



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE MEDICINA

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

ESTUDIO COMPARATIVO DE LA RECIPROCIDAD EN EL ACICALAMIENTO SOCIAL

ENTRE PRIMATES NO HUMANOS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIOL. VALLE MARTÍNEZ ZAMNA AÍDA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO

INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ

COMITÉ TUTOR: DRA. BIBIANA CAROLINA MONTOYA LOAIZA

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA

DR. PETER MARK SZENCZI

INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. MARZO 2024



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 AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE MEDICINA

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

ESTUDIO COMPARATIVO DE LA RECIPROCIDAD EN EL ACICALAMIENTO SOCIAL

ENTRE PRIMATES NO HUMANOS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIOL. VALLE MARTÍNEZ ZAMNA AÍDA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO

INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ

COMITÉ TUTOR: DRA. BIBIANA CAROLINA MONTOYA LOAIZA

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA

DR. PETER MARK SZENCZI

INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. MARZO 2024

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD (FACULTAD DE MEDICINA)
OFICIO: CGEP/CPCB/FMED/0197/2024
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM P
r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **16 de noviembre de 2023** aprobó la ratificación del jurado asignado en su sesión ordinaria del día 31 de julio de 2023, para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva** de la estudiante **VALLE MARTÍNEZ ZAMNA AÍDA** con número de cuenta **312137021** con la tesis titulada **“ESTUDIO COMPARATIVO DE LA RECIPROCIDAD EN EL ACICALAMIENTO SOCIAL ENTRE PRIMATES NO HUMANOS”**, realizada bajo la dirección del **DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. HUGH MICHAEL DRUMMOND DUREY
Vocal: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON
Vocal: DRA. ROSALÍA PASTOR NIETO
Vocal: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ
Secretario: DRA. BIBIANA CAROLINA MONTOYA LOAIZA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 21 de febrero de 2024

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/RCHT/EARR/rcht



Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría en un entorno académico excepcional. Asimismo, quiero expresar mi profundo agradecimiento al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT) por el apoyo económico durante mi proceso de formación; sin su respaldo, no habría sido posible llevar a cabo esta investigación y alcanzar los resultados que hoy presento en esta tesis.

No puedo dejar de reconocer y agradecer al director principal de esta tesis, el Dr. Jairo Ignacio Muñoz Delgado. Su experiencia, conocimiento y dedicación fueron fundamentales para orientar mis pasos a lo largo de este proyecto.

También quiero expresar mi gratitud a los miembros del comité tutor, la Dra. Bibiana Montoya Loaiza y el Dr. Peter Mark Szenczi. Sus aportes, comentarios y sugerencias enriquecieron enormemente este trabajo. Agradezco su disposición para compartir sus conocimientos y su tiempo.

Agradecimientos personales

Agradezco de manera muy especial a mis padres Gloria y Alejandro por siempre dedicarse a fomentar mi amor por el conocimiento, la naturaleza y los libros. Mil gracias por apoyarme para alcanzar mis metas y haberme acompañado durante todo el camino.

Agradecimientos a mi hermano Otmar por siempre estar para mi y por poner su granito de arena en este trabajo con su ilustración “Los primates del Nuevo y viejo mundo”.

Gracias a mis abuelos Paula y Alfonso por todo su amor y sus siempre sabias palabras de aliento.

Agradezco mucho a mis amigas primatólogas Areli e Itzel por formar parte de esta etapa de mi vida. Por todos los saberes que hemos compartido, por los consejos, los desvelos y los momentos juntas.

Agradezco a César, Luis y Betza por la amistad, por siempre estar presentes y caminar conmigo en esta vida.

Y gracias Adrián por el cariño, compañía, apapachos y enseñanzas en este último año.

“Me parece que el mundo natural es la más grande fuente de emoción; la mayor fuente de belleza visual; la mayor fuente de interés intelectual. Es la mayor fuente de tanto en esta vida que hace que valga la pena vivirla”-

David Attenborough

Para Otmar, porque encuentre en la biología la misma fuente de admiración que yo encontré.

Índice

| | |
|---|-----------|
| Resumen | 1 |
| Abstract | 2 |
| Introducción | 3 |
| Capítulo I | 7 |
| Antecedentes | 8 |
| Sistemas sociales: el caso de la estructura social de los primates..... | 8 |
| El acicalamiento (grooming) como conducta prosocial..... | 11 |
| Modelo de acicalamiento social..... | 13 |
| Mercado de cambio biológico de Noë y Hammerstein (1994)..... | 16 |
| Reciprocidad y acicalamiento en primates..... | 17 |
| Capítulo II | 22 |
| Problema de investigación | 23 |
| Objetivos | 25 |
| General..... | 25 |
| Particulares..... | 25 |
| Metodología | 26 |
| Colección de datos..... | 26 |
| Descripción de los modelos de estudio..... | 27 |
| Análisis de los datos..... | 30 |
| Capítulo III | 33 |
| Resultados | 34 |
| Discusión | 43 |
| Conclusión | 57 |
| Referencias bibliográficas | 58 |
| Anexos | 70 |
| Anexo I: Bibliografía de los datos recabados..... | 70 |
| Anexo II: Resultados estadísticos del meta análisis..... | 73 |
| Anexo III: Biología de las especies incluídas en el estudio..... | 74 |
| Mandríl (mandrillus sphinx)..... | 74 |
| Macaco cola de muñón (Macaca arctoides)..... | 75 |
| Macaco japonés (Macaca fuscata)..... | 76 |
| Bonobo (Pan paniscus)..... | 77 |
| Gorila (Gorilla gorilla)..... | 78 |
| Tití de collar (Cheracebus torquatus)..... | 79 |
| Capuchino cariblanco (Cebus capucinus)..... | 80 |
| Mono maicero o capuchino cabeza dura (Sapajus apella)..... | 80 |
| Mono araña de cabeza negra (Ateles geoffroyi)..... | 81 |
| Mono aullador de pelo rojo (Alouatta guariba)..... | 82 |

Resumen

De acuerdo con el modelo del mercado biológico (Hammerstein y Noë, 1994) el acicalamiento social es una conducta cuya distribución dentro de un grupo va a estar influenciada por acuerdos “comerciales” que involucran el intercambio de recursos valiosos, como pueden ser: más acicalamiento, tolerancia en los grupos de forrajeo, apoyo durante encuentros agonísticos, entre otros; lo cual le confiere a este comportamiento una notable significancia funcional (Dunbar, 1991; Pastor-Nieto 2001). Leinfelder *et al* (2001) plantea que la reciprocidad de este comportamiento dependerá del tipo de estructura social del grupo de primates, *i.e.* mientras más demarcada está la jerarquía dentro del grupo se espera observar menor reciprocidad; esto debido a que en un grupo donde no hay rangos sociales tan notorios, no existen otros recursos que los individuos puedan proveer a cambio del acicalamiento, por lo que la moneda con la que se paga debe ser la misma. Para probar lo anterior, se analizaron datos de acicalamiento (previamente publicados) de diez especies de primates con estructura despótica (*Alouatta guariba*, *Gorilla gorilla*, *Macaca fuscata*, *Mandrillus sphinx* y *Pan paniscus*) o igualitaria (*Macaca arctoides*, *Cheracebus torquatus*, *Sapajus apella*, *Cebus capucinus* y *Ateles geoffroyi*) con el objetivo de obtener su índice de reciprocidad y analizar si existe una relación entre este índice y el tipo de estructura social. Las especies despóticas presentaron índices de reciprocidad significativamente mayores que las especies igualitarias. Esto se explica, por un lado, debido a que la mayoría de los grupos analizados se encontraban en condiciones de cautiverio, en las cuales factores como la presencia continua de humanos, el espacio restringido y el ser manejados por las personas podrían marcar una distinción conductual de lo que se observaría en los grupos naturales. Por otro lado, resulta importante que al analizar la reciprocidad se tomen en cuenta factores tales como: la composición de edades y sexos tanto dentro de un grupo como dentro de las diadas de acicalamiento, el ambiente, el parentesco existente entre los individuos, el tamaño del grupo entre otros. Se sugiere realizar un estudio integrando todos estos factores además del tipo de estructura social de la especie, para ahondar más en los factores y conductas que intervienen en la reciprocidad de las especies.

Abstract

According to the biological market model (Hammerstein and Noë, 1994), social grooming is a behavior whose distribution within a group will be influenced by “commercial” agreements that involve the exchange of valuable resources, such as: more grooming, tolerance in foraging groups, support during agonistic encounters, among others; which gives this behavior notable functional significance (Dunbar, 1991; Pastor-Nieto 2001). Leinefelter et al (2001) propose that the reciprocity of this behavior will be found to be correlated with the type of social structure of a group of primates, the more demarcated the hierarchy within the group, the less reciprocity is expected to be observed. To prove the above, grooming data from ten species of primates (*Ateles geoffroyi*, *Pan paniscus*, *Cebus capucinus*, *Gorilla gorilla*, *Macaca arctoides*, *Macaca fuscata*, *Cheracebus torquatus*, *Sapajus apella*, *Mandrillus sphinx*, *Alouatta fusca*) were analyzed (some species with a despotic and others egalitarian structure) to obtain their reciprocity indices and analyze whether there are significant differences between the two types of social structure. No conclusive results were obtained, because according to the Wilcoxon test ($W=28143$, $p=1.232 \cdot 10^{-5}$), it was the despotic species that presented significantly higher reciprocity indices than the egalitarian species. This is explained, on one hand, because most of the groups analyzed were in captivity conditions, in which factors such as the continuous presence of humans, restricted space, and being handled by people play an important role in the behavior of primates, marking a behavioral distinction from what would be observed in the wild. On the other hand, it is important that when we are analyzing reciprocity, multiple factors are considered, such as the composition of ages and sexes within a group and within grooming dyads, the environment, the relationship between individuals, the group size, etc. It is suggested that to obtain conclusive results it is necessary to carry out a study integrating all these factors in addition to the type of social structure of the species.

Introducción

Una conducta social es aquella exhibida por cualquier animal gregario, la cual es influenciada directa o indirectamente por cualquier otro miembro del grupo. Estas interacciones sociales pueden ocurrir tanto con parientes como con desconocidos, con miembros del mismo sexo o del sexo opuesto, y con individuos de la misma o de diferente generación. Estos comportamientos pueden ser de carácter agonístico (agresivos) o de carácter afiliativo (cooperativos y/o altruistas), lo que permite el desarrollo de fuertes vínculos entre ciertos individuos. Dependiendo de la naturaleza de estas relaciones y con quiénes se formen, se pueden desarrollar una compleja variedad de sistemas sociales (Rubenstein et al., 2013). Esta complejidad ha generado un creciente interés en la investigación académica, con numerosos estudios que abordan diversas conductas sociales. Uno de los comportamientos que se encuentran dentro de la gama de conductas sociales es la reciprocidad, el presente trabajo aborda el problema de cómo se distribuyen los índices de reciprocidad en los grupos de primates y si ello se encuentra relacionado con los sistemas sociales.

Para tratar esto, se comenzará por definir la reciprocidad como una forma de interacción entre dos individuos, en la que las acciones o comportamientos son correspondidas de la misma manera. El concepto de reciprocidad comienza a esclarecerse a principios de los años 90, de acuerdo con un estudio realizado por Bill y Rice en 1991, quienes proponen que las diadas de individuos que interactúan se hallan aisladas de otras, por lo que su comportamiento depende del comportamiento previo de su pareja. Como resultado de esto, no existe la posibilidad de intercambiar parejas, por lo que los individuos intentan mantener el control de la conducta de su pareja, recompensando la cooperación y sancionando aquellos comportamientos egoístas; a este concepto se le conoció inicialmente como “fidelidad de pareja” y más adelante se acuñaría el término “control de pareja” (Noé 2006).

Otro modelo que explica este tipo interacción es el de “elección de pareja” (Campenni y Schino, 2014), el cual plantea que los individuos eligen a sus parejas con base en los beneficios que éstas les ofrecen y aquí la sanción a conductas no cooperativas o egoístas es el reemplazo de la pareja.

El comportamiento recíproco ha sido observado y estudiado en diferentes especies de mamíferos, como primates, cetáceos, paquidermos, entre otros. En cetáceos, como los delfines, el comportamiento recíproco puede ser observado en la cooperación en la caza y la defensa del grupo contra los depredadores. Por ejemplo, especies de delfines como *Tursiops truncatus* han sido observados trabajando en conjunto para coordinar la captura de presas (Lalot, et al. 2021). En elefantes, el comportamiento recíproco se ha observado durante la maternidad de alguna de las hembras de la manada, las otras hembras adultas suelen colaborar en el cuidado de las crías, ayudándolas a cruzar ríos o protegiéndolas de los depredadores, de este modo las hembras devuelven este tipo de comportamiento cuando alguna más del grupo tiene crías (McComb et al., 2001).

Para este trabajo se seleccionaron a los primates como objeto de estudio, ya que en este orden, el comportamiento recíproco puede ser observado mediante diversas conductas, tal es el caso del acicalamiento social. Un estudio realizado por Hemelrijk y Luteijn (2017) en macacos de Berbería semi-libres, se encontró una fuerte correlación entre la cantidad de tiempo que los individuos se acicalan mutuamente y la cantidad de apoyo agonístico que se brindan entre ellos. También se ha observado en chimpancés que aquellos individuos que reciben más acicalamiento social, son más propensos a brindar apoyo agonístico a otros individuos (Fraser et al., 2008).

El acicalamiento social es una conducta que permite analizar de manera efectiva la reciprocidad dentro de un grupo, ya que es un comportamiento que puede ser medido en términos de la duración o la frecuencia de los eventos de acicalamiento que tienen lugar entre los individuos; esto proporciona una forma más tangible de observar y cuantificar esta reciprocidad y determinar si la interacción está siendo equitativa o desequilibrada. Algunas investigaciones sobre acicalamiento social en primates han demostrado que existe una correlación positiva entre la cantidad de acicalamiento social recibido y el grado de reciprocidad en los grupos sociales. En los grupos de primates con una alta tasa de reciprocidad, se observa una mayor cantidad de acicalamiento social. Además, los individuos que reciben más acicalamiento social suelen ser los de rangos más altos dentro del grupo (Dunbar, 1988). Aunado a lo anterior, también se encontró que platirrinos como los monos araña (*Ateles geoffroyi*) son más recíprocos con sus familiares (a la hora de compartir comida) con aquellos individuos que se involucran más durante el acicalamiento social, El estudio concluye que el aloacicalamiento juega un rol importante en la formación de "grupos de forrajeo" y que la relación de parentesco existente entre ellos está relacionada con la distribución de la reciprocidad dentro de los grupos en cautiverio (Pastor-Nieto, 2001).

En este escrito, el primer capítulo aborda la descripción de la estructura social en primates y su relación con la distribución del acicalamiento social dentro de los grupos. Esto se ve explicado por dos modelos biológicos principalmente: El modelo de acicalamiento social, propuesto por Cheney et al. (1977) y el Modelo de mercado biológico, propuesto por Noë et al (1994). Más adelante se habla más a profundidad sobre la reciprocidad y se explica por qué el estudio del acicalamiento es una manera efectiva de obtener los índices de reciprocidad en las agrupaciones sociales.

El segundo capítulo está dedicado al problema de investigación, que fue planteado basándose en el trabajo de Leinfelder et al, 2001 , donde se propone que es posible analizar si el acicalamiento es un recurso comercializable cuyo intercambio está relacionado con la estructura social (despótica o igualitaria) de los grupos de primates, o bien, si este comportamiento únicamente puede ser intercambiado de manera recíproca. Posteriormente se describe la biología de todas las especies estudiadas, así como de acuerdo con la literatura, si están catalogadas como una especie despótica o una especie igualitaria. Por último, se explica la metodología empleada para realizar la recopilación de datos del metanálisis y la forma de obtener y analizar los índices de reciprocidad de 12 grupos sociales, pertenecientes a 10 especies distintas.

Capítulo I

Antecedentes

Sistemas sociales: el caso de la estructura social de los primates

El concepto de sistema social hace referencia a los patrones con los que se organiza un grupo, incluyendo la composición de sexos y edades, así como la forma en que interactúan y los rangos sociales que se forman (Swedell, 2012). Los sistemas sociales pueden variar entre las especies, dentro de las especies e incluso entre poblaciones de la misma especie (Keppeler et al, 2002). Para comprender y estudiar estos patrones de organización es importante hacer la distinción entre los conceptos de organización social, estructura social y sistema de apareamiento. Cada uno de estos conceptos es necesario, pero no suficiente para caracterizar un sistema social. Cada uno es producto de diferentes presiones selectivas, aunque no son independientes unas de otras. Por ejemplo, los grupos poligínicos involucran composición grupal y sistema de apareamiento.

Kappeler *et al.* (2002) propone el uso de las siguientes definiciones:

- **Sociedad:** Se refiere al grupo de conespecíficos que interactúan de manera regular entre ellos más que con miembros de otros grupos.
- **Organización social:** describe la forma en que se constituye la sociedad y se dan las relaciones entre los individuos de esta agrupación, i.e el tamaño, la composición de edades y sexos, cohesión sexual (intensidad y frecuencia de las interacciones sexuales) de una sociedad.
- **Sistema de apareamiento:** posee componentes sociales y genéticos. Describe las interacciones sociales mediante la forma de entablar parejas de apareamiento (monogamia, poligamia, poliandria o poliginia).

- Estructura social: se refiere al patrón de las interacciones sociales y el producto de estas relaciones, como la cantidad de relaciones agonísticas o afiliativas en los grupos que establecen la demarcación de los rangos entre los individuos.

