



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**

ECOLOGÍA

INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA RAMÓN DE LA FUENTE MUÑÍZ

**ESTABILIDAD EN LAS RELACIONES DE DOMINANCIA EN MACHOS Y  
HEMBRAS EN UN GRUPO DE MACACOS (*Macaca arctoides*) EN  
CAUTIVERIO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA

**RODRÍGUEZ JIMÉNEZ GIBRÁN**

**DIRECTORA DE TESIS:  
DRA. ANA LILIA CERDA MOLINA  
INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA RAMÓN  
DE LA FUENTE MUÑÍZ  
DEPARTAMENTO DE ETOLOGÍA**

**ASESOR INTERNO:  
DR. ARCADIO MONROY ATA  
FES ZARAGOZA**



CD. MX. ,20 DE NOVIEMBRE, 2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **Agradecimientos**

Le doy gracias a mi universidad, la UNAM y a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza y a quienes las hacen posibles, por haberme permitido tener una formación profesional en ella, gracias a mis profesores y a quienes de manera directa o indirecta aportaron a mi paso por la universidad y a la culminación de este trabajo.

A mi directora de tesis, Dra. Ana Lilia Cerda Molina, por abrirme las puertas de su laboratorio y permitirme participar en su proyecto, por su confianza, su apoyo y por su gran paciencia y dedicación para aclarar cualquier duda que me surgiera, le agradezco cada detalle y momento dedicado, así como sus palabras de aliento y motivación para la realización de esta tesis.

A mi asesor interno, Dr. Arcadio Monroy Ata, por aceptar asesorar este trabajo, por su disposición, sus buenos consejos y tener siempre palabras que me motivaron a avanzar en este importante proceso.

A cada uno de los miembros del jurado:

Dra. Dolores Alicia Escorza Carranza  
Dr. Efraín Reyes Ángeles Cervantes  
Dr. Uri Omar García Vázquez  
Dra. Ana Lilia Cerda Molina  
Dr. Arcadio Monroy Ata

Les agradezco la dedicación de su tiempo en la revisión y corrección de este trabajo y por compartir sus conocimientos para enriquecerlo.

A todo el departamento de etología del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz, en especial a Gema Estudillo Mendoza y a la Mtra. Lilian Mayagoitia Novales, por brindarme su ayuda y proporcionarme las bases de datos con los registros conductuales.

A mis amigos, Karla, Sandra (QEPD), Heliu, Daniel, Moisés, Adrián, a quienes no solo agradezco su apoyo y ayuda incondicional, también les agradezco cada momento y cada experiencia que hemos compartido y ser parte importante en mi vida.

## **Dedicatorias**

Este trabajo se lo dedico principalmente a mi madre, Sofia, y a mi segunda madre Margarita, quienes han sido mis ejemplos de vida en todo momento, quienes me han inculcado ese gran amor por la vida, y de quienes su apoyo y su infinito amor jamás ha dejado de estar presente, a ustedes, las promotoras de mi desarrollo y mi felicidad, esto no sería posible sin ustedes, las admiro y las amo¡¡

A Chantal, por ser mi compañera de vida, por estar en todo momento a mi lado y ayudarme a sortear cualquier adversidad, te agradezco tu apoyo, tu amor incondicional y todos los momentos que hemos pasado juntos, te amo infinitamente y te dedico este trabajo con mucho cariño.

A toda mi familia, quien nunca dejo de creer en mí y siempre tuvieron palabras de aliento, este trabajo es para cada uno de ustedes.

A la memoria de mi abuela Olga María y mi abuelo Rodolfo.

## Índice

Resumen	1
Introducción	3
1. Marco teórico	4
1.1 La conducta	4
1.2 Comportamiento agresivo	4
1.3 Los primates	5
1.4 Vida en grupo-conflictos, agresión y cooperación	5
1.5 Sistema social de los primates	6
1.6 Jerarquías de dominancia	9
a) Competencia entre machos	10
b) Competencia entre hembras	11
c) Factores para establecer el rango de dominancia	12
1.7 El macaco cola de muñón ( <i>Macaca arctoides</i> )	13
a) Características generales	13
b) Distribución	15
c) Características sociales	16
2. Justificación	17
3. Objetivos	18
4. Hipótesis	18
5. Método	18
5.1 Sujetos de estudio	18
5.2 Colecta de datos	19

5.3	Calculo de dominancia y linearidad	20
5.4	Índice de consistencia direccional	22
5.5	Score de David Normalizado	23
5.6	Estabilidad de la dominancia por porcentaje de cambio	24
5.7	Series de tiempo	24
5.8	Correlación de Spearman	24
6.	Resultados y discusión	25
6.1	Análisis de la linearidad y DCI	25
6.2	Estabilidad de los rangos por medio del porcentaje de cambio	28
6.3	Series de tiempo	35
6.4	Modelo multiplicativo Holt-Winters	37
6.5	Correlaciones de Spearman	38
7.	Discusión general	39
8.	Conclusiones	41
9.	Referencias	42

## Resumen

Existe aún controversia acerca de las diferencias sexuales en la estabilidad de los rangos de dominancia en los primates. La literatura menciona que la estabilidad jerárquica de las hembras es mayor que la de los machos, debido a que la obtención del rango en las hembras ocurre principalmente por la herencia, mientras que en los machos las interacciones agonistas parecen ser el factor más importante para la obtención y el mantenimiento de una posición en la jerarquía.

El objetivo de este trabajo fue analizar la estabilidad de la jerarquía de dominancia en machos y en hembras de una colonia de macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*), a partir de las interacciones agonistas para determinar cuál es más estable.

Se utilizaron datos de interacciones agonistas de 28 monos adultos tomados de observaciones focales realizadas durante un periodo de 5 años, de lunes a viernes, dos horas diarias.

Se calcularon los rangos jerárquicos para cada individuo y otras variables importantes en la determinación de la estabilidad como: la linealidad y los índices de consistencia direccional para ambos grupos machos y hembras. Posteriormente, se realizaron diferentes análisis para entender la dinámica de la jerarquía: series de tiempo, correlaciones de Spearman y un análisis de estabilidad por medio de porcentaje de cambio.

Los resultados obtenidos muestran que la linealidad en los machos fue significativamente mayor que en las hembras ( $p < 0.001$ ), lo que indica una mayor unidireccionalidad en la agresión dirigida en los machos y un estilo de dominancia más despótico (es decir, menos conciliatorio). Esto también se corroboró con el análisis de series de tiempo, el cual arrojó como resultado una jerarquía más estricta para los machos, debido posiblemente a la forma de competir por los recursos.

El análisis de porcentaje de cambio en la posición jerárquica mostró que el mayor número de cambios ocurrió en las hembras. En los machos, aunque hubo un cambio de dominancia en el 2014, éste se mantuvo estable en 2015. En el caso de las hembras, hubo dos cambios de dominancia en 2014 y 2015. En general en los machos se conservó por más tiempo el orden de los mismos monos en las primeras posiciones del rango (alfa, beta y gama) que, de acuerdo con la literatura, indica que la jerarquía es relativamente estable. En cambio, en las hembras, la posición más estable fue sólo la alfa y la beta. Encontramos que la mayoría de los cambios de posición ocurridos, tanto en hembras como en machos, ocurrieron en los rangos intermedios de la jerarquía, lo que indica una

constante competencia en dichos lugares por lograr una mejor posición en el rango.

Podemos concluir que la estabilidad fue mayor en los machos del grupo ya que presentaron menos cambios en las primeras posiciones dentro de la jerarquía y una linealidad más estricta que en las hembras, quienes se encuentran en constantes saltos de rango intermedio y subordinado.

## **Introducción**

La dominancia es uno de los aspectos más importantes en el estudio del comportamiento social, dado que constituye una estructura de los grupos que contribuye al orden y a la reducción de conflictos entre los individuos. La vida en grupos conlleva que invariablemente los animales compitan por aquellos recursos de interés común y sobre todo por aquellos que son de acceso limitado. Las jerarquías de dominancia en los grupos surgen de la interacción diádica entre los individuos, que, de acuerdo al tipo y frecuencia de interacción, se caracterizan por ser dominantes o subordinados. Los altos rangos de dominancia o estatus social, se asocian a beneficios como por ejemplo una mayor adecuación para los individuos, acceso a los mejores recursos ya sean alimenticios, territoriales o reproductivos.

El análisis de los rangos de dominancia se ha llevado a cabo desde hace décadas en diversas especies de mamíferos, pero especialmente en los primates, por su predominante y complejo sistema social. Existen diversos métodos para hacerlo, pero en su mayoría dependen de la construcción de matrices de interacción emisor-receptor, que nos dan una clara idea de la posición de cada individuo dentro de la jerarquía, así como una medida individual del éxito de cada encuentro diádico. Las relaciones de dominancia son un evento dinámico, lo que quiere decir que cambian con el tiempo, pues cuando los individuos alcanzan la madurez, inician su competencia por escalar en la jerarquía. También, los cambios en la mortalidad, estacionalidad, etc., influyen en la dinámica de las relaciones de dominancia. Aunque los machos compiten de manera agresiva con mayor frecuencia que las hembras, estas también compiten y se ganan o adquieren su lugar en la jerarquía.

Al respecto, se ha reportado que las hembras, podrían tener otros intereses que los machos, y no compiten de manera tan dinámica y frecuente con agresiones, por lo que la literatura reporta que la jerarquía en las hembras es más estable. Sin embargo, muy pocos trabajos han corroborado la idea de que podría haber más estabilidad en las hembras que en los machos; además, dichos estudios toman en cuenta a machos y hembras por separado. Por ello en este trabajo se realizó un análisis en retrospectiva y el estudio comparativo del cambio en las relaciones de dominancia que ocurrieron durante 5 años en macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*), machos y hembras, pertenecientes a una colonia de 27 individuos en condiciones de cautiverio del departamento de Etología del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de La Fuente Muñiz.

## **1. Marco Teórico**

### **1.1 La conducta**

Uno de los rasgos, y sin duda uno de los recursos más importantes que caracterizan a los animales es el poder utilizar la libertad de movimiento para adaptarse a las condiciones en las que desarrollan su actividad vital, dichas adaptaciones son tan diversas y tienen que ver con el encontrar alimento, pareja, un lugar para vivir, evitar ser comido y cuidar de la descendencia. Cada especie tiene sus propias necesidades y con frecuencia especies distintas resuelven un mismo problema de un modo distinto. Es por esto, que a pesar de que se posee mucha información sobre estas adaptaciones queda aún mucho por saber acerca de la diversidad del comportamiento y de sus funciones, así como la comprensión del surgimiento evolutivo de las pautas de comportamiento, que sólo se logrará si se realizan estudios comparados de diferentes especies y si se relaciona el comportamiento con las condiciones ecológicas y sociales en las que vive el animal (Martin y Bateson, 1993).

### **1.2 Comportamiento agresivo**

La violencia y el comportamiento agresivo han existido desde siempre, para sobrevivir, para controlar el poder, para sublevarse contra la dominación, entre otros. Es por eso que este comportamiento ha sido objeto de estudio de gran interés tanto para la psicología, la antropología, como para la etología, que buscan obtener respuestas al origen, desarrollo y función de esta conducta, no solo en humanos, sino también en muchas especies de animales, y se ha probado que la agresividad desempeña un papel en el mantenimiento de un equilibrio ecológico, en el proceso selectivo de apareamiento de los más aptos y en la delimitación del ámbito territorial (Lorenz, 1972).

El estudio del comportamiento animal ha permitido que los primeros etólogos como Konrad Lorenz, en sus investigaciones sobre la teoría biológica, concluyan que el instinto agresivo es innato, es decir inevitable, y que tiene un carácter de supervivencia (Lorenz, 1972). Por lo tanto, la agresión existente entre los animales no es negativa para la especie, sino un instinto necesario para su existencia.

Sin embargo, en la actualidad, a partir de la “teoría del aprendizaje social” y de la “interacción genes-ambiente”, se conoce que son muchos los factores que intervienen en el comportamiento agresivo, como son las concentraciones de hormonas, la escasez de alimento, la presencia de rivales y la disputa por los recursos o el mantenimiento de un rango en la jerarquía de un grupo, y que en sí

la propia agresión es un complejo de distintas acciones que pueden producirse de manera diferente, a pesar de que puedan parecer similares. El grado de las conductas utilizadas difiere mucho de las conductas usadas por un depredador al atrapar a su presa, al de dos animales de la misma especie luchando por un territorio o la defensa de un animal ante una amenaza, aunque todos están motivados por la misma vía. La agresividad cumple muchas funciones distintas en una especie y su utilización y las situaciones en las que se manifiesta pueden ser variables entre distintas especies, por lo que se puede pensar que los mecanismos subyacentes sean también distintos (Slater, 1985; Higley, 2003; Rosvall 2013).

### **1.3 Los Primates**

En las últimas décadas, se ha presentado un fuerte incremento en los estudios acerca del comportamiento, tanto en el laboratorio como en el campo, principalmente en un grupo de animales que comparte el mismo orden zoológico que el ser humano: los primates. Debido a la similitud biológica que guarda este grupo con los seres humanos, ha despertado gran interés para los etólogos, este interés ha sido motivado por el descubrimiento del gran valor que tienen los primates como modelo de estudio para comprender aspectos fundamentales de la conducta animal y humana, ya que sobresalen por su intensa socialidad y una gran flexibilidad conductual, asociada a un periodo largo de inmadurez y de dependencia biológica (Estrada, 2012).

