



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**Elección de pareja en hembras *Macaca arctoides* (Familia: Cercopithecidae),
su relación con la coerción sexual y la amistad con el macho.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

BRENDA ELIZABETH OLIVERA JIMÉNEZ

Director de proyecto:

Dr. Ricardo Mondragón Ceballos

Asesor interno:

Biol. Cristóbal Galindo Galindo

Ciudad de México, 2017





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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

"ZARAGOZA"

DIRECCIÓN

JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E.

Comunico a usted que la alumna **OLIVERA JIMÉNEZ BRENDA ELIZABETH**, con número de cuenta **308100055**, de la carrera de Biología, se le ha fijado el día **03 de octubre de 2017** a las **15:00 hrs.**, para presentar examen profesional, el cual tendrá lugar en esta Facultad con el siguiente jurado:

PRESIDENTE Biól. **ROBERTO CRISTÓBAL GUZMÁN**

VOCAL Dr. **RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS***

SECRETARIO Biól. **CRISTÓBAL GALINDO GALINDO**

SUPLENTE M. en C. **NICTÉ RAMÍREZ PRIEGO**

SUPLENTE Dr. **GABRIEL GUTIÉRREZ GRANADOS**

El título de la tesis que presenta es: **Elección de pareja en hembras *Macaca arctoides* (Familia: Cercopithecidae), su relación con la coerción sexual y la amistad con el macho.**

Opción de titulación: Tesis

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarle.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad de México, a 11 de agosto de 2017

DR. VÍCTOR MANUEL MENDOZA RUIZ
DIRECCIÓN

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA



RECIBÍ
OFICINA DE EXÁMENES
PROFESIONALES Y DE GRADO

VO. BO.
M. en C. **ARMANDO CERVANTES SANDOVAL**
JEFE DE CARRERA

Agradecimientos

A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza y profesores por mi formación académica.

Al Dr. Ricardo Mondragón Ceballos por darme la oportunidad de realizar este trabajo bajo su dirección, haber compartido su experiencia y conocimientos junto con los demás miembros del área de Etología en especial a la M. en C. Mónica Dafne García Granados por su confianza y considerarme a lo largo de mi estancia.

Al Departamento de Etología de la División de Neurociencias del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz por brindarme el espacio para desarrollar el trabajo experimental de esta tesis.

Al M. en C. Armando Cervantes Sandoval, Biól. Cristóbal Galindo Galindo y a el Biól. José Luis Guzmán, por el apoyo, asesorías extra clase y ánimos que me brindaron a lo largo de estos años.

A la M. en C. Nicté Ramírez Priego, Dr. Gabriel Gutiérrez Granados y a el Biól. Roberto Cristóbal Guzmán por sus observaciones y sugerencias que ayudaron a enriquecer el contenido de este trabajo.

¿Qué soy?

...Soy un mamífero efímero, un simio ibero, un *Homo sapiens* del siglo XXI.

N.

Este trabajo es dedicado a mi familia, amistades y gente con la que compartí este camino. Contenta, siento admiración, respeto y agradecimiento a los que hacen me sienta completa.





I N D I C E

1. Introducción	1
1.1 El estudio de la conducta animal	1
2. Marco teórico	4
2.2 Teoría de selección sexual	4
2.3 Competencia intrasexual e intersexual (elección de pareja)	6
2.4 La coerción como estrategia reproductiva	9
2.5 Relaciones de amistad y rangos jerárquicos en primates	11
2.6 Macacos Cola de Muñón (<i>Macaca arctoides</i>)	13
3. Problemática	17
4. Pregunta de Investigación	18
5. Hipótesis	19
6. Objetivos	19
7. Material y Método	20
7.1 Sitio y Sujetos de estudio	20
7.2 Registro	24
7.3 Análisis de datos	25
8. Resultados y Discusión	28



9. Conclusión	48
10. Sugerencias	49
11. Bibliografía	50
12. Anexo	58
12.1 Anexo 1. Etograma para <i>M. arctoides</i> . (Conductas: agresivas, sumisivas, afiliativas y sexuales)	58



I N T R O D U C C I Ó N

1. El estudio de la conducta animal.

El hombre ha estudiado la conducta de los animales desde antes de que apareciera cualquier civilización, esto era fundamental en su lucha por la supervivencia, ya que tenía que saber dónde y cuándo encontraría a los animales que buscaba y además, tenía que conocer la conducta de los mismos para elaborar una estrategia de caza (Flores, 1994). Los naturalistas comenzaron a hacerse preguntas acerca de por qué los animales se comportan como lo hacen y acerca de los mecanismos de su conducta. El empuje definitivo que llevo a la etología a adquirir un carácter formal como ciencia, fueron los trabajos de Konrad Lorenz, Nikolas Tinbergen y Karl Von Frisch (Estrada, 2002). Así a finales del siglo XVIII, nació la Etología, es decir, el estudio biológico del comportamiento. En su versión clásica se sobreentiende comportamiento animal. Ello significa, antes que nada, descripción, y ésta construye los etogramas o repertorios detallados de pautas de comportamiento como punto de arranque de su tarea (Perinat, 1980).

Erasmus Darwin, P. J. Cabanis y sobre todo J. B. Lamarck, fundan la aparición de nuevas costumbres y estructuras corporales en las necesidades de supervivencia que experimenta cada individuo. Para Charles Darwin el comportamiento era parte integrante del cúmulo de adaptaciones, junto a las anatómicas y fisiológicas, que posibilitan la reproducción y la supervivencia, y los mecanismos evolutivos que lo generan son los mismos que actúan sobre otros aspectos de la biología (Álvarez, 2007).



Las conductas, la selección sexual y elección de pareja en las diferentes especies, es uno de los temas de la biología evolutiva y conductual animal que se ha desarrollado más rápidamente. Actualmente existe gran cantidad de trabajos que abordan estos temas y que se publican frecuentemente en importantes revistas (Martínez, 2010). A pesar de ello, los conocimientos de dichas conductas en la especie *Macaca arctoides* aún no es abundante, además de que la etología se encarga de estudios de la conducta de los animales en su entorno y esto no siempre ha sido fácil, se ha recurrido al estudio de los animales en cautiverio o en semicautiverio con el fin de conseguir la información difícilmente obtenible en el campo (Platas y Serrano, 2007).

Hasta el momento los estudios realizados en primates en cautiverio son escasos, sin embargo han demostrado la importancia que tienen en el esclarecimiento de aspectos conductuales que probablemente desarrollen estos animales en condiciones naturales. Diferentes trabajos han probado que la similitud del comportamiento en los animales en libertad y en cautiverio depende de las condiciones de confinamiento (King, 1968). El uso de espacios amplios y abiertos, de composición heterogénea y sobre todo, de convivencia prolongada y manipulación mínima; da como resultado grupos o colonias cuya conducta no presenta grandes diferencias con las que se encuentran en su ambiente natural.

No obstante, existe la posibilidad de que el cautiverio afecte más la estructura social de una especie que la de otras (Liang- Wei *et al.*, 2014). Por tanto, el estudio de la especie *M. arctoides* se realizó en cautiverio exterior, dentro de las instalaciones del Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñiz” (Figura 1), teniendo como finalidad dar a conocer las conductas que influyen en la elección de pareja, las relaciones de amistad dentro de esta, y por ende han brindado más conocimiento acerca de la conducta sexual y organización social de la tropa. Los aspectos anteriores



fueron abordados tratando en lo posible de mantener condiciones de confinamiento lo más cercano a lo que experimentan los animales en condiciones naturales, lo cual permitió que el estudio se mantuviera en tiempo relativamente prolongado, facilitando las observaciones de las conductas que se quieren observar, en este caso, el registro específico de sociabilidad, agresividad, sumisión y conductas sexuales.



Figura 1. Instalaciones del Instituto Nacional de Psiquiatría "Ramón de la Fuente Muñiz", donde se encuentran los especímenes *Macaca arctoides*.



2.1 Teoría de selección sexual.

La teoría evolutiva de Selección Natural propuesta por Charles Darwin en 1859, sostiene que hay atributos que incrementan la eficacia biológica de los individuos en términos de supervivencia y fertilidad, ya que dichos atributos aumentan su frecuencia en la población transmitiéndose a generaciones sucesivas, en 1871 C. Darwin publicó “El Origen del Hombre y la Selección en Relación al Sexo”, habla acerca de sus observaciones a animales que tienen sexos separados, los machos difieren forzosamente de las hembras en sus órganos reproductivos y sus caracteres sexuales. Para ampliar dicha teoría y explicar la evolución de caracteres sexuales, propuso otro proceso evolutivo: La Selección Sexual, esta revolucionó al mundo y dio lugar a nuevos enfoques para estudiar la vida, la evolución y la conducta de todas las especies, la definió como “las ventajas que tienen unos individuos sobre otros del mismo sexo y especie, desde el punto de vista reproductivo” (Darwin, 1871), llegando a esta conclusión después de hacer una distinción entre dos tipos de caracteres sexualmente dimórficos (los caracteres primarios y los secundarios), los primarios están relacionados a la reproducción, evidenciando el sexo y son favorecidos por la selección natural; mientras que en los caracteres secundarios podemos mencionar algunos ejemplos: los colores brillantes, cuernos en machos de diversas especies, producción de feromonas, canto de aves, insectos y anfibios, etc., que están sujetas a elección del sexo opuesto o que permiten competir por el acceso a las parejas reproductivas.



Cabe mencionar que la selección sexual nunca actúa en ninguna especie antes de que la edad reproductiva llegue. Es probable que los machos tiendan a cambiar mientras alcanzan la edad reproductiva, no sólo porque no requieran de esas características antes, sino también porque algunas de estas características pueden ser peligrosas durante la edad temprana, como puede ser, adquirir colores llamativos que los hagan muy visibles ante sus enemigos o adquirir grandes estructuras como los cuernos que requieren gastar energía que se requiere durante el desarrollo. Aunque para los machos adultos existen estas mismas desventajas al desarrollar estos caracteres, hay muchas otras estructuras e instintos que han sido desarrollados a través de la selección sexual, como son las armas de ofensa y los medios de defensa de los machos para luchar y alejar a sus rivales, sus variados ornamentos, la producción de sonidos vocales o instrumentales, glándulas para emitir olores, entre otras. Todas estas estructuras sirven para excitar o atraer a la hembra, y por lo tanto el beneficio que les brinda reproductivamente es mayor (Darwin, 1871).

Algunos despliegues elaborados pueden haber evolucionado para ser utilizados en las contiendas entre los machos, pero otros ciertamente han evolucionado como resultado de la selección por parte de las hembras, por los beneficios genéticos. Actualmente existen dos escuelas de pensamiento para explicar la selección por beneficios genéticos mediante la selección sexual, estas son:

a) El grupo que apoya el principio “runaway” (desbocado):

Los despliegues elaborados de los machos pueden ser sexualmente seleccionados simplemente porque los hace atractivos para las hembras, los beneficios serán puramente estéticos, (generalmente hijos machos atractivos) (Fisher ,1930).



b) Zahavi (1975) que apoya “hándicap” (principio de desventaja):

Los despliegues sexuales son indicadores confiables de la resistencia genética a las enfermedades, donde los beneficios tienen que ver con la viabilidad general (Hamilton y Zuk, 1982).

Existe evidencia dentro de la biología evolutiva donde se apoya a ambos criterios de selección de pareja e incluso se ha demostrado que son complementarios, ya que ambos mecanismos pueden ser importantes en la evolución de las preferencias femeninas por caracteres conspicuos en los machos (Carranza, 2009).

2.2 Competencia intrasexual e intersexual.

C. Darwin propuso dos tipos de selección sexual como solución al porque han evolucionado caracteres tan conspicuos: 1. La competencia entre individuos del mismo sexo (macho-macho) por acceso a individuos del sexo opuesto (las hembras), denominada selección intrasexual y 2. La selección ó preferencia de las hembras por algunos (fenotipos) machos sobre otros (selección intersexual) (Futuyma, 1998).

Darwin (1859) notó que los rasgos sexualmente seleccionados eran generalmente más complejos en los machos que en las hembras, desarrollando la hipótesis que dichas diferencias sexuales



(dimorfismos) eran producto de la selección de pareja por parte de las hembras y de la competencia entre machos por el acceso a ellas.

Los rasgos sexualmente seleccionados evolucionan a partir de dos procesos diferentes:

1.- Competencia intrasexual: competencia entre individuos del mismo sexo para lograr copular con el sexo opuesto. Los procedimientos empleados por los competidores pueden ser muy variados; a) de manera directa: si la competencia se da antes de la cópula, entonces existirá una lucha abierta entre dos o más machos por el predominio en el acceso a las hembras; a menudo estas luchas implican riesgos considerables de heridas o incluso muertes. El resultado evolutivo de esta estrategia podría ser el desarrollo de armas que contribuyen al éxito en la lucha y que caracterizan a muchas especies (Carranza, 2009). En los primates no humanos, por ejemplo, se ha demostrado este tipo de selección sexual masculina, rasgos importantes para el combate como los dientes caninos, tamaño y masa corporal (Thorén S, 2006).

Por parte de las hembras, la competencia intrasexual puede darse con mecanismos más sutiles y difíciles de detectar; siendo capaces, en determinadas circunstancias, de producir caracteres extravagantes para atraer a los machos y quizás lo más importante es el descubrimiento de que la selección sexual puede actuar a nivel copulatorio y post-copulatorio (vía competencia espermática y elección críptica de pareja), afectando el éxito reproductivo (Clutton-Brock, 2001).

b) De manera más indirecta puede ocurrir mediante: alimento, territorio, estados de jerarquías o sociales que pueden aumentar las probabilidades de acceso a hembras fértiles.



Estas características tanto fisiológicas como conductuales pueden ser consideradas como parte de una estrategia para alcanzar el éxito reproductivo por parte del macho y por otro lado, una selección críptica por parte de la hembra.

