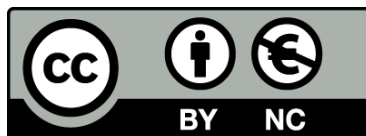




UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Estructura social y estilos de dominancia en *Macaca tonkeana* y *Macaca fascicularis*

Laura Mármol Gómez



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement- NoComercial 4.0. Espanya de Creative Commons**.

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento - NoComercial 4.0. España de Creative Commons**.

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0. Spain License**.

**Estructura social y estilos de
dominancia en *Macaca tonkeana* y
*Macaca fascicularis***



Laura Mármol Gómez
Tesis doctoral, 2020

Programa de Doctorat en Biodiversitat (HDK04)

**Estructura social y estilos de dominancia
en *Macaca tonkeana* y *Macaca fascicularis*.**

Memoria presentada por

Laura Mármol Gómez

para optar al grado de Doctora por la Universidad de
Barcelona

Barcelona, julio de 2020

La doctoranda,

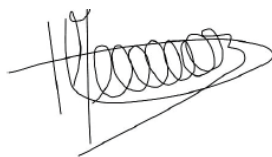


Laura Mármol Gómez

Las directoras de la tesis,

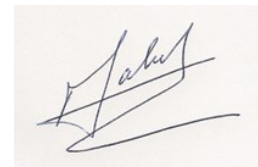


Dra.
Ruth Dolado Guivernau



Dra.
Hélène Meunier

El tutor de la tesis,



Dr.
Francesc S. Beltran

“No se inventa nada. Todo está en este mundo. Todo es barajar...”

Delhy Tejero

“Toda armonía depende de una proporción, de una relación numérica. El orden y la belleza del universo tienen su origen o explicación en los números.”

Maruja Mallo

“Si realmente amas la naturaleza, encontrarás la belleza en todas partes.”

Vincent van Gogh

Agradecimientos.

Ahora que termina esta etapa tan importante para mí, me gustaría agradecer a todas las personas que me han apoyado de una forma u otra, y me han acompañado en este camino.

En primer lugar, muchas gracias a mis directoras Ruth y H el ene, y a mi tutor Francesc, por haberme dado esta oportunidad y por haber confiado en mí. Muchas gracias por haberme ense ado tanto, por ser una gu a para mí y por vuestros consejos, sugerencias,  nimos y sobre todo por vuestra paciencia.

Gracias a mis compa eras y compa eros del *Centre de Primatologie* por haberme acogido tan bien cuando llegu  tan perdida, *Merci beaucoup!* En especial gracias a Cinzia, por haberme ayudado en la identificaci n de *los tonkeana* de forma tan desinteresada y con tanta alegr a, y sobretodo gracias por convertirte en una gran amiga y por todos los momentos vividos juntas, * che carino!* Gracias tambi n a Nazaret, por haberme ayudado con el muestreo los tres  ltimos meses, y sobretodo por haber convertido esos tres meses en una vivencia tan especial, llena de locura, risas y felicidad (y cerveza, mucha cerveza).

Gracias a mis amigas y amigos, Almu, Sergio, Torral, Carlos, Sara, Ale, Yasmina, Alberto (y en general a todas mis papavers), Alba, Cris,  lex y Marina. A los primeros, por haber estado tan cerca a pesar de la distancia durante mis dos estancias en Estrasburgo, incluyendo sesiones de Skype y visitas tan divertidas (en esto de las visitas un agradecimiento especial a Almu, que se ha comido dos viajes a Estrasburgo por mi culpa, * ya es como si fueras de all !*). Y a todas y todos, incluyendo a los que llegasteis m s tarde a este camino, por saber como tratar a una doctoranda al borde de la locura y ayudarme a evadirme con todos nuestros momentos compartidos (viajes, salidas al campo, quedadas express, fiestas, comidas, cenas, horas de trabajo y estr s y mil cosas m s). Y sobretodo gracias por vuestro apoyo en los tramos oscuros de este camino. * Hay que preparar un Manzanares para celebrarlo! ;)*

Gracias a Nazaret, mi compa era de viaje, por aguantar mis momentos altos y bajos (y no solo hablo de los niveles de glucosa, que tambi n), por compartir mi pasi n por los primates y no aburrirte cuando te contaba resultados de la tesis, por transmitirme tu vitalidad y energ a siempre, por creer en mí cuando yo no lo hago, por conocerme tan bien y saber lo que necesito en cada instante (ya sea un vino, un baile, unas risas mal volas de las que luego nos dan mal Karma, unas l grimas, una sesi n de odio universal, un postureo, una visita a un museo o simplemente hacer la estrella de mar juntas), por nuestros viajes

anuales, por nuestra locura gatuna, por enseñarme tantas cosas, por acompañarme en todos los caminos que he emprendido, por apoyarme siempre, y por tantas cosas más que no entrarían en esta página. Así que, gracias por ser como eres y aportarme tanto, gracias por tanta vida, ¡gracias por TODO!

Gracias a mis dos familias de primates no humanos, a *los fascicularis* y a *los tonkeana*. Porque sin vosotros desde luego que esta tesis no hubiese sido posible. Porque con vosotros las expectativas de trabajar con primates se han superado. Porque he aprendido mucho con vosotros. Porque me habéis aportado mucho. Porque las horas allí con vosotros pasaban volando y eran las mejores del día. Por haberme aceptado tan bien en vuestros grupos y hacerme sentir como una más. Y porque cada uno de vosotros es muy especial, ¡un *lipsmarck* para todos!

Y por último gracias a mi familia, tanto a los miembros de dos patas como a los de cuatro patas, por haber creído en mi desde el principio y animarme a emprender este camino, por vuestro apoyo emocional (incluyendo ronroneos) y económico, y por vuestras visitas a Estrasburgo. En especial gracias a mi madre, por haberte leído tantas versiones de la tesis sin perder el entusiasmo en cada versión, y por tus recomendaciones, ¡ya eres una experta en macacos! Gracias también a Nala, por haber esperado mi regreso tras mi primera estancia y haberme permitido achucharte una última vez y despedirme de ti. Y sobretodo gracias a mi yayo José, el cual también se fue durante este camino, por haberme transmitido el amor a la naturaleza desde pequeña y por todos tus conocimientos naturalistas. Como te dije la última vez que nos vimos, ¡esto va por ti!



Índice / index

0.) Resumen / <i>abstract</i>	11
1.) Prefacio / <i>preface</i>	13
2.) Estructura espacial / <i>spatial structure</i>	17
2.1) Marco conceptual / <i>conceptual framework</i>	17
2.2) Métodos de cálculo de distribución espacial / <i>spatial distribution calculation methods</i>	22
3.) Estructura social / <i>social structure</i>	27
3.1) Marco conceptual / <i>conceptual framework</i>	27
3.2) Hipótesis de covariación / <i>covariation hypothesis</i>	31
3.3) Métodos de cálculo de parámetros sociales / <i>social parameters calculation methods</i>	33
4.) Interacciones agonísticas y estilos de dominancia / <i>agonistic interactions and dominance styles</i>	36
4.1) Marco conceptual / <i>conceptual framework</i>	36
4.2) Métodos de cálculo de rangos de dominancia / <i>dominance ranges calculation methods</i>	40
5.) Interacciones afiliativas (<i>grooming</i>) / <i>afiliative interactions (grooming)</i>	43
5.1) Marco conceptual / <i>conceptual framework</i>	43
5.2) Métodos de cálculo de las redes de <i>grooming</i> / <i>grooming networks calculation methods</i>	48
6.) El género <i>Macaca</i> / <i>Macaca genus</i>	50
6.1) Descripción general del género <i>Macaca</i> / <i>Macaca genus general description</i>	50
6.2) Descripción de la especie <i>M. tonkeana</i> / <i>M. tonkeana specie description</i>	55
6.3) Descripción de la especie <i>M. fascicularis</i> / <i>M. fascicularis specie description</i>	59
7.) Objetivos e hipótesis / <i>objectives and hypothesis</i>	63
8.) Casos de estudio / <i>study cases</i>	66
8.1) Descripción de los grupos de estudio / <i>study groups description</i>	66
8.1.1) Descripción del grupo de <i>M. tonkeana</i> / <i>M. tonkeana group description</i>	66

8.1.2) Descripción del grupo de <i>M. fascicularis</i> / <i>M. fascicularis group description</i>	68
8.2) Descripción de las instalaciones / <i>facilities description</i>	70
8.2.1) Descripción de la instalación de <i>M. tonkeana</i> / <i>M. tonkeana facility description</i>	70
8.2.2) Descripción de la instalación de <i>M. fascicularis</i> / <i>M. fascicularis facility description</i>	72
8.3) Descripción del proceso del registro de datos / <i>data register process description</i>	73
8.3.1) Procedimiento de registro de datos / <i>data register procedure</i>	73
8.3.2) Concordancia inter e intra observador / <i>inter e intra observer concordance</i>	77
8.3.3) Etogramas / <i>ethograms</i>	79
8.3.4) Método y registro de datos espaciales / <i>spatial data method and register</i>	80
8.4) Caso de estudio 1: estudio espacial / <i>study case 1: spatial study</i>	86
8.4.1) Objetivos e hipótesis / <i>objectives and hypothesis</i>	86
8.4.2) Análisis / <i>analys</i>	87
8.4.3) Resultados / <i>results</i>	89
8.4.4) Discusión / <i>discusión</i>	99
8.5) Caso de estudio 2: estudio espacio vs rango / <i>study case 2: space vs range</i>	103
8.5.1) Objetivos e hipótesis / <i>objectives and hypothesis</i>	103
8.5.2) Análisis / <i>analysis</i>	104
8.5.3) Resultados / <i>results</i>	106
8.5.4) Discusión / <i>discussion</i>	120
9.) Discusión general / <i>general discussion</i>	129
10.) Conclusiones generales / <i>general conclusions</i>	134
11.) Referencias / <i>references</i>	137
12.) Anexos / <i>annexes</i>	163

0.) Resumen/ abstract.