La mayoría de las especies de primates viven en grupos sociales, a excepción de algunas que tienen vida en pareja o son solitarias. Estas últimas, exceptuando al orangután (*Pongo pygmaeus*) son de hábitos nocturnos. Van Schaik *et al.* (1983) sugiere que la vida en solitario puede deberse a la falta de riesgo de depredación sobre ellos, ya que esta es la respuesta óptima a otras presiones selectivas como la competencia por los recursos alimenticios. Sin embargo, de acuerdo con Goodman *et al.* (1993) y Rasoloarison *et al.* (1995) está demostrado que muchos de los individuos solitarios sí están sometidos a un alto riesgo de depredación, por tanto la vida en grupo puede ser una respuesta adaptativa de las especies nocturnas principalmente. Por otro lado, para explicar la funcionalidad de la vida en pareja existen dos hipótesis: La primera sugiere que es debido al cuidado parental del macho (Fietz *et al.*, 2000), la segunda explica que la conducta en pareja, para aquellas especies sin cuidado paterno directo, es resultado de la incapacidad del macho para defender de manera exitosa el acceso a las hembras, esto debido a la distribución espacial de las mismas (Brotherton *et al.* 1997). Asimismo, la vida en pareja resulta una estrategia efectiva en contra del infanticidio por machos desconocidos (Van Schaik & Dunbar, 1990).

En lo que a la vida en grupo se refiere, se sabe que está dada cómo respuesta a presiones selectivas de tipo ecológico, tales como: depredación y disponibilidad de recursos. La depredación y la búsqueda de alimento favorecen la vida en grupo, ya que reduce el riesgo de depuración y aumenta la efectividad en el forrajeo mediante la cooperación entre los miembros del grupo. Sin embargo, el tamaño del grupo está relacionado con la cantidad de disputas por recursos. La aparición de las jerarquías de dominancia dentro de los grupos sociales surge como una manera de regular los conflictos (Kepler *et al.*, 2002).

Para este trabajo, resulta de particular importancia hablar sobre la jerarquía social, la cual se ve determinada por el tipo de estructura social de un grupo, como se mencionó párrafos atrás. Esta jerarquía surge como resultado de presiones sociales, como la competencia y cooperación entre los miembros del grupo (Van Schaik, 1996). Las relaciones entre los individuos reflejan estructuras conductuales seleccionadas porque maximizan la adecuación (Van Schaik, 1983); dentro de estas relaciones se puede encontrar variación, la cual está dada por las diferencias en la naturaleza, frecuencia y la intensidad de las conductas afiliativas y agonísticas. Tomando en cuenta estos factores actualmente se catalogan a los grupos de primates con a) estructuras despóticas o b) estructuras igualitarias (Boesch et al, 2006).

En las sociedades igualitarias, los individuos tienen un estatus social similar y comparten los recursos, incluyendo el acceso a las hembras durante la época de apareamiento, como se ha observado en varios géneros de primates, como los *Sapajus*, *Cebus* y *Callitrix*. En estos primates, la cooperación y el intercambio de alimentos y cuidados parentales son fundamentales para mantener una estructura social armoniosa, con una baja cantidad de interacciones agonísticas. Además, los conflictos suelen resolverse a través de interacciones afiliativas, como el juego y la reconciliación (De Waal & Luttrell, 1988).

Por su parte, en las sociedades despóticas, un individuo o un pequeño grupo de ellos. ejerce un control dominante sobre los demás miembros del grupo, tal como se ha observado en varias especies de primates, como los chimpancés (*Pan troglodytes*) y los babuinos (*Papio hamadryas*). En estos grupos, los individuos con más estatus social tienen un mayor control sobre los recursos, como la alimentación y el acceso a las hembras en época de apareamiento (Boesch, 1996). Para mantener su estatus, los individuos que ejercen el control dominante, suelen recurrir a la agresión y la intimidación, i.e. a las interacciones agonísticas. Esto puede llevar a la exclusión social de los individuos que no tienen un estatus elevado, lo que a su vez perpetúa las jerarquías (Boesch,1996).

Esta idea es retomada por un trabajo realizado por Hemelrick en 2002, quien parte de que la competencia por recursos es la causante de un aumento de niveles de agresión dentro de un grupo, debido al aumento de interacciones agonísticas. Este autor plantea, mediante el modelo de “Dom World (Dominance World)”, que el ganar o perder en un encuentro agonístico funciona como refuerzo a nivel individual, teniendo así efecto en qué posición ocupa en la jerarquía grupal. Por lo que a mayor agresión dentro de los grupos, la sociedad tiende a convertirse de igualitaria a despótica.

El acicalamiento (grooming) como conducta prosocial

Una conducta prosocial se refiere a una acción ejecutada con la intención de beneficiar o ayudar a otro (Yamamoto, 2012). De acuerdo con el antropólogo Nath-Upadhyay (2021), los comportamientos prosociales han surgido como producto de la necesidad de mantener el bienestar social, esto incluye conservar las jerarquías dentro de los grupos y reforzar los lazos entre sus integrantes. En otras palabras, la prosocialización incrementa la adecuación social en los primates (entiéndase a la adecuación social como el resultado de aquellos comportamientos que permiten la supervivencia dentro de un grupo y ello a su vez en la adecuación biológica).

Ejemplo del refuerzo de lazos dentro de un grupo es el acicalamiento social (aloacicalamiento), una de las actividades sociales más comunes entre los primates. En esta un individuo examina cuidadosamente (táctil y visualmente) el pelaje del otro, en uno o varios sitios de la superficie corporal, separando el pelo y removiendo cualquier ectoparásito o contaminante (Henzi *et al.*, 1999; Pérez *et al.*, 1999) . Esta conducta implica una inversión de tiempo y energía para el individuo que efectúa la acción (acicalador) y un beneficio para quien es acicalado, por lo anterior, muchos autores catalogan este comportamiento no sólo como prosocial, sino como altruista. Así mismo, se ha planteado que el acicalamiento cumple una función muy importante,

siendo este el proceso primario por el cual se mantienen las relaciones dentro de los grupos y está influenciado por el tamaño de grupo social (Dunbar,1991).

De acuerdo con Pérez y Veá Beró (1999) puede hablarse de tres hipótesis que explican las implicaciones funcionales del acicalamiento.

- 1) Funciones Higiénicas
- 2) Reductor de tensión (Terry, 1970; Goosen, 1974; Nieuwenhuijsen & De Waal, 1982; Boccia, 1983, 1986, 1989; Boccia et al., 1989; Schino et al.,1990; López Vergara et al., 1989; De Waal & Luttrell, 1989)
- 3) Afiliativas (Yerkes, 1933; Dunbar & Dunbar, 1975; Kummer, 1982; Boccia et al., 1982; Smuts, 1983, 1985; Aureli & Van-Schaik, 1991; Idani, 1991; Dunbar, 1991; Chiarello, 1995)



Figura 1. Dos hembras de *Sapajus apella* acicalando a uno de los machos del grupo.

En 1991, Dunbar realizó un estudio que permitió hacer la distinción de la funcionalidad del acicalamiento (social o meramente higiénica). En este trabajo se evaluó la relación existente entre el peso de los individuos y la frecuencia del acicalamiento. Esto debido a que cuando el acicalamiento únicamente está cumpliendo con funciones higiénicas la frecuencia de esta actividad incrementará a medida que lo hace el peso corporal, ya que a mayor peso incrementa el área que necesita ser acicalada. Por otro lado, si el acicalamiento tiene una función social su frecuencia está relacionada con el tamaño del grupo y no con el tamaño del cuerpo; pues a mayor número de individuos se espera una mayor recurrencia de este comportamiento.

En la actualidad se conoce que el estudio del aseo social tiene un rol importante en el entendimiento de la evolución de la reciprocidad (Schino et al, 2007). Para estudiar esto último se ha demostrado la existencia de una contingencia (i.e probabilidad de que ocurra un evento) entre el dar y recibir, lo cual ha sido interpretado como una conducta con efectos a corto plazo (Schino et al, 2007); dentro de este marco teórico resulta importante analizar cómo es que los animales distribuyen sus comportamientos recíprocos dentro de su grupo.

Modelo de acicalamiento social

Existen diversos modelos teóricos que describen y explican la distribución del aseo social dentro de un grupo, tomando a este comportamiento como un producto comercializable. Uno de los más destacados es el modelo de acicalamiento social, propuesto por Dorothy L. Cheney y Robert M. Seyfarth en 1977, el cual se centra en la relación entre los primates y su habilidad para comunicarse y establecer relaciones sociales mediante el acicalamiento. Según este modelo, el acicalamiento es una actividad social importante para los primates, y no solo sirve para mantener la higiene

personal, sino que también tiene una función social muy importante en la construcción y mantenimiento de relaciones sociales complejas.

Según Cheney y Seyfarth (1977), el acicalamiento tiene varias funciones sociales importantes. En primer lugar, el acicalamiento sirve para establecer y mantener relaciones sociales entre individuos. Los primates que se acicalan mutuamente a menudo tienen relaciones más fuertes y duraderas que aquellos que no lo hacen. En segundo lugar, el acicalamiento también puede utilizarse como una forma de negociación o intercambio social. Por ejemplo, un primate puede ofrecer acicalamiento a otro a cambio de comida, refugio u otro recurso valioso. Finalmente, el acicalamiento también puede servir como una forma de aliviar el estrés y reducir la tensión social entre los primates. Cuando los primates están estresados o ansiosos, el acicalamiento puede proporcionar una sensación de seguridad y bienestar emocional.

A través de su investigación en primates no humanos, Cheney y Seyfarth descubrieron que el acicalamiento social está altamente estructurado y su distribución dentro de los grupos está dada por la llamada "prioridad en el acceso". Esto está basado en la suposición de que las relaciones tienen un valor determinado dependiendo del rango jerárquico de cada individuo, es decir, las relaciones que se entablan con animales de más alto rango tienen un mayor valor que las que se establecen con animales de uno inferior. Lo anterior se debe, entre otras cosas, a que de esas relaciones se obtiene apoyo más efectivo durante encuentros agonísticos o les proveen de mejor acceso a las fuentes de alimento. Entonces para los primates invertir el tiempo en el aseo y en la relación con individuos considerados valiosos resulta rentable.

En resumen, los primates tienden a acicalarse mutuamente en patrones jerárquicos, en los que los individuos de rango más alto reciben más acicalamiento del que dan, y los individuos de rango más bajo acicalan a los demás con más frecuencia de lo que son acicalados. También descubrieron que el acicalamiento es más común entre individuos que pasan más tiempo juntos y que comparten una relación social más estrecha.

El modelo de acicalamiento social de Seyfarth ha tenido una gran influencia en el campo de la primatología y ha llevado a una mayor comprensión de la naturaleza de las relaciones sociales en los primates no humanos. Además, el modelo también ha sido aplicado a otras especies animales, incluyendo aves y mamíferos marinos, lo que ha llevado a una mayor comprensión de la evolución de los sistemas sociales en el reino animal.

Mercado de cambio biológico de Noë y Hammerstein (1994)

Esta teoría modela la acción de la selección natural como si fuese un mercado, en el cual los animales están siendo vistos como comerciantes de bienes y servicios que van a ofrecer a cambio de otros (Kaburu *et al*, 2015); a estos recursos intercambiados se les adjudicó el término de “comodidades” de acuerdo con Hammerstein y Noë (2016), algunos ejemplos de este intercambio de comodidades son:

- A. Machos ofreciendo partes de su territorio a cambio de apoyo en cooperación en eventos reproductivos, como es el caso de *Passerina amoena*, un ave que requiere de la participación de otros machos de rangos inferiores durante el cortejo.
- B. Intercambiar acicalamiento por apoyo durante encuentros agonísticos. Por ejemplo los chimpancés (*Pan troglodytes*) los machos brindan mayor apoyo durante conflictos a aquellos machos de quienes han recibido más acicalamiento.
- C. Ofrecer acicalamiento a cambio de ser aceptados como pareja reproductiva. Los macacos macho (género *Macaca*) acicalan a las hembras antes de una monta y el tiempo de acicalamiento es proporcional a la cantidad de machos con los que se compete.

De acuerdo con estos ejemplos, puede hablarse de que las interacciones entre los primates pueden explicarse dentro de este mercado de comodidades; en donde los animales pueden escoger con qué individuo interactuar y ello provoca que se de competencia por los individuos “más valiosos”.

Esta propuesta fue retomada por Barret y Henzi (1999) quienes plantean un modelo sobre la reciprocidad de acicalamiento en babuinos hembra (*Papio hamadryas*), en el cual la formación de asociaciones entre individuos (en este caso las diadas de

acicalamiento) están dadas por acuerdos "comerciales", los cuales involucran el intercambio de recursos valiosos. De acuerdo con esto, se esperaría que los animales dominantes utilicen su acceso exclusivo al recurso como moneda, por la cual los individuos de rangos inferiores deberán competir. Cuando el aseo es el único producto que se intercambia, surgirá la competencia por los mejores acicaladores y se excluye a quienes hacen trampa, lo cual dará como resultado mejores reciprocadores (Barrett, 1999 citado por Leinfelder *et al* 2001). Ahora bien, cuando las diferencias de poder son débiles, se espera que las relaciones de acicalamiento sean mucho más recíprocas, (Barrett *et al.*, 1999; Henzi y Barrett, 1999, Barrett y Henzi, 2001).

Asimismo el trabajo de Kaburu *et al* (2015), estudió dos grupos diferentes de chimpancés (*Pan troglodytes*), dando una amplia consideración a la variación en la organización jerárquica, esta última mostró como resultado diferentes condiciones de mercados biológicos; donde los dos grupos estudiados, presentaron extremos opuestos de la distribución del intercambio recíproco del aseo. De acuerdo con el intercambio del acicalamiento se encontró evidencia de que los machos suelen intercambiar aseo por acompañamiento durante encuentros agonísticos, donde los grupos son despóticos; por otro lado, se encontró que en donde el aseo era recíproco, esto era independiente de la conformación jerárquica del grupo.

Reciprocidad y acicalamiento en primates

Algunos investigadores que estudian comportamientos como la cooperación, el mutualismo o el altruismo, plantean que estas conductas se basan en las causas próximas o las motivaciones (De Waal, 2008 citado por Cárter, 2011). Otros científicos definen estos comportamientos basándose en sus efectos últimos o su adecuación directa, es decir, la manera en que repercuten estas conductas en su éxito reproductivo (West *et al*, 2007) .

La reciprocidad es una de las más ampliamente conocidas explicaciones para la cooperación. Esta conducta implica que las inversiones de cooperación pueden verse explotadas si quienes reciben no cooperan de la misma manera con quien ejecuta la acción. Por lo anterior, se predice que los individuos van a ajustar la inversión que hacen dependiendo de lo que reciban de sus compañeros (Cárter, 2011).

Algunos autores hacen hincapié en la diferencia entre reciprocidad directa, reciprocidad indirecta y reciprocidad generalizada (Cárter, 2011).

| Tipo de reciprocidad | Descripción |
|----------------------|---|
| Directa | A ayuda a B porque B ayuda a A |
| Generalizada | A ayuda a B porque A ha sido ayudado por otros individuos |
| Indirecta | A ayuda a B porque B ayudó a C |

Como se mencionó con anterioridad, en muchas especies de primates no humanos el acicalamiento social es la forma más prominente de comportamiento social ocupando arriba del 20% del tiempo de las actividades diarias (Dunbar, 1991). El acicalamiento social puede verse como un tipo de pago de servicio por el cual los individuos pueden competir, intercambiándolo ya sea por más acicalamiento, por apoyo en encuentros agonístico o por mayor tolerancia dentro de las horas de alimentación (Seyfarth, 1977).

La reciprocidad en acicalamiento puede estar dada a corto plazo, esto es, dentro del mismo evento de acicalamiento. También cuando se intercambian en eventos diferentes o si los individuos se acicalan mutuamente dentro de un mismo evento de aseo (Allanic, 2020).

Por ejemplo, el aseo mutuo es frecuente entre chimpancés, con tasas de acicalamiento mutuo desde 9% hasta 73% (Allanic, 2020). Sin embargo, esta reciprocidad de acicalamiento no se ha reportado en la mayoría de las especies.

Nakamura (2000) sugiere que la limitante puede residir en la diferencias de sus habilidades cognitivas. No obstante, los bonobos, especie hermana de los chimpancés con tienen habilidades cognitivas muy similares, efectúan el acicalamiento mutuo muy raramente en la naturaleza (Sakamaki, 2013). Una explicación alternativa es que el acicalamiento recíproco está relacionado con el tamaño del grupo, (Nakamura, 2000).

La función del grooming mutuo y su variación en las diferentes especies aún no es suficientemente clara.

Machanda *et al* (2014) probó tres hipótesis para explicar la función de la reciprocidad de aseo en chimpancés macho. La primera planteaba que el acicalamiento refuerza los lazos sociales entre los individuos; se encontró que el acicalamiento recíproco era raro en las de diadas (parejas) con lazos sociales débiles pero no había relación significativa entre los niveles de asociación y la probabilidad de acicalamiento mutua. Por lo que no se encontró evidencia suficiente para comprobar esta hipótesis. En un segundo estudio con chimpancés en cautiverio, se encontró que las diadas relacionadas se involucraban más en grooming recíproco que las que no estaban relacionadas y que esta conducta se hallaba relacionada con el tiempo que los individuos pasaban en proximidad. Por lo que el estudio concluye que el grooming recíproco funge como un mecanismo de refuerzo de lazos sociales y también como un indicador de la intensidad de los lazos entre dos individuos.

La segunda hipótesis plantea que hay una inversión inmediata, *i.e* que el grooming recíproco funciona como un indicador de la disposición de prolongar los eventos de aseo, maximizando así los beneficios a corto plazo. Se encontraron fuertes y evidencias para esta hipótesis en chimpancés machos en vida libre; los eventos de aseo mutuo eran más largos y con una distribución más equitativa comparada con los eventos sin acicalamiento mutuo, por lo que los autores realizaron la comparación el modelo parcelario de reciprocidad, el cual explica que un individuo que provee un recurso, en este caso cierto tiempo de acicalamiento, no continuará proporcionando este recurso hasta que su pareja actúe de manera recíproca, por lo que el aseo mutuo

puede entenderse como la sobreposición de una parcela, en la cual el acicalado comienza acicalar mientras su pareja todavía le acicala (Machanda *et al*, 2014).

La última hipótesis es la de intercambio, que sugiere que el acicalamiento mutuo no tiene una función específica, simplemente ocurre como un traslape de las dos conductas. e.g Un individuo A acicala a uno B, luego A y B se acicalan mutuamente y al final solo B acicala a A. Sin embargo Machanda *et al* no encontraron pruebas que apoyaran esta última hipótesis, pues en los chimpancés macho el acicalamiento mutuo no ocurría entre episodios unidireccionales de ambos sentidos, sino como un ínterin en episodios de acicalamiento unidireccionales en un solo sentido ($A \rightarrow B$, $A \leftrightarrow B$, $A \rightarrow B$).