2.- Competencia intersexual (elección de pareja): La selección de pareja funciona, rechazando a algunas parejas potenciales y aceptando o solicitando otras. En casi todas las especies, las hembras se oponen a cópulas con machos no deseados y solicitan activamente cópulas con machos deseados. De la misma manera, los machos persiguen a las hembras deseadas e ignoran a las solicitudes de cópula de hembras no deseadas (Brownmiller, 1975; Rodman y Mitani, 1987).

Entre los mamíferos, los machos suelen competir por el acceso a las hembras fértiles (Trivers, 1972). Los primeros estudios acerca de los primates descubrieron a la conducta sexual como dominada por los machos. Los machos eran vistos como responsables de dirigir el curso de los apareamientos, la frecuencia de las cópulas y la preferencia de pareja, mientras que las hembras desempeñaban un papel pasivo recibiendo las atenciones de los machos. Posteriormente, se demostró que las hembras desempeñan un papel activo en el inicio y mantenimientos de los encuentros sexuales; ya no son consideradas “selectivas” a pesar de que existe una gran cantidad de evidencia que demuestra que la mayoría de las hembras primates exhiben un patrón de comportamiento sexual excesivo en el objetivo de lograr un embarazo, que son sexualmente asertivas y frecuentemente promiscuas. “Las hembras generalmente copulan con múltiples compañeros, o repetidamente con uno solo, durante todas las fases del ciclo menstrual, a veces incluyendo los periodos infértiles de este” (Clutton-Brock, 2007).



Las hipótesis para la elección de pareja, se dividen en grosso modo, en dos modelos: los adaptativos, los cuales toman en cuenta beneficios directos (recursos) o beneficios indirectos (genes) para los individuos del sexo que eligen, y los modelos no adaptativos los cuales no toman en cuenta un beneficio obvio en la adecuación de los miembros del sexo elector, es decir, donde existe una elección arbitraria (las hembras eligen a los machos más atractivos) y buenos genes (las hembras eligen machos de buena calidad genética). Y aunque se tiene un valor adaptativo de la elección de pareja por parte de las hembras y es muy estudiado aún no ha dejado de tener cierta controversia.

Aunque un apareamiento exitoso requiere coordinación entre los sexos, Trivers (1972) menciona que los objetivos reproductivos masculinos y femeninos no tienen porque armonizar de una manera perfecta, planteando una tercera fuerza dentro de la selección sexual; el conflicto sexual, que a diferencia de la elección de pareja por parte de la hembra (machos que aporten buenos genes), este, en su forma más común es impulsado por la evitación femenina de los costos impuestos por el macho, ya que existe una asimetría en la inversión de los padres, y esta se amplifica en los mamíferos por la gestación, la lactancia y el cuidado postnatal, lo cual promueve estrategias reproductivas masculinas y femeninas que pueden ser no sólo disímiles sino también incompatibles (Palombit, 2014).

2.3 La coerción como estrategia reproductiva.

Los machos que compiten por el acceso a las hembras utilizarán tácticas de apareamiento, es decir, patrones de conducta distintos que conduzcan al acceso de apareamiento, dependiendo de su edad, salud, condición corporal (Massen *et al.*, 2012). En caso de que la competencia ocurra después de la cópula, los machos que han logrado copular con una hembra pueden recurrir a estrategias que reduzcan la posibilidad de que dicha hembra copule con más machos, es decir, que reciba



espermatozoides de otros machos.

Una solución adaptativa es la coerción sexual, definida como: el uso de la fuerza por parte del macho hacia la hembra que no elige, incrementando sus oportunidades de aparearse con la hembra en el momento en que está en su etapa fértil, al mismo tiempo hacer que disminuya el contacto y la posibilidad de que se aparee con otros machos, a costa de la hembra" (Smuts y Smuts, 1993). La doble función de superar la resistencia femenina al apareamiento y la limitación de la promiscuidad femenina se distingue a veces como una coacción directa o indirecta (Muller *et al.*, 2009). Esta conducta ha sido interpretada como una táctica de competición de esperma porque es una solución adaptativa a la competencia espermática, ya que los machos muestran urgencia copulatoria, realizan comportamientos de desplazamiento de semen y ajustan sus eyaculados, para incluir más esperma cuando la probabilidad de infidelidad femenina es alta (Baker y Bellis 1993; Shackelford *et al.*, 2002; Goetz *et al.*, 2005); se realiza al azar y también puede ocurrir inmediatamente después de que la hembra tiene una cópula con un macho rival, por lo que el macho recurre a esta conducta y la dirige a la hembra a manera de represso (Clutton-Brock y Parker, 1995). Los machos pueden competir por parejas pero si la hembra llega a copular con dos o más machos un lapso de tiempo corto, la competencia espermática es mucha, por lo tanto los machos lucharán por las fertilizaciones. Los costos de la coerción sexual pueden incluir costos fisiológicos y energéticos, lesiones físicas, estrés o en el caso extremo infanticidio (Alberts, 1996; Archie *et al.*, 2014). Algunos estudios en primates no humanos muestran que los machos dominantes tienen mayor acceso a parejas reproductoras y como consecuencia tienen una mayor descendencia que los subordinados (Soltis *et al.*, 2001; Alberts *et al.*, 2003). Sin embargo, hay trabajos que sugieren que los machos de alto rango jerárquico no tiene garantizado que los machos de bajo rango jerárquico no puedan acceder a las hembras pues hay



cópulas clandestinas (Soltis *et al.*, 2001,). Algunas hembras pueden preferir a los machos de rango medio o inferior, permitiendo así que los machos pasen por alto su lugar en la cola (e.g. *Macaca rhesus*: Chapais, 1983; *Lemur ringtailed*, *Lemur catta*: Pereira y Weiss, 1991; *Macaca fuscata*: Soltis *et al.*, 2001; Hayakawa, 2007; *Pan troglodytes* y *Pan paniscus*: Stumpf y Boesch, 2005). Además, los machos de bajo rango a veces pueden evitar la competencia directa con los individuos dominantes copulando furtivamente, como ocurre en *M. fuscata* y *M. rhesus* (Berard *et al.*, 1994; Soltis *et al.*, 2001). Esto sugiere que los machos subordinados emplean otras tácticas o que las hembras tienen otras preferencias (Alberts *et al.*, 2003; Muller, 2007). Por lo tanto, el éxito del apareamiento del macho depende no sólo del comportamiento de otros machos, sino también de las tácticas de apareamiento por hembras (Trivers, 1972). Las hembras pueden preferir aparearse con un macho en particular (Andersson, 1994) o con muchos machos (Widdig *et al.*, 2004; Nikitopoulos *et al.*, 2005) permitiendo el acceso de múltiples machos que emplean diversas tácticas.

2.4 Relaciones de amistad y rangos jerárquicos en primates no humanos.

En los primates los factores sociales desempeñan un papel muy importante en la expresión del comportamiento sexual (Estrada A. y Estrada R, 1976). Los sistemas sociales de los animales se consideran como: el resultado de las relaciones interindividuales que los miembros del grupo establecen entre sí. En el análisis de la dominancia social en grupos de animales, la linealidad ha sido utilizada por muchos investigadores como la principal característica estructural de una jerarquía de dominancia. Por ejemplo, los macacos constituyen una sociedad bien integrada, caracterizada por la presencia de jerarquías de dominancia bien delineadas; en general los machos adultos dominan a las hembras adultas. Aunque la jerarquía tiende a ser lineal, existen alianzas y coaliciones entre los



individuos, lo que permite que la jerarquía sea susceptible a cambios en su estructura a través del tiempo. Estudios demuestran que en algunas especies de macacos y babuinos los machos dominantes tienen mayores oportunidades de copular con las hembras, y como consecuencia, de reproducción (Alberts *et al.*, 2003).

Slob *et al.*, (1978), en un estudio de parejas de laboratorio observaron que los machos mostraron preferencia siempre por la misma hembra, que correspondía a la de rango más dominante; sin embargo, también se ha encontrado que los machos mostraron preferencia por ciertas hembras, pero sin relación con el rango social.

Por otro lado, las relaciones son vistas como "inversiones" sociales en las que los socios intentan maximizar su valor biológico (Cerdeña-Molina *et al.*, 2006). Los machos de rango medio pueden formar coaliciones contra machos de alto rango para obtener acceso a las hembras, por ejemplo, coaliciones revolucionarias (Noë y Sluiter, 1990; Alberts *et al.*, 2003;), u ocultar sus apareamientos y apareamiento rápido (Berard *et al.*, 1994). Alternativamente, la afiliación masculina con las hembras puede conducir a oportunidades de apareamiento, y el desarrollo de vínculos con las hembras puede ser muy importante para que los machos individuales alcancen oportunidades de apareamiento (Alberts *et al.*, 2003). Los machos de bajo rango también pueden atraer a las hembras para establecer vínculos de amistad, incluso acceso a copular con ellas proporcionándoles beneficios.

El aseo social, es un servicio que puede intercambiarse con otros beneficios, incluyendo oportunidades de apareamiento (Barrett y Henzi, 2006). Los machos asean a las hembras receptivas con más frecuencia que las hembras no receptivas, e.g. chimpancés (*Papio hamadryas hamadryas*: Colmenares *et al.*, 2002) y pueden montar estas hembras posteriormente (*Macaca radiata*: Kurup,



1988), y macacos de cola larga (*Macaca fascicularis*: Gumert, 2000). Esta evidencia indirecta indica que el aseo del macho puede constituir una estrategia de apareamiento que los machos emplean a corto plazo (un mercado biológico para el comportamiento de apareamiento) (Noë *et al.*, 1991) o a largo plazo (buenas relaciones sociales) (Smuts, 1987) para acceder a las hembras. La mayor parte del tiempo el grupo actúa socialmente en forma positiva. Los individuos permanecen mucho tiempo en compañía de sus parientes genéticos y “amigos”, aseándose o descansando en contacto físico (Estrada A. y Estrada R, 1976).

2.5 Macacos Cola de Muñón (*Macaca arctoides*).

Taxonomía.

La especie *Macaca arctoides* fue descrita por Geoffroy en 1831, pertenece al orden Primate, suborden Anthrooidea, infraorden Catarrhini (conocidos como primates del Viejo Mundo), familia Cercopithecidae y género *Macaca* (Fedigan, 1992).

Hábitat, distribución natural y estado de conservación.

Habita en los bosques perennes tropicales y subtropicales. Se localiza a una altitud entre 50 y 2,700 metros sobre el nivel del mar. Su distribución abarca diferentes zonas de Asia, que incluyen partes de Camboya, China, la India, Malasia, Myanmar, Laos, Vietnam y Tailandia (Htun *et al.*, 2008). Con el propósito de crear un Centro de Investigaciones Primatológicas en México, en 1974 esta especie fue introducida en la isla Tanaxpillo, Veracruz (Estrada A. y Estrada R, 1976), y se encuentra enlistada en el



apéndice II del CITES, y en la Lista Roja de la IUCN considerada como especie vulnerable (VU) (Htun *et al.*, 2008).

Hábitos y Dieta.

Exhibe la adaptación más extensa a la forma de vida en el suelo y por lo regular son de hábitos diurnos. Siendo muy activos por la mañana, la cual dedican a buscar alimento (la gran parte de su dieta es a base de frutas; también come semillas, flores, hojas, invertebrados y pequeños vertebrados, incluyendo aves y sus huevos, ratones, etc., lo que parece ser una conducta oportunista (Arenas-Rosas, 1983; Fooden, 1990); posteriormente, alrededor del mediodía descansan o comienzan una rutina de aseo social; por la tarde vuelven a mostrar actividad, hasta la noche en la que descansan y duermen.

Morfología.

Los individuos *M. arctoides* son de tamaño moderadamente grande (Figura 3) (de 48.5 a 58.5 cm. de alto en las hembras y de 51.7 a 65.0 cm. en los machos), un poco mayor que el promedio del género; su peso varía de 7.5 a 9.1 kg en las hembras y de 9.9 a 10.2 kg en los machos (Cawthon Lang, 2005). Presentan un largo y grueso pelaje marrón oscuro y una cola de tamaño muy corta (por lo que reciben el nombre de cola de muñón). El rostro y la región perineal están prácticamente desprovistos de pelo, y muestran un color rosa brillante o rojo. Difiere de todas las especies de macacos, menos de *M. fuscata*, por la presencia de la cara roja en los adultos de ambos sexos (no sólo en las hembras como se presenta en varias especies).



Figura 2. Hembra adulta (Elisa) con su cría (Frodo).

Además de lo anterior, presenta diferencias con las demás especies de macacos por el pelaje



blanquecino de los infantes (Figura 2), su frente casi desprovista de pelo y la presencia de pelo delgado de color rojo-cafecino en el pecho y abdomen de los adultos (Arenas-Rosas, 1983; Fooden, 1990). A este mono se le estima una longevidad en cautiverio que supera los 30 años (Cawthon Lang, 2005).

Organización social.

Los individuos se agrupan en lo que se conoce como tropa, que pueden ir de 2 hasta 60 individuos, en sociedades conocidas como multi-machos, multi-hembras (Fooden, 1990), son altamente sociables; integrados por individuos de ambos sexos, de diferentes edades y condiciones jerárquicas (Figura 4), desde su nacimiento hasta su muerte, forman parte de grupos estables dentro de los cuales mantienen relaciones sociales altamente “personalizadas”, que están basadas en el reconocimiento individual y en



Figura 3. Pareja de macacos cola de muñón copulando. El macho se encuentra sentado de tras la hembra, en posición de candado y tomándola fuertemente del pelo.

el establecimiento de vínculos afectivos con distintos compañeros, cuya intensidad o duración pueden ser muy variables (Arenas-Rosas, 1983). Estas relaciones sociales constituyen el vehículo a través del cual los individuos pueden maximizar sus funciones “inmediatas”, como la salud física y psicológica, que repercuten directamente sobre las funciones “últimas”, como la longevidad y el éxito reproductivo (Colmenares, 2002).