Esta tesis hace un estudio comparativo de la estructura espacial de dos grupos de diferentes especies del género *Macaca*, pertenecientes a diferentes grados de estilo social, usando diferentes variables espaciales y variables sociales, y usando datos obtenidos en dos estudios empíricos con un grupo de la especie *Macaca tonkeana* y un grupo de la especie *M. fascicularis*, ambos del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. Según Hamilton (1971) la distribución espacial de un grupo de animales está determinada e influenciada por factores ecológicos externos como el riesgo de depredación y al acceso a la comida, pero según Hemelrijk (1998, 2000) la distribución espacial de un grupo de primates se basa en la auto-organización de los individuos de dicho grupo. De acuerdo al enfoque de auto-organización, muchos estudios basados en especies del género *Macaca* han demostrado que las especies pertenecientes a este género presentan diferentes patrones de distribución espacial en función de su grado de estilo social (Thierry, 2000). Sin embargo, los resultados obtenidos con nuestros estudios no concuerdan con lo esperado según la clasificación en grados de estilo social del género *Macaca*. Nuestros grupos de estudio presentan diferentes patrones de distribución espacial, pero no debido a que sus especies pertenezcan a diferentes grados de estilo social, si no debido a las características sociales locales que presentan los grupos. Nuestros resultados nos indican que con los datos espaciales de grupos de macacos en semi-libertad podemos obtener las características sociales de dichos grupos, pero no el estilo social asignado a su especie.

This thesis is a comparative study on the spatial structure of two groups of different species of the genus Macaca (M. tonkeana and M. fascicularis), belonging to different degrees of social style, using different spatial and social variables, and using data obtained in two empirical studies. Both groups were raised in the Center for Primatology from Strasbourg University. According to Hamilton (1971), the spatial distribution of an animal group is determined and influenced by external ecological factors such as predation risk and food access. However, according to Hemelrijk (1998, 2000), the spatial distribution of a primate group is based on the self-organization of the individuals in that group. According to this latter, many studies based on macaques species shown that they have different spatial distribution patterns depending on their degree of social style (Thierry, 2000). However, the results obtained with our studies do not agree with the classification of Macaca genus in different social style degrees. Our study groups present different spatial distribution patterns that are not explained by their different degrees of social style, otherwise by the local social

characteristics that the groups present. Our results indicate the spatial data of semifree macaque groups allow to obtain the social characteristics of these groups, but not the social style assigned to their species.

1.) Prefacio.

La vida en grupo es muy común en la naturaleza, existiendo un gran número de especies animales que viven en grupo. Las agrupaciones son muy variables, desde inmensas colonias de cría en las que los individuos se toleran y no hay un claro reconocimiento más allá de la pareja y las crías ni jerarquía de individuos, hasta grupos con interrelaciones sociales complejas y jerarquía de individuos. Vivir en grupo ayuda en la crianza de los jóvenes, facilita el emparejamiento, aumenta el éxito de forrajeo, reduce el riesgo de depredación y proporciona protección contra las inclemencias del tiempo (Rubenstein, 1978).

Algunas hipótesis han propuesto los beneficios mencionados anteriormente de la vida en grupo como las fuerzas selectivas que han dado lugar a la formación de grupos, pero estos beneficios más que una causa de la vida en grupo son consecuencias de ella (Hamilton, 1971). Hamilton (1971) propuso la teoría, del rebaño egoísta, en la que intenta explicar la evolución hacia comportamientos gregarios y hacia la formación de grupos como resultado de la fuerza de selección natural que ejerce la depredación marginal (depredación ejercida en los bordes del grupo). Según esta teoría, como el depredador ataca a la presa más cercana, las presas al ver al depredador no se mantienen en su posición inicial para evitar quedar situados en los márgenes del grupo y, por lo tanto, cerca del depredador, sino que se desplazan hacia sus vecinos más próximos. La evitación egoísta de la depredación puede conducir a la agregación entre individuos, debido a que cuanto mayor sea el área que rodea a un individuo que no esté ocupada por ningún otro vecino, mayor es el riesgo de selección por parte de un depredador para atacar hacia esa posición. La distribución espacial de un grupo según Hamilton (1971) está basada en polígonos cuyo número mínimo de lados (que corresponden al número de vecinos de un individuo) sea suficiente para que el riesgo de depredación del individuo disminuya (ver capítulo 2). Por tanto, Hamilton basa la formación de los grupos en la fuerza selectiva que ejerce la depredación marginal, y la distribución espacial de los individuos del grupo en polígonos formados por el número de vecinos que le rodean cuyo objetivo es reducir el riesgo de depredación.

Siguiendo el enfoque de Hamilton, la distribución espacial de los individuos que viven en grupos sociales es un importante factor que puede determinar su exposición a depredadores (Tinbergen *et al.*, 1967; Micheletta *et al.*, 2012), pero también el acceso a la comida (Murton *et al.*, 1971; Robinson, 1981; Sugiura *et al.*, 2011). Por tanto, los costes y beneficios de la sociabilidad en especies que viven en grupo están parcialmente mediados por la posición espacial individual dentro del grupo (Janson, 1990). En algunas especies de primates se encontró que la variación en el *fitness* o eficacia biológica individual está relacionada con la

distribución espacial dentro del grupo (Krause, 1994; Romey, 1997; Parris & Edelstain-Keshet, 1999). Individuos de diferentes edades, sexos y rangos sociales seleccionan las posiciones espaciales dentro del grupo para maximizar la ingesta de alimento y reducir el riesgo de depredación (Janson, 1990), y así aumentar su *fitness* o eficacia biológica. Por ejemplo, las posiciones periféricas pueden estar asociadas con un mayor éxito de forrajeo debido a que estos individuos obtienen el primer acceso a los recursos (Barton, 1993; Krause, 1993), pero también están bajo un mayor nivel de riesgo de depredación que los individuos centrales (Hamilton, 1971). Es decir, la distribución espacial de los individuos puede estar determinada en función del balance entre costes y beneficios.

Por otro lado, Hemelrijk (1998, 2000) desarrolló un nuevo enfoque para el estudio de la distribución espacial de los individuos de un grupo que no tiene en cuenta los factores ecológicos, si no que se basa en la auto-organización de los individuos del grupo. Esta auto-organización es debida a las interacciones sociales de dominancia. Estas interacciones pueden producir una segregación espacial de individuos de diferentes rangos (Hemelrijk, 1998, 2000), porque los individuos subordinados son regularmente desplazados y por ello tienden a ocupar posiciones periféricas dentro del grupo. Por tanto, la flexibilidad de un individuo para situarse espacialmente en un grupo puede estar afectada por su rango social (Hirsch, 2007). Además, las interacciones afiliativas también intervienen, debido a que los individuos interactúan más frecuentemente con individuos más próximos (Zhang *et al.*, 2012). Por lo tanto, una proximidad espacial entre individuos revela una fuerte relación social entre ellos (Janson, 1990; Clark, 2011). Según este enfoque la distribución espacial en el grupo puede ser una consecuencia de las interacciones diádicas entre individuos del grupo, tanto de agresión (interacciones de dominancia), como de afiliación (redes de *grooming*), y por ello la estructura espacial presenta relación con la estructura social. El término estructura social se refiere al patrón de interacciones sociales y sus relaciones resultantes entre miembros de una sociedad, entendiendo como sociedad al conjunto de individuos conespecíficos que interactúan regularmente y con más frecuencia entre ellos que con miembros de otras sociedades (Hinde, 1976; Kappeler & van Schaik, 2002) (ver capítulo 3).

Un ejemplo de auto-organización de distribución espacial de un grupo de individuos son las especies del género *Macaca*, las cuales presentan diferentes patrones espaciales en función de sus estilos sociales (ver capítulos 4 y 6). Los estilos sociales son los diferentes tipos de estructuras sociales que se diferencian entre ellos en el grado de intensidad de la jerarquía de dominancia (Thierry, 2000) y en diferentes manifestaciones de los rasgos asociados a la agresión y al manejo de conflicto (Thierry *et al.*, 2007). De Waal (1991) observó que los individuos de *Macaca mulatta* evitaban la proximidad y las interacciones con los individuos

dominantes debido a la posibilidad de ataque, mientras que Thierry *et al.* (1990) y Matsumura (1991) observaron que en grupos de *Macaca tonkeana* y *Macaca maura* los rangos de dominancia tenían un bajo efecto en la distribución de *grooming* y por tanto en la distribución espacial. Estas diferencias son debidas a que *M. mulatta* presenta un estilo social diferente a *M. tonkeana* y *M. maura*. Debido a que el género *Macaca* es un ejemplo de auto-organización de distribución espacial, hemos escogido como especies de estudio a dos especies pertenecientes a este género: *M. tonkeana* y *M. fascicularis*. Y debido a que en el género *Macaca* las diferencias entre estilos sociales afectan e influyen en las diferencias espaciales, es decir, debido a que la distribución del espacio es consecuencia de la estructura social, proponemos incluir el estudio de los patrones de distribución espacial como indicador de la estructura social en grupos de macacos.

