



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

**TOMA DE PERSPECTIVA EN LAS INTERACCIONES SOCIOSEXUALES DE
LOS MACHOS DE UNA TROPA DE MACACOS COLA DE MUÑÓN
(*Macaca arctoides*)**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADA EN PSICOLOGÍA

PRESENTA:

ITZEL ALEJANDRA DE AQUINO HERNÁNDEZ

**DIRECTOR DE TESIS: DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO,
INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ**

**REVISORA: DRA. OLGA ARACELI ROJAS RAMOS, FACULTAD DE
PSICOLOGÍA, UNAM**

SINODALES

DRA. VERÓNICA MARÍA DEL CONSUELO ALCALÁ HERRERA

MTRO. JOSÉ CARLOS SÁNCHEZ FERRER

DR. ISAAC GONZÁLEZ SANTOYO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, FEBRERO 2018





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 Alejandra y mi padre Luis

Porque sin ustedes jamás soñaría en llegar tan lejos.

A mi abuela Conchis

Porque me enseña que el tesoro más grande del mundo es una familia unida.

AGRADECIMIENTOS

Un enorme agradecimiento a la Universidad Nacional Autónoma de México por todas las enriquecedoras experiencias académicas (y también las no tan académicas) que he vivido como estudiante desde que ingresé al CCH.

Al Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramon de la Fuente Muñiz” por permitir realizar las observaciones para este trabajo.

Un especial agradecimiento a todo el equipo del laboratorio de Cronoecología y Etología Humana. Al Dr. Jairo Muñoz por toda su paciencia y su apoyo desde que entre al laboratorio, porque además de ser un mentor en la investigación, también lo ha sido en cuestiones de la vida. Al Mtro. José Carlos Sánchez Ferrer por guiarme tan pacientemente en mis primeros pasos hacia mi vida profesional y a quien considero un amigo. A Javier Villanueva por hacer que mis días más grises desaparecieran en cuanto llegaba al laboratorio y por su incondicional apoyo académico y personal. Gracias a ustedes tres por aquellas tertulias vespertinas llena de buena plática y muchas carcajadas.

Mil gracias a Dafne, Zyanya, Ana Lucía y Urith ¡No podía olvidar estas divinas mujeres que aportaron tanto a este trabajo!

Aunque este ladrillo fue pequeño pero muy importante para el estudio, gracias a aquel matemático que tanto aprecio.

Por supuesto, gracias a mis padres por acompañarme en este camino y siempre creer en mí. A mi abuelo Noé por enseñarme que no hay edad para aprender algo nuevo. A mis padrinos, David y Tere, a mis tíos Noé y mis tías Claudia y Geraldine. A mis queridos hermanitos David y Luis. Gracias por brindarme su apoyo siempre.

Gracias a mis amigas y amigos que tuve la fortuna de conocer en mi paso por mi amada Facultad. Marisol, Karina, Chio y Jhony, que juntas vivimos tantas locuras.

No podría olvidar a las personas que encontré en mi vida universitaria y han sufrido los efectos colaterales en todo este tiempo de tesista. Mi hermana Marisol Aldana, un ángel Mercedes, a Luis y Jonathan; y a mi querida Lehrerin Silke.

Y finalmente un agradecimiento a los macacos, que ellos son los protagonistas de este trabajo.

“The study of behavior encompasses all of the movements and sensations by which animals and men mediate their relationships with their external environments-physical, biotic, and social. No scientific field is more complex, and none is more central to human problems and aspirations.”

Alexander, 1975

ÍNDICE

Introducción	6
Capítulo 1. Teoría de la Mente y la Toma de Perspectiva	8
1.1 Las habilidades cognitivas que conforman la Teoría de la Mente	9
1.2 Estudios de la Teoría de la Mente y la Toma de Perspectiva en primates	10
Capítulo 2. La evolución de las habilidades cognitivas sociales en los primates	15
2.1 Evolución de los sistemas sociales primates y las habilidades cognitivas	17
2.2 El cerebro y las habilidades cognitivas sociales	20
Capítulo 3. Macacos cola de muñón (<i>Macaca arctoides</i>)	25
3.1 Las conductas sociosexuales y el rango social de los macacos cola de muñón ...	26
Justificación	28
Pregunta	31
Objetivo General	31
Objetivos Específicos	31
Hipótesis	32
Capítulo 4. Metodología	
4.1 Ubicación y sujetos de estudio	33
4.2 Procedimiento.....	36
4.3 Análisis estadísticos	37
Capítulo 5. Resultados	
5.1 Determinación de la Jerarquía de los machos	39
5.2 Determinación de la frecuencia de las Interacciones Sociosexuales	41
5.3 Determinación de la Conducta de Monitoreo	45
Capítulo 6. Discusión	49
Conclusión	55
Referencias	57
Anexos	67

INTRODUCCIÓN

El poder interpretar la conducta de otros para predecir sus futuras acciones es una de las habilidades más complejas que tiene el ser humano. Estas habilidades son explicadas por la Teoría de la Mente y se propone que han evolucionado como una estrategia adaptativa (Blackmore, 2005; Call, 2001). Esta línea de investigación tiene como objetivo lograr el entendimiento y rastreo evolutivo de las habilidades sociales que los primates humanos y no-humanos han desarrollado (Baron-Cohen, 1999). Una de las hipótesis que explica la evolución de las capacidades cognoscitivas superiores de los primates es la exigencia de la vida social donde las interacciones están mediadas por la cooperación y la competencia inter e intra grupo (Call, 2001; Mondragón-Ceballos, 2002). En este trabajo se hablará de “primates” para referirnos a los grandes simios, los monos del viejo y nuevo mundo.

En 1978, Premack y Woodruff se preguntaron si los chimpancés (*Pan troglodytes*) tenían Teoría de la Mente. Realizaron sus experimentos con una chimpancé hembra adulta e intentaron averiguar si ella podía comprender los objetivos de un humano que intentaba alcanzar un objeto, entre otras tareas similares, obteniendo resultados negativos. Sin embargo, el hecho de que sus tareas se enfocaran en mostrar si la chimpancé podía atribuir estados mentales a un humano disminuyó la validez ecológica porque además los contextos utilizados no se encuentran en la vida natural de esta especie (Call y Tomasello, 2008).

Dos décadas después, diferentes investigaciones sobre cognición en primates ponderaron la evidencia y concluyeron que a pesar de que los primates podían usar señales observables para hacer predicciones acerca de las conductas futuras de otros, no había evidencia convincente de que cualquier primate no-humano representara los estados psicológicos subyacentes y no observables de otros (Rosati *et al.*, 2010). Posteriormente, otros estudios (Ferrari *et al.*, 2000; Hare *et al.*, 2000; Tomasello *et al.*, 1997; Tomasello *et al.*, 1994; Vick y Anderson, 2000) abordaron la cuestión de qué tanto sabían los primates acerca de los estados psicológicos de otros, obteniendo resultados más positivos debido a que los

experimentos estaban mejor adaptados a lo que un individuo podía encontrar en su ambiente natural (Call y Tomasello, 2008).

Para entender la evolución de la cognición social es necesario tomar en cuenta las habilidades cognitivas de los individuos en relación a su contexto socio-ecológico. Comparando los diferentes sistemas sociales y sus respectivos componentes, así como las dinámicas conductuales de cada especie, se puede lograr un mejor entendimiento de qué factores han moldeado la adaptación y supervivencia de los animales. El modelo socio-ecológico reconoce que los sistemas sociales representan propiedades emergentes de las interacciones conductuales individuales y las estrategias (Hinde, 1976). De esa manera, la conducta que los individuos de una especie tienen hacia otros es moldeada, por factores ecológicos, como la distribución de riesgos y recursos en el ambiente y sus interacciones (Kappeler y van Schaik, 2002).

Por último, uno de los retos que ha tenido la investigación en la Teoría de la Mente ha sido la creación de paradigmas con mayor validez ecológica que permitan determinar sus habilidades cognitivas sociales. Hattori *et al.*, (2007) señalan que es importante que la investigación en este campo desarrolle paradigmas en condiciones más naturales, cercanas a lo que los individuos encuentran en su medio ambiente. Es decir, investigando lo que comprenden los primates acerca de los estados mentales de otros conespecíficos reflejaría las demandas ecológicas y sociales, así como el proceso evolutivo de estas habilidades.

CAPÍTULO 1. TEORÍA DE LA MENTE Y LA TOMA DE PERSPECTIVA

Dentro de la investigación de la Cognición social hay una falta de acuerdo respecto a los conceptos y definiciones utilizados. Por ejemplo, Martins-Junior, *et al.*, (2011) plantean que la Cognición Social se refiere al conocimiento que tenemos de otras mentes y la propia, es decir, al entendimiento de las operaciones mentales que sostienen las interacciones sociales incluyendo la percepción e interpretación de las intenciones, disposiciones y la conducta de otros, así como la respuesta a estas conductas. La investigación de este campo se puede dividir en los siguientes dominios: el entendimiento de otros (Teoría de la Mente, empatía), el auto-entendimiento (control de impulsos, la reevaluación) y la interface entre el uno mismo y los otros. Martins-Junior *et al.*(2011) definen la Teoría de la Mente como la habilidad para inferir estados mentales, tales como creencias, deseos, intenciones, imaginación y emociones que provocan acciones. Sin embargo, ambas definiciones son muy ambiguas puesto que, específicamente no aclaran los límites entre los conceptos. Además de los problemas de definición conceptual, en las citas científicas se manejan como sinónimos de la Teoría de la Mente, la Lectura de la Mente, Mentalización, Psicología Popular y la Postura Intencional (Baron-Cohen, 1999). En el presente trabajo se utilizarán los términos Cognición Social y Teoría de la Mente como sinónimos para referirnos a las mismas habilidades cognitivas sociales.

1.1 Las habilidades cognitivas que conforman la Teoría de la Mente

La Teoría de la Mente es un término que fue propuesto originalmente por Premack & Woodruff (1978), y se refiere al conjunto de habilidades cognitivas que están involucradas en la atribución de estados mentales a otros. Debido a que estos estados mentales no son observables, el tener la capacidad de atribuírselos a otros con base en su conducta permite hacer predicciones de las futuras acciones de estos individuos (Premack y Woodruff, 1978). Los animales con dinámicas sociales complejas deben interactuar con otros con el fin de cooperar

y/o competir efectivamente. Por lo tanto, los organismos deben anticipar lo que otros harán por medio de la observación de su conducta y así tomar decisiones sobre su propio comportamiento (Call y Tomasello, 2008). Los componentes que conforman la Teoría de la Mente son el seguimiento de mirada (*gaze following*), la toma de perspectiva (*Perspective-taking*), la lectura atencional (*attention reading*), la comprensión de intenciones y la falsa creencia (*false-belief*) (Meunier, 2016).

El seguimiento de mirada, o también llamada atención conjunta o mirada referencial, es una parte fundamental para la regular las interacciones sociales (Meltzoff & Brooks, 2007; Teufel et al., 2010) donde dos o más personas dirigen su atención a una misma cosa (Schaffer, 2000). En el nivel más básico, diferentes especies de primates siguen espontáneamente la mirada de experimentadores o conespecíficos. Las conductas que subyacen al seguimiento de la mirada permite a los individuos aprovechar la información que otros han adquirido del mundo, es decir a percibir objetos importantes o situaciones sociales que otros han detectado a su alrededor, incluyendo fuentes de alimento, depredadores u otros miembros de la misma especie (Rosati et al., 2010).

En este trabajo, la toma de perspectiva se refiere a la atribución de percepciones de otros individuos, es decir a la habilidad de determinar lo que otro puede o no ver u oír (Premack y Woodruff, 1978). Bajo esta definición se entiende que la toma de perspectiva es clave para la existencia de la teoría de la mente; es decir, un individuo no podría atribuir intenciones, deseos y/o creencias sin antes atribuir capacidades perceptuales a otros. Esta toma de perspectiva se puede referir desde la atribución de percepciones hasta la capacidad individual de analizar la misma entidad desde múltiples perspectivas simultáneamente y reflejarse en el propio comportamiento y pensamiento (Tomasello y Call, 1997). Por un lado, el nivel 1 de la Toma de Perspectiva se refiere a la capacidad de discernir lo que otro individuo puede o no percibir desde su propio punto de vista. El nivel 2 es una capacidad más avanzada para formar una representación mental del conocimiento visual de otro, que se logra cuando un individuo entiende no solamente lo que puede o no ser visto desde un cierto punto de vista, sino también como un objeto está siendo visto o presentado (Meunier, 2016). Esta habilidad

puede ser útil en cualquier actividad donde la presencia de muchos individuos pueda crear condiciones de competencia, como forrajear o buscar pareja (Bräuer *et al.*, 2004; Péron *et al.*, 2011), en las cuales la decisión de un individuo de acceder o no a un recurso, está influenciada por la presencia de los demás individuos que aspiran al recurso. Atribuyendo percepciones a otros se puede deducir que es lo que conocen acerca de una situación, por ejemplo: dónde se encuentra la comida, cómo tener acceso o incluso si el otro individuo puede ganarlo antes (Call y Tomasello, 2008).

Por otra parte y debido a su complejidad, existen pocos paradigmas experimentales para abordar los otros componentes de la Teoría de la Mente (lectura atencional, comprensión de intenciones y la falsa creencia) en la investigación con animales no-humanos (Rosati *et al.*, 2010). La lectura atencional se define como la sensibilidad a la mirada de otros para reconocer sus estados atencionales. En un contexto comunicativo, hace que el intercambio sea más eficiente porque el individuo es capaz de optimizar la comunicación escogiendo el momento preciso para iniciarla. La comprensión de intenciones tiene dos niveles: la comprensión de intenciones hacia un objeto y la comprensión de intenciones hacia un agente. Por último, la atribución de falsas creencias se refiere al reconocimiento de que otros pueden tener creencias acerca del mundo que son diferentes a las propias (Meunier, 2016).

1.2 Estudios de la Teoría de la Mente y la Toma de Perspectiva en primates

Desde la pregunta inicial: “Does the chimpanzee have a theory of mind?”, (Premack y Woodruff, 1978), muchos estudios han intentado dilucidar si además de los chimpancés, otros primates no-humanos tienen habilidades cognitivas sociales relacionadas con la Teoría de la Mente. Gracias a esto se ha encontrado evidencia de que son capaces de utilizar señales sociales de maneras muy sofisticadas que sugieren la existencia de una Cognición Social, en especial se sabe que los primates son capaces de rastrear el parentesco y el rango social de los individuos a lo largo del tiempo (Cheney & Seyfarth, 1990; Silk, 2005).

En cuanto al seguimiento de mirada, en un estudio realizado por Itakura (1996) en once especies, incluyendo macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*), encontró que solamente los chimpancés y los orangutanes mostraban indicios de tener esta habilidad. Por su parte, Anderson y Mitchell (1999) compararon el comportamiento de los lémures *Eulemur macaco* y de los *M. arctoides*. Concluyeron que únicamente los macacos cola de muñón podían co-orientar visualmente con el experimentador, sugiriendo que podrían poseer un mecanismo conductual que es probablemente un precursor filogenético de la coorientación visual. La coorientación visual se presenta en infantes humanos en el primer año de vida y se ha hipotetizado como una habilidad precursora del mecanismo de atención compartida, un componente cognitivo en la construcción de la teoría de la mente (Woodward & Guajardo, 2002). Además, su estudio sugiere que un punto de partida para el rastreo evolutivo de los orígenes de los mecanismos atencionales relacionados con la Teoría de la Mente debería estar enfocado en los simios (monos del nuevo mundo, macacos del viejo mundo y grandes simios) en lugar de los prosimios, aunque en otro estudio algunas especies de lémures pudieron coorientarse con otros individuos de su misma especie durante conductas naturales (Shepherd y Platt, 2008).

En otro estudio de Tomasello, Call, y Hare (1998) pusieron a prueba la habilidad de seguir visualmente la mirada de otros hacia un objeto externo en cinco especies de primates: chimpancés (*P. troglodytes*), mangabeys (*Cercocebus atys torquatus*), macacos rhesus (*M. mulatta*), macacos cola de muñón (*M. arctoides*), y macacos cola de cerdo (*M. nemestrina*); los individuos de todas estas especies siguieron la mirada de otros para localizar la comida aproximadamente 80% del tiempo en los ensayos experimentales. Esto sugiere que estas especies son capaces de usar un tipo de “estructura atencional” de otros para obtener información acerca de eventos externos, sin embargo, es difícil concluir si estos primates entienden el significado de la mirada de otros en términos de estados atencionales o mentales involucrados.

En el caso del género *Macaca*, se ha encontrado que los monos Rhesus (*Macaca mulatta*) siguen la mirada y utilizan señales atencionales de otros monos

para orientar su propia atención a ciertos objetos. Emery *et al.* (1997) presentaron a dos macacos rhesus unas imágenes videograbadas de un macaco estímulo con su atención dirigida a uno o dos objetos idénticos. Con un análisis de movimiento ocular encontraron que ambos sujetos registrados examinaban el estímulo objetivo (el objeto o la posición que el macaco estímulo veía) con mayor frecuencia que un distractor (algo que el macaco estímulo no estaba viendo).