Reproducción.

Tienen un sistema de apareamiento promiscuo, es decir, donde las hembras receptivas son capaces de copular con más de un macho, llevando a la fuerte competencia entre machos (Hrdy, 1979). Presentan una reproducción estacional discreta (los nacimientos se producen todo el año, pero con mayor frecuencia en algunas estaciones o meses). Algunas de las variables ambientales que determinan la reproducción estacional en mamíferos son: la temperatura, humedad, disponibilidad de alimento y el fotoperiodo. Entre estos, el fotoperiodo es considerado el principal regulador de la reproducción estacional en primates (Anderson, 2006), sin embargo; estudios realizados en la Ciudad de México, donde los cambios de horas luz/oscuridad son sutiles, la condición reproductiva favorable y la preparación para competencia intrasexual postcopulatoria aumentan principalmente en primavera y otoño, por lo tanto, es en estas dos estaciones donde se puede observar una alta frecuencia de la conducta sexual (García, 2014). Esta especie se caracteriza por presentar una alta frecuencia de cópulas y eyaculaciones en periodos cortos de tiempo con una misma o varias hembras, estas series de cópula se presentan cada 12-21 minutos, por hora se pueden observar de 4 a 8 montas con eyaculación (Niemeyer y Chamove, 1983) y es la única especie que presenta la conducta de candado copulatorio (Figura 3) (Goldfoot *et al.*, 1975).

El género *Macaca* es muy estudiado debido a su gran adaptación a diferentes condiciones ambientales, a su fácil reproducción y a la facilidad de su manejo en laboratorio, entre otras características (Slob *et al.*, 1978; Hendy-Neely y Rhine, 1997). Comprende al menos 16 especies vivas, la más notable debido a las diferencias fisiológicas, anatómicas y conductuales que presenta con relación a las otras especies de macacos, es *M. arctoides*, y es considerada como foco de un considerable interés en investigación (Fooden, 1980).



Figura 4. Individuos *M. arctoides* de la tropa del Instituto Nacional de Psiquiatría.

PROBLEMÁTICA

Las coaliciones, estrategias alternativas de apareamiento masculino y las elecciones femeninas pueden alterar el acceso de los machos a las hembras (Smuts, 1987) y disminuir la correlación entre el rango y el éxito reproductivo en los primates, muchos muestran una correlación positiva entre el rango del macho y el éxito reproductivo (e.g. bonobos, *Pan paniscus*: Gerloff *et al.*, 1999, *Hanuman langurs*, *Semnopithecus entellus*: Launhardt *et al.*, 2001, *Macaca rhesus*, *Macaca mulatta*: Bradley *et al.*, 2005). Sin embargo, la relación es compleja, y hay variación en la fuerza de la asociación. Estos criterios de selección en ocasiones son excluyentes unos de otros, ya que los machos de alto rango no pueden dar suficiente tiempo ni atenciones a todas las hembras de la tropa, lo que puede dar pauta a que la hembra tenga cópulas clandestinas con un macho de otro rango jerárquico, lo que maximiza la competencia espermática y existe una confusión de la paternidad, induciendo a



varios machos a proteger al descendiente (Archie *et al.*, 2014). También se ha observado que en la mayoría de los casos las hembras tienen preferencia hacia machos de alto rango capaces de protegerlas y a sus descendientes de otros machos contra el infanticidio (Hydy, 1979),

Ahora bien, se sabe que *M. arctoides* presenta un sistema de apareamiento promiscuo donde la hembra cópula con múltiples machos. Por lo que los machos compiten a diferentes niveles: las preferencias femeninas por los machos dominantes provoca una competencia por la jerarquía, la agresividad, la formación de coaliciones, la preferencia por machos agradables que las asean, y machos específicos con quien ha habido una relación especial a corto plazo o una amistad a largo plazo. Por lo tanto, al considerar las conductas sociales y sexuales, se puede determinar si la elección de pareja está siendo realizada por parte de la hembra, ya que para la mayor parte de los primates los gastos de competencia sexual y cortejo son altos para los machos (Smuts, 1987).

P R E G U N T A D E I N V E S T I G A C I Ó N :

En un grupo donde existe conflicto de intereses sexuales:

¿Las hembras eligen pareja (consentimiento en la cópula) o son coercidas sexualmente?

¿La estrategia reproductiva entre la pareja que copula está determinado por la relación de amistad?



HIPÓTESIS

Si las hembras son las que eligen al macho para copular, preferentemente lo harán con aquellos machos donde este establecida una relación de “amistad”.

OBJETIVOS

Objetivo general.

Conocer qué conductas determinan el consentimiento de la cópula en hembras *M. arctoides*, para identificar si existe una relación entre la estrategia de apareamiento y el éxito reproductivo.

Objetivos particulares.

- Asignar el rango jerárquico a hembras y machos para verificar si está relacionado con la frecuencia de cópulas que tienen respectivamente.
- Obtener el índice de amistad entre las parejas copulantes y correlacionarlo al éxito copulatorio y la coercitividad.
- Determinar si el consentimiento por parte la hembra o la coerción sexual tiene una influencia en el éxito copulatorio de los machos.



MATERIAL Y MÉTODO

7.1 Sitio y Sujetos de estudio.

La tropa de *M. arctoides* está ubicada en el Departamento de Etología, de la División de Neurociencias del Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñiz”, al sur de la Ciudad de México. Todos los sujetos vivieron en condiciones de cautiverio exterior, en una jaula trapezoidal de 1339m³, dividida en cuatro secciones cuyas medidas son: 6.20 m de base mayor por 1.70 m de base menor, 6 m de profundidad y 6.50 m de altura (Figura 6, 7 y 8). En cada sección las paredes y las plataformas son de concreto; estas se encuentran conectadas entre sí por una ventana. La parte superior está limitada por una malla ciclónica que mantiene a los individuos en condiciones naturales de luz tanto en el día como en la noche, pues no se cuenta con iluminación artificial. En las jaulas de los extremos se encuentran aros metálicos adosados a las paredes, en todas hay columpios colgando del techo y una sección cuenta con una resbaladilla, lo que permite a los individuos hacer uso del espacio las plataformas (Figura 1, 2, 4 y 5).



Figura 5. a) Hembra adulta (KiKi) haciendo uso de la resbaladilla.

b) Machos adultos transportándose en escaleras para cambiar de plataforma.

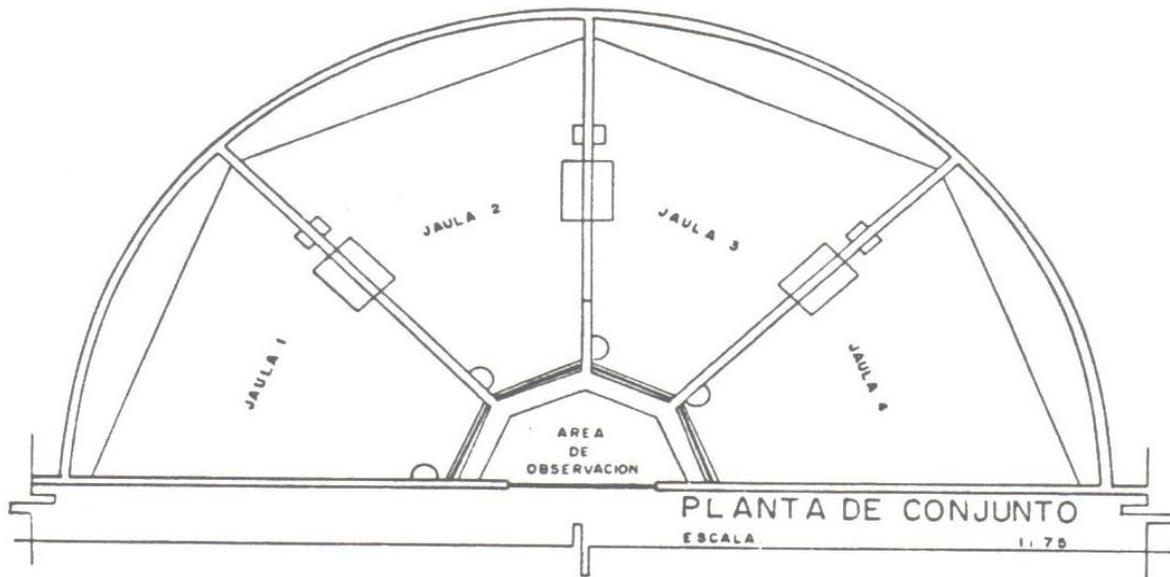


Figura 6. Plano de las jaulas de la tropa de *Macaca arctoides* en el Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz.

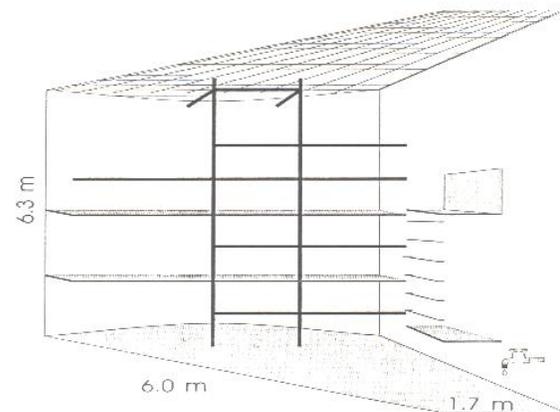
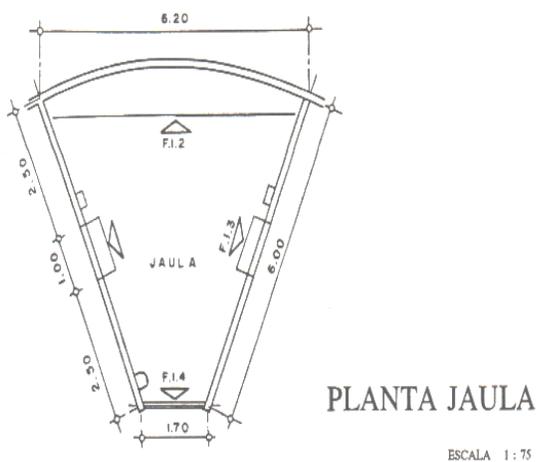


Figura 7. Esquema de las dimensiones de cada jaula.

Figura 8. Representación tridimensional de la distribución de los elementos en las jaulas.



Todas las observaciones y registros se efectuaron en el transcurso de 12 meses (lunes a viernes), desde un mirador que cuenta con un ventanal de vidrio (1.70 x 1.70 m), situado a la altura de 4 m (López-Luján y cols., 1988) del nivel superior de las jaulas, de manera que permitía tener una vista amplia.

La tropa estaba conformada por 27 individuos, entre los cuales había 3 hembras viejas, 4 machos viejos, 11 hembras adultas, 4 machos adultos, 1 hembra subadulta, 1 macho subadulto, 1 macho juvenil y 2 machos infantes II (Tabla 2) y sus edades cronológicas se muestran de acuerdo a la clasificación propuesta por Bertrand (1969) (Tabla 1), en el análisis de este trabajo solo se consideraron 12 hembras y 9 machos (Tabla 2). Estos inician su actividad al amanecer, manteniéndose agrupados hasta que se realiza la limpieza de las jaulas diariamente en un horario de 8:00 - 9:00 am, posteriormente se les brinda alimento y agua repartidos en contenedores a nivel de suelo de manera que todos los animales tuvieran acceso continuo a estos, su dieta diaria estaba compuesta de frutas, vegetales frescos y pellets comerciales para primates (5038 Lab Diet PMI Feeds, Inc., St Louis, MO, USA); por tanto la manipulación fue casi nula. Su alimentación es principalmente entre las 9:00 - 11:00 am, pero siguen consumiendo croquetas en el transcurso del día; a partir del mediodía presentan lapsos de gran actividad combinados con periodos de reposo, agrupándose nuevamente y así mismo para pasar la noche.

Tabla 1 Clasificación sexo-edad de la especie *M. arctoides* (Bertrand, 1969).

Hembra y Macho Mayores	Más de 20 años
Hembra Adulta	Más de 5 años
Macho Adulto	Más de 7 años
Hembra <u>Subadulta</u>	3.5 a 5 años
Macho <u>Subadulto</u>	4 a 7 años
Hembra Juvenil	18 meses a 3.5 años
Macho Juvenil	18 meses a 4 años
Infante II	4-18 meses
Infante I	0-4 meses



Tabla 2 Clasificación sexo-edad de la tropa *M. arctoides* del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz. De color rojo las 6 hembras y de color azul los 9 machos que se tomaron en cuenta en el estudio, y los individuos con * no se consideraron debido a su edad y/o falta de conducta sexual.

Identificador	Nombre	Edad	Sexo
*MA	Mariana	34.4	Hembra vieja
AU	Aura	25	
RI	Rita	22.2	
ES	Esdras	24.9	Macho viejo
AI	Aleph	24.9	
GA	Galleto	20.9	
JI	Jairo	20.6	
MU	Manuela	17.9	Hembra adulta
LD	Ludi	16.8	
SO	Sofia	16.1	
EL	Elisa	15.3	
AN	Ana	14.5	
CL	Cloe	13.3	
*AC	Alicia	12.11	
KT	Kleta	12.6	
SH	Shara	11.9	
*CH	Concha	11.4	
KK	Kiki	8.1	
DF	Dafnis	14.3	Macho adulto
FO	Foforo	7.5	
RE	Regino	7.5	
RP	Ruperto	7.4	
LL	Leo	4.3	Hembra subadulta
PL	Pollo	5.8	Macho subadulto
*FS	Fausto	2.11	Macho juvenil
*OR	Oscar	2	Macho infante II
*FR	Frodo	0.6	



7.2 Registro

Se consideraron dos métodos muy utilizados para estudiar el comportamiento animal, estos son: el de individuo focal y el de barrido (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1986). Mediante la utilización de un etograma conductual (Anexo 1), utilizado en el laboratorio (Bertrand, 1969; Arenas-Rosas, 1983). Todos los registros se realizaron en bloc de notas, para posteriormente convertirlos a una base de datos en Excel y poder realizar el análisis estadístico.