En 2020, Allanic *et al* realizó el mismo estudio para comprobar las tres hipótesis, usando como objeto de estudio a *Pan paniscus* y *Pan troglodytes*. La investigación mostró que la primera hipótesis (referente a los lazos sociales) no presentaba suficiente evidencia, pues no se encontró relación significativa entre el índice de proximidad y la proporción de aseo mutuo. La segunda hipótesis (referente a la inversión inmediata) fue altamente respaldada por los datos, ya que los eventos que incluían sesiones de aseo mutuo eran más prolongados que los eventos que no lo presentaban. Además, aquellos eventos recíprocos que incluían acicalamiento mutuo mostraron mayor reciprocidad que aquellos sin períodos de grooming mutuo.

Por último, para la hipótesis número tres, (que plantea que el acicalamiento mutuo no tiene una función obvia) no se encontró evidencia que la respaldara. En el caso de los bonobos los episodios acicalamiento mutuo pueden encontrarse tanto al cambiar de dirección, como entre episodios en la misma dirección; mientras que para el caso de los chimpancés se encontraba principalmente entre los episodios en la misma dirección.

En conclusión, tanto los bonobos como los chimpancés están interesados en maximizar los beneficios a corto plazo y utilizar el aseo mutuo para prolongar sus eventos de acicalamiento e incrementar la reciprocidad.

Capítulo II

Problema de investigación

Leinfelder *et al* (2001) planteó que puede analizarse si el acicalamiento es un recurso comercializable cuyo intercambio está relacionado con el rango jerárquico que ocupan en el grupo, o bien, si este comportamiento únicamente puede ser intercambiado de manera recíproca. Para esto los investigadores diseñaron un cuadro de predicciones sobre la distribución del aseo (Figura 2). Se planteó que:

- 1) En un grupo o especie con jerarquía muy pronunciada, es decir, altamente despótico, la competencia por el acicalamiento regirá la distribución de esta conducta, por lo que existirá una atracción por los animales de más alto rango, los cuales contribuirán menos en las diadas de acicalamiento a comparación de los individuos de rangos inferiores.
- 2) Dentro de un grupo con jerarquía no tan pronunciada se notará una mayor reciprocidad en el aseo, ya que la competencia será mucho menor.
- 3) Para los grupos en los que no existe una jerarquía ocurrirá que a) el acicalamiento tiene un valor muy bajo comparado con otros recursos, por lo cual solo puede intercambiarse por más acicalamiento o b) el aseo tiene un valor mucho más alto que otros recursos, entonces los individuos se verán más interesados en ser acicalados a cambio de acicalar. Por eso se espera que la reciprocidad sea mucho más elevada que en los dos casos anteriores.

De acuerdo con lo anterior, este estudio pretende utilizar los datos de diferentes especies de primates, con el objetivo de determinar si el tipo de jerarquía de las especies tiene relación con qué tan recíproco es el acicalamiento

Predicciones sobre la relación entre el tipo de jerarquía y el aseo como recurso comercializable

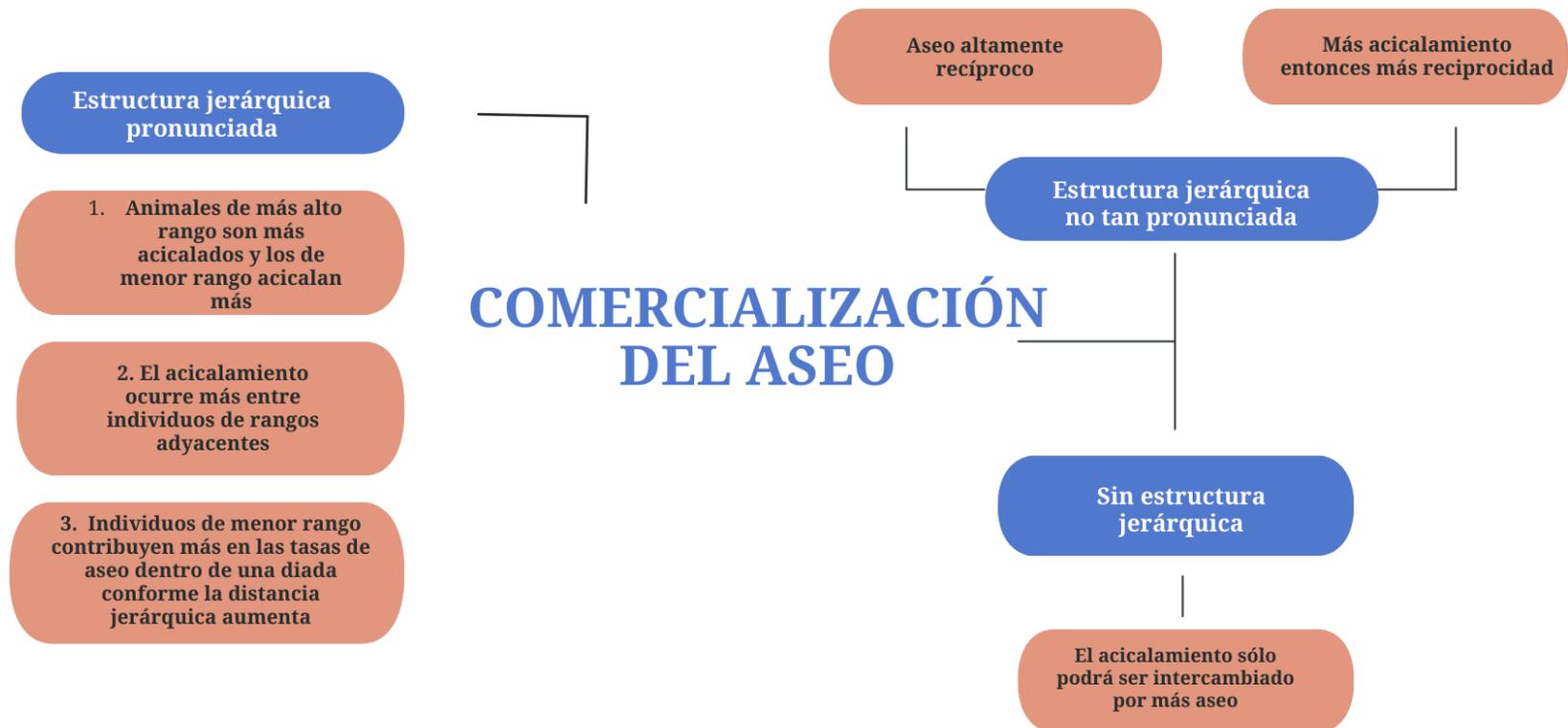


Figura 2. Predicciones sobre la relación entre la estructura jerárquica de las especies y el aseo como recurso comercializable, de acuerdo con Leinfelder (2001)

Objetivos

General

Obtener los índices de reciprocidad de acicalamiento de diferentes especies de primates no humanos a partir de las matrices de acicalamiento de los artículos recopilados.

Particulares

1. Analizar si existe diferencia significativa entre los índices de reciprocidad de especies con una estructura social despótica y las especies con una estructura social igualitaria.
2. Corroborar si se cumplen los supuestos planteados por Leinfelder (2001) donde de acuerdo con el modelo del mercado biológico, que plantean que cuanto más despótica sea una especie (jerarquía más demarcada) menor reciprocidad se observará.

Hipótesis

Según el modelo del mercado biológico propuesto por Hammerstein, se espera que las especies de primates con comportamiento despótico sean menos recíprocas que las especies con comportamiento igualitario. Esto debido a que la dinámica de poder que se produce en grupos de primates altamente jerarquizados, la imposición de dominancia y el acceso preferencial a los recursos por parte de los individuos de mayor rango disminuyen la necesidad de reciprocidad en el aseo entre los miembros del grupo. En contraposición, las especies con comportamiento igualitario presentan una distribución más equitativa de recursos y roles dentro del

grupo, lo que favorece la reciprocidad y el desarrollo de comportamientos cooperativos en beneficio del conjunto del grupo.

En resumen, se espera que las especies con estructura social igualitaria muestren índices de reciprocidad significativamente mayores que aquellas especies con estructura despótica.

Metodología

Colección de datos

Se efectuó un búsqueda sistemática de información, empleando el motor de búsqueda google scholar, también empleando las bases de datos de la Biblioteca digital de la Universidad Nacional Autónoma de México (Bidi UNAM), así como el acervo de las revistas científicas: *American Journal of primatology* (1981-2021), *Folia primatológica* (1990-2021) y *Animal behavior*.

Se establecieron los siguientes criterios de inclusión para seleccionar los trabajos a analizar:

- Todo trabajo debía contar con matrices de acicalamiento entre los individuos
 - Las matrices debían contener información respecto al tiempo o a la frecuencia de los eventos de acicalamiento.
- Presentar información referente a los sexos de los integrantes de los grupos bajo estudio.

Una vez cumplidos estos criterios se recopilaron un total de 12 artículos, referentes a 10 especies distintas de primates (Ver cuadro 2).

Descripción de los modelos de estudio

En este estudio se incluyen diez especies de primates que se dividen en dos grandes grupos: el parvorden Platyrrhini y el parvorden Catarrhini los cuales divergieron hace 20.7 y 28.82 MYA aproximadamente (respectivamente) [Ver figura 4].

Se definió, de acuerdo con la literatura, el tipo de estructura social de cada especie incluida en el estudio (Ver cuadro 1). Los criterios empleados para ello se basaron en lo descrito en la literatura, ya que muchas veces las especies ya se encontraban descritas con estructura social despótica o igualitaria. Sin embargo, para aquellas especies cuya estructura social no se encontró explícitamente descrita la clasificación se basó primordialmente en el trabajo desarrollado por Vehrencamp (1983) quien plantea que las sociedades despóticas son aquellas con escalones jerárquicos muy definidos y mayores interacciones agonísticas. Por ende, aquellas especies descritas en la bibliografía con poca o nula definición de la estructura jerárquica se catalogaron con estructura social igualitaria, mientras aquellas descritas con una alta demarcación jerárquica se catalogaron como despóticas (para mayor información sobre la biología y vida en grupo de cada especie incluida leer el Anexo III, donde se incluyen las referencias que dieron lugar a la clasificación de cada especie).

| Especie | Nombre común | Grupo taxonómico | Dieta | Vida en grupo | Estructura social |
|---------------------------------|-------------------------------|-------------------------|---|------------------------------|--------------------------|
| <i>Mandrillus sphinx</i> | Mandril | Catarrhini | Omnívoros | Multi macho- multi hembra | Despótica |
| <i>Macaca arctoides</i> | Macaco cola de muñón | Catarrhini | Omnívoros | Multi macho- multi hembra | Igualitaria |
| <i>Macaca fuscata</i> | Macaco japonés | Catarrhini | Omnívoros | Multi macho- multi hembra | Despótica |
| <i>Pan paniscus</i> | Bonobo | Catarrhini | Omnívoros | Multi macho- multi hembra | Igualitaria |
| <i>Gorilla gorilla</i> | Gorila | Catarrhini | Omnívoros | Multi hembra | Despótica |
| <i>Cheracebus torquatus</i> | Tití de colla | Platyrrhini | Omnívoros | Pareja | Igualitaria |
| <i>Cebus capucinus</i> | Capuchino cariblanco | Platyrrhini | Omnívoros | Multi macho- multi hembra | Igualitaria |
| <i>Ateles geoffroyi</i> | Mono araña de cabeza negra | Platyrrhini | Frugívoros e insectívoros ocasionales | Multi macho- multi hembra | Igualitaria |
| <i>Alouatta guariba</i> | Mono aullador de pelo rojo | Platyrrhini | Frugívoros | Multi macho- multi hembra | Despótica |

Cuadro 1. Descripción de las especies incluídas

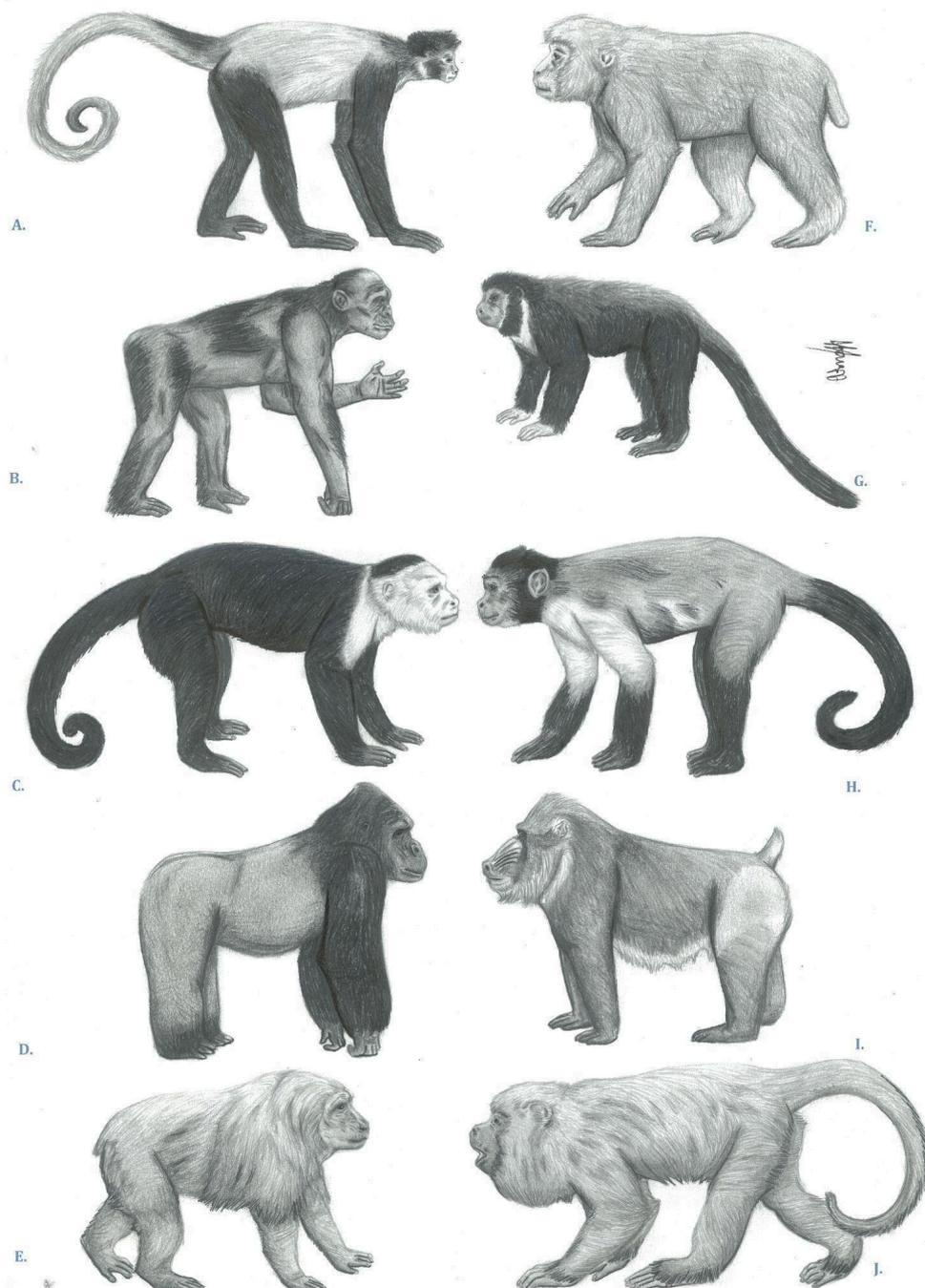


Figura 3. Especies incluidas en el estudio: A: *Ateles geoffroyi* B: *Pan paniscus* C: *Cebus capucinus* D. Gorilla gorilla E. *Macaca arctoides* F. *Macaca fuscata* G. *Cheracebus torquatus* H. *Sapajus apella* I. *Mandrillus sphinx* J. *Alouatta fusca*. Ilustración: "Los monos del nuevo y viejo mundo" (2023). Del proyecto By•Ot•a ilustración de Otmar Valle Martínez.

Análisis de los datos

1. Se calcularon los índices de reciprocidad de las diadas de acicalamiento de la siguiente forma:

- 1.1. Para los datos de eventos de acicalamiento :

$$IR = \frac{P1}{P2}$$

Donde IR es Índice de reciprocidad. P1 representa la menor probabilidad de acicalamiento entre un individuo A y un individuo B, mientras que P2 es la probabilidad de acicalamiento con el mayor valor dentro de esa diada (Silk,1999).

- 1.2. Para los datos de duración de acicalamiento:

$$IR = 1 - \left| \left(\frac{A \rightarrow B}{A \leftrightarrow B} \right) - \left(\frac{B \rightarrow A}{A \leftrightarrow B} \right) \right|$$

Donde $A \rightarrow B$ representa el tiempo que el Individuo A acicaló al Individuo B y $B \rightarrow A$ representa el tiempo que un individuo B acicala al individuo A. $A \leftrightarrow B$ representa el tiempo total de acicalamiento entre ambos individuos (Allanic, 2020).

2. Se realizó una prueba de Shapiro y se comprobó que los datos no presentan una distribución normal ($p=2.883e^{-13}$ despóticas y $2.2e^{-16}$ Igualitarias)

3. Se implementó una prueba de T para probar la homocedasticidad.
4. Finalmente se empleó un Test de Wilcoxon y Mann whitney para comprobar si existe diferencia significativa entre los índices de reciprocidad de las especies con estructura social despótica y las especies con estructura social igualitaria.

El metanálisis se realizó empleando la paquetería paquetería metafor de R, ésta proporciona varias funciones para la generación de gráficas que ayudan a interpretar los resultados del metanálisis.