En el caso de la toma de perspectiva, se ha encontrado que los orangutanes (*Pongo pygmaeus*), los gorilas (*Gorilla gorilla*), los chimpancés (*P. troglodytes*) y los bonobos (*P. paniscus*) utilizan gestos visuales de súplica cuando un humano los ve cara a cara; sin embargo sólo los chimpancés y los bonobos parecen tener la sensibilidad de dirigir sus señales visuales de solicitud por comida a un humano con una orientación del cuerpo que le permita verlos (Liebal *et al.*, 2004). Es decir, sólo ellos utilizan sus gestos dependiendo de la posición corporal del otro; por ejemplo, los gestos visuales son más comunes cuando otros los ven, y las vocalizaciones son más comunes cuando la postura del cuerpo del otro sujeto no está dirigida hacia ellos. En otro estudio, también se observó que los monos capuchinos eran sensibles al hecho de si otros los veían o no, enfocándose en la orientación de la cara y de los ojos (si estaban abiertos o cerrados) (Hattori *et al.*, 2007; Hattori, Kuroshima, y Fujita, 2010).

El *P. pygmaeus* también puede inferir lo que otros pueden o no ver; en una tarea de competencia por alimento, los chimpancés decidían tomar el alimento cuando ciertas barreras bloqueaban la vista del experimentador, quien impedía que tomaran la comida si los veía (Hare *et al.*, 2000; Tomasello *et al.*, 1999). Por otro lado, con paradigmas de competencia social, también se ha encontrado que los chimpancés tienen la habilidad de inferir lo que otros pueden o no ver. En este caso un chimpancé subordinado debía competir por comida contra un chimpancé dominante. Los resultados indicaron que los subordinados preferían tomar la comida cuando tenían una clara ventaja en la cual el dominante no veía donde estaba la comida (Hare *et al.*, 2000; Hare *et al.*, 2001). Además, en una condición donde el macho dominante era cambiado por otro menos dominante sin que el subordinado viera el cambio, era más probable que este último tomara la comida.

Según Call (2001), estos resultados indican que los subordinados atribuían que el nuevo dominante no había visto dónde estaba la comida, es decir eran sensibles a lo que el competidor había o no visto durante el ensayo. Además, estos estudios muestran que estas especies saben cuándo es más probable tener éxito y cuándo es más probable que fallen en la obtención de una recompensa y de esta manera los individuos ajustan su comportamiento de acuerdo al contexto.

Otro estudio con *M. mulatta* concluyó que esta especie de macacos toma en cuenta las señales acústicas que pueden cambiar el estado atencional de otros en una tarea de competencia por alimento. Santos *et al.* (2006) presentaron a los monos la oportunidad de tomar uvas en presencia de un competidor humano que estaba mirando hacia otro lado. Algunas uvas estaban en un contenedor silencioso y la otra estaba en un contenedor ruidoso. Ellos observaron una clara preferencia por los contenedores que no hacían ruido y, por lo tanto, que no alertaban al humano de la presencia del macaco.

De esta manera, se puede concluir que los primates tienen la capacidad de detectar que sus congéneres son seres animados con acciones dirigidas a un objetivo, es decir que tienen un buen entendimiento del comportamiento de los otros que son objetos sociales con los cuales uno puede interactuar, comunicarse e intercambiar información (Tomasello y Call, 1997). Tomasello *et al.* (1998) sugieren que además para que se encuentre una explicación ecológicamente válida, se debe investigar el entendimiento de los primates de la mirada y los posibles estados mentales de los individuos de su misma especie y no de los humanos.

Aparte de los primates, otros ejemplos de estudios con animales no-humanos demuestran que tienen habilidades cognitivas sociales muy sofisticadas. La sensibilidad al estado atencional de otros ha sido encontrada en diferentes especies; por ejemplo, los perros toman en cuenta las propiedades de diferentes obstáculos (orientación, forma y tamaño) para lograr obtener comida que les es prohibida en presencia de un humano, prefiriendo tomar la comida cuando ciertas barreras bloquean el acceso visual del humano (Bräuer *et al.*, 2004; Call *et al.*, 2003). Los delfines (*Tursiops truncatus*) (Herman *et al.*, 1999) demuestran

entender el gesto de señalar de los humanos como una referencia hacia un objeto en su hábitat. Las aves arrendajos (*Aphelocoma coerulescens*) (Emery y Clayton, 2001) pueden recordar qué, dónde y cuándo escondieron comida, de ellos mismos y la de sus congéneres, así pueden robarles cuando se da la oportunidad y de la misma manera pueden ajustar sus estrategias para ocultar su comida evitando que les roben. En un experimento que utilizó el paradigma de seguimiento de mirada, se demostró que los cuervos (*Corvus corax*) que han sido criados por humanos rastrean la mirada del experimentador, lo que les permite orientarse y reacomodarse de acuerdo a la posición de una barrera visual (Bugnyar y Lorenz, 2004). Finalmente, los caballos (*Equus caballus*) pueden discriminar señales atencionales de los humanos, incluyendo la mirada, para pedir comida (Proops y McComb, 2010).

CAPÍTULO 2. LA EVOLUCIÓN DE LAS HABILIDADES COGNITIVAS SOCIALES EN LOS PRIMATES

Para entender la evolución de la cognición social es necesario tomar en cuenta las habilidades cognitivas de los individuos relacionadas al contexto socio-ecológico. Comparando los diferentes sistemas sociales y sus respectivos componentes, así como las dinámicas conductuales que cada especie tiene, se puede lograr un mejor entendimiento de qué factores han moldeado la adaptación y supervivencia de los animales. Por lo tanto, en este trabajo se toma en cuenta la evolución del cerebro primate y la Teoría Socio-ecológica en Primates para entender su relación con la organización social, la Hipótesis del Cerebro Social y la Hipótesis de la Inteligencia Maquiavélica para contextualizar la relación que tienen las estrategias conductuales de los individuos con la cognición social.

Existen más de 180 especies de primates, los cuatro grupos principales de primates son prosimios, los monos del nuevo mundo, los monos del viejo mundo y los grandes simios. Estos primates emergieron hace aproximadamente 60 a 80 millones de años (Tomasello y Call, 1997), el último ancestro que compartió el humano con los chimpancés fue hace 8 millones de años aproximadamente, con los orangutanes hace 16 millones de años, con los monos del Viejo Mundo (al cual pertenece el *M. arctoides*) hace 30 millones de años, con los monos del Nuevo Mundo hace 40 millones de años y con los prosimios hace 60 millones de años (Byrne, 2000). De esta manera, en términos genéticos, los chimpancés tienen el parentesco más cercano con los humanos, seguido de los gorilas, orangutanes, los monos del viejo mundo y por último los monos del nuevo mundo, respectivamente (Fig. 1). Esto es corroborado por otras pruebas moleculares como la comparación de secuencias proteicas, dónde se compara el porcentaje de diferencia en las cadenas de aminoácidos; así como las pruebas inmunológicas, dónde se realizan mediciones indirectas de las diferencias de los aminoácidos entre proteínas homólogas de dos especies (Mckee *et al.*, 2016a; Russell y Fleagle, 1987; Tomasello y Call, 1997).

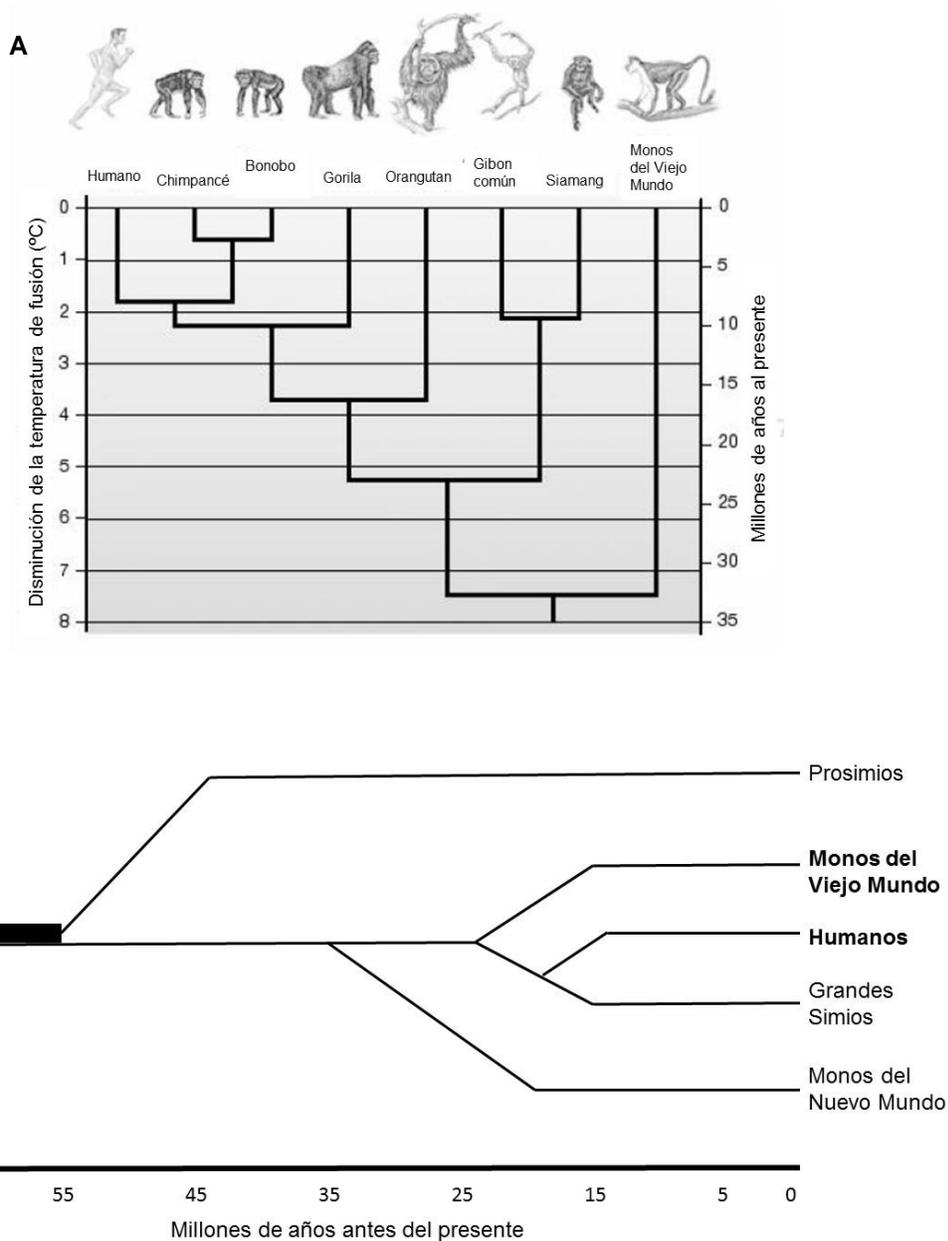


Fig. 1 (A) Relación evolutiva entre los primates con base en las temperaturas de fusión del ADN (McKee *et al.*, 2016a). (B) Cronología aproximada de la evolución de los primates (basado en Tomasello y Call, 1997)

Este orden primate, al que los humanos pertenecemos, comparte elementos que nos ayuda a comprender mejor el desarrollo de este grupo y su complejización cerebral, de esta manera, los primates son un modelo adecuado para contribuir al entendimiento de la evolución de la organización cerebral y la encefalización en el proceso de hominización (Platas, 2006).

Con el fin de contextualizar el proceso evolutivo del cerebro primate, el modelo de Paul MacLean (1990) describe de manera muy general la organización del sistema nervioso central en tres niveles:

- Cerebro reptiliano, corresponde a la médula espinal y el tallo cerebral con la formación reticular como elemento integrado, los comportamientos involucrados son generalmente instintivos (el sexo, la agresión y la búsqueda de alimento).
- Cerebro paleomamífero, encontrado en los mamíferos tempranos, de mayor complejidad estructural y funcional, principalmente en las porciones caudales. Este nivel está involucrado en la experiencia y la expresión de emociones.
- Cerebro neomamífero, que comprende la corteza cerebral (neocorteza), de aparición tardía en la evolución y con implicaciones considerables de estructura y función en el cerebro primate. Su crecimiento pronunciado ha cubierto a las estructuras corticales antiguas como la corteza entorrinal y ella a su vez a las formaciones más antiguas aún, colocándolas en las regiones más profundas y mediales del lóbulo temporal. Las regiones centrales sensoriomotoras de la corteza condicionaron que las áreas de nueva aparición fronto parietales migraran hacia posiciones más frontales y parietales (Rilling, 2008).

Una de las características que se debe resaltar en los primates es que tienen los cerebros más grandes (en peso) en comparación con otros mamíferos terrestres, tomando en cuenta la relación talla-peso, así como su complejización (Fleagle, 1998). El principio de encefalización se refiere a este aumento del cerebro y su reorganización por el incremento de la neocorteza, que es un factor importante en la evolución de las habilidades cognitivas sociales (ver figura 2).

2.1 Evolución de los sistemas sociales primates y las habilidades cognitivas

Las habilidades cognitivas humanas son resultado de una tendencia conjunta de diversos factores en la evolución del orden primate, entre los cuales

se resalta el incremento en el tamaño de la corteza cerebral, especialmente en el neocórfalo o neocorteza, así como el desarrollo de la vida en grupo y con ella los sistemas sociales complejos que varían en cada especie (Platas, 2011). Dentro de estos sistemas, las interacciones requieren de conductas sociales flexibles, las cuáles requieren de cognición social, es decir, la habilidad de construir representaciones de las relaciones entre uno mismo y otros para guiar flexiblemente la conducta social. Estas habilidades han sido moldeadas a lo largo de la evolución de los primates (Adolphs, 2001).

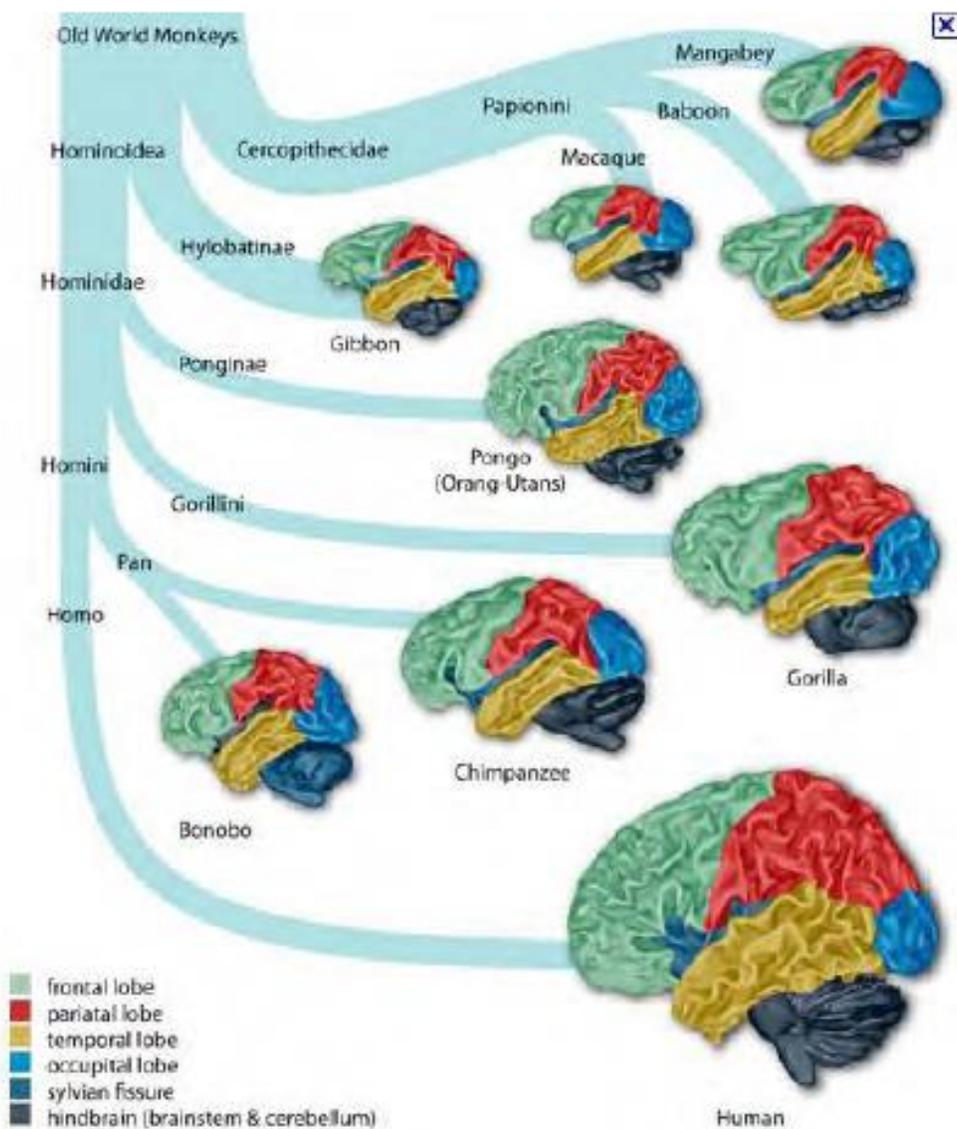


Fig. 2 Panorama evolutivo de la superficie del cerebro de los antropoides exceptuando a los monos del nuevo mundo. Las diversas estructuras han sido coloreadas para su mejor orientación. Tomado de Platas (2011).