1. Para obtener el rango jerárquico de cada uno de los individuos, en un horario de 10:00 – 11:00 am se registraron todas las interacciones agonistas (agresivas y sumisivas; Anexo 1), mediante el método de conducta focal, identificando al emisor y al receptor de la conducta (Martin y Bateson, 1986). Los datos obtenidos fueron agrupados mensualmente en matrices sociométricas (agresiva/sumisiva), ambas se traslaparon para obtener una sola matriz de dominancia-subordinación (calculado como: agresiones dadas de A a B + sumisiones recibidas de A por B), que fueron usadas para calcular la puntuación de dominancia de David (Gammell *et al.*, 2003).

2. En el caso de las cópulas, se utilizó de igual manera el método de conducta focal, registrando conductas sexuales específicas (Anexo 1), en un horario matutino y uno vespertino (11:00 am-01:00 pm / 3:00 - 4:00 pm), registrando cada ocasión que se presentaron las conductas a estudiar; el nombre, género y parentesco de los individuos participantes en la cópula, además de especificar si la cópula fue: completa o incompleta, y si presentó coerción por parte del macho.



3. Para conocer las relaciones afiliativas entre individuos (índice de amistad), se utilizó el método de barrido de 11:00 am - 12:00 pm, el cual considerara los indicadores conductuales: afiliativas (aseo social, contacto-proximidad) (Anexo 1), registrando todo lo que es visible y parece relevante en un momento determinado (Martin y Bateson, 1991). Se realizaron matrices de aseo y proximidad-contacto mensuales, en las cuales se calculó la media total respectivamente. En general, la presencia de conductas afiliativas entre los individuos fue constante, lo que nos permitió obtener una base de datos robusta y en consecuencia un índice de amistad confiable entre las parejas copulante.

7.3 Análisis de datos

El índice de dominancia de todos los individuos se obtuvo mediante el programa estadístico RStudio versión 3.3.0 para Windows y el paquete Steepnees 0.2-2 (Laire y de Vvries, 2014). Posteriormente se calculó el promedio del rango jerárquico por individuo para asignarle una categoría (dominante, intermedio y subordinado).

Mediante una prueba de X^2 se analizó la frecuencia total de copulas de la tropa, además de determinar los porcentajes correspondientes a cada tipo de cópula (incompleta/completa), así como la coerción (presencia/ausencia), en las mismas. Posteriormente se aplicó la prueba de independencia para conocer si existe una relación entre las variables (tipo de cópula/coerción). Las pruebas se realizaron con el paquete estadístico SPSS versión 17, y se estableció como prueba de significancia un valor $p \leq 0.05$.



Para obtener el índice de amistad entre las parejas copulantes se aplicó la fórmula:

$$\frac{\left(\frac{A(x \leftrightarrow y)}{\Delta grupo} + \frac{P(x \leftrightarrow y)}{\Delta grupo} \right)}{2}$$

Donde, A= aseo que tiene el individuo ($A \leftrightarrow B$), P= Proximidad y contacto del individuo ($A \leftrightarrow B$), entre

$\overline{\Delta grupo}$ = media total del grupo.

También se realizaron tablas de contingencia con un nivel de significancia $p \leq 0.05$, para determinar si existe una preferencia por parte de la hembra para copular con machos que sean amigos o no amigos, y al mismo tiempo observar la posible relación entre esta preferencia y la coerción en la copula. Esto con el fin de determinar si la coerción es una estrategia de éxito copulatorio de la tropa.

Por último, con el programa RStudio versión 3.3.0 para Windows, mediante un modelo lineal generalizado, familia binomial (logit) se obtuvo la correlación entre las variables: Cópula: completa/Incompleta; Índice de amistad, Coerción: Sí /No; Parentesco: Sí/No).

Modelo (1 y 2) lineal generalizado, familia binomial (logit). En ambos casos, los variables fijas fueron: (Macho/Hembra).

Modelo 1:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \beta_4 X_4$$

Donde:

Cópula= Intercepto + β_1 Índice de Amistad + β_2 Rango Macho + β_3 Rango Hembra + β_4 Coerción Sí



Modelo 2:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \beta_4 X_4$$

Donde:

Coerción = Intercepto + β_1 Rango Macho + β_2 Rango Hembra + β_3 Parentesco si + β_4 Índice de Amistad



R E S U L T A D O S Y D I S C U S I Ó N

Rangos jerárquicos.

A partir de 17,365 conductas registradas (10,172 agonistas y 7,290 sumisivas), se obtuvo el rango jerárquico (Figura 9 y 10) y categoría para hembras (Tabla 3) y machos (Tabla 4) de la tropa. Encontrando que, la especie *M. arctoides* muestra una jerarquía lineal a lo largo de los 12 meses del estudio; es decir, la relación de dominancia es transitiva (De Vries, 2006), para cada tres individuos A, B y C, se sostiene lo siguiente:

Si A domina a B y B domina a C, entonces A también domina a C.

El número de puntaje de David determina la categoría de jerarquía, si este es bajo, entonces el individuo recibió más conductas agresivas de las que emitió, siendo sumiso la mayor parte del tiempo, lo cual le da la categoría de subordinado; por el contrario, si el individuo emite más conductas agresivas en comparación con las sumisivas, entonces su puntaje de David es mayor y será catalogado como dominante, en el caso de los individuos intermedios, el número de conductas agresivas y sumisivas que emite y recibe es equitativo. Como podemos ver en las Figura 9 y 10, pese a las fluctuaciones en las diferentes estaciones del año, siempre el individuo conservo su posición ya sea como dominante, intermedio o subordinado, debido a que la variación de jerarquía es más frecuente en tropas grandes, que en tropas pequeñas y medianas (Koenig, 2000). Sin embargo, se sabe que esta dominancia puede modificarse conforme van cambiando las relaciones sociales de la tropa y procesos demográficos (Alberts *et al.*, 2003). También cabe mencionar que para determinar las jerarquías de las



tropas, se deben de hacer registros prolongados (mínimo de 1 año), ya que estas pueden llegar a tardar en estabilizarse (Garcia, 2014).

En el caso de las hembras AU (Aura) y So (Sofia) se mantienen dentro de la jerarquía en la categoría de dominantes y SH (Shara) de subordinada (Tabla 3).

Tabla 3 Promedio del Puntaje de David y categorías de rango jerárquico de hembras *M. arctoides*.

Hembra	Promedio Puntaje de David	Rango
AU	12.681	Dominante
SO	12.634	Dominante
EL	12.500	Dominante
KK	12.272	Dominante
KT	11.890	Intermedia
LL	11.636	Intermedia
CL	11.542	Intermedia
MU	11.319	Intermedia
RI	10.914	Subordinada
LD	10.779	Subordinada
AN	10.074	Subordinada
SH	9.773	Subordinada

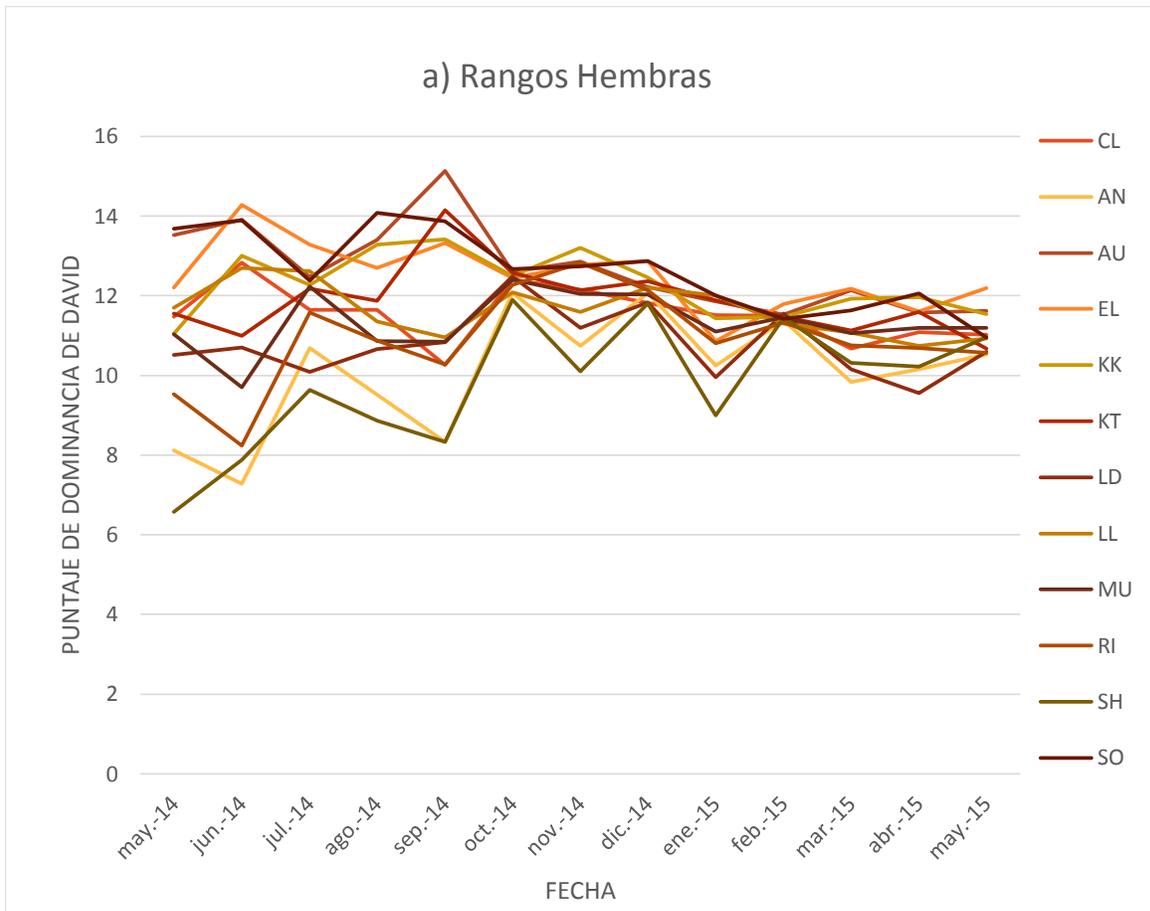


Figura 9. Rangos jerárquicos mensuales de 12 hembras adultas *M. arctoides* calculados a lo largo de un año de observación. A mayor puntaje de dominancia de David, mayor grado de dominancia social.

Hembras: (CL=Cloe, AN=Ana, AU=Aura, EL=Elisa, KK=Kiki, KT=Kleta, LD=Ludi, LL=Leo, MU=Manuela, RI=Rita, SH=Shara, SO=Sofia).

En esta tropa existe un solo macho alfa (RP), con una puntuación promedio de puntaje de David de 16.6 (Tabla 4), quien tiene ventajas sobre los recursos, tales como el alimento y el acceso a las hembras reproductivas (Arenas-Rosas, 1983). Otro macho dominante de la tropa es DF (beta), probablemente ambos machos mantienen su dominancia debido a que se encuentran en etapa adulta, presentan buenas características fisiológicas, teniendo ventaja en los enfrentamientos con machos de edades más avanzadas e.g. GA, JI y ES, y sus relaciones con la mayoría de la hembras son buenas (Tabla 6). En



el caso de Aleph (AL) quien es un macho dominante viejo, este conserva su categoría de dominancia ya que en su momento fue el macho alfa del grupo, y mantuvo buenas relaciones con la tropa, a diferencia de RE y FO, que también son machos adultos, con buenas condiciones fisiológicas como RP y DF, pero la mayoría del tiempo mantuvieron un perfil bajo, es decir, el número de conductas agresivas que emitían era mínimo, por lo tanto se catalogaron como subordinados.

Tabla 4. Promedio del Puntaje de David y categorías de rango jerárquico de machos *M. arctoides*

Macho	Promedio Puntaje de David	Rango
RP	16.666	Dominante
DF	16.140	Dominante
AL	14.341	Dominante
JI	13.430	Intermedio
ES	13.103	Intermedio
FO	12.802	Intermedio
PL	12.492	Subordinado
RE	12.257	Subordinado
GA	11.490	Subordinado

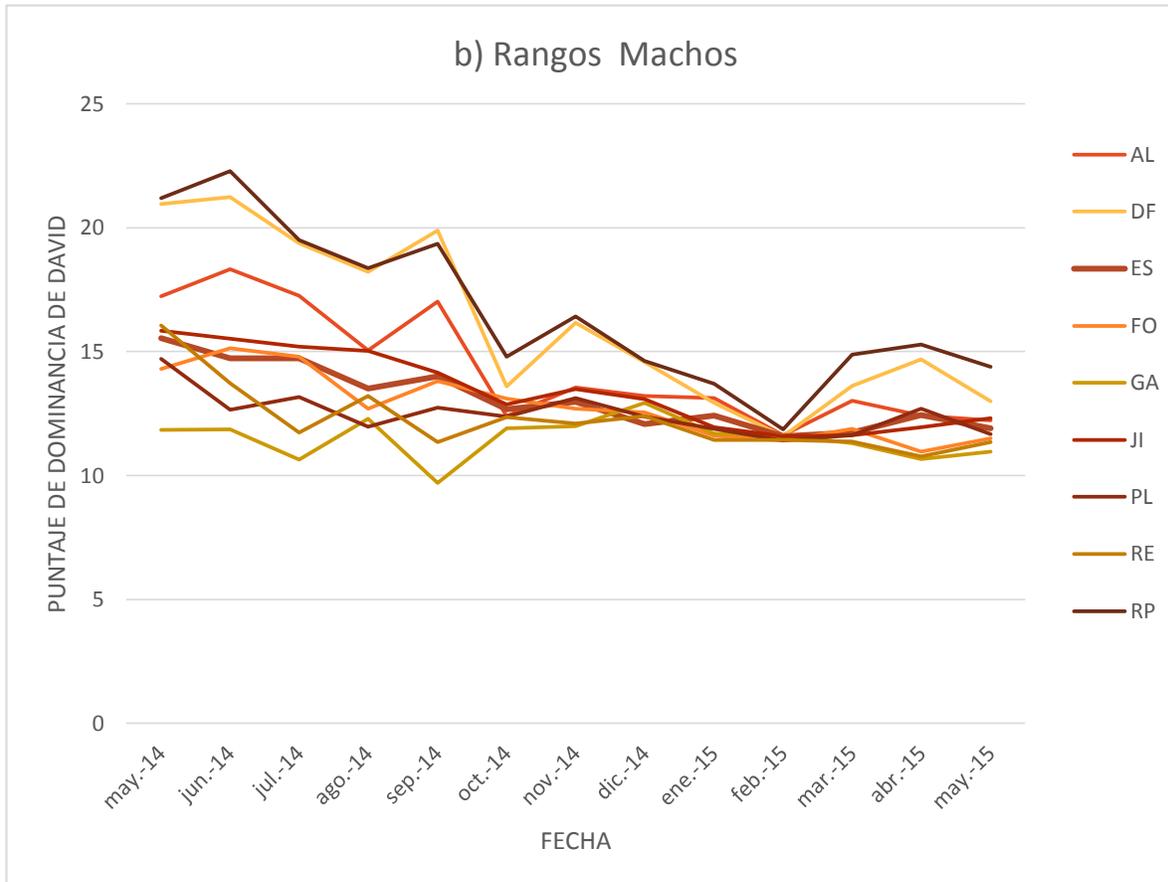


Figura 10. Rangos jerárquicos mensuales de 9 machos adultos *M. arctoides* calculados a lo largo de un año de observación.