Uno de los grupos más estudiados de primates, es el de los monos del Viejo Mundo, de la subfamilia de los Cercopitecos (Cercophitecidae), ya que los diversos géneros que pertenecen a este grupo, suelen vivir en grandes grupos multi-macho multi-hembra, con una estructura y dinámica sociales muy complejas. Dentro de esta subfamilia se encuentran los babuinos, los macacos, los gelada, etc., con una distribución predominante asiática y africana (Melnick y Pearl, 1987).

### **1.4 La vida en grupos**

Según autores como Goss-Custard, Dunbar y Aldrich-Blake (1972), la función última de todos los individuos es maximizar su éxito reproductivo, por lo que, para lograrlo, existen requisitos básicos, como lo son la obtención de alimento, aparearse y evitar a los predadores. Ante estos problemas que presenta el medio natural los individuos pueden optar por vivir en solitario o en grupo (Gil-Burman y col, 1997).

La vida en grupos y la cooperación con otros individuos del grupo tiene potenciales beneficios, como la reducción del riesgo de ser depredado debido a un aumento de la probabilidad de detectar y ahuyentar al depredador (Pulliam, 1973), el aumento en la eficiencia de captura o búsqueda de alimento (Götmark y col.,1986), la reducción de los costos de cuidado de las crías debido a la alimentación y protección cooperativa (Brown y Brown, 1987), etc. Sin embargo, asociados a estos beneficios de la vida social, existen también una serie de costos, por ejemplo, el incremento de la mortalidad en infantes y juveniles por competencia entre los miembros del grupo (Wiklund y Andersson, 1994; Hrdy, 1977), la transmisión de enfermedades o parásitos (Brown y Brown 1986), y un incremento de la competencia intra-grupal por el alimento, parejas y otros recursos limitados (Scheel y Packer 1991).

### **1.5 Los sistemas sociales de los primates**

Dentro del ámbito de la etología existen distintos enfoques teóricos que han tratado de explicar el origen de la socialidad y de los sistemas sociales como una respuesta al ambiente. Así, desde la ecoetología, las estructuras sociales de los grupos y las conductas de los individuos que viven en ellos se determinan por una gran cantidad de factores ecológicos (Gil-Burman y Del Hierro, 1997) como el hábitat, la presión por depredadores, la cantidad y distribución de los recursos alimenticios, etc. (Crook, Ellis y Goss-Custard, 1976). A estos factores ecológicos que promueven la vida en grupo en los primates distintos autores le dan valores distintos. Por ejemplo, Wrangham (1980), le atribuye la causa principal de la socialidad a que grupos de hembras defienden el alimento frente a otros grupos de hembras competidoras, por otro lado, para Van Schaik (1989), la socialidad es principalmente una estrategia ante la presión de depredadores.

Una sociedad, de acuerdo a definiciones de autores como Kroeber y Parsons (1958), se refiere a un sistema de interacciones entre los individuos y subgrupos, donde se toman en cuenta el estatus de todos los individuos dentro del grupo mayor. Estudiar el cómo surgen las sociedades requiere de sistemática y estudios comparativos que ayuden a identificar las leyes que rigen su diversidad, ya que como sugieren autores como Fortes y Evans-Pritchard (1940), las observaciones empíricas por sí solas no parecen conducir a la identificación de estos principios generales. Es por eso que este proceso requiere de un enfoque hacia los aspectos particulares de la sociedad, como el sistema político, o el sistema de parentesco, ya que incluso estos subsistemas (probablemente) estén altamente interrelacionados (Flack y de Waal, 2004).

Los sistemas sociales se refieren a la composición demográfica y al patrón de agrupamiento o forma de distribución espacial de los individuos dentro de un grupo. De esta forma, el componente principal es el conjunto de animales conspecíficos que interactuar regularmente con cada miembro más que con otros individuos de otras sociedades (Struhsaker, 1969). Por otro lado, autores como (Hinde, 1976), consideran la estructura social desde un punto de vista causalista o internalista, por el contenido, cualidad y configuración de las relaciones sociales, que a su vez consisten en el contenido y cualidad de las interacciones sociales, así como su configuración y estabilidad a lo largo del tiempo. Según este punto de vista, las actividades conductuales de un animal con otro constituyen las interacciones sociales, que por su carácter repetitivo y algunas veces predecible, constituirán un patrón regular de conducta que con el tiempo se desarrollara una relación social. El patrón regular de estas relaciones sociales (por ejemplo, la asociación de hembras mediante conductas afiliativas) formará la base de la estructura social (Hinde, 1976).

Dunbar (1988) sostiene que las sociedades de primates son sumamente complejas y que no existe una única estructura social de un grupo sino varias estructuras paralelas y solapadas dentro de un “grupo social”. Dado que los primates viven en un mundo natural y social complejo, cada una de las estructuras son el resultado de las estrategias que utilizan los individuos para resolver de forma óptima los problemas que el medio les plantea.

Los sistemas sociales de los primates tienen diferentes características que han sido moldeadas por distintas presiones ambientales. Estas características han sido descritas tradicionalmente por el tamaño del grupo, la proporción de hembras y machos, el sistema de apareamiento, etc., que determinará la posición social del individuo (Gil-Burman y Del Hierro, 1997).

Comúnmente es fácil reconocer a una sociedad, pero con animales que forman grupos de composición variable (por ejemplo, Fisión- Fusión) o que son mayormente solitarios, este reconocimiento es una tarea difícil, por lo que se han reconocido los siguientes componentes de una sociedad: Sistemas de apareamiento, la organización social y la estructura social.



Figura 1. Componentes del sistema social.

La organización social describe el tamaño, la composición sexual y la cohesión espacio-temporal de una sociedad (Kappeler, 1999). El sistema de apareamiento describe la forma en que los individuos obtienen pareja o parejas. Por último, la estructura social se refiere al patrón de interacciones sociales y a las relaciones resultantes entre los miembros de una sociedad. La estructura social refleja las estrategias sociales que a su vez son seleccionadas para la supervivencia y toma en cuenta variables como el nepotismo (referente al trato preferencial que se les da a los parientes cercanos del grupo), la filopatría (que se refiere a la permanencia en el grupo de nacimiento), el despotismo (que hace referencia al abuso de poder o fuerza que ejerce un individuo de mayor rango para con sus inferiores en el rango de dominancia), y la tolerancia (Kappeler y Van Schaik 2002).

La calidad de las relaciones sociales varía ampliamente, implicando patrones de proximidad espacial, agresión, afiliación, reconciliación, nepotismo y características de dominancia (de Waal y Luttrell, 1989; Chaffin y col., 1995; Matsumura, 1999; Thierry, 2000).

Entre los primates, los macacos son un modelo especialmente adecuado para investigar las causas de las variaciones en las relaciones sociales, ya que alrededor de 20 especies muestran una gran uniformidad en su organización social y demografía. Todas estas especies viven en grupos mutimacho-multihembra. Las hembras son el sexo filopátrico, formando fuertes lazos dentro de matrilineas, mientras que los machos se dispersan de su grupo natal y continúa transfiriéndose periódicamente. A pesar de dicha uniformidad, los

macacos muestran una variación pronunciada en la calidad de las relaciones sociales, que va desde el continuo despótico-intolerante a despótico-tolerante (Thierry y col., 2004).

## **1.6 Jerarquías de dominancia**

La vida en grupos altamente estructurada de la mayoría de los primates, no ha evolucionado a través del desaparecer de la competencia y la agresión, pero sí del desarrollo de mecanismos fuertes de resolución de conflictos. El manejo del conflicto requiere de reconciliación y tolerancia, lo cual permite a los individuos perdedores en un encuentro agonista, convivir junto con los ganadores, por medio de la reducción de futuros conflictos y violencia. Dentro de la estructura social y en este contexto, los perdedores deben tener una estrategia para indicar su disposición, de abstenerse de conductas, que amenacen la vida, el territorio o la posición social de los ganadores. De esta forma, se crea una armonía temporal donde cada individuo comprende el significado de su posición. Esta armonía resultante y la predictabilidad de la dirección de posibles conflictos se conoce como “relaciones de dominancia” (de Waal, 1987). Estas relaciones de dominancia en pares de individuos en especies sociales, son asimétricas en su mayoría, lo que indica que un individuo será capaz de desplazar a otro cuando ambos compitan por un recurso valioso como puede ser el alimento, la obtención de una pareja, la defensa de un territorio, o simplemente provocar su alejamiento cuando se produce un encuentro. Estas interacciones agonistas determinan una relación de dominancia entre el individuo que desplaza y el que es desplazado. Esta estructuración global de los individuos dominantes y subordinados dentro de un grupo recibe el nombre de jerarquía de dominancia (Martin y Bateson, 1993).

Como lo define Drews (1993), la dominancia es un atributo del patrón de interacciones agonistas repetidas entre los individuos, caracterizado por un resultado a favor de uno de ellos y una respuesta del oponente y perdedor del encuentro, sin escalamiento, condición conocida como subordinado.

Las jerarquías de dominancia existen en muchos artrópodos y vertebrados que viven en grupos permanentes o semipermanentes (Drickamer y Vessey, 1996).

La existencia de una jerarquía dentro de los grupos, con individuos dominantes y subordinados, hace que los costos y beneficios de la vida en grupos no sean similares para todos los miembros del grupo. En estos casos, los animales dominantes ganan acceso a recursos más fácilmente que los subordinados (Le Boeuf, 1974; Smith, 1981; Le Boeuf y Reiter 1988; Drickamer y Vessey 1996). Diversos estudios sobre aves y mamíferos muestran que en general los individuos

dominantes están bien alimentados y sanos mientras que los individuos subordinados tienden a estar mal nutridos y enfermos, sufriendo una mayor mortalidad (Drickamer y Vessey, 1996). Se dice que un animal es dominante cuando controla la conducta de otro, el subordinado (Scott, 1966). En tal sentido, se puede predecir el resultado de una interacción competitiva entre un individuo dominante y un subordinado. En dicha relación de dominancia- sumisión existen señales o pautas conductuales que median las conductas agonistas (Donohoe, 2003); por ejemplo, las conductas de sumisión como el castañeteo, la presentación pudenda o el desvío de mirada pueden ser desplegadas por el individuo perdedor después de un encuentro agonista con la finalidad de atenuar las consecuencias negativas del conflicto.

Existe una gran variación en cuanto a la intensidad de la dominancia y la frecuencia de las inversiones de dominancia (Drickamer y Vessey, 1996). La dominancia despótica se da cuando un individuo domina a varios subordinados entre los cuales no existe una jerarquía. Otra posibilidad es que exista una dominancia lineal, donde A domina a B, B domina a C, y así sucesivamente. Cuando la relación no es lineal se dice que es igualitaria. Otras formas más complejas de dominancia incluyen la dominancia triangular, o la dominancia por coalición.

### **a) Competencia entre machos**

Los machos en muchas especies compiten con otros por el acceso a compañeras potenciales, un fenómeno llamado competencia entre machos o competencia intrasexual. La selección sexual, o la variación en el éxito reproductivo, es tradicionalmente dividido en los procesos de selección intrasexual que es, la selección entre los miembros de un sexo por el acceso reproductivo al otro sexo y la selección intersexual, o elección de pareja, en la cual la selección de pareja no es aleatoria. Ambos sexos pueden competir directamente por parejas y ejercer la elección, pero la competencia entre machos es más aparente que la elección en las hembras. De hecho, en todas las especies, los machos son generalmente el sexo con las armas más elaboradas (utilizadas en la competencia intrasexual) y adornos (usados para atraer a las hembras). Los machos pueden lograr un gran éxito reproductivo por competir con otros machos para tener acceso a tantas hembras como les sea posible (Miller y Svensson, 2014).

La literatura señala que generalmente los machos compiten por aparearse con las hembras que tienen más probabilidad de ser fértiles y producir descendencia que pueda sobrevivir hasta la siguiente generación (Setchell y Kappeler, 2003). Se ha observado que los machos se aparean preferentemente con hembras de alto rango (Kuester y Paul, 1996; Berenstain y Wade, 1983; de Ruiter y col., 1994).

En algunas especies, los machos también compiten por ganar territorios y desplazar a otros machos cuando hay cambios demográficos dentro de una jerarquía de dominancia, como por ejemplo la muerte de un individuo, o el nacimiento de otro, se compite para ganar o conservar su estatus social.

La competencia entre machos por el acceso a compañeras, incluyendo la monopolización de las hembras, a menudo es costoso para los primates machos, ya que puede aumentar el riesgo de lesiones (Drews, 1996) y afectar el tiempo de alimentación de un macho, el balance de energía, o los niveles de estrés fisiológico (Altmann y col., 1996; Bergman y col., 2005; Georgiev, 2012; Girard-Buttoz, 2014; Girard Buttoz y col., 2014).

### **b) Competencia entre hembras**

Dentro de las poblaciones de animales, la competencia suele ser particularmente aguda entre individuos del mismo sexo porque esos individuos requieren los mismos recursos limitados para maximizar su éxito reproductivo. Trabajos pioneros de Hrdy (1977) y Clutton- Brock (1989) destacaron la importancia de la competencia femenina en diversos taxones de animales, sin embargo, su estudio ha tomado algunas décadas para tomar impulso. Esto puede deberse en parte a la naturaleza discreta de las interacciones competitivas entre las hembras en diversas circunstancias.

Una de las características más notables de un grupo social de macacos es la clara jerarquía de dominancia entre las hembras. Estos rangos no solo son estables en la vida de la hembra, si no que el rango matrilineal puede ser sostenido durante generaciones (Hill, 1996). Ya que los animales dedican mucho tiempo y esfuerzo a establecer y mantener esa posición en el rango social, es de esperar que una posición alta en la jerarquía produzca beneficios reales para una hembra y su progenie. En términos biológicos esto implica no solo un acceso al alimento y a la seguridad más fácil, sino también un beneficio en forma de mayor éxito reproductivo a lo largo de su vida. Por lo tanto, al menos para especies con claros rangos de dominancia nepotistas, se espera un pronunciado efecto del rango de dominancia de la hembra en su éxito reproductivo (Van Schaik, 1999).