1. Forest plot: Herramienta importante porque permite comparar los tamaños del efecto (en este caso se utilizó el índice de reciprocidad promedio) y los intervalos de confianza del 95% de cada uno de los estudios incluidos en el metaanálisis y del tamaño del efecto combinado. Además, puede ayudar a identificar la heterogeneidad entre los estudios y los posibles sesgos (Ver figura 7).
2. Funnel plot: Esta gráfica muestra la relación entre el tamaño del efecto y el error estándar en cada uno de los estudios incluidos en el metaanálisis. La gráfica funnel plot es útil para detectar la presencia de sesgo de publicación, ya que los estudios con tamaños de efecto más pequeños y errores estándar más grandes se esperan que estén más dispersos en la gráfica (Ver figura 8)
3. Regplot: Esta gráfica muestra la relación entre el tamaño del efecto y el error estándar en cada uno de los estudios incluidos en el metaanálisis, así como la línea de regresión ponderada ajustada. La gráfica regplot es útil para

visualizar la tendencia general de los datos y para detectar posibles valores atípicos o estudios que se desvían de la tendencia general (Ver figura 9).

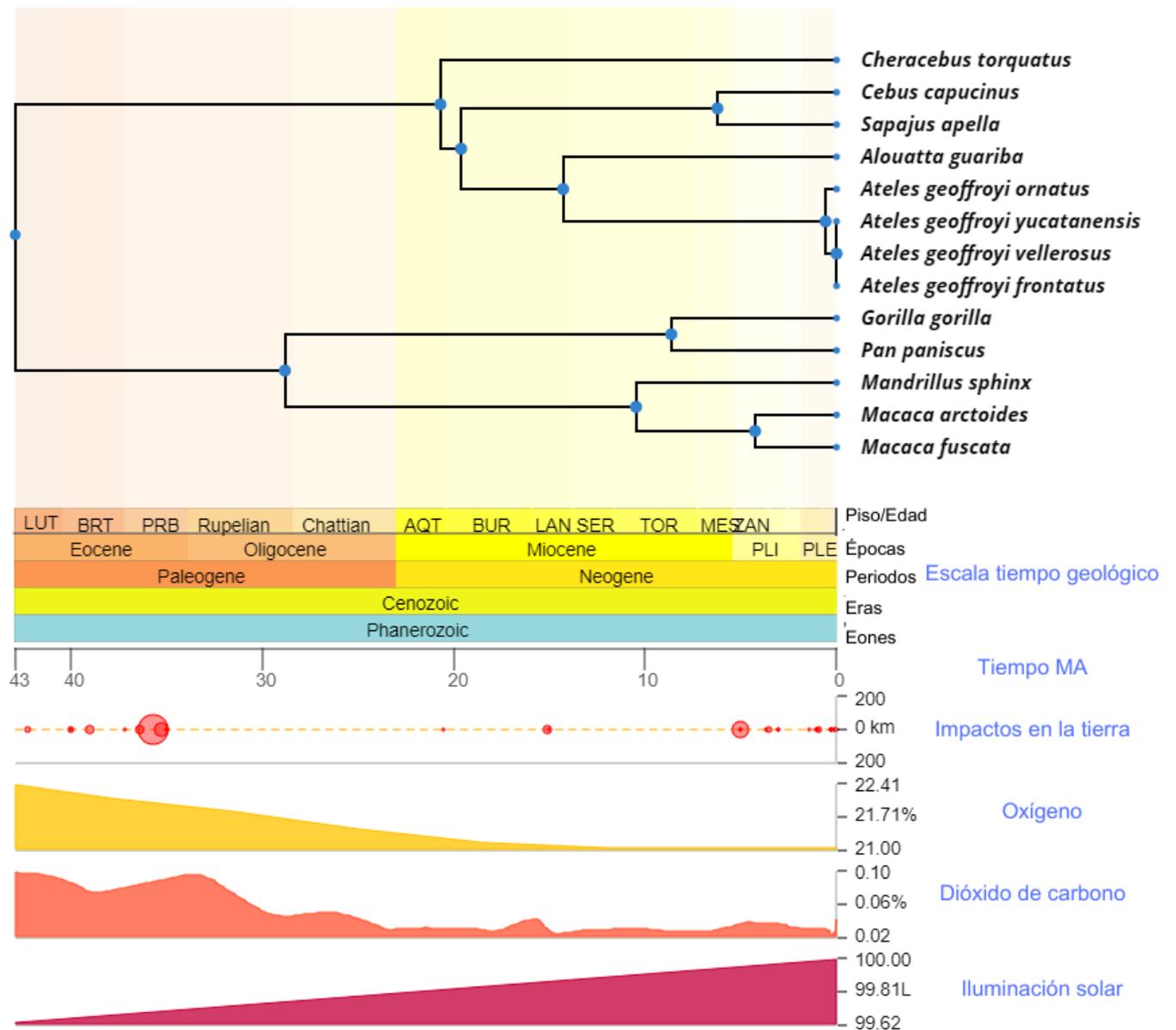


Figura 4. Árbol filogenético de las especies incluidas en el estudio

Capítulo III

Resultados

En la revisión sistemática de la bibliografía al final se seleccionaron 12 trabajos que incluyen a 10 especies distintas de primates, de las cuales el 50% tienen estructura social igualitaria y el otro 50% de las especies tiene estructura social despótica. (Ver figura 4).

Los estudios recopilados involucraron a un total de 154 individuos, en cada uno de ellos se midió la frecuencia o duración del acicalamiento en diadas (parejas de aseo). A partir de estos datos se obtuvo la medida de resultado primaria: el índice de reciprocidad de acicalamiento (IR) para cada pareja de acicalamiento (diada), posteriormente con estos datos se obtuvo el promedio del IR para cada estudio (véase tabla 1).

En el anexo I se puede revisar la compilación de las citas de los artículos incluidos en el estudio.

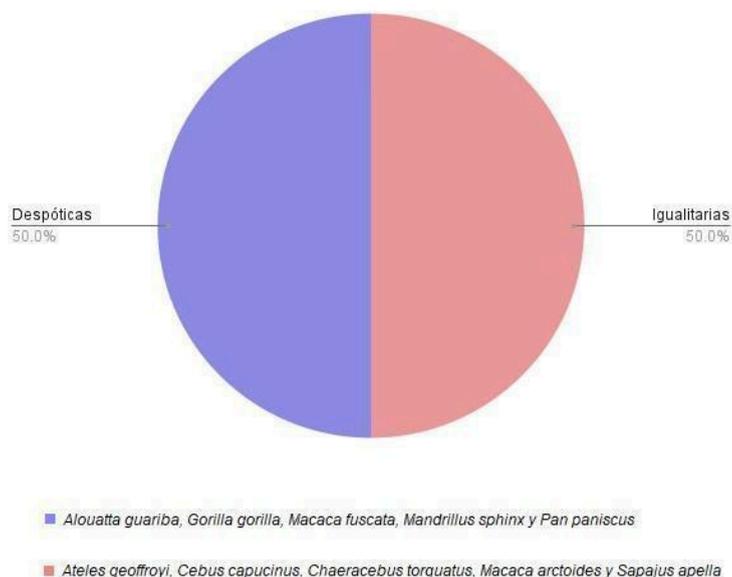


Figura 5. Especies incluidas en el estudio y su tipo de estructura social.

Como se menciona líneas atrás, de los artículos revisados se extrajo la información referente a los eventos o la frecuencia de acicalamiento de cada diada, así como la composición de sexos del grupo. Como se mencionó en la metodología, todo artículo incluido contaba con la matriz de acicalamiento, con cuyos datos se calcularon los índices de reciprocidad tanto grupales como por diada.

| Especie | Vida | IR promedio | Estructura social | N | Proporción de hembras | Referencia |
|------------------------------|------------|-------------|-------------------|------|-----------------------|------------------------|
| <i>Ateles geoffroyi</i> | Libre | 0.23 | Igualitaria | 15 | 35.70% | Ahumada, 1992 |
| <i>Macaca arctoides</i> | Cautiverio | 0.24 | Igualitaria | 19 | 100% | Butovskaya, 1994 |
| <i>Mandrillus sphinx</i> | Cautiverio | 0.31 | Despótica | 7 | 100% | Pereira, 2019 |
| <i>Sapajus apella</i> | Cautiverio | 0.23 | Igualitaria | 16 | 43% | Izawa, 1980 |
| <i>Alouatta guariba</i> | Libre | 0.15 | Despótica | 6 | 50% | García Chiarello, 1995 |
| <i>Pan paniscus</i> | Cautiverio | 0.29 | Despótica | 8 | 50% | Van Elsaker, 2012 |
| <i>Gorilla gorilla</i> | Cautiverio | 0.06 | Despótica | 8 | 88% | Meder, 1986 |
| <i>Cebus capucinus</i> | Cautiverio | 0.59 | Igualitaria | 6 | 40% | Perry, 1996 |
| <i>Macaca fuscata</i> | Cautiverio | 0.21 | Despótica | 17 | 100% | Melhman et al., 1988 |
| <i>Pan paniscus</i> | Cautiverio | 0.77 | Despótica | 20 | 50% | Idhani, 1991 |
| <i>Chaeracebus torquatus</i> | Libre | 0.38 | Igualitaria | 4 | 25% | Kinzey, 1982 |
| <i>Macaca fuscata</i> | Cautiverio | 0.47 | Despótica | 8-20 | 100% | Schino et al, 2006 |

Tabla 1. Resumen de los datos obtenidos a partir de la revisión sistemática de la información.

Dentro del grupo de Platyrrinos, se destaca que la mayoría de las especies se caracterizan por su estructura social igualitaria, siendo *Alouatta guariba* la única excepción. En términos de índices de reciprocidad, se observa una variación notable entre las especies estudiadas. Estas se ordenan de menor a mayor índice de reciprocidad de la siguiente manera: *Alouatta guariba* (15%), *Sapajus apella* (23%), *Ateles geoffroyi* (23%), *Chaeracebus torquatus* (38%) y *Cebus capucinus* (59%). Estos

valores proporcionan una visión general de la variabilidad en la reciprocidad en las especies de platirrinos analizadas.

En cuanto a las especies de Catarrinos o primates del viejo mundo, las diferencias en sus índices de reciprocidad se revelan el siguiente orden ascendente: *Gorilla gorilla* (6%), primer grupo de *Macaca fuscata* (21%), *Macaca arctoides* (24%), primer grupo de *Pan paniscus* (29%), *Mandrillus sphinx* 31%, segundo grupo de *Macaca fuscata* (47%) y segundo grupo de *Pan paniscus* (77%).

A continuación, en las Figuras 6 y 7 presentadas, se ilustra el promedio del acicalamiento otorgado, en contraste con el acicalamiento recibido en las especies igualitarias y las especies despóticas. Se distingue entre dos tipos de estudios: aquellos que cuantifican el tiempo de acicalamiento y aquellos que registran los eventos de acicalamiento (frecuencia). En ambos tipos de estudios, se observa disparidad entre el acicalamiento concedido y el acicalamiento recibido."

Teniendo en cuenta lo anterior, es importante destacar que, según los resultados de la prueba de Wilcoxon-Mann Whitney ($W=28143$, $p=1.232 \times 10^{-5}$), se confirma la existencia de una diferencia significativa en los índices de reciprocidad entre las especies despóticas y las igualitarias. Curiosamente, esta diferencia no se alinea con las expectativas, ya que las especies que muestran los índices más altos dentro de sus grupos son aquellas catalogadas con una estructura social despótica, como se observa en la Figura 8.

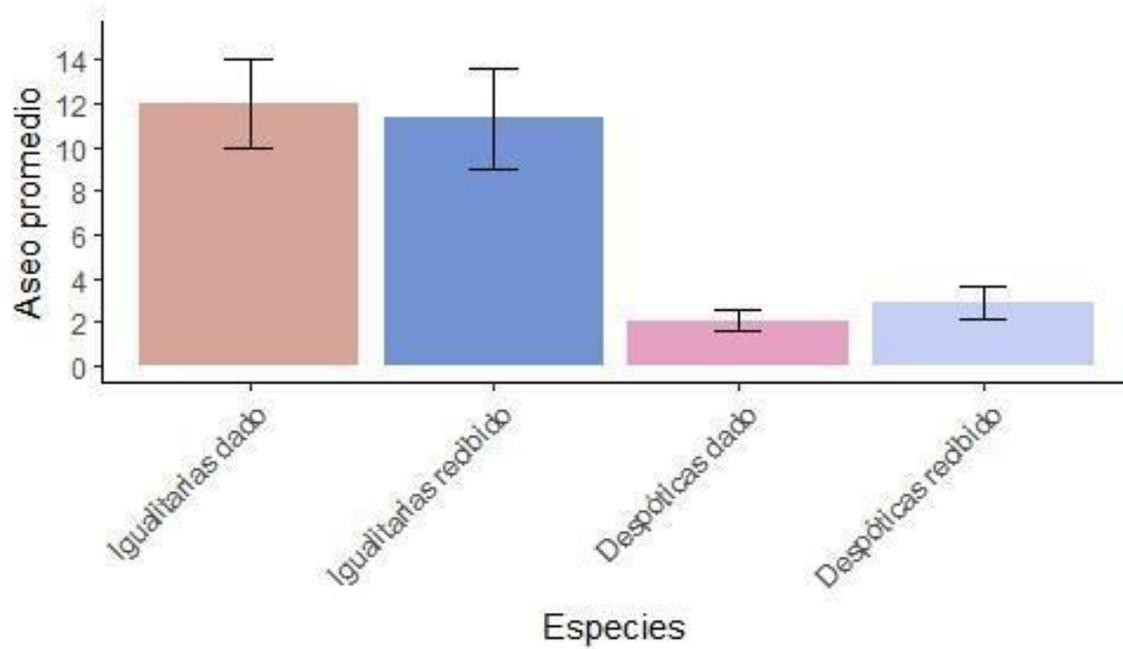


Figura 6. Promedio de acicalamiento dado y acicalamiento recibido de las especies despóticas y las especies igualitarias (frecuencia)

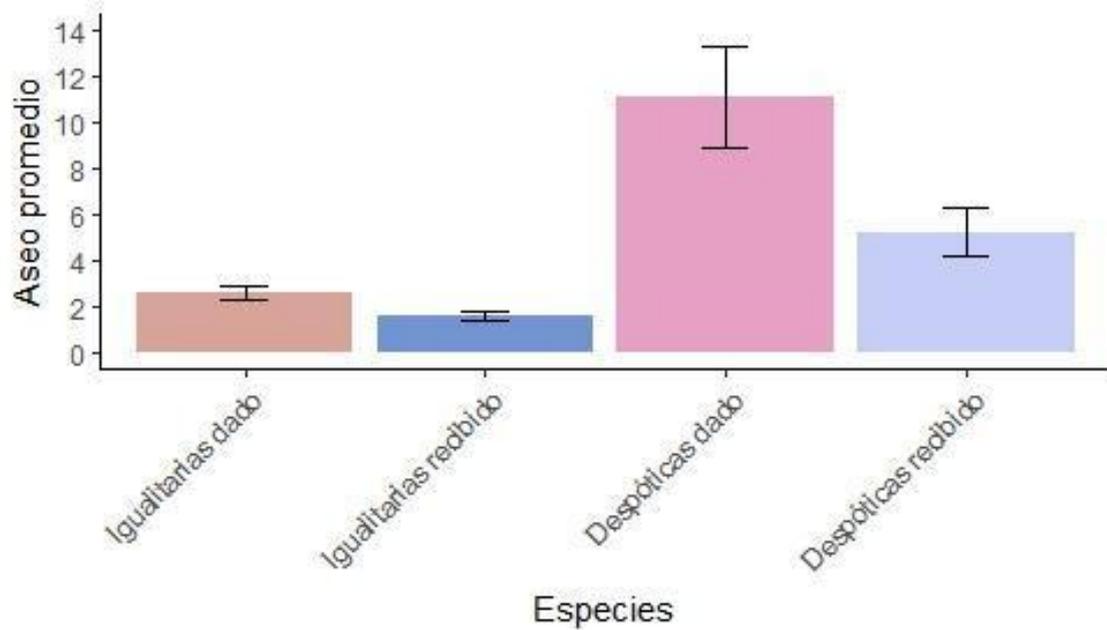


Figura 7. Promedio de acicalamiento dado y acicalamiento recibido (analizando la frecuencia de los eventos de acicalamiento) de las especies igualitarias y las especies despóticas.

