones sociales (de Waal, 1996).

Afiliación y vida social

Este cambio de paradigma se aceleró durante las últimas dos décadas del siglo pasado. Durante esos años, el estudio de la relación entre agresión, afiliación y las dinámicas sociales se convirtió en uno de los temas que mayor atención mereció por parte de los investigadores del comportamiento social.

El comportamiento afiliativo ha sido estudiado en una gran variedad de animales, con un énfasis particular en el aseo social (primates: Dunbar, 1991; caballos: Kimura, 1998; vampiros: Wilkinson, 1986; peces: Bshary y Schaeffer, 2002; gatos domésticos: Kerby y Macdonald, 1988; ratas: Lehnman y Adams, 1977; impalas: Mooring y Hart, 1997; renos: Mooring y Samuel, 1998; carneros: Rowel y Rowel, 1993; abejas: Moore, Angel, Cheeseman y Robinson, 1995). El comportamiento afiliativo es aquel que promueve la proximidad no agonística entre los individuos y en el caso de los animales gregarios, la cohesión del grupo (ver Cords, 1997). Al revisar la literatura sobre el tema, se hace evidente la existencia de un sesgo primatólogo en los estudios sobre afiliación. Ello no implica que lo aquí consignado sea exclusivo de dicho orden. Es posible que comportamientos y funciones similares puedan ser observados en animales de distintos taxa, sobre todo si estos presentan características ecológicas y sociales semejantes a las de los primates.

En primates se ha observado una gran variación en el tiempo dedicado al aseo social, la conducta afiliativa más estudiada. Aunque la mayoría de las especies primates le dedica poco menos del 10% de su actividad diaria (Sussman, Garber y Cheverud, 2005), algunas especies invierten más tiempo, siendo el caso extremo el de los babuinos gelada (*Theropitecus gelada*) con más del 20% del tiempo de actividad dedicado al aseo social (Dunbar, 1996). Lo anterior habla de la importancia de dicha conducta en la vida diaria de los grupos, en especial de los primates. En lo que resta de este apartado se hablará de las funciones asociadas a dicha conducta, sin descartar que otras conductas afiliativas (e.g. contacto corporal pacífico, proximidad) pudiesen cumplir con las mismas funciones.

Entre las funciones postuladas para el aseo social se encuentran el mantenimiento de la cohesión grupal (Cords, 1997; Dunbar, 1991; Lindberg, 2001) y la construcción de relaciones de tipo cooperativo, e.g. coaliciones (Schino, 2006; Sussman et al., 2005). A nivel individual, se ha observado que los animales que reciben aseo social exhiben una menor cantidad de conductas asociadas con ansiedad aguda y una reducción en indicadores fisiológicos de estrés (Aureli y Schino, 2004; Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989; Schino et al., 1988; van Dierendonck y Goodwin, 2005). En macacos Rhesus (*Macaca mulatta*), Aureli, Preston y de Waal (1999) han mostrado que el aseo social disminuye en el corto plazo la tasa cardiaca. Más aún, Engh et al. (2005) y Shutt et al. (2007) reportan que no sólo recibir aseo social, sino también darlo, es capaz de reducir el estrés experimentado por los animales.

En el caso de las relaciones cooperativas, Cheney y Seyfarth (1990) han demostrado experimentalmente que los monos verdes (*Cercopithecus spp.*) presentan una mayor disposición para acudir en auxilio de un compañero que emite llamadas de ayuda, reproducidas artificialmente por los experimentadores a través de un altavoz, cuando estos han recibido aseo social por parte del solicitante algunas horas antes de la emisión de las vocalizaciones grabadas, pero se muestran indiferentes si no han recibido aseo previo. Schino (2007) a través de un meta-análisis de la literatura publicada sobre la relación entre aseo social y apoyo en episodios agonistas, encuentra una relación positiva y significativa entre ambos, al menos en las 14 especies tomadas en cuenta para sus análisis. Esta asociación aseo-apoyo agonista, se ajusta a un comportamiento de índole cooperativa (Trivers, 1971), en donde los animales intercambiarían aseo por apoyo (i.e. esto a cambio de aquello) en situaciones de conflicto con terceros (ver Seyfarth, 1977). Cuando estos

apoyos en situaciones agonistas (i.e. coaliciones) ocurren de manera consistente, se habla de que los animales han establecido una alianza. Adicionalmente, cabe hacer notar que los animales pueden beneficiarse de la mera tolerancia por parte de individuos más poderosos, a partir de las interacciones afiliativas que mantengan con ellos (Aureli y Schaffner, 2007; Glickman et al., 1997; Mayagoitia et al., 1993), o recibir a su vez aseo social (Barret et al., 1999; Schino y Aureli, 2008).

III) El valor de las relaciones sociales

El establecimiento de relaciones sociales en diversas especies animales es un fenómeno bien estudiado (revisión en Silk, 2007). A nivel psicológico, las relaciones sociales constituyen una abstracción a partir de una serie de interacciones delimitada en el tiempo por el observador y los actores involucrados (Hinde, 1976). De esta manera, las relaciones sociales son propiedades no directamente visibles y que no se conforman de manera inmediata. El rótulo adscrito a una relación social describe el patrón característico de las interacciones entre dos individuos, o clases de individuos (Hinde, 1976). No obstante, esta definición dice poco acerca de las posibles funciones de este tipo de comportamiento (Kummer, 1978). Para comprender mejor las funciones biológicas del establecimiento de relaciones sociales, Kummer (1978) propone que estas pueden ser interpretadas como inversiones a largo plazo, cuyos beneficios son cuantificables en términos de su influencia en el éxito reproductivo de los individuos involucrados (i.e. el valor de la relación social para los actores). De acuerdo con Kummer (1978), el valor de un individuo *A* para el individuo *B* está dado por la forma en que *A* afecta el éxito reproductivo de *B*; si bien como

señala Silk (2002), este se suele inferir a partir de consecuencias más inmediatas (e.g. aumento de la tolerancia, otorgamiento de protección). Los compañeros de grupo, en tanto que potenciales prestadores de diferentes tipos de servicios (e.g. apoyo agonista), pueden ser concebidos como recursos de índole social (Colmenares, 1996).

Estudios recientes ofrecen evidencia de que las relaciones afiliativas influyen positivamente en la sobrevivencia y el éxito reproductivo (hembras: Silk, Alberts y Altmann, 2003; Silk, Altmann y Alberts, 2006; Yee et al. 2008; Cameron, Setsaas y Linklater, 2009; Frère et al. 2010; Beehner et al., 2010; Silk et al. 2010; machos: Duffy, Wrangham y Silk, 2007; Schülke et al. 2010; hombres y mujeres: Holt-Lunstad, Smith y Layton, 2010), por lo cual es de esperar que los organismos se entreguen a esfuerzos por cultivarlas (e.g. Berghänel et al. 2011), modificarlas en su favor (e.g. Chapais, Gauthier y Proud'homme, 1995; Mondragón-Ceballos, 2001) y preservarlas (e.g. de Waal y van Rosemalen, 1979). Tales esfuerzos pueden considerarse inversiones en términos de tiempo, esfuerzo, atención, etc.

Relaciones sociales y mercados biológicos

Se ha postulado que en primates y otros animales gregarios, el tamaño máximo de los grupos está limitado principalmente por el punto en donde los costos de la competencia interindividual superan los beneficios de la vida gregaria (*hipótesis de las limitantes ecológicas*: Chapman y Chapman 2000, Snaith y Chapman 2007, Teichroeb y Sicotte 2009; Wrangham, Gittleman y Chapman, 1993). Con base en lo anterior, el número de relaciones sociales posibles es finito y los beneficios derivados de las relaciones sociales constituyen un recurso limitado (Colmenares, 1996), sobre el cual se espera competencia. Estas condiciones sientan las bases para que los individuos gregarios enfrenten lo que ha sido

denominado “situaciones de mercado” (Noë y Hammerstein, 1994). Si bien las aproximaciones económicas al estudio del comportamiento pueden rastrearse en los escritos sobre selección sexual y forrajeo óptimo, ha sido en el campo de la cooperación y la negociación social en donde la aproximación de mercados ha verificado sus más recientes desarrollos (e.g. Barclay, 2011; Fruteau et al. 2009, 2011).

Los mercados biológicos constituyen una analogía de los mercados humanos introducida originalmente por Noë (1992) en su estudio acerca de la formación de coaliciones en babuinos y formalizada en los escritos de Noë y Hammerstein (1994, 1995). Hammerstein (2001) señala las siguientes propiedades de los mercados humanos: a) una distribución desigual de los recursos negociables (o bienes), la cual genera la posibilidad de que se lleven a cabo las transacciones; b) la información (presumiblemente sobre la distribución de los bienes) es del dominio público, lo cual permite decidir con quién es conveniente tener una transacción y c) los mercaderes adoptan medidas que buscan evitar la posibilidad del fraude. Estas mismas propiedades sirven de base para el estudio de los mercados biológicos, en donde las ganancias derivadas por los organismos son concebidas en términos de aumento en su éxito reproductivo (Noë, 2001). Los bienes negociados por los participantes pueden ser de naturaleza diversa (e.g. alimento, polinización) y los modelos básicos de mercado establecen una división de los negociantes en dos clases: aquella que detenta el bien o servicio (i.e. oferentes) y aquella que lo demanda (i.e. demandantes) (Noë y Hammerstein, 1994). Los negociantes pueden ofrecer y demandar alternadamente el mismo bien/servicio, o bien intercambiar servicios diferentes (Barret y Henzi, 2001). El valor de los bienes en el mercado será influido por la oferta y la demanda de los mismos (Noë y Hammerstein, 1994). En el caso de las relaciones sociales, los beneficios derivados

de estas, ya sean inmediatos (e.g. alimento, cópula) o a largo plazo (e.g. mejor condición física, mejora del rango social) pueden ser considerados como “bienes” o “servicios” sujetos a negociación (i.e. las monedas de cambio). De este modo, el número de oferentes y demandantes de estos bienes determinará su valor en el mercado.

IV) Las afiliaciones postconflicto: una visión general

Una de las funciones del comportamiento afiliativo es el amortiguamiento y reparación de los daños generados por la resolución de situaciones de conflicto a través de la agresión. Dichos daños se experimentan a nivel social en la forma de un aumento de la probabilidad de nuevas agresiones (Aureli y van Schaik, 1991a,b; Aureli, 1992; Cooper, Aureli y Singh, 2007; Kutsukake y Castles, 2001; McFarland y Majolo, 2011; Romero, Colmenares y Aureli, 2009; Schino et al., 2007), la disminución de la tolerancia entre los oponentes para compartir un recurso (Cords, 1992; Cords y Thurnheer, 1993), o el aumento de la distancia interindividual (Sommer, Denham y Little, 2002) con el consiguiente impedimento para efectuar interacciones cooperativas entre los oponentes

Los efectos negativos de la agresión son experimentados también a nivel individual. Tanto agresores como víctimas experimentan un aumento en la frecuencia de las conductas autodirigidas en las postrimerías de un encuentro agresivo (Aureli, 1992, 1997; Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989; Cooper, Aureli y Singh, 2007; Das, Penke y van Hooff, 1998; Kutsukake y Castles, 2001; McFarland y Majolo, 2011; Romero, Colmenares y Aureli, 2009; Schino et al., 2007). Estas conductas son consideradas indicadores confiables de ansiedad (Maestripieri et al., 1992; Aureli y Schino, 2004), la cual es parte de la respuesta

adaptativa de los organismos a los desafíos ambientales, pero que experimentada de manera crónica, genera efectos negativos sobre la salud (Sapolsky, Romero y Munck, 2000). En este punto resulta necesario destacar que los conflictos que involucran a animales caracterizados por mantener fuertes vínculos afiliativos, se caracterizan por un incremento de mayor intensidad en los indicadores de ansiedad (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989; Aureli, 1997; Romero, Colmenares y Aureli, 2009).

La ansiedad postconflicto experimentada tanto por agresores, como por víctimas, podría ser resultado de la percepción de: a) la alteración de su relación social y la incertidumbre acerca del curso de la relación en el futuro (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989), particularmente cuando esta constituye un recurso social valioso e inseguro (Cords y Aureli, 2000); b) el riesgo de un contraataque, o de represalias por parte de terceros en las postrimerías del episodio agresivo (Kappeler y van Schaik, 1992) y c) el estado de excitación de los testigos de la reyerta (i.e. contagio emocional, ver Aureli, 1997).

Existen reportes descriptivos sobre afiliaciones entre los oponentes en las postrimerías de un conflicto agresivo en varias especies, al menos desde finales de los años sesenta del siglo XX (*Pan trogodites*: Goodal 1968; *Cebus sp.*: van Hooff, 1967; *Ovis ammon*: Pfeffer, 1967; *Crocota crocuta*: Kruuk, 1972; *Panthera leo*: Schaller, 1972). No obstante, el mérito de haber iniciado el estudio riguroso de este fenómeno corresponde a de Waal y van Rosemalen (1979), quienes documentaron mediante observaciones sistemáticas la ocurrencia de las afiliaciones postconflicto en un grupo de chimpancés en cautiverio y la existencia de patrones conductuales especiales que caracterizan a este tipo de situaciones. Además, observaron que las afiliaciones postconflicto van más allá de los oponentes

previos, pudiendo efectuarse con individuos originalmente no involucrados en el episodio agresivo. Una vez dada a conocer la ocurrencia de este tipo de interacciones, el siguiente paso consistió en refinar los procedimientos metodológicos para su estudio (e.g. de Waal y Yoshihara, 1983; ver cuadro 1 al final de esta introducción) y recabar evidencia de su ocurrencia en otras especies.

Durante los últimos 30 años, los estudios sobre diversos tipos de afiliación postconflicto han arrojado una vasta cantidad de información sobre las condiciones que conducen a su ocurrencia, variación y posibles funciones (revisiones en Aureli, Cords y van Schaik, 2002; Arnold y Aureli, 2007). La mayoría coincide en que las afiliaciones postconflicto constituyen un mecanismo para preservar la armonía grupal, restaurar las relaciones sociales y aminorar las consecuencias negativas de los conflictos agresivos (*ver*: Arnold y Aureli, 2007; Aureli, Cords y van Schaik, 2002; Cords, 1997; Das, 2000; Silk, 1997, 2002).

Tres categorías de afiliaciones postconflicto pueden ser postuladas, según los individuos involucrados: a) las afiliaciones postconflicto entre los oponentes previos, identificadas en la mayoría de los estudios bajo el rótulo funcional de “reconciliación”; b) las afiliaciones postconflicto entre uno de los oponentes iniciales y un tercer animal originalmente no involucrado en el conflicto agresivo y c) las afiliaciones postconflicto entre los animales que han sido testigos del episodio agresivo. Aunque los estudios sobre las interacciones correspondientes a la primera categoría han sido los más numerosos, en años recientes el número de estudios enfocados en las interacciones correspondientes a las últimas dos categorías ha ido en aumento.

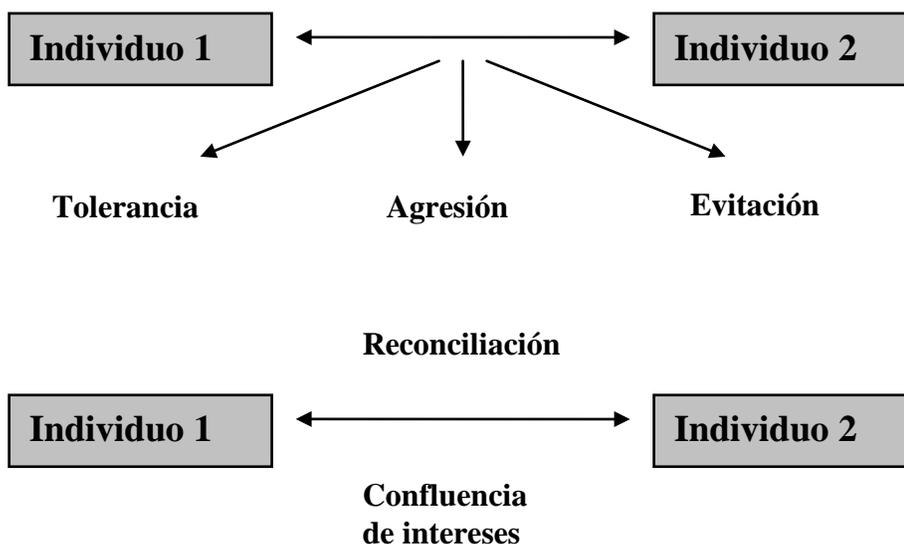


Fig. I.- El modelo relacional de la agresión. Tomado y traducido de: de Waal, 1996,

El modelo relacional de la agresión (de Waal, 1996) propone que esta constituye una opción para la resolución de situaciones de conflicto (ver figura I), además de establecer un esquema predictivo para la ocurrencia de las afiliaciones postconflicto entre los oponentes (que a partir de aquí serán llamadas, por simplicidad, “reconciliación”).

Según este modelo, la reconciliación ocurrirá cuando el interés en la relación social por parte de los actores sea convergente. Con base en lo planteado por Kummer (1978), la convergencia de intereses se alcanzará si ambos oponentes derivan beneficios de su asociación. Aunque pensado en términos de beneficios a largo plazo (i.e. éxito reproductivo), el modelo no excluye la posibilidad de que los beneficios se obtengan en el corto plazo. De este modo, el modelo integra el fenómeno de la agresión a la vida social de los animales gregarios, caracterizada por la ocurrencia habitual de situaciones de conflicto. No obstante, el modelo sólo contempla el caso de las afiliaciones entre los oponentes

previos. Dados los costos asociados a la ocurrencia de la agresión y a la existencia de otros tipos de afiliaciones postconflicto, resulta necesario profundizar el estudio del papel que juegan estas en el fenómeno de resolución de los conflictos sociales.

V) Objetivos generales

Con base en la revisión previa, este trabajo persigue dos objetivos:

- 1) Cuantificar el valor predictivo de diferentes variables que han sido relacionadas con la ocurrencia de la reconciliación (Capítulo 1).
- 2) Explorar la ocurrencia de afiliaciones postconflicto con terceros no involucrados, examinar sus posibles funciones, así como las consideraciones efectuadas por los individuos al momento de realizar sus decisiones conductuales y determinar si las afiliaciones con terceros constituyen una alternativa a la reconciliación para la resolución de situaciones de conflicto (Capítulo 2).

VI) Hipótesis

La mayoría de los estudios sobre la reconciliación proponen que esta permite la amortiguación de los costos resultantes de la agresión, así como la preservación de las relaciones sociales valiosas (*hipótesis integrada*: Aureli, 1997). Con base en lo anterior, en este trabajo se propone que la extensión y fortaleza de las relaciones sociales de los individuos involucrados en una situación de conflicto agresivo, así como las limitaciones impuestas por su posición dentro de la estructura social, predecirán la ocurrencia de la reconciliación e influirán en los costos resultantes de la agresión. Además, al reducir los

costos asociados a la agresión y permitir preservar los beneficios de la sociabilidad, la reconciliación deberá constituir la estrategia postconflicto de mayor empleo.

No obstante, dado que no todos los conflictos agresivos llevan a la reconciliación y a los reportes sobre la ocurrencia de afiliaciones postconflicto con individuos distintos al oponente, tanto en primates como en otras especies, se plantea que las afiliaciones con terceros representan una alternativa a la reconciliación para lidiar con los efectos negativos de la agresión, pudiendo en algunos casos sustituir sus funciones.

Así, se propone la ampliación del modelo relacional (Fig. II), para incluir las afiliaciones con terceros y el distanciamiento interindividual como parte del abanico de opciones para manejar las situaciones de conflicto.

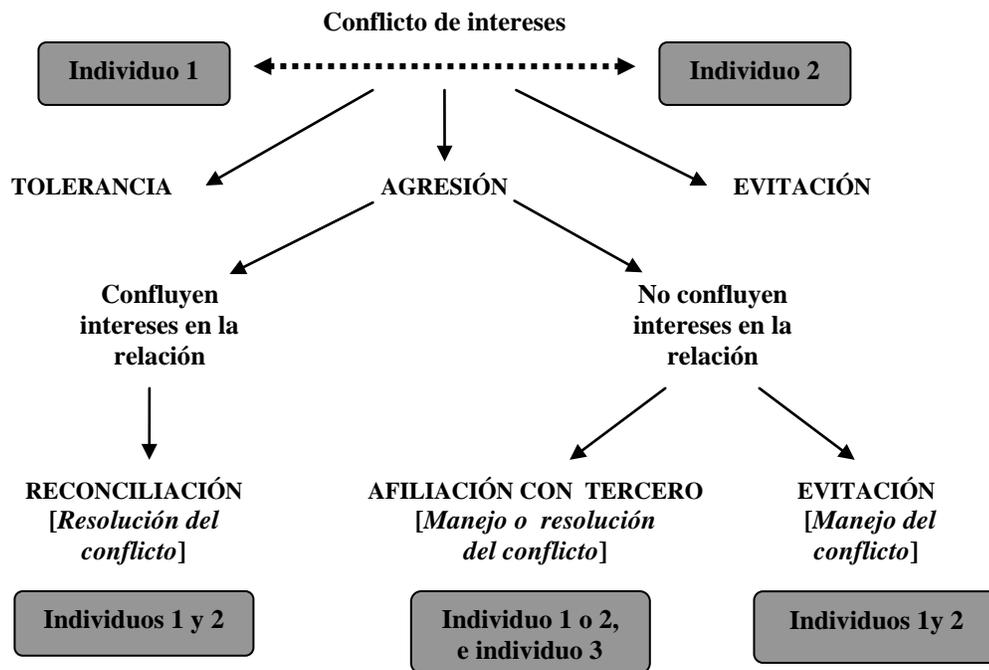


Fig. II.- Extensión del modelo relacional de la agresión.

De este modo, las opciones incluidas en la ampliación del modelo tendrían un carácter estratégico, esto es: serían conductas dirigidas hacia una meta, independientemente de que el individuo que las ejecuta tenga conciencia de ella (Colmenares, 1996). Adicionalmente, su uso en respuesta a las distintas situaciones que pueden plantear los escenarios postconflicto, fortalecería la evidencia sobre el carácter inteligente del comportamiento social de estos y otros animales gregarios, tal como lo postula la hipótesis de la inteligencia social planteada por Jolly (1966) y Humprey (1976) y en particular, sobre la complejidad y flexibilidad del comportamiento encaminado a lidiar con situaciones de conflicto.

(Cuadro 1)

¿Cómo se demuestra la ocurrencia de las afiliaciones postconflicto?

Los procedimientos actuales en el estudio de las afiliaciones postconflicto tienen su origen en el artículo de de Waal y Yoshihara (1983) sobre reconciliación en monos Rhesus (*Macaca mulatta*). En dicho trabajos los autores proponen el método básico, convertido en paradigma, para el estudio de las situaciones postconflicto. El método consiste en efectuar dos tipos de observaciones: las observaciones postconflicto propiamente dichas (PCs: postconflict observations) y las observaciones de control (MCs: match control observations). Estas últimas se efectúan un día después de la PC o el más próximo posible, a la misma hora, esto con la finalidad de que variaciones en la actividad diaria de los animales no influyan en lo observado y controlando la ausencia de un episodio agresivo entre los animales blanco de la observación, por un periodo de al menos 10 minutos previos a la realización de la MC. Algunos estudios controlan adicionalmente la distancia entre los oponentes al final del episodio agresivo y al inicio de la MC. Las observaciones propuestas por Waal y Yoshihara (1983) permiten el estudio de dos diferentes aspectos del postconflicto: la influencia de la agresión sobre el comportamiento afiliativo subsiguiente de los actores y la diferencia en cuanto a la disposición afiliativa de diferentes tipos de díadas (Veneema 2000). En el primer punto existen dos métodos ampliamente socorridos: 1) el propuesto por los mismos de Waal y Yoshihara (1983), que consiste en la comparación de las PCs y MCs respecto al momento de la ocurrencia de la afiliación. Cuando la afiliación ocurre primero en la PC que en la MC se habla de un par atraído, de lo contrario se trata de un par disperso. Si la afiliación ocurre en el mismo periodo de tiempo se habla de un par neutro. De este modo se espera que la desviación de la proporción 1:1 refleje la estrategia adoptada por los animales en el postconflicto, ya sea la afiliación o la evitación. 2) Por otra parte, Aureli, van Schaik y van Hooff (1989) proponen la llamada “*time rule*”, la cual consiste en comparar la distribución de frecuencia por minuto de los primeros contactos postconflicto y compararla con su correspondiente distribución durante la MC. Así, la diferencia entre ambas distribuciones establece una ventana de tiempo durante la cual, cualquier afiliación puede ser considerada de manera confiable resultado del episodio agresivo previo (Ver Fig. 3).

Con respecto a la disposición afiliativa entre diferentes tipos de díadas (i.e. la tendencia conciliatoria), los mismos de Waal y Yoshihara (1983) propusieron un sencillo método para su estimación, el cual consiste en la división del número de pares atraídos entre el número total de pares atraídos, neutros y dispersos. No obstante, el método no permitía el control de la línea base de las afiliaciones entre la díada observada. De esta manera, el método planteado por Veneema, Das y Aureli (1994) considera que el número de pares dispersos refleja el nivel base de afiliación entre los animales observados y por lo tanto, propone una mejora del método previo a través de la sustracción del número de pares dispersos al número de pares atraídos y la división de la cantidad resultante entre el número total de pares observados. De esta manera, el procedimiento permite una estimación más rigurosa de la tendencia conciliatoria entre clases específicas, al ofrecer la proporción exacta de episodios de afiliación postconflicto que son independientes de los niveles normales de afiliación entre los actores.

$$\frac{\text{Pares atraídos} - \text{Pares dispersos}}{\text{Total de pares}} \times 100$$

Al efectuar un metanálisis respecto a lo observado en otros estudios siguiendo la propuesta original de de Waal y Yoshihara (1983), los autores encontraron que su cálculo ofrecía una visión más precisa de la tendencia conciliatoria entre las díadas observadas, revelando aspectos que no lograban ser observados en los estudios originales (Veneema, Das y Aureli, 1994).

Dado que la unidad básica de observación en estos métodos es la díada, los procedimientos propuestos anteriormente pueden ser aplicados con facilidad a una gran variedad de escenarios postconflicto. Aun cuando las propuestas fueron efectuadas pensando en el caso específico de la afiliación entre los oponentes originales, estudios posteriores implementaron dichos métodos para estudiar las afiliaciones entre terceros (Call, Aureli y de Waal 2002) o incluso entre individuos no involucrados (Judge y Mullen 2005). De este modo, la propuesta de Veneema, Das y Aureli (1994) se ha convertido en el método empleado por casi la totalidad de los estudiosos de las afiliaciones postconflicto.

CAPÍTULO 1

LA RECONCILIACIÓN

La forma y función de las afiliaciones postconflicto entre los oponentes.

Como se señaló en la introducción, la agresión es una parte bien integrada de las sociedades animales (de Waal, 1992) y una de entre varias opciones de resolución del conflicto (de Waal, 1996; Kappeler y van Schaik, 1992). No obstante, los costos ecológicos y sociales de esta opción pueden ser considerados una presión de selección para la aparición de mecanismos que permitan contrarrestarlos, o al menos mitigarlos. En el caso de los primates gregarios y de otros animales que viven en sociedades similares, los efectos negativos de la agresión ponen en riesgo la inversión efectuada en construir las relaciones sociales y afectan la posición social de los individuos involucrados, pues estos se encuentran inmersos en una compleja red de alianzas (de Waal y Aureli, 1997).

El re-descubrimiento de las afiliaciones postconflicto (de Waal y van Rosemalen, 1979) modificó de manera sustantiva la manera de entender la función de la agresión y su relación con otros fenómenos sociales, ubicándola en un contexto de conflicto de intereses y de negociación de las relaciones sociales. En este nuevo contexto, las afiliaciones postconflicto pueden ser entendidas como uno de los mecanismos que permiten enfrentar las situaciones de conflicto social, en particular las consecuencias negativas de los conflictos dirimidos por la vía de la agresión, e influir en las dinámicas sociales. La más conocida de las afiliaciones postconflicto es la *reconciliación* (de Waal y van Rosemalen, 1979), la cual se define operacionalmente como una reunión amistosa que ocurre de manera selectiva entre los oponentes previos, poco después de terminado un episodio agresivo (Cords y Thurnheer, 1993). La figura 1.1 ilustra este proceso.

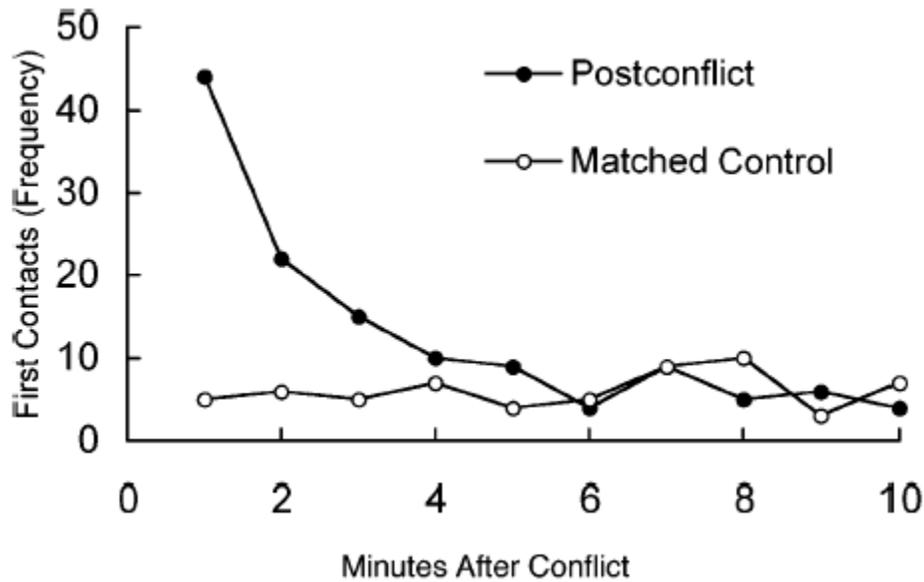


Figura 1.1.- Después de protagonizar un conflicto agresivo, los oponentes pueden interactuar amistosamente entre sí. Esto ha sido demostrado en numerosas especies. La gráfica (tomada de Silk, 2002) ilustra los resultados de un estudio sobre reconciliación en *Macaca fascicularis* (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989). En la gráfica se observan las frecuencias por minuto de la primera afiliación entre los oponentes previos, durante las observaciones postconflicto (círculos cerrados) y durante las observaciones de control (círculos abiertos). La diferencia durante los primeros minutos es clara y permite definir operacionalmente la reconciliación con base en las diferencias estadísticamente significativas entre ambas distribuciones de frecuencia.

Numerosas investigaciones han confirmado la ocurrencia de la reconciliación y documentado sus características, así como su relación con diversas variables sociales, individuales y contextuales (revisiones en Arnold y Aureli, 2007; Aureli, Cords y van Schaik, 2002; Silk, 2002). Existe consenso respecto a que la reconciliación permite lidiar con los efectos negativos que producen los conflictos agresivos. No obstante, aún cuando el término “reconciliación” implica la función propuesta para este tipo de contactos y la mayoría de los estudios han adoptado tanto la terminología, como los supuestos que se desprenden de la función presumida para estas interacciones, no todos los autores concuerdan en que la función de las afiliaciones postconflicto entre los oponentes consista en la reparación de la relación dañada por la agresión (e.g. Silk, 1997, 2002). Al respecto,

Cords (1993) y Silk (1997) señalan que es una práctica común dar por hecho que la función reparadora de la reconciliación se alcanza si los criterios operacionales de su definición se cumplen. No obstante, sólo una fracción de los estudios ha investigado el efecto de la reconciliación sobre la dinámica de las relaciones a mediano y largo plazo (e.g. Koyama, 2001, Silk, Cheney y Seyfarth, 1996). A pesar de las objeciones, el uso del término se ha impuesto entre los investigadores como una forma de evitar largos rótulos descriptivos y estimular la investigación sobre sus funciones.

1.1) La función de las afiliaciones con el oponente

Dos hipótesis han orientado los estudios sobre la función de la reconciliación: a) la afiliación como medio de protección y reparación de las relaciones valiosas ante los efectos negativos de la agresión (*hipótesis de la relación valiosa*: Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989; Cords y Thurnheer, 1993; de Waal y Aureli, 1997), siendo esta la hipótesis adoptada por la mayoría de las investigaciones sobre el tema y b) la afiliación como señal para comunicar la disposición de los oponentes a cesar las hostilidades y retomar el curso normal de sus actividades (*hipótesis de las buenas intenciones*: Silk, 2002).

Aureli (1997) propone la llamada hipótesis integrada para resumir las principales explicaciones sobre la función de la reconciliación. La hipótesis integrada (Aureli, 1997) postula que la ansiedad postconflicto es consecuencia de la incertidumbre acerca del futuro de la relación entre los oponentes (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989; Aureli y van Schaik, 1991b) y que su intensidad refleja el valor de la relación, i.e. el temor a perder los beneficios que esta ofrece. Con base en ello, predice que la reconciliación será más

probable entre individuos que poseen vínculos estrechos y postula que la reconciliación permitiría la restauración del vínculo entre los oponentes, disminuyendo así la incertidumbre sobre el futuro de su relación y la ansiedad resultante. Así, se integra la evidencia de que la reconciliación ocurre con mayor frecuencia entre diadas con vínculos estrechos, que probablemente influyan positivamente en el éxito reproductivo de los actores (i.e. *relaciones valiosas*), con la evidencia de que la reconciliación permite la disminución de los niveles de ansiedad postconflicto en los oponentes previos. Numerosos estudios apoyan la relación entre las características de las relaciones sociales empleadas para inferir su valor y la ocurrencia de la reconciliación, así como la reducción de los indicadores conductuales y fisiológicos de ansiedad como consecuencia de la reconciliación (revisiones en Aureli y Schino, 2004; Arnold y Aureli, 2007; Aureli, Cords y van Schaik, 2002).