El modelo de estudio socio-ecológico, asume que las hembras se distribuyen en función a la distribución del alimento, y por lo tanto la competencia entre las hembras estaría basada principalmente en el alimento. La intensidad y la estabilidad en la jerarquía de dominancia entre las hembras estaría en función de la abundancia del alimento y en el tipo de estructura social que presente el grupo: nepotista, tolerante, etc. (Kappeler y Van Schaik, 2002). De acuerdo a Thierry y

col. (2000), el estilo de dominancia en hembras de los macacos, está influenciado por los patrones de competencia sobre la comida y por inercia filogenética.

Cuando las hembras compiten entre sí por los machos, por lo general es en situaciones donde los machos ofrecen recursos tales como alimento, cuidado paternal, o un lugar adecuado para tener descendencia. La expresión de la conducta agresiva en las hembras suele ser variable, con niveles medios por debajo de los machos y se aumenta solo en situaciones competitivas muy intensas, que producen alta recompensa reproductiva o la defensa de la descendencia. Las interacciones competitivas a menudo pueden ser tan sutiles que pasan desapercibidas en las observaciones del comportamiento, con la resolución de conflictos sobre la base de amenazas y agresiones indirectas en lugar del combate directo (Walters y Seyfarth, 1987; Cheney y col. 2012).

### **c) Factores importantes para establecer y mantener el rango de dominancia**

Es de esperarse que el rango en la dominancia estuviera en función de atributos como el tamaño, la fuerza o la agilidad, que afectan el desempeño de las interacciones agresivas. Esto puede ser más común para los machos de algunas especies, pero para las hembras, en las cuales, las relaciones de parentesco y su acercamiento con los machos dominantes es más importante (Cheney y col., 1987).

La investigación en especies de babuinos o macacos ha mostrado que el desarrollo de las relaciones de dominancia entre las hembras puede ser mejor explicado en términos de etapas. Como infantes las hembras son subordinadas a todas las demás hembras adultas, aunque los infantes nacidos de hembras de alto rango son tratados de manera diferente que los infantes con madres de bajo rango (Berman, 1980). Las hembras juveniles permanecen subordinadas a hembras que son dominantes sobre su madre. Sin embargo, mientras la infanta gana su independencia gradualmente, las relaciones entre ella y las hembras adultas subordinadas a su madre pasan por una transición gradual en donde la más joven domina a las mayores. En especies como el macaco rhesus (Datta, 1983a), la hembra juvenil es inicialmente sumisa y la hembra adulta es agresiva (Datta, 1983a). Posteriormente, sigue una etapa donde la joven direcciona tanto comportamientos sumisos como agresivos hacia el adulto que eventualmente cesa y despliega comportamientos de sumisión, llevando la relación a como es en los adultos comúnmente. Una vez establecidas, las relaciones de dominancia en hembras de los Cercopithecinos son generalmente estables en la vida adulta de los individuos, aunque ocasionalmente las hembras caen en el rango. La pérdida del rango individual ocurre a menudo con la edad avanzada. En otros casos

matrilineas enteras pierden el rango como resultado de agresiones persistentes de coaliciones de hembras previamente de bajo rango (Cheney y col., 1987).

El desarrollo de las relaciones de dominancia entre las hembras inmaduras y los machos inmaduros es completamente diferente (Angst, 1975). En Cercopithecinos como los macacos, el rango materno es una determinante importante del rango de los machos inmaduros, pero va siendo progresivamente menos importante con la edad (Datta, 1983b). Mientras el joven macho va creciendo, su rango de dominancia parece depender cada vez más de la fuerza, el tamaño y habilidades de lucha. En muchas especies los machos son más grandes que las hembras, y ellos se vuelven más dominantes que las hembras de su edad, incluso que las hembras adultas (Cheney y col., 1987). En estudios como los de Koyama (1970) y; Sugiyama (1976), indican que en macacos donde las hembras adultas pesan del 75 al 80% del peso de los machos adultos, los hijos de las hembras de alto rango son más probables de alcanzar un alto rango de adultos, tanto en sus grupos natales como después de transferirse a otro grupo. A pesar de que las relaciones de dominancia entre machos pueden ser estables por periodos cortos de tiempo, el rango de un macho comúnmente cambia muchas veces a lo largo de su vida, por lo tanto, se puede decir que el rango del macho es menos estable que el de la hembra (Cheney y col., 1987).

Dado lo anterior, se puede observar que la literatura apunta que la estabilidad de los rangos es mayor en las hembras que en los machos, por el tipo de competencia. Además, hasta el momento se han descrito por separado las interacciones de dominancia entre machos y hembras, nunca juntos en un mismo trabajo. Para la especie *Macaca arctoides* no existe ningún trabajo longitudinal que contribuya a aclarar si la dominancia es más estable en hembras que en machos.

## **1.7 El Macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*)**

### **a) Características generales**

El macaco cola de muñón también conocido como macaco oso, pertenece a la familia de los Cercopithecinos, tiene características que permiten diferenciarlo con facilidad de otros miembros del mismo género. Nacen con un pelaje blanco y esponjado que al madurar se engrosa y se torna de un color marrón oscuro y está presente en todo el cuerpo, excluyendo la cara y la cola. Esta especie de macaco es conocida por ir perdiendo el pelaje a través de la edad, terminando en una calvicie. La cola es tan pequeña que puede parecer ausente. En ocasiones también es llamado “mono de cara roja”, que describe su coloración rosado

brillante o rojo que presentan los individuos adultos (figura 2a y 2b) y que con la madurez y vejez cambian a gris o negro, aunque también se le atribuye a la exposición a la luz solar (Fa, 1989). Los machos son más grandes que las hembras y poseen caninos más largos; característica que es usada como medida de dominancia dentro de los grupos sociales, aunque en general se considera que poseen poco dimorfismo sexual (Fa, 1989).

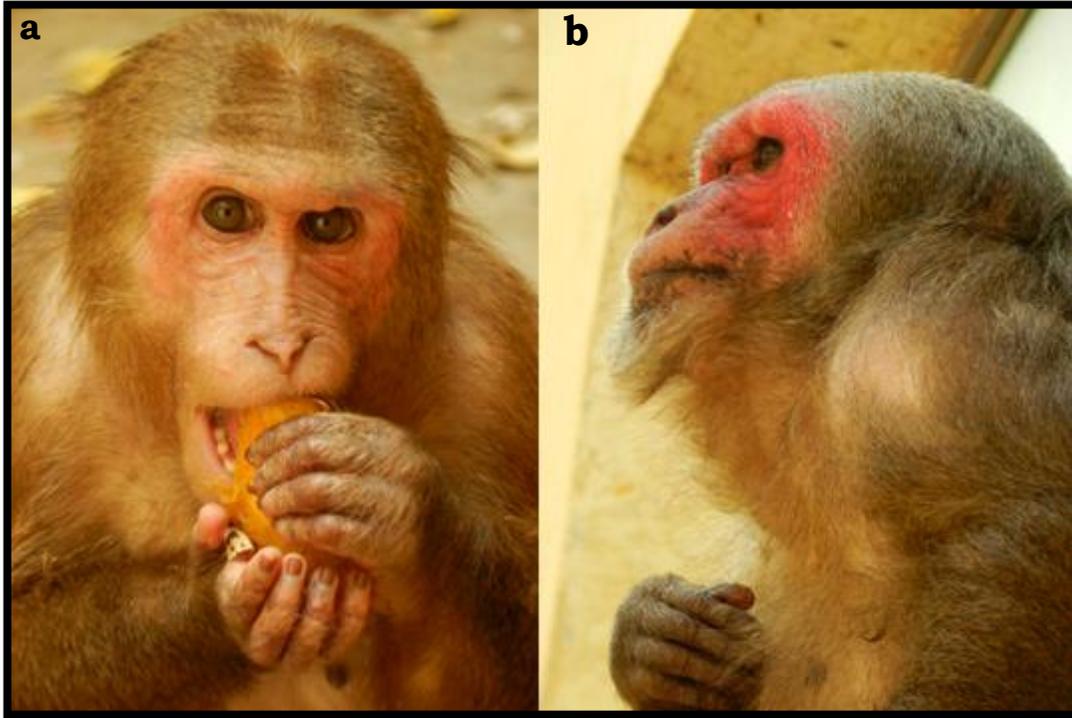


Figura 2. *Macaca arctoides*. a. Macho juvenil; b. Macho adulto

El macaco cola de muñón tiene una dieta compuesta por frutas, semillas, brotes de hojas, pero también es conocido por alimentarse de insectos, huevos de aves, cangrejos y ranas (Groves, 2001). Pasa la mayor parte del día forrajeando y almacenando la comida recolectada en los sacos malares, que es una característica del género. A pesar de que puede y trepa árboles, es típicamente terrestre y más ágil en la tierra (Choudhury, 2002).

Los machos que alcanzan la madurez sexual tienden a dejar el grupo en el que nacieron, mientras que las hembras permanecen en él. Las hembras usualmente dan a luz a una sola cría, después de un periodo de gestación de 166 a 185 días (alrededor de 6 meses); dan luz cada dos años y las tareas de crianza y cuidado de los infantes es compartida con los miembros del grupo (Estrada y Estrada, 1981; Maestripietri, 1996). La esperanza de vida del macaco cola de

muñón es de aproximadamente 30 años en cautiverio, mientras que en aquellos individuos en vida libre es de alrededor de los 18 años (Brereton, 1994).



Figura 3. Grupo de hembras con cría.

### **b) Distribución**

El macaco cola de muñón es endémico del sureste asiático. Su distribución se extiende desde el noreste de India, a través de Bangladesh, Myanmar, Tailandia, partes de la península malaya y Vietnam al sur de China (Groves, 2001; Srivastava, 1999; Thierry, 2007).

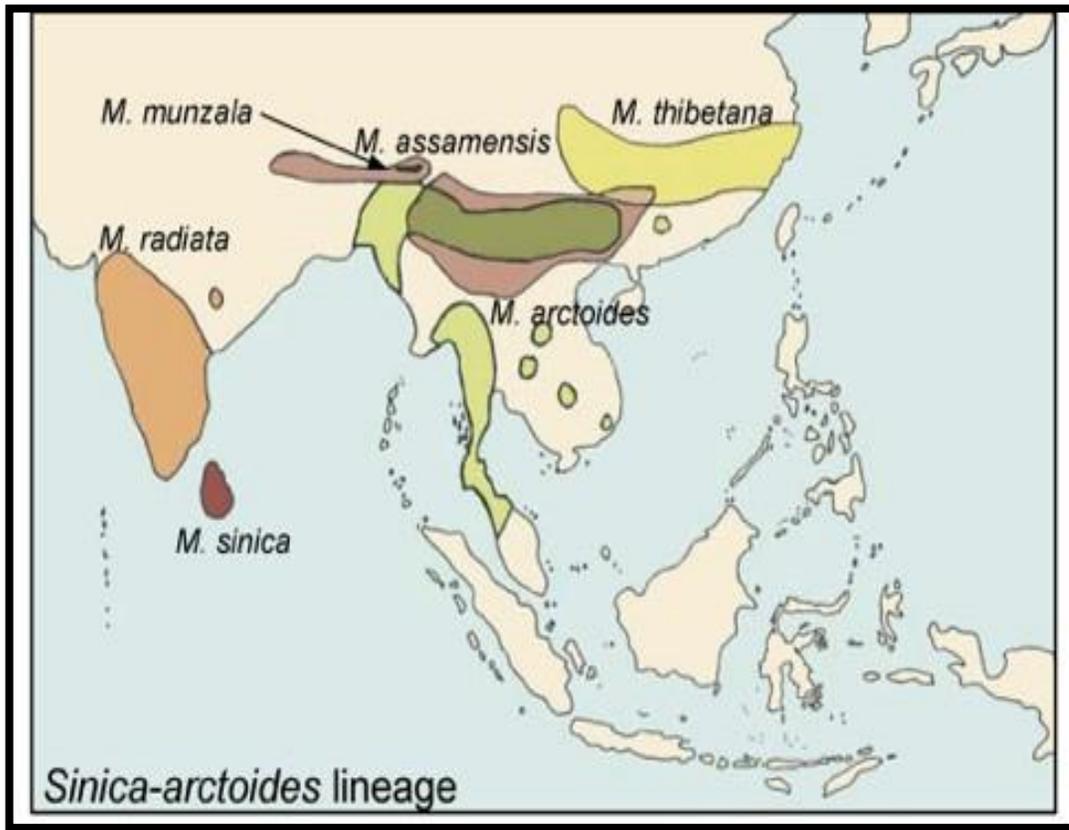


Figura 4. Mapa de distribución del género *Macaca* (Thierry 2007).

### c) Características sociales

Comúnmente viven en grupos multihembra- multimacho de 20 a 50 individuos. Dentro del grupo existe una fuerte jerarquía donde el estatus es heredado a través de la madre, y los nuevos machos que entran al grupo deben de pelear por adquirir su posición en el rango. Sin embargo, el macaco cola de muñón es una especie relativamente pacífica comparado con otros macacos y existen procesos de reconciliación que con frecuencia siguen después de un conflicto (Thierry, 2000).

El macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*) ha sido el enfoque de varios estudios de estilo social en condiciones de cautiverio y semicautiverio y han sido consistentemente clasificados como tolerantes o tranquilos (De Waal y Ren, 1988; De Waal y Luttrell, 1989; Butovskaya, 1993). De acuerdo a esto, Thierry (Thierry 2000, 2007, Thierry y col., 2000) clasifica a la especie como un grado 3 en una escala de tolerancia (Cuadro 1), sin embargo, esta clasificación está basada principalmente en datos de interacciones entre hembras de la especie. De manera contrastante autores como Richter y col., (2009) han investigado relaciones

sociales entre machos y los clasifican como más intolerantes. Estas diferencias en la clasificación son debidas a estudiar a machos y hembras por separado, lo que nos lleva a concluir que hacen falta más estudios longitudinales que tomen en cuenta a ambos géneros.

Cuadro 1. Escala de clasificación de estilo social de algunas especies de macacos. La tolerancia social aumenta de izquierda a derecha. Tomado de Thierry (2007).

<b>Intolerante</b> <span style="font-size: 2em;">→</span> <b>Tolerante</b>			
<b>Grado 1</b>	<b>Grado 2</b>	<b>Grado 3</b>	<b>Grado 4</b>
<b>Mono Rhesus</b>	<b>Macaco de cola larga</b>	<b>Macaco cola de muñón</b>	<b>Macaco de Togian</b>
<b>Macaco Japonés</b>	<b>Macaco cola de cerdo</b>	<b>Macaco de Berberia</b>	<b>Macaco moro</b>
	<b>Macaco de Assam</b>	<b>Macaco cola de león</b>	<b>Macaco negro crestado</b>
		<b>Macaco Colorado</b>	

## 2. Justificación

Como ya se ha mencionado, las hembras y machos de la especie *Macaca arctoides* compiten por recursos diferentes; así mismo, el estilo en las relaciones de dominancia entre ambos sexos es diferente. Por un lado, las hembras al ser el sexo filopátrico, tienen jerarquías matrilineales y la obtención de un rango depende principalmente de la herencia por parte de sus parientes, es decir un estilo nepotista de dominancia. Por otro lado, los machos de la especie tienden a migrar a otros grupos al madurar, por lo que las agresiones físicas y el ganar encuentros diádicos, les permite ascender en la jerarquía, lo que se conoce como un estilo de dominancia despótico. En este trabajo se propone que la estabilidad

en las relaciones de dominancia con un estilo nepotista (o en las hembras), será mayor que en los machos, cuyo estilo es despótico.

### **3. Objetivos**

#### a) Objetivo general

Determinar las diferencias en la estabilidad de los rangos de dominancia en hembras y machos de un grupo de macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) en condiciones de cautiverio en un periodo de 5 años (2011-2015)

#### b) Objetivos particulares

- Calcular los rangos de dominancia, la linearidad y el índice de consistencia direccional en machos y hembras de *Macaca arctoides*.
- Estimar la estabilidad en los rangos y determinar si dicha estabilidad es mayor en las hembras que en los machos
- Realizar predicciones acerca de la estabilidad en las relaciones de dominancia para años consecutivos a través de series tiempo.

### **4. Hipótesis**

Dado que se conoce que los rangos nepotistas tienden a ser más estables a través de periodos largos de tiempo, y que las jerarquías de dominancia en las hembras son matrilineales y dependen principalmente de la herencia del rango por parte de sus parientes, en contraste con los machos, en los que la adquisición de un rango es dependiente de la habilidad física y de encuentros agonistas, entonces las jerarquías de dominancia en las hembras presentaran una mayor estabilidad que en los machos de esta especie.

### **5. Método**

#### **5.1 Sujetos de estudio**

En este trabajo se utilizaron machos y hembras de la especie *Macaca arctoides* que viven en una colonia que se encuentra alojada en el Departamento de Etología del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz. Esta colonia se inició en 1976, en un confinamiento externo, compuesto de 28 individuos de ambos sexos, de edades distintas, y se han desarrollado tanto

relaciones de parentesco, como de dominancia y afiliaciones entre los individuos de la colonia. Al inicio del estudio (2011) el grupo se conformaba de 31 individuos, 11 machos, 17 hembras y 3 infantes. Al final del estudio (2015), la colonia se conformaba de 27 individuos, 9 machos, 16 hembras y 2 infantes. A lo largo de los 5 años de estudio murieron 5 individuos (2 machos y 3 hembras adultas). Los macacos fueron alimentados diariamente con fruta, verdura fresca de temporada, alimento procesado y agua suministrada ad libitum.

## 5.2 Colecta de datos

El Departamento de Etología cuenta con un inventario (etograma) llevado a cabo a partir del estudio y clasificación sistematizados de la conducta del macaco cola de muñón. Dicha clasificación se basó en ubicar la conducta observada en diferentes contextos los cuales pueden ser agresivos, sumisivos, afiliativos, sexuales, autodirigidos, sociales, de juego, infantiles o triádicas.

Para el presente estudio se utilizaron únicamente los datos de las conductas agresivas y sumisivas de machos y hembras adultos en un periodo de 5 años (2011-2015) (Cuadro 2), obtenidas a partir de datos de registros focales realizados en ese periodo, de lunes a viernes en dos horarios 11:00 am - 12:00 pm y de 15:00 horas 16:00 horas.

Las agresiones y sumisiones observadas se sumaron de manera trimestral dentro de los cinco años de duración del estudio por diadas (parejas de individuos) para obtener la posición de cada individuo dentro de la jerarquía de dominancia.

Cuadro 2. Lista de conductas tomadas en cuenta para la colecta de datos.

AGRESIVAS	SUMISIVAS
Cara de amenaza con o sin dientes o con boca abierta	Agazapado
Prende (sujetar a otro)	Encogido
Finta	Evita
Carga	Presentación pudenda inhibitoria
Empuja	Congelamiento

Golpea	Desvia Mirada
Bofetada	Revolverse
Mordida	Presentación frontal
Intento de morder	Presentación lateral
Persecucion	Huye
Lucha	Chillido
Manotazo en objeto	Castañeteo sumisivo
Mordida falsa	Pone mano para que lo muerdan
Fastidia ojos	
Busca cara	
Sostiene mirada	
Jala	
Sacude	
Desplaza	
Arranca pelo	
No permite que se aproxime	

### 5.3 Cálculo de la dominancia y linearidad (h')

Dada la naturaleza de los datos y para su mejor comprensión el análisis estadístico utilizado se explicará en cada sección.

La linearidad se refiere a un procedimiento para cuantificar, en un grupo de individuos, que tan lineal o no-lineal es el orden dentro de la jerarquía. Por ejemplo, en una dominancia completamente lineal o transitiva de tres individuos A, B y C, A domina a B y a C, mientras B solo domina a C (de Vries 1998).

Para calcular el índice de linearidad corregido de Landau (h') primero se calcularon las jerarquías de dominancia, éstas se determinaron para el grupo de hembras y de los machos en función al éxito de los eventos agonísticos diádicos, siguiendo el método propuesto por de Vries (1995). Este método requiere la creación de una matriz de dominancia (Ver ejemplo en cuadro 3), en donde las

filas corresponden al individuo emisor de la agresión y las columnas al receptor. La dominancia se establecerá en función del número de agresiones desplegadas en dirección A-B, más el número de sumisiones recibidas para determinar si A domina a B.

Cuadro 3. Ejemplo de matriz de dominancia

Emisor/Receptor	RP	DF	FO	RE
RP	—————	5	9	5
DF	12	—————	6	4
FO	8	3	—————	10
RE	4	1	0	—————

Posteriormente se construyó una matriz de direccionalidad (Ver ejemplo en el cuadro 4), en donde basado en el método de Appleby (1983) se le dio un valor de 1 a la dominancia de A a B. Si A nunca domina a B se le dará un valor de 0, y si existe bidireccionalidad en A y B, así como en el caso de un empate (mismo número de agresiones emitidas y sumisiones recibidas) o una relación desconocida (nula interacción o no observada) se le dará un valor de 0.5. La suma de los valores de la dominancia para cada individuo determina su rango jerárquico, cuanto mayor sea este valor mayor rango de dominancia presenta el individuo (Domingo y col., 2003).

Cuadro 4. Ejemplo de matriz de direccionalidad.

Emisor/Receptor	RP	DF	FO	RE
RP	_____	0	1	1
DF	1	_____	1	1
FO	0	0	_____	1
RE	0	0	0	_____

Después de realizar las matrices, para calcular el índice de linearidad corregido de Landau ( $h'$ ), se aplicó la siguiente ecuación:

$h' = h + 6/n^3 - n * u$  Donde:

$$h = 12/(n^3 - n) \sum [S_i - 1/2 (n - 1)]^2$$

Donde  $n$  es el número de individuos,  $S_i$  la suma de los valores de la fila correspondiente a cada individuo en la matriz de dominancia y  $u$  es el número de relaciones desconocidas. El  $h'$  tiene valores entre 0 y 1, donde uno expresa máxima unidireccionalidad. Martin y Bateson (1993) establecen que un valor de  $h > 0.9$  es generalmente reconocido como un indicador de una fuerte jerarquía lineal.

Para analizar la distribución de los valores de  $h'$  trimestral por sexo a lo largo de los años, se utilizó una prueba para una muestra de Kolmogorov/Smirnov. Para analizar si la  $h'$  promedio fue distinta entre sexos, se utilizó una prueba T de Student para muestras independientes. Los datos sobre las linearidades se presentan gráficamente como histogramas de distribución por sexo y se presentan las medidas de tendencia central (media y error estándar de la media).

#### 5.4 Índice de consistencia direccional

El índice de consistencia direccional o DCI es un valor con el que se pretendió reforzar el valor de la  $h'$ , y que nos muestra, como su nombre lo indica, que tan consistente es el valor de  $h'$  a través del tiempo.

Para llevar a cabo tanto los cálculos de la linealidad, el DCI, el Score de David Normalizado (NDS) (se explica en la siguiente sección) y la construcción de las matrices de dominancia y direccionalidad se llevó a cabo una compilación de las formulas de la librería “compete” a través del software R versión 0.1 (Curley 2016).

### 5.5 Score de David Normalizado

Para calcular la estabilidad del rango por porcentaje de cambio en la posición de la jerarquía, se determinaron los rangos individuales de dominancia por medio del Score de David Normalizado o NDS, que es un método que controla mejor las interacciones repetidas entre los miembros del grupo como empates o relaciones desconocidas, el NDS se reduce a la puntuación de la suma de la fila (David 1987).

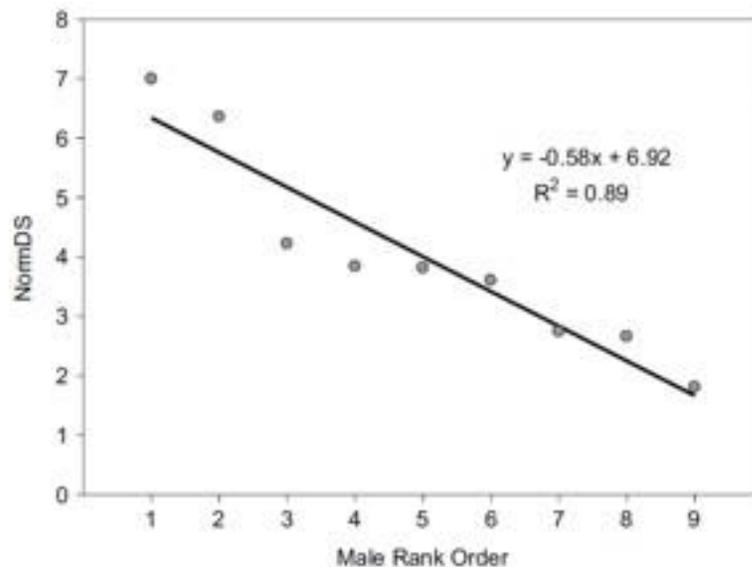


Figura 5. Ejemplo de NDS graficado de acuerdo al rango ordinal obtenido por de Vries (1995), donde se puede apreciar qué tan pronunciada es la pendiente de la jerarquía, en este caso 0.58

Como se puede observar en la figura 5, el NDS graficado contra el índice ordinal nos dice que tan pronunciada es la pendiente de la jerarquía e indica la diferencia en el éxito de los encuentros agresivos entre individuos de rangos adyacentes, en la gráfica se aprecia que el éxito agonista de los dos individuos más dominantes se separa bastante de los individuos de rango intermedio y de los subordinados.

## **5.6 Estabilidad de la Dominancia por porcentaje de cambio**

Como se mencionó anteriormente la literatura no reporta un método preciso para calcular la estabilidad dentro de una jerarquía de dominancia en un lapso de tiempo determinado.

En este trabajo se analizó la estabilidad de acuerdo a la posición jerárquica definida por los NDS, de acuerdo a dos métodos cualitativos. El primero de Gesquiere y col., (2011), que define como estable una jerarquía en la que no ocurren cambios en las tres primeras posiciones. El segundo, propuesto por Klass y Cords (2015), fue estimar la estabilidad realizando el cálculo del porcentaje de cambios, por individuo y por número de posiciones que éstos subieron o bajaron dentro de la jerarquía; en el presente estudio, como ya se mencionó la medición fue trimestralmente. Este método de análisis resulta cualitativo por lo que solo se presentarán los números y las frecuencias de cambios.

## **5.7 Series de tiempo**

Las series temporales son una sucesión de observaciones de una variable ordenadas en el tiempo. El análisis de las series de tiempo es utilizado para entender el pasado y poder realizar predicciones a futuro, permitiendo tomar decisiones apropiadamente. El propósito de este análisis fue entender o modelar el mecanismo que da movimiento a una serie observada y predecir los valores futuros de la serie basado en su historia, y de esta manera observar si la dinámica de la jerarquía se comportaba igual en machos y hembras. (Cowperwait y Metcalfe, 2009). En el presente trabajo se realizó este análisis introduciendo los valores de las linealidades trimestrales por año, con el paquete estadístico SPSS, para determinar si existe estacionalidad o alguna tendencia que nos permita entender la dinámica de las interacciones agonistas diádicas de la colonia de macacos y poder hacer predicciones de años futuros.