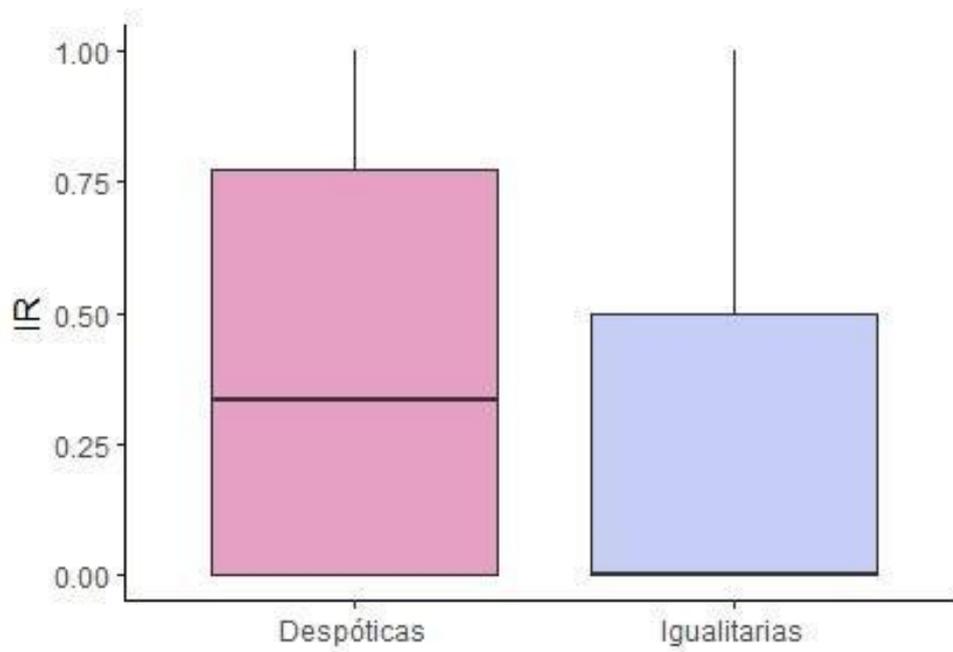


Figura 8 Distribución de los índices de reciprocidad de las especies despóticas (1) y las especies igualitarias (2). El eje Y muestra el índice de reciprocidad que va de 0 a 1. Se observa diferencia significativa entre ambos grupos (Prueba de wilcoxon $W=28143$, $p=1.232 \text{ e}^{-0.5}$)

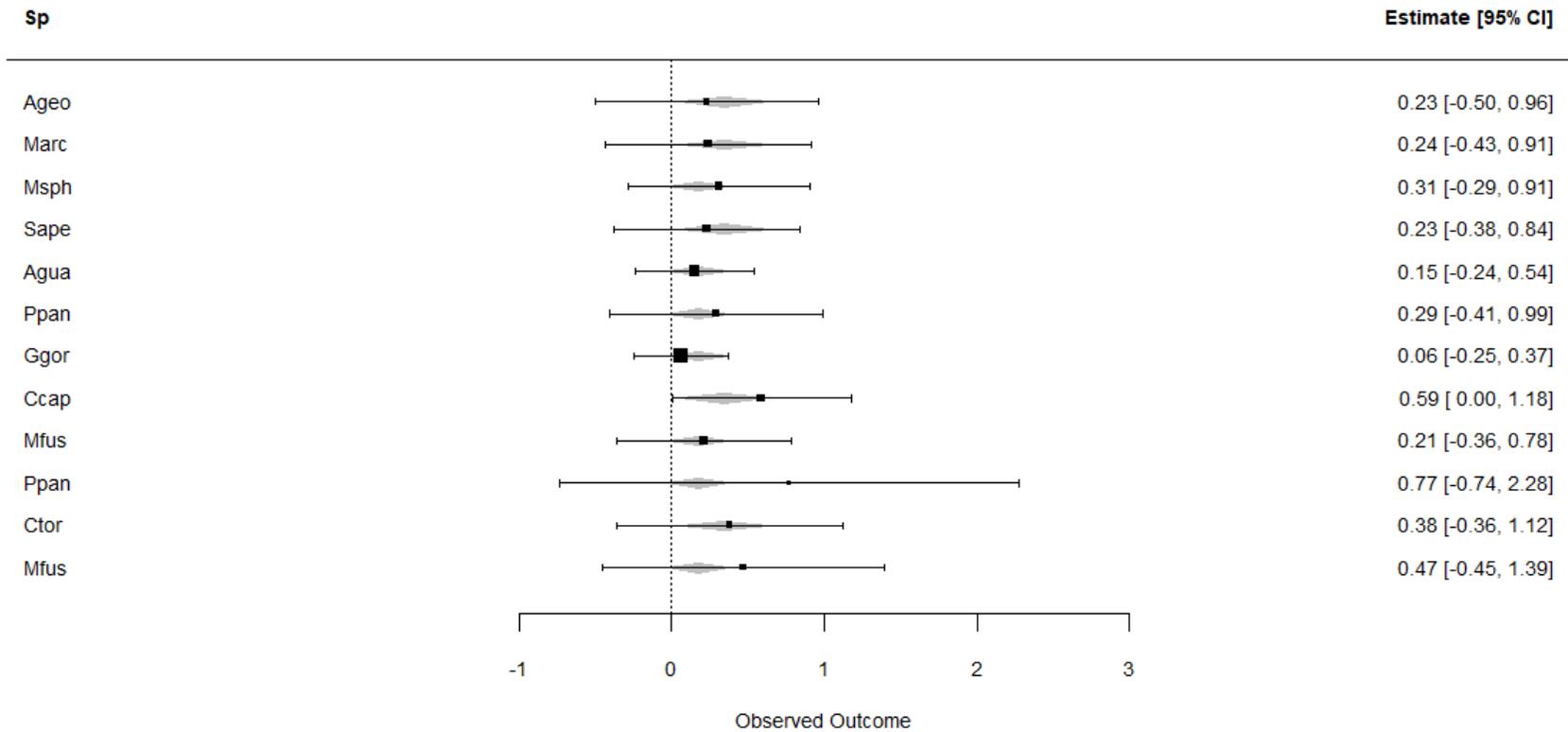


Figura 9. Forest plot de los estudios analizados $.P=0.9847$, $I^2=0$ *Ateles geoffroyi* (Ageo), *Macaca arctoides* (Marc), *Mandrillus sphinx* (Msph), *Sapajus apella* (Sape), *Alouatta guariba* (Agua), *Pan paniscus* (Ppan), *Gorilla gorilla* (Ggor), *Cebus capucinus* (Ccap), *Macaca fuscata* (Mfus), *Cheracebus torquatus* (Ctor)

La figura 9 nos muestra qué tanto varían los estudios entre sí, se puede apreciar que los datos de *Gorilla gorilla* tienen un índice de reciprocidad y una varianza menor. Mientras que los datos del segundo estudio de *Pan paniscus* presentan un mayor índice de reciprocidad y varían más. En esta gráfica puede observarse que el tamaño del punto es inversamente proporcional a la desviación estándar i.e. mientras menor sea el punto en la gráfica mayor será la desviación. El grosor del punto en la forest plot es inversamente proporcional a la desviación estándar (mientras mayor es el punto menor es la desviación).

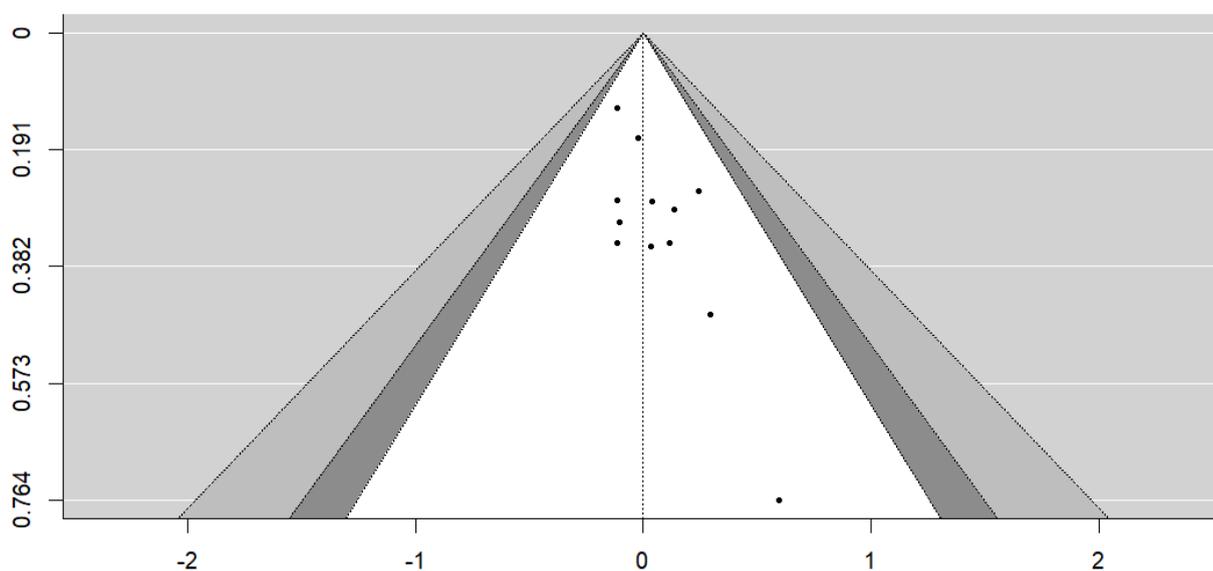


Figura 10. Funnel plot .El eje X muestra el valor residual y el eje Y muestra el error estándar.

La figura 10 nos muestra el sesgo de publicación. En un metanálisis los datos no concluyentes no son publicados. Idealmente los estudios deberían estar distribuidos de manera homogénea a lo largo y ancho de la gráfica. El error estándar aumenta conforme el tamaño de la muestra disminuye. Los elementos de la gráfica ayudan a evaluar la heterogeneidad y el sesgo en los estudios incluidos en el metanálisis de promedios

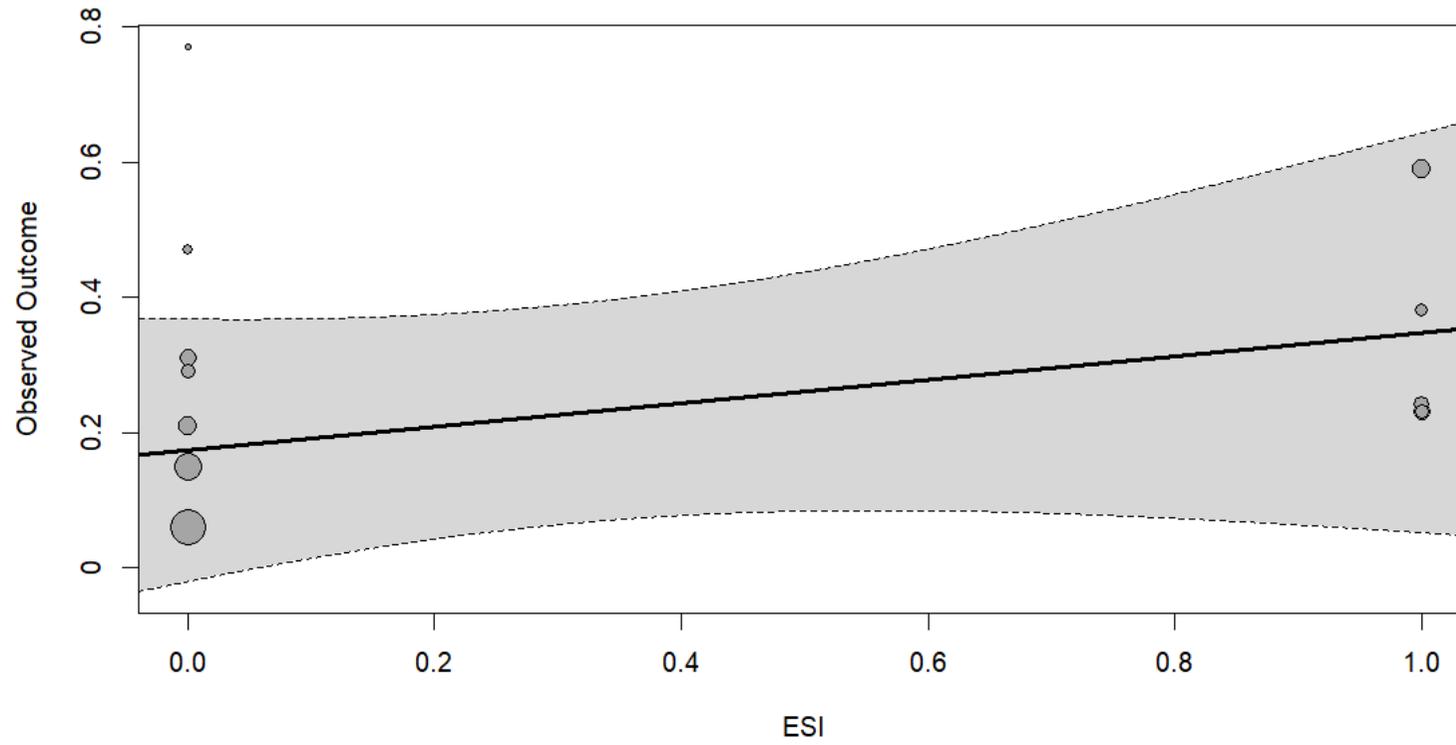


Figura 11. Gráfica regplot que muestra la relación entre el Índice de Reciprocidad (eje Y) y error estándar (eje x).

En la gráfica anterior (Figura 11) se puede observar en la región sombreada en la el intervalo de confianza alrededor de la línea media, indicando el rango en el que se espera que se encuentre el verdadero valor del promedio de datos en la población.

Los círculos representan los datos de cada estudio incluido en el metanálisis. Cada círculo representará el promedio de datos estimado en un estudio particular. La posición de los círculos indica el promedio de datos estimado. La línea representa el promedio de datos estimado en la población. Esta línea se calcula utilizando un modelo de efectos aleatorios y mostrará el promedio de datos estimado, permitiendo visualizar la magnitud y la dirección general del promedio de datos en el metanálisis.

Discusión

Cheracebus torquatus es la especie más externa (i.e. que divirigió primero) del árbol filogenético de los primates incluidos en este estudio [Ver figura 5]. De acuerdo con los resultados, esta especie muestra un índice de reciprocidad promedio de 0.38. Si se retoma la definición de reciprocidad que dice que una conducta debe devolverse de la misma manera, se esperaría que aquellas especies recíprocas tengan un índice de reciprocidad muy cercano al 100%, al ser un índice del 38% es notorio que es un valor bastante bajo. El grupo estudiado, a diferencia de la mayoría de grupos analizados, fue un grupo en vida libre, compuesto por 4 individuos (una hembra, un macho y dos juveniles). Pese a ser una especie catalogada como igualitaria, su índice promedio de reciprocidad está por debajo del 50%, lo cual no coincide con lo que se esperaría de acuerdo con su estructura social. En el estudio empleado para el análisis se observa que el 44% del acicalamiento fue dado por la hembra, 40% por el macho, 11% por el primer juvenil y 5% por el segundo juvenil. Este bajo índice de reciprocidad puede estar más explicado porque los juveniles representan el 50% del grupo social y a edades tempranas la reciprocidad no es primordial para ellos.

El grupo de *Cebus capucinus* tiene un índice de reciprocidad promedio de 0.59, que si bien está por encima del 50% de reciprocidad y ello es esperable al ser una especie igualitaria, tampoco es un índice particularmente alto. Este grupo de capuchinos cariblanco se compone de 4 machos adultos, 6 hembras adultas y 11 juveniles. En vida libre los grupos sociales de los *Cebus capucinus* se caracterizan por ser multi-macho, multi-hembra y multigeneracionales. Estos grupos suelen estar compuestos por entre 10 y 35 individuos (Perry, 2018). En la naturaleza la estructura social de los grupos de *Cebus capucinus* es jerárquica, sin embargo, son considerados una especie igualitaria (Fragaszy et al, 2004). Las hembras alfa suelen tener un estatus social elevado y son las principales responsables de tomar decisiones importantes en el grupo. Las hembras subordinadas suelen ser las encargadas de cuidar a las crías y ayudar en la búsqueda de alimento. Los machos

adultos también tienen una jerarquía social, aunque su estatus suele estar basado en la fuerza física y la capacidad de proteger al grupo (Fragaszy *et al.*, 2004). La dinámica social de los *Cebus capucinus* está influenciada por varios factores, como la competencia por alimento y la reproducción. Los grupos suelen competir por los recursos disponibles en su territorio, lo que puede llevar a conflictos entre individuos. Los machos adultos también compiten por el acceso a las hembras, y pueden formar alianzas temporales con otros machos para aumentar sus posibilidades de apareamiento (Perry, 2018).

Es importante destacar que la composición y estructura de los grupos sociales de *Cebus capucinus* pueden variar dependiendo de factores ambientales y sociales. Por ejemplo, la disponibilidad de alimento puede influir en el tamaño del grupo y en la forma en que se organizan los individuos dentro del mismo (Perry, 2018).

En el caso de los *Cebus capucinus*, se ha encontrado que la reciprocidad en el acicalamiento es común entre individuos que tienen una relación cercana, como parejas, hermanos y amigos (Barrett *et al.*, 2013). Además, se ha demostrado que los individuos que reciben más acicalamiento también tienden a proporcionar más acicalamiento a otros miembros del grupo, lo que sugiere que hay una cierta reciprocidad en este comportamiento (Boccia *et al.*, 1989).

La reciprocidad en el acicalamiento también puede estar influenciada por factores sociales, como la jerarquía social. En un estudio realizado por Barrett y colaboradores (2013), se encontró que los individuos de mayor rango social recibían más acicalamiento que los individuos de menor rango, pero no proporcionaban más acicalamiento a cambio. Esto sugiere que la reciprocidad en el acicalamiento puede no ser tan igualitaria como se podría pensar, y que los individuos de mayor rango pueden beneficiarse más del comportamiento de acicalamiento que los individuos de menor rango. Lo cual es coincidente con que el índice de reciprocidad del grupo estudiado no sea tan elevado, pues no depende únicamente del tipo de estructura social de un grupo el qué tan recíproco sea.

Un estudio realizado por Fraser y sus colegas (2010), encontró que los individuos que recibían menos acicalamiento de lo que daban disminuían su nivel de acicalamiento a otros miembros del grupo. Esto sugiere que los *Cebus capucinus* pueden ser capaces de percibir la falta de reciprocidad en el acicalamiento y ajustar su comportamiento para mantener un equilibrio en el intercambio social.

El grupo de *Sapajus apella*, también conocido como mono maicero, obtuvo el segundo índice de reciprocidad promedio más bajo dentro de los platirrinos (0.23). En la naturaleza, los grupos sociales de esta especie se caracterizan por su estructura igualitaria y su comportamiento cooperativo. Sus agrupaciones sociales se componen por varios machos, hembras adultas y sus crías; generalmente constan de entre 8 y 14 individuos. Estos grupos son liderados por una hembra dominante, conocida como la hembra alfa. Sin embargo, esta posición no le otorga a la hembra alfa un control absoluto sobre el grupo. El comportamiento igualitario de esta especie se refiere a la ausencia de una jerarquía social clara en los grupos sociales (Bramblett, 1984; Fragaszy et al 2004). Aunque existe una hembra alfa, su posición no le otorga un control absoluto sobre el grupo. Los miembros del grupo interactúan de manera cooperativa y la competencia por los recursos es muy baja. Si se observan los datos crudos, es notorio que los individuos que contribuyen menos o de manera nula en las diadas de acicalamiento, son los juveniles y los machos, mientras que las hembras entre ellas suelen tener índices de reciprocidad más altos por diada.