La propuesta alternativa está dada por la *hipótesis de las buenas intenciones* (Silk, 1997; Silk, 2002), la cual plantea que los contactos postconflicto constituyen señales honestas que comunican al adversario la finalización del conflicto y la intención del oponente para no actuar más de manera agresiva, lo cual conduce al restablecimiento del contacto entre los oponentes. Las consecuencias que resultan de este acto comunicativo, aunque pueden traducirse a largo plazo en el mantenimiento de las relaciones sociales, se experimentan principalmente en el corto plazo, en la forma de la disminución del riesgo de nuevas agresiones y el aumento de la tolerancia entre los oponentes, la disminución de la ansiedad postconflicto y la posibilidad de que los oponentes continúen efectuando otras actividades (Silk, 1997 y 2002; Silk, Cheney y Seyfarth, 1996).

Aunque Cords y Aureli (2000) argumentan que la *hipótesis de las buenas intenciones* no contradice el supuesto de que la reconciliación restaura la relación entre los oponente y que se limita a señalar los mecanismos próximos que permiten la preservación de la relación, Silk (1997, 2002) hace énfasis en que los supuestos que subyacen a la *hipótesis de las buenas intenciones* conducen a una serie de predicciones que difieren de las enunciadas por la *hipótesis de la relación valiosa* (de Waal y Aureli, 1997). Más aún, Silk (1997) plantea que las dinámicas que favorecieron la evolución de las estrategias de resolución de los conflictos sociales, también diferirán dependiendo de la función que se asigne a la conducta estudiada (e.g. selección de parentesco vs. altruismo recíproco).

Silk (1997) sostiene que si la función de las afiliaciones postconflicto entre los oponentes consiste en reparar los daños causados por la agresión a su relación, la ocurrencia de estas interacciones deberá conducir a mayores niveles de afiliación entre los oponentes en los días posteriores al conflicto, con respecto a aquellos que no interactuaron afiliativamente. La evidencia al respecto es mixta. En babuinos chacma (*Papio ursinus*), Silk, Cheney y Seyfarth (1996) no encuentran diferencias en la frecuencia de afiliación entre las diadas que filian después de un conflicto y las que no, durante los 10 días posteriores este. En contraste, en macacos japoneses (*Macaca fuscata*), Koyama (2001) reporta que la afiliación entre los oponentes mantiene los niveles basales de afiliación y agresión entre estos, en tanto que la ausencia de la afiliación conduce a un incremento en la agresión y una disminución de la afiliación entre los oponentes, con respecto a los niveles basales. En general, la evidencia presentada por la mayoría de los estudios sobre los efectos de la afiliación entre los oponentes, hace referencia a los minutos posteriores a la ocurrencia del conflicto (e.g. disminución de la ansiedad, aumento de la afiliación y disminución de la

probabilidad de nuevos ataques entre los oponentes) haciendo difícil elaborar conclusiones definitivas sobre sus efectos a largo plazo y brindando apoyo parcial a la *hipótesis de las buenas intenciones*, aunque sin refutar la posible función reparadora.

1.2) La ocurrencia de la reconciliación y sus fuentes de variación

La disposición que los oponentes muestran para interactuar amistosamente en las postrimerías de un evento agresivo es un hecho bien documentado. La ocurrencia de la reconciliación se encuentra comprobada en casi 40 especies de vertebrados, casi todos ellos mamíferos y principalmente en primates, incluyendo humanos (Aureli, Cords y van Schaik, 2002; Das, 2000; Schino, 2000; ver Tabla 1.1). Los estudios han sido conducidos tanto en condiciones de libertad, como en cautiverios de variadas características y en ambos contextos se ha obtenido evidencia de la ocurrencia de afiliaciones postconflicto entre los oponentes; dicha situación reduce la posibilidad de que la ocurrencia de la reconciliación sea un artefacto resultante de las condiciones de cautiverio (revisión en Colmenares 2006).

Dependiendo de características como la historia natural de la especie (Thierry, 2000), el estilo de dominancia, el tipo y contexto del conflicto, y las características de la dñada protagonista del mismo, los oponentes varían en la probabilidad de interactuar amistosamente en las postrimerías del episodio agresivo (revisiones en Aureli, Cords y van Schaik, 2002; Arnold y Aureli, 2007). Estas variables pueden ser resumidas en dos categorías: contextuales y relacionales.

Tabla 1.1.- Especies en las que se ha comprobado la ocurrencia de la reconciliación.

Especie	Situación experimental	Autores
Prosimios		
Lemur de frente roja <i>Eulemur fulvus rufus</i>	Cautiverio	Kappeler, 1993
Sifaka <i>Propithecus verreauxi</i>	Libertad	Palagi, Antonacci y Norscia, 2008
Monos del nuevo mundo		
Capuchino café <i>Cebus apella</i>	Cautiverio	Verbeek y de Waal, 1997
Capuchino de cara blanca <i>Cebus capucinus</i>	Cautiverio	Leca, Fornasieri y Petit, 2002
Marmoseta común <i>Callithrix jacchus</i>	Cautiverio	Westlund et al. 2000
Tamarino cabeza de algodón <i>Sanguinus oedipus</i>	Cautiverio	Peñate, Peláez y Sánchez, 2009
Mono ardilla <i>Saimiri sciureus</i>	Cautiverio	Pereira et al., 2000
Monos del viejo mundo		
Mono patas <i>Erythrocebus patas</i>	Cautiverio	York y Rowell, 1988
Langur de anteojos <i>Trachypithecus obscura</i>	Cautiverio	Arnold y Barton, 2001
Langur Hanuman <i>Semnopithecus spp.</i>	Libertad	Sommer, Denham y Little, 2002
Langur negro de nariz chata <i>Rhinopithecus bieti</i>	Cautiverio	Grüter, 2004
Langur chato dorado <i>Rhinopithecus roxellanae</i>	Cautiverio	Ren et al. 1991
Colobo negro y blanco <i>Colobus guereza</i>	Cautiverio	Bjornsdotter, Larsson y Ljungberg, 2000
Babuino olivo <i>Papio anubis</i>	Libertad	Castles y Whiten, 1998
Babuino de Guinea <i>Papio papio</i>	Cautiverio	Petit y Thierry, 1994
Babuino chacma <i>Papio ursinus</i>	Libertad	Silk, Cheney y Seyfarth, 1996
Babuino gelada <i>Theropithecus gelada</i>	Cautiverio	Swedell, 1997
Macaco de Assam <i>Macaca assamensis</i>	Libertad	Cooper y Bernstein, 2002
Macaco de Berbería <i>Macaca sylvanus</i>	Cautiverio	Aureli et al. 1994
Macaco cola de cerdo <i>Macaca nemestrina</i>	Cautiverio	Judge, 1991
Macaco cola de león <i>Macaca silenus</i>	Cautiverio	Abegg, Thierry y Kaumanns, 1996
Macaco cola larga <i>Macaca fascicularis</i>	Cautiverio/Libertad	Cords, 1988; Aureli, 1992

Macaco cola de muñón <i>Macaca arctoides</i>	Cautiverio	Pérez-Ruiz y Mondragón-Ceballos, 1994
Macaco japonés <i>Macaca fuscata</i>	Cautiverio/Libertad	Aureli et al. 1993; Koyama, 2001
Macaco negro <i>Macaca nigra</i>	Cautiverio	Petit y Thierry, 1994
Macaco Rhesus <i>Macaca mulatta</i>	Cautiverio	de Waal y Yoshihara, 1983
Macaco tibetano <i>Macaca thibetana</i>	Libertad	Berman et al. 2006
Simios		
Gorila de la montaña <i>Gorilla gorilla beringei</i>	Libertad	Watts, 1995
Gorila de tierras bajas <i>Gorilla gorilla gorilla</i>	Cautiverio	Cordoni, Palagi y Borgognini Tarli, 2006
Bonobo <i>Pan paniscus</i>	Cautiverio/Libertad	de Waal, 1987; Hohmann y Fruth, 2000
Chimpancé <i>Pan troglodytes</i>	Cautiverio/Libertad	de Waal y van Rosemalen, 1979; Arnold y Whiten, 2001
Humanos <i>Homo sapiens</i>	Contexto escolar	Butovskaya, 2001
Otros mamíferos		
Cabra doméstica <i>Capra hircus</i>	Cautiverio	Schino, 1998
Delfín nariz de botella <i>Tursiops truncatus</i>	Cautiverio	Weaver, 2003
Hiena manchada <i>Crocuta crocuta</i>	Libertad	Wahaj, Guse y Holekamp, 2001
Lobo (incluyendo perros) <i>Canis lupus</i>	Cautiverio	Cordoni y Palagi, 2008; Cools, Van Hout y Nelissen, 2008
Caballo <i>Equus caballus</i>	Cautiverio	Cozzi et al. 2010
Aves		
Cuervos <i>Corvus corax</i>	Cautiverio	Fraser y Bugnyar, 2011

Variables contextuales

Intensidad del conflicto

La intensidad del conflicto podría influir en la ocurrencia de la reconciliación, ya sea a través de la ansiedad generada en los oponentes, o más indirectamente por medio de la distancia interindividual al finalizar el conflicto. En la mayoría de los casos se ha observado que la intensidad del conflicto previo (agresiones con contacto físico vs agresiones sin

contacto: Butovskaya, 1993; amenazas vs ataques: de Waal y Luttrell, 1989), no influye en la ocurrencia o características de la reconciliación (revisión en Arnold y Aureli, 2007).

Algunos modelos computacionales sugieren que incluso los patrones sociales considerados complejos, como la reconciliación, pueden ser producto de variables más sencillas como la distancia interindividual (e.g. Hemelrijk, 2011). Sin embargo, la evidencia empírica en el caso de la reconciliación es escasa. En el macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*) y el macaco Rhesus (*M. mulatta*), la distancia interindividual al finalizar los conflictos parece relacionarse con el estilo de dominancia de cada especie y la tendencia conciliatoria observada (e.g. Call, 1999; Call, Aureli y de Waal, 1999). Resultados similares han sido reportados en chimpancés (e.g. Arnold y Whitten, 2001). Sin embargo, el efecto de la distancia postconflicto ha sido ignorado en la mayoría de los estudios sobre reconciliación.

Claridad del resultado

El estilo de dominancia de la especie se relaciona con la ocurrencia de contra-agresiones y señales formales de sumisión, y con tendencia conciliatoria de la especie estudiada (de Waal y Luttrell, 1989). La claridad del resultado del encuentro agonista, entendida como la ocurrencia de contra-agresiones y la ausencia de señales de sumisión por parte del perdedor del conflicto, podría aumentar la incertidumbre sobre el futuro de la relación entre los oponentes (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989). Dicha incertidumbre actuaría como variable interviniente en la ocurrencia de la reconciliación. La reconciliación permitiría aminorar la incertidumbre resultante del conflicto previo, expresada en la ansiedad postconflicto de los oponentes (Aureli, 1997; Aureli, van Schaik y van Hoof, 1989). Con

base en lo anterior, es posible predecir que a menor claridad del resultado del conflicto previo, mayor incertidumbre y probabilidad de que la reconciliación ocurra (Aureli, 1997).

Algunos estudios han buscado evidencia de la relación planteada. La mayoría de ellos reporta la ausencia de algún tipo de efecto sobre la ocurrencia de la reconciliación (Arnold y Aureli, 2007). Los pocos estudios que han encontrado evidencia en este sentido, reportan efectos tanto positivos (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989; Petit y Thierry, 1994) como negativos (Cooper, Aureli y Singh, 2007) relacionados con estas variables, lo cual hace poco claro el papel desempeñado por ellas en la resolución del conflicto.

Estacionalidad y temporada reproductiva

La temporada reproductiva ha sido investigada como una variable que podría incrementar la competencia y el conflicto intersexual. En especies con reproducción estacional, la sincronización reproductiva de las hembras disminuiría el potencial de los machos para monopolizar el acceso sexual a estas (i.e. gametos) (Kappeler, 2000), aumentando la competencia intrasexual en la forma de contienda y afectando los niveles de afiliación y agresión (Horiuchi, 2005; Lin et al., 2008). Al menos dos estudios han encontrado evidencia de que la temporada reproductiva influye en la ocurrencia de la reconciliación.

Schino, Rosati y Aureli (1998) reportan una disminución de la ocurrencia de la reconciliación y de los niveles de afiliación en general, entre macacos japoneses durante la temporada de apareamiento. Del mismo modo, Majolo y Koyama (2006) reportan que la reconciliación entre hembras disminuye durante la temporada reproductiva de estos mismos macacos y cuando una o ambas rivales se encuentran en estro. Otros estudios sugieren que

no existen diferencias en la ocurrencia de la reconciliación asociadas a la temporada reproductiva o al ciclo ovulatorio de las hembras en primates (revisión en Arnold y Aureli, 2007) y posiblemente tampoco en otras especies (e.g. *Suricata suricatta*: Kutsukake y Clutton-Brock, 2008). Con respecto a la estacionalidad, sólo el estudio de Majolo y Koyama (2006) ha explorado sus efectos, sin encontrar evidencia al respecto.

Competencia por alimento

Los estudios que han investigado la influencia de esta variable sobre la ocurrencia de la reconciliación coinciden en señalar que las agresiones ocurridas en un contexto de disputa por recursos alimentarios raras veces conducen a la ocurrencia de episodios de reconciliación (Aureli, 1992; Aureli y van Schaik, 1991a; Castles y Whiten, 1998; Verbeeck y de Waal, 1997). Al parecer los animales asignan este tipo de eventos a una categoría especial que no implica deterioro de sus relaciones sociales o incertidumbre sobre su futuro y hace innecesaria la afiliación con el oponente. Es posible que los beneficios obtenidos de manera inmediata (i.e. alimento) superen los costos a largo plazo resultantes de la agresión (i.e. deterioro de la relación), haciendo infructuoso cualquier intento de negociación entre los oponentes.

Variables relacionales

Parentesco

Los efectos del parentesco sobre la ocurrencia y variación de la reconciliación han sido investigados en el marco de la hipótesis de la relación valiosa (de Waal y Aureli, 1997). El supuesto que subyace a estos estudios es que las relaciones entre parientes cercanos poseen un alto valor intrínseco, ya que el éxito reproductivo total de un organismo comprende

tanto el éxito reproductivo individual, como el de la parentela (Hamilton, 1964a,b). Por lo tanto, es de esperar que en términos de causas últimas (ver Tinbergen, 1963) los beneficios de la reconciliación sean mayores para las díadas conformadas por parientes estrechos y que estas se caractericen por una mayor tendencia conciliatoria. La función de la reconciliación entre parientes, no necesariamente tendría que ver con la preservación de un vínculo valioso (de Waal y Aureli, 1997), pues dada la interdependencia en términos de éxito reproductivo entre los parientes estrechos, resulta poco probable que sus relaciones sociales se vean modificadas negativamente por un evento agresivo (Cords y Aureli, 2000). En realidad, los beneficios de la reconciliación con la parentela podrían estar relacionados con mitigar los efectos negativos de la agresión a nivel individual (e.g. estrés postconflicto, riesgos de que la víctima sufra ataques adicionales por parte de terceros). Los resultados de numerosos estudios confirman que el parentesco es una de las variables que consistentemente ejerce un efecto positivo en la ocurrencia de la reconciliación (revisiones en Arnold y Aureli, 2007; Aureli, Cords y van Schaik, 2002).

Amistad

Se trata de una de las variables más empleadas para aproximarse al valor de la relación entre los adversarios (Cords y Aureli, 2000; Watts, 1995) y con evidencia más clara sobre su efecto en la ocurrencia de la reconciliación. Numerosos estudios han reportado que la fortaleza del vínculo entre los oponentes se relaciona positivamente con la ocurrencia de la reconciliación (e.g. Berman et al. 2006; Call et al. 1999; Castles, Aureli y de Waal, 1996; Koski, Koops y Sterck, 2007; McFarland y Majolo, 2011; Patzelt et al. 2009). La fortaleza del vínculo afiliativo también se relaciona positivamente con la intensidad del estrés postconflicto (revisión en Aureli y Schino, 2004), lo cual sugiere que el principal costo de

la agresión es la perturbación del vínculo entre los oponentes (Aureli, 1997; Aureli, van Schaik y van Hoof, 1989).

Las díadas con vínculos estrechos se caracterizan por una alta frecuencia de interacciones que involucran aseo social, proximidad pacífica y apoyo agonista (Cords, 1997; Silk, 2002). Aunque Cords y Aureli (2000) señalan que los niveles de afiliación entre una díada pudiese ser un reflejo de la compatibilidad de los actores y no un reflejo del valor de su relación, el inferir el valor de la relación con base en la frecuencia de las conductas afiliativas entre los actores es una práctica común en los estudios sobre afiliaciones postconflicto (revisión en Watts, 2006). En el caso particular del aseo social, esta inferencia parece ampliamente justificada a la luz de los beneficios que proporciona en términos de higiene (Hutchins y Barash, 1976; Tanaka y Takefushi, 1993; Zamma, 2002), reducción del estrés (e.g. Schino et al., 1988; Aureli, Preston y de Waal, 1999; Engh et al., 2005; Wittig et al., 2008), tolerancia (Richter, 2009; Tiddi et al., 2011; Ventura et al., 2006), apoyo agonista (Schino, 2007), mejora del rango (Schülke et al., 2010), sobrevivencia (Yee et al., 2008; Beehner et al., 2010; Holt-Lunstad et al., 2010; Silk, 2010), oportunidades de apareamiento (Gumert, 2007) y lo más importante, éxito reproductivo (Cameron et al., 2009; Frère et al., 2010; Massen et al., 2012; Schülke et al., 2010; Silk et al., 2003).

Sexo de los oponentes

Dependiendo de diferentes características de la especie estudiada (e.g. intensidad de la competencia inter e intragrupal, estacionalidad reproductiva, riesgo de infanticidio, parentesco entre los miembros del grupo), es de esperar que el valor de las relaciones sociales entre las diferentes clases de díadas según el sexo de los actores varíe e influya en

la ocurrencia de la reconciliación. Varios estudios han confirmado las predicciones basadas en esta hipótesis (revisión en Arnold y Aureli, 2007).

Por ejemplo, en gorilas de la montaña (*Gorilla beringei beringei*), la mayoría de los grupos están constituidos por un macho adulto claramente dominante sobre un número reducido de machos subordinados que ocupan posiciones periféricas dentro de la estructura del grupo y varias hembras con su descendencia (Stewart y Harcourt, 1987). El macho coordina las actividades de grupo, interviene en los conflictos sociales y ofrece protección a las hembras y sus crías en contra de depredadores, machos ajenos al grupo y grupos rivales. Las hembras por su parte, interactúan frecuentemente con el macho dominante y tienen escasas interacciones afiliativas y cooperativas entre ellas (Stewart y Harcourt, 1987). En esta especie la reconciliación ocurre exclusivamente entre el macho y las hembras (Watts, 1995; Mallavarapu et al., 2006, para resultados similares en gorilas de tierras bajas, *Gorilla gorilla gorilla*).

En contraste, en las especies estructuradas por las relaciones sociales y de parentesco entre las hembras (female bonded: Wrangham, 1980), como es el caso de los cercopitecinos (subfamilia cercopitecinae, e.g. langures, macacos, babuinos), las hembras generalmente permanecen a lo largo de su vida en el grupo natal y mantienen fuertes relaciones afiliativas sesgadas por el parentesco (Melnick y Pearl, 1987), lo cual se refleja en la ocurrencia y distribución de sus afiliaciones postconflicto. En los langures Hanuman (*Semnopithecus entellus*), los grupos generalmente están conformados por un solo macho adulto y múltiples hembras con sus crías. Cada cierto tiempo (45 meses aproximadamente), conflictos con bandas de machos foráneos por la posesión del grupo de hembras conducen a la sustitución

del macho residente (Farid Ahsan y Reza Khan, 2006; Newton, 1987). Cuando un nuevo macho se apodera del grupo, el riesgo de infanticidio es grande y las hembras intentan cooperar para resistir los intentos infanticidas del nuevo macho. El valor de las relaciones entre hembras parece ser alto y en apoyo de este supuesto, la reconciliación ocurre exclusivamente en las díadas conformadas por hembras (Sommer, Denham y Little, 2002).

Asimetría de rango

La accesibilidad del oponente como compañero social podría afectar la ocurrencia y frecuencia de la reconciliación. Según el modelo de Seyfarth (1977), los individuos de rango similar suelen constituir opciones más accesibles para afiliarse, dada la competencia por el acceso a los compañeros de alto rango, por lo que la distribución de las afiliaciones reflejará esta accesibilidad. Por medio de un meta-análisis de la distribución del aseo social en 14 especies de primates, Schino (2001) ha confirmado la mayoría de las predicciones del modelo. Con base en ello, se predice que los animales de rango similar tendrán mayores posibilidades de reconciliarse (Silk, Cheney y Seyfarth, 1996). Algunos estudios en cercopitecinos han encontrado evidencia a favor de esta predicción (Judge, 1991; Silk, Cheney y Seyfarth, 1996; Castles y Whiten, 1998), aunque en el caso del estudio efectuado por Silk, Cheney y Seyfarth (1996) en babuinos de la sabana (*Papio cynocephalus ursinus*), al controlar estadísticamente los efectos del parentesco (las hembras estrechamente emparentadas suelen tener rangos similares en numerosas especies de cercopitecinos: Melnick y Pearl, 1987), el efecto de la asimetría del rango desapareció.

1.3) La reconciliación entre machos del macaco cola de muñón en libertad

El género Macaca

El género *Macaca* se compone de 20-23 especies (Thierry, Singh y Kaumanns, 2004) agrupadas generalmente en tres linajes: *silenus-sylvanus*, *fascicularis* y *sínica-arctoides* (Fa, 1989). La totalidad de especies del género *Macaca* se caracterizan por vivir en grupos estructurados por un número variable de hembras que constituyen matrilineas (i.e. hembras emparentadas por la vía materna) de diversa extensión y cuyas generaciones se superponen (Dittus, 2004). Las relaciones sociales entre hembras se caracterizan por el establecimiento de vínculos cooperativos y de afiliación con un fuerte sesgo de parentesco (Dittus, 2004; Melnick y Pearl, 1987). El resultado de esto es que la totalidad de los sistemas sociales de los macacos son de tipo nepotista, i.e. estructurados por el parentesco (van Schaik, 1989), variando en cuanto a la tolerancia que los caracteriza. Por lo tanto las hembras constituyen la parte más estable de los grupos y definen su estructura y dinámicas sociales.

Thierry (2000) propone una clasificación de las distintas sociedades de macacos en cuatro categorías con base en el grado de tolerancia que caracteriza su estilo de dominancia (ver Tabla 1.2). La clasificación se basa en un continuo de tolerancia-despotismo, en donde las especies caracterizadas por un estilo de dominancia más intolerante se encontrarían próximas al extremo izquierdo (primera categoría), en tanto que las caracterizadas por estilos de dominancia más tolerantes se ubicarían próximas al extremo derecho (cuarta categoría). Las categorías segunda y tercera corresponden a especies con características intermedias (o mezcladas) que las aproximan hacia alguno de los extremos. La asignación a cada categoría se basa en la frecuencia, dirección e intensidad de las interacciones

agonistas, los sesgos de parentesco en las interacciones y la tendencia conciliatoria a nivel de especie, y ha sido respetada en la mayoría de los estudios sobre afiliaciones postconflicto. No obstante, Cooper y Bernstein (2008) y Richter et al. (2009) han encontrado que el estilo social de hembras y machos en *Macaca assamensis* y *M. arctoides*, respectivamente, discrepa con la clasificación propuesta para la especie por Thierry (2000).

Tabla. 1.2.- Organización tentativa de las sociedades de macacos (basada en Thierry, 2000)

1° grado	2° grado	3° grado	4° grado
<i>M. mulatta</i>	<i>M. fascicularis</i>	<i>M. arctoides</i>	<i>M. tonkeana</i>
<i>M. fuscata</i>	<i>M. nemestrina</i>	<i>M. sylvanus</i>	<i>M. maura</i>
<i>M. cyclopis</i>		<i>M. silenus</i>	<i>M. nigra</i>
		<i>M. radiata</i>	<i>M. nigrescens</i>
		<i>M. sinica</i>	<i>M. hecki</i>
		<i>M. thibetana</i>	<i>M. ochreata</i>
		<i>M. assamensis</i>	<i>M. brunnescens</i>
Aún sin asignar: <i>M. munzala</i> , <i>M. leonina</i> , <i>M. siberu</i> y <i>M. pagensis</i>			

En *M. assamensis*, una especie considerada como tolerante, las relaciones sociales entre hembras asemejan más el estilo despótico (i.e. baja frecuencia de contra-agresiones, baja tendencia conciliatoria) de especies como los macacos Rhesus (*M. mulatta*), japoneses (*M. fuscata*) y de cola larga (*M. fascicularis*), en tanto que las relaciones entre machos se ajustan mejor a un estilo de dominancia tolerante (Cooper y Bernstein, 2008). Lo contrario ocurre en el caso de los machos de *M. arctoides*, otra especie considerada tradicionalmente como tolerante (Thierry, 2000), pues en estos macacos las características de las relaciones sociales entre machos se ajustan mejor a lo descrito para las especies consideradas como despóticas (Richter et al. 2009).

El macaco cola de muñón

Estudios previos reportan que el macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*), la especie empleada en los dos estudios que conforman esta tesis, es una especie que muestra una tendencia conciliatoria relativamente alta (ver Arnold y Aureli, 2007; Thierry, 2000; Therry et al. 2008) y considerada poseedora de un estilo de dominancia tolerante (de Waal y Luttrell, 1989; Thierry, 2000). No obstante, estudios recientes señalan que los estilos sociales de machos y hembras pueden ser independientes (e.g. Cooper y Bernstein, 2008; Preuschoft y Paul, 2000; Richter et al. 2009). Los modelos socioecológicos predicen que machos y hembras compiten por diferentes recursos (Emlen y Oring, 1977), lo cual determina el tipo de interacciones y relaciones sociales que son desarrolladas con individuos del mismo y del otro sexo (Sterck, Watts y van Schaik, 1997; van Schaik, 1989; Wrangham, 1980). Por lo tanto, es de esperar que estas diferencias se reflejen también en el comportamiento postconflicto de cada sexo. No obstante, tanto la clasificación propuesta por Thierry (2000) de los diferentes sistemas sociales en macacos, como los reportes de la tendencia conciliatoria observada en la mayoría de los estudios sobre reconciliación, se basan en el agrupamiento de datos de ambos sexos. En el caso del macaco cola de muñón, el estudio de Richter y col. (2009) sugiere que las relaciones entre machos son menos tolerantes de lo que ha sido sugerido para la especie, asemejando más al estilo característico de especies consideradas como despóticas-intolerantes. Las relaciones sociales entre los machos estudiados por Richter (2009) se caracterizaron por la baja tasa de interacciones sociales (agonistas y afiliativas), una jerarquía de dominancia escarpada y con alta linealidad (índice h' de Landau= 0.71), escaso apoyo agonista en los conflictos sociales y la tendencia a dirigir la afiliación hacia los individuos de mayor rango.

A pesar de que la teoría socioecológica predice que las interacciones sociales entre machos reflejarán los efectos de la competencia intrasexual, siendo uno de estos efectos el pobre desarrollo de las relaciones afiliativas entre machos (Kapperler, 2000), en algunas especies de macacos se ha observado que estos establecen vínculos afiliativos intrasexuales que promueven la cooperación en situaciones de conflicto y lucha por el estatus social o por el acceso a recursos limitados (e.g. *M. sylvanus*: Berghänel et al. 2011; *M. fascicularis*: Schülke et al., 2010). Aunque escasas, las interacciones afiliativas entre los machos del macaco cola de muñón también ocurren y pueden dar lugar al establecimiento de relaciones sociopositivas, las cuales no se distribuyen uniformemente (Richter et al. 2009; ver Fig. 1.3 en la sección de Resultados). En estos casos es de esperar la adopción de estrategias postconflicto (i.e. reconciliación) que permitan preservar los beneficios potenciales de la relaciones afiliativas entre los oponentes.

Dado que la mayoría de los estudios sobre afiliaciones postconflicto en macacos han sido realizados en condiciones de cautiverio y en algunos casos, los grupos no presentaban la proporción de sexos típica de la especie, en este capítulo se examina la ocurrencia de la reconciliación en un grupo heterosexual de macacos cola de muñón que vive en condiciones de libertad y habituado a las interacciones con humanos. En vista de que el estudio previo de Richter et al. (2009) en este mismo grupo, reportó que las relaciones entre machos diferían de lo esperado según el estilo social propuesto para *M. arctoides* en la clasificación de Thierry (2000), el presente capítulo se enfoca exclusivamente en la ocurrencia de la reconciliación entre machos.

Objetivo

Determinar el valor predictivo de algunas de las variables que han sido relacionadas con la ocurrencia de la reconciliación, tomando en cuenta sólo los conflictos agresivos entre los machos. En particular, se intenta cuantificar la evidencia sobre la influencia de tres variables relacionales sobre la ocurrencia de la reconciliación. Adicionalmente, dos variables contextuales son consideradas.

Hipótesis

La mayoría de los estudios sobre la reconciliación proponen que la función de esta consiste en la preservación de las relaciones sociales, particularmente aquellas que son consideradas valiosas. Con base en lo anterior y en los efectos positivos sobre el éxito reproductivo que ejercen las relaciones afiliativas, así como en la interpretación de estas como inversiones conductuales (Kummer, 1978), en este trabajo se propone que la extensión y fortaleza de los vínculos entre los machos involucrados en una situación de conflicto agresivo, así como la similitud de sus rangos jerárquicos, son un reflejo del valor de la relación y la compatibilidad de la díada y constituyen las variables de mayor influencia en la ocurrencia de la reconciliación.

Predicciones

Con base en la hipótesis previa, se evalúa la evidencia para las siguientes predicciones:

- 1) Las díadas caracterizadas por fuertes vínculos afiliativos tendrán una mayor probabilidad de reconciliar.
- 2) A mayor diferencia de rango entre los oponentes, menor será la probabilidad de que estos reconcilien.

- 3) Las díadas compuestas por individuos altamente sociables (i.e. ambos actores presentan niveles de afiliación por encima del promedio grupal) tendrán una mayor probabilidad de reconciliar.

Adicionalmente se analiza el efecto de dos variables contextuales (i.e. intensidad del conflicto y ocurrencia de contra-agresión), cuya influencia sobre la ocurrencia de la reconciliación ha sido propuesta en estudios previos (e.g. Intensidad del conflicto: Castles & Whiten 1998a,b; Cooper et al. 2007. Ocurrencia de contra-agresión: Arnold & Barton 2001; Call et al. 1999). Dada la escasa evidencia sobre los efectos de ambas variables, no se elaboran predicciones sobre la dirección de su posible efecto.

Aunque la mayoría de estas predicciones ha sido explorada en trabajos previos desde una lógica de *prueba de la hipótesis nula*, escasos trabajos han adoptado una aproximación de *teoría de la información* y cuantificado la evidencia relativa para las distintas hipótesis en competencia (e.g. Patzelt, Pirow y Fischer, 2009). Los análisis y resultados que se presentan en esta sección del trabajo adoptan dicha aproximación, mediante un procedimiento de selección de modelos.

MÉTODO

Situación experimental y sujetos

Los datos fueron colectados por el grupo de investigación bajo la dirección de la Dra. Julia Ostner del Centro de Investigación para la Evolución del Comportamiento Social de los Primates, perteneciente a la George-August Universitat de Göttingen y proporcionados al autor de esta tesis para su análisis y discusión. Los datos corresponden a un grupo heterosexual de macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) que vive en las proximidades del monasterio Wat Khuha Santayaram, en la provincia de Nakhon Si Thammarat al sur de Tailandia (aprox. 8°14'N, 99°52'E; ver Malaivijitnond y Hamada 2005).



Mapa 1.- Ubicación de la provincia de Nakhon Si Thammarat, Tailandia.

El monasterio se sitúa en un área rural y tres de sus lados se encuentran rodeados por huertos. Al menos dos grupos de macacos cola de muñón y un grupo de macacos de cola larga (*Macaca fascicularis*) viven en las montañas boscosas cercanas y acostumbran visitar el templo diariamente. El grupo más grande de los macacos cola de muñón fue el objeto de las observaciones. Este se encontraba formado por 68 miembros: siete machos adultos, dos subadultos, 15 hembras adultas, 33 individuos juveniles y 11 infantes de ambos sexos. Durante el periodo que comprendió el estudio se observó migración de los machos de un grupo a otro. Dos machos adultos inmigraron al grupo más pequeño y un macho inmigró al grupo más grande. Todos los machos adultos y subadultos del grupo mayor fueron seleccionados como sujetos focales.