## **5.8 Correlación de Spearman**

Después del análisis de las series de tiempo, se realizó un análisis de correlación de Spearman entre los valores de las linealidades y el número de individuos, para analizar si los cambios demográficos de la colonia tienen un efecto sobre qué tan lineal es la jerarquía. Este análisis se realiza aprovechando la muerte de algunos individuos a lo largo del estudio.

En los casos donde se analizaron datos estadísticos se utilizó como significativo un valor de  $P \leq 0.05$ .

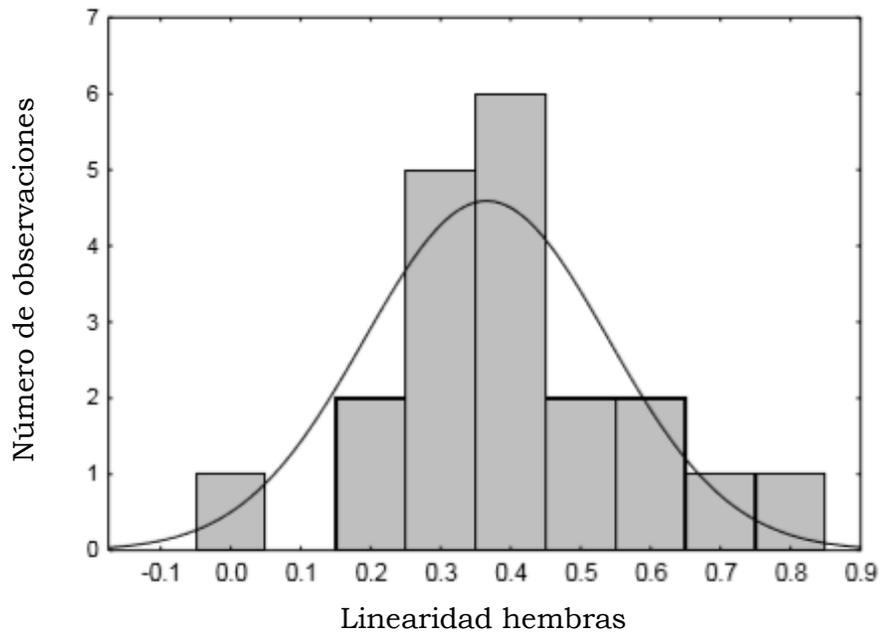
## **6. Resultados y discusión**

### **6.1 Análisis de la linearidad y DCI**

La prueba de distribución de Kolmogorov/Smirnov mostró que tanto la distribución de las  $h'$  en los machos como en las hembras fueron normales (machos:  $Z=0.716$ ,  $p= 0.684$ ; hembras  $Z=0.597$ ,  $p= 0.869$ ). La linearidad promedio ( $\pm$  e.e.m) de las hembras fue estadísticamente más baja que la de los machos (Prueba t:  $t=4.947$ , g.l.= 36,  $p<0.001$ ; hembras,  $h'=0.39 \pm 0.03$ ; machos  $h'=0.66 \pm 0.04$ ). Así mismo, como puede observarse en los histogramas de las figuras 6 y 7, la distribución de las linearidades trimestrales en los machos se mantuvo en promedio más altas que en las hembras. Estos resultados indican la existencia de una mayor unidireccionalidad en la agresión dirigida en los machos, mientras que para las hembras indica que hay menor direccionalidad en la dinámica de la relación jerárquica, es decir, no siempre son solo las dominantes las que agreden a las subordinadas, también algunas subordinadas pueden dirigir agresiones a hembras de mayor rango.

Al igual que en las linearidades, el índice de consistencia direccional también mostró una distribución normal, pero con medias estadísticamente iguales (machos:  $Z=0.512$ ,  $p=0.956$ ; hembras:  $Z=0.854$ ,  $p=0.460$ ;  $0.814 \pm 0.025$  vs.  $0.744 \pm 0.021$ , Prueba t:  $t=1.971$ , g.l.=36,  $p=0.064$ ). Este resultado fortalece los encontrados para las linearidades, pues el hecho de que estas fueran distintas entre sexos, y el DCI no, nos indica que hubo confiabilidad en los cálculos.

a)



b)

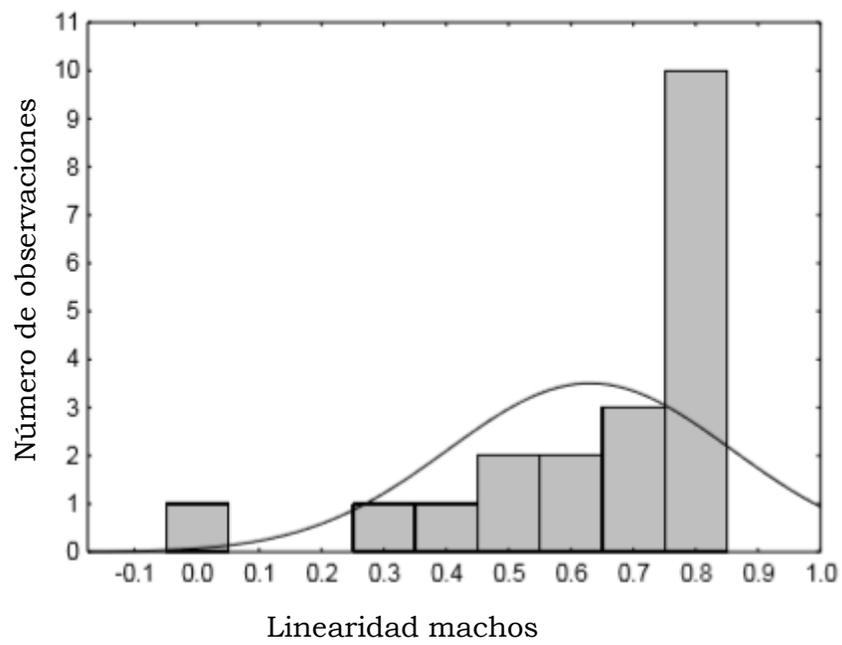
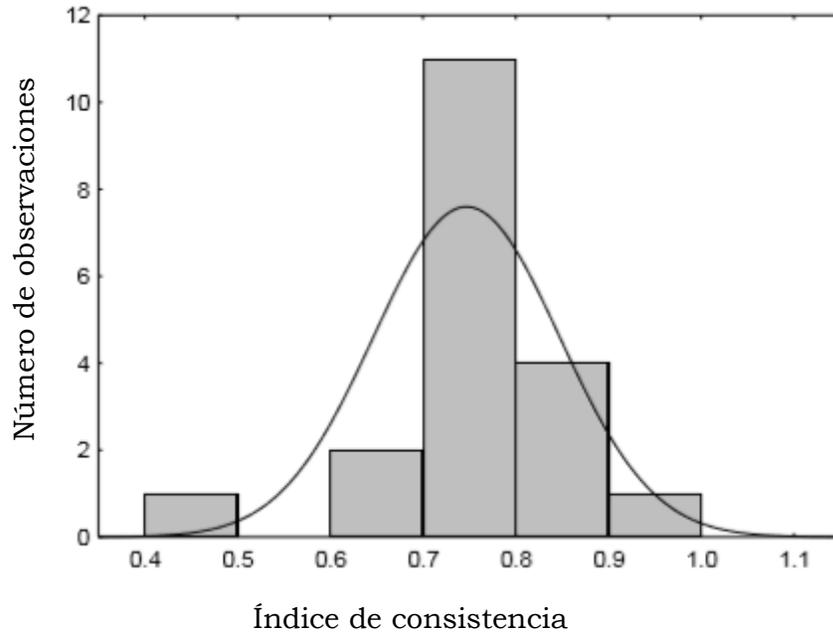


Figura 6. Histograma de distribución de la linealidad en *Macaca arctoides*. a) hembras; b) machos.

a)



b)

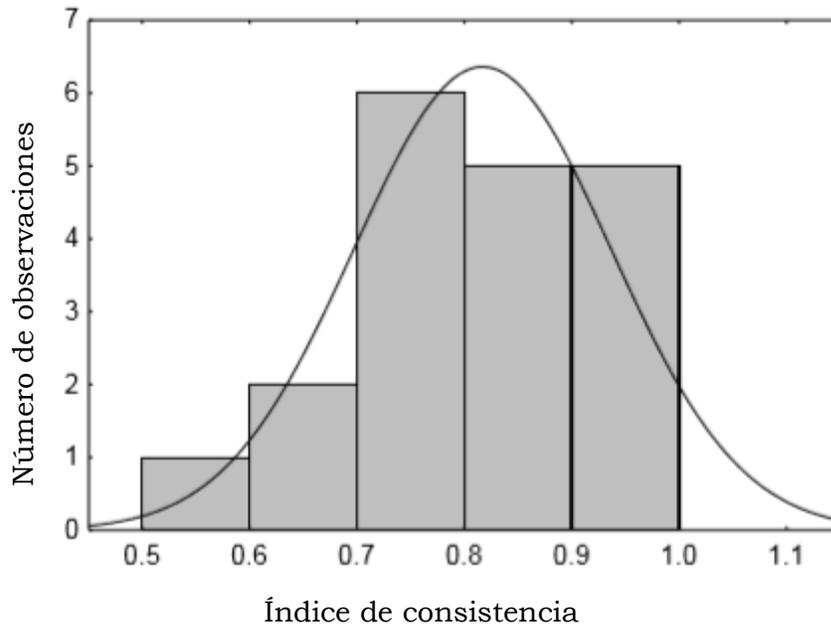


Figura 7. Histograma de distribución del índice de consistencia direccional. a) hembras; b) machos

Este resultado corrobora lo ya reportado de manera independiente en la literatura, que la linearidad de los machos es mayor que en las hembras, además corrobora la idea de que es necesario no clasificar a todas las especies como despóticas o igualitarias, a menos que se tomen en cuenta los sexos por separado.

También se pudo observar que, al calcular las matrices de dominancia, las hembras emitieron menos interacciones agonistas que los machos (Richter y col., 2009). Esta menor frecuencia de agresiones sumado a menor direccionalidad, puede explicar por qué la linearidad es menor en ellas.

Es posible que el hecho de esta menor direccionalidad y despotismo en las hembras, se deba a que hay más interacciones de parentesco entre ellas, o a que en ocasiones los machos dominantes pueden proteger o resguardar más a las hembras que están receptivas o aquellas que tienen crías (Silk, 1987).

La linearidad es un índice que señala qué tan direccional o unidireccional es la jerarquía, que va de valores de 0 a 1, donde la cercanía a 1 indican una máxima unidireccionalidad y cercanos a 0 muestran una jerarquía más igualitaria. La  $h'$  promedio de 0.66 en machos, similar a la descrita en trabajos como el de Richter (0.71), indica una jerarquía relativamente estricta o menos tolerante. Cabe mencionar que en el trabajo descrito por Richter (2009) los animales se encontraban en un estado de libertad.

La linearidad promedio para el caso de las hembras fue de 0.39, y aunque ninguno autor reporta una  $h'$  para las hembras de esta especie, este valor se ubica dentro de la categoría de tolerante de acuerdo a Thierry y col. (2004). Con este resultado se propone realizar estudios donde se calcule el rango de dominancia a partir de las relaciones afiliativas, utilizando diadas de aseo social, contacto y proximidad para analizar si cambia la jerarquía, en vez de conductas agonistas, ya que éstas no parecen definir con claridad la estabilidad de la jerarquía como otros aspectos sociales.

## **6.2 Estabilidad de los rangos por medio del porcentaje de cambio**

De acuerdo al método de Gesquiere (2011), se espera que en una jerarquía estable las tres primeras posiciones no presenten cambios, según este método, los machos adultos en estas posiciones son los que monopolizan los recursos y las oportunidades reproductivas del grupo. Alberts (2006) reporta que el 70% de las concepciones de un grupo se concentran en los individuos que se encuentran en las tres primeras posiciones de la jerarquía.

Esto fue evaluado de manera cualitativa. Así mismo, al observar los cuadros 5-9 para machos y 10-14 para hembras, los NDS a lo largo de los cinco años de registro, se puede apreciar que prácticamente no hubo cambios en las tres primeras posiciones. Los círculos rojos indican los individuos que cambiaron su posición en el rango jerárquico en las tres primeras posiciones como indica el método de Guesquiere (2011). Entre mayor el NDS mayor es el rango.

Cuadro 5. NDS machos 2011. Las tres primeras posiciones están marcadas con color naranja, y con amarillo está indicado el mono que cambio de rango.