Tomasello y Call (1997) explican que los organismos se adaptan a los cambios en su medioambiente en muchas formas, las cuales pueden ser clasificadas en dos clases: las adaptaciones morfológicas, que son los cambios físicos del cuerpo; y las adaptaciones conductuales, que son los cambios en la manera que los organismos interactúan con su medio ambiente. En estas adaptaciones conductuales se ven reflejadas las adaptaciones cognitivas, las cuales pueden estar estrechamente enfocadas en un problema adaptativo específico, o bien ser más ampliamente aplicable a un número de diferentes problemas adaptativos. El prototipo de una adaptación cognitiva es una adaptación conductual en la cual procesos perceptuales y conductuales son organizados flexiblemente, donde un individuo toma decisiones con base en su situación actual y su objetivo; donde también se involucran algún tipo de representación mental que va más allá de la información dada para dirigir la percepción.

Para entender los alcances de la filogenia en la evolución de la conducta social es crucial un análisis ecológico de la organización social (Alexander, 1974; Wrangham, 1987). No existe un consenso sobre cómo evolucionó la organización social de los primates, sin embargo, se ha propuesto que las presiones ecológicas son los principales factores que dieron como resultado las pautas conductuales sociales actuales (Barrett y Henzi, 2005). van Schaik (1989) propuso una teoría general en la cual la evitación de depredadores y la competencia por comida juegan roles muy importantes, en especies donde hay una presión relativamente alta que fuerza la cohesión de los grupos y donde la competencia intragrupal es un factor importante en la organización social. Con el objetivo de entender mejor su funcionamiento, los investigadores se han preguntado cómo evolucionaron y cuáles fueron los factores que desencadenaron las conductas que caracterizan cada tipo de interacción en un sistema social (Tomasello y Call, 1997). De esta manera, el modelo socio-ecológico relaciona las conductas adaptativas y relevantes de los individuos, como el forrajeo, la evitación de depredadores, el apareamiento y el cuidado parental, con las características de un sistema social (Alexander, 1974; Hinde, 1976).

Kappeler y van Schaik, (2002) con su teoría socio-ecológica de los primates, explican que un sistema social se compone de un conjunto de animales de una misma especie que interactúan regularmente entre ellos más que con miembros de otras sociedades. Los aspectos que componen un sistema social son:

- La organización social: se refiere al tamaño, la composición sexual y la cohesión espacio-temporal de una sociedad.
- Los sistemas de apareamiento: describe las interacciones sexuales entre las parejas. Tiene un componente social y uno genético.
- Estructura social: se refiere a los patrones de las interacciones sociales y las relaciones resultantes entre los miembros de una sociedad.

Dentro de una estructura social con patrones de interacción complejos, como el que existe en el macaco cola de muñón, existen diversas habilidades cognitivas que se vinculan con las conductas entre los individuos de un grupo (Díaz, 1994; Hinde, 1976). Muchas especies viven en sociedades conformadas por múltiples individuos donde las posibilidades de sobrevivir son mayores, sin embargo, también se genera competencia dentro del grupo. Los ambientes sociales son más complejos, menos predecibles y más sensibles al comportamiento de uno mismo, donde en un contexto funcional particular, una adaptación cognitiva involucra el control activo individual de aspectos conductuales y perceptuales de una interacción con su medio ambiente (Tomasello y Call, 1997).

2.2 El cerebro y las habilidades cognitivas sociales

Las habilidades cognitivas de los individuos, la encefalización y la complejidad de la dinámica social de la especie tienen una relación estrecha. Una de las hipótesis que intenta explicar la complejidad y tamaño del cerebro humano es la Hipótesis del cerebro social, la cual resalta las presiones particulares que los individuos de una especie adaptada a las interacciones sociales podrían haber tenido que enfrentar, desde el engaño hasta la cooperación como métodos para

obtener comida y proteger la descendencia (Dunbar, 1998). Dunbar (1996) sugiere una relación entre el tamaño de la neocorteza cerebral y la conformación de los grupos, esto debido a que un individuo en un grupo social debe de estar analizando continuamente la información de este medio en constante cambio. Esta relación tiene que ver más con la calidad de las relaciones sociales que con el número de tales relaciones. Por otro lado, la Hipótesis de la Inteligencia Maquiavélica (Whitten y Byrne, 1988) recalca que la vida social de los primates es la causa mayor de la evolución del cerebro. Por medio de diversas estrategias sociales que fueron evolucionando en los primates, los individuos intentan maximizar su éxito reproductivo por medio del uso a conveniencia de conductas agonistas o cooperativas dependiendo de la situación (Byrne, 2000; Mondragón-Ceballos, 2002).

En este tipo de ambientes sociales donde muchos factores cambian rápidamente en el tiempo, se necesita de estructuras cerebrales que permitan a los individuos procesar los patrones complejos de información (Adolphs, 2001; Deaner, *et al.*, 2007; Dunbar, 1996; Jolley, 2013; Mckee, *et al.*, 2016a). La supervivencia de los primates depende de la habilidad de socializar con los integrantes de su grupo, donde el reconocimiento y la diferenciación del parentesco, amigos y parejas, se convierte en una habilidad muy importante (Mckee, *et al.*, 2016b).

Si hablamos de las diferencias entre el cerebro humano y la de otros animales, en el caso de los grandes simios su cerebro equivale del 25 al 35% del tamaño de un cerebro humano (Adolphs, 2009). De hecho, se ha propuesto que la restructuración del cerebro humano fue un componente que apareció a principios de nuestra evolución, a pesar de que los primeros homínidos tenían cerebros más pequeños que los cerebros humanos modernos (Beran, Gibson, y Duane, 2000). Por otro lado, en el caso de las áreas que están involucradas con la cognición social se ha encontrado que a pesar que el tamaño de la corteza prefrontal como un todo no es diferente en humanos y grandes simios (Semendeferi, Schenker, y Damasio, 2002), los humanos tienen una corteza frontal polar comparablemente más amplia, así como incrementos sutiles en las cortezas insular y temporal

(Semendeferi y Damasio, 2000). También se ha sugerido que la prevalencia de las conductas prosociales, específicamente las conductas de emparejamiento, explican más la varianza del tamaño del cerebro que otros tipos de complejidad social (Adolphs, 2009).

Existen diversos trabajos que relacionan diferentes habilidades cognitivas de las representaciones y los procesos que permiten atribuir los estados mentales, y la arquitectura neural en humanos, utilizando diversas técnicas de neuroimagen con individuos normales, así como individuos con daño cerebral, con autismo o con tendencias psicópatas (Adolphs, 2009; Blair y White, 2013; Koster-Hale y Saxe, 2013; Samson y Michel, 2013). Desafortunadamente, nuestro conocimiento de la relación cerebro-conducta en los primates es preliminar, aunque sea ha logrado mayores avances en el entendimiento de los mecanismos neurales subyacentes a la conducta social en otras especies de mamíferos (como los roedores) (Maestripieri, 2010).

Las habilidades cognitivas de la teoría de la mente en humanos comprenden regiones neuronales que participan en distintas estrategias que tienen como objetivo entender los estados internos que predicen el comportamiento de otros (Adolphs, 2009). La habilidad de reconocer, manipular, y comportarse con respecto a la información social relevante requiere de sistemas neurales que procesen la percepción de las señales sociales y que conecten esa percepción a la motivación, a las emociones y a la conducta adaptativa. Los procesos que modulan la respuesta conductual en la cognición social son la memoria, la toma de decisiones, la atención, la motivación y la emoción, que son utilizados dependiendo de los estímulos sociales relevantes (Adolphs, 2001).

Por otro lado, Blair y White (2013) resumen que las regiones neurales consideradas críticas para mediar la teoría de la mente incluyen la corteza medial frontal, la unión temporo-parietal, la corteza cingulada posterior y el lóbulo temporal.

Por su parte, Adolphs (2001, 2003) explica los procesos componentes de la cognición social; en primer lugar, en el extremo de entrada, la cognición social

aprovecha los mecanismos neurales de la percepción, el reconocimiento y la evaluación de los estímulos, las cuales proveen de información para la construcción de representaciones centrales complejas del entorno social. Ciertas regiones en el lóbulo temporal (Blair y White, 2013), como el giro fusiforme y el surco temporal superior, trabajan en conjunto con una red de estructuras que incluye la amígdala, la corteza orbitofrontal, la corteza cingulada anterior y posterior, y la corteza somatosensorial derecha. Los procesos centrales de la cognición social se modulan por sistemas efectores, que incluyen las cortezas motoras y premotora, los ganglios basales; así como los sistemas involucrados en la respuesta emocional, como son el hipotálamo y la materia gris periacueductal. Por último, la percepción social y la conducta social están causalmente conectados como aspectos de la comunicación social (Fig. 3). Sin embargo, este mismo autor concluye posteriormente que las estructuras neurales de la cognición social tienen límites difusos y componentes vagamente especificados. Un ejemplo es que ciertas áreas de la Red de Modo Predeterminado se activan en ciertas tareas relacionadas a la Teoría de la Mente, y se ha propuesto que se debe a la participación de estructuras hipocampales y estructuras mediales temporales en la Red de Modo Predeterminado, es decir, los procesos que subyacen la memoria episódica y las simulaciones mentales, también lo hacen en la Red de Modo predeterminado (Mars *et al.*, 2012).

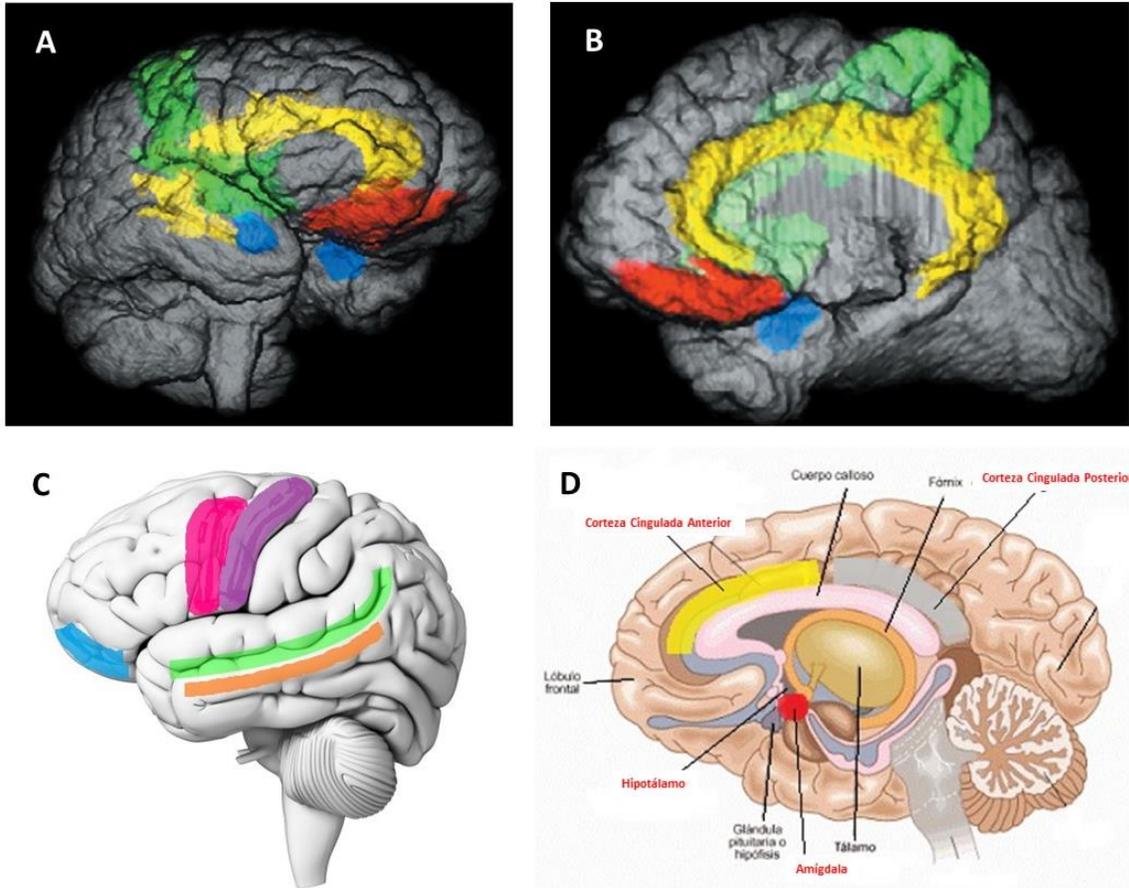


Fig. 3 (A y B) Neuroanatomía de la cognición social en humanos (Adolphs, 2001). Se muestra sólo algunas de las estructuras más centrales: la amígdala (azul), la corteza prefrontal ventromedial (rojo), la corteza cingulada (amarillo), y cortezas somatosensoriales (verde) relacionadas, en el hemisferio derecho. (C) Vista sagital de la corteza cerebral donde se resalta el giro fusiforme (naranja), el surco temporal superior (verde), la corteza orbitofrontal (azul) y la corteza motora (morado) y premotora (rosa). (D) Corte sagital medial con las estructuras involucradas en la respuesta emocional (rojo).

CAPÍTULO 3. MACACOS COLA DE MUÑÓN (*Macaca arctoides*)

Los macacos cola de muñón son una especie originaria del sureste de Asia, territorio que comprende los países de China, India, Burma, el oeste de Malasia, Tailandia, Vietnam, este de Bangladesh y la Península de Malayo. Esta especie vive en selvas perennifolia subtropicales con climas húmedos (Choudhury, 2002; Fooden, 1990).

Estos primates pertenecen a la familia Cercopithecidae, entre machos y hembras hay un dimorfismo sexual, siendo los machos más grandes que las hembras (Fooden *et al.*, 1985; Fooden, 1990), tienen cuerpos anchos de talla mediana (entre 50.8 cm en hembras y 58 cm en machos), su pelaje es de colores variantes que va desde negro hasta tonos rojizos. La cara y la región perineal carecen de pelaje y son de un color rosa brillante o rojo; sin embargo, la cara puede presentar manchas color marrón (Fooden, 1967, 1990; Preston-Mafham y Preston-Mafham, 1992) (Fig. 4).



Fig. 4 Algunos miembros de la colonia de Macacos cola de muñón en el recinto del INPRFM.

Los macacos cola de muñón viven en grupos de 12 hasta 60 individuos en vida libre, donde se encuentran machos y hembras adultos, juveniles e infantes. Normalmente, las hembras se quedan en su grupo de origen toda su vida (filopatría) y los machos dejan el grupo cuando alcanzan la madurez sexual. Mantienen estructuras sociales lineales (Díaz, 1985) con una jerarquía

establecida, con un rango reforzado por el contacto físico agresivo. Cuando los machos jóvenes llegan a un nuevo grupo pelean con el fin de establecer su rango en la jerarquía (Maestripieri, 1996). Se comunican principalmente de manera visual y vocal (Fooden, 1990; Maestripieri, 1996).

En vida libre, los macacos cola de muñón se aparean durante los meses de octubre y noviembre. Sin embargo, en cautiverio no presentan estacionalidad para la reproducción (Brereton, 1994a; Estrada y Estrada, 1984).

Se les ha considerado como una especie muy sociable (Call, Aureli, y de Wall, 1999); se ha encontrado que, en comparación con otras especies de primates, los macacos cola de muñón invierten el 90% del tiempo de vigilia en actividades sociales. De hecho, esta especie llama la atención por sus conductas de reconciliación, entre otras que implican una dinámica social compleja como son apoyo, amenazas conjuntas, ataque en conjunto, así como las interacciones sexuales. Estas conductas son interesantes por las habilidades cognitivas que, se sugiere, requieren de funciones cognitivas superiores (de Wall, 1989).

3.1 Las conductas sociosexuales y el rango social de los macacos cola de muñón

Esta especie tiene un sistema de apareamiento multimacho/multihembra, donde las hembras y machos se aparean con un número de parejas de manera lábil, donde el rango social y otros factores limitantes (como la edad) dentro del grupo influyen en quienes participan en una relación sexual, la cual es de corto plazo. Estas relaciones sexuales son selectivas y ocurren de manera preferencial entre individuos en periodos de receptividad (Dixson, 2009).

Las relaciones de dominancia se refieren a la prioridad que tiene un individuo sobre otro para acceder a un recurso, como es territorio, alimento, pareja, etc. (Bernstein, 1981). Se dice que un individuo es dominante cuando tiene prioridad sobre otro, el cual es el subordinado. Esta relación de dominancia se establece por encuentros agresivos, aunque puede que los individuos recurran a otras estrategias que eviten este tipo de interacciones (Goodenough, McGuire, y Wallace, 1993).

Dentro de un grupo social con una jerarquía cada individuo tiene una posición relativa, es decir un rango, que es determinado por las interacciones, normalmente agonistas, de unos individuos hacia otros (Wittenberg, 1981). En una jerarquía establecida, el macho con el rango más alto se le llama macho alfa (McFarland, 2014).

Entre las ventajas que puede brindar una posición de dominancia está el acceso a las hembras y en los macacos cola de muñón el macho alfa monopoliza las oportunidades de apareamiento con las hembras. Se ha reportado que las conductas copulatorias de los machos subordinados son inhibidas por la presencia de machos con mayor rango jerárquico que ellos (Estep et al., 1988; Fooden, 1990), estas conductas sociosexuales de los machos hacia las hembras están correlacionadas con su rango social, siendo más frecuentes y de mayor duración en los machos más dominantes (Brereton, 1994a; Cerda-Molina, Hernández-Lopez, Rojas-Maya, Murcia-Mejía, y Mondragón-Ceballos, 2006). Además, ha sido reportado que cuando los machos dominantes interrumpen las conductas de apareamiento de los subordinados, puede haber agresiones hacia uno o ambos individuos implicados en la cópula (Drukker et al., 1991).