El mono aullador rojo (*Alouatta guariba*) fue de las especies con el índice de reciprocidad promedio más bajo (0.15), el grupo estudiado se compone un 50% de hembras y consta únicamente de seis individuos. Cabe destacar que esta fue una de las tres especies que fueron estudiadas en vida libre. En la naturaleza la composición de los grupos sociales de *Alouatta guariba* varía, pues suelen estar formados por una o varias hembras adultas y sus crías, así como por algunos

machos adultos. Estos últimos suelen ser nómadas y cambian de grupo con frecuencia, mientras que las hembras adultas permanecen en el grupo en el que nacieron. El comportamiento despótico es una característica clave en la organización social de los monos aulladores rojos. En los grupos sociales de esta especie, las hembras adultas suelen ser las más dominantes y agresivas, y mantienen un estrecho control sobre la alimentación, el apareamiento y la movilidad del grupo. Las hembras pueden mostrar agresividad hacia otras hembras y machos del grupo, y utilizan vocalizaciones y gestos para imponer su autoridad. (Bicca-Marques *et al*, 1995). El índice de reciprocidad promedio observado fue completamente lo que se esperaba de acuerdo con la naturaleza despótica de estos monos.

Dentro de la misma familia de los monos aulladores (*Atelidae*) encontramos a los monos araña (*Ateles geoffroyi*), el grupo estudiado mostró un bajo índice de reciprocidad (0.23) pese a ser una especie igualitaria. El grupo se componía de 15 individuos donde el 25% son hembras, es un grupo de vida libre bastante habituado a la presencia humana. En general estos primates tienen un sistema social flexible y pueden vivir en grupos que varían desde pequeñas unidades familiares hasta grupos más grandes con decenas de individuos (Bicca-Marques y Calegario-Marques, 1994). Además, se ha observado que los individuos pueden cambiar de grupo a lo largo de su vida, lo que sugiere que la composición de los grupos sociales de *A. geoffroyi* puede ser bastante dinámica. Sin embargo, en cautiverio sus dinámicas sociales, e inversión en alianzas y coaliciones, mediante el aseo social, difiere a los patrones observados en vida libre, en donde se observan jerarquías más definidas y una reciprocidad social más marcada (Pastor-Nieto, 2001)

Se ha observado que los individuos pasan más tiempo acicalando a aquellos que les han acicalado previamente, lo que sugiere que existe un comportamiento recíproco en el acicalamiento social de esta especie (Bicca-Marques y Garber, 2004). También se ha encontrado que el acicalamiento social está relacionado con la estructura social del grupo y sus relaciones de parentesco, ya que los individuos que tienen

relaciones más estrechas tienden a acicalarse más entre sí (Schino *et al* ,2009; Pastor-Nieto, 2001). Pese a lo anterior, los datos observados del grupo muestran muy poca reciprocidad entre los individuos, si se observan los datos crudos, es notorio que las diadas con menor o nulo índice de reciprocidad son aquellas que tienen al menos un miembro juvenil, por lo que todos aquellos índices de reciprocidad (por diada) que son iguales a cero bajan enormemente la reciprocidad promedio del grupo.

En lo que respecta a las especies del parvorden Catarrhini se encontró la siguiente información:

El grupo estudiado de Macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*) mostró un índice de reciprocidad bajo (0.24), lo cual no coincide con la naturaleza igualitaria de la especie (Matsumura, 1999). Este grupo constaba de 19 individuos, quienes en su totalidad eran hembras. En vida libre los grupos pueden llegar a tener hasta 60 individuos, en su mayoría compuestos por hembras y juveniles puesto que los machos al llegar a la madurez sexual deben ir en busca de un nuevo grupo (Maestripiéri, 1996).

En contraste, *Macaca fuscata* que, de acuerdo con Matsumura, es una especie despótica, puede observarse, el índice de reciprocidad de de 0.47 en uno de los grupos de esta especie, esto es casi 96% mayor que el de la especie igualitaria *Macaca arctoides*. Este grupo contaba con dos subgrupos de 8 y 20 individuos, todas hembras. El otro estudio de *Macaca fuscata* también contemplaba un grupo compuesto 100% hembras y con un total de 17 individuos, el cual si muestra un índice de reciprocidad promedio ligeramente más bajo que la especie igualitaria de macacos.

Retomando los párrafos anteriores, tanto *Macaca arctoides* como *Macaca fuscata* viven en grupos multi-macho y multi-hembra en vida libre, aunque la composición

de los grupos puede variar dependiendo del lugar y la temporada; mientras que los grupos estudiados se componen únicamente de hembras (Leca et al., 2010).

Un estudio de Hemelrijk y Luteijn (2017) encontró que en ambas especies, los individuos pasan más tiempo acicalando a aquellos que les han acicalado anteriormente, lo que sugiere que existe un comportamiento recíproco en el acicalamiento social de los macacos. Además, también se encontró que en ambos grupos, la cantidad de tiempo que los individuos pasan acicalándose mutuamente está correlacionada con la estabilidad del grupo social y con la posición jerárquica de los individuos dentro del grupo.

Es importante destacar que el acicalamiento social no es la única forma de comportamiento recíproco en los macacos. Por ejemplo, en *M. arctoides*, se ha observado que los individuos cooperan para la defensa del grupo contra los depredadores, mientras que en *M. fuscata*, se ha encontrado que las hembras se ayudan mutuamente en el cuidado de las crías (Nakamichi & Koyama, 1997).

Continuando con la lista de catarrinos, el índice de reciprocidad promedio del grupo estudiado de mandriles (*Mandrillus sphinx*) fue de 0.31. Si bien los resultados no muestran que sea una especie recíproca, el índice no es tan bajo como en el caso de otras especies. Cabe aclarar que el grupo evaluado, a diferencia de en vida libre, está conformado enteramente por hembras, lo cual puede ser suficiente para mantener la jerarquía, dado que esta especie es matriarcal y son las hembras quienes mantienen el control social del grupo. Sin embargo, la jerarquía social de los mandriles tan demarcada es mantenida a través de la agresión física y vocalización de los machos. Los dominantes pueden atacar a los machos más bajos en la jerarquía y robarles su alimento. Además, los machos más bajos en la jerarquía tienen que ceder el espacio y evitar el contacto visual con los machos dominantes (Alberts S. C. et al, 1996).

Retomando lo mencionado unas líneas atrás, el grupo analizado está formado en su totalidad por hembras y cuenta con siete individuos; en vida libre los grupos sociales de mandriles están compuestos por varios machos adultos, hembras y crías. Donde las hembras de un grupo de mandriles son las que tienen lazos sociales más fuertes entre sí. Estos lazos sociales son importantes ya que las hembras se ayudan mutuamente en la crianza de las crías. Además, las hembras también comparten el alimento y se protegen unas a otras de posibles amenazas externas. Los machos adultos compiten por el acceso a las hembras y al alimento; forman una jerarquía social en la que los machos más fuertes y agresivos están en la cima de la jerarquía, mientras que los machos más bajos en la jerarquía tienen menos acceso a las hembras y al alimento.

Dentro de los catarrinos tenemos dos especies de la familia *Hominoidea*, ambas con estructura social despótica.

Una de ellas, el gorila (*Gorilla gorilla*) presentó un índice de reciprocidad de 6%, siendo este el más bajo de todos los grupos analizados. El grupo se componía de un macho, cinco hembras adultas y dos juveniles. En la naturaleza, los grupos sociales de gorilas están compuestos por un macho adulto dominante, varias hembras adultas y sus crías. La estructura jerárquica dentro de los grupos de gorilas es muy demarcada y está determinada por la edad, el tamaño y la fuerza física de los individuos. El macho dominante es el individuo de mayor rango y tiene la responsabilidad de proteger el grupo de amenazas externas, así como de mantener la cohesión del grupo (Watts, 2010). Las hembras adultas dentro del grupo tienen jerarquías propias y se organizan por edad y por el número de crías que tienen. Las hembras más jóvenes suelen estar en la parte inferior de la jerarquía, mientras que las hembras más viejas y con más crías suelen estar en la cima de la jerarquía. El grupo de gorilas en cautiverio del cual se obtuvo la información analizada cuenta con una composición muy semejante a la que tienen los grupos naturales. Por tanto puede asumirse que la estructura social del grupo sea despótica, tal como lo plantea la literatura, y esto se ve respaldado por sus bajos índices de reciprocidad.

La segunda especie de homínidos incluida en el estudio son los Bonobos (*Pan paniscus*), de esta especie se estudiaron dos grupos. El primero consta de 8 individuos, donde las hembras son el 50%; el segundo grupo se conformaba de 20 individuos e igualmente las hembras conforman a la mitad del grupo. Lo notorio del análisis para esta especie es que el primer grupo mostró un índice de reciprocidad muy bajo (0.29) coincidente con lo esperado por su estructura social despótica, mientras que por otro lado, el segundo grupo resultó ser altamente recíproco, con un IR de 0.77. De todas las especies analizadas el segundo grupo de bonobos es el que tuvo el mayor índice de reciprocidad. Esta discrepancia entre ambos resultados puede estar explicada por las condiciones de vida específicas para cada grupo, sin embargo también alimenta el debate que aún existe respecto a la estructura social de *Pan paniscus*.

Algunos investigadores argumentan que los bonobos son despóticos, ya que hay una jerarquía clara y dominante en su sociedad. En estos primates los individuos de rango superior tienen acceso preferencial a recursos, como alimento y compañeros, y pueden ejercer control sobre los individuos de rango inferior. Por ejemplo, los estudios han demostrado que los bonobos machos dominantes tienen acceso preferencial a hembras para aparearse y también tienen acceso preferencial a fuentes de alimentos (Hohmann, G *et al* 2003). Por otro lado, otros investigadores argumentan que los bonobos tienen una estructura social igualitaria, donde la jerarquía social no es tan rígida y los individuos tienen más libertad para interactuar y compartir recursos. En este modelo, los individuos de la sociedad se relacionan en base a una estructura de coalición y empatía en la que los individuos no tienen un papel dominante ni sumiso (Hare B., 2017).

Sin embargo, algunos estudios sugieren que la estructura social de los bonobos no es ni estrictamente despótica ni completamente igualitaria, sino que se encuentra en un punto intermedio. Por ejemplo, algunos estudios sugieren que aunque los bonobos no tienen una jerarquía social tan clara como otros primates, los individuos de rango superior tienen una ventaja en el acceso a los recursos. Además, aunque los conflictos en la sociedad de los bonobos son generalmente

resueltos pacíficamente, la cooperación y el acicalamiento se dan con mayor frecuencia entre individuos de rango similar, lo que sugiere que todavía hay alguna forma de jerarquía social en su sociedad (Hare B., 2017).

En resumen, la especie con un mayor índice de reciprocidad (IR) fue *Pan paniscus*, catalogado como especie despótica, con un promedio de índice de reciprocidad de 0.77. Seguido de *Cebus capucinus* con un IR promedio de 0.59, la cual se encuentra dentro de la clasificación de las especies igualitarias. Las especies con el IR más bajo fueron *Gorilla gorilla* y *Alouatta guariba* con 0.06 y 0.15 respectivamente, ambas especies despóticas. Sin embargo, hubo muchas especies igualitarias que mostraron un índice de reciprocidad promedio inferior a muchas especies despóticas. Tal es el caso de *Ateles geoffroyi* y *Macaca arctoides*, quienes presentan de los índices más bajos de reciprocidad, en comparación con especies despóticas como *Macaca fuscata* o *Mandrillus sphinx* (Ver tabla 1). Estos datos no coinciden con lo que se esperaba obtener de acuerdo con la teoría del mercado biológico y los supuestos planteados por Leinfelder en el 2001.

Una forma en que estos resultados pueden ser explicados es propuesta por G.R Hosey (2001), con su trabajo “¿Cómo afecta el ambiente del zoológico a los primates en cautiverio?”. Tal como se describió al inicio, la mayoría de los grupos bajo estudio se encontraban en zoológicos u otro tipo de cautiverio, por lo cual es de esperarse que su comportamiento se vea afectado y los resultados observados sean diferentes a lo que se obtendría en los grupos naturales. De acuerdo con Hosey, el comportamiento de los primates no se ve afectado únicamente por una variable, sino por diversas variables independientes relacionadas con el ambiente zoológico que actúan en conjunto.

El autor plantea que las más destacables son tres: 1) La presencia continua de humanos, 2) El espacio restringido y 3) El ser manejados por las personas.

La presencia de los visitantes en los zoológicos o la presencia continua de los investigadores en los laboratorios puede causar que los individuos sean más retraídos, se escondan, se queden inmóviles, se estresen o incluso comiencen a presentar comportamientos anormales o estereotípicos. Las diversas especies de primates que están en un recinto tradicional, suelen incrementar su actividad motriz o sus comportamientos dirigidos a la audiencia (Hosey *et al* 1978). Cuando se examinan las interacciones intra-grupales es común encontrar un aumento en las conductas agonísticas en general, mientras que comportamientos afiliativos como el acicalamiento pueden crecer o decrecer bajo las condiciones de la audiencia (presencia de personas) (Glaston *et al*, 1988 citado por Hosey, 2001). El trabajo concluye un par de puntos importantes en lo que a la presencia de humanos se refiere: 1) La respuesta de los primates a los humanos dependerá de la especie, reflejando diferentes organizaciones sociales y diferentes respuestas al ambiente particulares de cada especie. 2) En algunas situaciones los primates en vida libre si tienen contacto con las personas de manera regular, incluso de ellos suelen obtener comida así que varias especies se sentirán motivadas para tener contacto con humanos.

Hablando ahora sobre el espacio restringido en el que habitan los primates, Hosey plantea que la reducción del espacio físico o un incremento en el número de individuos en un área dada puede dar como resultado un incremento en las agresiones dentro de los grupos. Sin embargo de acuerdo con Southwick (1967) los cambios sociales (i.e. cambio en la composición del grupo social) tienen mayor impacto que los cambios ambientales, en lo que a agresión intra-grupal se refiere. Por lo que se puede hablar de que el espacio reducido en el que se encuentran los grupos de estudio, puede repercutir en los comportamientos agonísticos de los grupos y esto a su vez, influir en los niveles de reciprocidad observados. Lo anterior porque como plantean algunos autores (Terry, 1970; Goosen, 1974; Nieuwenhuijsen & De Waal, 1982), el aseo se emplea también como reductor de tensión, así que en espacios reducidos en lo que hay más agresión pueden presentarse alteraciones en el tiempo dedicado al aseo y ello a su vez influir en los niveles de reciprocidad.

El tercer factor importante que tiene efecto sobre la conducta de los primates, como se dijo anteriormente, es el manejo que se les da en los ambientes de cautividad, tales como el aprovisionamiento de comida y la captura de individuos para marcaje o procedimientos veterinarios. Aquí es de interés particular el aprovisionamiento de comida, ya que tiene repercusiones principalmente en el ámbito social. Los primates en cautiverio son provistos de manera regular con alimento suficiente, por tanto no existe necesidad de que inviertan tiempo y energía en la búsqueda de alimento, es por ello, que en zoológicos se tienen registrados tiempos muy bajos de forrajeo y de alimentación, en comparación con los organismos de vida libre (Britt, 1998). La competencia por la comida es una parte esencial del modelo del Mercado Biológico de Noë y Hammerstein. Es de esperarse que en los ambientes de cautiverio en los que está presente el aprovisionamiento de comida y se busca que todos los individuos dentro de un grupo tengan el mismo acceso al recurso, la competencia por alimento se ve mermada y ello a su vez puede repercutir en la reciprocidad de los individuos, ya que el acceso al alimento no será solo privilegio de las altas jerarquías y entonces el valor que confiere acicalar principalmente a los alfa a cambio de otro tipo de privilegios se ve mermado.

Aunado a lo anterior y retomando lo expuesto en el primer capítulo referente al trabajo de Hemelrick (2002), se sabe que el nivel de encuentros agonísticos dentro de un grupo social está estrechamente relacionado con el tipo de estructura social presente en el grupo social. Entonces, por un lado, el espacio restringido al que se ven sujetos las agrupaciones incrementa las interacciones agresivas, ocasionando que especies igualitarias se comporten de manera más despótica; por otro lado, la competencia por recursos se ve muy reducida gracias al manejo humano, lo que puede estar actuando como un estabilizador de interacciones agonísticas y tener como efecto que especies despóticas se comporten de forma más igualitaria.

Además de lo anteriormente mencionado y retomando las ideas expuestas en el primer capítulo, basadas en el trabajo de Hemelrick (2002), se ha establecido una correlación entre el nivel de encuentros agonísticos en grupos sociales y el tipo de

estructura social presente en dichos grupos. Este hallazgo desencadena un interesante debate que merece una atención más profunda.

En primer lugar, se observa que en grupos sociales con limitaciones de espacio, las interacciones agresivas tienden a aumentar; lo cual lleva a un comportamiento inesperado en algunas especies que, en principio, se consideraban igualitarias; en estos contextos, se comportan de manera más despótica. Lo cual plantea interrogantes importantes sobre cómo la restricción del espacio físico puede influir en la dinámica de poder y la reciprocidad en especies con estructuras sociales previamente consideradas igualitarias.

Por otro lado, la intervención humana en la gestión de recursos lleva a una reducción significativa de la competencia por estos recursos. Lo cual puede estar actuando como un estabilizador en las interacciones agonísticas, lo que, paradójicamente, podría estar llevando a especies previamente catalogadas como despóticas a exhibir un comportamiento más igualitario.

En resumen, los resultados de Hemelrick (2002), Hosey (2001) y otros estudios relacionados subrayan la complejidad de las interacciones agonísticas en grupos de primates y la influencia que factores aparentemente externos presentes en el ambiente de cautiverio, como el espacio y la gestión de recursos, pueden tener en la expresión de la reciprocidad y la dinámica social. Explorar estas dinámicas más a fondo es esencial para una comprensión más completa de la evolución de la reciprocidad en primates."

Sin embargo, no todas las especies estudiadas se encontraban bajo condiciones de cautiverio, sin embargo algunos de los primates de vida libre tampoco mostraron los índices de reciprocidad que se esperaban de acuerdo a su tipo de estructura social. De acuerdo con Hinde (1976) las relaciones sociales están dadas por los siguientes factores:

- Clases de edad esto es relaciones adulto adulto juvenil juvenil adulto infante juvenil infante.
- Clases de sexo se refiere a las relaciones macho macho hembra y hembra macho.
- Kinship o parentesco. Donde las relaciones varían dependiendo de si son familiares o no.
- Rango social que hace referencia a las relaciones entre individuos dominantes y subordinados.