Los objetivos principales de esta tesis son, en primer lugar, definir un patrón y las reglas generales de distribución espacial en nuestras dos especies del género *Macaca* que presentan estilos sociales diferenciados, y en segundo lugar, definir si la distribución espacial puede ser una variable que refleje información sobre el estilo social en especies del género *Macaca*. Según Singh *et al.* (2010) el estudio de la estructura espacial puede contribuir a una mejor comprensión de los sistemas sociales de grupos de macacos. Para realizar estos objetivos llevaremos a cabo dos estudios diferentes. El primero de ellos es el llamado “Estudio espacial” en el que se trabajará con análisis de interdistancias entre individuos y con el concepto de densidad. Con este primer estudio pretendemos proponer patrones y reglas de distribución espacial para nuestras especies de estudio basándonos solamente en las distancias entre los individuos sin tener en cuenta otras variables. El segundo estudio es el llamado “Estudio espacio vs rango” en el que se usarán análisis de interdistancias, conjuntamente con análisis de jerarquía y redes de *grooming*, siguiendo el enfoque de Hemelrijk, para complementar los resultados del primer estudio. Con este segundo estudio queremos ver como se relaciona la distribución espacial de un grupo con la jerarquía y las redes de *grooming* de los individuos de dicho grupo, es decir, como se relaciona la estructura espacial con la estructura social en nuestros grupos de estudio. Por último, queremos obtener el patrón general de distribución espacial de ambas especies usando los resultados de ambos estudios para comprobar si la distribución espacial es un predictor de la estructura social. Si los resultados de ambos estudios coinciden, determinaremos que la variable espacial refleja las variables de estilo social de ambos grupos, por lo que los datos espaciales podrían utilizarse para definir un patrón de grupo relacionado con su estilo social.

En cuanto a la organización de este trabajo, en primer lugar, profundizaremos más en los enfoques de Hamilton y Hemelrijk sobre estructura espacial, y veremos los métodos previos

usados para el estudio de la distribución espacial en grupos de primates (capítulo 2). En segundo lugar, debido a que el enfoque de Hemelrijk tiene en cuenta la estructura social, y a que esta influye en la distribución espacial, definiremos que es la estructura social, sus marcos conceptuales, los tipos de estructura social y la hipótesis de covariación (capítulo 3). Como según la hipótesis de covariación la estructura espacial no solo covaría con la intensidad de agresión, si no con más parámetros sociales (tanto agonísticos como afiliativos), en los siguientes capítulos expondremos sobre las interacciones agonísticas y los estilos de dominancia (capítulo 4) y las interacciones afiliativas (en especial del *grooming*) (capítulo 5). En el capítulo 6 describiremos al género *Macaca*, debido a que trabajaremos con dos especies de este género, ya que muchas observaciones de especies de este género concuerdan con la hipótesis de Hemelrijk, variando en este género los patrones espaciales con los parámetros sociales. En el capítulo 7 comentaremos los objetivos e hipótesis generales de la tesis, y los específicos de cada caso de estudio. Posteriormente, desarrollaremos los dos casos de estudio (capítulo 8), en primer lugar describiremos a los grupos de estudio y sus instalaciones (apartados 8.1 y 8.2), en segundo lugar describiremos el proceso de registro de datos (apartado 8.3), en tercer lugar desarrollaremos el “Estudio espacial” (apartado 8.4), y por último el “Estudio espacio vs rango” (apartado 8.5). En el capítulo 9 obtendremos los patrones espaciales generales de ambas especies usando los resultados de ambos estudios, y comprobaremos si a partir de la estructura espacial se puede inferir la estructura social. Por último, en el capítulo 10 se expondrán las conclusiones de la investigación.

2.) Estructura espacial.

2.1) Marco conceptual.

Según la teoría del rebaño egoísta de Hamilton (1971), la evolución hacia la forma de vida en grupo se debe a que el riesgo individual de ser depredado es mayor cuando se está relativamente lejos de los conespecíficos, debido a que el depredador ataca a la presa más cercana. Esto designa un dominio de peligro para cada individuo. Esta teoría afirma que el hecho de avanzar hacia conespecíficos reduce el dominio de peligro de los individuos, por tanto, cuanto mayor sea el área que rodea al individuo que no esté ocupada por vecinos, mayor es el riesgo de ataque del depredador. Estos dominios de peligro son poligonales (ver figura 1), y en estos polígonos el número de vecinos (número de lados del polígono) más probable es de 6 (Hamilton, 1971). El dominio de peligro aumenta durante la aproximación al vecino más próximo. Este aumento tenderá a estar asociado con polígonos con un número muy bajo de lados. Si el resto del grupo permanece sin moverse, el individuo alarmado por el depredador debe moverse a la zona que le aporte un mínimo de lados del polígono para que su dominio de peligro disminuya. Por tanto, los individuos en posiciones marginales, es decir, en el borde del grupo, están rodeados por menos conespecíficos y se supone que tienen mayores dominios de peligro, por lo que podemos hablar de una mayor depredación marginal en los bordes del grupo. Si todos los individuos se mueven hacia sus individuos más próximos para evitar esta depredación marginal, se pueden formar grupos compactos (Hamilton, 1971).

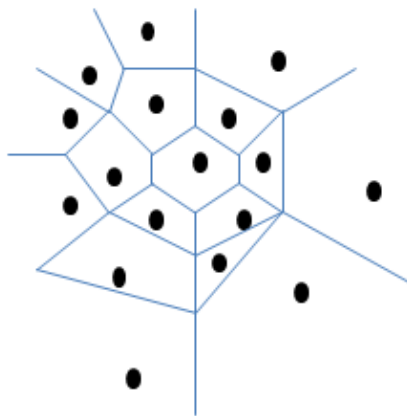


Figura 1. Representación de los dominios de peligro de la teoría del rebaño egoísta de Hamilton (1971). Los puntos negros representan a los individuos de un grupo y las líneas azules son los lados de los polígonos que representan el dominio de peligro de cada individuo. En la figura podemos ver que los individuos centrales tienen dominios de peligro con un mayor número de lados porque están rodeados de más individuos, mientras que los individuos periféricos tienen un menor número de lados y dominios de peligro sin cerrar, porque no están totalmente rodeados de individuos.

Sin embargo, si un individuo periférico se mueve hacia una posición cercana al individuo más próximo, y todos los demás individuos a su vez se mueven hacia los vecinos más próximos, el individuo periférico permanece en la periferia, y su área del dominio de peligro (polígono) permanece no cerrada (ya que no está rodeado totalmente por vecinos, por lo que el polígono tiene zonas sin lados), por lo que no se beneficia de la agregación, a no ser que posteriormente pueda alcanzar posiciones más centrales dentro del grupo (James *et al.*, 2004). Esto va en contra de que los individuos periféricos obtengan algún beneficio de la agregación (Vine, 1971). Morton *et al.* (1994) intentaron abordar el problema de los dominios de peligro no cerrados, teniendo en cuenta solo a los individuos centrales con dominios de peligro cerrados e ignorando a los individuos periféricos. Para pequeñas agregaciones de animales donde los individuos periféricos constituyen la mayor proporción esta modificación no es satisfactoria, e incluso para agregaciones más grandes, debido a que los individuos periféricos pueden jugar un papel importante en el proceso de agregación (James *et al.*, 2004). En James *et al.* (2004) utilizaron un dominio de peligro limitado cuyas dimensiones están dadas por factores biológicos. Consideraron el radio del dominio de peligro como el rango máximo de un depredador, teniendo en cuenta que los depredadores no pueden detectar a sus presas desde una distancia infinita (Vine, 1971; Krause & Ruxton, 2002), que existe un rango finito sobre el que puede atacar un depredador (Neill & Cullen, 1974), o que hay una distancia finita en la que la presa puede detectar al depredador antes del ataque. Esta modificación de la teoría de Hamilton (1971) tiene en cuenta por primera vez la capacidad de detección y captura del depredador. Tanto la teoría de Hamilton (1971), como sus modificaciones posteriores, usan una construcción geométrica para analizar el riesgo de depredación de los individuos periféricos y centrales de un grupo y la estructura espacial de dicho grupo.

Muy pocos estudios empíricos se han llevado a cabo para demostrar la teoría del rebaño egoísta de Hamilton (1971) y sus modificaciones posteriores. Algunos de ellos como el de Quinn & Cresswell (2006) realizado con gavilanes (*Accipiter nisus*) y una de sus presas, el archibebe común (*Tringa totanus*), o el de De Vos & O'Rian (2010) realizado con tiburones como depredadores y focas como presas, aportan resultados que apoyan la teoría de Hamilton, debido a que observaron que los depredadores atacaban a presas más espaciadas en relación con los vecinos que se encontraban más centrales y juntos entre ellos. A pesar del apoyo empírico, la teoría del rebaño egoísta ha sido criticada por razones teóricas, debido a que el acercarse al vecino más próximo no produce las agregaciones densas observadas en grupos animales (Morrell & James, 2008). Debido a estas críticas, se han desarrollado propuestas para las fuerzas atractivas y repulsivas en modelos de auto-organización y comportamiento colectivo de grupos (Couzin & Krause, 2003). Por ejemplo, Morton *et al.*

(1994) mostraron que la inclusión de más vecinos en la regla del vecino más próximo da como resultado mayores beneficios, debido a que hay una mayor proporción de individuos que disminuyen su dominio de peligro, aumentando el número de lados del polígono. Por otro lado, Viscido *et al.* (2002) mostraron que las agregaciones más densas se producen cuando cesa el movimiento, y por tanto, también se produce la mayor disminución en el riesgo de depredación cuando este cesa. Además de estas críticas anteriores, existen algunos estudios realizados en cautiverio que contradicen la depredación marginal, mostrando que los individuos centrales y no periféricos tienen mayor riesgo de depredación (Milinski, 1977; Parrish, 1989). Sin embargo, estos estudios llevados a cabo en poblaciones en cautiverio no tienen en cuenta los factores ecológicos externos, entre ellos la depredación, que es fundamental en la teoría de Hamilton (1975), y además, el tamaño de las poblaciones estudiadas muchas veces es inferior al observado en naturaleza (Viscido *et al.*, 2005; Morrell & James, 2008). Aun así, existe ambigüedad en la literatura sobre dónde los animales corren más riesgo de depredación (Krause 1993; Krause & Ruxton 2002; Caro 2005) y los resultados pueden estar fuertemente confundidos por otros beneficios y costes de la agrupación (Fitzgibbon, 1990; Krause, 1993; Caro 2005). La distancia óptima entre los animales en grupos generalmente está determinada por una compensación entre los efectos perjudiciales de la competencia intraespecífica por alimento y pareja y los efectos beneficiosos de reducir la mortalidad por depredación (Quinn & Cresswell, 2006). La competencia que aumenta debido al aumento del tamaño del grupo hace que algunos individuos se espacien más (Stillman *et al.*, 1996; Minderman *et al.*, 2006). La compartición de espacio y recursos genera tensiones que desembocan en conflictos. Debido a esto, se hace necesario establecer una jerarquía de los individuos para evitar las confrontaciones (Lorenz, 1963). Por otro lado, el espaciamiento que se da entre los individuos cuando están en áreas de bajo riesgo de depredación puede deberse a diferencias individuales en por ejemplo, edad, sexo, capacidad competitiva o rango social (Hemelrijk, 1999, 2000; Sih *et al.*, 2004; Ward *et al.*, 2004; Quinn & Cresswell, 2005).