Aunque los machos y las hembras pueden iniciar el cortejo, los machos son más activos en las conductas sexuales. Las hembras hacen contacto visual y realizan una presentación de su región perineal (Fig. 5). Los machos se aproximan a las hembras y se sientan junto a ellas, castañetean sus dientes y en ocasiones pueden dirigir conductas agresivas a las hembras. Cuando una pareja está copulando otros miembros pueden hostigarlos, lo que se ha explicado como una estrategia reproductiva en contra de los implicados en la cópula (Brereton, 1994b).



Fig. 5 A la izquierda una hembra le hace una presentación de su región perineal a un macho (Presentación pudenda) y el procede a inspeccionarla.

Por lo tanto, como las hembras son un recurso limitado para los subordinados, la toma de perspectiva podría ser la estrategia que les permite competir y lograr aparearse sin que el macho alfa los vea, por ejemplo, los machos subordinados tendrían que interactuar sociosexualmente con las hembras solamente cuando el alfa no los ve y además presentar conductas que tengan relación con la toma de perspectiva, como el monitoreo de la presencia del macho alfa. Es decir, un macho subordinado debe prestar atención a la presencia o ausencia del macho alfa cuando va a acercarse a una hembra.

JUSTIFICACIÓN

Existe un gran interés en trazar la evolución de las habilidades cognitivas sociales relacionadas a la teoría de la mente por su importancia central en la conducta del humano. Sin embargo, la creación de paradigmas ha sido un reto para la investigación en cognición social. La propuesta teórica mejor aceptada para explicar el origen de la inteligencia de los primates menciona que la dinámica social de estos animales es lo suficientemente compleja para influir en la evolución cognitiva de los primates (Rosati *et al.*, 2010). Es claro que los primates no-humanos perciben y reaccionan al comportamiento de otros. Su entendimiento social va más allá de la percepción del comportamiento superficial, son capaces de entender cómo los estados psicológicos de otros producen una acción intencional, es decir que son capaces de abstraer conocimiento de esas situaciones (Call y Tomasello, 2008; Call, 2001).

En el caso de la toma de perspectiva, el saber y aprovechar lo que otros pueden o no ver tiene muchas ventajas para los animales que viven en grupos sociales. Por ejemplo, esta habilidad facilita obtener información de otros miembros del grupo en situaciones de competencia por recursos (Bräuer *et al.*, 2004), en el caso de los subordinados, si saben que otros pueden verlos o no, sería ventajoso para decidir si se aproximan a una hembra sin la presencia del macho alfa. Por lo tanto, podría ser que la toma de perspectiva sea una habilidad que los machos subordinados de un grupo utilicen para tener la posibilidad de copular con las hembras sin ser descubiertos por el macho alfa y recibir un castigo.

A pesar de la robusta evidencia de que los grandes simios tienen cierto entendimiento de la naturaleza de la atención de otros, los resultados son variables en monos. Esto sugiere la importancia del tipo de tareas conductuales y contextos utilizados, es decir la validez ecológica (Rosati *et al.*, 2010). Es importante resaltar que la mayoría de los estudios mencionados estaban enfocados en saber si los individuos eran capaces de reconocer el estado

atencional y de atribuir percepciones a un humano, en un contexto de competencia por alimento. Aunque es difícil poder hacer estudios con individuos en vida libre para lograr una completa validez ecológica, con el fin de acercarnos cada vez más al entendimiento de las habilidades cognitivas sociales, el primer paso es investigar qué pasa en una dinámica donde los sujetos tengan que atribuirles estados mentales a conoespecíficos, como se ha hecho en los nuevos paradigmas experimentales.

Por otro lado, estas habilidades cognitivas tienen que presentarse además en otros contextos además de la competencia por alimento. De esta manera, el objetivo del presente trabajo es dilucidar si el nivel 1 de la toma de perspectiva (véase pág. 6) es utilizada en un contexto de competencia intrasexual entre los machos de una colonia de macacos cola de muñón, ya que el acceso a las hembras es monopolizado por el macho alfa del grupo, quien impide que otros machos copulen con las hembras. La toma de perspectiva se observará en las estrategias de monitoreo de la presencia del macho alfa en las interacciones sociosexuales que los machos subordinados tienen con las hembras. Estas estrategias de monitoreo se verían reflejadas en los patrones conductuales de los machos subordinados para no ser descubiertos, los cuales deben de verse afectadas en su frecuencia dependiendo de las condiciones en las que se encuentren.

PREGUNTA

¿El nivel 1 de la toma de perspectiva (véase pág. 6) es una habilidad cognitiva que utilizan los machos *M. arctoides* subordinados, en sus interacciones sociosexuales con las hembras para no ser vistos por el macho alfa?

OBJETIVO GENERAL

Conocer si el nivel 1 de la toma de perspectiva es una habilidad utilizada por los machos subordinados en las interacciones sociosexuales con las hembras para no ser vistos por el macho alfa.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la jerarquía de los machos en una tropa de macacos cola de muñón en cautiverio.
2. Conocer si los machos subordinados tienen más interacciones sociosexuales con las hembras cuando el macho alfa no los ve.
3. Conocer si los machos subordinados tienen conductas de monitoreo que les permita determinar la presencia del macho alfa al interactuar sociosexualmente con una hembra.

HIPÓTESIS

H1: Si los machos subordinados tienen el nivel 1 de la toma de perspectiva, entonces van a interactuar sociosexualmente con las hembras del grupo, cuando el macho alfa no puede verlos.

H2: Sí los machos subordinados tienen el nivel 1 de la toma de perspectiva, presentarán la conducta de monitoreo de la presencia del macho alfa que se modificará dependiendo la condición.

CAPÍTULO 4. METODOLOGÍA

4.1 Ubicación y sujetos de estudio

Se realizaron registros de la conducta de 9 machos adultos (RU, DF, AL, JA, ES, PO, FO, RE y GA) y un juvenil (FA) que pertenecen a un grupo de 27 macacos cola de muñón (*M. arctoides*) que se encuentran en cautiverio exterior en el Departamento de Etología del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz, de la Ciudad de México. Además de los machos adultos, el grupo está conformado por 10 hembras adultas y 3 infantes (2 machos y 1 hembra).

Esta colonia de macacos se encuentra en 4 jaulas al aire libre en el edificio de Investigaciones en Neurociencias. Las jaulas tienen una forma trapezoidal de 6.22 x (1.50 base menor x 6.22 base mayor) x 6.3m. En la pared del fondo se encuentran dos plataformas de 6.22 x 1 m cada una, colocadas a 1.45 y 3.2m de altura, respectivamente. Para el acceso a las plataformas y al techo hay una serie de tubos que van desde el suelo hasta el techo. Hay dos pequeñas salientes (1 x 0.75 m) adosadas a cada una de las paredes laterales, a una altura de 3.4 m. Los macacos tienen acceso a ellas por unas escaleras empotradas en la pared (Fig. 6) (Carrillo Martinez, 2005; López-Lujan *et al.*, 1988). Cada una de estas salientes tiene una puerta que se abre y cierra manualmente desde el observatorio y con la cual se les limita a los macacos el acceso a las otras jaulas. En la primera y cuarta sección se encuentra una jaula, a la cual los investigadores pueden entrar y realizar los manejos necesarios con los macacos. Cada jaula tiene un bebedero y los monos tienen acceso *ad libitum* al agua. Parte del enriquecimiento ambiental consiste en un columpio central en cada jaula que pende desde el techo, en las jaulas 2 y 3 hay una resbaladilla a nivel de piso y una estructura de círculos de metal sobre una de las paredes laterales en las jaulas 1 y 4.

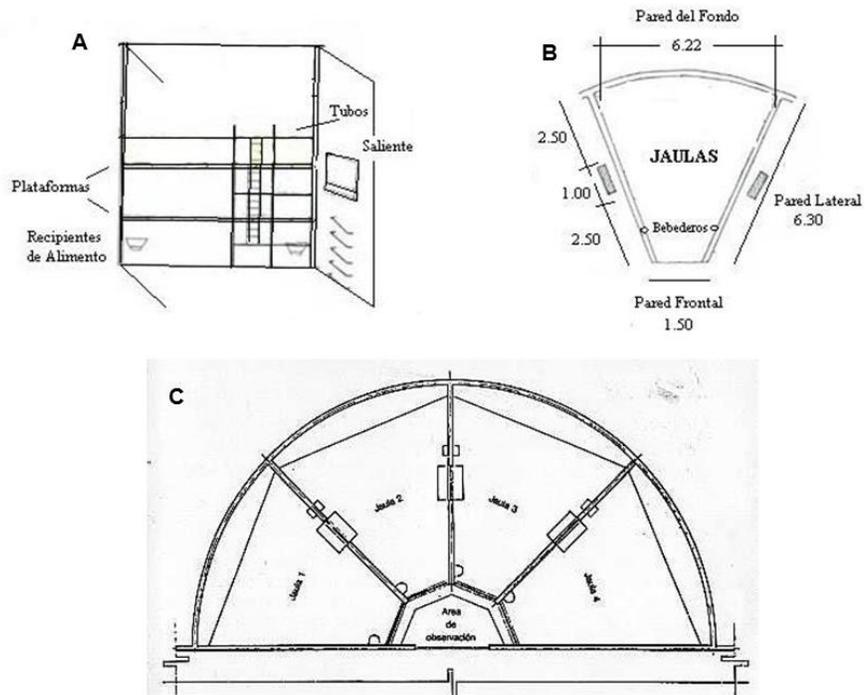


Fig. 6 Esquemas y fotografías de las jaulas. (A) Esquema de la vista frontal de una jaula. (B) Esquema de la vista superior de una sección de las jaulas. (C) Esquema de la vista superior de las cuatro jaulas.

De esta manera, el acceso visual de los monos es restringido a la jaula en la que se encuentren y para poder moverse de una jaula a otra deben cruzar por la ventanilla descrita. Es decir, el macho alfa puede ver a los subordinados si están en la misma jaula, además cuando las puertas están abiertas, tiene acceso libre a todas las jaulas, lo que hace más probable ver a un subordinado en una interacción sociosexual. Por lo tanto, para conocer si los machos subordinados pueden percibir que el macho alfa puede verlos se consideraron dos factores: las puertas (si estaban abiertas o cerradas) y la presencia del macho alfa, es decir, se consideraba como “presente” si se encontraba en la misma jaula donde se llevaba a cabo la interacción sociosexual del macho subordinado, y “ausente” si se encontraba en una jaula distinta al macho subordinado que estaba realizando una interacción sociosexual. Las características del recinto les brindan a los machos subordinados la oportunidad de tener interacciones sociosexuales con las hembras sin que el macho alfa los vea. Este recinto está dividido en cuatro secciones por muros que son un obstáculo visual, de manera que los monos sólo pueden percibir lo que pasa en la misma jaula donde estén. Sin embargo, en cada muro hay una ventanilla con puertas por la cual es posible moverse entre las secciones y es el único acceso visual hacia otras jaulas. Para las observaciones se tomaron en cuenta dos condiciones: la presencia del macho alfa y las puertas de las ventanillas, es decir si estaban abiertas o cerradas. De esa manera, también se observó si la frecuencia de las conductas de monitoreo se veía afectada debido a que los machos subordinados necesitan o no monitorear la presencia del macho porque las puertas de cada sección impiden que los vea y que entre a la misma jaula.

La toma de datos se realizó desde el observatorio donde se tiene acceso visual a todos los lugares que usan los individuos, sin que estos se vean perturbados. El observatorio consta de unas ventanas de 1.70 x 1.70 m en la pared frontal a las plataformas de las jaulas, situado a una altura de 4 m (López-Lujan *et al.*, 1988). El aseo de las jaulas era de lunes a sábado entre las 9 y 10 h. Posteriormente se alimentaba a los animales, principalmente con frutas y verduras de temporada y la dieta se complementa con alimento comercial para primates.

4.2 Procedimiento

Con el fin de determinar el rango jerárquico de todos los machos de la colonia se registraron sus interacciones agonísticas, y paralelamente se registraron sus interacciones sociosexuales y la conducta de monitoreo de la presencia del macho alfa antes, durante y/o después de cada interacción. Se priorizó el registro de estas interacciones sobre las agonísticas, ya que son las conductas de mayor interés para este trabajo.

Para la obtención de datos se realizaron observaciones preliminares de 18 horas distribuidas en 6 registros de 3 horas cada uno, entre las 11 y 14 horas, utilizando grabaciones con una videocámara semiprofesional digital Canon XA10. Se propuso este horario ya que se ha reportado que es el periodo del día donde esta tropa de macacos tiene una mayor frecuencia de conductas agonistas y sociosexuales (Arce-Peña, 2010). Se registraron las interacciones sociosexuales con el método de registro *ad libitum* (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1991). A partir de este registro y con base en el etograma conductual utilizado en el laboratorio y el de De la O-Rodríguez (2006), los cuales ya están confiabilizados, (Anexo 1) se establecieron las pautas conductuales a registrar, es decir todas aquellas conductas pertenecientes al rubro de interacciones agonísticas y sociosexuales, además de la conducta relacionada al monitoreo de la presencia del macho alfa. Las conductas correspondientes a las interacciones sociosexuales se clasificaron en diferentes rubros dependiendo a la fase de la interacción, estos son: cortejo, monta, cópula, post-cópula.

El registro de los datos fue realizado por dos observadores, se obtuvo la confiabilidad inter-observador por medio de otro registro con videograbaciones de esta tropa tomando en cuenta las conductas agonísticas, sociosexuales y de monitoreo mediante el método de muestreo focal por conducta (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1991). También se identificó al emisor y receptor de cada conducta y se tomó en cuenta si el macho alfa estaba en la misma jaula donde se estaba llevando a cabo la interacción sociosexual. La confiabilidad inter-observador se obtuvo con una correlación de Pearson, $r = 0.93$. La tabla de registro se muestra en el Anexo 2.

Los registros se realizaron de enero a mayo de 2016, durante el primer mes se obtuvieron videograbaciones para su posterior revisión y registro de las interacciones agonísticas, sociosexuales y las conductas de vigilancia. En los meses restantes se hicieron registros directos de las interacciones agonísticas y videograbaciones de las sociosexuales. Durante todo el estudio las videograbaciones y los registros directos se llevaron a cabo de las 11 h a las 14 h siguiendo el método de muestreo focal por conducta (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1991).

4.3 Análisis estadísticos

Para determinar el rango jerárquico de los individuos se utilizó el método de “Normalized David Scores” (Gammell *et al.*, 2003), donde se calculó la puntuación de dominancia con matrices sociométricas de ganadores-perdedores, donde en una interacción agonística el ganador se decidía si una conducta agresiva era seguida de una conducta sumisiva por parte del receptor de la agresión, o si un animal emitía una conducta sumisiva hacia otro (Richter, *et al.*, 2009). Para determinar cómo era el orden de dominancia se calculó el índice de linealidad de Landau, donde la linealidad es más estricta entre más se acerque a 1 (Martin y Bateson, 1991).

Se realizaron los análisis exploratorios a partir del conteo de la frecuencia de las interacciones sociosexuales y las conductas de monitoreo de cada uno de los machos subordinados para conocer la distribución de los datos, utilizando el programa JMP 8.0.

Para conocer si los machos subordinados tenían más interacciones sociosexuales con las hembras cuando el macho alfa no los ve, y para conocer si los machos subordinados tienen conductas de monitoreo que les permita determinar la presencia del macho alfa se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon con una confiabilidad del 95% para analizar los datos, y para los análisis post hoc se utilizó el método de Steel-Dwass. Se realizó un análisis no paramétrico ya que no se cumplió el supuesto de normalidad que se determinó

con la prueba de bondad de ajuste de Shapiro-Whilks, en interacciones sociosexuales: $W=0.88$, $p=0.001$; y conducta de monitoreo: $W=0.79$, $p<0.001$. Las variables y las interacciones de estas que se tomaron en cuenta para el análisis se muestran en la tabla 1.

Variables	Componentes
Sujetos	DF, AL, JA, ES, PO, FA, FO, RE, GA
Puertas	Abiertas, Cerradas
Alfa	Presencia, Ausencia
Sujetos * Puertas	Se comparó la media de las interacciones sociosexuales de cada macho en puertas abiertas y cerradas.
Sujetos * Alfa	Se comparó la media de las interacciones sociosexuales de cada macho en ausencia y presencia del macho alfa.
Puertas * Alfa	Se comparó la media de las interacciones sociosexuales de puertas abiertas y cerradas, cuando el macho alfa estaba presente y ausente.

Tabla 1. Variables consideradas para el análisis de los resultados.

También se realizó un análisis del Tamaño del Efecto (*Effect size*, d) sobre la varianza explicada utilizando la fórmula de Cohen (Cohen, 1988) en ambos casos para saber qué tan relevantes o grandes son las diferencias en cada factor y complementar así los análisis obtenidos con la prueba de Wilcoxon. Para determinar la magnitud de la diferencia de cada comparación se consideró: $d \geq 0.20$ pequeña, $d \geq 0.50$ moderada y $d \geq 0.80$ grande.