Analizar la estructura social de una población de la manera propuesta por este autor requiere información detallada sobre las interacciones entre los miembros individuales de un grupo lo que no siempre es posible para todos los grupos de primates estudiados. Es importante aclarar que las condiciones de cautiverio no son la única explicación de por qué no se obtuvieron los resultados esperados. Como se observó en el caso de *Sapajus apella*, es común que los juveniles no participen en las diadas de acicalamiento, por lo que se puede decir que la composición de edades de los grupos sociales influye en los índices de reciprocidad suficientemente para no observar la reciprocidad esperada de acuerdo con el tipo de estructura social. Esto se ve respaldado por lo que plantea Butovskaya (1994) quien encontró que las clases de edad influyen de manera significativa en las preferencias al elegir a qué individuo acicalar.

El modelo del mercado biológico de Noë y Hammerstein y los supuestos obtenidos a partir de ahí por Leinfelder (2001) puede que se cumplan de manera más precisa en especies en ambientes naturales, sin embargo resulta una manera un tanto reduccionista de verlo, ya que en la conducta recíproca de los primates no humanos influyen muchos más factores más que solo la demarcación de la jerarquía. Los resultados son equivalentes a los obtenidos por Leinfelder al estudiar un grupo de babuinos en cautiverio, pues no encontró que hubiera una relación

significativa entre el rango social y la cantidad de acicalamiento que reciben o qué tan recíproca es la especie de acuerdo con la demarcación de su jerarquía.

Conclusión

Se encontraron diferencias significativas entre los índices de reciprocidad de las especies despóticas y de las especies igualitarias. Sin embargo, la diferencia observada no se apega a lo esperado de acuerdo con el modelo del mercado biológico. Esto se explica, por un lado, debido a que la mayoría de los grupos analizados se encontraban en condiciones de cautiverio, en las cuales los factores como la presencia continua de humanos, el espacio restringido y el ser manejados por las personas juega un papel importante en el comportamiento de los primates, marcando una distinción conductual de lo que se observaría en los grupos naturales. El modelo del mercado biológico precisamente habla de lo que se espera en las poblaciones en vida libre, por tanto es entendible que no se cumpla lo estipulado.

Por otro lado, resulta importante que al analizar la reciprocidad de las especies no se considere únicamente el tipo de estructura social, ya que este comportamiento, como muchos otros, está influenciado por una amplia gama de factores como la composición de edades y sexos tanto dentro de un grupo como dentro de las diadas de acicalamiento, es por ello que también hay que considerar el ambiente, el parentesco existente entre los individuos, el tamaño del grupo entre otros.

Por lo tanto resulta de importancia realizar un estudio más integral que contemple los factores anteriormente mencionados como predictores de la conducta recíproca en los primates, ya que al involucrar un único factor como fue la estructura social no se obtienen resultados que demuestren la existencia de una correlación entre el índice de reciprocidad y el tipo de estructura social de los grupos de primates.

Referencias bibliográficas

Allanic, M., Hayashi, M., & Matsuzawa, T. (2020). Investigating the Function of Mutual Grooming in Captive Bonobos (*Pan paniscus*) and Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Folia Primatologica*, 91(5), 481-494.

<https://doi.org/10.1159/000506308>

Alberts, S. C., Altmann, J., & Wilson, M. L. (1996). Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Animal Behaviour*, 51(6), 1269-1277.

Barrett, L., Henzi, S. P., Weingrill, T., Lycett, J. E., & Hill, R. A. (2013). Market effects on grooming interactions in wild female baboons. *Animal Behaviour*, 85(1), 203-209.

Barrett L, Henzi SP, Weingrill T, Hill RA. (1999). Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proc R Soc Lond B* 266:665-670.

Barrett L, Henzi SP, Weingrill T, Lycett JE, Hill RA. (2000). Female baboons do not raise the stakes but they give as good as they get. *Anim Behav* 59:763-770.

Barrett L, Henzi SP. (2001). The utility of grooming in baboon troops. In: Noë R, van Hooff JARAM, editors. *Economics in nature. Social dilemmas and biological markets*. Cambridge University Press.

Bicca-Marques, J. C. (2003). *Alouatta guariba*. *Mammalian Species*, 726, 1-7. doi: 10.1644/1545-1410(2003)726<0001:ag>2.0.co;2

- Bicca-Marques, J. C., & Calegari-Marques, C. (1995). The role of cooperation in the survival of wild groups of black howler monkeys (*Alouatta caraya*). *International Journal of Primatology*, 16(5), 811-833. doi: 10.1007/bf02700131
- Boccia, M. L., Reite, M., & Kaemingk, K. (1989). Relationships between adult female and infant Bonnet macaques (*Macaca radiata*) in a captive group. *Primates*, 30(1), 71-82.
- Boesch, C. (1996). The emergence of cultures among wild chimpanzees. *Proceedings of the British Academy*, 88, 251-268.
- Boesch, C., Kohou, G., Néné, H., & Vigilant, L. (2006). Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Taï forest. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(1), 103-115. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20341>
- Brent, L. (2011). A comparison of the behaviour of wild and captive primates: issues and research priorities. *Applied Animal Behaviour Science*, 133(3-4), 87-96.
- Boinski, S. (1999). The social organizations of the squirrel monkey: Implications for ecological models of social evolution. *Evolutionary Anthropology*, 8(3), 101-112.
- Boinski, S. (2000). *Cebus capucinus* (tufted capuchin). En *The Handbook of the Mammals of the World*. Volume 3. Primates (pp. 203-224). Lynx Edicions.

Bramblett, C. A. (1984). *El comportamiento de los primates: Pautas y perspectivas*. Fondo de Cultura Economica.

Campenni, M., Manciooco, A., Vitale, A., & Schino, G. (2015). Exchanging grooming, but not tolerance and aggression in common marmosets (*Callithrix jacchus*): Reciprocity in Marmosets. *American Journal of Primatology*, 77(2), 222-228. <https://doi.org/10.1002/ajp.22324>

Carne, C., Wiper, S., & Semple, S. (2011). Reciprocation and interchange of grooming, agonistic support, feeding tolerance, and aggression in semi-free-ranging Barbary macaques. *American Journal of Primatology*, 73(11), 1127-1133. <https://doi.org/10.1002/ajp.20979>

Carter, G. (2014). The Reciprocity Controversy. *Animal Behavior and Cognition*, 1(3), 368. <https://doi.org/10.12966/abc.08.11.2014>

Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1977). The organization of grooming in wild baboons. *Journal of Zoology*, 183(3), 213-

Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1990). *How monkeys see the world: Inside the mind of another species*. University of Chicago Press.

- Cooper, M. A., & Bernstein, I. S. (2000). Social grooming in assamese macaques (*Macaca assamensis*). *American Journal of Primatology*, 50(1), 77-85. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(200001\)50:1<77::AID-AJP7>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(200001)50:1<77::AID-AJP7>3.0.CO;2-R)
- Crofoot, M. C., Rubenstein, D. I., Maiya, A. S., & Berger-Wolf, T. Y. (2011). Aggression, grooming and group-level cooperation in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*): Insights from social networks. *American Journal of Primatology*, 73(8), 821-833. <https://doi.org/10.1002/ajp.20959>
- Dunbar, R. I. M. (1991). Functional Significance of Social Grooming in Primates. *Folia Primatologica*, 57(3), 121-131. <https://doi.org/10.1159/000156574>
- Dunbar, R. I. M. (2010). The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(2), 260-268.
- Dunbar, R. I. M. (1988). *Primate social systems*. Cornell University Press.
- Fietz, J., Zischler, H., Claudia Schwiegk, Tomiuk, J., Kathrin H. Dausmann, & Ganzhorn, J. U. (2000). High Rates of Extra-Pair Young in the Pair-Living Fat-Tailed Dwarf Lemur, *Cheirogaleus medius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(1), 8-17. <http://www.jstor.org/stable/4601851>
- Foster, M. W., Gilby, I. C., Murray, C. M., Johnson, A., Wroblewski, E. E., & Pusey, A. E. (2009). Alpha male chimpanzee grooming patterns: Implications for dominance “style”. *American Journal of Primatology*, 71(2), 136-144. <https://doi.org/10.1002/ajp.20632>

Fragaszy, D. M., & Visalberghi, E. (2004). Socially biased learning in monkeys. *Learning & Behavior*, 32(1), 24-35.

Fruth, B., & Hohmann, G. (2018). Social organization and cooperation in wild bonobos (*Pan paniscus*). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 27(6), 262-275. doi: 10.1002/evan.21724

Guan, Z.-H., Huang, B., Ning, W.-H., Ni, Q.-Y., Sun, G.-Z., & Jiang, X.-L. (2013). Significance of grooming behavior in two polygynous groups of western black crested gibbons: Implications for understanding social relationships among immigrant and resident group members: Significance of Grooming Behavior in Gibbon. *American Journal of Primatology*, n/a-n/a.
<https://doi.org/10.1002/ajp.22178>

Harcourt, A. H., de Waal, F. B. M., & Whiten, A. (Eds.). (2000). Copying and conformity in apes and humans. Routledge.

Hare, B. (2017). *Bonobos: Unique in Mind, Brain, and Behavior*. Oxford University.

Hemelrijk, C. K. (2002). Self-Organization and Natural Selection in the Evolution of Complex Despotic Societies. *The Biological Bulletin*, 202(3), 283-288.
<https://doi.org/10.2307/1543480>

Hemelrijk, C. K., & Luteijn, M. J. (2017). Reciprocation and interchange of grooming, agonistic support, feeding tolerance, and aggression in semi-free-ranging Barbary macaques. *American Journal of Primatology*, 79(1), e22570. doi: 10.1002/ajp.22570

Hemelrijk, C. K., & Luteijn, J. M. (2017). Reciprocity in grooming time in macaques. *Animal Behaviour*, 130, 25-30.

Hinde, R. A. (1976). Interactions, Relationships and Social Structure. *Man*, 11(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2800384>

Kaburu, S. S. K., & Newton-Fisher, N. E. (2015). Egalitarian despots: Hierarchy steepness, reciprocity and the grooming-trade model in wild chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 99, 61-71. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.10.018>

Kanngiesser, P., Sueur, C., Riedl, K., Grossmann, J., & Call, J. (2011). Grooming network cohesion and the role of individuals in a captive chimpanzee group. *American Journal of Primatology*, 73(8), 758-767. <https://doi.org/10.1002/ajp.20914>

Kappeler, P. M., & Van Schaik, C. P. (2002). Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology*, 23(4), 707-740. <https://doi.org/10.1023/A:1015520830318>

Kinzey, W. G., & Wright, P. C. (1982). Grooming behavior in the titi monkey (*Callicebus torquatus*). *American Journal of Primatology*, 3(1-4), 267-275.

<https://doi.org/10.1002/ajp.1350030124>

Leca, J. B., Gunst, N., Thierry, B., & Petit, O. (2010). Resource defense and inter-group aggression in primates: a multi-level approach of social relationships. *Primates*, 51(2), 81-90.

Leinfelder, I., de Vries, H., Deleu, R., & Nelissen, M. (2001). Rank and grooming reciprocity among females in a mixed-sex group of captive hamadryas baboons. *American Journal of Primatology*, 55(1), 25-42.

<https://doi.org/10.1002/ajp.1036>

Machanda, Z. P., Gilby, I. C., & Wrangham, R. W. (2014). Mutual grooming among adult male chimpanzees: The immediate investment hypothesis. *Animal Behaviour*, 87, 165-174. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.028>

Matheson, M. D., & Bernstein, I. S. (2000). Grooming, social bonding, and agonistic aiding in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 51(3), 177-186.

[https://doi.org/10.1002/1098-2345\(200007\)51:3<177::AID-AJP2>3.0.CO;2-K](https://doi.org/10.1002/1098-2345(200007)51:3<177::AID-AJP2>3.0.CO;2-K)

Mallapur, A., Choudhury, B. C., & Baskaran, N. (2005). Stereotypic behaviour and welfare of captive animals: a review. *Indian Journal of Animal Sciences*, 75(12), 1353-1364.

Molesti, S., & Majolo, B. (2017). Evidence of direct reciprocity, but not of indirect and generalized reciprocity, in the grooming exchanges of wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *American Journal of Primatology*, 79(9), e22679.
<https://doi.org/10.1002/ajp.22679>

Nakamichi, M., & Koyama, N. (1997). Social relationships among free-ranging females in a provisioned troop of Japanese macaques at Katsuyama. *International Journal of Primatology*, 18(3), 433-450.

Nakamura, M. (2000). Is human conversation more efficient than chimpanzee grooming?: Comparison of clique sizes. *Human Nature*, 11(3), 281-297.
<https://doi.org/10.1007/s12110-000-1014-2>

Nakamura, M. (2003). 'Gatherings' of social grooming among wild chimpanzees: Implications for evolution of sociality. *Journal of Human Evolution*, 44(1), 59-71.
[https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(02\)00194-X](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(02)00194-X)

Nirmal, N. (2021). *Chasing Macaques* [Primateology conference]. Global Virtual Primatology Conference 2021, Central Washington University.

https://www.youtube.com/watch?v=vWUvMzj9A74&list=PLz22OUdrB73JKulN_J_jm2g_Vrh6h8qGs5&index=6&t=189s

Novak, M. A., & Suomi, S. J. (1988). Psychological well-being of primates in captivity. *American Psychologist*, 43(10), 765-773.

Nowak, R. 1999. *Walker's Mammals of the World, Sixth Edition*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.

Pastor-Nieto, R. (2001). Grooming, kinship, and co-feeding in captive spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Zoo Biology*, 20(4), 293-303.
<https://doi.org/10.1002/zoo.1029>

Perry, S. (2018). Capuchin monkeys. *Current Biology*, 28(11), R654-R658.

Perry, S., Baker, M., Fedigan, L. M., Gros-Louis, J., Jack, K. M., MacKinnon, K. C., ... & Panger, M. (2019). Dominance in primates revisited: individual and social predictors of dominance rank. *Evolutionary Anthropology*, 28(6), 284-303.

Robbins, M. M. (2009). Gorillas: diversity in ecology and behavior. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 18(3), 83-94.

Rubenstein, D. I., & Rubenstein, D. R. (2013). Social Behavior. En *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 571-579). Elsevier.

<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00126-X>

Schino, G., Di Giuseppe, F., & Visalberghi, E. (2009). Grooming, rank, and agonistic support in tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 71(2), 101-105. <https://doi.org/10.1002/ajp.20627>

Schino, G., & Pellegrini, B. (2009). Grooming in mandrills and the time frame of reciprocal partner choice. *American Journal of Primatology*, 71(10), 884-888. <https://doi.org/10.1002/ajp.20719>

Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65(4), 671-698. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90015-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90015-7)

Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1984). Grooming, alliances, and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308(5965), 541-543.

Silk, J. B. (2007). Social components of fitness in primate groups

Swedell, L. (2012). Primate Sociality and Social Systems. *Nature Education Knowledge*,3(10).

<https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/primate-sociality-and-social-systems-58068905/>

Ventura, R., Majolo, B., Koyama, N. F., Hardie, S., & Schino, G. (2006). Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: Grooming, cofeeding, and

agonistic support. *American Journal of Primatology*, 68(12), 1138-1149.

<https://doi.org/10.1002/ajp.20314>

De Waal, F. B., & Luttrell, L. M. (1988). Mechanisms of social reciprocity in three primate species: Symmetrical relationship characteristics or cognition?. *Ethology and Sociobiology*, 9(2-4), 101-118.

Watts, D. P. (2010). The causes and consequences of variation in gorilla social structure. In *Primates in perspective* (pp. 219-233). Oxford University Press.

West, S. A., Griffin, A. S., & Gardner, A. (2007). Social semantics: Altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2), 415-432.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>

Xia, D., Li, J., Garber, P. A., Sun, L., Zhu, Y., & Sun, B. (2012). Grooming Reciprocity in Female Tibetan Macaques *Macaca Thibetana*: Grooming Reciprocity in Female Tibetan Macaques. *American Journal of Primatology*, 74(6), 569-579.
<https://doi.org/10.1002/ajp.21985>

Xia, D.-P., Li, J.-H., Garber, P. A., Matheson, M. D., Sun, B.-H., & Zhu, Y. (2013).

Grooming reciprocity in male Tibetan macaques: Grooming Reciprocity in Male *Macaca thibetana*. *American Journal of Primatology*, 75(10), 1009-1020.

<https://doi.org/10.1002/ajp.22165>

Yamamoto, S., & Takimoto, A. (2012). Empathy and Fairness: Psychological

Mechanisms for Eliciting and Maintaining Prosociality and Cooperation in Primates. *Social Justice Research*, 25(3), 233-255.