<b>Individuos</b>	<b>IND</b>	<b>2011-1</b>	<b>IND</b>	<b>2011-2</b>	<b>IND</b>	<b>2011-3</b>	<b>IND</b>	<b>2011-4</b>
<b>Dafnis (DF)</b>	DF	9.81	DF	9.42	DF	9.76	DF	7.47
<b>Aleph (AL)</b>	AL	8.66	AL	8.55	AL	8.91	AL	6.80
<b>Jairo (JI)</b>	JI	7.28	JI	7.13	ES	6.30	JI	5.77
<b>Esdras (ES)</b>	ES	6.81	ES	6.03	PO	5.49	ES	4.84
<b>Poncho (PO)</b>	PO	4.18	PO	4.69	JI	5.41	PO	4.71
<b>Regino (RE)</b>	RE	4.13	GA	4.07	GA	4.31	RE	4.64
<b>Pollo (PL)</b>	PL	3.52	FO	4.05	RP	3.99	FO	4.53
<b>Foforo (FO)</b>	FO	3.08	RP	4.05	PL	3.85	PL	4.51
<b>Ruperto (RP)</b>	RP	3.00	PL	3.46	FO	3.56	GA	4.36
<b>Galleto (GA)</b>	GA	2.89	RE	2.61	RE	2.22	RP	3.91
<b>Darwin (DW)</b>	DW	1.63	DW	0.94	DW	1.20	DW	3.46

 Posición previa  
 Posición actual  
 Individuo fallecido

Cuadro 6. NDS machos 2012

<b>IND</b>	<b>2012-1</b>	<b>IND</b>	<b>2012-2</b>	<b>IND</b>	<b>2012-3</b>	<b>IND</b>	<b>2012-4</b>
<b>DF</b>	9.62	DF	8.68	DF	8.52	DF	8.90
<b>AL</b>	8.44	AL	7.60	AL	7.55	AL	7.73
<b>JI</b>	6.58	JI	6.06	RE	5.80	RP	4.62
<b>ES</b>	5.60	ES	4.55	PL	4.82	ES	4.31
<b>PO</b>	5.03	FO	4.21	JI	4.62	JI	4.27
<b>RP</b>	4.91	RE	4.04	FO	3.63	FO	4.23
<b>PL</b>	3.88	GA	3.70	RP	3.13	RE	4.17
<b>FO</b>	3.72	RP	3.39	GA	2.85	PL	4.02
<b>GA</b>	3.40	PL	2.16	ES	2.68	GA	1,54
<b>RE</b>	3.06	DW	0.61	DW	1.41	DW	1.21
<b>DW</b>	0.75	PO		PO		PO	

Cuadro 7. NDS machos 2013<sup>1</sup>

<b>IND</b>	<b>2013-1</b>	<b>IND</b>	<b>2013-2</b>	<b>IND</b>	<b>2013-3</b>
<b>DF</b>	8.01	DF	7.67	DF	8.34
<b>AL</b>	6.84	AL	7.18	AL	7.41
<b>FO</b>	5.00	RP	5,62	RE	5.68
<b>PL</b>	4.76	FO	5.00	PL	5.52
<b>JI</b>	4.70	PL	4.42	JI	5.02
<b>RP</b>	4.48	JI	4.41	FO	4.37
<b>ES</b>	4.40	RE	3.78	RP	3.56
<b>RE</b>	3.86	ES	3.41	GA	2.24
<b>GA</b>	2.09	GA	1.84	ES	1.96
<b>DW</b>	0.80	DW	1.63	DW	0.86
<b>PO</b>		PO		PO	

<sup>1</sup>En este año no se calculó el rango del último trimestre debido a cambios temporales realizados en las jaulas, que duraron hasta el primer trimestre del 2014, mismos que implicaron agresiones inducidas por el movimiento de los monos.

Cuadro 8. NDS machos 2014

<b>IND</b>	<b>2014-1</b>	<b>IND</b>	<b>2014-2</b>	<b>IND</b>	<b>2014-3</b>
<b>RP</b>	6.59	RP	7.67	RP	8.34
<b>DF</b>	6.55	DF	7.18	AL	7.41
<b>AL</b>	5.44	JI	5,62	DF	5.68
<b>PL</b>	3.96	AL	5.00	FO	5.52
<b>JI</b>	3.79	PL	4.42	ES	5.02
<b>FO</b>	3.38	FO	4.41	RE	4.37
<b>ES</b>	2.68	ES	3.78	JI	3.56
<b>RE</b>	2.18	RE	3.41	PL	2.24
<b>GA</b>	1.38	GA	1.84	GA	1.96
<b>DW</b>		DW		DW	
<b>PO</b>		PO		PO	

Cuadro 9. NDS machos 2015

IND	2015-1	IND	2015-2	IND	2015-3	IND	2015-4
RP	5.11	RP	5.67	DF	6.53	RP	5.56
AL	4.64	DF	5.54	RP	6.23	AL	5.43
DF	4.56	AL	4.80	AL	4.95	DF	5.33
FO	4.41	ES	3.88	PL	4.52	JI	4.63
JI	3.84	JI	3.79	ES	3.92	ES	4.52
ES	3.65	FO	3.77	JI	3.70	PL	3.44
GA	3.64	PL	3.73	FO	3.05	FO	2.82
RE	3.23	RE	3.71	RE	1.86	RE	2.22
PL	2.89	GA	2.54	GA	1.20	GA	2.02
DW		DW		DW		DW	
PO		PO		PO		PO	

Cuadro 10. NDS hembras 2011. Las tres primeras posiciones están marcadas con verde claro, y las monas que cambiaron de posición con verde más oscuro.

Individuos	IND	2011-1	IND	2011-2	IND	2011-3	IND	2011-4
Jana (JA)	JA	14.02	JA	12.07	JA	12.51	JA	10.12
Aura (AU)	AU	12.02	AU	10.74	AU	11.94	LL	9.25
Cloe (CL)	CL	10.60	LL	9.84	LL	11.10	SO	8.87
Elisa (EL)	EL	10.17	KK	9.69	SO	11.04	CL	8.57
Leo (LL)	LL	10.02	SO	9.13	KT	10.46	AU	8.48
Sofía (SO)	SO	9.79	CL	8.68	CL	10.17	LD	8.05
Kiki (KK)	KK	9.51	EL	8.64	KK	9.97	MA	8.04
Kleta (KT)	KT	9.09	KT	8.63	EL	9.08	RI	8.03
Mariana(MA)	MA	8.57	CH	8.58	MA	7.15	KK	8.01
Manuela(MU)	MU	8.15	MU	7.88	CH	6.91	CH	7.88
Concha (CH)	CH	7.59	RI	7.62	MU	6.51	MU	7.86
Rita (RI)	RI	7.13	AN	6.90	RI	5.98	EL	7.65
Ludi (LD)	LD	5.20	MA	6.79	CU	5.63	KT	7.51
Cuca (CU)	CU	4.16	SH	6.12	LD	5.01	CU	7.32
Ana (AN)	AN	4.10	LD	5.82	SH	4.38	AC	7.13
Shara (SH)	SH	3.95	AC	4.80	AN	4.27	AN	6.61
Alicia (AC)	AC	1.85	CU	4.00	AC	3.79	SH	6.52

 Posición previa  
 Posición actual  
 Individuo fallecido

Cuadro 11. NDS hembras 2012

<b>IND</b>	<b>2012-1</b>	<b>IND</b>	<b>2012-2</b>	<b>IND</b>	<b>2012-3</b>	<b>IND</b>	<b>2012-4</b>
<b>JA</b>	14.22	JA	13.59	JA	11.46	JA	12.96
<b>SO</b>	13.24	SO	11.49	<b>AU</b>	<b>11.30</b>	AU	11.24
<b>AU</b>	12.19	<b>AU</b>	<b>11.36</b>	SO	10.02	<b>KK</b>	<b>10.15</b>
<b>CL</b>	10.79	LL	10.55	<b>KK</b>	<b>9.49</b>	SO	10.03
<b>LL</b>	10.63	KK	10.55	CL	9.11	LL	9.65
<b>KK</b>	10.40	KT	10.04	EL	8.81	EL	8.53
<b>KT</b>	9.65	MU	8.75	KT	8.56	MU	8.13
<b>EL</b>	8.88	CH	8.68	MU	8.33	KT	8.08
<b>MU</b>	7.92	EL	8.59	CH	8.20	CL	7.82
<b>RI</b>	7.58	CL	8.38	LL	7.95	MA	7.54
<b>CH</b>	7.49	RI	6.57	RI	7.91	CH	7.25
<b>LD</b>	6.59	LD	5.58	MA	7.14	CU	6.78
<b>AN</b>	3.70	MA	5.21	CU	6.69	RI	6.55
<b>MA</b>	3.70	CU	4.59	LD	5.96	LD	5.87
<b>AC</b>	3.50	AN	4.34	AN	5.59	AC	5.11
<b>CU</b>	2.76	AC	3.94	AC	5.21	AN	4.69
<b>SH</b>	2.67	SH	3.70	SH	4.20	SH	4.54

Cuadro 12. NDS hembras 2013<sup>1</sup>

<b>IND</b>	<b>2013-1</b>	<b>IND</b>	<b>2013-2</b>	<b>IND</b>	<b>2013-3</b>
<b>JA</b>	12.15	JA	12.04	JA	10.84
<b>KK</b>	10.46	SO	10.10	<b>KK</b>	<b>9.91</b>
<b>SO</b>	10.44	<b>EL</b>	<b>9.77</b>	SO	9.64
<b>AU</b>	10.29	AU	9.47	EL	8.90
<b>EL</b>	<b>9.36</b>	LL	9.27	AU	8.48
<b>LL</b>	8.94	<b>KK</b>	<b>8.89</b>	LL	8.40
<b>KT</b>	8.59	KT	8.86	CH	8.24
<b>MU</b>	8.12	CH	8.55	CL	8.15
<b>CH</b>	7.82	MU	7.91	KT	8.13
<b>LD</b>	7.70	CL	7.83	MU	7.95
<b>CL</b>	7.43	MA	7.30	RI	7.59
<b>RI</b>	6.99	RI	7.11	MA	7.35
<b>MA</b>	6.92	SH	6.14	SH	7.21
<b>AC</b>	5.71	AC	6.04	LD	6.99
<b>AN</b>	5.63	LD	6.01	AN	6.88
<b>CU</b>	5.05	AN	5.50	AC	5.81
<b>SH</b>	4.31	CU	5.34	CU	5.45

<sup>1</sup>En este año no se calculó el rango del último trimestre debido a cambios temporales realizados en las jaulas, que duraron hasta el primer trimestre del 2014, mismos que implicaron agresiones inducidas por el movimiento de los monos.

Cuadro 13. NDS hembras 2014

<b>IND</b>	<b>2014-1</b>	<b>IND</b>	<b>2014-2</b>	<b>IND</b>	<b>2014-3</b>
<b>AU</b>	9.76	AU	9.76	AU	9.76
<b>JA</b>	8.79	JA	8.79	EL	8.26
<b>EL</b>	8.26	EL	8.26	<b>KT</b>	<b>8.26</b>
<b>KT</b>	8.26	<b>KT</b>	<b>8.26</b>	MA	8.15
<b>MA</b>	8.15	MA	8.15	MU	8.05
<b>MU</b>	8.05	MU	8.05	KK	7.75
<b>KK</b>	7.75	KK	7.75	LL	7.63
<b>LL</b>	7.63	LL	7.63	SO	7.49
<b>SO</b>	7.49	SO	7.49	CL	7.42
<b>CL</b>	7.42	CL	7.42	CH	7.05
<b>CH</b>	7.05	CH	7.05	AN	6.89
<b>AN</b>	6.89	AN	6.89	RI	6.89
<b>RI</b>	6.89	RI	6.89	LD	6.49
<b>LD</b>	6.49	LD	6.49	AC	5.65
<b>AC</b>	5.65	AC	5.65	SH	5.38
<b>SH</b>	5.38	SH	5.38	JA	
<b>CU</b>		CU		CU	

Cuadro 14 NDS hembras 2015

IND	2015-1	IND	2015-2	IND	2015-3	IND	2015-4
SO	9.01	SO	8.69	SO	8.37	KK	7.38
KT	8.76	KK	8.34	KK	8.27	AU	7.18
KK	8.40	KT	8.00	EL	7.53	KT	7.13
AU	8.39	AU	7.72	KT	7.24	CL	7.13
CL	8.02	LL	7.36	AU	7.05	MU	6.99
LL	7.77	EL	7.25	LL	6.96	RI	6.80
RI	7.68	CL	6.93	LD	6.47	EL	6.79
EL	6.97	RI	6.80	CH	6.11	LL	6.63
CH	6.67	MA	6.76	AC	6.01	SO	6.46
MA	6.52	CH	6.39	RI	5.92	LD	6.43
MU	6.50	MU	6.19	MU	5.88	SH	5.76
AC	5.85	AC	5.93	CL	5.84	AC	5.47
AN	5.74	LD	5.71	SH	4.89	AN	5.43
LD	4.93	AN	5.06	AN	4.38	CH	5.35
SH	3.77	SH	4.33	MA		MA	
JA		JA		JA		JA	
CU		CU		CU		CU	

De acuerdo al número obtenido de cambios individuales en las tres primeras posiciones de la jerarquía (alpha, beta y gamma), podemos observar que hubo 16 cambios de posición en los machos (cuadro 5-9) y 26 en las hembras (cuadro 10-14). De los cuadros podemos apreciar que, para las hembras, la posición más estable en el tiempo solo fue la alpha, con cambios desde la posición beta y gamma desde el primer año de estudio. Mientras que para los machos las posiciones más estables fueron la alpha y la beta durante los tres primeros años de registro. Se puede observar también que para 2014, en ambos sexos, hubo cambio de dominancia para las tres posiciones. Los monos que murieron durante el tiempo de estudio, correspondieron a monos de bajo rango. En el cuadro 15 se presentan los porcentajes de cambio cualquiera y en cualquier dirección, de todos los individuos, ya sea solo en una, dos, tres o más posiciones. Podemos observar de manera cualitativa, que hay en general un mayor número de cambios en las hembras, aunque hay que considerar que hay más hembras que machos en el grupo. También puede observarse que para ambos sexos el mayor porcentaje de cambios (casi la mitad) ocurrió en una sola posición. Este dato puede explicarse por qué en una contienda es muy costoso escalar en la jerarquía, aunque bajar abruptamente también puede ser una señal de castigo.

Cuadro 15. Número y porcentaje de cambios de posición en la jerarquía de dominancia en machos y hembras a través de los años de estudio.