Respecto a las especies de primates, la formación y el tamaño de sus grupos también pueden ser una respuesta al riesgo de depredación marginal (Crook, 1966), siguiendo la teoría de Hamilton (1971). Sin embargo, hay especies de primates que se encuentran bajo un ligero riesgo de depredación, debido a que son especies diurnas y sus potenciales depredadores son nocturnos, como ocurre con especies de la subfamilia *Colobinae* o con los gelada (*Theropithecus gelada*) (Grueter & van Schaik, 2010; Pappano *et al.*, 2012). La hipótesis para explicar estos casos asume a los individuos machos solitarios como “depredadores sociales” (Pappano *et al.*, 2012), ya que cuando se aproximan a un nuevo grupo pueden intentar reemplazar a los machos de dicho grupo y realizar infanticidio,

matando a las crías del grupo (“depredación social”) (Dunbar & Dunbar, 1975; Dunbar, 1984). Según esta hipótesis, la presencia y proximidad de estos machos solitarios influye en la agrupación y patrones de espaciamento de los individuos del grupo, y los machos dominantes defienden colectivamente al grupo (Pappano *et al.*, 2012). En primer lugar, los grupos más grandes se forman en respuesta a una mayor presencia de machos solitarios. En segundo lugar, la presencia de machos solitarios provoca la fusión de distintos subgrupos para formar un grupo más grande y así defenderse mejor de los machos solitarios. En tercer lugar, cuando los machos solitarios se acercan a algún subgrupo, los subgrupos, así como los individuos dentro de ellos, se mueven más juntos. Esta hipótesis, al igual que la teoría de Hamilton (1971), basa el estudio de los patrones espaciales en polígonos formados por el número de vecinos más próximos a cada individuo del grupo.

En cuanto al espaciamento que se da entre los individuos cuando están en áreas de bajo riesgo de depredación y/o “depredación social”, hemos comentado anteriormente que puede deberse a diferencias individuales, entre ellas a las diferencias de rango social. Basándose en esta idea, Hemelrijk (1999, 2000) desarrolló una nueva hipótesis aplicada únicamente a especies de primates. Esta hipótesis está basada en la auto-organización de los individuos de un grupo, en vez de en factores ecológicos externos. Hemelrijk (1999, 2000) minimiza las características ecológicas e incluye un aspecto relevante en las sociedades animales, que son las interacciones sociales entre los individuos del grupo. Según Hemelrijk (1999, 2000) la probabilidad de que un individuo emprenda una interacción agonística contra otro aumenta cuando la oportunidad de derrotar al oponente es alta, que viene representado en su valor de dominancia. Los individuos van aumentando su dominancia según vayan ganando en este tipo de interacciones. Después de la pelea el individuo ganador persigue al vencido, el cual huye. En cuanto a la intensidad de la agresión, es la que determina el tipo de patrón espacial del grupo. Cuando la intensidad de agresión es alta, los individuos dominantes presentan posiciones centrales en el grupo, desplazando a los individuos subordinados a la periferia. Por otro lado, cuando la intensidad de agresión es baja, no existe esta segregación espacial de los individuos por su rango. Hemelrijk (1999, 2000) solo tuvo en cuenta las interacciones agonísticas entre los individuos del grupo, pero estudios posteriores añadieron relaciones afiliativas, como el *grooming* social (Puga-González *et al.*, 2009; Hemelrijk & Puga-González, 2012) o el factor de parentesco (Dolado *et al.*, 2014). Las relaciones afiliativas también influyen en la distribución espacial del grupo, debido a que los individuos que interactúan más frecuentemente entre ellos suelen estar más próximos espacialmente. Según Puga-González *et al.*, (2009) y Hemelrijk & Puga-González (2012) cuando la intensidad de agresión es alta el *grooming* es dirigido hacia individuos de rango similar, por lo que los individuos de rango similar están más próximos espacialmente.

Por tanto, con la hipótesis de Hemelrijk (1999, 2000) se aparcan algunas de las críticas aplicadas a la teoría de Hamilton (1971), como la ambigüedad de la posición donde existe mayor riesgo de depredación en un grupo o que las agregaciones de individuos más densas se producen cuando cesa el movimiento del grupo, y además, permite el estudio de poblaciones en cautiverio, debido a que no tiene en cuenta los factores ecológicos externos sino los factores internos del grupo, y por último, esta hipótesis puede servir como explicación de los patrones espaciales observados en especies con bajo riesgo de depredación o de los grupos cuando se encuentran en zonas con bajo riesgo de depredación. Además, la hipótesis de Hemelrijk (1999, 2000) y los estudios posteriores basados en ella, concuerdan con las observaciones empíricas de algunas especies llevadas a cabo en naturaleza. Por ejemplo, en la especie *Macaca fuscata*, cuya intensidad de agresión es elevada, se ha observado que los individuos dominantes ocupan el centro del grupo y los subordinados la periferia (Yamada, 1966). Además, de Waal (1991) observó que los individuos subordinados de *Macaca mulatta* (especie que también presenta una intensidad de agresión elevada) evitaban la proximidad y las interacciones con los individuos dominantes debido a la posibilidad de ataque, segregándose hacia la periferia. Por otro lado, Thierry *et al.* (1990) y Matsumura (1991) observaron que en grupos de *Macaca tonkeana* y *Macaca maurus*, donde la intensidad de agresión es baja, la distribución de *grooming* no dependía del rango de los individuos y por tanto la distribución espacial tampoco.

El enfoque de Hemelrijk (1999, 2000) explica los patrones espaciales de los grupos sociales mediante la intensidad de agresión, la jerarquía de dicho grupo y las interacciones afiliativas (principalmente *grooming* social). En el estudio 2 “Estudio espacio vs rango” seguiremos este enfoque para complementar los resultados del estudio 1 “Estudio espacial” con resultados de patrones espaciales aplicando parámetros sociales. Además, como el enfoque de Hemelrijk (1999, 2000) permite el estudio de poblaciones en cautiverio, debido a que tiene en cuenta los factores internos del grupo, y no los factores ecológicos externos, es un buen enfoque para complementar los resultados que obtendremos aplicando el enfoque de Hamilton (1971).

2.2) Métodos de cálculo de distribución espacial.

En este apartado expondremos como se obtiene la distribución espacial en grupos de primates. En primer lugar, haremos una revisión de los métodos que se usan durante el muestreo para obtener las distancias entre individuos o sus coordenadas. En segundo lugar, explicaremos como calcular algunas variables espaciales a partir de estos datos obtenidos en el muestreo.

Los métodos principales que han sido usados para estudiar los patrones de distribución espacial de grupos sociales de primates en cautividad y en condiciones salvajes son los métodos *Nearest Neighbor* (NN) y *Neighbor Density* (ND) (Christman & Lewis, 2005). Por ejemplo, en Janson (1990) se usó el método NN para estudiar la posición espacial individual en una población salvaje de *Cebus apella*. En este método, la distancia del individuo focal a su vecino más próximo es estimada. La distancia al vecino más próximo se calcula usando la siguiente fórmula:

$$ra = \sum ri/n$$

Donde ri es la distancia del individuo i a su vecino más próximo y n es el número de individuos en el área de estudio (Clark & Evans, 1954). En Janson (1990), la posición espacial individual fue tomada relativamente al centro geográfico del grupo, definido como el punto donde el observador estaba rodeado aproximadamente de forma equitativa por todos los miembros del grupo. Usando este método el investigador solo tiene que identificar dos individuos por muestra (el individuo focal y su vecino más próximo), lo cual es muy útil cuando se estudian grupos animales cuyos individuos son difíciles de identificar rápidamente. Pero esto también es una desventaja, porque con la información de tan solo dos individuos por muestra no es posible obtener conclusiones generales sobre proximidad entre todos los individuos del grupo (Hirsch, 2007).

Ehardt-Seward & Bramblett (1980) estudiaron la estructura espacial de un grupo cautivo de *Cercopithecus aethiops* usando el método ND. Los investigadores registraron la identidad de todos los individuos en un radio determinado alrededor del individuo focal con la siguiente fórmula:

$$p(x) = k/nv$$

k es el número de individuos incluidos en un radio que define un volumen v centrado en el punto x , y n es el tamaño de muestra. Ehardt-Seward & Bramblett (1980) usaron un radio de 1 metro, y no tuvieron en cuenta a los individuos a más de un metro del individuo focal.