<https://doi.org/10.1007/s11211-012-0160-0>

Anexos

Anexo I: Bibliografía de los datos recabados

| Bibliografía | Especie | DOI |
|--|--------------------------------|--|
| <p>Ahumada, J. A. (1992). Grooming behavior of spider monkeys (<i>Ateles geoffroyi</i>) on barro colorado Island, Panama. <i>International Journal of Primatology</i>, 13(1), 33-49</p> | <p><i>Ateles geoffroyi</i></p> | <p>https://doi.org/10.1007/BF02547726</p> |
| <p>Butovskaya, M. L., Kozintsev, A. G., & Kozintsev, B. A. (1994). The structure of affiliative relations in a primate community: Allogrooming in stumptailed macaques (<i>Macaca arctoides</i>). <i>Human Evolution</i>, 9(1), 11-23.</p> | <p><i>Macaca arctoides</i></p> | <p>https://doi.org/10.1007/BF02438136</p> |
| <p>Chiarello, A. G. (1995). Grooming in brown howler monkeys, <i>Alouatta fusca</i>. <i>American Journal of Primatology</i>, 35(1), 73-81.</p> | <p><i>Alouatta fusca</i></p> | <p>https://doi.org/10.1002/ajp.1350350107</p> |

| | | |
|---|------------------------------------|--|
| <p>Idani, G. (1991). Social Relationships between Immigrant and Resident Bonobo (<i>Pan paniscus</i>) Females at Wamba. <i>Folia Primatologica</i>, 57(2), 83–95.</p> | <p><i>Pan paniscus</i></p> | <p>https://doi.org/10.1159/000156568</p> |
| <p>Izawa, K. (1980). Social behavior of the wild black-capped Capuchin (<i>Cebus apella</i>). <i>Primates</i>, 21(4), 443–467.</p> | <p><i>Sapajus apella</i></p> | <p>https://doi.org/10.1007/BF02373834</p> |
| <p>Kinzey, W. G., & Wright, P. C. (1982). Grooming behavior in the titi monkey (<i>Callicebus torquatus</i>). <i>American Journal of Primatology</i>, 3(1–4), 267–275.</p> | <p><i>Cheracebus torquatus</i></p> | <p>https://doi.org/10.1002/ajp.1350030124</p> |
| <p>Meder, V. A. (1986). Soziale Beziehungen in einer Gruppe von Flachlandgorillas (<i>Gorilla g. Gorilh</i>) in Gefangenschaft.</p> | <p><i>Gorilla gorilla</i></p> | <p>NA</p> |
| <p>Mehlman, P. T., & Chapais, B. (1988). Differential effects of kinship, dominance, and the mating season on female allogrooming in a captive group of <i>Macaca fuscata</i>. <i>Primates</i>, 29(2), 195–217.</p> | <p><i>Macaca fuscata</i></p> | <p>https://doi.org/10.1007/BF02381122</p> |
| <p>Pereira, A. S., Rebelo, I. D., Casanova, C., Lee, P. C., & Louca, V. (2019). The dynamics of grooming interactions: Maintenance</p> | <p><i>Mandrillus pshinx</i></p> | <p>https://doi.org/10.7717/peerj.6332</p> |

| | | |
|---|-------------------------------|--|
| <p>of partner choice and the consequences of demographic variation for female mandrills. <i>PeerJ</i>, 7, e6332.</p> | | |
| <p>Perry, S. (1996). Female-female social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, <i>Cebus capucinus</i>. <i>American Journal of Primatology</i>, 40(2), 167-182.</p> | <p><i>Cebus capucinus</i></p> | <p><a href="https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)40:2<167::AID-AJP4>3.0.CO;2-W">https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)40:2<167::AID-AJP4>3.0.CO;2-W</p> |
| <p>Vervaecke, H., De Vries, H., & Van Elsacker, L. (2000). THE PIVOTAL ROLE OF RANK IN GROOMING AND SUPPORT BEHAVIOR IN A CAPTIVE GROUP OF BONOBO (PAN PANISCUS). <i>Behaviour</i>, 137(11), 1463-1485.</p> | <p><i>Pan paniscus</i></p> | <p>https://doi.org/10.1163/156853900502673</p> |

Anexo II: Resultados estadísticos del meta análisis

| | Estimado | SE | Z | P | Límite inf. | Límite sup. |
|-----------------|----------|--------|--------|-------|-------------|-------------|
| inscript | 0.1736 | 0.099 | 1.753 | 0.079 | -0.0205 | 0.367 |
| ESI | 0.173 | 0.1804 | 0.9619 | 0.331 | -0.18 | 0.527 |

- A. Resultados del modelo de efectos aleatorios. (Inscript: intercepción del modelo de efectos aleatorios(variables predictoras=0), ESI: Tamaño del efecto estandarizado.)

| Log. verosim. | Deviance | AIC | BIC | AICc |
|---------------|----------|--------|--------|--------|
| 0.2732 | -0.5465 | 5.4535 | 6.3613 | 9.4535 |

- B. Resultados del modelo de efectos mixtos. $k=12$, Tau^2 : REML, $\text{SE}=0.032$ (Log. verosim: Logaritmo de verosimilitud, Deviance: medida de discrepancia entre modelo ajustado y modelo saturado, AIC: Criterio de información de Akaike, BIC: Criterio de Información bayesiano, AICc: criterio de información de Akaike corregido.)

Pruebas de Wilcoxon

| p | W |
|-------------|-------|
| 1.232 e-0.5 | 28143 |

- A. Comparación entre los índices de reciprocidad de las especies igualitarias con las especies despóticas.

| Especie | p | W |
|--------------|----------|--------|
| Igualitarias | 0.0016** | 33092 |
| Despóticas | 0.5265 | 4165.5 |

- B. acicalamiento dado contra acicalamiento recibido con datos de frecuencia.

| Especie | p | W |
|--------------|--------|-----|
| Igualitarias | 0.5628 | 244 |

| | | |
|------------|--------|--------|
| Despóticas | 0.4223 | 375110 |
|------------|--------|--------|

C. Comparación de acicalamiento dado contra acicalamiento recibido con datos de duración.

Anexo III: Biología de las especies incluídas en el estudio

Mandríl (*mandrillus sphinx*)

Taxonomía: Perteneciente a la familia Cercopithecidae que divergió hace aproximadamente hace 24.9 millones de años. Esta familia incluye una amplia variedad de primates del Viejo Mundo, que se encuentran principalmente en África y Asia.

Características físicas: Tienen un cuerpo grande y robusto recubierto de pelaje marrón con tonos amarillentos en la barbilla y cabeza. El rostro y manos están desprovistas de pelo. La piel en la zona facial es de color azul brillante y la nariz, manos y glúteos de colores rosa o rojizo. Los machos suelen ser más grandes que las hembras y pueden alcanzar un tamaño de hasta 75 cm de longitud y pesar alrededor de 30 kg, mientras que las hembras muestran un tamaño promedio de alrededor de 50 cm de longitud y pesan alrededor de 10-15 kg. Adicionalmente poseen colmillos caninos largos y curvados que son más prominentes en los machos adultos y poseen un saco facial que puede hincharse para mostrar emociones o para comunicarse con otros mandriles (Nowak R, 1999).

Hábitat: Los mandriles son nativos de África central y occidental, y se encuentran en una variedad de hábitats, que incluyen selvas tropicales, bosques húmedos, pantanos y sabanas.

Dieta: Los mandriles son omnívoros y su dieta es variada. Se alimentan de frutas, hojas, brotes, raíces, insectos, pequeños vertebrados y, en ocasiones, carroña.

Locomoción y hábitos: estos primates son de hábitos diurnos. Pasan tiempo en los árboles para buscar alimento, descansar y dormir, gran parte de su actividad se lleva a cabo en el suelo. Son excelentes trepadores y saltadores, lo que les permite moverse ágilmente entre las ramas, pero también son capaces de caminar a cuatro patas en el suelo de manera eficiente. Por lo tanto son considerados terrestres y semi arborícolas.

Estructura social y vida en grupo: Viven en grupos llamados "tropas", que pueden estar formados por decenas o incluso cientos de individuos, estas suelen estar lideradas por un macho dominante, que es el único que se reproduce en el grupo. Las hembras y los machos subordinados forman parte de la tropa y ayudan en la crianza de las crías. Como su estructura social tiene escalones jerárquicos bien definidos, se le cataloga como una especie despótica.

Macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*)

Taxonomía: Pertenecientes a la familia Cercopithecidae que divergió hace aproximadamente 24.9 MA, esta especie está incluida en el género *Macaca*, dentro del cual divergió hace alrededor de 4.21 MA.

Características físicas: A diferencia de otros macacos ellos poseen una cola muy corta, también llamada rabo. Son de tamaño mediano, teniendo las hembras una longitud de entre 48.5 y 58.5 cm de largo y los machos 51.7-65 cm (sin contar la cola). Llegan a pesar entre 7.5 y 10 kg dependiendo del sexo (machos suelen ser más grandes que las hembras). Su pelaje es marrón oscuro y con una cola casi sin pelo. Su cara está desprovista de pelaje y su piel tiene tonalidades rojas y negras. El cerebro de un adulto pesa aproximadamente 104 g

Hábitat: Se encuentran en bosques bajos, monzónicos, secos y de montaña. Mayoritariamente habitan en densos bosques, sin embargo hay registros cerca de asentamientos humanos.

Dieta: frutas, semillas, flores, brotes de hojas, huevos y algunos animales pequeños (insectos y aves principalmente).

Locomoción y hábitos: Son cuadrúpedos de hábitos arborícolas y terrestres.

Estructura social y vida en grupo: Viven en grupos multi-macho multi-hembra que llegan a ser de hasta 60 individuos. Tienen una estructura jerárquica que se establece mediante interacciones agonísticas como morder y golpear, pero no suelen escalar mucho. A comparación de otras especies de macacos, los cola de muñón tienen comportamiento bastante pacífico y se les cataloga dentro de las especies con estructura social igualitaria. (Maestriperi, 1996).

Macaco japonés (*Macaca fuscata*)

Taxonomía: Esta especie divergió dentro del género *Macaca* hace aproximadamente 3.18 MA.

Características físicas: Su pelaje es café grisáceo, la piel de su rostro es bastante roja y poseen una cola corta. Su tamaño varía entre 47.2 y 60 cm (en las hembras) y 53.5 y 60.7 cm (en machos). El largo de la cola se encuentra entre los 7 y 12 cm.

Hábitat: Como su nombre lo indica, son endémicos de Japón. Encontrándose en los bosques caducifolios, latifoliados y perennifolios. Son la especie de primates no humanos que habita más al norte.

Dieta: Frutas, semillas, hojas, hongos, corteza, huevos y algunos invertebrados

Locomoción y hábitos: Son diurnos, cuadrúpedos y de hábitos tanto arbóreos como terrestres.

Estructura social y vida en grupo: Grupos multi-macho multi-hembra, donde las hembras (regularmente) superan en número 3 :1 a los machos. Contrario a lo que se esperaría por la cantidad de hembras que suelen componer los grupos, la autora (CITA) catalogó a *Macaca fuscata* como una especie despótica; esto debido a que entre las hembras existe una jerarquía sumamente demarcada, lo que lleva a las crías a heredar el rango de su madre.

Bonobo (*Pan paniscus*)

Taxonomía: Especie perteneciente a la familia Hominoidea, incluida en el género Pan (antes Chimpensee) que se diversificó durante el mioceno tardío (hace aproximadamente 8.4 MA).

Características físicas: Son corpulentos y de tamaño considerable. Las hembras miden entre 70 y 76 cm y los machos entre 73 y 83 cm; su peso varía entre los 31 y 39 kg (Rowe,1986). Tienen la cara negra desde que nacen. Su pelaje es negro y no tan abundante.

Su capacidad craneal es de aproximadamente 350 cm³ y 345 cm³ (machos y hembras respectivamente).

Hábitat: Se distribuye en los bosques tropicales lluviosos de África.

Dieta: Se alimenta de frutos, hierbas, hojas, trufas, miel y algunos animales pequeños (insectos, gusanos, mamíferos, aves y reptiles).

Locomoción y hábitos: Son primates diurnos de hábitos terrestres y arborícolas. Suelen alimentarse en la tierra. Caminan utilizando sus cuatro extremidades y ocasionalmente se yerguen y se desplazan de manera bípeda.

Estructura social y vida en grupo: Sus grupos son multimacho- multihembra y comunmente muy poco hostiles entre ellos y se reconcilian más que en chimpancés. Se han registrado tropas desde 50 hasta 200 individuos. (Rowe, 1986). Al ser una especie con grupos compuestos por muchas hembras, se considera una especie muy igualitaria, i. e con una jerarquía poco demarcada (CITA) .

Gorila (*Gorilla gorilla*)

Taxonomía: Pertenece a la familia Hominoidea con su propio género: Gorilla. La cual divergió hace aproximadamente 8.99 MA.

Características físicas: Simios de gran tamaño, pelo negro y oscuro y generalmente plateado en la zona dorsal. Pesan aproximadamente 97.7 kg y 159 kg (machos y hembras respectivamente).

Hábitat: Bosques de montaña y de bambú.

Dieta: Principalmente hojas y brotes. También consumen madera, raíces, flores, animales (insectos, moluscos y larvas).

Locomoción y hábitos: Son cuadrúpedos y bípedos de manera muy limitada. Son de hábitos terrestres aunque son buenos escaladores. A medida que su edad aumenta los hábitos arborícolas se van perdiendo.

Estructura social y vida en grupo: Sus grupos se componen generalmente de un macho y un harem de hembras, aunque existen registros de grupos con 2 o más machos adultos. Al ser un grupo con muchas hembras entra en la categoría de

especie igualitaria. De acuerdo con Rowe (1986) aunque el macho es dominante por sobre las hembras, dentro de éstas últimas no existe una jerarquía discernible.

Títí de collar (*Cheracebus torquatus*)

Taxonomía: antes incluida dentro del Género *Callicebus* (Thomas, 1903), el nuevo nombre fue implementado a partir del 2016 por Byrne *et al.*

Características físicas: se conoce comúnmente como títí de collar por el anillo de pelo blanco alrededor de su cuello. El resto de su pelaje es oscuro (negro o café) y en las manos pelo amarillento. Todo el cuerpo está cubierto de pelo a excepción de la cara, cuya piel es negra.

Son animales muy pequeños, midiendo aproximadamente 32.5 y 33.1 cm (hembras y machos respectivamente). La longitud de su cola puede variar entre 45 y 48 cm. Pesan entre 1100 y 1500 g.

Hábitat: Se encuentran en bosques primarios y secundarios en Brasil, Colombia y Venezuela.

Dieta: principalmente frutas y semillas. También hojas y algunos animales (principalmente insectos).

Locomoción y hábitos: son una especie diurna de hábitos arbóreos. Se desplazan en cuatro extremidades y se suspenden con ayuda de su cola.

Estructura social y vida en grupo: viven en grupos de 2 a 6 individuos aunque generalmente se establecen en parejas monógamas. Por lo tanto no existe una jerarquía demarcada así que es una especie igualitaria en vida libre.

Capuchino cariblanco (*Cebus capucinus*)

Taxonomía: Esta especie divergió dentro de la familia Cebinae hace aproximadamente 1.26 MA. Se encuentran clasificados dentro del grupo de capuchinos gráciles

Características físicas: Cuerpo cubierto de pelo oscuro, a excepción de la garganta y hombros que presentan una coloración blanca-amarillenta. Miden entre 33 y 45 cm y su cola algo equivalente (entre 35 y 55 cm). Pesan aproximadamente 2.7-3.8 kg y su cerebro 7.9 g.

Hábitat: Se encuentran en los bosques lluviosos de centro américa.

Dieta: Se alimentan principalmente de frutos y hojas.

Locomoción y hábitos: Son cuadrúpedos de hábitos diurnos y principalmente arbóreos.

Estructura social y vida en grupo: Sus grupos son multi-macho multi-hembra, mayoritariamente compuestos por hembras.

Mono maicero o capuchino cabeza dura (*Sapajus apella*)

Taxonomía: Anteriormente se encontraba dentro del género *Cebus*, hasta que se hizo la distinción entre capuchinos gráciles y robustos (Lynch Alfaro, 2006). Divergió dentro de la familia Cebinae hace 0.43 MA aproximadamente.

Características físicas: Poseen una cresta oscura, su cuerpo está cubierto de pelo oscuro y grueso, en su cara desprovista de pelo la piel es oscura y grisácea. Miden entre 35 y 49 cm de largo y su cola entre 37 y 49 cm. El cerebro de un adulto puede pesar aproximadamente 71g.

Hábitat : Se encuentran en bosques lluviosos primarios y secundarios al norte y centro de Sudamérica.

Dieta: Principalmente de frutos y semillas. También néctar, huevos y presas animales (insectos, aves, reptiles y pequeños mamíferos).

Locomoción y hábitos: especie diurna que se desplaza en cuatro patas y de hábitos principalmente arborícolas.

Estructura social y vida en grupo: Viven en grupos multi macho multi hembra en proporciones equivalentes, de entre 8 a 14 individuos. Dentro de los grupos un macho es dominante sobre todos, sin embargo entre los demás no existe una jerarquía muy demarcada, por lo que puede catalogarse como igualitaria.

Mono araña de cabeza negra (*Ateles geoffroyi*)

Taxonomía: El género *ateles* divergió dentro de la familia *Atelidae* hace aproximadamente 0.58 MA. Actualmente la especie *Ateles geoffroyi* cuenta con cuatro subespecies. (*A. geoffroyi ornatus*, *A. geoffroyi yucatanensis*, *A. geoffroyi*, *A. geoffroyi vellerosus* y *A. geoffroyi frontatus*).

Características físicas: Tienen un pelaje oscuro que puede variar de negro a café, dependiendo de la subespecie, no obstante, las extremidades suelen ser

negras. Miden entre 30 y 63 cm de largo. La longitud de la cola puede doblar el tamaño del cuerpo, llegando a medir entre 63 y 84 cm. Pueden pesar entre 6 y 9 kg, dependiendo de su sexo, ya que los machos tienden a ser más pesados que las hembras.

Hábitat: Se encuentran en los bosques perennifolios, bosques semi-caducifolio y bosque de manglar. Desde México hasta Panamá.

Dieta: Principalmente frutas y semillas. También consumen flores, hojas tiernas y maduras e incluso algunas presas animales.

Locomoción y hábitos: diurnos, cuadrúpedos, principalmente arborícolas.

Estructura social y vida en grupo: Forman grupos de fisión-fusión. La comunidad se divide en subgrupos cuando los recursos escasean. Usualmente se encuentran en grupos de 4 a 35 individuos.

Mono aullador de pelo rojo (*Alouatta guariba*)

Taxonomía: El género *Alouatta* divergió dentro de la familia Atelidae hace aproximadamente 0.58 MA.

Características físicas: Poseen un pelaje café rojizo que cubre todo el cuerpo, a excepción de la cara, la cual presenta piel oscura. Pesan entre 4 y 7 kg y miden entre 56 y 92 cm de largo.

Hábitat: Se encuentran en las selvas altas del sureste de Brasil y extremo noreste de Argentina.

Dieta: Principalmente frutas maduras y hojas.

Locomoción y hábitos: Es de hábitos diurnos y arborícolas.

Estructura social y vida en grupo: Vive en pequeños grupos formados por 2 a 12 individuos de ambos sexos y diversas edades, liderados por un macho dominante. Es una especie de naturaleza despótica pues en los grupos la jerarquía está muy demarcada (Bramlet, 1984)