Colecta de datos

Los datos fueron colectados de diciembre de 2006 a Marzo de 2007 por Lieke Mevis. Dos tipos de muestreos de animal focal fueron utilizados, de acuerdo con lo propuesto por de Waal y Yoshihara (1983): observaciones postconflicto (PC) y observaciones de control (MC). El conflicto se determinó por la ocurrencia de cualquier tipo de comportamiento agresivo entre los machos, el cual fue clasificado en dos categorías de acuerdo a su intensidad (Butovskaya, 1993): agresión con contacto físico (i.e. sujetar, abofetear, empujar, jalar, simulación de mordisco, extraer o intentar extraer comida de las bolsas malares del oponente) y agresión sin contacto (mirar a los ojos, boca abierta, amenazar, falsa bofetada, perseguir). Cada instancia de conflicto se consideró terminada si no había una reincidencia de la agresión entre los oponentes durante al menos dos minutos desde la emisión de la última conducta considerada agresiva. La última conducta agresiva observada marcó el inicio de la observación postconflicto (a partir de aquí denominada PC). Uno de

los oponentes fue seleccionado como animal focal y seguido durante los 10 minutos posteriores a la finalización del conflicto. Todas las interacciones sociales ocurridas durante la PC fueron registradas. El mismo protocolo fue empleado durante las MC, con la única diferencia de la ausencia de agresión previa entre los oponentes (ver cuadro 1 al final del capítulo previo). Un total de 107 pares de observaciones PC-MC fueron colectados.

Con fines de análisis, los periodos de observación PC y MC fueron divididos en segmentos de un minuto de duración. Los pares de observaciones PC y MC fueron clasificados en tres categorías: “atraídos” si la afiliación entre los oponentes previos (i.e. aseo social, sentarse en contacto, inspección genital, abrazo ritual de caderas, monta, toque suave y pasar haciendo contacto no-agonista) ocurría más rápidamente en la PC que en la MC. Los pares “dispersos” en contraste implicaron que la afiliación entre los oponentes previos ocurría más rápidamente en la MC que en la PC. Finalmente, los pares “neutros” implicaron que la afiliación entre los oponentes ocurría en el mismo minuto de la PC y la MC, o que no se registraba afiliación en ninguna de las dos observaciones. Bajo este criterio, sólo las afiliaciones postconflicto entre los oponentes previos que eran catalogadas como “atraídas” se consideraron reconciliaciones.

La tendencia conciliatoria corregida (i.e. CCT) de los machos fue calculada con la fórmula propuesta por Veneema et al. (1994):

$$CCT = \frac{Atraidos - Dispersos}{Atraidos + Dispersos + Neutrales} \times 100$$

Con el fin de establecer la jerarquía de dominancia, todas las interacciones agonistas pertenecientes a las observaciones PC y MC fueron utilizadas. Estos datos se complementaron con 134.32 h de datos provenientes de observaciones de animal focal colectados por Christine Richter durante el mismo periodo de estudio y con datos colectados *ad libitum*. El aseo social efectuado y recibido por cada animal, así como las aproximaciones a otros animales fueron registrados y empleados para calcular los índices de sociabilidad a nivel individual y diádico como se describe más adelante.

Análisis de los datos

Jerarquía de dominancia

La jerarquía de dominancia se obtuvo con el método de “Normalized David Scores” (de Vries, Stevens y Vervaecke, 2006) a partir de los resultados de 258 conflictos agresivos con un claro vencedor provenientes de las observaciones focales y de los datos *ad libitum*. Los conflictos se consideraron claramente decididos si una de las conductas agresivas era seguida de una conducta de sumisión por parte del animal receptor de la agresión, o si espontáneamente un animal emitía una conducta de sumisión hacia otro (Hausfater 1975; Richter et al. 2009)

Índices de sociabilidad

Se emplearon dos mediciones de sociabilidad con base en lo propuesto por Silk, Altmann y Alberts (2006). En primer lugar se construyó una medida de la sociabilidad general de cada día de oponentes. Esto se hizo a partir del cálculo del índice de sociabilidad a nivel individual para todos los machos del estudio (i.e. iCSI), con base en la siguiente fórmula:

$$iCSI = \frac{\sum_{i=1}^2 \frac{x_i}{\bar{x}_i}}{2}$$

En donde x_i representa la frecuencia de aseo social y proximidad por más de 10 segundos involucrando al macho en cuestión y \bar{x}_i representa la media de cada una de estas conductas para todos los machos. La media del iCSI es igual a 1 y valores por encima de la media implican una sociabilidad del individuo por encima del promedio. La medida de la sociabilidad general de la diada se obtuvo sumando los valores del iCSI de cada oponente (i.e. iCSI conjunto).

La segunda medición permitió determinar la fortaleza del vínculo para cada diada a partir del índice de sociabilidad diádico (i.e. dCSI), según la fórmula propuesta por Silk, Altmann y Alberts (2006):

$$dCSI = \frac{\left(\frac{G_{ij}}{\bar{G}} + \frac{A_{ij}}{\bar{A}}\right)}{2}$$

En donde G_{ij} y A_{ij} representan las frecuencias de aseo social y proximidad por más de 10 segundos para la diada $_{ij}$, en tanto que \bar{G} y \bar{A} representan la media del aseo social y la proximidad para todas las diadas de machos ($n=36$). Mientras más alto el valor del dCSI, más fuerte la relación entre los machos i y j .

Ecuaciones Estimadas Generalizadas

Las Ecuaciones Estimadas Generalizadas (i.e. GEE por sus siglas en inglés) son una extensión de los modelos lineales generalizados, desarrollada para aquellos casos en donde los datos de la variable de respuesta se encuentran autocorrelacionados, como es el caso cuando se efectúan muestreos repetidos del mismo sujeto o diada. A diferencia de los

modelos lineales generalizados, el GEE no está basado en el método de máxima verosimilitud, en vez de ello se utiliza una aproximación muy similar llamada cuasi-verosimilitud (Culi, 2007; Pan, 2001). Como consecuencia de ello, el criterio de información de Akaike (AIC) basado en un método de máxima-verosimilitud y empleado usualmente como base para la selección de modelos, no se encuentra disponible. La selección de modelos se basa en una medida similar al AIC, la llamada “cuasi-verosimilitud corregida para el criterio de independencia del modelo” (i.e. QICC, por sus siglas en inglés). La selección del mejor modelo y la inferencia estadística a partir de múltiples modelos, se realizan como en el caso de los análisis basados en el AIC (Barnowe-Meyer et al. 2010). Esto es, en el escenario más simple, el modelo con el menor valor QICC representa el mejor modelo, i.e. el modelo que mejor se aproxima a la realidad de fenómeno biológico representado. Sin embargo, cuando las diferencias en QICC (Δ_i) son pequeñas, se considera que los modelos con valores QICC similares poseen una evidencia similar (i.e. tienen prácticamente la misma probabilidad de representar correctamente la realidad: Symonds y Mousalli, 2011). Ante dicha situación, la construcción de un modelo “promedio” a partir del subconjunto de los mejores modelos candidatos debe ser realizado (Grueber et al. 2011; Symonds y Moussalli, 2011). No obstante, este procedimiento puede ser descartado cuando los modelos candidatos sólo representan versiones más complejas del mejor modelo (principio de parsimonia: Symonds y Moussalli, 2011).

En este estudio se construyeron diez modelos alternativos de tipo binario-logístico, con la finalidad de cuantificar la evidencia relativa tanto para las relaciones predichas, como para dos variables contextuales que se ha postulado que afectan la probabilidad de ocurrencia de la reconciliación. Se decidió limitar el número de modelos candidatos a 10 en vez de

comparar los 31 modelos posibles a partir de las diferentes combinaciones entre las cinco variables utilizadas (i.e. *all subset approach*), dado que: a) sólo se efectuaron predicciones específicas con respecto a la influencia de tres aspectos de la relación social sobre la probabilidad de ocurrencia de la reconciliación. b) La comparación de todos los modelos posibles es considerada una estrategia pobre por algunos autores (también referida como “pesca de resultados”: Burnham y Anderson, 2002; Symonds y Moussalli, 2011). El “modelo completo” incluyó cinco variables: el dCSI, el iCSI conjunto, el valor absoluto de la diferencia entre los rangos de los oponentes (i.e. distancia de rango), la intensidad del conflicto (i.e. contacto vs. no contacto) y la ocurrencia de la contra-agresión (ocurre vs. no ocurre). Las covariables fueron estandarizadas con el propósito de evitar los problemas asociados a la multicolinealidad, e.g. resultados inestables, errores estándar grandes para los parámetros estimados, sobrestimación y subestimación de los efectos de los predictores (Freckleton, 2011; Mundry, 2011). Sólo se emplearon 102 de las 107 observaciones postconflicto, debido a la presencia de valores perdidos para algunas variables en las cinco observaciones descartadas. Se consideró la diada (i.e. la identidad de los animales involucrados en la interacción) y el número de observaciones repetidas para esa diada como variables intra-sujeto. Como matriz de correlación de trabajo se seleccionó una de tipo autorregresiva de primer orden. La función de ligadura logit (i.e. *logit link function*) se encuentra predeterminada para este modelo. Los análisis se llevaron a cabo con el programa de análisis estadístico SPSS versión 17. Las probabilidades reportadas son de dos colas.

RESULTADOS

Las figuras 1.2 y 1.3 muestran los índices de sociabilidad obtenidos en el estudio. A nivel individual, el macho más sociable fue MO (iCSI= 1.66), un individuo de rango medio; en tanto que el macho de menor rango (WO) fue el individuo menos sociable (iCSI= 0.41). (Fig. 1.2).

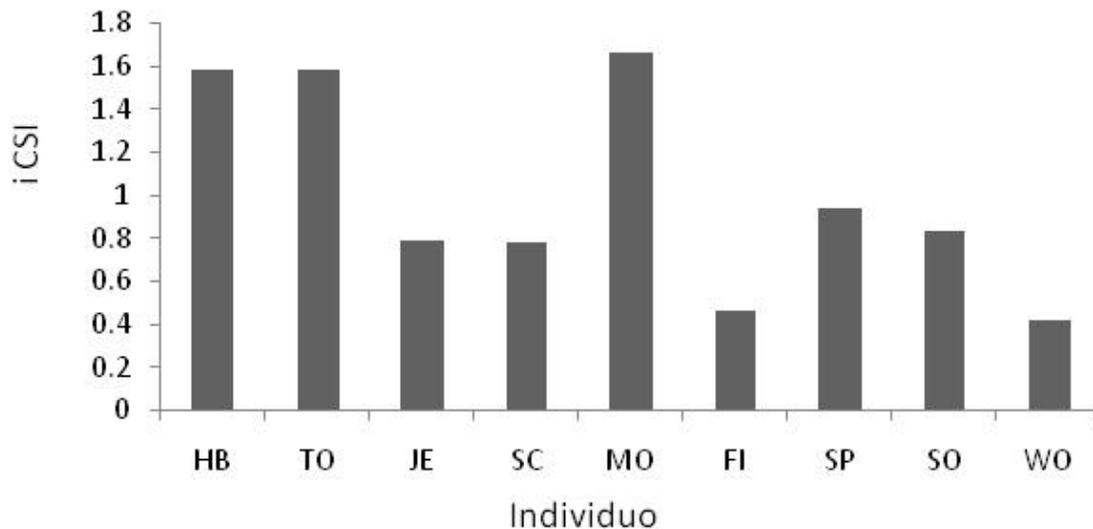


Figura 1.2.- Índices de sociabilidad por individuo. Los individuos se muestran ordenados por rango, i.e. en el extremo izquierdo el macho alfa, en el extremo derecho el macho omega.

En el caso de las díadas, el rango observado para el dCSI (i.e. la medida de la fortaleza del vínculo afiliativo) fue de cero a 3.92 (ver Fig. 1.3). En ambos casos más del 50% de los valores estuvieron por debajo del promedio (iCSI < 1= 66.7%, mediana= 0.83; dCSI < 1= 55.6%, mediana= 0.70); i.e. la mayoría de los individuos o díadas mostraban niveles de afiliación menores al promedio.

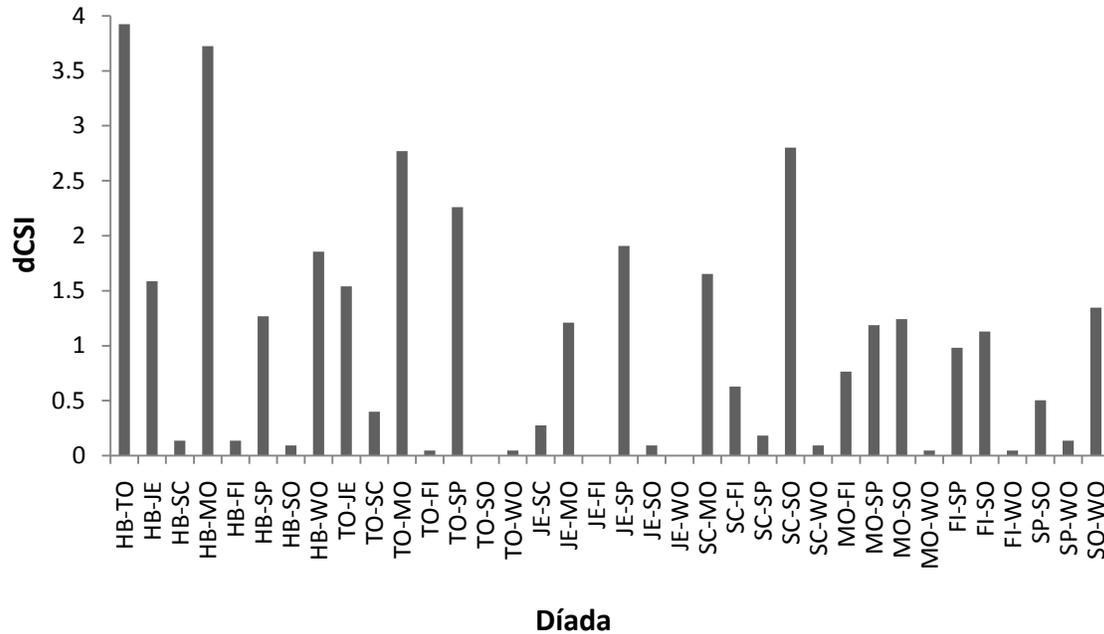


Figura 1.3.- Fortaleza de la relación (dCSI) para cada una de las díadas ordenadas por rango.

Los diez modelos en competencia fueron clasificados por sus valores QICC (ver tabla 1.3). La diferencia en QICC entre el mejor y el peor modelo fue igual a 16.4 (ver Tabla 1.3). Los cinco mejores modelos (máxima $\Delta_i = 6.4$ entre el primero y el quinto) constituyeron el subconjunto de modelos candidatos a mejor modelo y todos incluyeron el dCSI como covariable. No obstante, los modelos del segundo al quinto representaron versiones más elaboradas del primer modelo. El sexto modelo no incluía el dCSI como covariable, el cual predijo consistentemente la ocurrencia de la reconciliación en el conjunto de cinco modelos candidatos; sin embargo, la diferencia entre el mejor y el sexto modelo se aproximaba a nueve ($\Delta_i = 8.749$), lo cual sugiere que el sexto modelo y los modelos sucesivos tenían poca evidencia para ser incluidos en el subconjunto de modelos candidatos (Burnham, Anderson y Huyvaert, 2011). Más aún, la evidencia relativa del mejor modelo (i.e. cuántas veces representa mejor la realidad comparado con otro) comparado contra el sexto fue de 79.40.

Tabla 1.3.- Los 10 modelos candidatos para la ocurrencia de la reconciliación.

Rango	Modelo candidato	k	QICC	Δ_i	ER	w_i
1	Intercept+dCSI	3	89.454	0		0.378
2	Intercept+dCSI+CSIC	4	90.182	0.728	1.4391	0.2626
3	Intercept+dCSI+AR	4	90.565	1.111	1.7428	0.2169
4	Intercept+dCSI+AR+CSIC	5	91.871	2.417	3.3484	0.1129
5	Intercept+dCSI+AR+CSIC+Intensidad+CA	7	95.263	5.809	18.2561	0.0207
6	Intercept+AR+CSIC	4	98.203	8.749	79.4001	0.0048
7	Intercept+AR+CSIC+Intensidad+CA	6	99.743	10.289	171.4857	0.0022
8	Intercept+AR	3	100.468	11.014	246.4108	0.0015
9	Intercept+CSIC	3	103.517	14.063	1131.7269	0.0003
10	Intercept	2	105.895	16.441	3716.3601	0.0001

k = Número de parámetros en el modelo

Δ_i = Diferencia en QICC con respecto al modelo con valor QICC más bajo

ER= Evidencia relativa

w_i = Peso QICC

AR = Asimetría de rango

Intensidad = Intensidad del conflicto

CA = Contra-agresión

CSIC = Suma de los índices de sociabilidad individuales, iCSI

dCSI= Índice de sociabilidad diádico

Aunque como ya fue mencionado, Grueber et al. (2011) sugieren la construcción de un “modelo promedio” cuando la diferencia en QICC entre un subconjunto de los modelos en competencia es < 10 , este procedimiento no es necesario cuando el subconjunto de modelos candidatos representan simplemente versiones más elaboradas del modelo con el menor valor QICC. Con base en lo anterior, la discusión de los resultados se basa en el modelo más parsimonioso, el cual incluyó únicamente la intersección y el dCSI como covariables y tuvo el valor QICC más bajo. Esta decisión adquiere mayor sentido al observar que el único parámetro que ejerció efectos significativos sobre la probabilidad de reconciliar en todo el subconjunto de modelos candidatos fue el dCSI (ver tabla 1.4), siendo este efecto consistente en todos los modelos de dicho subconjunto (rango de los efectos: $\beta = 0.860$ – 1.072 ; $\text{Exp}(\beta) = 2.363$ – 2.920).

Table 1.4. – Parámetros estimados en el subconjunto de los cuatro mejores modelos.

Modelo	Parámetro	β	Error estándar	Wald Chi ²	g.l.	Sig.	Exp(β)	Wald C.I. Exp (β)	
								Infer.	Super.
1	Intercept	-1.636	0.24	46.474	1	0.000	0.195	0.122	0.312
2		-1.672	0.252	44.110	1	0.000	0.188	0.115	0.308
3		-1.632	0.243	45.080	1	0.000	0.196	0.121	0.315
4		-1.667	0.260	41.044	1	0.000	0.189	0.113	0.315
1	dCSI	1.072	0.195	30.102	1	0.000	2.92	1.991	4.281
2		1.346	0.243	30.594	1	0.000	3.84	2.384	6.186
3		0.945	0.226	17.474	1	0.000	2.572	1.652	4.006
4		1.214	0.343	12.555	1	0.000	3.366	1.720	6.588
1	CSIC	-	-	-	-	-	-	-	-
2		-0.421	0.219	3.704	1	0.054	0.656	0.427	1.008
3		-	-	-	-	-	-	-	-
4		-0.339	0.276	1.506	1	0.220	0.713	0.415	1.224
1	AR	-	-	-	-	-	-	-	-
2		-	-	-	-	-	-	-	-
3		-0.290	0.225	1.674	1	0.196	0.748	0.482	1.161
4		-0.187	0.280	0.444	1	0.505	0.830	0.479	1.437

w_i = Peso del predictor

Ninguno de los otros parámetros estimados en el subconjunto de los modelos candidatos ejerció efectos significativos sobre la probabilidad de reconciliación, ni su inclusión mejoró el ajuste de los modelos. Los cinco modelos candidatos coinciden en que a mayor dCSI, mayor la probabilidad de que los oponentes previos reconcilien (ver Fig. 1.4). Más aún, el “peso del predictor” (i.e. la probabilidad de que la variable esté incluida en el modelo que mejor represente la realidad; Symonds y Moussalli, 2011) para del dCSI ($w_i = 0.99$) sugiere una certeza casi absoluta de que la covariable deba ser incluida en el modelo que represente con mayor fidelidad el fenómeno. Por su parte, los “pesos del predictor” para las otras dos covariables involucradas en las predicciones (iCSI conjunto: $w_i = 0.40$; asimetría del rango: $w_i = 0.36$) representan menos de la mitad del peso calculado para el dCSI.

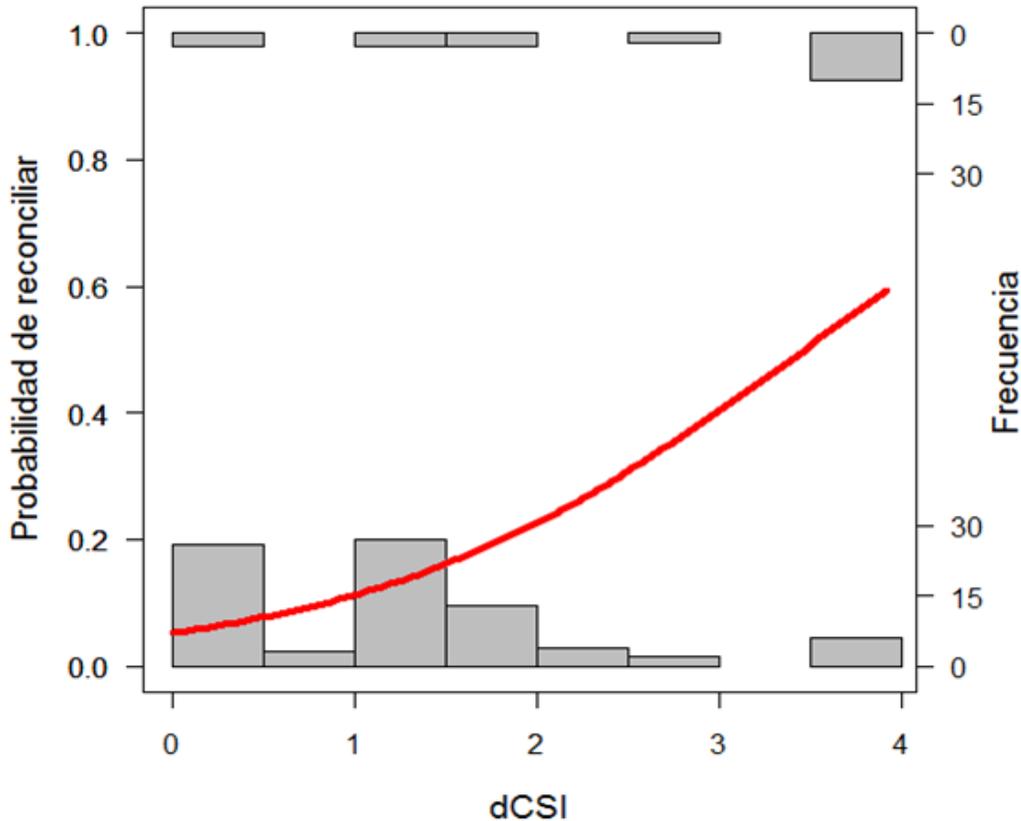


Figura 1.4.- Fortaleza de la relación entre los oponentes (dCSI) y probabilidad de reconciliar.

DISCUSIÓN

Los resultados confirman lo reportado por numerosos estudios sobre el tema, en el sentido de que la fortaleza del vínculo entre los oponentes predice la ocurrencia de la reconciliación (hipótesis de la relación valiosa: de Waal y Aureli, 1997). Más aún, por primera vez se cuantifica la evidencia relativa para algunas de las variables que se ha postulado influyen en la ocurrencia de la reconciliación en numerosas especies, particularmente primates. El procedimiento de selección de modelos permite concluir que los modelos en los cuales se incluye el dCSI como covariable se ajustan mejor a los datos. En todos ellos, la fortaleza de las relaciones sociales predijo la ocurrencia de la reconciliación entre los oponentes

previos. Aunque al menos cinco de los modelos evaluados resultan plausibles con base en sus valores QICC, ninguno de los modelos que incluyen covariables adicionales al dCSI mejora el ajuste entre el modelo y los datos (i.e. presentan valores QICC más altos), ni ofrecen evidencia de que exista algún tipo de influencia de las covariables adicionales en la ocurrencia de la reconciliación. Además, representan sólo versiones más complejas del modelo que sólo incluye el dCSI como covariable y son, en comparación con el mejor modelo, menos probables.

El concepto de relación valiosa es uno de los más usados en la literatura sobre reconciliación, e invocado como una de las principales causas para explicar su ocurrencia (Watts, 2006). No obstante, definir una medida que permita acceder al valor biológico de las relaciones sociales no resulta una tarea sencilla. Cords y Aureli (2000) sugieren que las relaciones sociales poseen tres cualidades: el valor, la compatibilidad (i.e. el patrón típico de interacciones entre la díada) y la seguridad (i.e. la apreciación de que la relación mantendrá sus características con el paso del tiempo). Según estos autores, la frecuencia de afiliación entre un par de individuos puede ser empleada para describir la compatibilidad de la díada, pero no necesariamente representa el valor de la relación. Diversos autores (e.g. Cords y Aureli, 2000; Kummer, 1978; Watts, 2006) señalan que las relaciones valiosas ejercen efectos positivos sobre la adecuación biológica de los individuos involucrados y que la demostración de tales beneficios es un requisito para poder denominar a una relación como valiosa. Con base en este acuerdo general y en los reportes recientes sobre los efectos benéficos sobre el éxito reproductivo asociados a altas frecuencias de aseo social y proximidad interindividual en diferentes especies (ver Silk et al. 2003; Cameron et al. 2009; Frère et al. 2010; Holt-Lunstad et al. 2010; Schülke et al. 2010; Silk et al. 2010), es posible

postular que tanto el aseo social, como la proximidad interindividual, permiten una estimación confiable del valor de la relación social entre dos actores. Los resultados de este estudio, confirman la influencia de la fortaleza del vínculo entre los oponentes sobre la ocurrencia de la reconciliación y se encuentran en concordancia con lo predicho por la hipótesis de la relación valiosa.

Otras características diádicas podrían reflejar los beneficios que las relaciones sociales otorgan. Por ejemplo, es de esperar que los animales gregarios intenten mantener vínculos cooperativos sólo con un subconjunto de entre todos los compañeros sociales posibles en su grupo, particularmente con aquellos que les permiten mejorar sus habilidades competitivas (de Waal 1982; Chapais, Gauthier y Prud'homme, 1995; Seyfarth y Cheney 1988; Schülke et al. 2010; Berghänel et al. 2011), Dado que los animales de alto rango son capaces de ofrecer más ayuda en situaciones de conflicto en comparación con los subordinados, es de esperar que la competencia por asociarse con los primeros restrinja su accesibilidad y como consecuencia de ello, una relación negativa entre la frecuencia de afiliación y la diferencia de rango entre los actores (Seyfarth; 1977; Schino, 2001). Es de esperar que esto restrinja también la posibilidad de reconciliar entre los animales con mayores diferencias de rango. Un estudio previo en el mismo grupo de macacos cola de muñón observado en este trabajo, encontró que el aseo social entre machos se dirigió preferentemente hacia los individuos dominantes. No obstante, no se observó ningún tipo de efecto de la diferencia de rango entre los actores sobre la frecuencia del aseo intercambiado (Richter et al. 2009). Aunque otros estudios en primates han encontrado que las hembras cercanas en rango reconcilian más frecuentemente (Castles y Whiten 1998; Judge 1991; Silk, Cheney y Seyfarth, 1996), los resultados de este trabajo no apoyan la influencia de la diferencia de rango sobre la

ocurrencia de la reconciliación entre machos y los modelos que incluyen esta covariable no presentan un mejor ajuste a los datos con respecto al modelo más sencillo que incluye sólo el dCSI como covariable. En concordancia con lo planteado por Richter et al. (2009), los resultados de este estudio sugieren que el acceso a los compañeros y los intercambios afiliativos no se encuentran limitados por las diferencias en el rango.

En macacos asameses (*M. assamensis*), los machos forman coaliciones con aquellos compañeros con los cuales mantienen relaciones afiliativas más estrechas (Schülke et al., 2010), lo cual les permite alcanzar o mantener posiciones de alto rango que a su vez, afectan positivamente su éxito reproductivo (Schülke et al. 2010). No obstante, las relaciones más estrechas no se dan necesariamente con los individuos de rango similar. En esta especie, los machos mantienen relaciones bastante tolerantes (Cooper y Bernstein, 2008) y equitativas, pues incluso los individuos más distantes en rango se benefician a mediano y largo plazo al cooperar en situaciones de conflicto agresivo, de manera que los machos de bajo rango pueden ascender posiciones en la jerarquía y los de alto rango mantener y mejorar su estatus (Schülke, 2010). Del mismo modo, los machos del macaco de Berbería (*M. sylvanus*) y los chimpancés machos (*Pan troglodytes*) basan la decisión de formar coaliciones con otros machos en la frecuencia de conductas afiliativas intercambiadas con estos en el pasado, pero no en la similitud del rango (Berghänel et al. 2011; Watts, 2002). Estos resultados, incluyendo los que aquí se presentan, sugieren que las relaciones afiliativas entre los machos de las especies enumeradas son más importantes que la diferencia de rango al momento de tomar decisiones sociales.

Un factor adicional que podría introducir asimetrías en los costos de la agresión o en la habilidad de los individuos para resolver las situaciones de conflicto, es su habilidad para desarrollar y mantener las relaciones sociales. La sociabilidad de los actores de una díada podría influir en dos sentidos los escenarios postconflicto: a) los individuos más sociables serían menos afectados por el deterioro de una relación en particular, al encontrarse mejor integrados en la estructura social y contar con alternativas de afiliación para suplir la relación deteriorada por el conflicto agresivo previo, lo cual haría la reconciliación menos probable. b) Los individuos más sociables desarrollarían mejores habilidades sociales en general, incluyendo una mayor habilidad para resolver exitosamente las situaciones de conflicto (Ostner, comunicación personal). De ser así, las diadas compuestas por estos individuos tendrían una mayor probabilidad de reconciliar después de un conflicto agresivo.

Ninguna de estas posibilidades obtuvo evidencia a partir de los resultados de la comparación de modelos. No obstante, es posible que las mediciones empleadas para determinar la extensión de los vínculos sociales de los miembros de la díada hayan sido poco precisas y que futuros estudios que hagan uso de una mejor aproximación a la variedad de alternativas sociales con las que cuentan los oponentes para suplir la relación perturbada, arrojen resultados diferentes.

De los 107 pares PC-MC disponibles, 21 fueron “atraídos” y uno fue “disperso”. Ello produce una tendencia conciliatoria corregida (i.e. CCT) de 18.7. Este valor contrasta con lo reportado previamente para la especie por Call, Aureli y de Waal (1999), a partir de observaciones efectuadas a un grupo heterosexual de macacos cola de muñón en cautiverio (CCT= 39.9; no se observaron efectos de la composición sexual de la díada sobre la CCT) y

se asemeja más a los valores de CCT observados en grupos heterosexuales especies de macacos, cautivos y en libertad (revisión en Arnold y Aureli, 2007), consideradas como socialmente intolerantes (ver Thierry, 2000); e.g. *M. fascicularis*: CCT=13.9 (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989), *M. mulatta*: CCT= 7.1 (Call 1999)-8.1 (Call et al. 1996), *M. fuscata*: CCT=7.9-30.3 (Petit, Abegg y Thierry, 1997). La baja CCT observada en este grupo es congruente con los resultados del estudio previo de Richter et al. (2009) en este mismo grupo de macacos, que señalan que los machos del macaco cola de muñón presentan un estilo de dominancia menos tolerante de lo que ha sido propuesto para la especie (de Waal y Luttrell, 1989; Thierry, 2000). En general, los machos del macaco cola de muñón se caracterizan por una baja frecuencia de interacciones de cualquier tipo, incluyendo la formación de coaliciones y en el caso de las infrecuentes interacciones afiliativas, por preferir la afiliación con los individuos de mayor rango. Dichas características sugieren una fuerte competencia intrasexual que en el caso del comportamiento postconflicto, se ve reflejada en la baja tendencia conciliatoria observada. Pese a ello, la decisión de reconciliar con otros machos no refleja la expectativa de que las relaciones sociales con los miembros del mismo sexo tengan un escaso valor para los machos. Por el contrario, el hecho de que la ocurrencia de la reconciliación se encuentre fuertemente influida por la fortaleza del vínculo afiliativo entre los oponentes, permite plantear que algunas de las relaciones entre machos se ajustan a las características de una “relación valiosa”.

¿Qué nos dice el comportamiento observado con respecto a las capacidades cognitivas de estos macacos? Se ha postulado que los primates y los animales gregarios en general, viven en un “campo social complejo” (Tomasello y Call, 1997), el cual se caracteriza por la vasta cantidad de información que circula a través de las redes sociales que lo conforman. La

capacidad para identificar individualmente a los compañeros del grupo y recordar las interacciones efectuadas con ellos, sienta las bases para el reconocimiento de las relaciones sociales propias y de terceros y estos elementos constituyen la complejidad del campo. El esfuerzo selectivo para mantener las relaciones sociales más benéficas, caracterizadas por frecuentes interacciones afiliativas y probables beneficios reproductivos, puede ser interpretado como evidencia del reconocimiento y uso de dicha información por parte de los actores para su beneficio. Aún así, no es necesario postular procesos cognoscitivos demasiado complejos para explicar el patrón de comportamiento postconflicto observado. Los resultados de este estudio pueden ser explicados con base en una sencilla regla de decisión: *si tu oponente se comportó amistosamente contigo en el pasado, entonces reconcilia con él*. Mecanismos relativamente sencillos en términos cognitivos, como el llamado “registro emocional” (*emotional bookkeeping*: Aureli y Schino, 2004; Schino y Aureli, 2009), podrían subyacer al comportamiento postconflicto observado en el estudio. Mecanismos cognitivos sencillos son suficientes para explicar aún aquellas conductas que a primera vista pudiesen parecer demasiado complejas (Hemelrijk, 2011), como es el caso de la reconciliación (de Waal, 2000).