	<b>Cambio en 1 posición (%)</b>	<b>Cambio en 2 posiciones (%)</b>	<b>Cambio en 3 posiciones (%)</b>	<b>Cambio en 4 o más posiciones(%)</b>	<b>Cambios totales</b>
<b>Machos (11)</b>	45 (45.45)	24 (24.24)	12 (12.12)	18 (18.18)	99
<b>Hembras (17)</b>	89 (46.11)	36 (18.65)	25 (12.95)	43 (22.27)	193

Machos: N= 11 al inicio y N= 9 al final del año de estudio

Hembras: N= 17 al inicio y N=14 al final del año de estudio

Cabe mencionar que de acuerdo a los cálculos la mayoría de los cambios de posición en la jerarquía se observan en los individuos que se encuentran en un rango intermedio, lo que sugiere que en ese lugar de la jerarquía se presenta un mayor número de agresiones debido al interés de los individuos de mediano rango, de buscar un lugar alto en la jerarquía.

Es evidente que la jerarquía de las hembras es más dinámica que la de los machos, pues hubo más movimientos en las tres primeras posiciones, comparado con los machos, tal como lo establece Guesquiere (2011), lo que parece igual es el porcentaje de cambios en una, dos o más posiciones. Lo que se puede indicar es que las hembras mantienen una jerarquía más igualitaria que los machos. Resultados que confirman trabajos como el de Thierry (2004), quien clasifica a la especie como más tolerante al observar solo a las hembras, y trabajos como los de Richter (2009), que al observar solamente a los machos los clasifica como una especie despótica.

Es de resaltar que también las duraciones de estos trabajos citados, han sido registros cortos en comparación con la duración de este estudio (5 años).

### 6.3 Series de tiempo

Para este análisis, se utilizó la función “modelador experto”, dado que no se sabía cuál sería el patrón de las linearidades trimestrales a lo largo de 5 años del registro. El análisis de series de tiempo arrojó el ajuste a un modelo de Holt-Winters multiplicativo. Se puede observar en el cuadro 16 y en la figura 10, que, según este modelo, para los machos, hay una jerarquía más estricta en

comparación con las hembras, ya que se aprecia un valor de la media que tiende más al uno, lo que indica una linealidad más alta.

El hecho de que la linealidad sea menos estricta en las hembras puede deberse a que ellas no compiten de forma agonista por un rango en la jerarquía, ya que las agresiones observadas son más de advertencia que con intención de un encuentro violento. Lo que ocasiona que hembras de menor rango agredan a las de mayor, y no respetar un orden jerárquico preciso.

Cuadro 16. Se muestran los resultados del ajuste del modelo de la serie de tiempo. Como se puede observar hubo un buen ajuste del modelo.

<b>Estadístico del modelo</b>				
<b>Variables</b>	Ajuste del modelo	Ljung-Box Q		
	R <sup>2</sup> estacionaria	Estadístico	G.L.	Sig.
<b>Linearidad Machos modelo 1</b>	0.836	202.700	16	<0.001
<b>Linearidad Hembras modelo 1</b>	0.833	103.562	15	<0.001

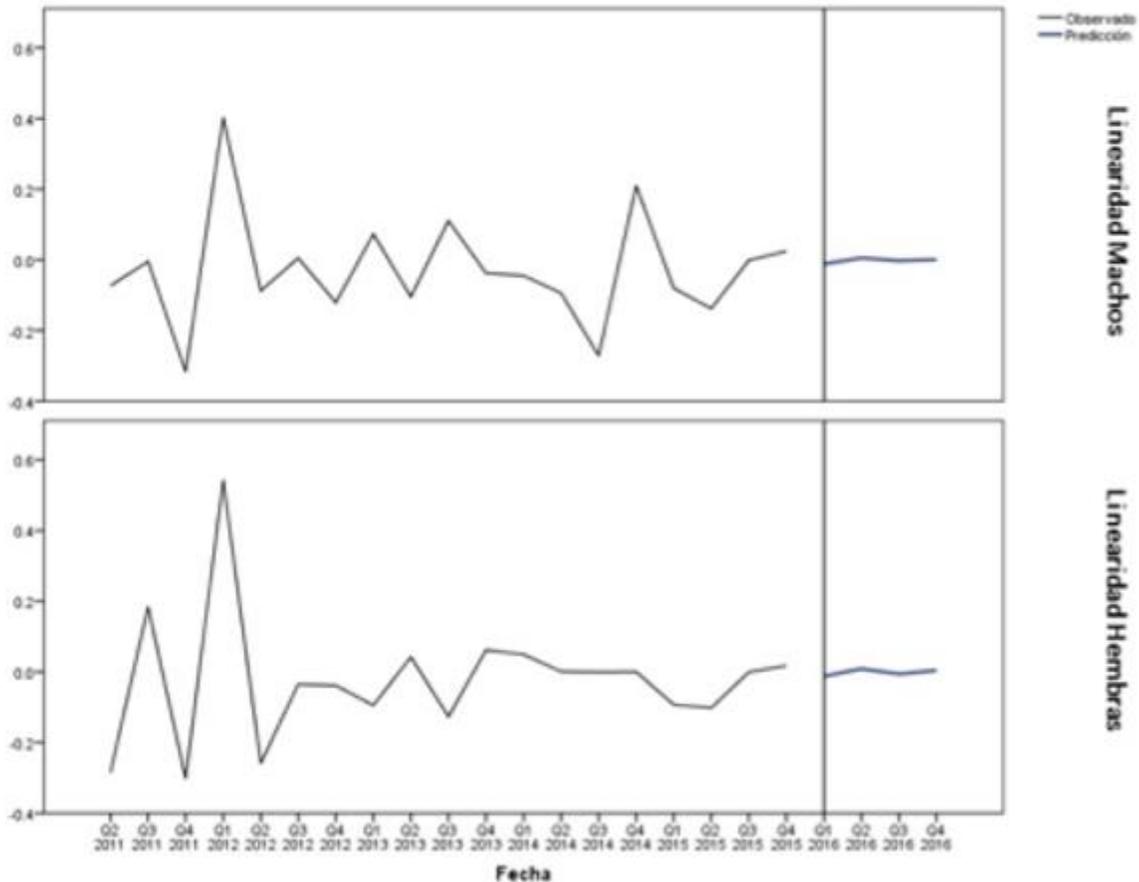


Figura 10. Gráfica de la linealidad mediante el análisis de series de tiempo para hembras y machos incluyendo una predicción para los próximos cuatro trimestres del año comprendido en este estudio.

#### 6.4 Modelo multiplicativo Holt-Winters

Es un modelo utilizado cuando en una serie de tiempo determinada se tienen presentes los componentes de tendencia y estacionalidad, es decir se suavizan los datos por el método exponencial de Holt-Winters cuando el componente sistemático presenta un nivel, una tendencia y un factor estacional. En este trabajo se utilizó la variante multiplicativa de este método ya que se presenta cuando el patrón estacional en los datos depende del tamaño de los mismos, es decir se incrementa conforme los valores aumentan y decrece cuando los valores de los datos disminuyen.

Con respecto a los resultados de este modelo, podemos citar algunas limitaciones. Generalmente estos modelos se aplican para muestras más grandes, y aunque en este estudio se contó con cinco años de registro, los datos de linealidad trimestral

resultaron insuficientes. Será interesante dar continuidad a este estudio para observar si la línea de tendencia arrojada por el modelo Holt-Winters, se cumple.

### 6.5 Correlaciones de Spearman

Como se mencionó en el método, a lo largo del estudio murieron algunos individuos. La correlación de Spearman mostró valores significativos entre el número de machos vivos y la linealidad a lo largo de los 5 años de estudio (Fig. 11).

Se encontró correlación significativa entre el número de machos vivos y las linealidades a lo largo de los 5 años ( $r = 0.672$ ,  $N = 19$ ,  $P = 0.002$ ), al igual que para el número de hembras y linealidades ( $r = 0.564$ ,  $N = 19$ ,  $P = 0.012$ ). El valor  $r$  de la correlación de Spearman fue más pronunciado para el caso de los machos.

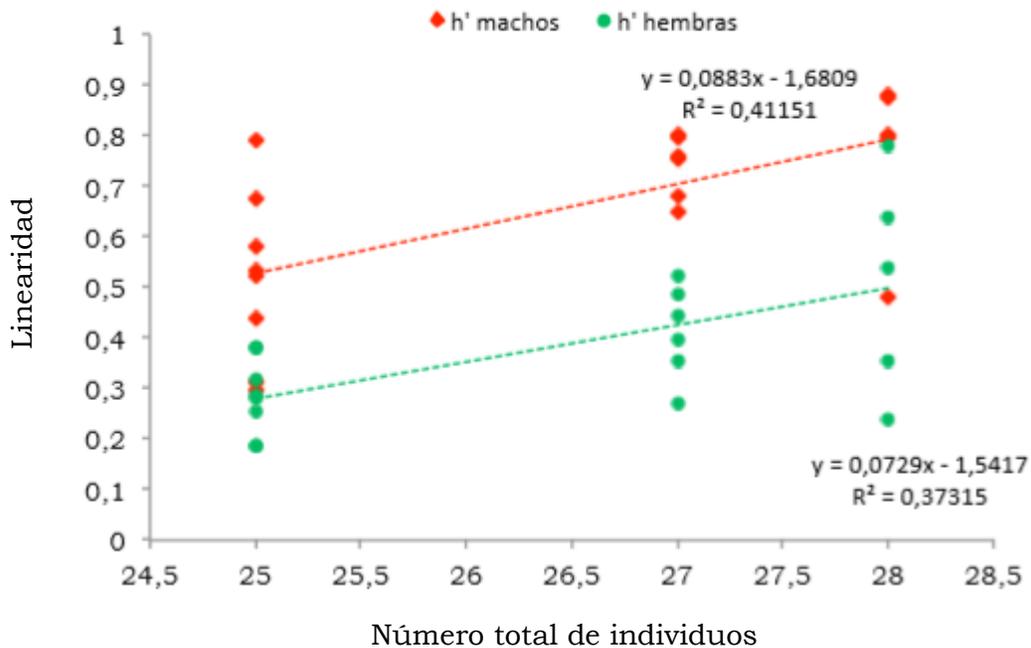


Figura 11. Correlación de Spearman.

## 7. Discusión general

En general, los resultados muestran que la estabilidad, medida como cambios en la misma posición jerárquica, es mayor en machos que en hembras. Esto significa que no siempre una hembra permaneció en su mismo rango ordinal, y esto se vio reflejado en los valores más bajos de linealidad e índice de consistencia direccional. Cuando la linealidad es baja, como en el caso de este estudio, significa que no siempre el individuo A domina al B y al C, más bien el individuo C también puede agredir al A o al B. A su vez, lo pronunciado de la jerarquía para el caso de los machos significa que es mucho más intolerante y unidireccional que para las hembras.

Estos resultados obtenidos en la linealidad, para el caso de los machos corroboran estudios como el de Richter (2009), que afirman que la jerarquía de dominancia de esta especie es relativamente lineal y estricta. Una posible explicación sería que las hembras parecen tomar más en cuenta factores como las relaciones de parentesco, afiliación, matrilineas y alianzas para establecer un cierto rango en la jerarquía en vez de conductas agonistas, que son poco frecuentes de observar. De igual forma, las hembras, al presentar ciclos reproductivos, podrían por temporadas resultar más atractivas para los machos, lo que podría propiciar competencias más sutiles entre las hembras (Stockley y Bro-Jørgensen 2011).

Asimismo, a diferencia de los machos, las hembras podrían no tener, en la mayoría de los encuentros diádicos, la intención de herir físicamente al oponente, sino más bien de advertencia y/ o amenaza, coincidiendo con la clasificación hecha por Thierry (2004), que describe a la especie como tolerante, ya que solo toma en cuenta los encuentros agonistas solo en hembras. Esto puede corroborarse con los resultados obtenidos con el modelo Holt-winters multiplicativo y el índice de consistencia direccional, que permiten observar que existe una jerarquía más estricta que en hembras probablemente por los factores antes descritos.

Como ya se mencionó, la estabilidad medida mediante número y porcentajes de cambio en las posiciones jerárquicas, mostró que fue más dinámica la interacción entre las hembras ya que en ellas se observaron dos cambios de dominancia (cambios en posiciones alfa, beta y gama), mientras que en los machos sólo hubo uno; ambos sexos presentan un mayor número de cambios en los rangos intermedios de la jerarquía, que sugieren que el mayor número de agresiones y encuentros agonistas se presentan en individuos ubicados en dichos rangos. Sin embargo, se puede afirmar que, de acuerdo al método utilizado, en general la jerarquía para los machos fue estable, ya que se mantiene una estructura social

en donde los individuos situados en las primeras tres posiciones de la jerarquía de dominancia presentan un menor cambio durante el tiempo de duración del estudio. Además, es posible destacar que los trimestres en donde se observaron el mayor número de cambios coincidió con cambios demográficos en el grupo como lo son los nacimientos o principalmente la muerte de algún individuo, por lo que se puede explicar como un reajuste en el rango jerárquico por la competencia de ocupar una mejor posición al momento de la muerte de un individuo.

Por último es necesario afirmar que los objetivos de este trabajo fueron alcanzados, sin embargo, es importante señalar que en futuros estudios, sean tomadas en cuenta algunas sugerencias como: el tiempo de duración de los registros debe ser extendido, esto para tener registro de actividades agonistas en otros momentos del día y aumentar el número de datos, ya que hay periodos de tiempo donde son escasos, probablemente debido a condiciones estacionales como la temperatura y humedad, entre otros.