El tamaño del radio lo determinan los investigadores de acuerdo a las distancias con las que se trabaja. En el ejemplo anterior usaron un radio de 1 metro porque era un estudio en cautividad, pero en estudios en estado salvaje el radio es mayor. Por ejemplo, Sigg (1980) estudió una población salvaje de *Papio hamadryas* y usó un radio de 20 metros. El mayor problema de este método es la dificultad de tomar datos en estado salvaje. En algunas especies es difícil determinar rápidamente a todos los individuos en un determinado radio, porque hay un gran número de individuos por grupo. El otro problema de este método es escoger el tamaño del radio. Un pequeño radio da poca información, por lo que no puedes tomar suficientes datos para obtener resultados realistas ni un patrón espacial del grupo, mientras que un radio demasiado grande puede cubrir un área tan extensa que gran parte del grupo estaría incluido en cada muestra focal, por lo que sería complicado identificar rápidamente a cada individuo. Los investigadores deben escoger la distancia que corresponda con la distancia en la que las interacciones sociales puedan desarrollarse tan fácilmente que se pueda observar un patrón espacial en el grupo (Hirsch, 2007). Con estos dos métodos no se pueden obtener distancias precisas entre individuos. En el método NN estimas la distancia del individuo focal a su individuo más próximo de acuerdo a un centro geográfico del grupo, y en el método ND clasificas a los individuos en un radio dado respecto al individuo focal (Christman & Lewis, 2005).

En algunos estudios se han aplicado modificaciones de estos métodos. Existen estudios donde se usaron un número de transectos distribuidos a lo largo del área de estudio para muestrear poblaciones salvajes de primates (Robinson, 1981; Chapman *et al.*, 2010). Por ejemplo, Robinson (1981), que estudió poblaciones salvajes de *Cebus nigrivittatus*, usó en primer lugar el método NN, pero utilizó medianas en vez de medias para calcular la distancia al vecino más próximo, porque la estimación de esas distancias era discreta y su precisión variaba. Clasificó las distancias estimadas en una de las siguientes 11 categorías: 0, <1, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7-8, 9-10, >10 metros. Después, usó un nuevo método que consistía en caminar perpendicularmente a la línea de movimiento del grupo a través del centro del grupo, anotando la identidad de cada individuo detectado en cada segmento de 20 m a lo largo de los transectos (es decir, había segmentos de 20 metros paralelos a la línea de movimiento del grupo, cuando el primer segmento terminaba otro segmento de 20 m continuaba). Con estos datos Robinson (1981) asignó una puntuación de 1 a cada individuo en el primer segmento de 20 m, 2 a los individuos del siguiente segmento, etc. Para obtener los datos de cada individuo, hizo el promedio de todas sus puntuaciones. Debido a que este método es una variante del método NN, presenta los mismos problemas que el método original (Buckland *et al.*, 2010).

Sin embargo, se han desarrollado nuevos métodos para solventar los problemas de los métodos previos. En Farine *et al.* (2017) pusieron collares GPS a los adultos y subadultos de un grupo salvaje de la especie *Papio anubis*. Los collares GPS fueron programados para registrar continuamente la localización de cada individuo. Este método facilita la identificación de los individuos del grupo, porque cada GPS corresponde a un individuo, y además, con este método se obtienen distancias reales entre individuos y no estimaciones poco precisas como en los métodos anteriores. Sin embargo, es un método estresante para los animales porque es necesaria una captura previa de los individuos, y además, las baterías de los GPS solo funcionan durante 14 días, y en tan pocos días no puedes obtener datos suficientes como para validar tus resultados. Hay que añadir que el error del GPS es alto (3-15 metros (Ganskopp & Johnson, 2007)), y esto limita el uso del GPS en estudios en cautividad o en semilibertad, debido a que las distancias con las que se trabajan en estas condiciones son normalmente más pequeñas que el error del GPS.

Los métodos previos han sido modificados también en cautividad. Por ejemplo, Corradino (1990) modificó el método ND, porque solo los tres individuos más próximos al individuo focal y dentro de un radio de 1,5 metros fueron anotados. Esta modificación facilita la observación haciéndola más fluida, así que soluciona el problema de la rápida identificación de individuos, pero aún mantiene el resto de problemas del método original. Este método no solventa la dificultad de seleccionar el tamaño del radio y con él no obtienes distancias precisas. Además, tres individuos por muestra no es un tamaño representativo de la población por lo que es difícil obtener patrones espaciales.

Otros nuevos métodos se han desarrollado en cautividad, para intentar resolver los problemas de los métodos previos. Un ejemplo es el método de Dolado & Beltrán (2011). Con este método estudiaron la distribución espacial de 5 individuos de un grupo de *Cercocebus torquatus torquatus* del zoo de Barcelona que habitaban en una instalación de 23,25 m². El método consistía en dividir la instalación en diferentes subáreas. Estas subáreas fueron escogidas con observaciones previas que permitieron a los investigadores identificar las zonas y elementos más usados por los individuos. Las subáreas tenían diferentes formas y tamaños dependiendo del sustrato. Cada subárea fue definida con un punto con tres coordenadas (x, y, z) localizado en el centro de las subáreas. Calcularon estas coordenadas midiendo la distancia entre cada punto de las subáreas y un punto de coordenadas (0, 0, 0). El muestreo se realizó mediante grabaciones de vídeo, anotando durante el análisis de estos vídeos la posición de cada individuo cada 30 segundos mediante las coordenadas (x, y, z) de las subáreas donde se encontraban. Con este método se obtienen distancias más precisas entre los individuos, no es estresante para los individuos y el muestro con grabaciones de

vídeo permite corregir los errores de los estudios *in vivo*. Los errores más comunes de estos estudios *in vivo* son la observación inclinada a comportamientos e individuos más llamativos o el registro de pocos comportamientos al mismo tiempo (Altmann, 1974). Además, el muestreo con grabaciones de vídeo también ayuda a refinar los estudios *in vivo*, porque el análisis de vídeo ayuda a identificar la posición espacial de cada individuo del grupo en un momento dado.

Una vez obtenidos los datos de coordenadas o distancias entre individuos, se pueden calcular diferentes variables espaciales que ayudan a definir los patrones espaciales de los grupos de estudio. Por ejemplo, una vez tenemos los individuos con sus coordenadas (x, y, z) situados espacialmente en un plano, podemos calcular la envolvente convexa (*convex hull*) del grupo (ver figura 2). El *convex hull* es el menor convexo poligonal que contiene un conjunto finito de puntos (en nuestro caso estos puntos corresponden a los individuos del grupo) (de Berg *et al.*, 2008). Un conjunto se llama convexo si los segmentos existentes entre todos los puntos están contenidos totalmente dentro del polígono. El análisis de *convex hull* nos proporciona el volumen que ocupa el grupo a partir del volumen del convexo poligonal (de Berg *et al.*, 2008), proporcionando información sobre la dispersión del grupo y la ocupación del espacio disponible. Otra de las principales variables espaciales que se pueden obtener mediante las coordenadas o distancias entre los individuos de un grupo es la centralidad del individuo dominante, variable que aporta información sobre la intensidad de agresión presente en el grupo. Primero, para calcular la centralidad de todos los individuos del grupo, calculamos para cada individuo i un vector unitario (w_{ij}) a otro individuo j cada 30 segundos ($w_{ij} = (t_{ij}, u_{ij}, v_{ij})$), con las coordenadas $t_{ij} = (x_j - x_i) / d_{ij}$, $u_{ij} = (y_j - y_i) / d_{ij}$, $v_{ij} = (z_j - z_i) / d_{ij}$, donde (x_i, y_i, z_i) y (x_j, y_j, z_j) son las coordenadas de los individuos i y j cada 30 segundos y d_{ij} es la distancia euclidiana entre ellos (Mardia, 1972). La centralidad de un individuo es el módulo del sumatorio de cada uno de sus vectores unitarios y la proximidad de los individuos es la media de los módulos de los vectores. Por último, siguiendo a Hemelrijk (1998), para determinar si el individuo dominante estaba localizado centralmente, se realiza una correlación de Kendall entre el módulo del sumatorio de los vectores unitarios de cada individuo (la centralidad del individuo) y el rango de los individuos.

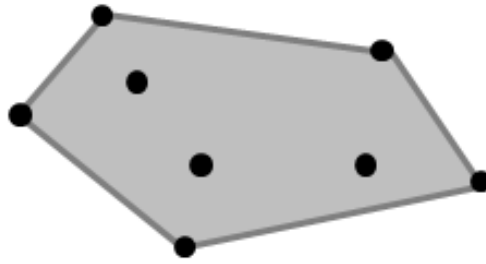


Figura 2. Representación del convexo poligonal de un conjunto de puntos. Las líneas grises delimitan el menor convexo poligonal de este conjunto de puntos. Los puntos negros en nuestro caso serían los individuos del grupo situados con sus coordenadas (x, y, z) .

En el presente trabajo usaremos una adaptación del método de Dolado & Beltran (2011) para nuestros dos estudios de distribución espacial en poblaciones de macacos en semi-libertad. Hemos escogido este método por las ventajas que aporta respecto a los métodos anteriores. Una vez obtenidas mediante este método las coordenadas de los individuos, calcularemos en primer lugar la distancia entre ellos. Con las interdistancias calcularemos diferentes variables espaciales, como la centralidad de todos los individuos de ambos grupos, la centralidad del individuo dominante, y el volumen de ambos grupos mediante el *convex hull*. Además, también realizaremos un análisis de vecinos más próximos (NN) usando las interdistancias de los individuos.

3.) Estructura social.

3.1) Marco conceptual.