Por lo tanto, se esperaría que si los machos subordinados pueden discriminar cuando el macho alfa puede o no verlos (nivel 1 de la toma de perspectiva) entonces habrá más interacciones sociosexuales y conducta de monitoreo cuando el alfa no puede verlos, es decir cuando se encuentran en una sección del recinto diferente al alfa y cuando las puertas están cerradas.

CAPÍTULO 5. RESULTADOS

Se registraron en total 249 horas, analizando 1811 interacciones agonísticas para determinar el rango jerárquico de cada macho; y 1349 interacciones sociosexuales de los machos subordinados, identificando 436 conductas de monitoreo de esas interacciones.

5.1 Determinación de la Jerarquía de los machos

Se analizaron las interacciones agonísticas con el método de “Normalized David Scores” para obtener el rango jerárquico, y así determinar qué sujeto era el macho alfa y los machos subordinados. La figura 7 muestra el sociograma de estas interacciones y el índice de linealidad de Landau fue de 0.96, lo que indica que la jerarquía de dominación es lineal, esto quiere decir que es transitiva: el macho alfa domina a todos los demás machos, el beta a todos los que tengan menor rango que él, y así sucesivamente. Todos estos machos eran adultos, excepto FA que era un macho juvenil. Se pudo determinar que RU es el macho alfa al obtener el rango más alto de todos los machos, además de dominarlos a todos y de quien se consideró su presencia o ausencia en la jaula donde se llevaba a cabo una interacción sociosexual de un macho subordinado para el factor “ALFA”.

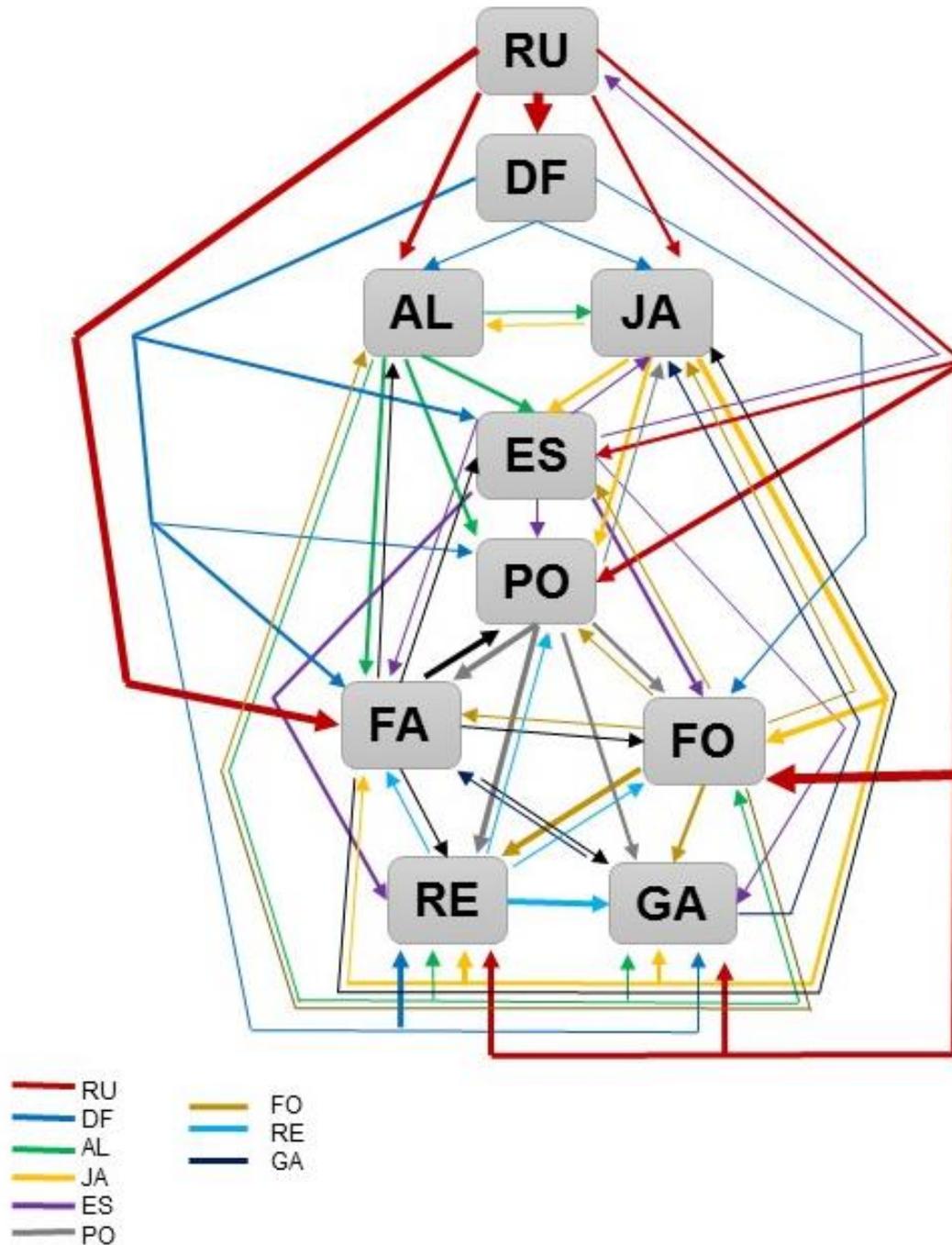


Fig. 7 Sociograma de las Interacciones Agonísticas de todos los machos (cada inicial corresponde a un macho). La dominancia va de arriba hacia abajo, es decir los machos más dominantes se encuentran en la parte superior del sociograma y los machos subordinados en la parte inferior. Las flechas indican la dirección de las agresiones y el grosor de la línea representa la proporción de las conductas agresivas de un macho hacia otro, a más gruesa la línea más agresiones emitió un macho hacia otro.

5.2 Determinación de la frecuencia de las Interacciones Sociosexuales

Las frecuencias de las interacciones sociosexuales de cada macho subordinado se muestran en la tabla 2. Se puede observar en las columnas de “Ausencia” en ambas condiciones de las puertas (Abiertas y Cerradas) que hubo una mayor frecuencia de interacciones sociosexuales

Rango	PUERTAS ALFA SUJETOS	Abiertas		Cerradas	
		Ausencia Frecuencia	Presencia Frecuencia	Ausencia Frecuencia	Presencia Frecuencia
2	DF	95	17	193	20
3	AL	131	17	90	21
4	JA	66	17	108	23
5	ES	91	13	65	19
6	PO	46	9	53	2
7	FA	16	12	20	7
8	FO	16	2	68	3
9	RE	36	2	52	2
10	GA	3	1	11	2

Tabla 2. Frecuencia de las interacciones sociosexuales registradas en cada macho subordinado.

De estas interacciones sociosexuales, la figura 8 muestra los porcentajes de cada una de las conductas que se consideraron dentro de las interacciones sociosexuales. Se puede observar que la conducta más común fue la inspección de genitales que forma parte de las conductas de cortejo.

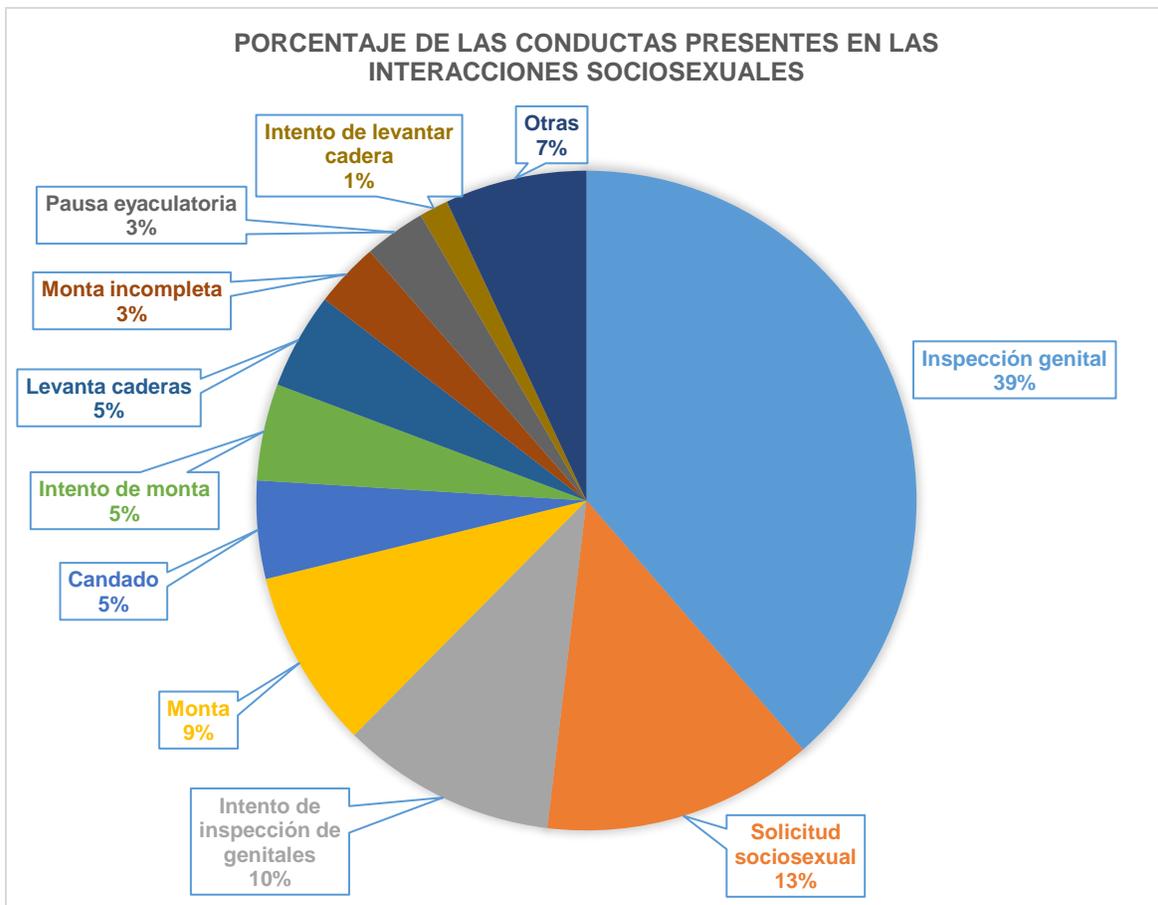


Fig. 8 Gráfica de los porcentajes de las conductas presentes en las interacciones sociosexuales de los machos subordinados.

Por otro lado, el análisis de los resultados de estas interacciones se muestra en la tabla 3. Hubo diferencias significativas en las interacciones considerando principalmente la presencia del macho alfa; de hecho, se observan diferencias significativas entre las interacciones de cada sujeto y la presencia del macho alfa y el análisis post hoc no indicó diferencia entre los pares. La interacción de las condiciones de las puertas y la presencia del macho alfa tuvo diferencias significativas que corroboran que hubo más interacciones de los machos cuando el alfa estaba ausente en comparación a cuando estaba presente (Fig. 9, B). La figura 9 ilustra estas diferencias.

Variable	gl	χ^2	p
Sujetos	8	15.14	0.056
Puertas	1	0.55	0.456
Alfa	1	15.69	<0.001*
Sujetos * Puertas	17	16.50	0.489
Sujetos * Alfa	17	32.57	0.013*
Puertas * Alfa	3	16.28	0.001*

Tabla 3. Análisis de las interacciones sociosexuales. * Diferencias significativas con $\alpha=0.05$.

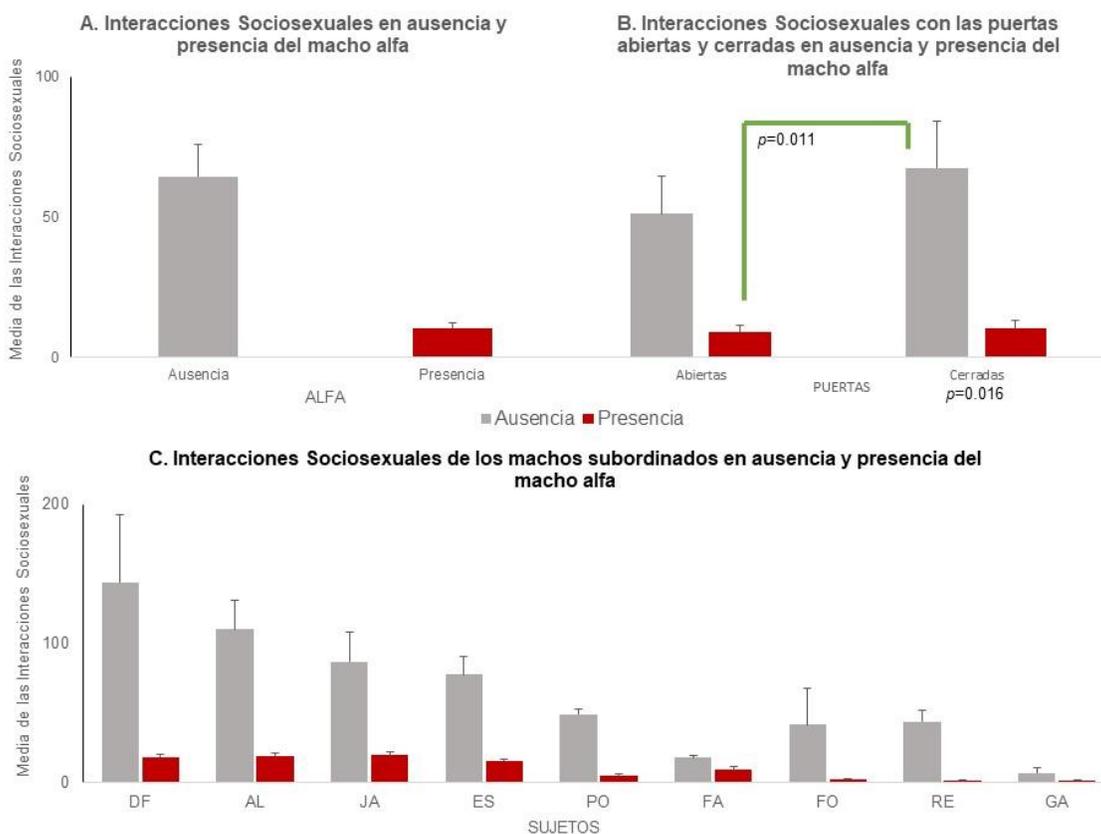


Fig. 9 Media de las interacciones sociosexuales. (A) Media de todas las interacciones sociosexuales en ausencia y presencia del macho alfa. (B) Media de todas las interacciones sociosexuales tomando en cuenta la condición de las puertas y la ausencia/presencia del macho alfa, la línea verde indica donde hubo diferencias significativas. (C) Media de las interacciones sociosexuales de cada sujeto en ausencia/presencia del macho alfa, los sujetos están ordenados por su rango jerárquico, de mayor a menor.

El análisis del Tamaño del Efecto indicó que hubo diferencias relevantes para el estudio, principalmente en la media de las interacciones de cada macho cuando el alfa estaba presente en comparación a cuando estaba ausente; así

como la media de todas las interacciones sociosexuales cuando las puertas estaban cerradas y el macho alfa estaba ausente, en comparación a cuando estaban abiertas y el macho alfa estaba presente. Estos resultados se muestran en la Tabla 4. En la primera parte podemos observar que todos los sujetos obtuvieron una diferencia grande de la media de sus interacciones sociosexuales dependiendo si el macho estaba ausente o presente, siendo estas más frecuentes en la condición de ausente. En la segunda parte se observan dos diferencias grandes de las medias de las interacciones sociosexuales, es decir, se observa que las interacciones sociosexuales son más frecuentes cuando el macho alfa está ausente y las puertas cerradas.

INTERACCIONES SOCIOSEXUALES			
Comparación de cada sujeto en presencia y ausencia del alfa			
SUJETOS	MACHO ALFA		d
	Ausente Media ± Desv Est	Presente Media ± Desv Est	
DF	144.00 ± 69.30	18.50 ± 2.12	1.81**
AL	110.50 ± 28.99	19.00 ± 2.83	3.14**
JA	87.00 ± 29.70	20.00 ± 4.24	2.23**
ES	78.00 ± 18.38	16.00 ± 4.24	3.29**
PO	49.50 ± 24.50	5.50 ± 4.95	6.29**
FA	18.00 ± 2.83	9.50 ± 3.53	1.88**
FO	42.00 ± 36.77	2.50 ± 0.71	1.07**
RE	44.00 ± 11.31	2.00 ± 0	3.71**
GA	7.00 ± 5.66	1.50 ± 0.71	0.96**
Comparación entre la condición de puertas con la presencia y ausencia del alfa			
PUERTAS			
Abiertas	5.56 ± 43.27	10.00 ± 6.80	0.13
Cerradas	73.33 ± 54.19	11.00 ± 9.43	1.51**
d	1.30**	0.11	

Tabla 4. Resultados del análisis de la Magnitud del Efecto de las interacciones sociosexuales considerando los factores SUJETOS * ALFA, y PUERTAS * ALFA. ** Indica que la diferencia es grande. * Indica que la diferencia es moderada.