El hecho de que los machos con vínculos afiliativos más fuertes tengan una mayor probabilidad de reconciliar concuerda con los resultados varios estudios recientes sobre los efectos positivos de las relaciones sociales sobre el éxito reproductivo. Más aún, también concuerdan con la gran cantidad de evidencia sobre el rol de las distintas dimensiones cualitativas de las relaciones sociales en la “forma y función” de la reconciliación. Los resultados que aquí se presentan son congruentes con una vasta cantidad de estudios previos y con el marco teórico sobre el valor de las relaciones sociales (de Waal y Aureli,

1997), pero inesperados a partir de los supuestos de la teoría socioecológica que predicen un valor bajo de las relaciones sociales entre machos en aquellas especies en donde las relaciones de las hembras estructuran los grupos, y de los resultados de un estudio reciente (ver Richter et al. 2009) que revelan un estilo de dominancia intolerante entre los machos del macaco cola de muñón que contrasta con lo propuesto para la especie (de Waal y Luttrell, 1989; Thierry, 2000; pero ver Maestripieri, 1996, para un punto de vista contrario).

Aunque la tendencia conciliatoria observada en este estudio es similar a la observada en otras especies cuyo sistema social se considera intolerante, el efecto de la fortaleza del vínculo afiliativo sobre la ocurrencia de la reconciliación confirma la importancia de desarrollar y preservar las relaciones sociales caracterizadas por el intercambio de conductas sociopositivas, aún para aquellas clases de individuos cuyas relaciones sociales se caracterizan por su pobre diferenciación e intolerancia. Adicionalmente, los resultados cuantifican por primera vez el sustento empírico para varios de los distintos modelos (i.e. hipótesis) que se han postulado para explicar el fenómeno de la ocurrencia de la reconciliación, lo cual resulta imposible desde la aproximación clásica de “prueba de hipótesis” (hipótesis nula vs. hipótesis de trabajo). En este sentido, la aproximación empleada en esta sección del trabajo representa una aproximación metodológica prometedora, de un empleo cada vez mayor en diversos estudios conductuales y que promete ser una herramienta de gran utilidad para comprender la complejidad de los procesos biológicos y en particular de los procesos sociales.

CAPÍTULO 2

LAS AFILIACIONES POSTCONFLICTO CON TERCEROS NO INVOLURADOS

El capítulo previo abordó el tema de las afiliaciones postconflicto entre los oponentes (i.e. reconciliación). Según el modelo relacional (de Waal, 1996), la reconciliación se alcanza cuando los intereses de los individuos en la relación social confluyen. No obstante, el interés de los individuos en una relación, derivado de los beneficios que esta ofrece, puede ser distinto, por lo cual es de esperar que la motivación de las partes para reconciliar refleje la discrepancia (Aureli, Cords y van Schaik, 2002). Incluso es posible que alguno de los oponentes (e.g. el dominante) niegue la reconciliación a su adversario como una manera de imponerle un costo por medio de la ansiedad asociada a las situaciones de conflicto. Dicha situación constituye una presión para el desarrollo de conductas alternativas a la reconciliación, que permitan enfrentar las consecuencias negativas de las situaciones de conflicto. Tales alternativas no son contempladas por el modelo relacional de la agresión.

2.1) Alternativas a la afiliación con los oponentes

Ya antes de la publicación del modelo relacional, Kappeler y van Schaik (1992) postularon varias alternativas conductuales para el manejo y resolución de conflictos sociales, algunas de las cuales contemplaban la participación de individuos distintos a los oponentes originalmente involucrados en el conflicto. En concreto, señalaron que ante la emergencia del conflicto interindividual los actores pueden adoptar alguna de las siguientes opciones: a) intercambiar señales claras acerca de la disposición para compartir el recurso o para renunciar a este, b) redirigir la agresión hacia un tercero y c) en el caso de que el conflicto conduzca a la agresión, el intercambio de conductas afiliativas entre los oponentes, o entre uno de los oponentes y la parentela del rival.

No obstante, las opciones propuestas por Kappeler y van Schaik (1992) no agotan todas las opciones de manejo de conflicto para los oponentes, ni de interacción con terceros ante una situación de conflicto. En el caso de los oponentes, el aumento de la distancia interindividual constituye otra alternativa de manejo del conflicto (Aureli, 1992; Sommer, Denham y Little, 2002). Por su parte, las interacciones afiliativas con terceros no estarían limitadas a la parentela del rival, los animales que mantienen vínculos afiliativos con alguno de los adversarios también constituyen una opción para el manejo de situaciones de conflicto (e.g. Wittig y Boesch, 2010).

2.2) Las afiliaciones postconflicto con terceros

Las interacciones postconflicto con individuos distintos al rival fueron descritas desde el primer estudio sistemático sobre las afiliaciones postconflicto (de Waal y van Rosemalen, 1979) y aunque en menor medida que la reconciliación, han sido objeto de diversos estudios desde entonces (e.g. Aureli y van Schaik, 1991a; Call, Aureli y de Waal, 2002; Seed, Clayton y Emery, 2007). Cuatro tipos de afiliación postconflicto con terceros son posibles, dependiendo de los actores involucrados y de la dirección de la afiliación: a) la víctima de la agresión recibe la afiliación de un tercero, b) la víctima dirige la afiliación hacia un tercero, c) el agresor recibe la afiliación de un tercero y d) el agresor dirige la afiliación hacia un tercero. De ellas, las interacciones que más han recibido la atención de los investigadores son aquellas que involucran a la víctima de la agresión, pues se sabe que dichos individuos experimentan el riesgo de nuevos ataques cuando la reconciliación no se lleva a cabo (Aureli y van Schaik, 1991b; Aureli, 1992) y también presentan una mayor frecuencia de conductas relacionadas con estrés agudo (e.g. autoaseo, autorascado; Aureli,

van Schaik y van Hoof, 1989; Aureli, Preston y de Waal, 1999; Aureli y Schino, 2004). A este tipo de interacciones se les ha denominado *consuelo* (de Waal y van Rosemalen, 1979).

2.3) El caso del consuelo

Las afiliaciones postconflicto entre la víctima de la agresión y un tercero no involucrado pueden ser clasificadas en dos categorías (de Waal y Aureli, 1996): aquellas en las que la víctima dirige una conducta afiliativa hacia el tercero (*i.e. busca consuelo*) y aquellas en las que el tercero dirige una conducta afiliativa hacia la víctima (*i.e. recibe consuelo*). Ambos rótulos tienen un carácter funcional, pues señalan las consecuencias psico-fisiológicas que se presume resultarían de tales interacciones: la reducción del estrés de la víctima por medio de la afiliación (de Waal y Aureli, 1997). Estos rótulos poseen también implicaciones causales, pues el término implica la capacidad del tercero para reconocer el estado emocional experimentado por la víctima (de Waal y Aureli, 1996) y el empleo instrumental de la afiliación para modificarlo positivamente, reconociendo así las necesidades emocionales del otro (Fraser y Bugnyar, 2010). Por lo tanto, desde el punto de vista de sus causas próximas (ver Tinbergen, 1963), la conducta en cuestión se encontraría mediada, al menos en parte, por algún tipo de proceso empático (e.g. *simpatía, empatía, empatía cognitiva*: Preston y de Waal, 2002). Debido a esto, algunos autores proponen restringir el término “consuelo” a aquellos casos en los que la víctima recibe espontáneamente la afiliación del tercero (*i.e. consuelo verdadero*: Koski y Sterck, 2007). Sin embargo, el término *consuelo* indica un proceso y una función meramente hipotetizados (*i.e. empatía y reducción del estrés*), los cuales no están forzosamente asociados (Judge y

Mullen, 2005) e incluso pueden no estar implicados (Call, Aureli y de Waal, 2002; Fraser y Bugnyar, 2010; Koski y Sterck, 2007).

Durante más de 20 años la evidencia sugirió que la ocurrencia de las afiliaciones dirigidas por un tercero hacia la víctima se encontraba restringida al taxa de los homíninos (i.e. chimpancés, bonobos y gorilas, Subfamilia Homininae: Goodman et al., 1990). Dicha situación, intentó ser explicada a partir de las habilidades cognoscitivas que caracterizan a los homínidos (i.e. grandes simios y humanos, Familia Hominidae: Goodman et al., 1990), las cuales se acepta que son distintas a las poseídas por el resto de las especies del orden Primate. La ausencia de casos de “consuelo” en otros primates (ver Arnold y Barton, 2001) sugería que habilidades cognoscitivas especiales, presentes sólo en los grandes simios (i.e. empatía), subyacían a las interacciones entre la víctima y un tercero. A este planteamiento se le conoce como *hipótesis de las restricciones cognoscitivas* (de Waal y Aureli, 1996):

No obstante, las investigaciones de los últimos 10 años han revelado la ocurrencia de tales interacciones en macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*: Call, Aureli y de Waal, 2002), en lobos (*Canis lupus*: Palagi y Cordoni, 2009) y perros domésticos (*Canis lupus familiaris*: Cools, van Hout y Nelissen, 2008), e incluso en córvidos: *Corvus frugilegus* (Seed, Clayton y Emery, 2007) y *Corvus corax* (Fraser y Bugnyar, 2010). Estos hallazgos refutan la principal predicción de la *hipótesis de las restricciones cognitivas*.

La posibilidad de las afiliaciones dirigidas por un tercero hacia la víctima en especies distintas a las del taxa de los homínidos ya había sido contemplada en una hipótesis alternativa a la de las *restricciones cognoscitivas*. La *hipótesis de las restricciones sociales*

(de Waal y Aureli, 1996) postula que las diferencias en la ocurrencia de las afiliaciones con terceros podrían deberse al estilo de dominancia de las especies estudiadas (e.g. tolerante vs. intolerante), pues este se relaciona con el riesgo de que la agresión se extienda hacia el animal que se aproxima a la víctima. De este modo, se plantea una estrecha asociación entre el grado de tolerancia social que caracteriza a la especie en cuestión, los riesgos que enfrenta el tercero por su proximidad con la víctima, y la ocurrencia de las afiliaciones entre ambos. El caso de los macacos cola de muñón, una especie con tendencias conciliatorias intermedias, cuyo estilo de dominancia ha sido tradicionalmente considerado como tolerante (de Waal, 1989; Thierry, 2000; pero ver la discusión sobre esto en el capítulo anterior) y cuyas capacidades cognoscitivas no se consideran distintas de las del resto de los macacos, brinda apoyo a la *hipótesis de las restricciones sociales*. Es posible que un estilo de dominancia igualmente relajado caracterice a los córvidos de los estudios citados (Seed, Clayton y Emery, 2007; Fraser y Bugnyar, 2010). En el mismo sentido, los resultados del estudio de Palagi y Cordoni (2009) en lobos (*Canis lupus*) pueden ser considerados evidencia a favor de la *hipótesis de las restricciones sociales*. En este estudio, los terceros ofrecieron la afiliación a la víctima sólo en aquellas situaciones postconflicto consideradas de bajo riesgo, i.e. sólo ofrecían la afiliación cuando el conflicto previo había sido de baja o mediana intensidad (vs. alta intensidad), y cuando la víctima se caracterizaba por no redirigir la agresión previa.

No obstante, la *hipótesis de las restricciones cognoscitivas* también podría explicar los resultados obtenidos por Palagi y Cordoni (2009) en lobos y por Cools, Van Hout y Nelissen (2008) en perros (*Canis lupus familiaris*). El perro doméstico, una subespecie de *Canis lupus*, es considerado poseedor de notables habilidades cognitivas generales

(McConnell y Baylis, 1985) y sociales (Rooney y Bradshaw). Cuando se le permite vivir en grupo establece jerarquías de dominancia claramente lineales (Bradshaw y Nott, 1995), lo cual sugiere un estilo de dominancia intolerante. Tal como lo predice la *hipótesis de las restricciones cognoscitivas* y contrario a lo predicho por la *hipótesis de las restricciones sociales*, Cools, Van Hout y Nelissen (2008) reportan la ocurrencia de afiliaciones postconflicto con terceros entre perros mantenidos en cautiverio. Desafortunadamente, las características de este estudio dificultan la discusión de los resultados en relación con el sistema social de la especie. Por ejemplo, algunos pares de perros compartieron por años un diminuto espacio común, lo cual pudo estimular el desarrollo de una mayor tolerancia entre ellos. Por otra parte, las dimensiones de la situación experimental dificultaban la posibilidad de escape de las víctimas, lo cual pudo influir en la intensidad de las agresiones.

Aunque los resultados obtenidos hasta la fecha en diversas especies no descartan ninguna de las hipótesis planteadas para explicar la ocurrencia y distribución de las interacciones denominadas “consuelo”, la hipótesis de las restricciones sociales parece explicar mejor su ocurrencia en especies distintas a los grandes simios.

2.4) Las afiliaciones dirigidas hacia un tercero

Por las razones ya mencionadas, las afiliaciones postconflicto dirigidas por terceros hacia la víctima de la agresión han sido las más estudiadas. No obstante, tanto las víctimas como los agresores podrían recibir o buscar la afiliación con un individuo distinto al oponente, pues ambos oponentes experimentan costos resultantes del conflicto previo. Romero, Colmenares y Aureli (2009) reportan que en babuinos hamadryas (*Papio hamadryas*

hamadryas), los agresores presentan una mayor probabilidad de ser blanco de agresiones subsecuentes por parte de terceros si no se involucran en algún tipo de afiliación postconflicto. En esta especie, tanto la reconciliación, como las afiliaciones dirigidas hacia un tercero, disminuyen la probabilidad de que el agresor sea blanco de nuevos ataques (Romero, Colmenares y Aureli, 2009).

Como ya fue mencionado en la introducción, otro costo experimentado tanto por agresores, como por víctimas, es el aumento de la frecuencia de conductas indicadoras de ansiedad (revisión en Aureli y Schino, 2004). Aquí, la mayor probabilidad de las víctimas de ser blanco de ataques subsecuentes, representa un elemento que se espera introduzca una asimetría en la intensidad de la ansiedad experimentada por los oponentes y en general, en los costos del conflicto agresivo. Así, una de las funciones de las afiliaciones con terceros podría ser la disminución de esta ansiedad. Sin embargo, la evidencia a favor de la función reductora de la ansiedad postconflicto como resultado de la afiliación con un tercero es escasa (e.g. Fraser, Stahl y Aureli, 2008) o negativa (macacos: Das, Penke y van Hooff, 1998; chimpancés: Koski y Sterck, 2007; babuinos hamadrias: Romero, Colmenares y Aureli, 2009). No obstante, es posible que en al menos en algunos casos las afiliaciones con terceros puedan constituir un medio para lidiar indirectamente con las fuentes de la ansiedad postconflicto, en particular con la incertidumbre asociada al deterioro de una relación valiosa (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989).

Engh et al. (2005) reportan que en babuinos chacma (*Papio hamadryas ursinus*) la pérdida de un familiar cercano incrementa en las semanas subsecuentes los niveles de metabolitos de glucocorticoides en heces, los cuales son resultado de la respuesta fisiológica adaptativa

del organismo ante situaciones desafiantes (i.e. *estrés*; Sapolsky, 2004). La pérdida del familiar también se relaciona con un incremento en la frecuencia de aseo social y el número de compañeros de aseo por parte del individuo que sufre la pérdida, lo cual coincide con un regreso a los niveles basales de los metabolitos en el segundo mes posterior a la pérdida del familiar (Engh et al. 2005). Los autores proponen que la diversificación de los vínculos afiliativos, junto con el incremento del aseo social, representan un mecanismo para lidiar con los efectos estresantes de la pérdida (Engh et al. 2005). Resultados similares son reportados por Shutt et al. (2007) en su estudio sobre los efectos del aseo social en macacos de Berbería (*Macaca sylvanus*). En estos macacos, el aseo social dado (pero no el recibido) se relaciona negativamente con las mediciones de estrés fisiológico del emisor (Shutt et al., 2007). Los resultados son novedosos, pues tradicionalmente el interés de este tipo de investigaciones ha estado centrado en los efectos del aseo social para el receptor.

En el corto plazo es posible que ante eventos sociales similares a la pérdida de un familiar (e.g. la modificación negativa de una relación benéfica como consecuencia de la agresión), la afiliación con un individuo distinto al oponente constituya un medio para mitigar el estrés postconflicto, en particular si esta involucra a individuos que mantienen un vínculo estrecho. Los hallazgos de Engh et al. (2005) y Shutt, et al. (2007) invitan a explorar la posibilidad de que los individuos adopten estrategias más activas para lidiar con el estrés resultante de los conflictos, en particular cuando la reconciliación no se lleva a cabo.

¿Sustitución de la reconciliación?

Algunos autores sugieren que las afiliaciones con terceros podrían ser un sustituto de la reconciliación (Aureli y van Schaik, 1991b), ya sea por sus efectos individuales o sociales.

Seed, Clayton y Emery (2007) reportan que en el grajo (*Corvus frugilegus*), cuyo sistema de apareamiento es monógamo y cuyo sistema social es considerado tolerante, las interacciones agresivas con individuos distintos a la pareja reproductiva nunca conducen a un episodio de reconciliación, pero si provocan la afiliación con un tercero, en este caso la pareja del animal focal (Seed, Clayton y Emery, 2007). Con base en lo anterior, los autores consideran que el comportamiento de estos córvidos se ajusta a los postulados de la hipótesis de la relación valiosa (de Waal y Aureli, 1997), en el sentido de que: a) la agresión nunca fue observada entre parejas reproductivas. b) En todos los casos, la pareja reproductiva era el individuo con el cual se efectuaba la afiliación postconflicto. c) La importancia de la relación social con la pareja reproductiva trasciende la época de apareamiento, dado que esta especie suele emparejarse de por vida y ambos compañeros contribuyen significativamente a los cuidados paternos. Con base en lo anterior, los autores plantean la posibilidad de que dada la ausencia de la reconciliación entre estas aves, las afiliaciones con terceros podrían representar un mecanismo para lidiar con la presunta ansiedad postconflicto (Seed, Clayton y Emery, 2007) y desempeñar un papel sustituto a la reconciliación para estos fines.

Por su parte, Judge (1991) reporta que en macacos cola de cerdo (*Macaca nemestrina*), la parentela más cercana de la víctima (e.g. la madre) suele interactuar amistosamente con el agresor, particularmente si los oponentes pertenecen a matrilineas diferentes. Con base en ello, Judge (1991) sugiere que la parentela podría estar apaciguando al agresor y restableciendo la tolerancia previa de este hacia la víctima, por lo que denomina a este tipo de interacciones “reconciliaciones trídicas”. En chimpancés, Romero, Castellanos y de Waal (2011) sugieren que en ausencia de la reconciliación, las afiliaciones entre un tercero

y el agresor estarían encaminadas principalmente a fortalecer el vínculo entre los actores de la afiliación y sustituir de este modo a la reconciliación. Aún cuando las afiliaciones dirigidas por el testigo de un conflicto hacia el agresor disminuyeron la tendencia de este a seguir actuando agresivamente, los autores consideran poco probable que la función de dichas interacciones consista en apaciguar al agresor, pues en la mayoría de los casos los agresores a los cuales se dirigía la afiliación eran animales de alto rango y era proporcionada por individuos con los cuales mantenían un vínculo estrecho (Romero, Castellanos y de Waal, 2011).

Otras alternativas

No todas las afiliaciones con terceros deben de ser consideradas expresiones de un proceso empático, ni tener por función la reducción de la ansiedad postconflicto. Diversos autores señalan que estas interacciones comprenden varias posibilidades, incluyendo el consuelo (Colmenares, 1996; Das, Penke y van Hoof, 1998; Das, 2000; Watts, Colmenares y Arnold, 2000; Call, Aureli y de Waal, 2002; Judge y Mullen, 2005). Las funciones sugeridas para dichas interacciones varían dependiendo de los individuos involucrados, la dirección de la afiliación y sus efectos sociales e individuales.

Pocos estudios han considerado los beneficios que podría reportar para el tercero la afiliación con alguno de los oponentes. Das (2000) propone que las afiliaciones dirigidas hacia el agresor podrían funcionar para apaciguar su belicosidad y prevenir que haga extensiva la agresión hacia el tercero que le dirige la afiliación. Palagi, Chiarugi y Cordoni (2008) reportan que en gorilas de tierras bajas (*Gorilla gorilla gorilla*), los individuos jóvenes que presencian un conflicto agresivo dirigen conductas afiliativas hacia el agresor,

especialmente cuando no guardan ningún tipo de parentesco con los oponentes y la agresión ha sido de baja intensidad. Los autores sugieren que estas interacciones podrían estar motivadas por la búsqueda de protección por parte de los individuos jóvenes (Palagi, Chiarugi y Cordoni, 2008). No obstante, la redirección de la agresión fue más frecuente en los conflictos que implicaban agresión severa y en estos casos el testigo evitaba interactuar con el agresor (Palagi, Chiarugi y Cordoni, 2008). Un resultado más claro es el obtenido por Koski y Sterk (2009) en chimpancés, en donde los terceros suelen dirigir la afiliación postconflicto hacia aquél oponente que más los ha agredido en el pasado y con ello ven disminuida la probabilidad de ser blanco de la redirección de la agresión por parte de este. Es posible que en otras especies caracterizadas por la redirección de la agresión hacia terceros (e.g. *Cercopithecus sp.*: Cheney y Seyfarth, 1989; *Macaca sylvanus*: Aureli et al. 1994; *Papio ursinus*: Cheney, Seyfarth y Silk, 1995), estos también se beneficien al dirigir conductas afiliativas hacia los oponentes.

Funciones distintas a la reducción del estrés postconflicto, e incluso a la finalización del conflicto, han sido planteadas por otros autores. De Waal y van Hooff (1981) y Das, Penke y van Hooff (1998), han sugerido que la afiliación con un tercero por parte de alguno de los adversarios, pudiese resultar en un estímulo para continuar actuando de manera agresiva (*i.e. envalentonamiento*), aún si la afiliación no se traduce en apoyo agonista inmediato por parte del tercero. Das (2000) plantea la posibilidad de que la función de este tipo de interacciones podría consistir en reclutar al tercero para formar una coalición agresiva contra el adversario. Varias investigaciones en primates señalan que los patrones afiliativos se relacionan con la probabilidad de recibir ayuda por parte del asociado en un contexto agonista y viceversa (e.g. Dias et al. 2010; Schülke et al. 2010; Schino, 2006).

En su extensiva revisión sobre las afiliaciones postconflicto, Aureli, Cords y van Schaik (2002) sugieren que ellas deberían reflejar la situación del mercado biológico (Noë y Hammerstein, 1994) en el cual se encuentran los adversarios. Aunque los autores no van más allá de dicha afirmación, es posible pensar en las afiliaciones postconflicto como un fenómeno de mercado biológico, en donde estas constituyen uno de los servicios negociados por los mercaderes. Desde esta aproximación, la variación observada en el comportamiento postconflicto sería resultado del número de individuos capaces de proporcionar el bien demandado (e.g. tolerancia, apoyo agonista) y el número de individuos que lo demanda. Aunque pocos trabajos han desarrollado este razonamiento (e.g. van Hooff, 2001), existe al menos una investigación reciente que explora tal posibilidad (McFarland y Majolo, 2011).

Las afiliaciones con terceros también podrían cumplir funciones comunicativas, tal como sugiere Silk (1997, 2002) para el caso de la reconciliación. El fortalecimiento del vínculo entre el tercero y el oponente y el carácter comunicativo de este tipo de afiliaciones postconflicto, fueron propuestos por Call, Aureli y de Waal (2002) para el caso de los macacos cola de muñón. En estos macacos, las interacciones postconflicto sociopositivas entre alguno de los oponentes y un tercero se caracterizan por el intercambio de conductas sociosexuales características de las situaciones postconflicto (i.e. el llamado *hold-bottom ritual*). Los autores postulan que la función de este tipo de intercambios sociosexuales sería doble: por un lado fortalecer el vínculo entre los actores y a mismo tiempo, dado lo conspicuo del comportamiento, anunciar públicamente la existencia del vínculo entre los actores. Un comportamiento similar se observa en grajos (Seed, Clayton y Emery, 2007),

en donde las afiliaciones postconflicto con terceros también se caracterizan por conductas especiales que difícilmente son observadas en otros contextos y que podrían cumplir con la función de anunciar al adversario la existencia del estrecho vínculo entre el animal focal y su pareja.

2.5) Las afiliaciones postconflicto con terceros en un grupo de macacos cola de muñón en cautiverio

Objetivo

Explorar la ocurrencia y función de las afiliaciones postconflicto con terceros (i.e. APCT), en una colonia heterosexual de macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) en cautiverio.

Hipótesis

Los resultados de diversos estudios permiten plantear que las APCT constituyen una estrategia de resolución de conflictos, cuyas funciones serían: a) la reducción del estrés postconflicto; b) frenar la escalada de la agresión y c) afirmar los vínculos sociales entre los actores de la afiliación. Dependiendo de sus efectos, las APCT podrían ser una alternativa intermedia entre la reconciliación y la no ocurrencia de afiliaciones postconflicto.

Predicciones

Con base en lo anterior, se plantean las siguientes predicciones:

1^a.- Dado que se postula que las APCT constituyen una alternativa a la reconciliación para reducir la ansiedad postconflicto, es de esperar que la duración de las conductas

autodirigidas (i.e. autoaseo, rascado) refleje la eficacia de las alternativas. De este modo, la duración de las conductas autodirigidas (i.e. indicadoras de ansiedad) será:

- 1.1 Menor en el periodo posterior a la APCT, que en el periodo previo.
- 1.2 Mayor después de la ejecución de una APCT respecto a la observada después de la ocurrencia de una reconciliación, pero menor a la observada cuando ninguna afiliación postconflicto se lleva a cabo
- 1.3 De manera alternativa, similar en los periodos posteriores a la ocurrencia de la reconciliación y de la APCT (no verificadas en el mismo PC), y menor en ambos casos a lo observado en ausencia de cualquier tipo de afiliación postconflicto. Esto con base en que algunos autores postulan que las APCT son un sustituto de la reconciliación (e.g. Koski y Sterck, 2007), por lo cual podrían ser empleadas indistintamente para aminorar el estrés postconflicto.

2^a.- Dado que es de esperar que la ansiedad postconflicto refleje las asimetrías de riesgos y el valor otorgado a la relación por los adversarios, se predice que:

- 2.1 Los oponentes de menor rango jerárquico presentarán mayor duración de las conductas autodirigidas durante el periodo postconflicto previo a la afiliación, si es que esta ocurre y dado el caso,
- 2.2 tendrán una mayor probabilidad de involucrarse en APCT.
- 2.3 Los oponentes con los vínculos más estrechos presentarán mayor duración de las conductas autodirigidas durante el periodo postconflicto previo a la afiliación.

3^a.- En vista de que: a) el sistema social de los macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) se caracteriza por la filopatria materna (Fooden, 1990), b) los individuos emparentados tienden a mantener relaciones cooperativas (Gouzoles y Gouzoles, 1987), c) en este tipo de sistemas se presume que son las hembras las principales beneficiarias del establecimiento de relaciones de tipo cooperativo (van Schaik, 1989; van Schaik y Aureli, 2000), d) el estudio de Richter et al. (2009) y el capítulo previo sugieren un estilo de dominancia intolerante entre machos y e) estudios en humanos apuntan a una mayor capacidad de las mujeres para percibir las emociones ajenas y responder empáticamente (ver Baron-Cohen, 2002; Montagne et al. 2005); se espera que:

3.1 Las APCT con terceros del sexo femenino aumenten la probabilidad de que el animal focal reciba la afiliación (i.e. reciba consuelo).

3.2 Las APCT entre hembras y en particular, entre hembras emparentadas, aumenten la probabilidad de que la hembra focal reciba la afiliación (i.e. reciba consuelo).

4^a.- En vista de que se postula que las APCT permiten fortalecer o consolidar el vínculo entre los actores de la afiliación y de esta manera, manipular los costos potenciales debidos a la ausencia de reconciliación, es de esperar que los terceros con los cuales se tengan relaciones de alta calidad (i.e. relaciones valiosas o seguras) sean mayormente requeridos por los oponentes. De manera específica, se espera que:

4.1 Las APCT con individuos de alto rango aumenten la probabilidad de que el animal focal actúe como emisor de la afiliación.

4.2 Las APCT entre individuos con vínculos estrechos y menores asimetrías de rango aumenten la probabilidad de que el animal focal emita la afiliación.

5ª.- Ya que se postula que las APCT constituyen una estrategia conductual para la resolución de conflictos, la cual podría dar lugar la formación de coaliciones futuras entre los actores de la afiliación, se espera que:

5.1 El animal focal recientemente involucrado en una APCT reciba apoyo agonista por parte del tercero con el cual afilió, esto en los casos en que se presente una reincidencia de la agresión entre los oponentes, o en los que el animal focal sea blanco de una nueva agresión por parte de un individuo distinto del adversario.

6ª.- Debido a que algunos autores proponen que una función de las APCT consiste en poner un freno a la escalada de la agresión, es de esperar que:

6.1 La ejecución de APCT disminuirá la probabilidad de que el animal focal sea blanco de una nueva agresión por parte del adversario o sus asociados.

7ª.- De manera alternativa y según lo sugerido por Das (2000), en el sentido de que una posible función de las APCT consistiría en motivar (i.e. envalentonar) al oponente que busca la afiliación para reanudar sus ataques sobre el adversario, se espera que:

7.1 Las APCT se traduzcan en una mayor probabilidad de reincidencia de la agresión entre los oponentes. Esto último descartaría a las APCT como una alternativa conductual para frenar la agresión (predicción 6).

MÉTODO

Sujetos (Ss)

28 macacos cola de muñon (*Macaca arcoides*), miembros de una colonia establecida en 1976 y mantenida en un confinamiento externo en las instalaciones del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz, en la Cd. de México. Al momento del estudio, la colonia estaba compuesta por Ss de ambos sexos, distintas edades y relaciones de parentesco (*ver* tabla 2.1). De lunes a sábado y después del aseo del encierro, los Ss eran alimentados con frutas y verduras frescas de la estación y alimento para primates. El agua se les suministró *ad limitum*, mediante bebederos que los mismos animales activaban.

Situación experimental.

El encierro se divide en tres recintos de forma trapezoidal (Lados isométricos: 6 m. Lado mayor: 6.2 m. Lado menor: 1.7 m. Altura: 6 m.) con suelo y muros de concreto y cuya parte superior se encuentra cubierta por malla ciclónica. Los recintos se comunican entre sí por medio de tres ventanas corredizas. Cada recinto cuenta con un columpio sujeto a una viga metálica por encima de la malla. A lo largo de la pared mayor de los recintos se encuentran dos cornisas superpuestas, a 1.45 m y 3 m. de altura, respectivamente. El acceso de los monos a estas cornisas se logra por medio de estructuras tubulares que van del piso a la parte superior del recinto. Existen además, pequeñas cornisas a cada lado de las ventanas corredizas, ubicadas a 3.4 m. de altura y cuyo acceso se logra por medio de una escalera tubular empotrada a la pared correspondiente. El tercero de los recintos cuenta con una estructura metálica con forma de aros, empotrada en una de las paredes que conforman los lados isométricos del trapecioide. Esta estructura, junto con los columpios, algunos troncos,

ruedas metálicas y una resbaladilla, son parte de los objetos de enriquecimiento ambiental con que cuentan los monos. El tercer recinto presenta un par de plataformas acanaladas a lo largo de su pared mayor y por debajo de la primera cornisa, que forman parte de una fuente en desuso. En este recinto se encuentra también una trampa que permite capturar a los individuos por motivos de investigación o salud.

Tabla 2.1- Composición de la colonia al momento de iniciar el estudio.

Animal	Sexo	Fecha de nacimiento	Edad (Años, Meses)	Descendencia
Ca	Hembra	Mayo 1973	34,09	Ta,Sa,Ja,Au,Al
Ma	Hembra	10 Octubre 1980	27,04	Dw,So,Df,
Nu	Hembra	18 Julio 1986	21,07	(Ac)
Ja	Hembra	02 Julio 1987	20,07	Ld*,An*,Ac*,Sh*
Cu	Hembra	25 Septiembre 1987	20,05	
Po	Macho	25 Septiembre 1987	20,05	
Dw	Macho	04 Diciembre 1987	20,02	
Au	Hembra	27 Febrero 1989	19,00	Ji,Mu*,(An)
Al	Macho	03 Mayo 1990	17,09	
Es	Macho	23 Mayo 1990	17,09	
Ri	Hembra	01 Diciembre 1992	15,02	El,Cl
Ji	Macho	20 Febrero 1994	18,00	
Ga	Macho	08 Mayo 1994	13,09	
Mu	Hembra	29 Mayo 1997	10,09	
So	Hembra	08 Enero 1998	10,01	
Ld	Hembra	08 Junio 1998	09,08	Kt,(Sh), Ki, Rp
El	Hembra	09 Noviembre 1999	08,03	
An	Hembra	14 Septiembre 2000	07,05	Ch, Fo
Df	Macho	05 Noviembre 2000	07,03	
Cl	Hembra	22 Noviembre 2001	06,03	Re
Ac	Hembra	08 Marzo 2002	05,11	
Kt	Hembra	15 Agosto 2002	05,06	
Sh	Hembra	28 Mayo 2003	04,09	
Ch	Hembra	21 Octubre 2003	04,04	
Ki	Hembra	04 Enero 2006	02,01	
Re	Macho	22 Agosto 2007	0,06	
Fo	Macho	06 Septiembre 2007	0,05	
Rp	Macho	04 Octubre 2007	0,04	

* Individuo separado de su madre al nacer y reintroducido a la colonia a la edad de 6 meses.