Machos: AL=Aleph, DF=Dafnis, ES=Esdras, FO=Foforo, GA=Galleto, JI=Jairo, PL=Pollo, RE=Regino y RP=Ruperto.

La cópula y Rango jerárquico.

Con un registro total de 820 cópulas, se determinó la frecuencia de cópulas correspondiente de cada individuo, ordenándolo en el eje x de manera descendente de acuerdo a su rango jerárquico (Figura 11 y 12) (Tabla 3 y 4). Los machos de la tropa presentan una relación entre el rango jerárquico y las oportunidades reproductoras, donde los machos de bajo rango suprimen la conducta de cópula ante la



presencia de uno de mayor jerarquía. Los resultados (Figura 11) muestran que hubo significativamente más actos de comportamiento sexual realizados por machos de alto rango (RP, DF y AL). Los machos de rango medio (ES, JI y FO) exhibieron niveles intermedios de desempeño y los machos de bajo rango exhibieron las puntuaciones más bajas de comportamiento sexual (PL, RE y GA). Por lo que los datos evidencian la idea de que los machos dominantes tienen más oportunidades reproductoras que los subordinados, a pesar de que se a las hembras se les veía a menudo intentando escapar de los machos dominantes con los que estaban apareando, pero sólo 16 de 139 eyaculaciones (12%) fueron con machos de bajo rango (Soltis *et al.*, 2001). Reforzando el sesgo reproductivo, estudios realizados por Engelhardt (2006) en una tropa silvestre de macacos cola larga (*M. fascicularis*), muestran una cooperación por parte de la hembra, y que puede facilitar la monopolización masculina, comprobando con pruebas de paternidad, que esta se restringía a los machos alfa y beta, incluso cuando las hembras se apareaban con varios machos durante la fase fértil, parece que no sólo la monopolización masculina sino también los mecanismos post-copulatorios pueden operar a favor de los machos de alto rango.

En comparación, en las hembras no existe una relación en cuanto al número de encuentros sexuales y su rango jerárquico (Figura 12), ya que una hembras de rango intermedio (CL) presenta relativamente más cópulas a diferencia de las dominantes (AU, SO Y EL), esto puede deberse a el estrés que presentan las hembras dominantes para mantener su rango de jerarquía y por otro lado las subordinadas para subir su estatus social, se sabe que altos niveles de estrés inhiben la ovulación (Moore y Jessop, 2003), y por tanto existe una asincronía de periodos fértiles.

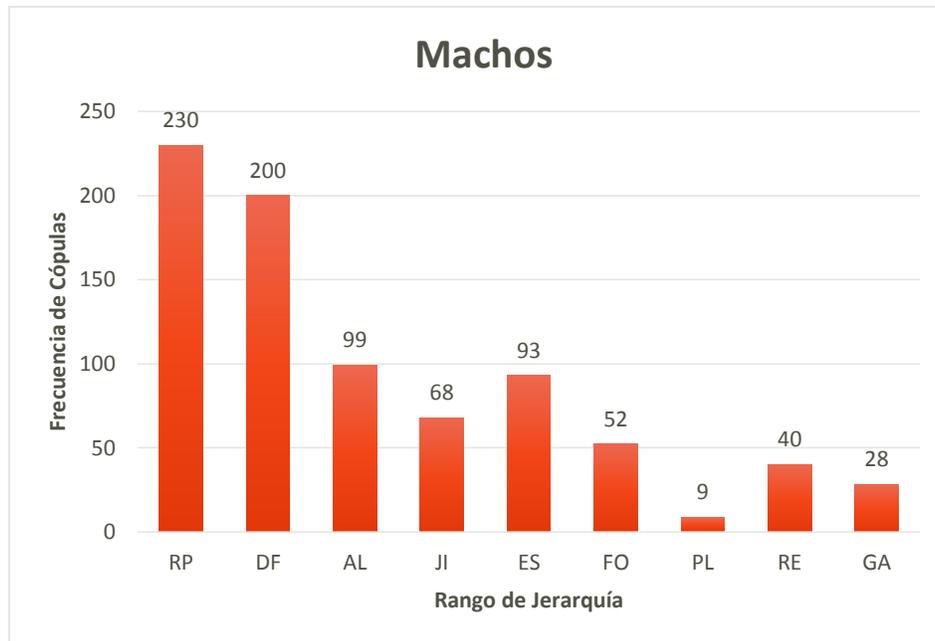


Figura 11. Frecuencia de cópulas totales en Machos, y su Rango de jerarquía, de izquierda a derecha, de mayor a menor rango.

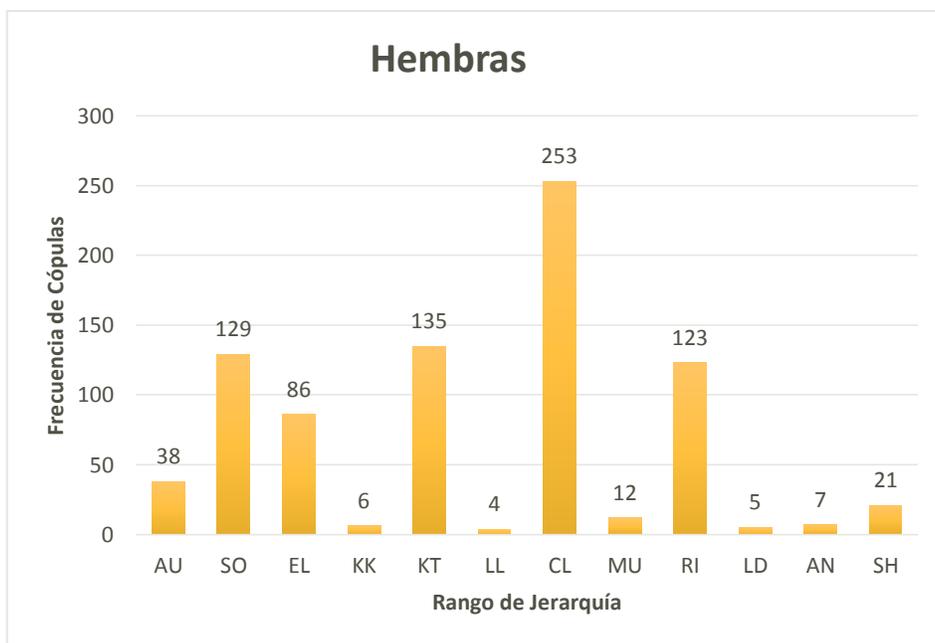


Figura 12. Frecuencia de cópulas totales en Hembras y su Rango de jerarquía, de izquierda a derecha, de mayor a menor rango.



La cópula y la coerción sexual.

Se analizaron dos tipos de cópulas: 1. la cópula completa (el macho eyacula dentro de la hembra) con un registro de 153 de las 820 cópulas totales, es decir, el 19%, y dentro de este tipo de cópula el 14% no presentaron coerción.

En cuanto al restante 667 (81%) son cópulas incompletas (el macho eyacula afuera de la hembra) la hembra llegaba a interrumpir la copula o rechazar las iniciaciones sexuales inmediatas al no asumir la posición apropiada de monta, agazapándose y/o huyendo del macho, cual no permitía concluir el acto. Se ha predicho que esta última, en especies de primates multi-machos y multi-hembras, puede frustrar la elección de pareja femenina de machos rivales (Smuts y Smuts 1993). Sin embargo, en un 77% de las cópulas realizadas no presentaron coerción por parte del macho a la hembra (Tabla 5) (Figura 13).

Tabla 5. Tipos de copulas y coerción

	Coerción SI	Coerción NO	Fila Total
Completas	40	113	153
	4.88%	13.78%	18.66%
Incompletas	34	633	667
	4.15%	77.20%	81.34%
Columna Total	74	746	820
	9.02%	90.98%	100.00%

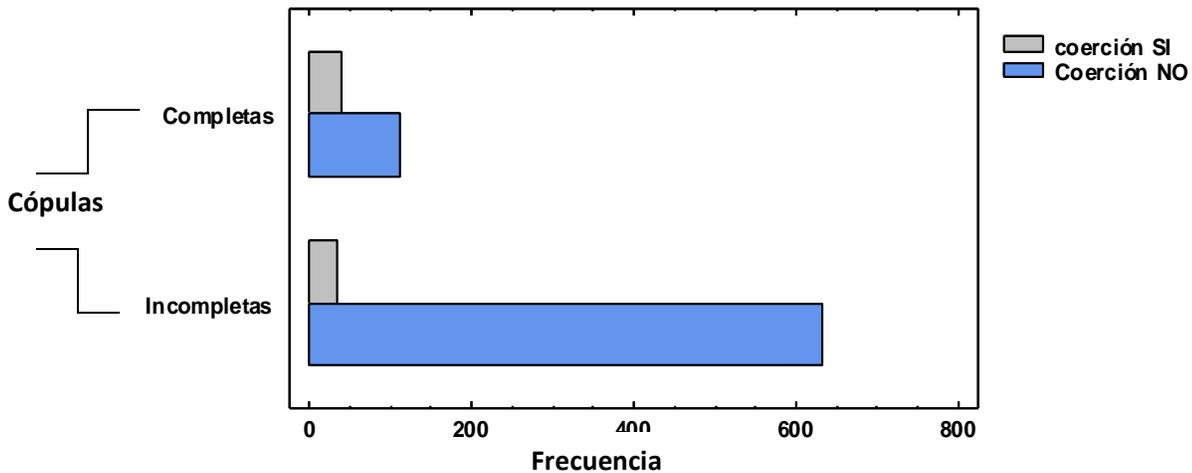


Fig. 13. Gráfico de barras, frecuencia de cópulas. Donde las copulas incompletas son más frecuentes; sin embargo, en ambos tipos cópulas la coerción es muy sutil con un 5% respectivamente.

Las estrategias conductuales de coerción sexual y cortejo realizadas por machos pueden variar según su potencial de: explotación de recursos, la lucha macho-macho, intimidar o evaluar al rival (Soltis *et al.*, 2001). En los trabajos de Muller *et al.*, (2007); Kitchen *et al.*, (2009); Swedell y Schreier (2009), la coerción hacia las hembras puede verse como una forma de hostigamiento e intimidación para tener un éxito de apareamiento; por lo tanto, si el comportamiento agonístico masculino se utiliza como una estrategia de apareamiento de cortejo o coacción, entonces puede dirigirse más a hembras sexualmente activas que a hembras lactantes (Muller *et al.*, 2007). En este trabajo, aunque también está presente esta conducta, los machos de la tropa no ejercen la coerción como estrategia de apareamiento, y la presencia de la conducta es independiente de que la hembra este sexualmente activa o lactante. e.g. se tuvieron registros de cópulas de RP (Ruperto) y EL (Elisa), donde ella se encontraba en periodos fértiles y posteriormente en estado de lactancia con su cría FR (Frodo).



También se observaron los tres tipos de coerción propuestas por Clutton-Brock y Parker (1995):

1. La cópula forzada, donde se usa la fuerza física,
2. el acoso, donde repetidos intentos de apareamiento imponen costos a las hembras, aumentando la probabilidad de apareamiento inmediato y
3. la intimidación, donde los machos castigan a las hembras que se niegan a aparearse, aumentando la probabilidad de apareamientos futuros.

Por ejemplo, los machos dominantes usan la agresión para interrumpir las copulaciones de los machos subordinados, pero estos ataques están dirigidos a la hembra, no al macho rival, por lo cual la hembra normalmente regresa a su pareja original y casi nunca vuelve al intruso dominante (Bercovitch, 1993). La evidencia de los resultados (Tabla 5) sugiere que ninguno de estos tres tipos de coerción suele ser usada como una estrategia de reproducción en *M. arctoides*. Los macacos de Barbería (*M. sylvanus*) coinciden en que la coacción sexual es rara (Young *et al.*, 2013). Sin embargo, Smuts y Smuts (1993) obtuvieron resultados contrastantes en un estudio que combina análisis de paternidad conductual y genética de una tropa silvestre en la isla Yakushima. Los machos de alto rango monopolizaban la mayoría de las fertilizaciones, identifican la custodia de pareja y la coacción sexual como posibles candidatos. En un diseño experimental para abordar la coerción sexual, Cerda-Molina *et al.*, (2006) demostraron que en *M. arctoides*, la exposición de secreciones vaginales que contenían componentes foliculares y periovulatorios aumentaba el interés sexual masculino por las hembras. Debido a que las hembras no estaban en condición receptiva, se resistieron a las solicitudes masculinas de copulación, a las que los machos respondieron con un comportamiento coercitivo elevado.