Por último, al analizar con una correlación de Spearman las medias de las interacciones sociosexuales de cada sujeto, junto con su rango jerárquico, se obtuvo una correlación positiva donde a mayor rango jerárquico, mayor número de interacciones sociosexuales ($\rho=0.63$, $p<0.001^*$) (Fig. 10).

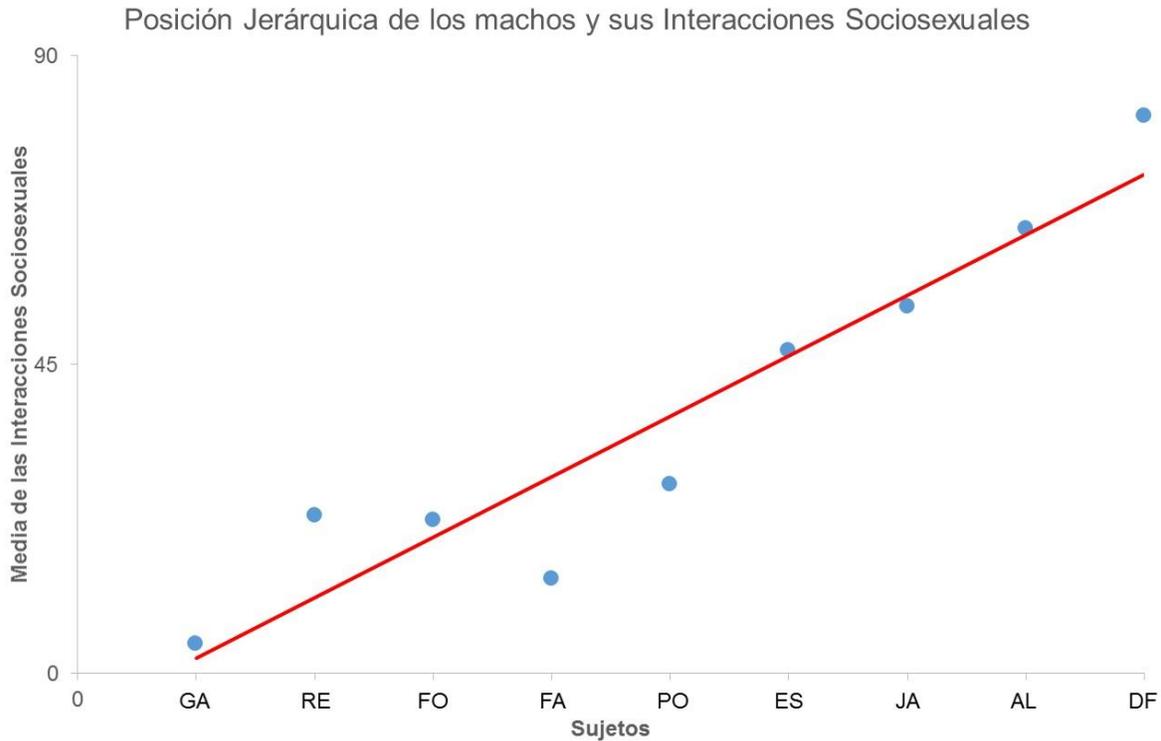


Fig. 10 Correlación de la posición jerárquica de los sujetos, los cuales están ordenados de menor a mayor rango con la Media de sus Interacciones Sociosexuales.

5.3 Determinación de la Conducta de Monitoreo

Las frecuencias de la conducta de monitoreo de cada macho subordinado se muestran en la Tabla 5. Se puede observar que hubo una mayor frecuencia de conductas de monitoreo en la condición de ausencia del macho Alfa.

Rango	PUERTAS ALFA SUJETOS	Abiertas		Cerradas	
		Ausencia	Presencia	Ausencia	Presencia
		Frecuencia	Frecuencia	Frecuencia	Frecuencia
2	DF	34	4	72	8
3	AL	62	4	8	5
4	JA	28	3	19	11
5	ES	52	4	14	4
6	PO	21	3	12	0
7	FA	1	0	1	1
8	FO	8	1	17	1
9	RE	17	0	17	0
10	GA	2	0	2	0

Tabla 5. Frecuencia de las conductas de monitoreo registradas en las interacciones sociosexuales de los machos subordinados.

En el caso de la conducta de monitoreo, el análisis de los resultados, al igual que en las interacciones sociosexuales, indicó diferencias significativas en la conducta de monitoreo asociada a la presencia del macho alfa (Tabla 6). Se observan diferencias significativas entre las interacciones de cada sujeto y la presencia del macho alfa, y en este caso el análisis post hoc tampoco indicó diferencias entre los pares. Hubo diferencias significativas en la interacción de las condiciones de las puertas y la presencia del macho alfa; es decir que hubo más conducta de monitoreo de los machos cuando el alfa estaba ausente en comparación a cuando estaba presente, como se puede observar en la Figura 11.

Variable	gl	χ^2	<i>p</i>
Sujetos	8	14.93	0.060
Puertas	1	0.02	0.886
Alfa	1	14.55	<0.001*
Sujetos * Puertas	17	16.39	0.496
Sujetos * Alfa	17	32.33	0.014*
Puertas * Alfa	3	14.81	0.002*

Tabla 6. Análisis de las conductas de monitoreo.

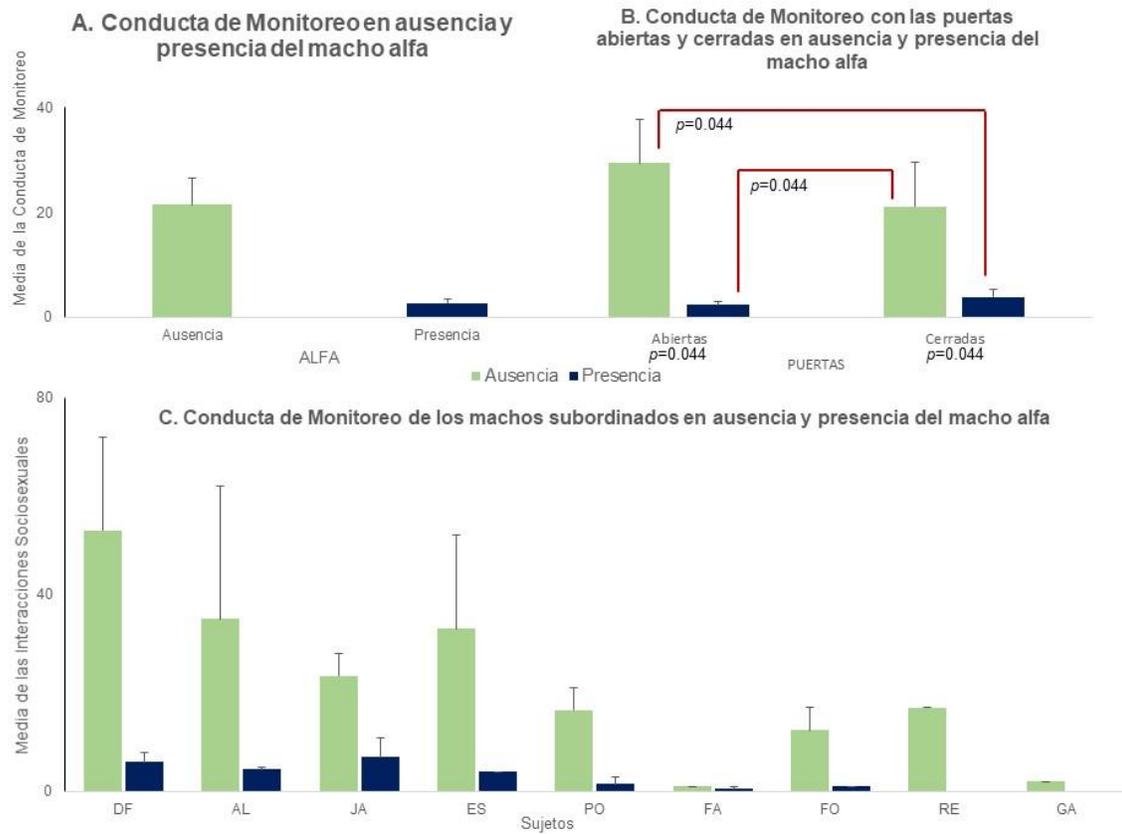


Fig. 11 Media de la conducta de monitoreo. (A) Media de la conducta de monitoreo en ausencia y presencia del macho alfa. (B) Media de la conducta de monitoreo tomando en cuenta la condición de las puertas y la ausencia/presencia del macho alfa, las líneas rojas indican donde hubo diferencias significativas. (C) Media de la conducta de monitoreo de cada sujeto en ausencia/presencia del macho alfa, los sujetos están ordenados por su rango jerárquico, de mayor a menor.

Por otro lado, el análisis del Tamaño del Efecto indicó diferencias en las interacciones sociosexuales, estas diferencias se observaron en cada uno de los sujetos dependiendo de si el alfa estaba ausente o presente (Tabla 7).

CONDUCTA DE MONITOREO			
Comparación de cada sujetos en presencia y ausencia del alfa			
MACHO ALFA			
SUJETOS	Ausente	Presente	d
	Media ± Desv Est	Media ± Desv Est	
DF	53.00 ± 26.87	6.00 ± 2.83	1.74**
AL	35.00 ± 38.18	4.50 ± 0.71	0.80**
JA	23.50 ± 6.36	7.00 ± 5.66	1.94**
ES	33.00 ± 26.87	4.00 ± 0.00	1.08**
PO	16.50 ± 6.36	1.50 ± 2.12	2.24**
FA	1.00 ± 0.00	0.50 ± 0.71	0.71*
FO	12.50 ± 6.36	1.00 ± 0.00	1.81**
RE	17.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00
GA	2.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00
Comparación entre la condición de puertas con la presencia y ausencia del alfa			
PUERTAS			
Abiertas	25.00 ± 7.13	2.11 ± 0.61	4.26**
Cerradas	18.00 ± 7.09	3.33 ± 1.33	2.71**
d	0.93**	1.11**	

Tabla 7. Resultados del análisis del tamaño del efecto de conductas de monitoreo en la interacción de los factores SUJETOS * ALFA, y PUERTAS * ALFA. ** Indica que la diferencia es grande. * Indica que la diferencia es moderada.

CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN

Este trabajo tuvo como objetivo saber si el nivel 1 de la toma de perspectiva es una habilidad utilizada por los machos subordinados de una tropa de *M. arctoides*, y si es utilizada en un contexto de competencia intrasexual. Este primer nivel de la toma de perspectiva se refiere a la capacidad de discernir lo que otro individuo puede o no percibir desde su propio punto de vista (Meunier, 2016); en este estudio los machos subordinados tendrían esta habilidad si pueden modificar su conducta dependiendo de la presencia del macho alfa cuando interactúan con una hembra sociosexualmente, y los resultados presentados sugieren que así es, aunque algunas otras variables pueden estar influyendo en las decisiones de los subordinados para acercarse a las hembras.

Con respecto a la dominancia, se puede observar que esta tropa presentó linealidad, es decir que es transitiva, donde el macho alfa (RU) domina a todos los demás machos, después le sigue DF que domina a los machos restantes y así sucesivamente, lo que coincide con las observaciones de Díaz (1985) de que estos grupos de macacos mantienen estructuras sociales lineales con una jerarquía establecida. Es importante resaltar que FA era un macho juvenil y se puede ver que él no domina ni es dominado por FO, GA y RE, esto probablemente por su edad, es decir que su posición dentro de una jerarquía no está bien establecida, y aún cuenta con apoyo de los machos de alto rango (ver figura 7).

En el caso de las interacciones sociosexuales, se observó que la mayoría de las conductas involucradas fueron inspecciones genitales, solicitud sociosexual e intento de inspección genital, las cuales están relacionadas a las conductas de cortejo como se puede observar en el Anexo 1 y que son las conductas que preceden a una monta (Brereton, 1994a). Esta conducta es importante porque es el primer acercamiento del macho a la hembra cuando va a solicitar la monta. Las hembras realizan una presentación pudenda como modo de aceptación. De esa manera, en estas interacciones, los machos subordinados tienen que evitar que el macho alfa los vea, así como cortejar a la hembra para lograr montarla, lo que

refleja que esta dinámica es un ejemplo de todo lo que los individuos tienen que evaluar al mismo tiempo para tomar la decisión de acercarse o no. En los primates que viven en grupos con interacciones sociales complejas los individuos deben analizar continuamente la información de este medio en constante cambio para poder cooperar y competir efectivamente (Dunbar, 1996).

Para conocer si los machos subordinados tienen más interacciones sociosexuales con las hembras cuando el macho alfa no los ve, el análisis de los resultados mostró diferencias significativas entre los estimados de las interacciones sociosexuales de los machos subordinados; hubo más interacciones cuando el alfa estaba ausente a diferencia de cuando estaba presente. Sin embargo, el análisis no indicó diferencias significativas cuando las puertas estaban abiertas en comparación con la condición de puertas cerradas, cuando se esperaría que si tuvieran el nivel 1 de la toma de perspectiva hubiese más interacciones cuando las puertas se encontraban cerradas, ya que los machos subordinados percibirían que el macho alfa estaba ausente y no podría verlos ni tampoco interrumpir las interacciones de los machos subordinados. Sin embargo, cuando se realizó el análisis del Tamaño del Efecto se encontró que la presencia del alfa influyó en la media de las interacciones sociosexuales, es decir que todos los machos subordinados tendían a interactuar más con las hembras cuando el macho alfa estaba ausente, lo que podría indicar que sí perciben la presencia del macho alfa. Este análisis muestra que la diferencia es grande entre las medias de las interacciones entre puertas abiertas y cerradas cuando el macho alfa está ausente (Tabla 4), es decir que estas condiciones combinadas tienen influencia en la frecuencia de las interacciones sociosexuales de los machos, lo que podría sugerir que los subordinados perciben cuando el macho alfa puede verlos, y de la misma manera, la existencia del nivel 1 de la toma de perspectiva en estos monos. Esta habilidad permitiría que los individuos decidieran el momento óptimo para acceder a una hembra y esta decisión estará influenciada por la presencia de los demás individuos por la competencia intrasexual (Call y Tomasello, 2008). Esta especie de macacos tiene una estructura social compleja (de Wall, 1989) que puede obligar a los individuos a evaluar muchos factores en

una situación específica para decidir si acceder a un recurso, es decir que dentro de las interacciones pueden existir covariables que sería interesante analizar.

Otros factores también podrían explicar por qué no se encontraron diferencias significativas. Por ejemplo, podría ser que no sólo la presencia del macho alfa inhibe estas interacciones sociosexuales, sino que los machos que tienen un rango más alto que un sujeto inhiben sus aproximaciones con las hembras (Estep *et al.*, 1988; Fooden, 1990). La correlación positiva de Spearman que se obtuvo entre la media de las interacciones sociosexuales de cada sujeto y su rango jerárquico apoya este argumento porque a mayor rango jerárquico, más interacciones sociosexuales. Considerando otro ejemplo en este estudio, los individuos, tanto hembras como machos, que se encontraban en cada sección de la jaula variaban, es decir que la combinación de sujetos que estaban en una jaula era diferente. Entonces al ser una especie con una estructura multimacho-multihembra, no se puede descartar el hecho de que también existe una preferencia de los machos hacia las hembras (y viceversa), es decir que dependiendo de que hembras se encontraban en cierta sección de la jaula con un macho también podría haber influido en la decisión de interactuar sociosexualmente con ella o no. En este caso, la presencia del macho alfa no estaría influyendo en la decisión de los machos por acercarse a las hembras, sino que las hembras que estuvieran en la misma jaula que un subordinado no fueran de su interés para interactuar.

En el caso de la conducta de monitoreo, lo primero que se esperaría sería que esta se viera modificada dependiendo de la condición, es decir que esta conducta se presentara cuando el macho alfa está ausente y cuando las puertas están abiertas, ya que los sujetos no necesitarían monitorear la presencia del macho alfa cuando las puertas están cerradas, al no poder verlos, ni entrar a esa jaula. En este caso, sólo hubo diferencias significativas cuando el alfa estaba presente a diferencia de cuando estaba ausente, es decir que efectivamente los machos subordinados ponían atención a las ventanillas (monitoreaban) cuando el macho alfa estaba ausente. El análisis del Tamaño del Efecto mostró que estas diferencias fueron grandes en todos los machos excepto FA, donde solo fue

moderada, además de que RE y GA no tuvieron diferencias grandes, lo que se puede explicar por las pocas interacciones sociosexuales que tuvieron y que está correlacionado con su bajo rango jerárquico.

Sin embargo, al analizar el Tamaño del Efecto de la interacción de las condiciones Puertas (abiertas y cerradas) con la presencia/ausencia del alfa (Tabla 7) se puede notar que las diferencias son grandes. Es decir, que los machos subordinados monitoreaban cuando el macho alfa estaba ausente y cuando las puertas estaban abiertas, lo que indica que modifican esta conducta dependiendo de la condición, apoyando la hipótesis de que perciben cuando el macho alfa puede verlos al interactuar con una hembra. Tomasello, Call y Hare (1998) sugirieron que este tipo de especies de primates son capaces de usar un tipo de “estructura atencional” de otros para obtener información acerca de eventos externos, sin embargo, es difícil concluir si estos primates entienden la significancia de la mirada de otros en términos de estados atencionales o mentales involucrados porque estos no son observables.