(i) Individuo adoptado por la hembra al momento de su reintroducción a la colonia.

Colecta de los datos

Las observaciones se realizaron entre febrero de 2008 y septiembre de 2009. Durante este periodo se efectuaron muestreos de sujeto focal (Altmann, 1974) por medio de una videocámara (Sony Handycam DCR-TRV361). Posteriormente, las grabaciones fueron revisadas para extraer los datos correspondientes a las conductas de interés y estos fueron ordenados en una hoja electrónica de cálculo para su posterior análisis. De manera previa al inicio de los registros, se obtuvo un listado de los Ss ordenados de manera ascendente, según su edad y con base en este listado se estableció el orden de muestreo de los Ss, mediante la aleatorización del listado original. El animal focal fue observado de lunes a viernes, en sesiones de una hora de duración, hasta completar 5 hrs de observación por Ss. Una vez completadas las horas establecidas para cada individuo, se procedió al registro del siguiente animal del listado y así sucesivamente, hasta finalizar con el mismo. Al finalizar el registro de todos los Ss del listado, se condujo una nueva ronda de observaciones que permitió la colecta de 5 horas adicionales de registro por animal. En total cada animal fue observado durante 10 hrs, salvo Nu, la cual murió antes de la finalización del estudio. Simultáneamente se efectuó un muestreo mixto de barrido y ocurrencia de todas las conductas (Altmann, 1974) agresivas y sumisas (ver tabla 2). Los registros correspondientes a este tipo de muestreo tuvieron una duración de 36 min, de lunes a viernes y se efectuaron manualmente en una libreta de registro.

Finalmente, las observaciones de control se efectuaron con base en lo propuesto por de Waal y Yoshihara (1983) y Aureli, van Schaik y van Hooff (1989), modificando el método original (ver Cuadro 1 y Fig. 1.1) para incluir el caso de las afiliaciones con terceros (ver Fig. 2.2); esto es, además de dar seguimiento a los oponentes para registrar el momento del

primer contacto afiliativo entre ellos, también se registró el primer contacto afiliativo entre uno de los oponentes (i.e. el animal focal) y un tercero. Todas las observaciones mencionadas se realizaron entre las 0900 y las 1800 hrs, horario de la Ciudad de México.

Análisis de los datos

Tres medidas fueron calculadas para obtener una aproximación al valor de las relaciones entre los Ss:

- a) El rango jerárquico de cada individuo. Este se obtuvo a partir del análisis de una matriz sociométrica de conductas agresivas y de sumisión, empleando para ello el programa Matrix Tester 2.1b (Hemelrijk, 2010), el cual ofrece el “índice promedio de dominancia” para cada individuo (i.e. su rango) con base en el porcentaje promedio de victorias en las interacciones con cada uno de los miembros del grupo (ver Helmerijk, Wantia y Gygax, 2005). Este índice fue empleado posteriormente para calcular la asimetría de rango entre los actores de la APCT, i.e. la diferencia entre sus índices promedio de dominancia.
- b) El índice de asociación de cada diada posible en el estudio. Este fue calculado según lo propuesto por Martin y Bateson (1986):

$$\text{Índice de asociación} = \frac{N_{AB}}{N_A + N_B + N_{AB}}$$

En donde N_{AB} es el número de veces que los individuos A y B fueron vistos en proximidad o contacto no agonista, N_A el número de veces que el individuo A

fue observado sin estar en proximidad o contacto con B, y N_B el número de veces que B fue observado sin estar en proximidad o contacto con A.

- c) El coeficiente de parentesco (r) de Sewall Wright (1922), el cual se calculó asumiendo ausencia de parentesco por la vía paterna, ante la falta de dicha información para esta colonia. El parentesco medio del grupo se calculó según la propuesta de Van Dyke (2008).

Tabla 2.2.- Coeficientes de parentesco empleados en el estudio.

Tipo de parentesco	r
Madre-Hijo	0.5
Hermanos	0.25
Abuela-nieto; tío-sobrino	0.125
Primos	0.0625
Parentesco medio de la colonia	0.064

Los datos correspondientes a la duración de las conductas autodirigidas fueron transformados a su logaritmo en base 10, esto con la finalidad de ajustarlos a una distribución de probabilidad normal. Antes y después de la transformación, la normalidad en la distribución de los datos fue evaluada por medio de pruebas de Kolmogorov-Smirnov para una muestra. La comparación de las frecuencias de la primera afiliación entre los oponentes, y entre el animal focal y el tercero no involucrado en las observaciones postconflicto *vs.* las observaciones de control, se evaluó mediante una prueba de rangos señalados de Wilcoxon para dos muestras.

Ecuaciones Estimadas Generalizadas

Las predicciones fueron examinadas por medio de Modelos Lineales Generalizados (GEE), variando los supuestos de distribución y las funciones de ligadura, según las características observadas en los datos y el tipo de predicción efectuada.

A diferencia de los análisis efectuados para determinar la evidencia relativa de distintas variables postuladas para explicar la ocurrencia de la reconciliación (ver Capítulo 1), en este capítulo no se adoptó una aproximación de teoría de la información y por lo tanto no se efectuó el procedimiento de selección de modelos. En vez de ello, se decidió emplear la aproximación tradicional de prueba de hipótesis, dada la cantidad de predicciones elaboradas y para evitar lo que Burnham y Anderson (2002) y Symonds y Moussalli (2011) denominan como “pesca de resultados” (i.e. introducir tantas variables como las que se tenga disponibles y comparar todos los modelos posibles a partir de ellas, hasta obtener resultados “significativos”). De este modo, se evaluaron exclusivamente las predicciones enlistadas, en contra de la hipótesis nula de que ningún efecto era ejercido por las variables involucradas en la predicción. Todas las pruebas fueron efectuadas por medio del paquete estadístico SPSS 17 y las probabilidades reportadas son de dos colas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Resultados generales

Agresión

Al finalizar los muestreos de sujeto focal, 243 instancias de agresión fueron registradas. Las conductas agresivas de o hacia los infantes no fueron consideradas para los análisis (i.e. sólo los datos provenientes de adultos y juveniles fueron considerados para su análisis, $n=24$). En los casos de agresión poliádica, se consideró sólo a la diada original o a aquella que mantenía por mayor tiempo la interacción agonista.

Se observaron 13 distintas conductas agresivas, siendo la más frecuente la cara de amenaza ($n= 51$; 21 %) y las menos frecuentes la cara de amenaza con dientes, la búsqueda de cara con castañeteo y la mordida, las cuales ocurrieron solo en una ocasión (0.4 %). Prácticamente en la mitad de los episodios de agresión hubo contacto físico entre los oponentes ($n=121$; 49.8 %) y en la otra mitad el episodio agresivo no implicó contacto entre los adversarios ($n= 122$; 50.2%). Al discriminar al agresor por sexo, no emergieron diferencias estadísticamente significativas entre los dos tipos de agresión, ni para las hembras (no contacto: $n=93$, contacto: $n= 77$; $X^2= 1.506$, $df= 1$, Sig.= 0.22), ni para los machos (no contacto: $n=29$, contacto: $n= 44$; $X^2= 3.082$, $df= 1$, Sig.= 0.079), aunque en este caso se observa una tendencia al uso de agresiones con contacto físico.

A lo largo del periodo de observación, los 24 sujetos se vieron involucrados en algún episodio agonista. 23 monos actuaron al menos alguna vez como agresores. El mono que más agresiones efectuó fue Df, el macho dominante ($n=25$; 10.3 %). La mona que menos

actuó como agresora fue Cu (n=1; 0.4%). El mono de menor rango en la colonia (Dw) nunca actuó como agresor. Los 24 monos fueron blanco de al menos una agresión. El sujeto que más agresiones recibió fue Ch (n=26; 10.7 %) y los menos agredidos fueron Ja (la hembra de mejor rango) y Dw, ambos blanco de solo una agresión (0.4 %).

Agresión: Discusión

de Waal (1989) afirma que las agresiones en esta especie son frecuentes y de baja intensidad. En contraste, los resultados no permiten confirmar el supuesto de baja intensidad de la agresión, dado que la mitad de los episodios agresivos implicó contacto físico entre los oponentes, uno de los criterios empleados para definir la intensidad del conflicto (ver Butovskaya, 1993). No obstante, del subconjunto de agresiones con contacto físico entre los oponentes, pocos eventos involucraron las conductas de agresión más severa, e.g. mordisco (n=1). El macaco cola de muñón ha sido considerado tradicionalmente poseedor de un estilo de dominancia tolerante (de Waal, 1989; Thierry, 2000). Sin embargo, estudios recientes demuestran que el estilo de dominancia entre los machos se ajusta mejor al descrito para especies tradicionalmente consideradas como despóticas (Richter et al. 2009). Otras especies consideradas hasta hace poco como tolerantes (e.g. *M. fascicularis*), muestran estilos de dominancia distintos a los esperados cuando los datos de machos y hembras se analizan por separado (Cooper y Bernstein, 2008). Los datos de esta colonia muestran que los machos tienden a emplear conductas agresivas de mayor intensidad, a diferencia de las hembras quienes no muestran diferencias en la intensidad de la agresión. El uso de conductas de mayor intensidad por los machos tiene sentido, pues estos enfrentan una fuerte competencia intrasexual por el acceso a los recursos reproductivos (Darwin, 1871), lo cual ha influido en su comportamiento social

haciéndolos más proclives a la confrontación física, particularmente entre ellos (Feedigan, 1992; Schülke y Ostner, 2012). Alternativamente las características de su encierro podrían influir en la intensidad de la agresión, pues las limitaciones de espacio imponen condiciones sociales como la continua interacción con los compañeros del grupo y la imposibilidad de alejarse o abandonar la agrupación.

Como era de esperar, el mono dominante (Df) se caracterizó por emitir el mayor número de conductas agresivas. Esto contrasta con el hecho de que el mono más subordinado (Dw) y la mona de mejor rango (Ja) fueron por igual blanco de una sola agresión durante los muestreos de sujeto focal. Dado que sólo se reportan las agresiones observadas durante estos muestreos, estas podrían no representar fielmente la participación de los animales en los eventos agresivos. La posición en la jerarquía de dominancia no sólo refleja el número de agresiones en las cuales el individuo se ha visto involucrado, sino también el número de conductas de sumisión que ha recibido de sus rivales, lo cual permite el cálculo del promedio de resultados favorables obtenidos contra cada individuo del grupo en los eventos agonistas. Así, los individuos que evitan ser blanco de agresiones emitiendo anticipadamente una conducta de sumisión, ocuparían posiciones subordinadas sin ser necesariamente blanco de numerosas agresiones. Dichos animales podrían estar adoptando la estrategia de evitar sistemáticamente las interacciones agresivas, pagando el costo de renunciar a los recursos en disputa, pero evitando a su vez el riesgo de sufrir lesiones severas como consecuencia de la agresión. Del mismo modo, los individuos de alto rango podrían maximizar los beneficios de su posición, si evitan costos individuales y sociales de la agresión cuando otros individuos les señalan su renuncia a la disputa del recurso, o reconocen su posición de subordinación (de Waal, 1989; Pussey y Packer, 1997).

Coaliciones

Se observaron 22 casos de coalición. De ellos 13 tuvieron como blanco a la víctima inicial y 9 fueron sobre el agresor inicial. Sólo se observaron 6 casos de aseo social posterior al apoyo por parte de un tercero durante el episodio agresivo. De ellos 3 fueron aseos dados por el beneficiario de la coalición a su benefactor y los otros 3 fueron aseos dirigidos por el benefactor hacia el beneficiario.

Coaliciones: discusión

La ocurrencia de coaliciones fue poco frecuente en este estudio, presentándose sólo en el 9.05 % de los episodios de agresión. Seis de estas coaliciones (27.27%) fueron seguidas de aseo social entre los actores involucrados, lo cual sugiere la posibilidad de algún tipo de intercambio de servicios entre los actores (i.e. apoyo agonista a cambio de aseo social). No es posible hacer mayores afirmaciones con respecto a que esto represente una situación de mercado, como la descrita por Barret y Henzi (2001) en tropas de babuinos chacma (*Papio cynecephalus ursinus*). Se sugiere el empleo de otro método de muestreo (e.g. muestreo de conducta focal) que permita aumentar la cantidad de datos colectados y haga posible el explorar con mayor profundidad esta posibilidad.

La ocurrencia de las afiliaciones postconflicto

Durante el periodo que comprendió el estudio, 191 instancias de afiliación postconflicto (reconciliaciones y APCT) fueron registradas. De estas, en 44 ocasiones sólo ocurrió la reconciliación o esta sucedió antes de la afiliación con un tercero y en las 147 ocasiones restantes sólo ocurrió afiliación con un tercero o esta sucedió antes de la reconciliación.

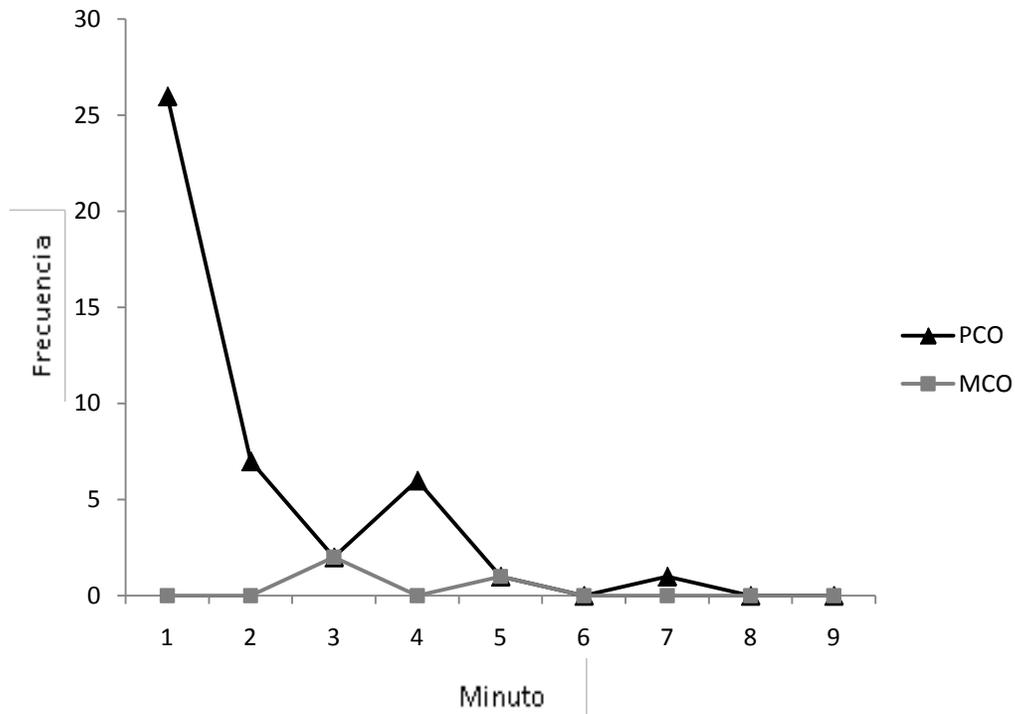


Figura 2.1.- Frecuencia del primer contacto postconflicto entre los oponentes, durante los 10 min. posteriores a la finalización del conflicto vs. 10 min. de observación de control.

No se consideraron aquellos casos en los que los infantes eran el blanco o los emisores de las afiliaciones, aunque las interacciones madre-cría representaron la mayoría de las interacciones que involucraban a los infantes. Si bien algunos estudios señalan que las interacciones con infantes desempeñan un rol en el manejo de las situaciones de conflicto (Silk, Cheney y Seyfarth, 1996; Ogawa, 2005; Kummerli y Martin, 2008), las predicciones efectuadas se relacionan con características como el rango jerárquico y la fortaleza del vínculo entre los actores de la afiliación, las cuales no se encuentran definidas en los infantes. No obstante, la participación de los infantes en los escenarios postconflicto en esta especie amerita ser estudiada con mayor detalle en estudios posteriores.

Con respecto a la ocurrencia del primer contacto afiliativo entre los oponentes (Fig. 2.1) durante las observaciones postconflicto (PC) y de control (MC), se observó que la

distribución de frecuencias tendía a ser distinta en ambos conjuntos de observaciones (prueba Wilcoxon de rangos señalados para dos muestras relacionadas: $N=18$, $\text{Sig.}=0.068$). Como reportan otros estudios, el mayor número de reconciliaciones ocurrió durante el primer minuto de las PC (26 reconciliaciones vs. ningún contacto durante las MC), seguido por el minuto dos (7 reconciliaciones vs. ningún contacto durante las MC).

En el caso de las afiliaciones entre el animal focal y un tercero (Fig. 2.2), se observó que la distribución de frecuencias por minuto difería significativamente entre las PC y las MC (Prueba Wilcoxon de rangos señalados para dos muestras relacionadas: $N=18$, $\text{Sig.}=0.024$). De manera similar a la reconciliación, la mayoría de los contactos ocurrían durante el primer minuto de las PC (99 contactos PC vs. 14 contactos MC), seguido por el minuto dos (18 contactos PC vs. ningún contacto durante las MC).

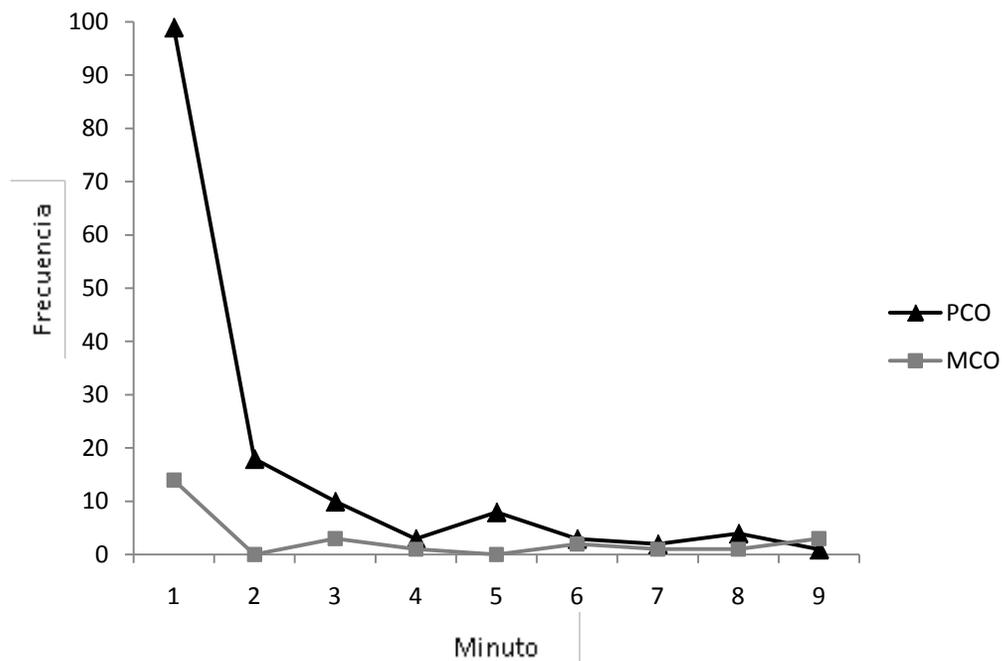


Figura 2.2.- Frecuencia del primer contacto postconflicto entre el animal focal (i.e. uno de los oponentes) y un tercero no involucrado en el episodio agresivo previo, durante los 10 min. posteriores a la finalización del conflicto vs. 10 min. de observación de control.

La ocurrencia de las afiliaciones postconflicto: discusión

Los estudios previos (e.g. Aureli, van Schaik, van Hoof, 1989; Kappeler, 1993; Berman et al. 2006) concuerdan con los resultados obtenidos en el presente trabajo, ya que la mayoría de las afiliaciones entre los oponentes ocurren durante el primer minuto posterior a la finalización del evento agresivo. Lo anterior señala la importancia de una rápida interacción afiliativa entre los oponentes, cuyo objetivo podría consistir en comunicar a la brevedad la finalización del conflicto (Silk, 1997), previniendo así la escalada de la agresión y despejando la incertidumbre sobre el futuro curso de las interacciones con el oponente (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989).

El presente estudio confirma la ocurrencia sistemática de APCT en esta especie de macacos. A diferencia del estudio de Call, Aureli y de Waal (2002), en este estudio no se recurrió a la discriminación de las APCT con base en la naturaleza de su contenido (i.e. conductas sociosexuales vs. sociales generales). La frecuencia de las APCT supera con mucho la de las interacciones entre los oponentes (i.e. reconciliación), lo cual es a todas luces novedoso, ya que la reconciliación ha sido considerada como la principal conducta de resolución del conflicto, tanto en monos como en simios (revisiones en Aureli y de Waal, 2000; Aureli, Cords y van Schaik, 2002). Los datos de este estudio muestran que las interacciones triádicas triplican en frecuencia a las interacciones denominadas reconciliaciones, lo cual sugiere que en esta colonia de macacos las afiliaciones con terceros podrían constituir la primera opción para la resolución de conflictos agresivos. Hasta donde se tiene conocimiento, el uso de las afiliaciones con terceros como la principal

estrategia de resolución de conflictos sólo ha sido reportado en grajos (Seed, Clayton y Emery, 2007) y cuervos (Fraser y Bugnyar, 2010).

No es posible descartar que las condiciones del cautiverio influyan en estos resultados. En un ambiente en donde las interacciones se vuelven inevitables debido a las limitaciones de espacio y en donde los costos de la agresión pueden resultar potencialmente mayores que en libertad (e.g. agresiones severas que conduzcan a la muerte del animal o a su aislamiento social), el adoptar rápidamente algún tipo de estrategia que permita lidiar con las consecuencias negativas del episodio agresivo previo, particularmente si el oponente presenta una escasa disposición conciliatoria, puede convertirse en una necesidad de primer orden. Adicionalmente, afiliarse con un tercero podría reportar mayores beneficios en términos de frenar la agresión o aliviar el estrés postconflicto, respecto a los ofrecidos por las conductas de reconciliación. Esta posibilidad se analiza a continuación.

Resultados de las predicciones

Predicción 1: Ansiedad y afiliaciones postconflicto

En esta predicción se planteó la reducción de la ansiedad postconflicto, como consecuencia de la ocurrencia de los dos tipos de afiliación estudiadas (i.e. reconciliación vs. afiliación con un tercero). Se registraron 78 sesiones de conductas autodirigidas posteriores al conflicto y previas a algún tipo de afiliación (media= 51.08 seg; S.D.= 110.61 seg). La sesión se consideró finalizada después de 30 segundos de la última emisión de la conducta. 36 conductas autodirigidas ocurrieron después de una agresión sin contacto físico entre los oponentes (media= 60.14 seg; S.D.= 128.74 seg) y las restantes 42 después de una agresión con contacto (media= 43.31 seg; S.D.= 93.24 seg). No se observaron diferencias

estadísticamente significativas en la duración de las sesiones entre ambos contextos (Prueba *t* para muestras independientes: $F= 0.905$, $Sig.= 0.345$, $df= 76$, $t= 0.667$).

De manera particular, se enunciaron tres relaciones esperadas entre la duración de las conductas autodirigidas y el momento en que estas se verificaban (i.e. antes y después de los dos tipos de afiliación postconflicto, así como en ausencia de estas). Dado que no todos los episodios agresivos provocaban la emisión de conductas autodirigidas por parte de animal focal (previas o posteriores a la afiliación postconflicto), ni la ocurrencia de algún tipo de afiliación postconflicto, la cantidad de datos resultó insuficiente para poner a prueba las relaciones enunciadas tal como se les planteo originalmente.

En vista de la escasa cantidad de datos que permitiesen comparar la duración de los episodios de conductas autodirigidas, antes y después de la ocurrencia de cada tipo de afiliación postconflicto (ver predicción 1.1.), se decidió agrupar los datos de ambas (reconciliación: $N= 8$; APCT: $N=15$). En este caso se observó (Fig. 2.3) que la duración de las conductas autodirigidas era mayor en el periodo previo a la ocurrencia de una afiliación vs. el periodo posterior a esta (GEE: Distribución=Poisson, Link function=Identity, $N=46$, $\beta =0.668$, $Wald=25.339$; $df=1$, $Sig.< 0.001$).

Con respecto a la afirmación de que la duración de las conductas autodirigidas posteriores a la ocurrencia de una APCT, sería mayor (predicción 1.2) o igual (predicción 1.3) a la duración de estas después de una reconciliación y en ambos casos menor a lo observado en ausencia de cualquier tipo de afiliación, no se obtuvo evidencia de tales diferencias (GEE: $N=98$; Distribución=Normal, Link function=Identity, $Wald=1.989$, $df=2$, NS).

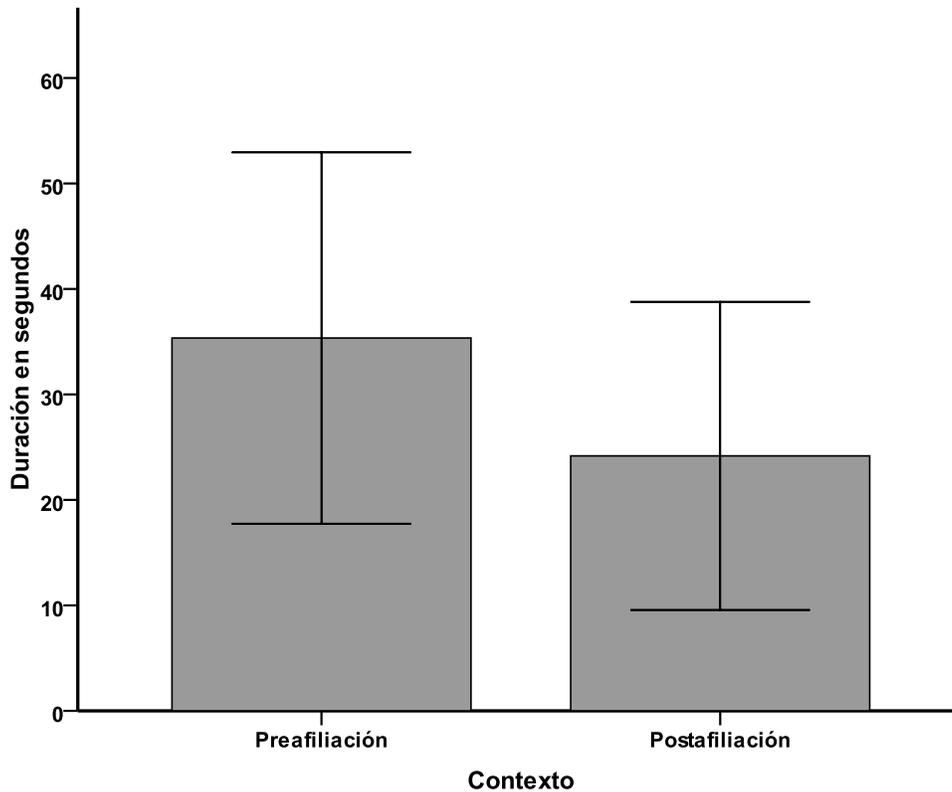


Fig. 2.3.- Duración de las conductas autodirigidas, antes y después de la ocurrencia de una afiliación (reconciliación o APCT).

Predicción 1: Discusión

Los análisis efectuados no revelaron diferencias en los indicadores conductuales de ansiedad postconflicto como resultado de la intensidad de la agresión. La pequeña cantidad de datos sobre la duración de las conductas autodirigidas, antes y después de la ocurrencia de cada tipo de afiliación postconflicto, obligó a agrupar los dos conjuntos de datos. Así, se confirmó de una manera muy general el supuesto de la predicción: involucrarse en algún tipo de afiliación postconflicto (reconciliación o APCT) contribuye a disminuir los indicadores de ansiedad.

Numerosos estudios han demostrado la función reductora de la reconciliación sobre la ansiedad postconflicto (revisión en Aureli, Cords y van Schaik, 2002), pero en menor medida para el caso de las afiliaciones con terceros. Con base en ello, es posible plantear que la reducción de los indicadores de ansiedad postconflicto fue resultado de la ocurrencia de la reconciliación. No obstante, el hecho de que la mayor cantidad de los datos usados en este análisis provenían de las APCT, impone limitaciones para determinar con certeza la efectividad de cada una de las estrategias. Si bien la mayoría de estudios sobre la función reductora de la ansiedad postconflicto por medio de las APCT han fallado en demostrar dicha función, las particularidades de los datos aquí presentados y reportes recientes apoyando la efectividad de las APCT para reducir la ansiedad postconflicto (Fraser, Stahl y Aureli, 2008; Fraser y Bugnyar, 2010), dejan abierta la posibilidad de que un fenómeno similar ocurra en esta colonia de macacos. Una muestra más numerosa de las conductas autodirigidas, junto con un criterio menos conservador para definir la duración de las sesiones de conductas autodirigidas, e incluso mediciones alternativas de la ansiedad experimentada por los actores (i.e. ritmo respiratorio y cardiaco, glucocorticoides en heces) ayudarían a clarificar este punto. A pesar de las limitaciones señaladas, los datos sugieren la posibilidad de que en una especie distinta al chimpancé (e.g. Fraser, Stahl y Aureli, 2008), las APCT pudiesen cumplir la función de reducir la ansiedad resultante del conflicto.

Predicción 2: Asimetrías en la ansiedad postconflicto

Aquí se relacionó el rol desempeñado por el sujeto focal en la APCT (i.e. emisor vs. receptor) y su posición en la jerarquía de dominancia, con los riesgos que enfrentan los animales en el periodo postconflicto y la duración de las conductas autodirigidas.

Con respecto a la primera parte de esta predicción, relativa a la ansiedad postconflicto como un indicador de los riesgos encarados por el individuo focal según su rango, se observó una tendencia a que los animales de bajo rango presentasen mayor duración de las conductas autodirigidas en el periodo posterior a la ocurrencia de la agresión, en comparación de los animales de alto rango (GEE: N=78; Distribución=Normal, Link function=Identity, Wald=3.317, df=1, $\beta=-0.842$, Sig.=0.069). Dicha tendencia (Fig. 2.4) concuerda con lo postulado en esta primera parte de esta predicción.

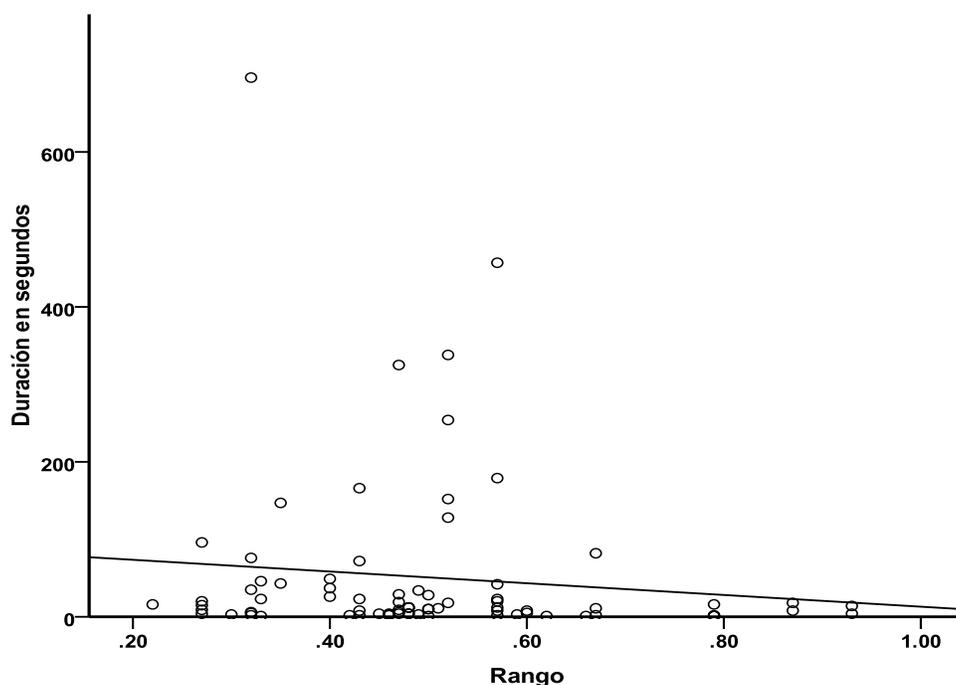


Fig. 2.4.- Relación entre la duración de las conductas autodirigidas y el rango jerárquico del animal focal.

La segunda parte de esta predicción planteaba la mayor probabilidad de los animales de bajo rango para buscar la afiliación con un tercero. Los resultados del análisis no mostraron ningún efecto del rango sobre la probabilidad de emitir la APCT (GEE: N=147, Distribución=Binomial, Link function=logit, Wald=0.147, df=1, NS).

Finalmente, se examinó la relación postulada entre la duración de los indicadores de ansiedad postconflicto y la fortaleza del vínculo entre los oponentes. Los análisis mostraron que los episodios agresivos que involucraban a individuos con vínculos afiliativos más estrechos (Fig. 2.5), generaban en el animal focal una mayor duración de las conductas relacionadas con el estrés (GEE: N=78, Distribución=Normal, Link function=Identity, Wald=4.596, df=1, β =2.458, Sig.=0.032).