Por otro lado, la prueba de independencia con una $X^2=67.145$.df=1, $P=0.001$, reveló que la coerción es independiente del tipo de cópula al cual tengan acceso los machos.



La cópula y el Índice de amistad.

La subsistencia de los primates no humanos, está basada en la capacidad del individuo para mantener “buenas” relaciones con sus compañeros de la tropa, la especie *M. arctoides* invierte la mayor parte del día en establecer relaciones afiliativas mediante el aseo social. Coincidiendo con los resultados de un estudio realizado con la especie *M. mulatta* en cautiverio, donde Massen *et al.*, (2012) afirman que la relación afiliativa se facilita con la presencia de parientes, y que existe una correlación positiva significativa entre el aseo brindado de un macho a una hembra y el acceso de cópula.

Los resultados de la Tabla 6, 7 y 8 apoyan la hipótesis de que las relaciones de "amistad" entre machos y hembras conducen al acceso de apareamiento, y por otro lado, el aseo por hembras no se realiza como un mercado de apareamiento, ya que asean para mantener el lazo de amistad con el macho y este le proporcione protección, esto también ayuda a que exista una paternidad segura, y en otros aspectos fuera del contexto sexual, tener tolerancia en los sitios de alimentación (Cerde-Molina *et al.*, 2006), el aseo de un macho hacia una hembra puede servir como “pago por sexo” (Gumert, 2007).



Tabla 6. Índice de amistad de las parejas copulantes y número de amigos que tiene cada una de las hembras de la tropa del Instituto. Con un valor de índice de amistad >1 se estableció que la pareja copulante eran amigos y con un valor <1 que no lo no eran.

H	M	I.AMISTAD	AMIGOS
AU	Jl	2.019	4
	DF	1.627	
	RP	1.249	
	PL	1.178	
	AL	0.768	
	ES	0.626	
	RE	0.567	
	GA	0.322	
	FO	0.318	
	EL	DF	
PL		1.604	
RP		1.231	
FO		0.958	
Jl		0.728	
AL		0.657	
ES		0.474	

	RE	0.257	
	GA	0.254	
KK	RP	4.966	2
	DF	2.066	
	Jl	0.945	
	PL	0.793	
	AL	0.744	
	ES	0.547	
	FO	0.377	
	RE	0.232	
	GA	0.165	
	SO	RP	
DF		2.408	
Jl		1.27	
AL		0.695	
ES		0.489	
FO		0.318	

	RE	0.273	
	PL	0.22	
	GA	0.117	
CL	RE	5.271	4
	DF	2.168	
	RP	1.628	
	PL	1.01	
	Jl	0.675	
	ES	0.543	
	FO	0.513	
	AL	0.327	
KT	RP	5.77	4
	DF	2.09	
	PL	1.218	
	AL	1.171	
	Jl	0.857	



	FO	0.167	
LL	DF	2.545	2
	GA	1.145	
	PL	0.768	
	RP	0.747	
	ES	0.612	
	AL	0.578	
	RE	0.573	
	JI	0.546	
	FO	0.381	
	MU	RP	
DF		0.655	
AL		0.58	
RE		0.508	
PL		0.499	
JI		0.485	
ES		0.437	
FO		0.426	
GA		0.335	

AN	RP	1.343	1
	PL	0.81	
	JI	0.804	
	AL	0.731	
	DF	0.677	
	RE	0.589	
	FO	0.584	
	GA	0.522	
	ES	0.468	
	LD	GA	
RP		1.133	
AL		0.993	
JI		0.697	
DF		0.689	
ES		0.517	
FO		0.494	
PL		0.308	
RE		0.275	
RI		RE	2.98

	DF	1.599			
	PL	0.985			
	FO	0.823			
	RP	0.739			
	JI	0.546			
	ES	0.533			
	AL	0.375			
	GA	0.356			
	SH	AL		2.128	3
		RP		1.83	
ES		1.016			
DF		0.852			
JI		0.69			
FO		0.457			
PL		0.37			
GA		0.354			
RE	0.3				

Además, las relaciones afiliativas le asegura al macho el privilegio de reproducirse, tener una posición de alto rango, como ser dominante o subdominante; y por ende, el mantenimiento de la especie (Smuts *et al.*, 1987). Siendo el resultado de su éxito reproductivo, y de esa manera que la hembra pueda eludir los costos de la coerción sexual (fisiológicos y energéticos, lesiones físicas, o en el extremo caso infanticidio) (Alberts *et al.*, 1996).

**Elección de pareja por Hembras *M. arctoides*.**

Con las tablas de contingencia (Tabla 7 y 8) podemos observar, tanto para cópulas completas (Figura 14) e incompletas (Figura 16) con las variables sociales y sexuales, la preferencia que tienen las hembras al escoger a su pareja sexual (amigos o no amigos); así como la estrategia reproductiva, es decir, la presencia o ausencia de la coerción en el acto copulatorio (Figura 15 y 16).

Tabla 7 Frecuencias de cópulas completas (Con amigos/No amigos) y la coerción.

	Coerción SI	Coerción NO	Fila Total
Amigos	39	112	151
	25.49%	73.20%	98.69%
No Amigos	1	1	2
	0.65%	0.65%	1.31%
Columna Total	40	113	153
	26.14%	73.86%	100.00%

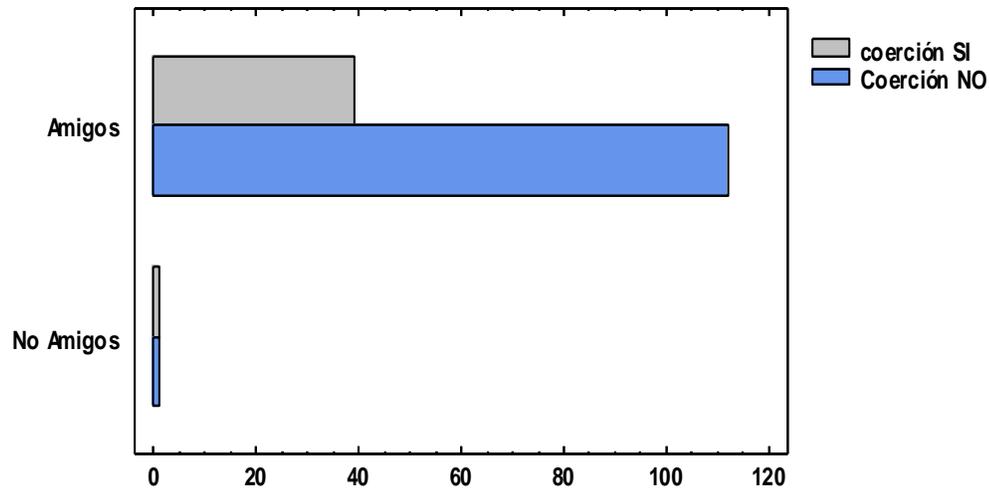


Figura 14. Frecuencia de cópulas Completas en hembras *M. arctoides*, donde se tomaron en cuenta dos variables (social y sexual), es decir, la relación de amistad y la conducta de coerción.

El 97% (Tabla 7) de las cópulas completas presento una relación de amistad, lo cual refleja la preferencia de la hembra para copular con machos donde se establece un índice afiliativo alto. Solo el 25% de la copulas presentan coerción, por lo tanto, con una $X^2=0.597$, $df=1$, $P=0.4396$ podemos decir que, la presencia de coerción en la copula dependerá si existe o no una relación de amistad entre la pareja, como se puede apreciar en la Figura 15.

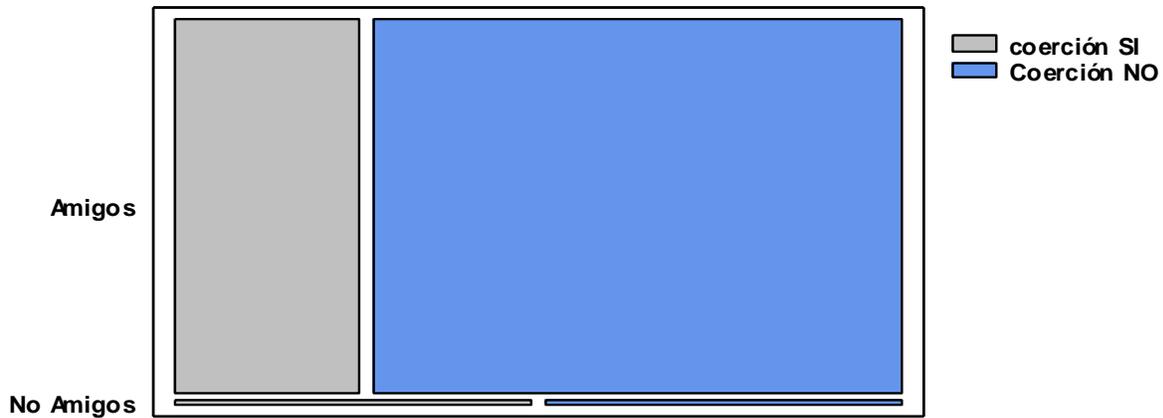


Figura 15. Gráfico de mosaico. Cópulas completas con la variable social (amistad) y sexual (coerción). El 97% tienen preferencia por cópular con amigos (ancho de la barra), de color azul el 74% de cópulas sin coerción. Por el contrario, cuando no existe una relación de amistad la presencia de coerción es segura.

Por otro lado, de las 677 cópulas incompletas el 78% fueron con machos amigos y solo el 4% presento coerción (Tabla 8.) (Fig. 16). La prueba de independencia establece con una $X^2=0.410$, $df=1$, $P=0.5222$ con un nivel de confianza del 95 % que las variables de amistad y coerción son independientes, es decir, que el hecho de que sean amigos no influirá para que la coerción tenga lugar en la cópula (Figura 17).

Considerando las cópulas completas (Figura 14 y 15), las hembras (dominantes, intermedias y subordinadas) tuvieron una preferencia significativa para copular con aquellos machos que eran sus amigos en comparación con las cópulas incompletas.



Tabla 8 Frecuencias de cópulas incompletas (Con amigos/No amigos) y la coerción.

	Coerción SI	Coerción NO	Fila Total
Amigos	25	495	520
	3.75%	74.21%	77.96%
No Amigos	9	138	147
	1.35%	20.69%	22.04%
ColumnaTotal	34	633	667
	5.10%	94.90%	100.00%

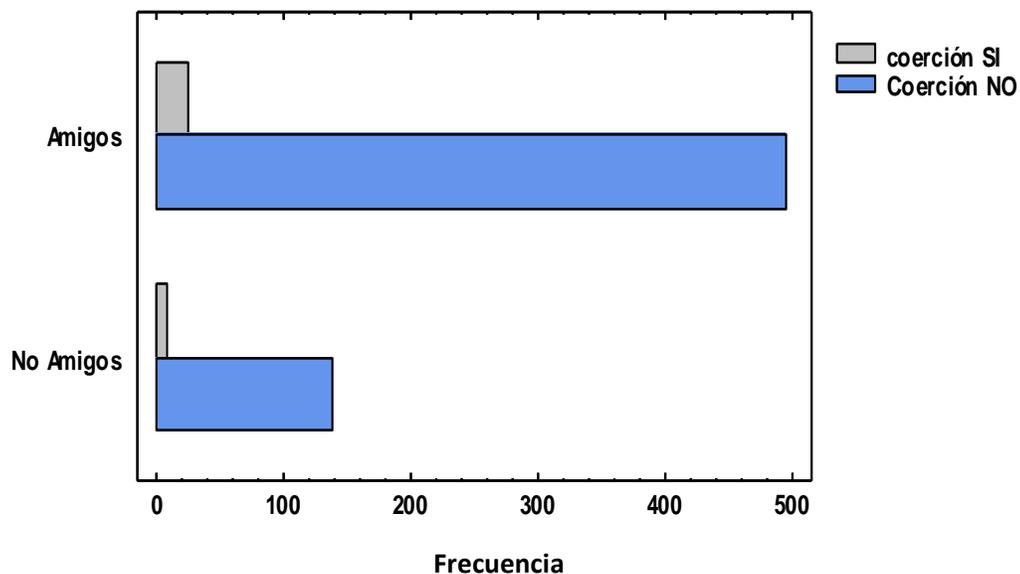


Figura 16. Frecuencia de cópulas incompletas en hembras *M. arctoides*, donde se tomaron en cuenta dos variables (social y sexual), es decir, la relación de amistad y la conducta de coerción.



Figura 17. Gráfico de mosaico. En las Cópulas Incompletas existe una preferencia significativa (ancho de la bara) para copular con machos amigos; por otro lado la coerción fue mínima independientemente de la relación de amistad (largo de la barra y de color azul, para ambos casos).

El Modelo lineal generalizado, familia binomial (logit) revelo que para el:

Modelo 1

Revelo que la variable que tiene influencia sobre la cópula de manera positiva es el índice de amistad ($Z= 2.346, P>0.020$) y de manera negativa la coerción ($Z= -4.466, P>0.7.98e-06$). Es decir, si el índice de amistad aumenta y la coerción disminuye mayor será la presencia de cópulas.



Modelo 2

Las variables que tienen influencia sobre la coerción será el Rango de la Hembra ($Z = -2.105$, $P > 0.0353$), es decir, (cuando existe un parentesco) el rango de la hembra tendrá influencia sobre la coerción y mientras este sea más alto menor coerción va tener.

Explicaciones alternativas.