Ahora bien, recordemos que para entender la evolución de las habilidades cognitivas de la Teoría de la Mente es necesario tomar en cuenta las habilidades de los individuos relacionadas al contexto socio-ecológico que los rodea. Como se mencionó, los macacos cola de muñón tienen una estructura social compleja donde existe mucha competencia intrasexual entre los machos, ya que el macho alfa es el que monopoliza el acceso a las hembras (Estep *et al.*, 1988; Fooden, 1990), por lo tanto, se esperaría que los machos subordinados tuvieran estrategias, como el nivel 1 de la toma de perspectiva, para poder competir con el macho alfa, y el hecho de que hubieran más interacciones sociosexuales cuando el macho alfa no estaba presente, así como que monitoreaban la presencia del macho alfa sugiere que tienen toma de perspectiva, por lo menos en el nivel 1, que es una habilidad útil en cualquier actividad donde la presencia de muchos individuos pueda crear estas condiciones de competencia (Bräuer *et al.*, 2004; Péron *et al.*, 2011), ya que el reconocimiento de las capacidades perceptuales de otros es parte fundamental de la Teoría de la Mente para predecir las conductas de otros.

Los primates tienen un buen entendimiento del comportamiento de los otros, los reconocen como objetos sociales con los cuales uno puede interactuar, comunicarse e intercambiar información. Tomasello y Call (1997) explican que los organismos se adaptan a los cambios en su medioambiente de muchas y diferentes formas. Las adaptaciones cognitivas se ven reflejadas en las adaptaciones conductuales, las cuales pueden estar estrechamente enfocadas en un problema adaptativo específico, o bien ser más ampliamente aplicable a un número de diferentes problemas adaptativos. El prototipo de una adaptación cognitiva es una adaptación conductual en la cual procesos perceptuales y conductuales son organizados flexiblemente, donde un individuo toma decisiones con base en su situación actual y su objetivo; y también involucran algún tipo de representación mental que va más allá de la información dada para dirigir la percepción. En el caso de los machos subordinados, tienen que organizar su conducta para poder monitorear la presencia del macho alfa y también tomar ventaja de la condición de las puertas, lo que indica que existe una flexibilidad para tomar la decisión de acercarse o no a una hembra. Además, todas las habilidades cognitivas sociales comprenden varias y distintas estrategias, así como regiones neuronales que tienen como objetivo entender los estados internos que predicen el comportamiento de otros (Adolphs, 2009) y las cuales han sido moldeadas por la evolución. Como se mencionó, la Hipótesis del Cerebro Social (Dunbar, 1998), la encefalización tiene una relación tanto con las habilidades cognitivas de los individuos como con la complejidad de la dinámica social de la especie; así como la Hipótesis de la Inteligencia Maquiavélica (Whitten y Byrne, 1988) que también resalta la importancia de la vida social de los primates en la evolución del cerebro. A pesar de que el último ancestro que compartimos con los monos del Viejo Mundo fue hace aproximadamente 30 millones de años, se ha visto que el tamaño de la neocorteza cerebral y la conformación de los grupos tienen una relación (Dunbar, 1996), esto debido a que un individuo en un grupo social debe de estar analizando continuamente la información de este medio en constante cambio. Por lo tanto, realizar estudios que involucren este tipo de observaciones conductuales en primates no-humanos, combinados con investigaciones de actividad cerebral complementarían la explicación de la

evolución de las habilidades cognitivas sociales, así como de su actual funcionamiento.

Por otro lado, no se puede determinar si estos tienen una comprensión del estado mental del alfa. Además, a pesar de que observamos una interacción entre conoespecíficos en un contexto diferente al paradigma de competencia por alimento, para lograr tener validez ecológica se necesitaría de investigación con individuos en vida libre. La mayoría de los trabajos que abordan este tipo de habilidades cognitivas sociales utilizan paradigmas de competencia por alimento con humanos, lo que podría hacer que carecieran de esta validez (Rosati *et al.*, 2010). Tomasello *et al.* (1998) sugieren que además para que se encuentre una explicación ecológicamente válida se debe investigar el entendimiento de los primates de la mirada y los posibles estados mentales de los individuos de su misma especie. Es importante recalcar que las condiciones del recinto difieren a las que existen en vida libre. Si se analiza esta misma dinámica en otras condiciones, como en un recinto diferente o en un grupo que se encuentre en vida libre, podría corroborar estos resultados.

Si los machos subordinados utilizan el nivel 1 de la toma de perspectiva para acceder a las hembras, también debería observarse en las conductas del macho alfa para supervisar a los otros machos de la tropa. De la misma manera, las hembras podrían tener estrategias para copular con los machos subordinados, aunque los machos sean los más activos en una interacción sociosexual (Brereton, 1994b), sería interesante observar si también monitorean la presencia del macho alfa.

CONCLUSIÓN

Los resultados de este trabajo sugieren que los machos subordinados *M. arctoides* podrían utilizar el nivel 1 de la toma de perspectiva como estrategia para lograr aparearse con las hembras. Las interacciones sociosexuales, así como la conducta de monitoreo se vieron influenciadas tanto por la presencia del macho alfa, como la condición de las puertas, aunque no se descarta que otras variables pueden influenciar en la toma de decisión de estos machos por interactuar sociosexualmente con las hembras, como son el rango jerárquico o las preferencias por ciertas hembras. Las interacciones sociosexuales se vieron inhibidas en presencia del macho alfa, y su frecuencia fue mayor cuando las puertas estaban cerradas, lo que sugiere que los machos subordinados perciben cuando hay mayor probabilidad de ser vistos por el macho alfa.

Estos hallazgos sugieren que los machos subordinados modifican sus estrategias dependiendo de si el macho alfa puede verlos o no, para acceder a las hembras. Es decir, estas estrategias podrían estar ligadas a los mecanismos cognitivos del nivel 1 de la toma de perspectiva, la cual sería útil cuando la presencia de muchos individuos puede crear condiciones de competencia. Aunado a esto, con el fin de entender la funcionalidad de las habilidades cognitivas sociales, se propone que las futuras investigaciones deben estar orientadas a contextos más cercanos a lo que sucede en el medio natural de los primates.

Este es el primer estudio en *M. arctoides* que aborda desde la Teoría de la Mente la presencia del nivel 1 de la toma de perspectiva a partir de la conducta sociosexual. Es innovador porque los estudios realizados en otras especies el abordaje se ha hecho con base en la conducta de competencia por alimento. Se propone considerar otro conjunto de categorías conductuales a partir de las cuales se puedan hacer estudios en la misma dirección en otros ámbitos hogareños seminaturales.

Una de las limitaciones del estudio es que no consideró la toma de perspectiva en las hembras y en el macho dominante. Además, se requiere hacer

trabajos en el mismo sentido incluyendo parámetros neurofisiológicos, como registros de la actividad cerebral o estudios con imagenología cerebral, que serán de mucho interés desde el punto de vista de la Neuroetología y en la comprensión de la evolución de estas capacidades en el humano, ya que podríamos relacionar la conducta, con las habilidades cognitivas y los mecanismos cerebrales subyacentes.

REFERENCIAS

- Adolphs, R. (2001). The neurobiology of social cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 231–239.
- Adolphs, R. (2003). Cognitive Neuroscience of Human Social Behaviour. *Nature Reviews*, 4, 165–178.
- Adolphs, R. (2009). The social brain: neural basis of social knowledge. *Annual Review of Psychology*, 60, 693–716.
- Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology*, 5, 325–383.
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3/4), 227–267.
- Anderson, J. R., & Mitchell, R. W. (1999). Macaques but not lemurs co-orient visually with humans. *Folia Primatologica*, 70(1), 17–22.
- Arce-Peña, N. P. (2010). *Variación de la conducta sociosexual en una tropa de macacos cola de muñón (Macaca arctoides) a lo largo del fotoperiodo*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Baron-Cohen, S. (1999). Evolution of a theory of mind? En M. Corballis & S. Lea (Eds.), *The descent of mind: psychological perspectives on hominid evolution*. Oxford University Press Inc. Obtenido de http://www.autismresearchcentre.com/docs/papers/1999_BC_evolution.pdf
- Barrett, L., & Henzi, P. (2005). The Social Nature of Primate Cognition. *Proceedings: Biological Sciences*, 272(1575), 1865–1875.
- Beran, M. J., Gibson, K. R., & Duane, R. M. (2000). Predicting hominid intelligence from brain size. En M. Corballis & S. E. G. Lea (Eds.), *The descent of mind: psychological perspectives on hominid evolution*. Oxford: Oxford Scholarship Online.
- Bernstein, I. S. (1981). Dominance: The baby and the bathwater. *The Behavioural*

and Brain Sciences, 4, 419–429.

Blackmore, S. (2005). Conscious will. En *Consciousness, a very short introduction* (pp. 82–98). New York: Oxford University Press Inc.

Blair, J., & White, S. F. (2013). Social cognition in individuals with psychopathic tendencies. En *Understanding other minds: Perspectives from developmental social neuroscience*. Oxford: Oxford Scholarship Online.

Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2004). Visual perspective taking in dogs (*Canis familiaris*) in the presence of barriers. *Applied Animal Behaviour Science*, 88, 299–317.

Brereton, A. R. (1994a). Copulatory behavior in a free-ranging population of stumptail macaques (*Macaca arctoides*) in Mexico. *Primates*, 35(2), 113–122.

Brereton, A. R. (1994b). Return-benefit Spite Hypothesis: An Explanantion for Sexual Interference in Stumptail Macaques (*Macaca arctoides*). *Primates*, 35(2), 123–136.

Bugnyar, T., Sto, M., & Lorenz, K. (2004). Ravens, *Corvus corax*, follow gaze direction. *Proceedings of Royal Society London*, 271, 1331–1336.

Byrne, R. W. (2000). Human cognitive evolution. En M. Corballis & S. E. G. Lea (Eds.), *The descent of mind: psychological perspectives on hominid evolution*. Oxford: Oxford Scholarship Online.

Call, J. (2001). Chimpanzee social cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(9), 388–393.

Call, J., Aureli, F., & de Wall, F. (1999). Reconciliation patterns among stumptailed macaques: a multivariate approach. *Animal Behaviour*, 58, 165–172.

Call, J., Bra, J., Kaminski, J., & Tomasello, M. (2003). Domestic Dogs (*Canis familiaris*) are Sensitive to the Attentional State of Humans. *Journal of Comparative Psychology*, 117(3), 257–263.

Call, J., & Tomasello, M. (2008). Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(5), 187–192.

- Carrillo Martinez, G. E. (2005). *Influencia del rango social en las variaciones de conducta asociadas al ciclo menstrual en macaca arctoides*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cerda-Molina, A., Hernández-Lopez, L., Rojas-Maya, S., Murcia-Mejía, C., & Mondragón-Ceballos, R. (2006). Male-induced sociosexual behavior by vaginal secretions in *Macaca arctoides*. *International Journal of Primatology*, 27(3), 791–807.
- Cheney, D., & Seyfarth, R. (1990). Attending to behaviour versus attending to knowledge: examining monkeys' attribution of mental states. *Animal Behaviour*, 40, 742–753. Obtenido de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0003347205807031>
- Choudhury, A. (2002). Status and conservation of the Stump-tailed macaque *Macaca arctoides* in India. *Primate Report*, 63, 63–72.
- De la O-Rodríguez, C. E. (2006). *Interferencia a las afiliaciones postconflicto en macacos cola de muñón Macaca arctoides*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Deaner, R. O., Isler, K., Burkart, J., & van Schail, C. (2007). Overall Brain Size , and Not Encephalization Quotient , Best Predicts Cognitive Ability across Non-Human Primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 70, 115–124.
- de Wall, F. (1989). Stump-Tailed Monkeys. En *Peacemaking among Primates* (pp. 142–169). United States of America: Harvard University Press.
- Díaz, J. L. (1985). Grupos no manipulados de primates cautivos como modelos en la investigación psiquiátrica. *Salud Mental*, 8(2), 67–74.
- Díaz, J. L. (1994). La textura cognitiva del comportamiento. En J. L. Díaz (Ed.), *La mente y el comportamiento animal* (Fondo de C, pp. 48–74). México.
- Dixson, A. F. (2009). *Sexual selection and the origins of human mating systems*. New York: Oxford University Press Inc.
- Drukker, B., Nieuwenhuijsen, K., Van Der Werff Ten Bosch, J. J., Van Hooff, J. A.

- R. A. M., & Slob, A. K. (1991). Harassment of sexual interactions among stumptail macaques, *Macaca arctoides*. *Animal Behaviour*, *42*, 171–182.
- Dunbar, R. (1996). *Grooming, gossip and the evolution of language*. Cambridge: Harvard University Press.
- Dunbar, R. (1998). The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, *6*(5), 178–190.
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2001). Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature*, *414*, 443–446.
- Emery, N. J., Lorincz, E. N., Perrett, D. I., Oram, M. W., & Baker, C. I. (1997). Gaze following and joint attention in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, *111*(3), 286–293. Obtenido de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9286096>
- Estep, D. Q., Nieuwenhuijsen, K., Bruce, K. E. M., De Neef, K. J., Walters, P. A., Baker, S. C., & Koos, Slob, A. (1988). Inhibition of sexual behaviour among subordinate stumptail macaques, *Macaca arctoides*. *Animal Behaviour*, *36*, 854–864.
- Estrada, A., & Estrada, R. (1984). Female-infant interactions among free-ranging stumptail macaques (*Macaca arctoides*). *Primates*, *25*(1), 48–61.
- Ferrari, P. F., Kohler, E., Fogassi, L., & Gallese, V. (2000). The ability to follow eye gaze and its emergence during development in macaque monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.*, *97*, 13997–14002.
- Fleagle, J. G. (1998). *Primate Adaptation and Evolution* (2nd Ed.). New York: Academic Press.
- Fooden, J. (1967). Complementary specialization of male and female reproductive structures in the Bear Macaque, *Macaca arctoides*. *Nature*, *214*, 939–941.
- Fooden, J. (1990). The bear macaque, *Macaca arctoides*: a systematic review. *Journal of Human Evolution*, *19*, 607–686.
- Fooden, J., Guoqiang, Q., Zonfren, W., & Yingxiang. (1985). The Stumptail

- macaques of China. *American Journal of Primatology*, 8(1), 11–30.
- Gammell, M. P., de Vries, H., Jennings, D. J., Carlin, C. M., & Hayden, T. J. (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal Behaviour*, 66, 601–605.
- Goodenough, J., McGuire, B., & Wallace, R. B. (1993). *Perspectives in animal behavior*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Hare, B., Call, J., Agnetta, B., & Tomasello, M. (2000). Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour*, 59(4), 771–785.
- Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2001). Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour*, 61, 139–151.
- Hattori, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2007). I know you are not looking at me: capuchin monkeys' (*Cebus apella*) sensitivity to human attentional states. *Animal Cognition*, 10, 141–148.
- Hattori, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) show understanding of human attentional states when requesting food held by a human. *Animal Cognition*, 13, 87–92.
- Herman, L. M., Abichandani, S. L., Elhajj, A. N., Herman, E. Y. K., Sanchez, J. L., & Pack, A. A. (1999). Dolphins (*Tursiops truncatus*) Comprehend the Referential Character of the Human Pointing Gesture. *Journal of Comparative Psychology*, 113(4), 347–364.
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, Relationships and Social Structure. *Man*, 11(1), 1–17.
- Itakura, S. (1996). An exploratory study of gaze-monitoring in nonhuman primates. *Japanese Psychological Research*, 38(3), 174–180.
- Jolley, N. (2013). Sensation, Intentionality, and Animal Consciousness: Malebranches's Theory of the Mind. In *Causality and Mind: Essays on Early Modern Philosophy*. Oxford Scholarship Online.
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of Primate Social Systems.

International Journal of Primatology, 23(4), 707–740.

Koster-Hale, J., & Saxe, R. (2013). Functional neuroimaging of theory of mind. En *Understanding other minds: Perspectives from developmental social neuroscience*. Oxford: Oxford Scholarship Online.

Liebal, K., Pika, S., Call, J., & Tomasello, M. (2004). To move or not to move. How apes adjust to the attentional state of others. *Interaction Studies*, 5(2), 199–219.

López-Lujan, A. X., Ramírez Ochoa, I., Mayagoitia, L., Mondragón-Ceballos, R., & Díaz, J. L. (1988). Situaciones cotidianas y separación madre-infante en los macacos cola de muñón (*Macaca-arctoides*) en cautiverio. *Salud Mental*, 11(3), 9–14.

MacLean, P. (1990). *The triune brain in evolution*. New York: Plenum Press.

Maestriperi, D. (1996). Social Communication Among Captive Stump-Tailed Macaques (*Macaca arctoides*). *International Journal of Primatology*, 17(5), 785–802.

Maestriperi, D. (2010). Neurobiology of Social Behavior. En *Primate Neuroethology*. Oxford Scholarship Online.

Mars, R. B., Neubert, F.-X., Noonan, M. P., Sallet, J., Toni, I., & Rushworth, M. F. S. (2012). On the relationship between the “default mode network” and the “social brain.” *Frontiers in Human Neuroscience*, 6(189), 1–9.

Martin, P., & Bateson, P. (1991). *La Medición del Comportamiento*. España: Alianza Editorial.