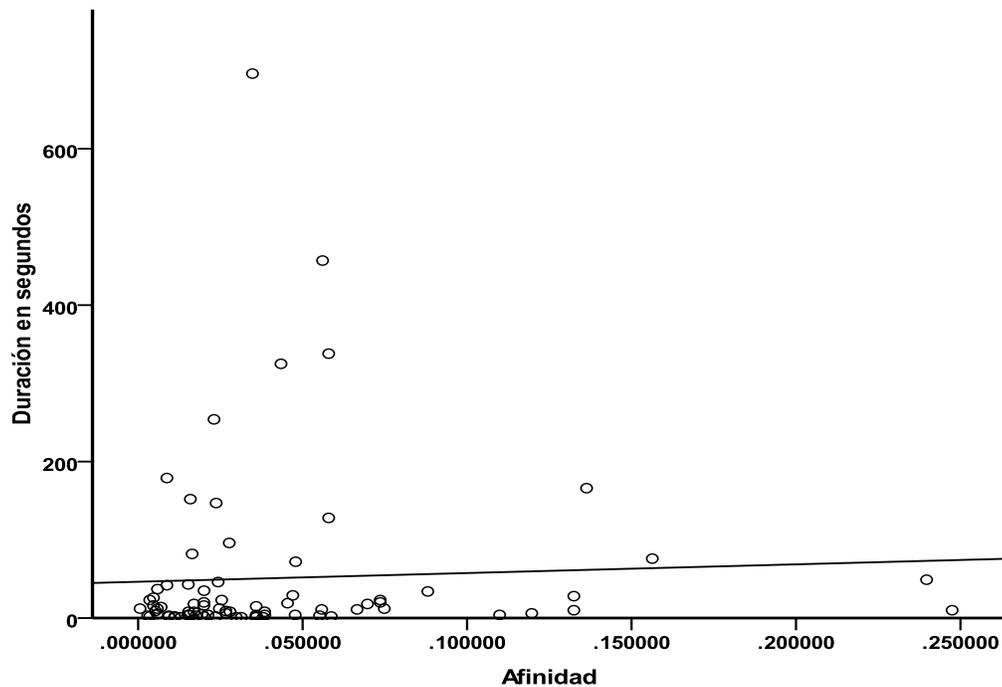


Figura 2.5.- Relación entre la duración de las conductas autodirigidas en segundos y la afinidad entre los oponentes.

Predicción 2: Discusión

El método empleado para obtener la jerarquía de dominancia de esta colonia calcula el porcentaje promedio de victorias en los encuentros agonistas con cada miembro del grupo (ver Helmerijk, Wantia y Gygax, 2005). Así, los animales de bajo rango se caracterizan por

emitir una menor cantidad de conductas agresivas y recibir un escaso número de conductas de sumisión, en comparación con los animales de alto rango. Generalmente, pero no necesariamente, también reciben un mayor número de conductas agresivas. La posición de dichos animales en la jerarquía de dominancia refleja las características de su comportamiento: individuos que encaran el riesgo de ser blanco de agresiones por parte de animales de mejor rango y cuya vulnerabilidad promueve un constante estado de alerta, ya sea para emitir conductas de sumisión y así prevenir la ocurrencia de una agresión, o para dar una veloz respuesta de defensa o huida cuando la agresión no puede ser evitada.

Varios estudios señalan que en ausencia de la reconciliación existe una alta probabilidad de que las víctimas sean objeto de nuevas agresiones (e.g. Aureli, van Schaik y van Hoof, 1989; Aureli, 1992). En especies con sistemas sociales despóticos como los de los macacos (Thierry, 2000) los animales subordinados suelen desempeñar el rol de víctimas en los conflictos. Con base en ello se postuló que tales individuos experimentarían con mayor intensidad la ansiedad postconflicto. Dicha situación reflejaría la asimetría de los costos resultantes de la agresión para los individuos de distinto rango.

Los resultados de esta sección apoyan dicho planteamiento, pues los animales de bajo rango presentaron una mayor vulnerabilidad a los efectos ansiógenos de las situaciones de conflicto. Dicha vulnerabilidad no es novedosa: en varias especies de primates, tanto del Viejo como del Nuevo Mundo, se observa que la posición en la jerarquía de dominancia se relaciona positivamente con la capacidad para lidiar con situaciones estresantes (revisión en Abbott et al. 2003). Es posible que la incertidumbre sobre el curso futuro de las interacciones con el oponente sea mayor para los individuos socialmente vulnerables y

subyazca a la ansiedad que caracteriza al periodo posterior a la ocurrencia de la agresión (Aureli, van Schaik y van Hooff, 1989; Aureli, 1997).

Con respecto a la relación entre la ansiedad postconflicto y la fortaleza del vínculo entre los oponentes previos, Aureli (1997) ha planteado que la ansiedad característica de los periodos postconflicto es resultado de la perturbación de la relación social entre los oponentes. Con base en ello, predice una relación positiva entre la fortaleza del vínculo y la intensidad de la ansiedad postconflicto. Los resultados de este estudio confirman la relación positiva entre la intensidad de la ansiedad postconflicto y la calidad del vínculo entre los oponentes (Aureli, 1997) y sugieren que efectivamente, la alteración del vínculo es el principal costo de la agresión previa (Aureli, 1997). Adicionalmente, la relación observada entre la fortaleza del vínculo de los adversarios y la intensidad de la ansiedad postconflicto, apoya el uso de mediciones basadas en la frecuencia de las interacciones afiliativas como un indicador del valor que los actores otorgan a su relación.

Predicción 3: Sexo, parentesco y rol desempeñado en la APCT

En esta predicción se planteó la relación entre el sexo de los actores, su parentesco y el rol desempeñado por el animal focal en la APCT (i.e. emisor o receptor). Contrario a la predicción de que las interacciones postconflicto con terceros del sexo femenino aumentarían la probabilidad de que el animal focal recibiese la afiliación, se observó que tales interacciones (Fig. 2.6) disminuían dicha probabilidad (GEE: N=147, Distribución=Bionomial, Link function=logit, $\beta=-1.068$, Wald=4.517, df=1, Exp (β)=0.344, Sig.=0.034). De manera complementaria, se observó (Fig. 2.7) que las interacciones con

terceros del sexo femenino aumentaban la probabilidad de que el animal focal actuase como emisor de la afiliación ($\beta=1.068$, Wald=4.517, df=1, Exp (β)=2.909, Sig.=0.034).

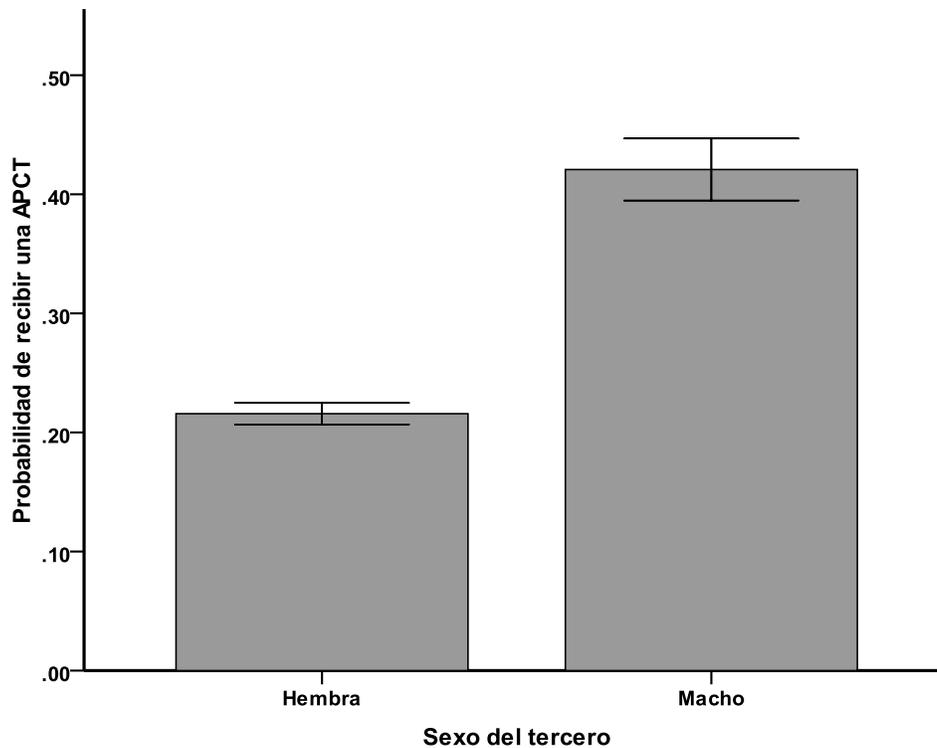


Fig. 2.6.- Probabilidad de que el animal focal reciba la APCT, según el sexo del tercero.

Con la finalidad de evaluar la predicción de que las hembras recibirían principalmente APCT de otras hembras y principalmente de aquellas con las cuales estuviesen emparentadas, los datos fueron discriminados por el sexo del animal focal (i.e. sólo se analizaron los datos de las hembras focales). Los resultados indican que ni el sexo del tercero (GEE: N=113, Distribución=Binomial, Link function=logit, Wald=2.275, df=1, NS), ni el parentesco (Wald=0.09, df=1, NS) afectaron la probabilidad de que las hembras focales se desempeñasen como receptoras o emisoras de la afiliación.

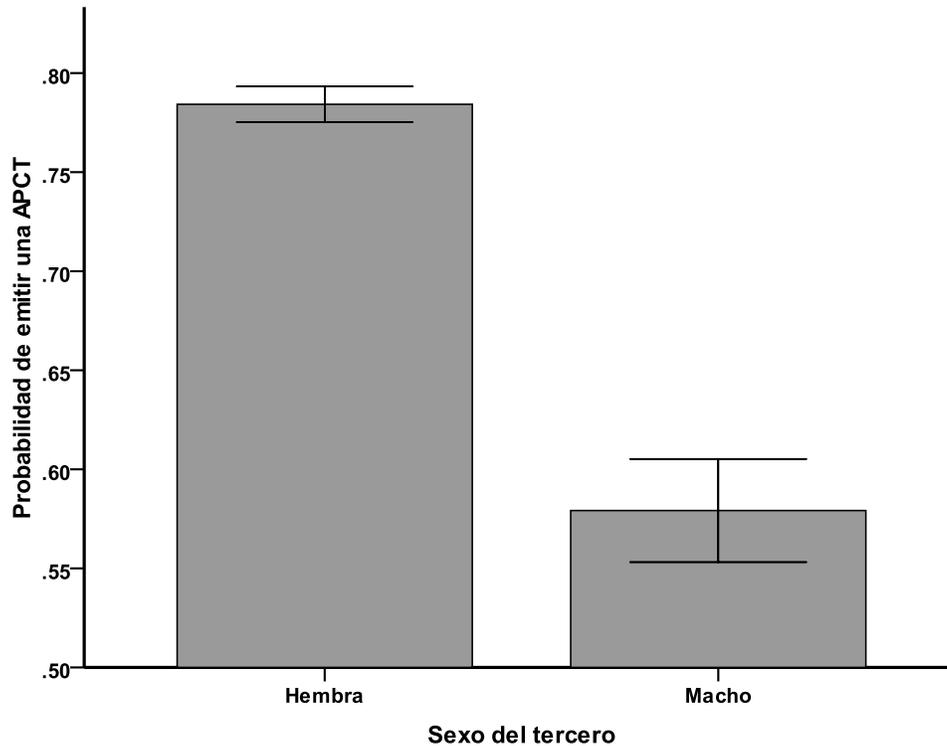


Figura 2.7.- Probabilidad de que el animal focal emita la APCT, según el sexo del tercero.

Aunque no se contemplaba en la predicción, se decidió explorar el efecto del rango de la hembra que actuaba como animal focal, la asimetría de rango y la afinidad entre los actores de la APCT, sobre la probabilidad de que la hembra focal actuase como emisora o receptora de la APCT. De las tres variables introducidas en el modelo (GEE: N=113, Distribución Binomial, Link function=logit), sólo el rango de la hembra focal ejerció un efecto significativo sobre la probabilidad de que esta actuase como receptora de la afiliación (Fig. 2.8). A mayor rango de la hembra focal, mayor probabilidad que esta recibiese la APCT ($\beta= 4.29$, Wald=4.205, df=1, Exp (β)=72.976, Sig.=0.04).

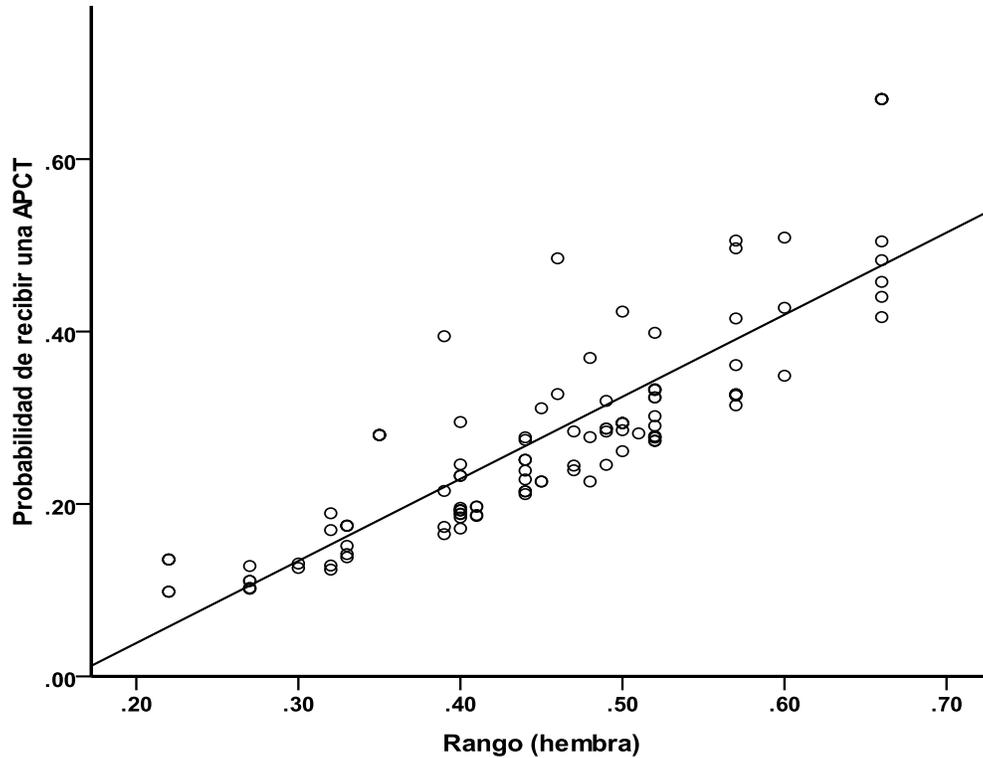


Figura 2.8.- Probabilidad de recibir una APCT, según el rango de la hembra focal.

Predicción 3: Discusión

La tercera predicción planteaba un aumento de la probabilidad de que el animal focal fuese el receptor de la afiliación en las interacciones postconflicto con terceros del sexo femenino. Dicho aumento era esperado con base en la evidencia en humanos de una mayor capacidad de las mujeres para percibir los estados emocionales ajenos (Baron-Cohen, 2002; Montagne et al. 2005). La capacidad de distinguir el estado emocional del “otro” ha sido postulada como el componente cognitivo indispensable para que las llamadas conductas de consuelo puedan llevarse a cabo (de Waal y Aureli, 1996). Los resultados de esta sección refutaron lo planteado en la predicción, al mostrar que las APCT con hembras disminuían la probabilidad de que el animal focal recibiese la afiliación del tercero (i.e. recibiese

consuelo), aumentando de manera complementaria la probabilidad de que actuase como emisor de la APCT.

Dado que el número de hembras era mayor al de machos en la colonia estudiada (proporción operativa de sexos: 16/7), la preferencia del animal focal para dirigir la afiliación a estas podría ser consecuencia de su mayor disponibilidad para interactuar. No obstante, la búsqueda de hembras para establecer afiliaciones postconflicto tanto por parte del animal focal como por parte del tercero, podría reflejar más que la mera abundancia de estas. Los resultados indican que las hembras focales de alto rango tuvieron una mayor probabilidad de recibir la afiliación de un tercero. Desde la perspectiva del tercero, dirigir la afiliación postconflicto hacia tales individuos tiene sentido, dadas las posibles ventajas de fortalecer el vínculo con una hembra de alto rango (e.g. Hembras: obtener tolerancia en situaciones de potencial conflicto. Machos: establecer consorcios sexuales. Ambos sexos: integrarse en sus extensas redes de afiliación, establecer alianzas).

La mayor probabilidad de los animales focales de dirigir la APCT hacia una hembra y en el caso de los terceros de buscar a las hembras focales de alto rango para dirigir la afiliación hacia ellas, refleja la importancia de las hembras en las sociedades de macacos. Como ya fue mencionado, los sistemas sociales del género *Macaca* se encuentran estructurados por las relaciones entre hembras estrechamente emparentadas y que usualmente poseen rangos similares (ver Dittus, 2004). Esta situación crea vínculos duraderos de afiliación y cooperación que pueden ser explicados en términos de selección de parentesco (Hammilton, 1964 a,b). No obstante, en el caso particular de las hembras focales la ausencia de efectos del parentesco y el sexo del tercero sobre la probabilidad de recibir la

afiliación resulta desconcertante. La colonia de primates observada en este estudio fue establecida en 1976. Desde entonces y hasta la fecha, sólo un animal distinto a los fundadores ha sido introducido en ella. El parentesco promedio de la colonia ($R= 0.064$, ver tabla 2.2) es ligeramente superior al que existiría entre primos asumiendo únicamente el parentesco por la vía materna ($r= 0.063$). Dada la alta endogamia y la imposibilidad de migración en esta colonia de macacos, es posible que la ausencia de efectos del parentesco y sexo de los actores sobre la ocurrencia de la reconciliación, refleje dicha situación.

Predicción 4: La relación con el tercero y el rol desempeñado por el animal focal.

En esta predicción se propuso la relación entre la probabilidad de que el animal focal actuase como emisor de la APCT, el rango del tercero, la asimetría de rango entre los actores y su afinidad. Los análisis mostraron que ninguna de las tres covariables (Asimetría del rango: Wald=0.145, df=1, NS. Rango del tercero: Wald=0.258, df=1, NS. Afinidad: Wald= 1.053, df=1, NS) afectó la probabilidad de que el animal focal actuase como emisor de la APCT (GEE: N=147, Distribución Binomial, Link function=logit).

Como se hizo en el caso de las hembras focales en la sección anterior, se decidió discriminar los datos por sexo del animal focal para explorar los efectos de las variables consideradas en esta predicción, más el del sexo del tercero, cuando se analizaban únicamente los datos de los machos. Los resultados del análisis fueron congruentes con los reportados para la predicción previa, mostrando (Fig. 2.9) que la probabilidad de que el macho focal emitiese la APCT aumentaba cuando el tercero era una hembra (GEE: N=34, Distribución Binomial, Link function=logit, $\beta=1.185$, Wald=8.221, $\text{Exp}(\beta)=3.27$, Sig.=0.004). Todas las demás relaciones exploradas (i.e. rango del tercero, afinidad y asimetría en el rango entre los actores) resultaron no significativas.

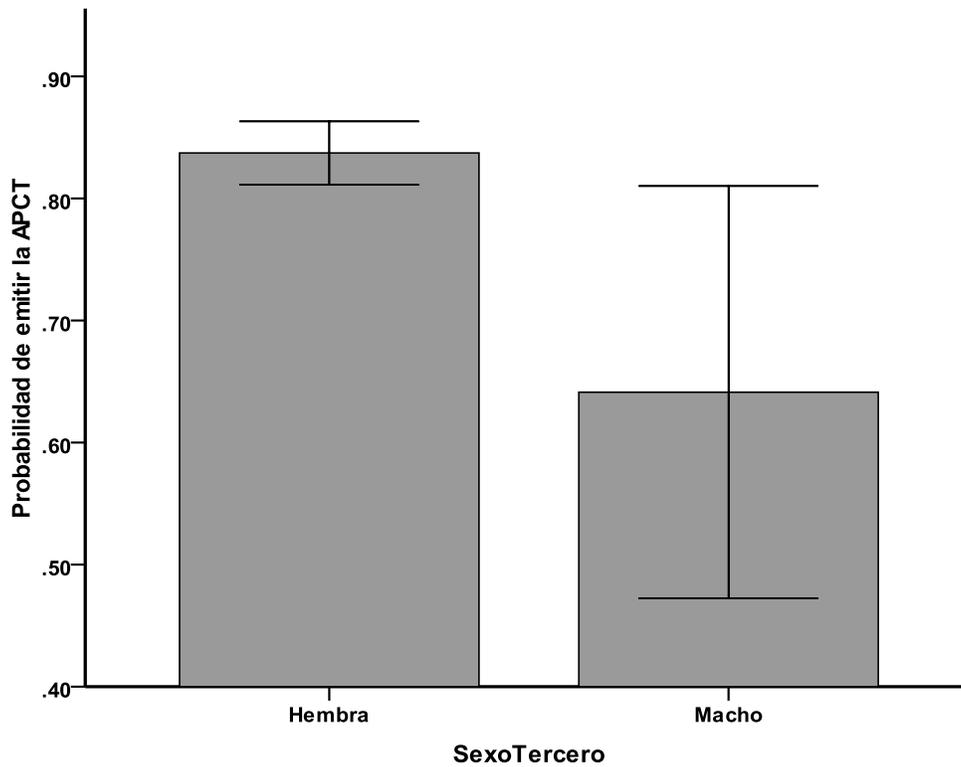


Figura 2.9.- Probabilidad de que el macho focal emita la APCT según el sexo del tercero.

Predicción 4: Discusión

Los resultados de los análisis que exploraron las relaciones no contempladas en la predicción original, fueron consistentes en lo referente a la preferencia de los animales focales por establecer APCT con individuos del sexo femenino. Como se observó en la predicción previa, al discriminar los datos por sexo seleccionando sólo a las hembras, la preferencia por afiliar con otras hembras desaparecía. Los resultados de la presente predicción permiten postular que son los machos los que principalmente buscan a las hembras para establecer APCT.

Es posible que los machos busquen la afiliación con las hembras para fortalecer su un vínculo con un individuo del sexo cuya ontogenia lo ubica en una red de apoyo social que

podría brindar algún tipo de protección al animal recientemente involucrado en un episodio agresivo. En libertad, los machos de numerosas especies primates (también otros mamíferos) emigran de sus grupos natales al alcanzar la madurez sexual y suelen ubicarse en la parte baja de la jerarquía social al ingresar a un nuevo grupo, debiendo desplegar comportamientos agonistas para poder ganar un mejor rango (Fooden, 1990). El establecimiento de alianzas resulta crucial para mantener o mejorar las posiciones ganadas en la jerarquía de dominancia (Cheney y Seyfarth, 1990; Chapais, Girard y Primi, 1991; Chapais, Gauthier y Prud'homme, 1995, Schino, 2007; Schülke et al. 2010). Al fortalecer los vínculos con una hembra de alto rango, los machos podrían ver mejorada su situación social, ganando un poderoso aliado en términos de apoyo agonista, tolerancia alrededor de recursos y acceso a oportunidades de afiliación con individuos estrechamente relacionados con el tercero en cuestión y de rango similar.

Predicción 5: Las APCT como un bien negociable

Aureli, Cords y van Schaik (2002) sugieren que las afiliaciones postconflicto podrían reflejar la situación del mercado biológico en la cual tienen lugar. Aunque una situación de mercado (Noë y Hammerstein, 1994a,b) excluye por definición la posibilidad de la coerción para acceder a los bienes de interés para los actores (Noë, van Hooff y Hammerstein, 2001), el sugerir que las afiliaciones postconflicto pudiesen representar de algún modo una mercancía negociable (i.e. un servicio) apunta a un terreno poco explorado hasta la fecha (e.g. van Hooff, 2001). Así, en esta predicción se planteó el uso de las APCT por parte de alguno de los oponentes (i.e. emisor) como un servicio negociado a cambio de apoyo agonista inmediato por parte del tercero (i.e. receptor), al menos en el caso de aquellas situaciones que implicasen la reanudación de las hostilidades entre los adversarios.

Desafortunadamente, la escasa cantidad de datos sobre apoyo agonista en los casos en donde se presentó reincidencia de la agresión hicieron imposible el efectuar análisis estadísticos para corroborar la afirmación. La rareza de estos eventos sugiere que las APCT no se ajustan a la situación de mercado planteada. Los escasos eventos de aseo social hacia el individuo que ha brindado previamente apoyo agonista (ver sección sobre coaliciones), sugiere que el apoyo agonista no es un servicio que sea intercambiado por aseo social en esta colonia de primates (pero ver Schino, 2006 para un meta-análisis donde se presenta vasta evidencia de una relación de este tipo). Si bien no se descarta que las APCT representen algún tipo de situación de mercado, los servicios en negociación tendrían que ser de un tipo diferente a los que esta predicción postulaba. Es posible que la afiliación pueda ser intercambiada por apoyo agonista en una ventana temporal más amplia, o incluso por más afiliación (Barret y Henzi, 2001). Otra posibilidad está dada por el intercambio de la APCT por tolerancia, tal como plantea Silk (2002) para el caso de la reconciliación. Richter et al. (2009) reportan que los machos del macaco cola de muñon intercambian aseo social por tolerancia en situaciones de forrajeo. Los datos disponibles no permitieron explorar esta posibilidad, pero se sugiere que las observaciones en escenarios postconflicto, comparando la resistencia a compartir un recurso entre los actores de una APCT vs. aquellas situaciones en donde esta no ocurre, permitiría poner a prueba dicha posibilidad.

Predicciones 6 y 7: Freno a la agresión vs. envalentonamiento

La sexta predicción se basó en el supuesto de que las APCT representaban un sustituto a la reconciliación para poner freno a la agresión entre los oponentes y prevenir las agresiones de terceros derivadas del conflicto previo. En contraste y según lo planteado por Das

(2000), las APCT tendrían la función de motivar al oponente implicado para reanudar la agresión sobre el adversario (séptima predicción).

Como se planteó en la primera parte de la sexta predicción (Fig. 2.10), la ocurrencia de las APCT constituyó un factor de protección contra la reincidencia de la agresión entre los oponentes (GEE: N=243, Distribución=Binomial, Link function=logit, $\beta=-1.294$, Wald=6.598, Exp (β)=0.274, df=1, Sig.=0.01). Por su parte, la reconciliación no afectó significativamente la probabilidad de reincidencia de la agresión, aunque se observó una tendencia hacia su disminución ($\beta=-0.945$, Wald=2.809, Exp (β)=0.389, df=1, Sig.=0.094).

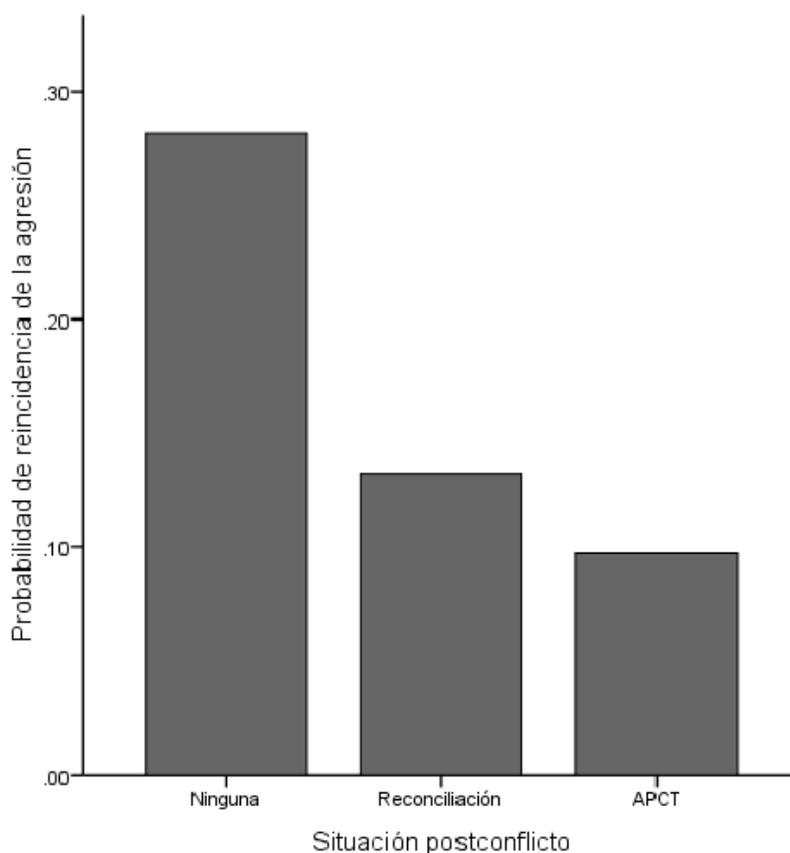


Figura 2.10.- Probabilidad de reincidencia de la agresión entre los oponentes cuando no ocurre ninguna afiliación postconflicto, cuando hay reconciliación y cuando hay APCT.

Respecto a segunda parte de esta predicción, no se encontró evidencia de que la ocurrencia de la reconciliación o la APCT afectase significativamente la probabilidad de ser agredido por un tercero (GEE: N=243; Distribución=Binomial, Link function=logit, Wald=3.322, df=2, NS). No obstante, al observar el detalle del modelo, se observó una tendencia al aumento de la probabilidad de agresiones por parte de terceros cuando los individuos no se involucraron en ningún tipo de afiliación postconflicto ($\beta=0.758$, Wald=2.71, df=1, Exp (β)=2.134, Sig.=0.10). En vista de lo anterior, se agruparon los casos de reconciliación y APCT y se efectuó un nuevo análisis con una sola covariable, i.e. ocurre alguna afiliación vs. no ocurre. Aunque los resultados nuevamente sugirieron una disminución de la probabilidad de ataques por parte de un tercero, el efecto no alcanzó a ser significativo (GEE: N=243; Distribución=Binomial, Link function=logit, $\beta=-0.635$, Wald=3.257, df=1, Exp (β)=0.53, Sig.=0.071).

Predicciones 6 y 7: Discusión

Tal como se planteó en la sexta predicción, las APCT constituyeron un factor de protección en contra de la reincidencia de la agresión entre los oponentes, en tanto que la reconciliación sólo constituyó una tendencia en ese sentido. Pocos estudios han demostrado la efectividad de las afiliaciones con terceros para prevenir la recurrencia de la agresión entre los oponentes (e.g. Romero, Colmenares y Aureli, 2009) y sólo en córvidos se ha sugerido que las afiliaciones con terceros podrían poseer una importancia mayor que la de la reconciliación para la resolución de conflictos (Fraser y Bugnyar, 2010; Seed, Clayton y Emery, 2007). Los resultados de este capítulo demuestran que las APCT representan una estrategia de uso frecuente y efectivo para prevenir la reincidencia de la agresión entre los oponentes.

Tradicionalmente, la reconciliación ha sido vista como el medio idóneo para restaurar los daños a la relación entre los oponentes, disminuir la ansiedad que caracteriza el periodo postconflicto y frenar la escalada de la agresión (Arnold y Aureli, 2007; Aureli, Cords y van Schaik, 2002). Según Aureli (1997), la afiliación entre los oponentes cesa la incertidumbre sobre el curso futuro de sus interacciones y disminuye de esta manera el estrés postconflicto. Los resultados aquí presentados aportan evidencia a favor de un papel sustituto a la reconciliación por parte de las APCT para poner freno a la agresión entre los oponentes y despejar de este modo la incertidumbre sobre el futuro inmediato de la interacción con el oponente, pudiendo quizá de esta manera cesar la fuente del estrés postconflicto. Los resultados de la sexta predicción aportan evidencia a favor de lo primero, en tanto que los resultados de la primera predicción posibilitan lo segundo.

DISCUSIÓN GENERAL

A diferencia del panorama que presentaba la literatura al inicio de esta investigación, caracterizado por unos pocos estudios con evidencia negativa de APCT en especies distintas a los simios, en este trabajo se presenta evidencia positiva y novedosa acerca de la ocurrencia y función de las APCT en una especie del género *Macaca*.

En primer lugar, destaca el amplio uso de las APCT en esta colonia de macacos. La frecuencia de las APCT sobrepasa claramente a la de las reconciliaciones y constituye una situación novedosa en primates. Si bien los estudios con evidencia de la ocurrencia de

APCT se han vuelto más numerosos en la literatura sobre resolución de conflictos en los últimos años, varios de los estudios realizados en especies del género *Macaca* han fallado en demostrar su ocurrencia (e.g. mono Rhesus, *Macaca mulatta*: Matheson, 1999; macaco japonés, *Macaca fuscata*: Majolo, Ventura y Koyama, 2005). de Waal y Aureli (1996) plantean que dicha situación podría obedecer a las limitaciones cognitivas de los macacos (comparados contra los simios) para llevar a cabo interacciones sociales complejas, como lo son las APCT. Sin embargo, en los últimos cinco años diversos estudios han dado a conocer la ocurrencia de APCT incluso en especies distintas a los primates (lobos y perros domésticos, *Canis lupus*: Palagi y Cordoni, 2009 y *Canis familiaris*: Cools, Van Hout y Nelissen, 2008; caballos, *Equus caballus*: Cozzi et al. 2010; cuervos, *Corvus frugilegus*: Seed, Clayton y Emery, 2007, *Corvus corax*: Fraser y Bugnyar, 2010). El presente estudio no sólo confirma la ocurrencia de APCT en esta especie de macacos, sino que sugiere que la importancia de este tipo de afiliaciones podría ser aún mayor que la de las conductas denominadas reconciliación, las cuales han sido extensivamente estudiadas y consideradas como el mecanismo de resolución de conflicto por excelencia (revisiones en Arnold y Aureli, 2007; Aureli y de Waal, 2000; Aureli, Cords y van Schaik, 2002, Colmenares, 2006).