El cautiverio debe debilitar los efectos de la elección de la pareja femenina en relación con la coerción masculina, porque hay menos disponibilidad para la copulas clandestinas y hay menos áreas para evitar la agresión masculina. Sin embargo, la elección femenina del compañero fue demostrado. Como resultado, una diferencia importante entre esta tropa y las tropas silvestres es que el rango del macho estaba fuertemente influenciado por el rango de su matrilinea, no por otros factores típicos de las tropas de libre acceso como la duración de la tenencia (por ejemplo, Sugiyama 1976). Un trabajo similar en las tropas salvajes de macacos cola de muñon, será importante para generalizar estos resultados. Además, las observaciones se limitaron a ciertas horas del día cuando la actividad sexual es más alta. Si la coerción se inflige normalmente en un momento diferente del día, no lo habría observado. Otras explicaciones no consideradas aquí, incluyen la posibilidad de que las hembras sean atraídas por los machos agresivos (o algún carácter correlacionado con la agresión). Otra posibilidad no probada aquí es que la agresión del macho hacia las hembras funcione para dislocar tapones vaginales y espermia previamente depositado por un macho rival, y con ello asegurar el éxito reproductivo; otra manera de poder analizar más a detalle dicho éxito sería realizar un registro cuantitativo de intentos fallidos por parte del macho para tener acceso a la cópula.



En los macacos cola de muñón, el mantenimiento de la proximidad de la hembra hacia los machos y la agresión masculina hacia las hembras se asociaron con un aumento de las eyaculaciones fértiles, sin embargo, aunque esta tropa puede ejercer un equilibrio poblacional y mantener la supervivencia de la especie; la tasa de hembras preñadas se reduce a una (EL), siendo esta la que más descendientes tiene dentro de la tropa y es una hembra de categoría jerárquica intermedia. Proponemos provisionalmente el siguiente modelo. Las hembras eligen a los machos de su grupo social manteniendo la proximidad a algunos machos y evitando otros. Esto aumenta la oportunidad de apareamiento con los machos preferidos, así como el tiempo pasado en la proximidad con ellos. La mayoría de la agresión masculina observada hacia las hembras resulta de este aumento de tiempo en la proximidad. Sin embargo, en una minoría de casos, los machos usan la agresión para intimidar a las hembras para iniciar series de apareamiento con ellas.



C O N C L U S I O N E S

De acuerdo a las condiciones de cautiverio exterior de la tropa, la cópula esta relacionada con aspectos sociales ya que cuentan con un amplio repertorio conductual, que es aprendido y adquirido durante la infancia.

En los machos, el rango jerárquico determina el acceso a la copula, mientras que la frecuencia de cópulas en las hembras no esta determinada por su rango de jerarquía.

Cuando no hay parentesco la cópula está influenciada por el índice de amistad de manera positiva y la coerción de manera negativa.

Cuando hay un alto índice de amistad entre la pareja copulante, la coerción es menor.

Mientras más bajo sea el rango de la hembra mayor será la coerción.

Cuando no hay coerción, tanto el macho dominante como subordinado tiene acceso a las hembras para copular.

La coerción sexual no es una estrategia de éxito reproductivo de la tropa.

Existe la necesidad de un mayor estudio de los conflictos sexuales en mamíferos en general (Aloise King, Banks y Brooks, 2013), pero particularmente en los primates no humanos, que ofrecen una promesa especial para extender nuestra comprensión del conflicto sexual. Por ejemplo, en el nivel de comportamiento, el acoso sexual probablemente caracterizará a los estrepsirrininos que viven en sistemas dispersos, mientras que la intimidación sexual es probable que sea común en las haplorrininas



altamente sociales. Así, los primates potencialmente manifiestan ambos modelos teóricos de daño colateral y daño adaptativo a las hembras y lo hacen tanto en los dominios pre y postcopulatorio.

Finalmente, aunque los datos comparativos son limitados, está claro que la agresión masculina hacia las hembras varía mucho en el género *Macaca*. Por lo que se necesita más investigación para aclarar las contribuciones relativas de la guarda de pareja y coerción sexual al éxito de apareamiento masculino.

SUGERENCIAS

Ya que es una especie promiscua, se recomienda realizar estudios de paternidad con técnicas genéticas no invasivas, para determinar si la relación de parentesco tiene o no influencia en el rango jerárquico. Además de que las relaciones de parentesco son de gran importancia tanto en la organización social de la tropa como en las relaciones individuales, y estos lazos familiares persisten, al parecer durante toda la vida (Estrada & Estrada, 1976). Aunado a esto, tomar en cuenta más conductas sexuales como el hostigamiento, la remoción del tapón copulatorio e inspecciones genitales (táctiles, olfativas, visuales y gustativas); considerar complementarlo con estudios realizados anteriormente a nivel fisiológico, endocrino; y en conjunto proporcionar un estudio con un conocimiento más detallado y especializado para llevar a cabo la elección de la pareja sexual en la especie *M. arctoides*.



BIBLIOGRAFÍA

- ❖ Alberts, S.C., Altmann, J y Wilson, M.L. (1996). Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Animal Behaviour*, 51, 1269-1277.
- ❖ Alberts, S.C., Watts, H.E y Altmann, J. (2003). Queuing and queue-jumping: long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Animal Behaviour*, 65, 821-840.
- ❖ Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- ❖ Álvarez, F. (2007). El Libro de los Animales de al-Jahiz, un esbozo evolucionista del siglo IX. *eVOLUCIÓN*, 2, 25-29.
- ❖ Anderson, C. (1994). *Sexual Selection*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- ❖ Anderson, D.P., Nordheim, E. V, y Boesch, C. (2006). Environmental factors influencing seasonality of estrus in chimpanzees. *Primates*, 47, 43-50.
- ❖ Archie, EA., Altmann, J. y Alberts, SC (2014). Costs of reproduction in a long-lived female primate: injury risk and wound healing. *Behaviour Ecology Sociobiology*, 68, 1183-1193. doi:10.1007/s00265-014-1729-4
- ❖ Arenas-Rosas, R. (1983). *Estudio de los distanciamientos madre-infante en dos tropas de macacos en cautiverio (Macaca arctoides)*. Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias UNAM, México, D.F.
- ❖ Baker, R. R, y Bellis, M. A. (1993). Human Sperm Competition: Ejaculate Adjustment by Males and the Function of Masturbation. *Animal Behaviour*, 46,861-885.
- ❖ Barrett, L, y Henzi, S. P. (2006). Monkey, markets and minds: Biological markets and primate sociality. In P. M. Kappeler y C.P. van Schaik (ed.), *Cooperation in primates and humans: Mechanisms and evolution* (pp. 209-232). Berlin: Springer.



- ❖ Berard, J. D., Nurnberg, P., Epplen, J. T, y Schmidtke, J. (1994). Alternative reproductive tactics and reproductive success in male rhesus macaques. *Behaviour*, 129, 177-201.
- ❖ Bertrand, M. (1969). The behavioral repertoire of the stumptail macaque: a descriptive and comparative study. Karger, Basel.
- ❖ Brownmiller, S. (1975). Against our will: Men, women, and rape. New York: Simon & Schuster. Captive chimpanzees? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30, 269-275.
- ❖ Carranza, J. (2009). "Defining sexual selection as sex-dependent selection". *Animal Behaviour*, 77, 749-751.
- ❖ Cawthon Lang, KA. (2005). Primate Factsheets: Stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*) Taxonomy, Morphology, & Ecology. Consultado el 15 de Febrero de 2015 en: http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/stump-tailed_macaque.
- ❖ Cerda-Molina, A., Hernández-López, L., Rojas-Maya, S., Murcia-Mejía, C., y Mondragón-Ceballos, R. (2006). Male-induced sociosexual behavior by vaginal secretions in *Macaca arctoides*. *International Journal of Primatology*, 27, 791–807.
- ❖ Chapais, B. (1983). Reproductive activity in relation to male dominance and the likelihood of ovulation in rhesus monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12, 215-228.
- ❖ Clutton-Brock, T. 2007. "Sexual selection in males and females". *Science*, 318, 1882-1885.
- ❖ Clutton-Brock, T. H y Parker, G. A. (1995). Male Coercion in Hmadyas Baboons (*Papio Hamadryas*): IntraSexual Competition and Female Choice. *Primate Report*, 60, 18.
- ❖ Clutton-Brock, T.H. (2001). Sexual Selection in Primates. *Primate Report*, 60, 18.



- ❖ Colmenares, F., Zaragoza, F, y Hernández-Lloreda, M. V. (2002). Grooming and coercion in one-male units of hamadryas baboons: Market forces or relationship constraint? *Behaviour*, 139, 1525-1553.
- ❖ Darwin, C. (1859). *The origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- ❖ Darwin, C. (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London, Murray, Londres.
- ❖ De Vries, H., Stevens, J. M. G, y Vervaecke, H. (2006). Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71, 585-592.
- ❖ Eberhard, W. G. (1998). Importancia de la elección femenina críptica para la etología. *Etologia*, 6, 1-8.
- ❖ Engelhardt, A., Heistermann, M., Hodges, J. K., Nürnberg, P., y Niemitz, C. (2006). Determinants of male reproductive success in wild-long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) Male monopolisation, female mate choice or post-copulatory mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 740-752.
- ❖ Estrada A. y Estrada R. (1976). Birth and breeding cyclicity in an outdoor living stumptail macaque (*Macaca arctoides*) group. *Primates*, 17, 225-231.
- ❖ Estrada, A. (2002). *Comportamiento animal. El caso de los primates*, 3ª edición. La ciencia para todos. México. p.172.
- ❖ Fedigan, L.M. (1992). *Primate Paradigms*. Montreal: ed. Eden Press.
- ❖ Fisher, R.A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- ❖ Flores, A. (1994). Influencia de las relaciones afiliativas sobre la conducta de hostigamiento a la pareja copulante *Macaca arctoides*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM, México.



- ❖ Fooden J. (1990). The bear macaque, *Macaca arctoides*: a systematic review. *J Hum Evol*, 19, 6-7.
- ❖ Futuyma, D.J. (1998). *Evolutionary Biology*. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- ❖ Gammell, M.P., de Vries, H., Jennings, D.J., Carlin, C.M. y Hayden, T.J. (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al., index. *Animal Behavior*, 66, 601-605.
- ❖ García, G.M. (20014). Caracterización del semen y el coágulo seminal de *Macaca Arctoides* y su relación con el rango jerárquico. Tesis de maestría. Facultad de medicina, UNAM, México, DF.
- ❖ Goldfoot, D.A., Slob, A.K., Scheffler, G., Robinson, J.A., Wiegand, S.J. y Cords, J. (1975). Multiple ejaculations during prolonged sexual test and lack of resultant serum testosterone increase in male stumptail macaques (*Macaca arctoides*) *Arch. Sexual Behaviour*, 4, 547-560.
- ❖ Hamilton, W.D. y M. Zuk. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218, 384-387.
- ❖ Hayakawa, S. (2007). Female defensibility in small troops of Japanese macaques visávis non troop males and copulation on the periphery of the troop. *International Journal of Primatology*, 28: 73-96.
- ❖ Hendy-Neely, H y Rhine, R.J. (1997). Social development of stumptail macaques (*Macaca arctoides*): momentary touching and other interactions whith adult males during the infants first sixty days of life. *Primates*, 18, 589-600.
- ❖ Hrdy S.B. (1979). Infanticide among animals: a review, classification and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol Sociobiol*, 1, 13-40.



- ❖ Htun, S., Timmins, R.J., Boonratana, R. y Das, J. (2008). *Macaca arctoides*. In: IUCN 2017. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2017-1. Consultado el 22 de Agosto de 2017 en: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T12548A3354519>.
- ❖ Jones CB (2006) Behavioral flexibility in primates: causes and consequences. Springer, New York.
- ❖ Kanagawa, H.; Hafez, E.S.E.; Nawar, M.M y Jaszczak, S. (1972). Patterns of sexual behaviour and anatomy of copulatory organs in macaques. *Z. Tierpsychol*, 31, 449-460.
- ❖ Kitchen DM, Beehner J.C y Bergman TJ et al (2009) The causes and consequences of male aggression directed at female chacma baboons. In: Muller MN, Wrangham RW (eds) Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females. Harvard University Press, Cambridge, pp. 128-156.
- ❖ Laire, D. y De Vries, H. 2014. Testing Steepness of Dominance Hierarchies. <http://cran.rproject.org/web/packages/steepness/index.html>.
- ❖ Liang-Wei, C. U. I., Qing-Lei, S. U. N y Bao-Guo, L. I. (2014). Dominance hierarchy and social relationships in a group of captive black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*). *Zoological Research*, 35 (3), 204–213. Doi: 10.11813/j.issn.0254-5853.2014.3.204.
- ❖ Martin, P, y Bateson, P. (1986). Measuring behavior. An introductory guide. Cambridge: Cambridge University Press.
- ❖ Martínez, P. (2010). Selección sexual y su importancia en Humanos. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- ❖ Massen, J. J. M; Overduin-de Vries, A. M; de Vos-Rouweler, A. J. M; Spruijt, B. M; Doxiadis, G. G. N; y Sterck, E. H. M. (2012). Male Mating Tactics en Captive Rhesus Macaques (*Macaca mulata*): The



- Influence of Dominance, Markets, and Relationship Quality. *International Journal Primatology*, 33, 73-92. Doi: 10.1007/s10764-011-9552-5.
- ❖ Moore, I. T., y Jessop, T. S. (2003). Stress, reproduction, and adrenocortical modulation in amphibians and reptiles. *Hormones and Behavior*, 43, 39-47.
 - ❖ Muller, M. N., Kahlenberg, S.M., Emery, T. M, y Wrangham, R.W. (2007). Male coercion and the costs of promiscuous mating for female chimpanzees. *Proceedings Biological Sciences*, 274,1009-1014.
 - ❖ Muller, M. N; Kahlenberg, S.M, y Wrangham, R. W. (2009). Male aggression and sexual coercion in primates. In: Muller MN, Wrangham RW (eds) Sexual coercion in primates and humans. Harvard University Press, Cambridge, pp 3-22.
 - ❖ Niemeyer, C.L, y Chamove, A.S. (1983). Motivation of harassment of matings in slumtailed macaques. *Behaviour*, 87, 298-323.
 - ❖ Nikitopoulos, E., Heistermann, M., de Vries, H., van Hooff, J. A. R. A. M, y Sterck, E. H. M. (2005). A pair choice test to identify female mating patterns in relation to ovulation in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Animal Behaviour*, 70, 1283-1296.
 - ❖ Noë, R., y Sluijter, A. A. (1991). Reproductive tactics of male savanna baboons. *Behaviour*, 113, 117-169.
 - ❖ Pereira, M. E. y Weiss, M. L. (1991). Female mate choice, male migration, and the threat of infanticide in ringtailed lemurs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 141-152.
 - ❖ Perinat, A. (1980). Contribuciones de la etología al estudio del desarrollo humano y socialización. *El basilisco*, 34, 27-28.