La mayoría de las especies de primates viven en grupos sociales, aunque existen algunas especies que o bien son solitarias o bien viven en pareja. Todas las especies de primates solitarias son nocturnas, a excepción del orangután. Existe controversia sobre la explicación de la vida solitaria en primates. Van Schaik & van Hoof (1983) sugirieron que algunos primates podían ser solitarios porque no hay riesgo de depredación sobre ellos, y la organización social solitaria es la respuesta óptima a otras presiones selectivas, como una intensa competición por la alimentación. Pero algunos estudios demostraron que algunos primates solitarios están sometidos a un alto riesgo de depredación (Goodman *et al.*, 1993; Rasoloarison *et al.*, 1995). Entonces, la respuesta óptima al riesgo de depredación puede diferir entre especies. Así, por ejemplo, la vida solitaria sería una respuesta adaptativa de las especies nocturnas. Un ejemplo de especies de primates nocturnas con vida solitaria son las especies del género *Microcebus* (lémures ratón). Por lo tanto, al contrario que para los primates que viven en grupo, no hay explicación totalmente satisfactoria para la vida solitaria en diferentes especies de primates (Kappeler & van Schaik, 2002). Respecto a la vida en pareja, existen dos hipótesis. En la primera, se sugiere que el cuidado parental del macho como mecanismo de guardia infantil promueve la vida en pareja (Fietz *et al.*, 2000). En la segunda, para especies sin cuidado paterno directo, se sugiere que el macho no puede defender con éxito el acceso a las hembras debido a la distribución espacial de las hembras y a su comportamiento (Brotherton *et al.*, 1997). Además, la vida en parejas reduce el riesgo de infanticidio por machos desconocidos (van Schaik & Dunbar, 1990). Un ejemplo de especies de primates que viven en pareja son las especies del género *Hylobates* (gibones). Por tanto, los factores más importantes que promueven la vida en pareja son el cuidado parental del macho, la distribución espacial de las hembras y la reducción del infanticidio por parte de otros machos, difiriendo de la vida en grupo, cuya presión selectiva principal es el riesgo de depredación.

En cuanto a la vida en grupo, presenta costes y beneficios, y la organización social de los primates es el resultado de presiones ecológicas, como la depredación y la búsqueda de la comida, mientras que la estructura social es el resultado de presiones sociales, como la competición y cooperación entre los miembros de un mismo grupo (van Schaik, 1996; Kappeler & van Schaik, 2002; Heesen *et al.*, 2014). La depredación y la búsqueda de la comida favorecen la vida en grupo. Vivir en grupo reduce el riesgo de depredación y aumenta la efectividad en el forrajeo de la comida mediante la cooperación entre los miembros del grupo. Sin embargo, si el tamaño del grupo es muy grande el número de

disputas será mayor. La compartición de espacio y recursos genera tensiones que desembocan en conflictos, debido a la competencia por los recursos. La aparición de las jerarquías de dominancia dentro de los grupos sociales, mediante un proceso de adaptación producido por selección natural, ha permitido regular estos conflictos (Kappeler & van Schaik, 2002). Por lo tanto, la estructura social es la consecuencia de la cooperación y competición en la adquisición de recursos (Whitehead, 1997; Shultz *et al.*, 2011). Debido a esto, la estructura social a menudo es un elemento importante que influye en los flujos de genes y los efectos de la depredación (Wilson, 1975). Y, como hemos visto anteriormente, la estructura social influye también en el patrón espacial de los grupos sociales (Hemelrijk, 1999, 2000), existiendo diferentes patrones espaciales según las características de la estructura social del grupo e influyendo la jerarquía y las interacciones afiliativas en la segregación y agrupación espacial de los individuos del grupo. La estructura social también establece el lugar dentro del cual la comunicación y la cognición emergen (Byrne & Whitten 1988). Por tanto, el conocimiento de la estructura social de una población es importante para una amplia gama de propósitos fundamentales y aplicados (Whitehead, 1997). Dentro del grupo de mamíferos que viven en grupo, algunos tienen estructuras sociales complejas, como los primates, que varían considerablemente y casi continuamente entre y dentro de las especies (Dunbar, 1988). Describir y clasificar estas sociedades es bastante complejo (Costa & Fitzgerald, 1996), y para ello el primer paso es describir que es la estructura social.

La estructura social es el patrón de interacciones sociales y sus relaciones resultantes entre miembros de una sociedad, siendo una sociedad el conjunto de individuos que interactúan regularmente y con más frecuencia entre ellos que con miembros de otras sociedades (Hinde, 1976; Kappeler & van Schaik, 2002). Según Hinde (1976) la estructura social está formada por tres niveles. El primer nivel está formado por las interacciones entre los individuos, que constituyen la base de la estructura social. Las interacciones son encuentros breves que implican a dos o más individuos y uno o más tipos de comportamientos entre esos individuos. En la descripción de las interacciones se tiene que especificar que hacen los individuos cuando están juntos y como lo hacen. Por ejemplo, las interacciones pueden ser caracterizadas como: individuo A hace una conducta X a individuo B y el individuo B responde con una conducta Y al individuo A. El segundo nivel está formado por las relaciones entre los individuos. Una relación implica una serie de interacciones en el tiempo entre dos individuos conocidos entre sí. Debido al conocimiento mutuo entre individuos, la naturaleza y curso de cada interacción está influenciada por las interacciones pasadas entre los individuos involucrados. Por ello, debido a que se producen ciertos tipos de interacción entre individuos podemos inferir la relación entre ellos, y sabiendo cuál es la relación entre los individuos se puede observar determinantes tipos de

interacción pero no de otros. Por lo tanto, la descripción de las relaciones no sólo incluye el contenido y la calidad, si no también quién interactúa con quién y durante cuánto tiempo. Por último, el tercer nivel es la propia estructura social, que a su vez está dividida en tres subniveles: la estructura superficial, la estructura y la estructura profunda. La estructura superficial comprende todo lo que se observa en los datos empíricos procedentes de un grupo y se debe analizar en términos de contenido, calidad y descripción de los patrones de relación de sus miembros. Implica una dimensión de tiempo y su descripción se basa en todo el conjunto de datos obtenidos durante un período de tiempo determinado. La estructura es una generalización de la estructura superficial a toda la población. Es decir, es la extensión de los patrones de relaciones del caso particular que se está analizando a otros casos independientes. La estructura profunda se refiere a los patrones y elementos implicados en las relaciones, que no aparecen explícitamente en los datos empíricos pero que favorecen la estabilidad de cualquier estructura social en situaciones adversas. Esta estabilidad mantiene la estructura social aunque se produzcan cambios en el medio que provoquen modificaciones temporales en los patrones de relaciones o aunque haya fluctuaciones en las tasas de sexo y edad de una población debido a las muertes y nacimientos.

Hinde (1976) planteó este marco conceptual para el estudio de sociedades basándose en poblaciones de primates en cautividad, y se ha convertido en la base teórica de un amplio número de investigaciones de la estructura social en primates (Roney & Maestripieri, 2003). El estudio de la estructura social de primates desde el marco conceptual que propone Hinde se basa en la identificación de los individuos del grupo y el recuento de las interacciones que suceden entre ellos. Las relaciones con las que se trabajan dentro de este marco conceptual pueden ser las siguientes:

- Clases de edad. Pueden ser relaciones adulto-adulto, juvenil-juvenil, infante-infante, adulto-juvenil, adulto-infante, juvenil-infante.
- Clases de sexo. Se refiere a las relaciones macho-macho, hembra-hembra y hembra-macho.
- *Kinship*. El *kinship* es un término que hace referencia al parentesco entre los individuos, y que puede traducirse como parentesco. Por tanto, las relaciones con las que se trabajan aquí son familiar-familiar y no familiar-no familiar. Dentro de familiar pueden ser relaciones madre-hijo, hermano-hermano, tía-sobrino, etc.
- Rango social. Hace referencia a las relaciones entre individuos de diferente rango social, por ejemplo dominante-dominante, subordinado-subordinado y dominante-subordinado.

Las interacciones (ver figura 3) pueden ser afiliativas, dentro de las cuales se encuentran el *grooming* social (término que hace referencia a la acción de eliminar parásitos del pelo durante sesiones entre individuos, y que puede traducirse como acicalamiento), el juego, el sexo, etc., o agonísticas, que hacen referencia a todo tipo de agresiones, tanto físicas como no físicas (Hinde, 1976; Whitehead & Dufault, 1999).

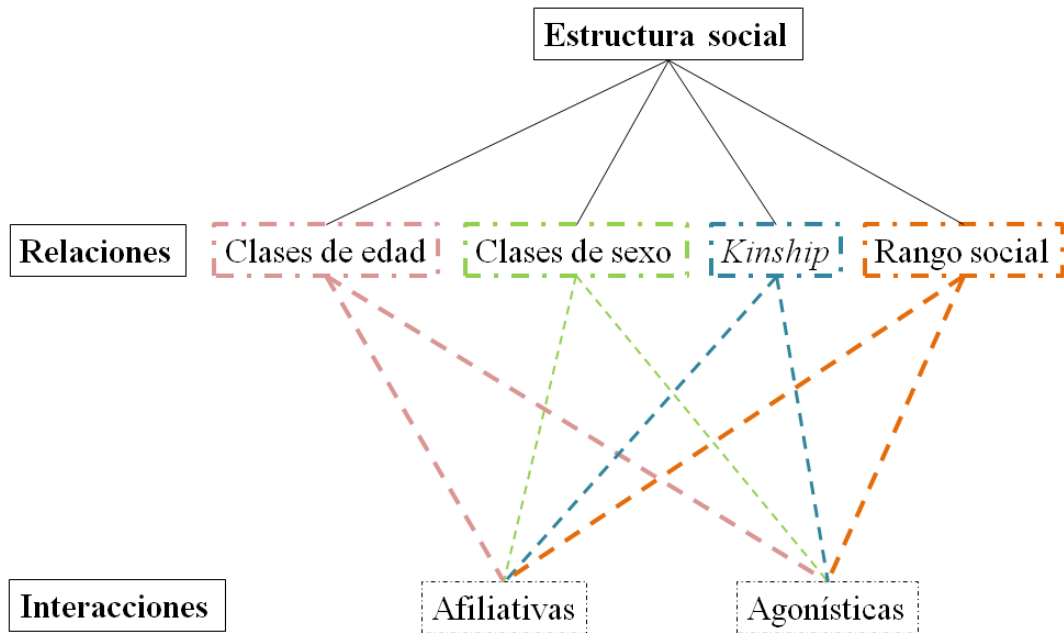


Figura 3. Diagrama que representa las relaciones entre interacciones, relaciones y estructura social. Dentro de cada tipo de relación se pueden dar los dos tipos de interacciones (afiliativas y agonísticas).