En cuanto a si las APCT constituyen un sustituto o una alternativa a la reconciliación, este es un tema que permanece abierto al debate. Los resultados de este capítulo no permiten responder a dicha interrogante. Las APCT podrían desempeñar un papel complementario al de la reconciliación para disminuir la ansiedad resultante del conflicto previo, aún cuando los efectos de las APCT sobre la recurrencia de la agresión entre los oponentes siguieren un

papel sustituto a la reconciliación para esta función en particular. Varios argumentos pueden ser presentados en este sentido.

En primer lugar, no se consiguió demostrar que las APCT sean un mecanismo efectivo para disminuir el estrés postconflicto, aunque debido a la escasa cantidad de datos comparando el antes y el después de la afiliación, tampoco pudo descartarse dicha posibilidad y mucho menos explorar la posibilidad de que esto difiera en función del rol desempeñado por los adversarios en el episodio de conflicto (i.e. agresor vs. víctima). El hecho de que los datos correspondientes a instancias en las cuales ocurrió una APCT sean los más numerosos en el análisis efectuado, deja abierta la posibilidad de que las APCT puedan ser un medio efectivo para disminuir la ansiedad postconflicto. Romero, Colmenares y Aureli (2009) mostraron que en babuinos hamadrias (*Papio hamadryas hamadryas*), las APCT y la reconciliación ponen freno a la agresión entre los oponentes, pero solamente la reconciliación es capaz de disminuir la ansiedad postconflicto. Dicho resultado ya había sido anticipado por Aureli (1997), en su *hipótesis integrada*. Tal situación sería consecuencia de que sólo la reconciliación restaura el vínculo entre los oponentes y cesa así, la fuente de la ansiedad (i.e. la perturbación del vínculo entre los oponentes y la incertidumbre sobre el curso futuro de su relación). En vista de lo anterior, es razonable pensar que la disminución de la ansiedad postconflicto reportada en este trabajo podría deberse al agrupamiento de los datos de reconciliación y APCT, y ser conseguida sólo por la primera.

No obstante, la reducción de los indicadores de ansiedad postconflicto no puede ser asociada a algún tipo específico de contacto (i.e. reconciliación vs. APCT). Queda abierta

la posibilidad de que ambos tipos de afiliación consigan el mismo efecto o se complementen. Aún así, dicho efecto podría ser resultado de distintos mecanismos en cada caso. Mientras la reconciliación disminuiría la ansiedad postconflicto como consecuencia de la restauración del vínculo entre los oponentes (Aureli, 1997), las APCT podrían tener un efecto de relajación debido a que disminuyen el riesgo de que el animal sufra nuevas agresiones, como se demuestra en este capítulo o incluso si las APCT se traducen a largo plazo en cooperación o tolerancia, lo cual no fue explorado en este estudio.

Los resultados aquí presentados demostraron que ni la afinidad, ni el parentesco influyeron en la búsqueda de una APCT por parte del animal focal, lo cual contrasta con lo observado para el caso de las reconciliaciones (Aureli, Cords y van Schaik, 2002). Dicha situación sugiere una función distinta para las APCT. El sexo del tercero fue la única variable de importancia para determinar si el animal focal tomaba la iniciativa de las APCT (i.e. emitía la afiliación), particularmente en el caso de los machos. De manera complementaria, el rango de las hembras focales (i.e. uno de los oponentes previos) era la única variable que se relacionaba con la probabilidad de que estas recibiesen la APCT, mostrando que los terceros buscaban a las hembras bien posicionadas para brindar la afiliación postconflicto. De este modo, la función de las APCT podría ser distinta a la de la reconciliación, dado que la interacción sólo involucra a uno de los animales directamente involucrados en el conflicto. En el caso de los machos, estos podrían buscar la APCT con una hembra para integrarse a las redes sociales de esta, las cuales suelen ser más extensas (Peña en preparación) y duraderas que las de los machos, y así incrementar los beneficios de los vínculos intersexuales sobre el éxito reproductivo de los machos (Massen et al. 2012). Por su parte, la mayor probabilidad de que las hembras de mejor rango reciban una APCT,

podría representar una estrategia por parte del tercero para fortalecer el vínculo o incluso para mediar en el conflicto previo, dada la importancia de las hembras en la organización social de las especies del género *Macaca* (Chapais, 2004)

Los resultados de este capítulo señalan que sólo las APCT previenen la reincidencia de la agresión entre los oponentes y sugieren que la ausencia de algún tipo de afiliación postconflicto aumenta la probabilidad de que sufrir agresiones por parte de terceros. No obstante, aún en el caso de que tanto las APCT y la reconciliación representasen estrategias efectivas para prevenir la escalada de la agresión, el mecanismo involucrado podría ser diferente en cada caso. El cese de la agresión en el caso de la reconciliación, podría ser resultado de conductas que comunican la disposición de los oponentes para seguir el curso normal de sus acciones, restaurando la tolerancia entre ellos y poniendo fin a la agresión, como propone la *hipótesis de las buenas intenciones* de Silk (2002). Esto podría despejar la incertidumbre sobre el curso futuro de las interacciones entre los oponentes y amortiguar los efectos dañinos de la agresión sobre su relación social (Aureli, 1997). Por su parte, las APCT podrían poner freno a la agresión si por medio de estas los actores anuncian a la audiencia la existencia de un vínculo entre ellos, tal como fue sugerido para esta misma especie por Call, Aureli y de Waal (2002) y para cuervos por Seed, Clayton y Emery (2007). Esta es una posibilidad plausible, sobre todo si se considera que las hembras de alto rango presentaron una mayor probabilidad de ser buscadas por terceros para establecer afiliaciones postconflicto. En este caso, el anuncio del vínculo entre los actores de la APCT podría disuadir al otro rival de continuar la agresión, sobre todo si se considera que las hembras constituyen los miembros más permanentes del grupo y con relaciones sociales más duraderas en la mayoría de las sociedades de macacos y otros cercopitecinos (Melnick

y Pearl, 1987, Thierry, Singh y Kaumanns, 2004), que las relaciones entre hembras estructuran los sistemas sociales de los macacos (Chapais, 2004) y que las hembras de alto rango ocupan posiciones de mayor centralidad (i.e. mayor importancia) en las redes sociales (e.g. Sade, 1972). La ocurrencia de nuevas agresiones podría ser conjurada por los costos potenciales para el agresor al desencadenar un conflicto poliádico o una coalición en su contra, aunque los resultados de este trabajo indican que esta situación no se da en el corto plazo, quizá debido a la alta efectividad de las APCT para prevenir nuevas agresiones.

En general, los resultados sugieren que las APCT constituyen un acto comunicativo de naturaleza distinta a la planteada para las reconciliaciones por la *hipótesis de las buenas intenciones* (Silk, 2002). A diferencia de la reconciliación, más que comunicar la intención de los oponentes para reanudar el curso normal de su interacción, las APCT parecen constituir un acto publicitario sobre la existencia de un vínculo entre los actores, cuyo efecto preventivo sobre la recurrencia de la agresión entre los adversarios posibilita su uso como una señal de advertencia (no necesariamente intencional) sobre los riesgos que asumiría el rival en el caso de que decidiese continuar la agresión.

El valor de la relación entre los actores de la APCT, inferido de su relación de parentesco y de la fortaleza de su vínculo, no influyó en el rol desempeñado por el animal focal en estas, lo cual resulta intrigante. En el caso del parentesco, este resultado descarta la posibilidad de que opere un mecanismo de selección de parentesco (en donde los riesgos de que los ataques se extiendan al tercero serían compensados por los beneficios de brindar seguridad o alivio al estrés del pariente) y hace difícil postular una situación de altruismo recíproco entre los actores, pues una de las condiciones que favorecen este fenómeno es la ocurrencia

de interacciones frecuentes (i.e. oportunidades de actuar recíprocamente) entre los actores (Trivers, 1971), como sería el caso entre animales con estrechos vínculos afiliativos. No obstante, es posible que las APCT representen una situación de mercado, en donde la afiliación sea la moneda de cambio (e.g. Barret et al., 1999; Barret y Henzi, 2001). El tipo de muestreo aquí realizado (i.e. 10 minutos de PC) y la escasez de datos para construir matrices de APCT para cada individuo no permitió explorar dicha posibilidad.

Metodológicamente el presente trabajo presenta algunos aspectos importantes a considerar, con la finalidad de mejorar el diseño y objetivos de estudios futuros en el tema. En primer lugar, el tipo de muestreo no parece ser el idóneo para estudiar las interacciones trádicas. Si bien los registros de animal focal por medio de videograbaciones ofrecen la posibilidad de volver a explorar la grabación de los eventos de interés y extraer datos adicionales que originalmente no habían sido considerados, también presentan la enorme desventaja de depender de que la ocurrencia del evento de interés involucre al animal observado y la imposibilidad de registrar simultáneamente el comportamiento de otros animales de interés (e.g. el oponente o los testigos de un conflicto). Con base en la experiencia extraída de este estudio, se sugiere para estudios futuros el empleo de muestreos de conducta (*all occurrence sampling*: Altman, 1974) por más de un observador y del registro manuscrito de los eventos de interés. Si bien esta regla de muestreo presenta la desventaja de requerir la máxima atención de los observadores y velocidad en el registro, esta dificultad quedaría compensada en términos de la maximización de la cantidad y calidad de datos obtenidos en un periodo relativamente corto de tiempo, lo cual permitiría explorar con mayor detalle las distintas posibilidades funcionales de las APCT. Estas se esperan que cambien dependiendo del oponente involucrado en la APCT (i.e. agresor vs. víctima) y el rol desempeñado por

este (i.e. emisor *vs.* receptor). Al efectuar este tipo de distinciones y emplear la regla de muestreo adecuada el fenómeno de interés es comprendido a mayor profundidad, captando las sutilezas y complejidades que constituyen el campo social de los animales gregarios (Kummer, 1971; Tomasello y Call, 1997).

La comparación entre distintos modelos (i.e. comparación de hipótesis *sensu* Mundry, 2011) es deseable en estudios futuros. El uso de modelos lineales generalizados y otras herramientas estadísticas que permiten una aproximación desde la teoría de la información es altamente recomendable para cuantificar la evidencia relativa de las diferentes hipótesis que se pueden postular para explicar un fenómeno. No obstante, la aproximación de prueba de hipótesis empleada en este capítulo se encuentra justificada por la cantidad de predicciones elaboradas y porque el objetivo consistía explícitamente en someter a prueba la existencia de la relación predicha *vs.* la hipótesis nula de la inexistencia de la relación.

Es evidente que existen varios aspectos del estudio que pudieron ser diseñados o explorados de manera más satisfactoria. Las críticas aquí presentadas permitirán mejorar el diseño, análisis de los datos y discusión de los resultados en estudios futuros que persigan objetivos similares. No obstante, las relaciones planteadas en las predicciones de este capítulo fueron analizadas de manera adecuada. En resumen, los objetivos planteados en este capítulo fueron alcanzados (i.e. explorar la ocurrencia, forma y función de las APCT) y los hallazgos reportados constituyen un aporte valioso para la mejor comprensión de los mecanismos de resolución de conflicto y las dinámicas sociales de los macacos y otros animales gregarios.

CONCLUSIONES

Los resultados de los dos capítulos que constituyen esta tesis representan evidencia novedosa sobre el uso de las afiliaciones postconflicto en esta especie de macacos y sugieren algunos de los tópicos que deberán de ser tomados en cuenta en futuras investigaciones con primates y otros animales gregarios.

En primer lugar, los resultados sobre la reconciliaciones entre machos en un grupo en condiciones de libertad, apoyan los reportes recientes sobre el estilo social de tres especies de macacos (*Macaca tibetana*: Berman, Ionica y Li, 2004 y Berman et al. 2006; *M. assamensis*: Cooper y Bernstein, 2008; *M. arctoides*: Richter et al. 2009) que sugieren que la clasificación tentativa de las sociedades de macacos propuesta por Thierry (2000) resulta inadecuada, ya que asume que el mismo estilo de dominancia caracteriza las relaciones de ambos sexos. En el caso particular del macaco cola de muñon, los resultados de este trabajo apoyan la sugerencia de Richter et al. (2009) de que las relaciones sociales entre machos de esta especie se ajustan a las características de un estilo de dominancia intolerante. La baja tendencia conciliatoria observada entre los machos del grupo de Wat Khuha Santayaram es claramente menor a la reportada en un estudio previo en la misma especie (Call, Aureli y de Waal, 1999) y se encuentra más próxima a la reportada para macacos Rhesus, tibetanos, japoneses y de cola larga (Arnold y Aureli, 2007; Berman, Ionica y Li, 2004; Berman et al. 2006; Thierry, 2000), especies consideradas como poseedoras de un sistema social despótico-intolerante. Los modelos socioecológicos (Kappeler, 2000) postulan que la competencia intrasexual ha moldeado el comportamiento social de los machos, favoreciendo el antagonismo en detrimento de las relaciones de tipo cooperativo y el establecimiento de estrechos vínculos sociopositivos en la mayoría de las especies de este orden. La baja tendencia conciliatoria observada apoya este postulado. No obstante,

también se obtuvo evidencia de que los machos basan su decisión de reconciliar con base en la fortaleza del vínculo con el oponente previo. Esto apoya lo propuesto por Kummer (1978), en el sentido de que las relaciones sociales representan recursos valiosos que se espera sean desarrollados, conservados y manipulados en beneficio propio. Estudios recientes demuestran los efectos positivos de las relaciones sociales sobre la sobrevivencia y reproducción, tanto en machos como en hembras (ver secciones previas). Los resultados de este estudio apoyan el principal postulado de la *hipótesis de la relación valiosa*, en el sentido de que la principal función de la reconciliación consiste en preservar las relaciones benéficas para los individuos (de Waal y Aureli, 1997).

En el mismo sentido, los resultados del estudio conducido en la colonia mantenida en cautiverio en el INPRFM apoyan el uso de la fortaleza del vínculo afiliativo como una aproximación al valor de la relación entre los actores, pues los conflictos que involucraron a individuos caracterizados por un fuerte vínculo afiliativo se caracterizaron por dar lugar a respuestas de ansiedad postconflicto de mayor intensidad. Dicho resultado es consistente con el postulado de que la alteración del vínculo entre los oponentes es el principal costo resultante de la agresión (Aureli, 1997). Los resultados del mismo estudio muestran que los terceros buscan la afiliación con hembras de alto rango, las cuales dada su posición en el grupo podrían estar en la posibilidad de ofrecer beneficios para el tercero en caso de que la APCT se traduzca en el fortalecimiento del vínculo con la hembra. Este resultado apoya indirectamente otro aspecto de la predicción de Kummer (1978), en el sentido de que los animales buscarían desarrollar y manipular los vínculos sociales ventajosos. En conjunto, los resultados de ambos estudios confirman la importancia de los vínculos afiliativos en la ocurrencia y forma de las afiliaciones postconflicto y sugieren sus posibles funciones,

principalmente la de preservar y fortalecer las relaciones afiliativas ante los desafíos que presentan las situaciones postconflicto.

En segundo lugar, los resultados obtenidos en la segunda parte de esta tesis presentan evidencia nunca antes reportada para una especie primate. Las APCT constituyeron la estrategia postconflicto de mayor uso en esta colonia y también la de mayor efectividad para poner freno a la agresión entre los oponentes. Esto representa un desafío a la visión tradicional de la reconciliación como principal mecanismo de resolución de conflictos (ver Aureli y de Waal, 2000). Aunque un fenómeno similar ha sido reportado en grajos (Seed, Clayton y Emery, 2007) y cuervos (Fraser y Bugnyar, 2010), las diferencias entre el sistema social y de apareamiento de estas aves y el del macaco cola de muñón son notables. Aunque en ambos casos se trata de especies gregarias, los córvidos de los estudios señalados se caracterizan por un sistema de apareamiento socialmente monógamo, donde las parejas reproductivas llegan a establecer vínculos de por vida, con escasos o nulos episodios de conflicto agresivo entre ellas y por lo tanto escasas oportunidades para la reconciliación, lo cual favorece el desarrollo de estrategias alternativas para lidiar con los efectos negativos del conflicto con otros individuos (Fraser y Bugnyar, 2010; Seed, Clayton y Emery, 2007). Por su parte la totalidad de las especies del género *Macaca* viven en sociedades multihembra-multimacho, estructuradas por las relaciones sociales entre las hembras, con sistemas de apareamiento poligámicos, frecuentes conflictos agresivos y episodios posteriores de reconciliación que involucran a la mayoría de los individuos del grupo, y variaciones en la tolerancia y tendencia conciliatoria que caracteriza a sus estilos de dominancia (Chapais, 2004; Thierry, 2000; Thierry, Iwaniuk y Pellis, 2000; Thierry,

Singh y Kaumanns, 2004; Thierry et al., 2008). Estas diferencias sugieren que la función y causas de la ocurrencia y frecuencia de las APCT son diferentes para cada taxa.

Los resultados de este estudio constituyen una amplia aproximación a la ocurrencia y función de las APCT en esta especie. Los estudios subsecuentes deberán discriminar entre las diferentes posibilidades estructurales de las APCT con el fin de esclarecer las causas de su ocurrencia y la función de estas. A pesar de la generalidad con la cual fue abordado el fenómeno, la cantidad de APCT observadas en este trabajo triplica al número de episodios de reconciliación observados, lo cual sugiere que tanto la ocurrencia como importancia de este tipo de estrategia postconflicto han sido subestimadas en macacos.

¿Cuándo se espera que ocurran las APCT? Aunque los objetivos de este trabajo sólo contemplaron demostrar la ocurrencia de las APCT y no los factores que conducen a esta, una sugerencia en esta dirección sería el explorar la relación entre la fortaleza del vínculo de los oponentes, las asimetrías en otros aspectos de su relación (e.g. dominancia, reciprocidad) y la probabilidad de ocurrencia de APCT en esta y otras especies. Dada la relación demostrada por varios estudios entre la fortaleza del vínculo y la ocurrencia de la reconciliación, es posible predecir que en el caso de las APCT la existencia de vínculos débiles entre los oponentes se traducirá en un menor interés por reparar los daños ocasionados a su relación, o de comunicar al oponente la finalización del conflicto, por lo que en esta situación los adversarios buscarán la afiliación con un tercero, particularmente si este representa una mejor opción como asociado (e.g. un animal de alto rango, o con el cual se posea un vínculo estrecho).

Aunque las diferencias en el comportamiento de machos y hembras son uno de los supuestos fundamentales del modelo socioecológico (Sterck, van Schaik y Watts, 1997; van Schaik, 1989; Wrangham, 1980) y las predicciones emanadas de sus supuestos son la base de numerosos estudios, la investigación sobre las diferencias sexuales en el comportamiento social de los primates y otros animales gregarios es un tópico vigente, cuyo estudio contribuye a una mejor comprensión de las presiones de selección que han moldeado el comportamiento de los individuos de cada sexo.

Un tema ya sugerido por algunos autores (ver Aureli, Cords y van Schaik, 2002; van Hooff, 2001), pero el cual se encuentra escasamente estudiado, es la posibilidad de que las afiliaciones postconflicto constituyan una situación de mercado. Recientemente McFarland y Majolo (2011) han demostrado que la reconciliación en macacos de Berbería puede ser descrita en términos de un mercado biológico, en donde víctima y agresor intercambian servicios de distinta índole (aseo social y reparación de la relación, respectivamente). El estudio de las afiliaciones postconflicto desde la teoría de mercados biológicos (Noë y Hammerstein, 1994,1995) ofrece una vía novedosa para dar cuenta de las variaciones en el comportamiento postconflicto entre distintas poblaciones. Adicionalmente, plantea una explicación alternativa a la selección de parentesco y el altruismo recíproco (Silk, 1997), para la evolución de este tipo de interacciones.

Sin agotar en modo alguno los temas investigados, los hallazgos reportados en el par de estudios que constituyen esta tesis fortalecen y amplían la evidencia sobre diversos fenómenos sociales (e.g. la influencia de la fortaleza del vínculo entre los oponentes en la ansiedad postconflicto, la importancia de desarrollar y preservar los beneficios de las

relaciones sociales, las diferencias en el comportamiento social de machos y hembras), además de sugerir temáticas de interés para estudios posteriores (e.g. diferentes estilos de dominancia para hembras y machos, las afiliaciones postconflicto como comportamiento económico).

Finalmente, se espera que esta tesis constituya un estímulo para la realización de investigaciones que confirmen o refuten los hallazgos reportados, sugieran nuevas hipótesis para explicar la ocurrencia y función de distintos tipos de afiliación postconflicto, empleen métodos alternativos de muestreo y análisis capaces de ofrecer respuestas más precisas a las preguntas planteadas, superen las limitaciones de diseño de los estudios aquí presentados y de manera más general, permitan una mejor comprensión de las estrategias de resolución de conflicto y del comportamiento social de los primates y otras especies altamente sociables.

Referencias

- Abegg, C., Thierry, B. y Kaumanns, W. (1996). Reconciliation in three groups of lion-tailed macaques. *International Journal of Primatology*, 17, 803-816.
- Abbott, D.H., Keverne, E.B., Bercovitch, F.B., Shively, C.A., Mendoza, S.P., Saltzman, W., Snowdon, C.T., Ziegler, T.E., Banjevic, M., Garland Jr, T. y Sapolsky, R.M. (2003). Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Hormones and Behavior*, 43, 67-82.
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behavior*, 49, 3, 227-267.
- Ardrey, R. (1969). *Genesis en África: La evolución y el origen del hombre*. Barcelona: Hispano europea.
- Arnold, K. y Barton, R.A. (2001). Postconflict Behavior of Spectacled Leaf Monkeys (*Trachypithecus obscurus*). I. Reconciliation. *International Journal of Primatology*, 22, 243-266.
- Arnold, K. y Whiten, A. (2001). Post-conflict behaviour of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *Behaviour*, 138, 649-690.
- Arnold, K. y Aureli, F. (2007). Postconflict reconciliation. In: C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger y S.K. Bearder (Eds.) *Primates in Perspective* NY: Oxford University Press. 592-608.
- Aureli, F. (1992). Post-conflict behaviour among wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 31, 329-337.
- Aureli, F. (1997). Post-conflict anxiety in nonhuman primates: the mediating role of emotion in conflict resolution. *Aggressive Behavior*, 23, 315-328.
- Aureli, F. y van Schaik, C. P. (1991a). Post-conflict behaviour in log-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): I. The social events. *Ethology*, 89, 89-100.
- Aureli, F. y van Schaik, C. P. (1991b). Post-conflict behaviour in log-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): II. Coping with the uncertainty. *Ethology*, 89, 191-114.
- Aureli, F. y de Waal, F.B.M. (2000). Why natural conflict resolution? En: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) *Natural conflict resolution*. Canada: University of California Press. 3-10.
- Aureli, F. y Schino, G. (2004). The role of emotions in social relationships. In: B. Thierry, M. Singh, and W. Kaumanns (Eds.) *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization*. Cambridge: Cambridge University Press. 38-55

Aureli, F. y Schaffner, C.M. (2007). Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biology Letters*, 3, 147-149.

Aureli, F.; van Schaik, C. P. y van Hooff, J. A. R. A. M. (1989). Functional Aspects of Reconciliation Among Captive Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 19, 39-51.

Aureli, F.; Preston, S. D. y de Waal, F. B. M. (1999). Heart Rate Responses to Social Interactions in Free-Moving Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*): A Pilot Study. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 59-65.

Aureli, F.; Cords, M. y van Schaik, C. P. (2002). Conflict resolution following aggression in gregarious animal: a predictive framework. *Animal Behaviour*, 64, 325-343.

Aureli, F., Veenema, H.C., van Panthaleon van Eck, C.J. y van Hooff, J.A.R.A.M. (1993). Reconciliation, consolation, and redirection in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behaviour*, 124, 1-21

Aureli, F., Das, M., Verleur, D. y van Hooff, J.A.R.A.M. (1994). Posconflict social interactions among Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*, 15, 471-485.

Bandura, A. (1973). *Aggression: a social learning analysis*. Englewood cliffs, USA: Prentice Hall.

Barclay, P. (2011). Competitive helping increases with size of biological markets and invades defection. *Journal of Theoretical Biology*, 281, 47-55.

Baron-Cohen, S. (2002). The extreme-male-brain theory of autism. *Trends in Cognitive Science*, 6, 248-254.

Barrett, L. y Henzi, S.P. (2001). The utility of grooming in baboon troops. En: R. Noë, J.A.R.A.M. van Hoof, y P. Hammerstein (Eds.) *Economics in Nature*. Cambridge: Cambridge University. 119-145.

Barrett, L., Henzi, S.P., Weingrill, T., Lycett, J.E. y Hill, R.A. (1999). Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266, 665-670.

Barnowe-Meyer, K.K., White, P.J., Davis, T.L., Smith, D.W., Crabtree, R.L. y Byers, J.A. (2010). Influences of wolves and high-elevation dispersion on reproductive success of pronghorn (*Antilocapra americana*). *Journal of Mammalogy*, 91, 712-721.

Baron, R.A. y Richardson, D.R. (1994). *Human Aggression*. 2nd edition. New York: Plenum Press.

- Bshary, R. y Schaeffer, D. (2002). Choosy reef fish select cleaner fish that provide high-quality service. *Animal Behaviour*, 63, 557-564.
- Berghänel, A., Ostner, J., Schröder, U. y Schülke, O. (2011). Social bonds predict future cooperation in male Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*, 81, 1109-1116.
- Berman, C.M., Ionica, C.S. y Li, J. (2004). Dominance style among *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China. *International Journal of Primatology*, 25, 1283-1312.
- Berman, C.M., Ionica, C.S., Dorner, M. y Li, J. (2006). Postconflict affiliation between former opponents in *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China. *International Journal of Primatology*, 27, 827-854.
- Beehner, J.C., Bergman, T.J., Crockford, C., Engh, A.L., Moscovice, L.R., Wittig, R.M. y Seyfarth, R.M. (2010). Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20, 1359-1361.
- Björnsdotter, M., Larsson, L. y Ljungberg, T. (2000). Post-conflict affiliation in two captive groups of black-and-white guereza *Colobus guereza*. *Ethology*, 106, 289-300.
- Bradshaw, J.W. y Nott, H.M.R. (1995). Social and communication behaviour of companion dogs. En: J. Serpell (Ed.) *The domestic dog: its evolution, behaviour, and interactions with people*. Cambridge: Cambridge University. 115-130.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference*. USA: Springer.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. y Huyvaert, K.P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioural ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 65, 23-35.
- Butovskaya, M. (1993). Kinship and different dominance styles in groups of three species of the genus *Macaca* (*M. arctoides*, *M. mulatta*, *M. fascicularis*). *Folia Primatologica*, 60, 210-224.
- Butovskaya, M. (2001). Reconciliation after conflict: Ethological analysis of post-conflict interactions in Kalmyk children. In: J.M. Ramírez y D.S. Richardson (Eds.) *Cross-Cultural approaches to aggression and reconciliation*. Huntington, NY: Nova Science Publishers. 167-190.
- Call, J. (1999). The effect of inter-opponent distance in the assessment of reconciliation in stump-tail (*Macaca arctoides*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, 40, 515-523.

- Call, J., Judge, P.G. y de Waal, F.B.M. (1996). Influence of kinship and spatial density on reconciliation and grooming in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 39, 35-45.
- Call, J., Aureli, F. y de Waal, F.B.M. (1999). Reconciliation patterns in among stump-tail macaques: a multivariate approach. *Animal Behaviour*, 58, 165-172.
- Call, J.; Aureli, F. y de Waal, F. B. M. (2002). Postconflict thirdparty affiliation in stump-tailed macaques. *Animal Behaviour*, 63, 209-216.
- Cameron, E.Z., Setsaas, T.H. y Linklater, W.L. (2009). Social bonds between unrelated females increase reproductive success in feral horses. *PNAS*, 106, 13850-13853.
- Castles, D.I. y Whiten, A. (1998). Postconflict behaviour of wild olive baboons. I. Reconciliation, redirection and consolation. *Ethology*, 104, 126-147.
- Castles, D.L., Aureli, F. y de Waal, F.B.M. (1996). Variation in conciliatory tendency and relationship quality across groups of pigtail macaques. *Animal Behaviour*, 52, 389-403.
- Chapais, B. (2004). How kinship generates dominance structures: a comparative perspective. In: B. Thierry, M. Singh y W. Kaumanns (Eds.) *Macaque societies: A model for the study of social organization*. Cambridge, England: Cambridge University Press. 186-208.
- Chapais, B., Girard, M. y Primi, G. (1991). Non-kin alliances, and the stability of matrilineal dominance relations in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, 41, 481-491.
- Chapais, B., Gauthier, C. y Prud'homme, J. (1995). Dominance competition through affiliation and support in Japanese macaques: An Experimental Study. *International Journal of Primatology*, 16, 3, 521-536.
- Chapman, C.A. y Chapman, L.J. (2000). Determinants of group size in primates: The importance of travel costs, In: S. Boinski y P.A. Garber (Eds.) *On the move: how and why animals travel in groups*. Chicago, IL: University of Chicago Press. 24-41.
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. (1989). Redirected aggression and reconciliation among vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*. *Behaviour*, 110, 258-275.
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. (1990). *How monkeys see the world*. USA: Chicago University Press.
- Cheney, D.L., Seyfarth, R.M. y Silk, J.B. (1995). The role of grunts in reconciling opponents and facilitating interactions among adult female baboons. *Animal Behaviour*, 50, 249-257.

Colmenares, F. (1996). Conflictos sociales y estrategias de interacción en los primates. I: Esquema conceptual y tipología basada en criterios estructurales. En: Colmenares, F. (Ed.) *Etología, psicología comparada y comportamiento animal*. Madrid: Síntesis. 341-398.

Colmenares, F. (2006). Is post-conflict affiliation in captive nonhumans primates an artifact of captivity? *International Journal of Primatology*, 27, 1311-1336.

Cools, A.K.A., Van Hout, A.J.-M. y Nelissen, M.H.J. (2008). Canine reconciliation and third-party-initiated postconflict affiliation: Do peacemaking social mechanisms in dogs rival those of higher primates? *Ethology*, 114, 53-63.

Cooper, M.A. y Bernstein, I.S. (2002). Counter aggression and reconciliation in Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *American Journal of Primatology*, 56, 215-230.

Cooper, M.A. y Bernstein, I.S. (2008). Evaluating dominance styles in Assamese and rhesus macaques. *International Journal of Primatology*, 29, 225-243.

Cooper, M.A., Aureli, F. y Singh, M. (2007). Sex differences in reconciliation and post-conflict anxiety in bonnet macaques. *Ethology*, 113: 26-38.

Cordoni, G. y Palagi, E. (2008). Reconciliation in wolves (*Canis lupus*): new evidence for a comparative perspective. *Ethology*, 114, 298-308

Cordoni, G., Palagi, E. y Borgognini-Tarli, S. (2006). Reconciliation and consolation in captive western gorillas. *International Journal of Primatology*, 27, 1365-1382.

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. (1993). On operationally defining reconciliation. *American Journal of Primatology*, 29, 255-267.

Cords, M. (1997). Friendship, alliances, reciprocity and repair. In: A. Whiten y R.W. Byrne (Eds.) *Machiavellian Intelligence II*. Cambridge: Cambridge University Press.

Cords, M. y Thurnheer, S. (1993). Reconciling with valuable partners by long-tailed macaques. *Ethology*, 93, 315-325.

Cords, M. y Aureli, F. (2000). Reconciliation and Relationship Qualities. In: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) *Natural Conflict Resolution*. Canada: University of California Press. 177-198.

- Cozzi, A., Sighieri, C., Gazzano, A., Nicol, C.J. y Baragli, P. (2010). Post-conflict friendly reunion in a permanent group of horses (*Equus caballus*). *Behavioural Processes*, 85, 185-90.
- Culi, J. (2007). QIC program and model selection in GEE analyses. *Stata Journal*, 7, 209-220.
- Darwin, C. (1871). *El origen del hombre y la seleccion en relacion al sexo*. México: Diana.
- Darwin, C. (1872). *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6th ed. Chicago: New American Library.
- Das, M. (2000). Conflict Management via Third Parties: Post-Conflict Affiliation of the Aggressor. In: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) *Natural Conflict Resolution*. Canada: University of California Press. 263-280
- Das, M., Penke, Z. y van Hooff, J. A. R. A. M. (1998). Postconflict affiliation and stress-related behaviour of long-tailed macaque aggressors. *International Journal of Primatology*, 18, 159-181.
- Dawkins, R. (1993). *El gen egoísta*. España: Salvat Editores.
- Desjardins, J.K., Stiver, K.A., Fitzpatrick, J.L. y Balshine, S. (2008). Differential responses to territory intrusions in cooperatively breeding fish. *Animal Behaviour*, 75, 595-604.
- de Vries, H., Stevens, J.M.G. y Vervaecke, H. (2006). Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71, 585-592.
- de Waal, F.B.M. (1982). *La política de los chimpancés: El poder y el sexo entre los simios*. Madrid: Alianza, 1993.
- de Waal, F. M. B. (1989). *Peacemaking among primates*. USA: Harvard University Press.
- de Waal, F.B.M. (1992). Aggression as a well-integrated part of primate social relationships: critical comments on the Seville statement on violence. In: J. Silverberg y J.P. Gray (Eds.) *Aggression and peacefulness in humans and other primates*. NY: Oxford University Press. 37-56.
- de Waal, F.B.M. (1996). Conflict as negotiation. In W.C. McGrew, L.F. Marchant y T. Nishida (Eds.) *Great Apes Societies* Cambridge: Cambridge University Press. 159-172.
- de Waal, F.B.M. (2000). The first kiss: foundations of conflict resolution research in animals. In: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) *Natural conflict resolution*. Canada: University of California Press. 15-33.
- de Waal, F. B. M. y van Rosemalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5, 55-66.