- ❖ Platas Neri, Diana A. y Serrano Sánchez, Carlos. (2007). Encuentro: Humanos Naturaleza Primates. Instituto de Investigaciones Antropológicas. México, 187, 33-39.
- ❖ Rodman, P. S., y Mitani, J. C. (1987). Orangutans: Sexual dimorphism in a solitari species. In B. A. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, y T. T. Struthsaker. Primate societies. Chicago Press, 146-154.
- ❖ Shackelford, T. K., LeBlanc G. J., Weekes-Shackelford V. A., Bleske-Rechek A. L., Euler H. A., y Hoier S. (2002). Psychological Adaptation to Human Sperm Competition. *Evolution and Human Behavior* 23, 123-138.
- ❖ Slob, A.K.; Baum, M.J y Schenck, P.E. (1978). Effects of the menstrual cycle, social grouping, and exogenous progesterone on heterosexual interaction in laboratory housed stumptail macaques *Macaca arctoides*. *Physicol.Behaviour*, 21, 915-921.
- ❖ Smuts, B. B, y Smuts, R. W. (1993). Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Advances Study Behaviour.*, 22, 1-63.
- ❖ Smuts, B. B. (1987). Sexual competition and mate choice. In: Primate Societies (ed.) By B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker), Chicago: University of Chicago Press, pp. 385-399.
- ❖ Soltis, J., Thomsen, R, y Takenaka, O. (2001). The interaction of male and female reproductive strategies and paternity in wild Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *Animal Behaviour*, 62, 485-494. Doi:10.1006/anbe.2001.1774.



- ❖ Stumpf, R. M. y Boesch, C. (2005). Does promiscuous mating preclude female choice? Female sexual strategies in chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of the Tai National Park, Cote d'Ivoire. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 511-524.
- ❖ Swedell L, Schreier A (2009) Male aggression towards females in hamadryas baboons: conditioning, coercion, and control. In: Muller MN, Wrangham RW (eds) Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females. Harvard University Press, Cambridge, pp. 244-268.
- ❖ Thorén, S., Lindenfors, P., y Kappeler, P.M. (2006). Phylogenetic analyses of dimorphism in primates: Evidence for stronger selection on canine size than on body size. *American Journal of Physical Anthropology*, 130, 50-59.
- ❖ Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Sexual Selection and the Descent of Man. Chicago: Aldine, pp. 136-179.
- ❖ Widdig, A., Bercovitch, F. B., Jürgen Streich, W., Sauermann, U., Nürnberg, P. y Krawczak, M. (2004). A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 271, 819-826.
- ❖ Young, C., Hahndel, S., Majolo, B., Schülke, O., y Ostner, J. (2013). Male coalitions and female behaviour affect male mating success independent of dominance rank and female receptive synchrony in wild Barbary macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67, 1665-1677.



INTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA “RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ”

DEPARTAMENTO DE NEUROCIENCIAS

LABORATORIO DE ETOLOGÍA

Etograma propuesto por Bertrand (1969) y Arenas-Rosas (1983) para *M. arctoides*.

AGRESIVAS

10 Cara de amenaza. Las comisuras de la boca están parcialmente retraídas; la boca no está muy abierta; pueden mostrarse los dientes inferiores y la punta de los superiores, y puede ocurrir con gruñidos ásperos repetidos.

10.1 Cara de amenaza con dientes. La boca está totalmente abierta con las comisuras completamente retraídas; dientes expuestos, orejas retraídas; cejas levantadas; ocurre frecuentemente con chillidos; parece ser una amenaza defensiva.

10.2 Cara de amenaza con boca abierta. Forma circular de la boca con las comisuras frecuentemente adelantadas; los labios están tensos y pueden mostrarse las puntas de los dientes inferiores; mirada directa. Parece ser una amenaza confiada.

11 Prende. El emisor sujeta a otro animal con la fuerza suficiente para inmovilizarlo, al menos en parte.

12 Finta. Ademán de golpe, bofetada o persecución que se interrumpe tan pronto se inicia.

13 Carga. Movimiento galopante hacia otro animal que termina en un alto súbito, enfrentando de cerca al interactuante, el cual no corre o se desplaza.



- 14 Empuja.** El emisor arroja o impele a otro animal.
- 15 Golpea.** El emisor pega con la mano alguna parte del cuerpo de otro animal.
- 15.1 Bofetada.** El emisor hace impacto con la mano en la cara de otro animal.
- 16 Mordida** Hince los dientes en alguna parte del cuerpo de otro animal.
- 16.1 Intento de morder.** Un individuo trata de morder a otro individuo sin lograrlo.
- 17 Persecución.** Movimiento hacia otro animal quien **Huye** de él.
- 18 Lucha.** Intercambio rápido de golpecitos, tirones y asimientos con intenso contacto corporal, usualmente acaban rodando por el piso.
- 19 Manotazo en objeto.** Golpe con la mano sobre el suelo o en algún objeto, amedrentando así a otro animal.
- 100 Mordida falsa.** Coloca los dientes en alguna parte del cuerpo de otro animal, ejerciendo poca presión y mirando a los ojos del interactuante.
- 100.1 Fastidia ojos.** Un animal posa los dientes o pica los ojos del receptor, el cual se congela momentáneamente.
- 101 Busca cara.** Coloca la cara cerca de la cara de otro animal y lo mira ojo a ojo.
- 101.1 Busca cara con castañeteo.** Coloca la cara cerca de la cara de otro animal con los ojos entornados y castañeteando.
- 101.2 Sostiene mirada.** Fijación visual directa, intensa y frecuentemente prolongada (mayor a 3 segundos) en los ojos de otro animal; actitud corporal rígida, con contracción de los músculos faciales
- 102 Jala.** Atrae una parte del cuerpo de otro animal hacia sí mismo.
- 103 Sacude.** Agita violentamente a otro.
- 104 Desplaza.** Un individuo con todo su cuerpo mueve a otro individuo del lugar en el que se ubicaba.



105 Trampolín agresivo. Un individuo salta ejerciendo fuerza sobre otro individuo.

106 Arranca pelo. Un individuo quita pelo de otro individuo, ya sea utilizando la boca o las manos.

107 No permite que se aproxime. Un individuo no permite que un tercero individuo se acerque a otro individuo.

SUMISIVAS

20 Agazapado. Posición pasiva, con las piernas encogidas debajo del cuerpo y la cabeza frecuentemente entre los brazos.

21 Encogido. Posición pasiva, con el cuerpo encorvado y las extremidades contraídos hacia el vientre.

22 Evita. Movimiento de retirada, tímido o rápido, de un individuo cuando otro se acerca, mira, hace contacto o dirige alguna otra conducta conspicua hacia él.

23 Presentación pudenda inhibitoria. Las caderas y la región perineal, del individuo son dirigidas hacia el interactuante, que antes lo agredió; el presentador frecuentemente mira al presentado; la cabeza puede estar en el piso; las piernas traseras extendidas con los brazos parcial o completamente flexionadas o rectas; la cola frecuentemente levantada.

24 Congelamiento. Posición pasiva, como agazapado, pero los brazos y piernas pueden estar extendidas y el animal “helado” en una posición.

25 Desvía mirada. Mira fuera de la mirada de otro, a veces incluye alguna ojeada rápida hacia otro animal.

26 Revolverse. Esfuerzos para liberarse de otro que lo está inmovilizando.

27 Presentación frontal. El individuo levanta el brazo y la pierna, mostrando el vientre, quedando expuestos los genitales.



27.1 Presentación lateral. Un individuo, muestra su vientre a otro, levantando la mano y/o la pata.

28 Huye. Trote o galope alejándose de otro.

29 Chillido. Aullido de intensidad intermedia que puede subir para después bajar.

200 Cascañeteo sumisivo. El maxilar inferior, del individuo, se abre y golpea repetidamente, su cuerpo está tenso, los dientes suenan y están totalmente visibles.

210 Pone mano para que lo muerdan. Un individuo extiende alguna de sus extremidades mostrándola a otro individuo para recibir una **Mordida** o **Mordida Falsa**.

AFILIATIVAS

30 Aseo social. El animal esparce el pelo de otro animal, entresacando partículas con la mano o con la boca o lamiendo la piel; puede incluir limpieza de los ojos del receptor.

30.1 Aseo social genital. El animal retira partículas, usando la mano o la boca, de los genitales o de la región perineal de otro.

31 Contacto. Contacto específico entre dos animales (por ejemplo, sentado espalda con espalda).

31.1 Proximidad. Un animal está a un brazo o menos de distancia de otro pero sin **Contacto**.

32 Acurrucado. Contacto extenso del cuerpo incluyendo la parte superior del cuerpo del acurrucando; la parte del peso está soportado por el acurrucando; sin agarrarle del vientre o dorso ni rodearle con los brazos.



SEXUALES

40 Levanta caderas. El animal sujeta fuertemente a otro para levantar el tren posterior, colocándolo cerca de su cara.

40.1 Intento de levantar caderas. Esfuerzos para levantar las caderas de un animal que se resiste.

40.2 Toque de caderas. Coloca la mano en la cadera de otro el cual usualmente se levanta.

41 Inspección genital. Mira, olfatea, lame o toca brevemente los genitales de otro.

41.1 Inspección genital visual. El emisor ve la región perineal o los genitales de otro.

41.2 Inspección genital olfativa. El emisor huele los genitales de otro.

41.3 Inspección genital gustativa. El emisor lame directamente los genitales o chupa su propio dedo después de haberlo introducido en los genitales de otro.

41.4 Inspección genital táctil. El emisor toca los genitales o la región perineal de otro.

42 Manipulación genital autodirigida. El animal toca o huele repetidamente sus genitales o la región perineal con manos o pies.

43 Presentación pudenda. Las caderas y la región perineal son dirigidas hacia la cara del receptor; el presentador frecuentemente mira al presentado; la cabeza puede estar cerca del piso o parcialmente levantada y los brazos flexionados o rectos; la cola frecuentemente levantada.

44 Monta. El animal ciñe con uno o ambos pies las ancas, muslos o caderas de otro, hasta quedar sostenido por el montado.

44.1 Intento de monta. Un individuo trata de montar a otro, el cual se resiste.

45 Penetración. El macho introduce su pene en la vagina o en el ano del receptor y ejecuta movimientos pélvicos.



45.1 Pausa eyaculatoria. Suspensión súbita de los movimientos pélvicos intravaginales, seguida por espasmos musculares corporales, con expresión facial típica de cara de amenaza con boca abierta, y vocalizaciones rítmicas de expiración o jadeos.

46 Eyaculación (candado). El macho se encuentra sentado detrás de la hembra, asiéndola fuertemente del pelo y en ocasiones mordisqueándole el cuello.

47 Eyaculación excópula. Una eyaculación fuera de la vagina de la hembra, generalmente la pareja permanece junta.

48 Masturbación. Manipulación del pene con movimientos rítmicos, incluye los empujes pélvicos contra el suelo de machos y hembras.

48.1 Masturbación con eyaculación. Manipulación repetida del pene que termina en eyaculación.

48.2 Erección en aseo. El macho presenta una erección mientras otro individuo le emite **Aseso social**.

49 Alcanza atrás. Una hembra que está siendo copulada, estira su brazo hacia atrás; generalmente se establece contacto visual.

400 Resistencia a la cópula. Esfuerzos por liberarse del macho que monta.

400.1 Resistencia al candado. La hembra no permite que el macho realice el **Candado**.

410 Frota genitales en la cara de otro. El emisor hace contacto de la región perineal, con movimientos de vaivén, en alguna parte de la cara del interactuante.

410.1 Frota genitales con los de otro. El emisor hace contacto de la región perineal, con movimientos de vaivén, en los genitales de otro.

410.2 Frota genitales contra el cuerpo de otro. El emisor hace contacto de la región perineal, con movimientos de vaivén, en el cuerpo de otro.



411 Castañeteo en cópula. El maxilar inferior, del individuo, se abre y golpea repetidamente, sus orejas están retraídas, los dientes suenan y están totalmente visibles, mientras ocurre la cópula.

420 Carrera de solicitud. Una hembra se desplaza con movimientos rápidos alrededor de un macho, deteniéndose ocasionalmente para hacer presentaciones pudendas o encararlo con castañeteos o chillidos.

430 Danza alrededor. Brincos, vocalizaciones, y agitación de los brazos de algún individuo, alrededor de una pareja que copula.

431 Retira tapón eyaculatorio. Remover de la vagina (propia o ajena) el tapón eyaculatorio.

431.1 Come tapón eyaculatorio. Autodefinida.

431.2 Aseo durante el candado. El animal esparce el pelo de otro animal, entresacando partículas con la mano o con la boca o lamiendo la piel durante el candado.

431.3 Aseo post-cópula. El animal esparce el pelo de otro animal, entresacando partículas con la mano o con la boca o lamiendo la piel, una vez terminado el candado.