Analizar la estructura social de una población de la manera propuesta por Hinde (1976) requiere información detallada sobre las interacciones entre los miembros individuales de un grupo recogidos durante un período de tiempo considerable para que se pueda describir el patrón temporal de las interacciones. Esto ha sido posible para algunos grupos de primates estudiados en cautividad o en condiciones especialmente favorables en la naturaleza (e.g. Goodall, 1986). En el presente trabajo usaremos el marco conceptual propuesto por Hinde (1976), debido a que nuestro estudio se realiza en condiciones de semi-cautividad.

3.2) Hipótesis de covariación.

Basándose en el análisis de diversas conductas relacionadas con los factores de competición, cooperación y *kinship*, y bajo el marco conceptual propuesto por Hinde (1976), Thierry (2004) planteó la hipótesis de covariación, que consiste en plantear una descripción exhaustiva de la estructura social en macacos. Esta hipótesis se contextualiza en el marco teórico de la epigenesis social. En primer lugar, para entender esta hipótesis, definiremos que es el término epigenética y epigenesis. La epigenética es el estudio de los cambios hereditarios en la expresión de los genes que no son causados por cambios en la secuencia de ADN, siendo la epigenesis un proceso de adaptación fenotípica sin cambios alélicos previos (Waddington, 1957). La epigenesis aporta una fuente de variabilidad fenotípica adaptativa, no aleatoria y heredable, provocada por el ambiente. Thierry (1997) hizo énfasis en este término para investigar como la maquinaria no genética y sus procesos de auto-organización constriñen la acción de las presiones selectivas y el curso de la evolución. A nivel social, este término se refiere al conjunto de procesos responsables de la construcción del fenotipo social partiendo de conductas individuales. La epigenética social presenta restricciones, limitando la variabilidad del fenotipo (Schlichting & Pigliocci, 1998). Diferentes restricciones en el fenotipo social pueden originarse por:

- El nivel genómico. Este nivel puede originar tres tipos de restricciones. En primer lugar, la proximidad de dos locus de un gen en un cromosoma reduce sus tasas de recombinación, llevando a ciertos efectos alélicos a correlacionarse (Price & Langen, 1992). En segundo lugar, es difícil que los caracteres cambien independientemente (Weiss, 2002). En tercer lugar, un locus de un solo gen puede afectar a una variedad de caracteres fenotípicos (efecto pleitrópico). Este efecto produce múltiples correlaciones entre caracteres (Price & Langen, 1992). Por ejemplo, muchos comportamientos pueden estar influenciados por una sola hormona o neuromediador (Price & Langen, 1992; Ketterson & Nolan, 1992), como es el caso de la serotonina, cuya baja actividad está asociada con altos niveles de impulsividad y agresión, una corta duración del contacto social y una temprana dispersión de los machos (Mehlman *et al.*, 1995; Higley & Linnoila, 1997).
- El nivel de organismo. Este nivel origina dos tipos de restricciones. En primer lugar, está la restricción de la vinculación fenotípica, en la que un número de *trade-off* (término que hace referencia a una situación en la que un cambio beneficioso en un rasgo está vinculado a un cambio perjudicial en otro rasgo, y que se puede traducirse como compensación) y limitaciones estructurales construyen al

organismo, y producen correlaciones entre características morfológicas, fisiológicas y caracteres del ciclo biológico. La vinculación fenotípica no está limitada a caracteres físicos, también se extiende a caracteres psicológicos, emocionales, cognitivos y habilidades comunicativas. Por ejemplo, los grupos de *M. fuscata* que viven en ciudades son mucho más agresivos que los que viven en bosques (Singh, 1966, 1969). Las diferentes experiencias sufridas en ciudades y bosques afectan independientemente de los componentes psicobiológicos. En segundo lugar tenemos la pleiotropía social, en la que un solo carácter de un individuo puede afectar a varias características de la organización social. Si varios individuos comparten el mismo carácter su acción interactiva genera múltiples efectos en el nivel de la población.

- El nivel social. Este nivel genera dos tipos de restricciones. En primer lugar se encuentran las restricciones de comportamiento. Los individuos se influyen unos a otros a través de interacciones sociales. Sus comportamientos se deben complementar o reforzar unos a otros, o de lo contrario oponer o excluir unos a otros, es decir, las conductas de un individuo pueden reforzar o excluir a otro individuo. Debido a estas restricciones algunos patrones se han hecho posibles mientras que otros no pueden surgir (Thierry, 1997). En segundo lugar se encuentra la herencia social, debido a que los individuos no solo heredan genes, sino también sus ambientes (Hailman, 1982; Odling-Smee, 1988). El desarrollo de individuos inmaduros ocurre en un ambiente social formado por parientes y otros miembros del grupo. Las características fenotípicas de los individuos están influenciadas por el comportamiento de sus conespecíficos produciendo una correlación entre generaciones.

En vista de las numerosas limitaciones que pueden vincular los caracteres de una estructura social, la hipótesis de covariación afirma que cualquier variación significativa en un solo carácter induce a un conjunto de cambios correlacionados en la estructura social. Entonces, según Thierry (2004), se puede predecir que la comparación de las relaciones sociales entre especies de macacos puede evidenciar una serie consistente de variaciones interespecíficas. Este género de primates favorece la elaboración de un modelo explicativo sobre su estructura social, debido a que existe un gradiente de variaciones en el conflicto y manejo de conflicto entre las especies del género (Thierry, 2000). Estos factores hacen del género *Macaca* un objeto de estudio propicio para la investigación comparativa de las causas sociales y las consecuencias de la variación de los mecanismos de manejo de conflicto entre las especies de macacos (Flack & de Waal, 2004), y por tanto para el estudio de los patrones espaciales en función de las diferencias en la estructura social.

3.3) Métodos de cálculo de parámetros sociales.

Las relaciones sociales pueden ser estudiadas mediante test de matrices (Hemelrijk, 1990). Para examinar los patrones de reciprocidad dentro de un grupo. La reciprocidad tiene lugar cuando un actor recibe el mismo comportamiento de su receptor, es decir, cuando el porcentaje de acciones dadas a un individuo iguala al porcentaje de acciones recibidas por dicho individuo. Por tanto, si hay reciprocidad los individuos de un grupo tienden a realizar un comportamiento sobre los individuos de los que reciben ese comportamiento. Los análisis de reciprocidad pueden ser útiles para definir y detectar otros patrones de interacciones sociales, como por ejemplo la unidireccionalidad en diferentes tipos de comportamiento social. Sabemos que existe reciprocidad cuando las correlaciones entre una matriz de actores (X) y una matriz de receptores (Y) son significativas (Hemelrijk, 1990). La matriz de receptores es la matriz traspuesta de la matriz de actores (ver figura 4). Para saber si las correlaciones son significativas se puede usar el test de Mantel (Mantel, 1967), que corresponde con la suma de los productos de los elementos correspondientes de las dos matrices X e Y. Pero según Hemelrijk (1990), el test más apropiado para analizar la reciprocidad es una variante de la correlación de Kendall, el Tau-Kr test, debido a que el poder (la probabilidad de detectar correctamente un efecto genuino) es mayor en el test Tau-Kr que en el test de Mantel. El test Tau-Kr mide la asociación entre las matrices X e Y mientras mantiene el efecto de una tercera matriz Z constante. Para establecer el nivel significativo del coeficiente de correlación el coeficiente Tau-Kr tiene que ser comparado con la distribución de todos los posibles valores (o una muestra aleatoria) de este estadístico. Tal distribución se basa en la aleatorización de las matrices X e Y. Los procesos de permutación para la asociación entre matrices son usados como un test estadístico para detectar la reciprocidad (Hemelrijk, 1990). Valores de correlación Tau-Kr significativamente positivos indican reciprocidad entre los individuos de un grupo considerando una o varias conductas sociales. En cambio, valores de correlación Tau-Kr significativamente negativos indican que hay individuos que ofrecen más conducta social hacia individuos de los que no reciben dicha conducta. En el estudio 2 “Estudio espacio vs rango” usaremos el test de Tau-Kr para calcular la reciprocidad de comportamientos sociales.

		Receptores						Actores			
		A	B	C	D			A	B	C	D
Actores	A	X	6	3	10	Receptores	A	X	5	3	8
	B	5	X	8	6		B	6	X	9	4
	C	3	9	X	7		C	3	8	X	8
	D	8	4	8	X		D	10	6	7	X

Figura 4. Matrices ficticias de actores (matriz de la izquierda) y de receptores (matriz de la derecha). La matriz de receptores es la traspuesta de la matriz de actores. Las letras A, B, C y D representan a los individuos y los valores de la matriz representan el número de veces que un individuo ha realizado o recibido la acción de otro individuo. En la matriz de actores las filas representan las acciones de los individuos, mientras que en la matriz de receptores las filas representan las veces que reciben la acción los individuos.