Martins-Junior, F. E., Sanvicente-Vieira, B., Grassi-Oliveira, R., & Brietzke, E. (2011). Social Cognition and Theory of Mind: controversies and promises for understanding major psychiatric disorders. *Psychology and Neuroscience*, 4(3), 347–351.

McFarland, D. (2014). *A dictionary of animal behaviour*. Oxford: Oxford University Press Inc.

- Mckee, J., Poirier, F., & McGraw, S. (2016a). Basal anthropoids, the evolution of monkeys, and the transition to apes. En *Understanding human evolution* (pp. 127–158). London: Routledge.
- Mckee, J., Poirier, F., & McGraw, S. (2016b). Trends in human evolution. En *Understanding human evolution* (pp. 1–28). London: Routledge.
- Meltzoff, A. N., & Brooks, R. (2007). Eyes Wide Shut: The importance of eyes in Infant Gaze Following and understanding other minds. En *Gaze following: Its development and significance* (pp. 217–241). Obtenido de http://128.95.148.60/meltzoff/pdf/07Meltzoff_Brooks_GazeChapter.pdf
- Meunier, H. (2016). Do monkeys have a theory of mind? How to answer the question? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*.
- Mondragón-Ceballos, R. (2002). La Inteligencia Maquiavélica de los Primates y la Evolución del Cerebro Social. *Salud Mental*, 25(5), 29–39.
- Péron, F., Chardard, C., Nagle, L., & Bovet, D. (2011). Do African grey parrots (*Psittacus erithacus*) know what a human experimenter does and does not see? *Behavioural Processes*, 87, 237–240.
- Platas Neri, D. A. (2006). *El uso de los modelos de primates para explicar la organización social en la evolución humana. Una crítica epistemológica*. Tesis de Maestría. Facultad de Filosofía y Letras. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Platas Neri, D. A. (2011). *Estudio del cuerpo calloso y la comunicación hemisférica en primates. Implicaciones socioecológicas y evolutivas*. Tesis de Doctorado. Facultad de Filosofía y Letras. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *The Behavioural and Brain Sciences*, 4, 515–526.
- Preston-Mafham, R., & Preston-Mafham, K. (1992). *Primates of the world*. New York: Facts on File.
- Proops, L., & McComb, K. (2010). Attributing attention: the use of human-given

- cues by domestic horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition*, 71, 197–205.
- Richter, C., Mevis, L., Malaivijitnond, S., Schülke, O., & Ostner, J. (2009). Social relationships in free-ranging male *Macaca arctoides*. *International Journal of Primatology*, 30, 625–642.
- Rilling, J. K. (2008). Neuroscientific Approaches and Applications within Anthropology. *American Journal of Physical Anthropology*, 51, 2–32.
- Rosati, A. G., Santos, L. R., & Hare, B. A. (2010). Primate Social Cognition : Thirty Years After Premack and Woodruff. En M. L. Platt & A. Ghazanfar (Eds.), *Primate Neuroethology* (Oxford Uni). New York.
- Russell, C. L., & Fleagle, J. G. (1987). *Primate Evolution and Human Origins*. New York: Aldine de Gruyter.
- Samson, D., & Michel, C. (2013). Theory of mind. En S. Baron-Cohen, M. Lombardo, & H. Tager-Flusberg (Eds.), *Understanding other minds: Perspectives from developmental social neuroscience* (Oxford Uni). Oxford.
- Santos, L. R., Nissen, A. G., & Ferrugia, J. A. (2006). Rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, know what others can and cannot hear. *Animal Behaviour*, 71, 1175–1181.
- Schaffer, R. H. (2000). Construcción de las primeras relaciones. En *Desarrollo Social* (pp. 133–194). Mexico: Siglo XXI.
- Semendeferi, K., & Damasio, H. (2000). The brain and its main anatomical subdivisions in living hominoids using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution*, 38, 317–332.
- Semendeferi, K., Schenker, L. A., & Damasio, H. (2002). Humans and great apes share a large frontal cortex. *Nature Neuroscience*, 5, 272–277.
- Shepherd, S. V, & Platt, M. L. (2008). Spontaneous social orienting and gaze following in ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *Animal Cognition*, 11, 13–20.
- Silk, J. (2005). The Evolution of Cooperation in Primate Groups. En H. Gintis (Ed.), *Moral Sentiments and Material Interests: the foundations of cooperation in*

- economic life* (pp. 43–74). Cambridge: The MIT Press.
- Teufel, C., Gutmann, A., Pirow, R., & Fischer, J. (2010). Facial expressions modulate the ontogenetic trajectory of gaze-following among monkeys. *Developmental Science*, *13*(6), 913–922.
- Tomasello, M., & Call, J. (1997). *Primate Cognition* (Oxford Uni). New York: Oxford University Press Inc.
- Tomasello, M., Call, J., & Hare, B. (1998). Five primate species follow the visual gaze of conspecifics. *Animal Behaviour*, *55*, 1063–1069.
- Tomasello, M., Call, J., Nagell, K., Olguin, R., & Carpenter, M. (1994). The learning and use of gestural signals by young chimpanzees: a trans-generational study. *Primates*, *35*(2), 137–154.
- Tomasello, M., Call, J., Warren, J., Frost, G. T., Carpenter, M., & Nagell, K. (1997). The ontogeny of chimpanzee gestural signals: a comparison across groups and generations. *Evolutionary Communication*, *1*, 223–259.
- Tomasello, M., Hare, B., & Agnetta, B. (1999). Chimpanzees, *Pan troglodytes*, follow gaze direction geometrically. *Animal Behaviour*, *58*, 769–777.
- Vick, S.-J., & Anderson, J. R. (2000). Learning and limits of use of eye gaze by capuchin monkeys (*Cebus apella*) in an object-choice task. *Journal of Comparative Psychology*, *114*, 200–207.
- Whitten, A., & Byrne, R. W. (1988). The manipulation of attention in primate tactical deception. En R. W. Byrne & A. Whitten (Eds.), *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans* (pp. 211–223). Oxford: Clarendon Press.
- Wittenberg, J. F. (1981). *Animal social behavior*. Boston: Duxbury.
- Woodward, A., & Guajardo, J. J. (2002). Infant's understanding of the point gesture as an object-directed action. *Cognitive Development*, *17*, 1061–1084.
- Wrangham, R. (1987). Evolution of social structure. En B. Smutts, D. Cheney, R. M. Seyfarth, R. Wrangham, & T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp.

282–296). Chicago: University of Chicago Press.

ANEXOS

Anexo 1. Etograma de las conductas agonísticas, sociosexuales y la conducta de monitoreo.

AGRESIVAS

10	Cara de amenaza	Ojos abiertos, mirando al receptor, cejas levantadas, las comisuras de la boca están parcialmente retraídas, boca semi-abierta, mostrando o no los dientes.
11	Prende	El emisor sujeta a otro animal para inmovilizarlo.
12	Finta	Ademán de golpe, bofetada o persecución de menos de tres pasos, sin contacto físico y se interrumpe tan pronto se inicia.
13	Carga	El emisor corre hacia otro animal, pero se detiene súbitamente frente al contrincante antes de establecer contacto. El receptor no corre o evita al emisor.
14	Empuja	Se ejerce presión sobre el contrincante normalmente con una o dos patas, pero también puede utilizarse otra parte del cuerpo, desplazando al receptor de su postura o lugar.
15	Golpea	Azotar la mano en cualquier parte del cuerpo de otro individuo, exceptuando la cara.
15.1	Bofetada	El emisor golpea con la mano la cara de otro individuo.
16	Mordida	Presión con los dientes en alguna parte del cuerpo de otro individuo.
16.1	Intento de mordida	El emisor lanza una mordida al receptor sin lograr hacer presión en el cuerpo del receptor.
17	Persecución	Correr detrás de otro individuo que huye de él.
18	Lucha	Intercambio rápido de golpes, sacudidas y mordidas con intenso contacto corporal de dos individuos, pueden o no acabar rodando por el piso.
19	Manotazo en objeto	Golpe con la mano sobre el suelo o en algún objeto.
100	Mordida falsa	Colocar los dientes sin ejercer presión sobre alguna parte del cuerpo del receptor.
100.1	Fastidia ojos	El emisor posa los dientes o pica con las manos los ojos del receptor y este se congela momentáneamente. Esta conducta se realiza sin la presencia de conductas afiliativas, ej. aseo.
101	Busca cara	Intento de colocar la cara en frente de la cara de otro individuo. El receptor puede desviar la mirada y/o evitar. Puede o no haber castañeteo.
101.2	Sostiene mirada	Mantener la mirada fija en los ojos de otro individuo por más de 3 segundos. El cuerpo del emisor se encuentra rígido y tiene cara de amenaza.
102	Jala	El emisor toma y prende con una o dos manos el cuerpo o extremidad de otro animal y lo atrae hacia sí mismo.
103	Sacude	El emisor toma y prende con una o dos manos el cuerpo o extremidad de otro animal y lo jala y empuja una o varias veces sin perder el contacto.

- | | | |
|-----|--------------------|--|
| 104 | Desplaza | Un individuo ahuyenta a otro moviéndolo con su cuerpo del lugar en el que se ubicaba y tomando su lugar. |
| 105 | Trampolín agresivo | Un individuo salta encima de otro individuo. |
| 106 | Arranca pelo | El emisor arranca pelo de otro individuo, puede utilizar la boca o las manos. Se presentan otras conductas agresivas antes y/o después de esta conducta. |

SUMISIVAS

- | | | |
|------|----------------------------------|---|
| 20 | Agazapado | Conducta pasiva, con las piernas encogidas debajo del cuerpo y la cabeza frecuentemente entre los brazos. |
| 22 | Evita | Retirarse ante la presencia o aproximación, mirada o conducta agresiva de otro individuo. |
| 23 | Presentación pudenda inhibitoria | Las caderas y la región perineal del individuo son dirigidas hacia el agresor, el tronco se inclina y la cola se levanta. |
| 24 | Congelamiento | Conducta pasiva donde el animal permanece en una misma postura después de la agresión de otro individuo por algunos segundos. |
| 25 | Desvía mirada | Cuando un animal hace cara de amenaza, buscar cara y/o sostener mirada, el receptor evita el contacto visual con el emisor. |
| 26 | Revolverse | Esfuerzo para liberarse después de que un individuo prende, sacude, jala, muerde, coloca dientes o fastidia ojos. |
| 27 | Presentación frontal | Sentado o parado el animal quita sus brazos del tronco de su cuerpo de manera que expone el pecho, abdomen y genitales a otro individuo. También gira la cabeza hacia a un lado para exponer el cuello. |
| 27.1 | Presentación lateral | Un individuo adopta una posición cuadrúpeda y levantando una mano o pata muestra su vientre e ingle a otro individuo. |
| 28 | Huye | Correr para alejarse de la aproximación, presencia, persecución u otra agresión de otro individuo. |
| 29 | Chillido | Vocalización realizada por un receptor de una conducta agresiva de un emisor. Le siguen otras conductas sumisivas, excepto revolverse, evitar o huir. |
| 200 | Castañeteo sumisivo | Ante una agresión de un emisor, el receptor abre su maxilar inferior y golpea repetidamente su maxilar superior. El cuerpo del receptor se tensa y los dientes están totalmente visibles. |
| 210 | Pone mano para que lo muerdan | Un individuo extiende uno de sus brazos a otro individuo para recibir una mordida o mordida falsa. Normalmente el individuo que muestra su brazo, también desvía la mirada. |

CONDUCTAS SOCIOSEXUALES

- | | | |
|------|----------------------------|---|
| 40 | Levanta cadera | El animal sujeta la cadera de otro y la levanta, de modo que el receptor queda en una presentación pudenda. |
| 40.1 | Intento de levantar cadera | Un individuo toma la cadera de otro e intenta levantarla mientras este se resiste, trata de liberarse y evita el acercamiento del emisor. |

41	Intento de inspección de genitales	Un macho se acerca a una hembra y le busca la cara, puede agarrarla y/o girarla hacia su cara. El emisor puede castañetear y le siguen conductas donde intenta acercarse su cara o alguna de sus manos a los genitales de la hembra.
41.1	Inspección genital visual	Un emisor observa la región perineal o los genitales del otro, con distancia menor a un brazo.
41.2	Inspección genital olfativa	Un emisor acerca su nariz a los genitales de otro.
41.3	Inspección genital gustativa	Un emisor toca con su boca los genitales de otro individuo o el emisor chupa su propio dedo después de haberlo introducido o tocado los genitales de otro.
41.4	Inspección genital táctil	Un emisor toca con una o ambas manos los genitales o la región perineal de otro.
41.5	Olisqueo de lugar	Un emisor olisquea un lugar donde estuvo sentado otro individuo.
43	Presentación pudenda (Sociosexual)	Un individuo dirige su cadera y región perineal hacia otro individuo, su cabeza puede estar cerca del piso o parcialmente levantada y los brazos flexionados o rectos. Normalmente el individuo levanta la cola.
43.1	Solicitud de aseo genital	Un individuo tiene su cadera y región perineal dirigida hacia otro individuo, su cabeza puede estar cerca del piso o parcialmente levantada y los brazos flexionados o rectos. Normalmente el individuo levanta la cola. El receptor lo asea o lo ignora.
44	Monta	Un animal prende con sus patas traseras los muslos de otro individuo en posición pudenda, yace de costado o agazapado. El emisor se sostiene de la cadera del receptor. Está acompañada de movimientos pélvicos del emisor.
44.1	Intento de monta	Un emisor intenta prender con sus patas traseras los muslos de otro individuo, el cual hace resistencia a la cópula.

44.2	Monta incompleta	Un macho monta a una hembra pero después de hacer algunos movimientos pélvicos, se quita sin hacer pausa eyaculatoria o candado.
45	Ignora	Un emisor intenta inspeccionar los genitales de un receptor y/o levantar cadera, éste no evita su presencia, ni le dirige una presentación pudenda.
45.1	No permite inspección genital	Un emisor intenta inspeccionar los genitales, o está inspeccionando los genitales de un receptor y/o levantar cadera, éste se aleja de la presencia del emisor.
46	Pausa eyaculatoria	Suspensión súbita de los movimientos pélvicos en una monta, el emisor presenta una expresión facial similar a la cara de amenaza, dura más de 5 segundos.
46.1	Candado	Posterior a la monta, el macho que todavía se encuentra prendido de la hembra, se sienta y agarra a la hembra del pelo y en ocasiones mordisquea su cuello.
48	Masturbación post-cópula	Manipulación del pene con movimientos rítmicos de machos después de una monta.
49	Alcanza atrás	Una hembra que está siendo montada, estira su brazo hacia atrás para agarrar una de las patas posteriores del macho, generalmente se establece contacto visual.
400	Resistencia a la cópula	Un macho monta o intenta montar a una hembra y esta se quita y/o se aleja del macho.
401	Resistencia al candado	Una hembra que está siendo montada no permite que el macho realice el candado, quitándose y/o se aleja del macho.
402	Frota genitales en la cara de otro	Un emisor hace contacto con su región perineal en alguna parte de la cara de un receptor, con movimientos rítmicos.

403	Frota genitales contra el cuerpo de otro	Un emisor hace contacto con su región perineal en alguna parte del cuerpo de un receptor, con movimientos rítmicos.
404	Castañeteo en cópula	Un individuo en monta, golpea su maxilar inferior con el maxilar superior repetidamente, las orejas se retraen y los dientes están totalmente visibles.
405	Solicitud de monta	Una hembra se desplaza con movimientos rápidos alrededor de un macho, deteniéndose ocasionalmente para hacer presentaciones pudendas o encararlo con castañeteos.
406	Solicitud sociosexual	Un macho mira a una hembra, el macho busca la cara y/o empuja a la hembra, puede haber castañeteo de los dientes del macho. Le acompañan conductas como intento de levantar cadera, levantar cadera, intento de inspeccionar genitales, inspección de genitales, intento de monta, monta.
407	Retira tapón eyaculatorio	Remover de la vagina o el pene el tapón eyaculatorio.
408	Come tapón eyaculatorio	Un individuo después de remover el tapón eyaculatorio, se lo come.
409	Aseo durante el candado	Un macho que está en candado asea a la hembra.
410	Aseo post-cópula	Después de una monta con o sin candado, uno de los individuos asea al otro individuo.

CONDUCTAS MÚLTIPLES

93	Hostigamiento en cópula	Durante una monta, los involucrados reciben agresiones de otros individuos.
94	Interrupción de cópula	Durante una monta, pausa copulatoria o candado, un tercero se acerca a la pareja y los separa. Puede incluir otras conductas agresivas hacia cualquiera de los dos involucrados en la cópula.

95 Monta
 interrumpida Los individuos involucrados en una cópula se separan por la presencia de un tercero o un estímulo externo.

CONDUCTA DE MONITOREO

1 Monitoreo Un macho dirige su mirada a una saliente de la jaula en la que se encuentre antes, durante o después de una inspección genital, de un intento de inspección genital, de una solicitud sociosexual, de una monta, de un intento de monta, toque de cadera, candado o pausa eyaculatoria.

Anexo 2. Tablas de registro de las Interacciones Agonísticas y Sociosexuales.

REGISTRO DE INTERACCIONES AGONÍSTICAS

FECHA

HORA

OBSERVADOR

NOTAS:

--	--	--

REGISTRO DE INTERACCIONES SOCIOSEXUALES

FECHA
OBSERVADOR
NOTAS:

VIDEO

--	--	--