- de Waal, F. B. M. y van Hooff, J. A. R. A. M. (1981). Side-directed communication and agonistic interactions in chimpanzees. *Behaviour*, 77, 164-198.
- de Waal, F. B. M. y Yoshihara, D. (1983). Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, 85, 224-241.
- de Waal, F.B.M. (1987). Tension regulation and nonreproductive functions of sex in captive bonobos (*Pan paniscus*). *National Geographic Research*, 3, 318-335.
- de Waal, F.B.M. y Luttrell, L.M. (1989). Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: Different dominance styles in rhesus and stump-tail macaques. *American Journal of Primatology*, 19, 83-109.
- de Waal, F.B.M. y Harcourt, A.H. (1992). Coalitions and alliances: A history of ethological research. In A. Harcourt y F.B.M. de Waal (Eds.) *Coalitions and alliances in humans and other animals*. NY: Oxford University Press. 1-19.
- de Waal, F. B. M. y Aureli, F. (1996). Consolation, reconciliation, and the possible cognitive difference between macaques and chimpanzees. In: A.E. Ruson, K.A. Bard y S.T. Parker (Eds.) *Reaching into thought. The minds of the great apes*. Cambridge: Cambridge University Press. 80-110.
- de Waal, F. B. M. y Aureli, F. (1997). Conflict Resolution and Distress Alleviation in Monkeys and Apes. In: C.S. Carter, B. Kirkpatrick y I. Lenderhendler (Eds.) *The Integrative Neurobiology of the Affiliation*. New York: Annals of the New York Academy of Sciences. 317-328.
- Dias, P.A.D., Rangel-Negrín, A., Veà, J.J. y Canales-Espinoza, D. (2010). Coalitions and male-male behavior in *Alouatta palliata*. *Primates*: 51, 91-94.
- Dittus, W. (2004). Demography: a window to social evolution. En: B. Thierry, M. Singh y W. Kaumanns (Eds.) *Macaque societies: a model for the study of social organization*. Cambridge: Cambridge University Press. 87-111.
- Dollard, J., Doob, L.W., Miller, N.E., Mowrer, O.H. y Sears, R.R. (1939). *Frustration and aggression*. New Haven, USA: Yale University Press.
- Duffy, K.G., Wrangham, R.W. y Silk, J.B. (2007). Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Current Biology*, 17, R586–R587.
- Dunbar, R.I.M. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57, 121-131.
- Dunbar, R.I.M. (1996). *Grooming, gossip and the evolution of language*. Cambridge, MA: Harvard University.

Emlen, S.T. y Oring, L.W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.

Engh, A. L., Siebert, E. R., Greenberg, D. A. y Holekamp, K. E. (2005). Patterns of alliance formation and postconflict aggression indicate spotted hyaenas recognize third-party relationships. *Animal Behaviour*, 69, 209-217.

Fa, J.E. (1989). The genus *Macaca*: a review of taxonomy and evolution. *Mammal Reviews*, 19, 45-81.

Farid Ahsan, M. y Reza Khan, M.A. (2006). Eco-ethology of the common langur *Semnopithecus entellus* (Dufresne) in Bangladesh. *University Journal of Zoology Rajshahi University*, 25, 3-10.

Feedigan, L.M. (1992). *Primate paradigms*. USA: University of Chicago.

Ferguson, C.J. y Beaver, K.M. (2009). Natural born killers: The genetic origins of extreme violence. *Aggression and Violent Behavior*, 14, 286-294.

Fooden, J. (1990). The bear macaque, *Macaca arctoides*: a systematic review. *Journal of Human Evolution*, 19, 607-686.

Fraser, O.N. y Bugnyar, T. (2010). Do ravens show consolation? Responses to distressed others. *Plos One*, 5, e10605

Fraser, O.N. y Bugnyar, T. (2011). Ravens reconcile after aggressive conflicts with valuable partners. *PLoS ONE*, 6, e18118.

Fraser, O.N., Stahl, D. y Aureli, F. (2008). Stress reduction through consolation in chimpanzees. *PNAS*, 105, 8557-8562.

Freckleton, R.P. (2011). Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 65, 91-101.

Frère, C.H., Krützen, M., Mann, J., Connor, R.C., Bejder, L. y Sherwin, W.B. (2010). Social and genetic interactions drive fitness variation in a free-living dolphin population. *PNAS*, 107, 19949-19954.

Freud, S. (1932). ¿Por qué la guerra? En: *Obras completas (Vol. 22)*. Buenos Aires: Amorrortu, 1979. 187-198.

Fromm, E. (1986). *Anatomía de la destructividad humana*. México: Siglo XXI.

Fruteau, C., Voelkl, B., van Damme, E., & Noë, R. (2009). Supply and demand determine the market value of food providers in wild vervet monkeys. *PNAS*, 106, 12007-12012.

Fruteau, C., Lemoine, S., Hellard, E., van Damme, E. y Noë, R. (2011). When females trade grooming for grooming: Testing partner control and partner choice models of cooperation in two species of primates. *Animal Behaviour*, 81, 1223-1230

Glickman, S.E., Zabel, C.J., Yoerg, S.I., Weldele, M.L., Drea, C.M. y Frank, L.G. (1997). Social facilitation, affiliation and dominance in the social life of spotted hyenas. In C.S. Carter, B. Kirkpatrick y I. Lenderhendler (Eds.) *The integrative neurobiology of affiliation* NY: Annals of the Academy of Sciences. 175-184.

Goodman, M., Tagle, D.A., Fitch, D.H.A., Bailey, W., Czelusniak, J., Koop, B.F., Benson, J. y Slightom, J.L. (1990). Primate evolution at the DNA level and classification of hominoids. *Journal of Molecular Evolution*, 30, 260-266.

Goodal, J. van Lawick- (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, 1, 161-311.

Gouzoles, S. y Gouzoles, H. (1987). Kinship. In: B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker (Eds.) *Primate Societies*. USA: The Chicago University Press. 299-305.

Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. y Jamieson, I.G. (2011). Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 699-711.

Grüter, C. (2004). Conflict and postconflict behaviour in captive black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*). *Primates*, 45, 197-200.

Gumert, M.D. (2007). Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour*, 74, 1655-1667.

Hamilton, W.D. (1964a). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-16.

Hamilton, W.D. (1964b). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 17-52.

Hammerstein, P. (2001). Games and markets: economic behaviour in humans and other animals. In: In R. Noë, J.A.R.A.M. van Hooff y P. Hammerstein (Eds.) *Economics in nature* Cambridge, England: Cambridge University Press. 1-19.

Hausfater, G. (1975). Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*): a quantitative analysis. *Contributions to Primatology*, 7, 1-68.

Helmerijk, C.K. (2011). Simple reactions to nearby neighbors and complex social behavior in primates. En: R. Menzel y J. Fischer (Eds.) *Animal thinking: contemporary issues in comparative cognition*. Cambridge, MA: MIT Press. 223-238.

Helmerijk, C.K., Wantia, J. y Gygax, L. (2005). The construction of dominance order: comparing performance of five methods using an individual-based model. *Behaviour*, 142, 1037-1058.

Higley, J.D., Mehlman, P.T., Higley, S.B., Fernald, B., Vickers, J., Lindell, S.G., Taub, D.M., Suomi, S.J. y Linnoila, M. (1996). Excessive mortality in young free-ranging male nonhuman primates with low cerebrospinal fluid 5-hydroxyindoleacetic acid concentrations. *Archives of General Psychiatry*, 53, 537-543.

Hinde, R. (1974). *Biological bases of human social behaviour*. México: McGraw-Hill.

Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11, 1-17.

Holt-Lunstad, J., Smith, T.B. y Layton, J.B. (2010). Social relationships and mortality risk: a meta-analytic review. *PLOS Med.*, 7, e1000316.

Hohmann, G. y Fruth, B. (2000). Use and function of genital contacts among female baboons. *Animal Behaviour*, 60, 107-120.

Horiuchi, S. (2005). Affiliative relations among male Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) within and outside a troop on Yakushima Island. *Primates*, 46, 191-197.

Humphrey, N.K. (1976). The social function of intellect. En: P.P.G. Bateson y R.A. Hinde (Eds.) *Growing Points in Ethology*. Cambridge: Cambridge University. 303-317.

Hutchins, M. y Barash, D. P. (1976). Grooming in primates: Implications for its utilitarian functions. *Primates* 17, 145-150.

Huxley, T. (1888). *The struggle for existence in human society*. In *Collected Essays* (Vol. 9). MT, USA: Kessinger Publishing.

Innocent, T.M. y West, S.A. (2006). Social Evolution: Cooperation by Conflict. *Current Biology*, 16, 365-367.

Jolly, A. (1963). Lemur social behaviour and primate intelligence. *Science*, 153, 501-506.

Judge, P. G. (1991). Dyadic y triadic reconciliation in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *American Journal of Primatology*, 23, 225-237.

Judge, P. G. y Mullen, S. H. (2005). Quadratic postconflict affiliation among bystanders in hamadryas baboon group. *Animal Behaviour*, 69, 1345-1355.

Kappeler, P.M. (1993). Reconciliation and post-conflict behaviour in ringtailed lemurs, *Lemur catta* and redfronted lemur, *Eulemur fulvus rufus*. *Animal Behaviour*, 45, 901-915.

Kappeler, P.M. (2000). Primate males: history and theory. In: P.M. Kappeler (Ed.) Primate Males: causes and consequences of variation in group composition. UK: Cambridge University Press. 3-7.

Kappeler, P. M. y van Schaik, C. P. (1992). Methodological and evolutionary aspects of reconciliation among primates. *Ethology*, 92, 51-69.

Kerby, G. y Macdonald, D.W. (1988). Cat society and the consequences of colony size. In D.C. Thurner y P. Bateson (Eds.) *The Domestic Cat: The Biology of its Behavior* Cambridge, England: Cambridge University Press. 67-81.

Kimura, R. (1998). Mutual grooming and preferred associate relationships in a band of free-ranging horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 59, 265-276.

Koski, S. E. y Sterck, E. H. M. (2007). Triadic postconflict affiliation in captive chimpanzees: does consolation console? *Animal Behaviour*, 73, 133-142.

Koski, S. E. y Sterck, E. H. M. (2009). Post-conflict third-party affiliation in chimpanzees: What's in it for the third party? *American Journal of Primatology*, 71, 409-418.

Koski, S.E., Koops, K. y Sterck, E.H.M. (2007). Reconciliation, relationship quality, and postconflict anxiety: testing the integrated hypothesis in captive chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 69, 158-172.

Koyama, N.F. (2001). The long-term effects of reconciliation in Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Ethology*, 107, 975-987.

Krause, J. y Ruxton, G.D. (2002). *Living in groups*. England: Oxford University Press.

Kruuk, H. (1972). *The spotted hyena*. Chicago: University of Chicago Press.

Kummer, H. (1967). Tripartite relations in hamadryas baboons. In S.A. Altmann (Ed.), *Social communication among primates* Chicago: University of Chicago Press. 63-71.

Kummer, H. (1971). *Primate societies: Group techniques of ecological adaptation*. Chicago: Aldine.

Kummer, H. (1978). On the value of social relationships to nonhumans primates: a heuristic scheme. *Social Science Information*, 17, 687-705.

Kummerli, R. y Martin, R.D. (2008). Patterns of infant handling and relatedness in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) on Gibraltar. *Primates*, 49, 271-282.

Kutsukake, N. y Castles, D.L. (2001). Reconciliation and variation in post-conflict stress in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): testing the integrated hypothesis. *Animal Cognition*, 4, 259-268.

- Kutsukake, N. y Clutton-Brock, T.H. (2008). Do meerkats engage in conflict management following aggression? Reconciliation, submission and avoidance. *Animal Behaviour*, 75, 1441-1453.
- Leca, J.B., Fornasieri, I. y Petit, O. (2002). Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology*, 23, 979-998.
- Lehman, M.N. y Adams, D.B. (1977). A statistical and motivational analysis of the social behaviors of the male laboratory rat. *Behaviour*, 61, 238-274.
- Lin, T.-J., Agoramoorthy, G., Huang, C.-C. y Hsu, M.J. (2008). Effects of troop size on social relationships among male Formosan macaques, *Macaca cyclopis*. *Zoological Studies*, 47, 237-246.
- Lindberg, A. C. (2001). Group life. En: L. J. Keeling y H. W. Gonyou (Eds.) *Social behaviour in farm animals* Wallington, England: CAB international publishers. 37-58.
- Lorenz, K. (1967). Sobre la agresión: el pretendido mal. México: Siglo veintiuno editores.
- Maestriperi, D. (1996). Social communication among captive stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *International Journal of Primatology*, 17, 785-802.
- Maestriperi, D., Schino, G., Aureli, F. y Troisi, A. (1992). A modest proposal: displacement activities as an indicator of emotions in primates. *Animal Behaviour*, 44, 967-979.
- Majolo, B. y Koyama, N. (2006). Seasonal effects on reconciliation in *Macaca fuscata yakui*. *International Journal of Primatology*, 27, 1383-1397.
- Majolo, B., Ventura, R. y Koyama, N. (2005). Postconflict behaviour among male Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, 26, 321-336.
- Malaivijitnond, S. y Hamada, Y. (2005). A new record of stump-tailed macaques in Thailand and the sympatry with long-tailed macaques. *Natural History Journal of Chulalongkorn University*, 5, 93-96.
- Mallavarapu, S., Stoinski, T.S., Bloomsmith, M.A. y Maple, T.L. (2006). Postconflict behavior in captive western lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *American Journal of Primatology*, 68, 789-801.
- Martin, P. y Bateson, P. (1986). La medición del comportamiento. Versión española de F. Colmenares. Madrid: Alianza Editorial
- Massen, J.J.M., Overduin-de Vries, A.M., de Vos-Rouweler, A.J.M., Spruijt, B.M., Doxiadis, G.G.M. y Sterck, E.H.M. (2012). Male mating tactics in captive Rhesus macaques (*Macaca mulatta*): the influence of dominance, markets, and relationship quality. *International Journal of Primatology*, 33, 75-92.

- Mathesson, M.D. (1999). Social contact following severe aggression in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a new test of the consolation hypothesis. *International Journal of Primatology*, 20, 961-975.
- Mayagoitia, L., Santillan-Doherty, A.M., López-Vergara, L. y Mondragón-Ceballos, R. (1993). Affiliation tactics prior to a period of competition in captive groups of stumptail macaques. *Ethology, ecology & evolution*, 5, 436-446.
- Maynard Smith, J. y Parker, (1976). The logic of asymmetric contest. *Animal Behaviour*, 24, 159-175.
- McConnell, I.P.B. y Baylis, J.R. (1985). Interspecific communication in cooperative herding: acoustic and visual signals from human shepherds and herding dogs. *Z. Tierpsychol.*, 67, 302-328.
- McFarland, R. y Majolo, V. (2011). Grooming coercion and the post-conflict trading of social services in wild Barbary macaques. *PLOS ONE*, 6(10): e26893
- Melnick, D.J. y Pearl, M.C. (1987). Cercopithecines in multimale groups: genetic diversity and population structure. In: B. Smuts, D. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker (Eds.) *Primate Societies*. Chicago: The University of Chicago Press. 121-134.
- Mondragón-Ceballos, R. (2001). Interfering in affiliations: sabotaging by stumptailed macaques, *Macaca arctoides*. *Animal Behaviour*, 62, 1179-1187.
- Montagne, B.; Kessels, R. P. C.; Frigerio, E; de Haan, E. H. F. and Perrett, D. I. (2005). Sex differences in the perception of affective facial expressions: Do men really lack emotional sensitivity? *Cognitive Processing*, 6, 136-141.
- Montagu, A. (1968). *Culture: Man's adaptive dimension*. London: Oxford University.
- Moore, D., Angel, J. E., Cheeseman, I. M. y Robinson, G. E. (1995). A highly specialized social grooming honey bee. *Journal of Insect Behavior*, 8, 855-861.
- Mooring, M. S. y Hart, B. L. (1997). Reciprocal allogrooming in wild impala lambs. *Ethology*, 103, 665-680.
- Mooring, M. S. y Samuel, W. M. (1998). The biological basis of grooming in moose: programmed versus stimulus-driven grooming. *Animal Behaviour*, 56, 1561-1570.
- Morris, D. (1967). *El Mono Desnudo*. Barcelona: DeBolsillo.
- Morris, D. (1969). *El Zoo Humano*. Barcelona: Plaza y Janes.
- Mundry, R. (2011). Issues in information theory-based statistical inference –a commentary from a frequentist's perspective. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 65, 57-68.

- Newton, P.N. (1987). The social organization of forest hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology*, 8, 199-232.
- Noë, R. (1992). Alliance formation among male baboons: shopping for profitable partners. In A.H. Harcourt y F.B.M. de Waal (Eds.) *Coalitions and alliances in humans and other animals* Oxford, England: Oxford University Press. 285-321.
- Noë, R. (2001). Biological markets: partner choice as the driving force behind the evolution of mutualism. In R. Noë, J.A.R.A.M. van Hooff y P. Hammerstein (Eds.) *Economics in nature*. Cambridge, England: Cambridge University Press. 93-118.
- Noë, R. y Hammerstein, P. (1994). Biological Markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 35, 1-11.
- Noë, R. y Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology y Evolution*, 10, 336-339.
- Noë, R., van Hoof, J.A.R.A.M. y Hammerstein, P. (2001). *Economics in Nature*. Cambridge: Cambridge University.
- Ogawa, H. (2005). Recognition of social relationships in bridging behaviour among Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). *American Journal of Primatology*, 35, 305-310.
- Packer, C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature*, 265, 441-443.
- Palagi, E. y Cordoni, G. (2009). Postconflict third-party affiliation in *Canis lupus*: do wolves share similarities with the great apes? *Animal Behaviour*, 78, 979-986.
- Palagi, E., Antonacci, D. y Norscia, I. (2008). Peacemaking on treetops: first evidence of reconciliation from a wild prosimian (*Propithecus verreauxi*). *Animal Behaviour*, 76, 737-747.
- Palagi, E., Chiarugi, E. y Cordoni, G. (2008). Peaceful post-conflict interactions between aggressors and bystanders in captive lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *American Journal of Primatology*, 70, 949-55
- Pan, W. (2001). Akaike's information criterion in generalized estimating equations. *Biometrics*, 57, 120-125.
- Patzelt, A., Pirow, R. y Fischer, J. (2009). Post-conflict affiliation in Barbary macaques is influenced by conflict characteristics and relationship quality, but does not diminish short-term renewed aggression. *Ethology*, 115, 658-670.

- Peñate, L., Peláez, F. y Sánchez, S. (2009). Reconciliation in captive cotton-top tamarins (*Sanguinus oedipus*), a cooperative breeding primate. *American Journal of Primatology*, 71, 895-900.
- Pereira, M.E., Schill, J.L. y Charles, E.P. (2000). Reconciliation in captive Guyanese squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *American Journal of Primatology*, 50, 159-67.
- Perez-Ruiz, A. L. y Mondragón-Ceballos, R. (1994). Rates of reconciliatory behaviors in stump-tail macaques: effects of age, sex, rank and kinship. En: J.J. Roeder, B. Thierry, J.R. Anderson y N. Herrenschildt (Eds.) *Current Primatology*, Vol. II: Social Development, Learning and Behaviour, Strasbourg: Presses de l' Université Louis Pasteur. 147-155.
- Petit, O. y Thierry, B. (1994). Aggressive and peaceful interventions in conflicts in Tonkean macaques. *Animal Behaviour*, 48, 1427-1436.
- Petit, O., Abegg, C. y Thierry, B. (1997). A comparative study of aggression and conciliation in three cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *Macaca nigra*, *Papio papio*). *Behaviour*, 134, 415-432
- Pinker, S. (2003). *La Tabla Rasa. La negación moderna de la naturaleza humana*. Barcelona: Paidós.
- Pfeffer, P. (1967). Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*): Position systématique, écologie et éthologies compares. *Mammalia (Suppl.)*, 31, 1-262.
- Popp, J.L. y DeVore, I. (1979). Aggressive competition and social dominance theory. In D.A. Hamburg and E.R. McCown (Eds.) *The Great Apes California*: W.A. Benjamin. 317-338.
- Preston, S.D. y de Waal, F.B.M. (2002). Empathy: its ultimate and proximate bases. *Behavioral and Brain Sciences*, 25, 1-72.
- Preuschoft, S. y Paul, A. (2000). Dominance, egalitarianism, and stalemate: An experimental approach to male-male competition in Barbary macaques. En: P. Kappeler (Ed.) *Primate males: Causes and consequences of variation in group composition*. UK: Cambridge University Press. 205–216.
- Pusey, A.E. y Packer, C. (1997). The ecology of relationships. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds.) *Behavioural ecology. An evolutionary approach* (4th ed). Oxford, England: Blackwell. 254-283.
- Ren, R., Yan, K., Su, Y., Qi, H., Liang, B., Bao, W. y de Waal, F.B.M. (1991). The reconciliation behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellanae roxellanae*) in small breeding groups. *Primates*, 32, 321-327.

- Richter, C., Mevis, L., Malaivijitnond, S., Schülke, O. y Ostner, J. (2009). Social relationships in free-ranging male *Macaca arctoides*. *International Journal of Primatology*, 30, 625-642.
- Romero, T., Colmenares, F. y Aureli, F. (2009). Testing the function of reconciliation and third-party affiliation for aggressors in hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). *International Journal of Primatology*, 71, 60-69.
- Romero, T., Castellanos, M.A. y de Waal, F.B.M. (2011). Post-conflict affiliation by chimpanzees with aggressors: other-oriented versus selfish political strategy. *PLoS ONE*, 6(7): e22173.
- Rooney, N.J. y Bradshaw, J.W.S. (2006). Social cognition in the domestic dog: behaviour of spectators towards participants in interspecific games. *Animal Behaviour*, 72, 343-352.
- Rowel, T.E. y Rowel, C.A. (1993). The social organization of feral *Ovis aries* ram groups in the pre-rut period. *Ethology*, 95, 213-232.
- Rubinstein, D.I. y Wrangham, R.W. (1986). *Ecological aspects of social evolution. Birds and mammals*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Sade, D.S. (1972). Sociometrics of *Macaca mulatta*. I. Linkages and cliques in grooming matrices. *Folia Primatologica*, 18, 196-223.
- Sapolsky, R. (2004). Social status and health in humans and other animals. *Annual Review of Anthropology*, 33, 393-418.
- Sapolsky, R., Romero, L. y Munck, A. (2000). How do glucocorticoids influence the stress-response? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrinology Review*, 21, 55-78.
- Schaller, G.B. (1972). *The Serengeti lion*. Chicago, University of Chicago Press.
- Schino, G. (1998). Reconciliation in domestic goats. *Behaviour*, 135, 343-356.
- Schino, G. (2000). Beyond the Primates: Expanding the Reconciliation Horizon. In: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) *Natural Conflict Resolution*. Canada: University of California Press. 225-242.
- Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 62, 265-271.
- Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, 18, 115-120.
- Schino, G. y Aureli, F. (2008). Grooming reciprocation among female primates: a meta-analysis. *Biology Letters*, 4, 9-11.

- Schino, G. y Aureli, F. (2009). Reciprocal altruism in primates: partner choice, cognition, and emotions. *Advanced Studies in Behaviour*, 39, 45-69
- Schino, G., Rosati, L. y Aureli, F. (1998). Intragroup variation in conciliatory tendencies in captive Japanese macaques. *Behaviour* 135, 897-912.
- Schino, G; Scucchi, S; Maestriperieri, D y Turillazzi, P. G. (1988). Allogrooming as a tension-reduction mechanism: a behavioral approach. *American Journal of Primatology*, 16, 43-50.
- Schino, G., Rosati, L., Geminiani, S. y Aureli, F. (2007). Post-conflict anxiety in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): aggressor's and victim's perspectives. *Ethology*, 113, 1081-1088.
- Schülke, O. y Ostner, J. (2012). Ecological and social influences on sociality. En: J.C. Mitani,, J. Call, P.M. Kappeler, R.A. Palombit y J.B. Silk (Eds.) *The evolution of primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago. 195-219.
- Schülke, O., Bhagavatula, J., Vigilant, L. y Ostner, J. (2010). Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Current Biology*, 20, 2207-2210.
- Seed, A.M., Clayton, N.S. y Emery, N.J. (2007). Postconflict third-party affiliation in rooks, *Corvus frugilegus*. *Current Biology*, 17, 152-158.
- Seyfarth, R. (1977). A model of social grooming among female adult monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65, 671-698.
- Seyfarth, R.M. y Cheney, D.L. (1984). Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308, 541-543.
- Seyfarth, R.M. y Cheney, D.L. (1988). Empirical test of reciprocity theory: problems in assessment. *Ethology & Sociobiology*, 9, 181-187.
- Shutt, K., MacLarnon, A., Heistermann, M. y Semple, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, 3, 231-233.
- Silk, J.B. (1997). The function of peaceful post-conflict contacts among primates. *Primates*, 38, 265-279.
- Silk, J. B. (2002). The Form and Function of Reconciliation in Primates. *Annual Review of Anthropology*, 31, 21-44.
- Silk, J.B. (2007). The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, 362, 539-559.

Silk, J.B., Cheney, D.L. y Seyfarth, R.M. (1996). The form and function of post-conflict interactions between female baboons. *Animal Behaviour*, 52, 259-268.

Silk, J.B., Alberts, S.C. y Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, 302, 1231-1234.

Silk, J.B., Altmann, J. y Alberts, S.C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 61, 183-195.

Silk, J.B., Beehner, J.C., Bergman, T.J., Crockford, C., Engh, A.L., Moscovice, L.R., Wittig, R.M., Seyfarth, R.M. y Cheney, D.L. (2010). Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20, 1359-1361.

Snaith, T.V. y Chapman, C.A. (2007). Primate group size and socioecological models: Do folivores really play by different rules? *Evolutionary Anthropology*, 16, 94-106.

Symonds, M.R.E. y Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 65, 13-21.

Sommer, V. Denham, A. y Little, K. (2002). Post-conflict behaviour in wild Indian langur monkeys: Avoidance of opponents but rarely affinity. *Animal Behaviour*, 63, 637-648.

Spencer, H. (1895). *The principles of biology*. New York: D. Appleton.

Sterck, E.H.M., van Schaik, C.P. y Watts, D.P. (1997). The evolution of female social relationships in primates. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 41, 291-309.

Stewart, K. y Harcourt, A.H. (1987). Gorillas: Variation in Female Relationships. In: B. Smuts, D. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker (Eds.). *Primate Societies*. Chicago: The University of Chicago Press. 155-164.

Sussman, R.W., Garber, P.A. y Cheverud, J.M. (2005). Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 84-97.

Swedell, L. (1997). Patterns of Reconciliation Among Captive Gelada Baboons (*Theropithecus gelada*): A Brief Report. *Primates*, 38, 325-330.

Symonds, M.R.E. y Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 65, 13-21.

Tanaka, I. y Takefushi, H. (1993). Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques. *Anthropological Science*, 101, 187-193.

Teichroeb, J.A. y Sicotte, P. (2009) Test of the ecological-constraints model on ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) in Ghana. *American Journal of Primatology*, 71, 49-59.

Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. En: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) *Natural Conflict Resolution*. Canada: University of California Press. 106-128.

Thierry, B., Iwaniuk, A.N. y Pellis, S.M. (2000). The influence of phylogeny on the social behaviour of macaques (Primates: Cercophitecidae, genus *Macaca*). *Ethology*, 106, 713-728.

Thierry, B., Singh, M. y Kaumanns, W. (2004). Why macaque societies? En: B. Thierry, M. Singh y W. Kaumanns (Eds.) *Macaque societies*. UK: Cambridge University. 3-10.

Thierry, B., Aureli, F., Nunn, C.L., Petit, O., Abegg, C. y de Waal, F.B.M. (2008). A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour*, 75, 847-860.

Tiddi, B., Aureli, F., Polizzi di Sorrentino, E., Hanzon, C.H. y Schino, G. (2011). Grooming for tolerance? Two mechanisms of exchange in wild tufted capuchin monkeys. *Behavioural Ecology*, 22, 663-669.

Tinbergen, N, K. (1963). On the aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410-433.

Tomasello, M. y Call, J. (1997). *Primate cognition*. New York: Oxford University.

Trivers, R. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46, 35-57.

van Dierendonck, M.C. y Goodwin, D. (2005). Social contact in horses: implications for human-horses interactions. En: F. De Jonge y R. van den Bos (Eds.) *The Human-Animal relationship: forever and a day* Assen, The Netherlands: Royal Van Gorcum. 27-44.

Van Dyke, F. (2008). *Conservation Biology*. 2nd ed. The Netherlands: Springer.

van Hooff, J.A.R.A.M. (1967). The facial displays of the Cattarrhine monkeys and apes. In: Morris, D. (Ed.) *Primate Ethology*. London: Weidenfeld. 7-68.

van Hooff, J.A.R.A.M. (2001). Conflict, reconciliation and negotiation in non-human primates: the value of long-term relationships. En: R. Noë, J.A.R.A.M. van Hoof y P. Hammerstein (Eds.) *Economics in Nature*. Cambridge: Cambridge University. 67-90.

van Schaik, C.P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In: V. Standen y R.A. Foley (Eds.) Comparative socioecology. The behavioural ecology of humans and other mammals. Oxford: Blackwell. 195-218

van Schaik, C. P. y Aureli, F. (2000). The Natural History of Valuable Relationships in Primates. En: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) Natural Conflict Resolution. Canada: University of California Press. 307-333.

Veenema, H.C. (2000). Methodological progress in post-conflict research. En: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) Natural Conflict Resolution. Canada: University of California Press. 21-23.

Veenema, H.C., Das, M. y Aureli, F. (1994). Methodological improvements in the study of reconciliation. Behavioral Processes, 31, 29-38.

Ventura, R., Majolo, B., Koyama, N. F., Hardie, S. y Schino, G. (2006). Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: grooming, cofeeding, and agonistic support. American Journal of Primatology, 68, 1138-1149.

Verbeek, P. y de Waal, F.B.M. (1997). Postconflict behavior in captive brown capuchins in the presence and absence of attractive food. International Journal of Primatology, 18, 703-725.

Wahaj, S.A., Guse, K.R. y Holekamp, K.E. (2001). Reconciliation in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). Ethology, 107, 1057-1074

Watts, D.P. (1995). Post-conflict social events in wild mountain gorillas (*Mammalia, Hominoidea*). I. Social Interactions between Opponents. Ethology, 100, 139-157.

Watts, D.P. (2002). Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees. Behaviour, 139, 343-370.

Watts, D.P. (2006). Conflict resolution in chimpanzees and the valuable-relationships hypothesis. International Journal of Primatology, 27, 1337-1364.

Watts, D.; Colmenares, F. y Arnold, K. (2000). Redirection, Consolation, and Male Policing: How Targets of Aggression Interact with Bystanders. En: F. Aureli y F.B.M. de Waal (Eds.) Natural Conflict Resolution. Canada: University of California Press. 281-301.

Weaver, A. (2003). Conflict and reconciliation in captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. Marine Mammal Science, 19, 836-846.

Westlund, K., Ljungberg, T., Borefelt, U. y Abrahamsson, C. (2000). Post-conflict affiliation in common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*). American Journal of Primatology, 52, 31-46.

Wilkinson, G.S. (1986). Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 34, 1880-1889.

Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, MA: Belknap.

Wittig, R.M. y Boesch, C. (2010). Receiving post-conflict affiliation from the enemy's friend reconcile former opponents. *PLOS ONE* 5(11): e13995.

Witting, R.M., Crockford, C., Wikberg, E., Seyfarth, R.M. y Cheney, D.L. (2007). Kin-mediated reconciliation substitutes for direct reconciliation in female baboons. *Proceedings of the Royal Society, B*, 274, 1109-1115.

Wittig, R.M., Crockford, C., Lehmann, J., Whitten, P.L., Seyfarth, R.M. y Cheney, D.L. (2008). Focused grooming networks and stress alleviation in wild female baboons. *Hormones and Behavior*, 54, 170-177.

Wrangham, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75, 262-300.

Wrangham, R.W. (1982). Mutualism, kinship and social evolution. In King's College Sociobiology Group (Ed.), *Current Problems in Sociobiology*. Cambridge: Cambridge University Press. 251-267

Wrangham, R. W., Gittleman, J. L. y Chapman, C.A. (1993). Constraints on group size in primates and carnivores: Population density estimates and day-range as assays of exploitation competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32, 199-209.

Wright, S. (1922). Coefficients of inbreeding and relationship. *American Naturalist*, 56, 330-338.

Yee, J.R., Cavigelli, S.A., Delgado, B., McClintock, M.K. (2008). Reciprocal affiliation among adolescent rats during a mild group stressor predicts mammary tumors and lifespan. *Psychosomatic Medicine*, 70, 1050-1059.

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

Zamma, K. (2002). Grooming site preferences determined by lice Infection among Japanese macaques in Arashiyama. *Primates*, 43, 41-49.