En general se puede decir que la dominancia juega un papel muy importante en las sociedades de *Macaca arctoides* y especialmente en las relaciones entre los machos, ya que se observó de manera predominante, que las relaciones de dominancia-subordinación fueron más fuertes, hecho expresado con una mayor unidireccionalidad, medido en este trabajo como la suma de agresiones emitidas y sumisiones recibidas. En cambio, para las hembras, podría ser de mayor utilidad analizar otro tipo de relaciones sociales.

Además, en el caso de las hembras donde las conductas agonistas no son el factor más importante para establecer un rango dentro de la jerarquía, es importante que se realicen estudios donde se analicen encuentros diádicos que tomen en cuenta conductas sociales como la proximidad, el aseo, la formación de alianzas, entre otras, para entender los principales mecanismos que modulan los rangos jerárquicos.

Cabe resaltar que la importancia de este trabajo radica en conocer la dinámica y la estructura social de un grupo de primates en cautiverio, lo que nos ayuda al entendimiento de la función del comportamiento agresivo y de otros componentes de un sistema social, como lo son las afiliaciones, resolución de conflictos, que, extrapolando, puedan contribuir al estudio no solo de otros grupos de animales, sino también de grupos humanos.

## **8. Conclusiones**

Podemos concluir que la estabilidad de los rangos en los machos fue más estable que en las hembras de *Macaca arctoides*.

Hubo mayores cambios en la posición jerárquica en las hembras que en los machos.

Aunque la estabilidad en los rangos de dominancia en hembras y machos se mantiene a lo largo del tiempo, los valores de linealidad son distintos, siendo más pronunciada en los machos, es decir, que manifiestan con más frecuencia la dominancia despótica.

Es posible que la muerte de individuos propicie cambios en la dinámica social y que por ello hayan ocurrido cambios en la dominancia.

Hacen falta más estudios longitudinales para poder corroborar los resultados de este trabajo.

## Referencias

- Alberts, S. C., Buchan, J. C., & Altmann, J. (2006). Sexual selection in wild baboons: from mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour*, 72(5), 1177-1196.
- Altmann, J., Alberts, S. C., Haines, S. A., Dubach, J., Muruthi, P., Coote, T., Wayne, R. K. (1996). Behavior predicts genes structure in a wild primate group. *Proceedings of the National Academy of Science*, 93(12), 5797-5801.
- Angst, W. (1975). Basic data and concepts on the social organization of *Macaca fascicularis*. *Primate Behavior: Developments in Field and Laboratory Research*, 4, 325-388.
- Appleby, M. C. (1983). The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31(2), 600-608.
- Berenstain, L., & Wade, T. D. (1983). Intrasexual selection and male mating strategies in baboons and macaques. *International journal of Primatology*, 4(2), 201-235.
- Bergman, T. J., Beehner, J. C., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., & Whitten, P.L. (2005). Correlates of stress in free-ranging male chacma baboons, *Papio hamadryas ursinus*. *Animal Behaviour*, 70(3), 703-713.
- Berman, C. M. (1980). Mother-infant relationships among free-ranging rhesus monkeys on Cayo Santiago: a comparison with captive pairs. *Animal Behaviour*, 28(3), 860-873.
- Brereton, A. R. (1994). Copulatory behavior in a free-ranging population of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*) in Mexico. *Primates*, 35(2), 113-122.
- Brown, C. R., & Brown, M. B. (1987). Group-Living in cliff swallows as an advantage in avoiding predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(2), 97-107
- Brown, C. R., & Brown, M. B. (1986). Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology*, 67(5), 1206-1218.
- Butovskaya, M. (1993). Kinship and different dominance styles in groups of three species of the genus *Macaca* (*M. arctoides*, *M. mulatta*, *M. fascicularis*). *Folia Primatologica*, 60(4), 210-224.

- Chaffin, C. L., Friedlen, K., & De Waal, F. (1995). Dominance style of Japanese macaques compared with rhesus and stump-tail macaques. *American Journal of Primatology*, 35(2), 103-116.
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., & Struhsaker, T. T. (1987). *Primate societies*. Chap, 22, 267-281.
- Cheney, D. L., Silk, J. B., & Seyfarth, R. M. (2012). Evidence for intrasexual selection in wild female baboons. *Animal behaviour*, 84(1), 21-27.
- Choudhury, A. (2002). Status and conservation of the stump-tailed macaque *Macaca arctoides* in india. *Primate report*, 63-72.
- Clutton-Brock, T. H. (1989). Review lecture: mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 236(1285), 339-372.conference, Gibraltar.
- Cowpertwait, P. S., & Metcalfe, A. V. (2009). Time Series Data. In *Introductory Time Series with R* (pp. 1-25). Springer, New York, NY.
- Crook, J. H., Ellis, J. E., & Goss-Custard, J. D. (1976). Mammalian social systems: structure and function. *Animal Behaviour*, 24(2), 261-274.
- Curley, J.P. (2016). Compete. Organizing and analyzing social dominance hierarchy data. R package version 0.1 CRAN.
- Datta, S. B. (1983). Patterns of agonistic interference. *Primate social relationships: An integrated approach*, 289-297.
- Datta, S. B. (1983a). Relative power and the maintenance of dominance. *Primate social relationships: An integrated approach*.
- David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74(2), 432-436.
- De Ruiter, J. R., Van Hooff, J. A., & Scheffrahn, W. (1994). Social and genetic aspects of paternity in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour*, 129(3), 203-224.
- De Vries, H. (1995). An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, 50(5), 1375-1389.
- De Vries, H. A. N. (1998). Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, 55(4), 827-843.
- De Waal, F. B. M. (1987). Dynamics of social relationships. *Primate societies*.

- De Waal, F., & Luttrell, L. M. (1989). Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and stumptail monkeys. *American Journal of Primatology*, 1
- De Waal, F., & Ren, R. (1988). Comparison of the reconciliation behavior of stumptail and rhesus macaques. *Ethology*, 78(2), 129-142.9(2), 83-109.
- Domingo C, Rodriguez E, Escobar M, Morales J. 2003. Interacciones sociales en un grupo de monos aulladores *Allouata palliata* mexicana en cautiverio. *Neotropical primates* 11(2).
- Donohoe J. (2003). The macaque genus: New perspectives. The Calpe.
- Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125(3), 283-313
- Drews, C. (1996). Contexts and patterns of injuries in free-ranging male baboons (*Papio cynocephalus*). *Behaviour*, 133(5), 443-474.
- Dunbar, R.I.M. 1988 *Primate Social Systems*. Chapman & Hall and Cornell University Press.
- Estrada, A. (2012). *Comportamiento animal: el caso de los primates*. Fondo de Cultura Economica.
- Estrada, A., & Estrada, R. (1981). Reproductive seasonality in a free-ranging troop of stumptail macaques (*Macaca arctoides*): a five-year report. *Primates*, 22(4), 503-511.
- Fa, J. E. (1989). The genus *Macaca*: a review of taxonomy and evolution. *Mammal Review*, 19(2), 45-81.
- Flack, J. C., De Waal, F. B., & Waal, D. (2004). Dominance style, social power, and conflict management: a conceptual framework. In: *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization* (Ed. by
- Fortes, M., & Evans-Pritchard, E. E. (1940). "Introduction" to *African Political Systems*, (1-23). London: Oxford UP.
- Georgiev, A. V. (2012). *Energetic costs of reproductive effort in male chimpanzees*. Harvard University.
- Gesquiere, L. R., Learn, N. H., Simao, M. C. M., Onyango, P. O., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2011). Life at the top: rank and stress in wild male baboons. *Science*, 333(6040), 357-360.

- Gil-Burmann, C., & Del Hierro, F. P. (1997). Factores ecológicos y sistemas sociales de los primates. *Etología. Bases Biológicas de la Conducta Animal y Humana*. Pirámide. Madrid, 259-290.
- Girard-Buttoz, C. (2014). Costs of mate-guarding in wild male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*).
- Girard-Buttoz, C., Heistermann, M., Rahmi, E., Marzec, A., Agil, M., Fauzan, P. A., & Engelhardt, A. (2014). Mate-guarding constrains feeding activity but not energetic status of wild male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioral ecology and sociobiology*, 68(4), 583-595.
- Gluckman, M., Fortes, M., & Evans-Pritchard, E. E. (1940). *African Political Systems*.
- Goss-Custard, J. D., Dunbar, R. I. M., & Aldrich-Blake, F. P. G. (1972). Survival, mating and rearing strategies in the evolution of primate social structure. *Folia Primatologica*, 17(1-2), 1-19.
- Götmark, F., Winkler, D. W., & Andersson, M. (1986). Flock-feeding on fish schools increases individual success in gulls. *Nature*, 319(6054), 589.
- Groves, C. (2001). *Primate taxonomy*. Smithsonian series in comparative evolutionary biology. Smithsonian, Washington, 1.
- Higley, J. 2003 *Aggression*. J. En: *Primate Psychology*. Maestrioiieri D. Harvard University Press. Pp. 17-40.
- Hill, D. A. (1996). Determinants of dominance among female macaques: nepotism, demography and danger. *Evolution and ecology of macaque societies*.
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 1-17.
- Hrdy, S. B. (1977). Infanticide as a primate reproductive strategy. *American Scientist*, 65(1), 40-49.
- Kappeler, P. M. (1999). Primate socioecology: new insights from males. *Naturwissenschaften*, 86(1), 18-29.
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International journal of primatology*, 23(4), 707-740.
- Klass, K., & Cords, M. (2015). Agonism and dominance in female blue monkeys. *American journal of primatology*, 77(12), 1299-1315.

- Koyama, N. (1970). Changes in dominance rank and division of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates*, 11(4), 335-390.
- Kroeber, A. L., & Parsons, T. (1958). The concepts of culture and of social system. *American sociological review*, 23(5), 582-583.
- Kuester, J., & Paul, A. (1996). Female-female competition and male mate choice in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behaviour*, 133(9), 763-790.
- Le Boeuf, B. J. (1974). Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, 14(1), 163-176.
- Le Boeuf, B. J., & Reiter, J. (1988). Lifetime reproductive success in northern elephant seals. *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago, 344-362.
- Lorenz, K. (1972). Sobre la agresión: el pretendido mal. Siglo XXI de España Editores.
- Maestriperi, D. (1996). Gestural communication and its cognitive implications in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *Behaviour*, 133(13), 997-1022.
- Martin, P., Bateson, P. P. G., & Bateson, P. (1993). *Measuring behaviour: An introductory guide*. Cambridge University Press.
- Matsumura, S. (1999). The evolution of “egalitarian” and “despotic” social systems among macaques. *Primates*, 40(1), 23-31.
- Melnick DJ., Pearl MC. (1987). Cercopithecines in multimale groups: Genetic Diversity and population population structure. En: *Primate Societies*. Pp. 121-134.
- Miller, C. W., & Svensson, E. I. (2014). Sexual selection in complex environments. *Annual Review of Entomology*, 59.
- Monos Aulladores *Alouatta palliata* mexicana en cautiverio. *Neotropical Primates* 11(2).
- Pulliam, H. R. (1973). On the advantages of flocking. *Journal of theoretical Biology*, 38(2), 419-422.
- Richter, C., Mevis, L., Malaivijitnond, S., Schülke, O., & Ostner, J. (2009). Social relationships in free-ranging male *Macaca arctoides*. *International journal of primatology*, 30(4), 625-642.

- Rosvall, K. A. (2013). Proximate perspectives on the evolution of female aggression: good for the gander, good for the goose? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368(1631), 20130083.
- Scheel, D., & Packer, C. (1991). Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation. *Animal Behaviour*, 41(4), 697-709. (3) *Sciences*, 93(12), 5797-5801.
- Scott, J. P. (1966). Agonistic behavior of mice and rats: A review. *American Zoologist*, 6(4), 683-701.
- Setchell, J. M., & Kappeler, P. M. (2003). Selection in relation to sex in primates. *Advances in the Study of Behavior*, 33(877173), 33003-7.
- Silk JB. 1987. Social Behavior in Evolutionary Perspective. En: *Primate Societies*. Pp. 318-329.
- Slater, P. J. B. (1985). *Introduction to Ethology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Smith, D. G. (1981). The association between rank and reproductive success of male rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 1(1), 83-90.
- Srivastava, A. (1999). *Primates of northeast India*. Megadiversity Press.
- Stockley, P., & Bro-Jørgensen, J. (2011). Female competition and its evolutionary consequences in mammals. *Biological Reviews*, 86(2), 341-366.
- Struhsaker, T. T. (1969). Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia Primatologica*, 11(1-2), 80-118.
- Sugiyama, Y. (1976). Life history of male Japanese monkeys. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 7, pp. 255-284). Academic Press.
- Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. In F. Aureli & F. De Waal (Eds.), *Natural conflict resolution* (pp. 106-128). Berkley: University of California Press.
- Thierry, B. (2007). Unity in diversity: lessons from macaque societies. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 16(6), 224-238.
- Thierry, B., Iwaniuk, A. N., & Pellis, S. M. (2000). The influence of phylogeny on the social behaviour of macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). *Ethology*, 106(8), 713-728.

Thierry, B., Singh, M., & Kaumanns, W. (Eds.). (2004). Macaque societies: a model for the study of social organization (Vol. 41). Cambridge University Press.

van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. *Comparative socioecology*, 195-218.

van Schaik, C. P. (1999). The socioecology of fission-fusion sociality in orangutans. *Primates*, 40(1), 69-86.

Walters JR., Seyfarth RM.1987. Conflict and cooperation. En: *Primate Societies*. Pp. 306-317.

Wiklund, C. G., & Andersson, M. (1994). Natural selection of colony size in a passerine bird. *Journal of Animal Ecology*, 765-774.

Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75(3), 262-300.