Como hemos mencionado, mediante los análisis de reciprocidad podemos conocer la unidireccionalidad o bidireccionalidad de un comportamiento social, por lo que podremos calcular dos parámetros sociales indicativos del estilo social de macacos, que son la direccionalidad de la agresión y la direccionalidad del *grooming*, mediante matrices de actores y receptores de agresión y *grooming*. Si existe reciprocidad, la agresión y el *grooming* serán bidireccionales, y si no existe reciprocidad serán unidireccionales. Otros parámetros sociales que completan los resultados de reciprocidad y permitirán definir los estilos sociales de macacos, son los siguientes (Petit *et al.*, 1997; Ciani *et al.*, 2012):

- Intensidad de la agresión. Es el porcentaje de interacciones agonísticas que implican contacto físico. Se calcula dividiendo la frecuencia de agresión física entre la frecuencia de agresión total.
- Tasa de reconciliación. Es el porcentaje de reconciliación inmediata ocurrida entre oponentes tras una interacción agonística, considerando reconciliación inmediata a las interacciones afiliativas (*grooming*, juego, abrazo, etc.) que tienen lugar entre los oponentes de un enfrentamiento agonístico dentro de los 5 minutos posteriores al enfrentamiento (de Waal & van Roosmalen, 1979).
- Tasa de señales de sumisión. Representa el porcentaje de señales de sumisión que tienen lugar como respuesta a una agresión. Se calcula dividiendo la frecuencia de señales de sumisión entre la frecuencia total de respuestas de agresión.
- Tasa de *grooming*. Corresponde al porcentaje de *grooming* que presenta el grupo. Se calcula dividiendo la frecuencia de *grooming* entre la frecuencia total de interacciones afiliativas.

- Correlación entre rango y agresión dada y recibida. Correlación de Kendall entre el rango de los individuos y la matriz de agresión dada, por un lado, y de agresión recibida por otro.
- Correlación entre rango y *grooming* dado y recibido. Correlación de Kendall entre el rango de los individuos y la matriz de *grooming* dado por un lado, y de *grooming* recibido por otro.
- Gradiente de jerarquía. Se calcula a través de los valores de los rangos de dominancia de todos los individuos del grupo (ver apartado 4.2).

La observación y el análisis de estos parámetros en las diversas especies del género *Macaca* permite clasificarlos en cuatro categorías de estructura social en función de los diversos estilos de dominancia (ver en el capítulo 6). Como hemos mencionado, estos parámetros sociales covarían con la intensidad de agresión, siendo el parámetro que usa Hemelrijk (1999, 2000) para explicar las diferencias en los patrones espaciales entre grupos. Por tanto, asociado a las diferencias en la intensidad de agresión no están solo las diferencias en patrones espaciales, si no variaciones en otros parámetros de competición y cooperación. Debido a ello, para el estudio “Estudio espacio vs rango” también analizaremos esta serie de parámetros sociales que covarían con la intensidad de agresión, y por tanto, con los patrones espaciales.

4.) Interacciones agonísticas y estilos de dominancia.

4. 1) Marco conceptual.

Una interacción agonística es un proceso por el que un individuo agrede a otro en competencia por un recurso (Hinde, 1970). Como hemos mencionado en los apartados anteriores, en grupos sociales complejos la aparición de la jerarquía ha permitido evitar el exceso de peleas por los recursos (Lorenz, 1963). La inhibición de la agresión es adaptativa, ya que asegura la supervivencia de los genes del individuo (Barash, 1979). Según Barash (1979) existe un nivel óptimo de agresión por encima del cual el *fitness* individual desciende. Un individuo evitaría los encuentros agonísticos en los que no tiene la certeza absoluta de ganar, o en los que los costes son más elevados que los beneficios. Además, el individuo corre el riesgo de compartir genes con su rival del encuentro agonístico, por lo que su muerte supondría una pérdida de sus propios genes (Dawkins, 1976). Por tanto, la agresión puede ser costosa para ambos contendientes y ante un despliegue agonístico se primaría la aparición de conductas de sumisión y señales de estatus social. Las variables que configuran el rango social o jerarquía dentro del grupo pueden ser sexo, edad, experiencia, condición corporal y estado de salud. Además, en especies con jerarquías matrilineales los rangos sociales son transmitidos por herencia de madres a hijas (Missakian, 1972; Angst, 1975; Hausfater *et al.*, 1982). Dentro de los grupos sociales se observan dos tipos de individuos en función de su rango social, que son los dominantes y los subordinados. Los subordinados son individuos que evitan las confrontaciones (huyendo o mediante señales de sumisión) o responden con interacciones de baja intensidad, mientras que los individuos dominantes son aquellos que frecuentemente vencen en contextos agonísticos (Drews, 1993).

Los principales recursos por los que surgen las interacciones agonísticas son el acceso a la comida y el acceso a las hembras. Bajo las competiciones por el acceso a la comida dentro de grupos sociales, los individuos subordinados son desplazados de los recursos de comida más frecuentemente que los individuos más dominantes, y como consecuencia, comen de parcelas con baja densidad de alimento, obteniendo comida de menor calidad, y gastando más tiempo y energía en cumplir sus requerimientos nutricionales diarios (Dittus, 1977). Respecto a la competición por las hembras, los machos de mayor rango social interrumpen el emparejamiento de machos de menor rango social con las hembras, mediante interacciones agonísticas (Soltis, 2004). Los machos subordinados están excluidos del emparejamiento con hembras debido a esta competición directa, por lo que intentan copular fuera de la presencia de los machos dominantes. Por tanto, los individuos dominantes tienen un mejor acceso a los recursos, mejores parejas, mayor supervivencia, etc., siendo muchos de los beneficios de los dominantes a costa de los subordinados del grupo.

Debido a que los individuos dominantes son los que frecuentemente vencen en los conflictos agonísticos, existe una asimetría en las relaciones agonísticas entre dominantes-subordinados. La intensidad de esta asimetría varía entre especies, y debido a ello surgió el término estilo de dominancia (de Waal & Luttrell, 1989). El uso de este término promovió el inicio del estudio comparativo de la organización social animal (Flack & de Waal, 2004). Los investigadores, mediante la discusión de los estilos de dominancia típicos de las diferentes especies, desarrollaron cuatro términos: *despótico* (grado 1), *tolerante* (grado 2), *relajado* (grado 3) e *igualitario* (grado 4). *Despótico* es un término que tiene su origen en la sociología, y hace referencia a las sociedades humanas en las que el poder está concentrado en un solo individuo y no hay limitaciones a la autoridad de ese individuo (Flack & de Waal, 2004). Por otro lado, *igualitario* es un término usado por los antropólogos para describir la variación en el grado en que los individuos en las sociedades humanas dividieron los beneficios en proporción a la inversión (Flack & de Waal, 2004). Vehrencamp (1983) introdujo formalmente los términos *despótico* e *igualitario* en el estudio del comportamiento animal desarrollando un modelo de optimización que especifica las condiciones en las que las sociedades despóticas e igualitarias se pueden desarrollar. Según Vehrencamp (1983) las relaciones de dominancia despóticas e igualitarias describen el grado de asimetría en las relaciones agonísticas. En sociología y antropología los términos *despótico* e *igualitario* describen una distribución particular del poder social en una sociedad, mientras que Vehrencamp (1983) usó estos términos para referirse al grado de asimetría agonística en las relaciones, y entonces extrapolarlo a una sociedad. Por tanto, según Vehrencamp (1983) los tipos sociales corresponden directamente al grado de asimetría agonística en el nivel de las relaciones.

En estudios sobre especies de primates (Vodegel, 1980; Hand, 1986; de Waal, 1986) se observó que el grado de asimetría agonística covariaba con otros rasgos de conflicto y manejo de conflicto, tales como la intensidad del conflicto, tasa de afiliación post-conflicto, y diversidad de parejas de *grooming*. Los estudios de Thierry (1985) sobre las especies *M. mulatta*, *M. tonkeana* y *M. fascicularis* y de de Waal & Luttrell (1989) sobre *M. mulatta* y *M. arctoides* fueron los primeros estudios en los que se comparó los patrones de manejo de conflicto entre especies, los cuales verificaron empíricamente la covariación en el manejo de conflicto relacionado con rasgos de la organización social de los primates. De Waal (1989) sugirió que esta covariación es debida a los diferentes estilos de dominancia de cada especie. Para de Waal, las relaciones despóticas de dominancia son aquellas en las que hay un alto grado de asimetría agonística, la cual es expresada en el comportamiento de la especie. En cuanto a las relaciones tolerantes, son aquellas con un grado de alto a moderado de asimetría

agonística. Desde estos estudios, la clasificación de estilos de dominancia se ha ido afinando. Así Thierry (2000) clasificó las 20 especies del género *Macaca* en diferentes grados según el continuo despótico-igualitario (ver en el capítulo 6), añadiendo además conductas afiliativas.

Para determinar el estilo de dominancia de una especie se usan varios criterios. Uno de ellos es el tipo de señales usadas para indicar el rango social durante una relación agonística (Flack & de Waal, 2004). A estas señales de Waal & Luttrell (1985) las denominaron señales de dominancia formales. Estas señales son 100% unidireccionales en contextos pacíficos, siendo el individuo que emite la señal en contextos pacíficos el que se rinde en contextos agonísticos. Preuschoft (1999) dividió estas señales en dos clases: señales formales de subordinación, que incluyen las señales que son emitidas en contextos pacíficos por los individuos que normalmente se rinden en los contextos agonísticos, y señales formales de dominancia, que incluyen las señales emitidas en contextos pacíficos por el individuo que normalmente agrede en contextos agonísticos. Preuschoft & van Schaik (2000) sugirieron que en especies despóticas solo los subordinados muestran su rango mediante señales, mientras que en especies con estilos de dominancia tolerantes (tolerante, relajado e igualitario) tanto el individuo dominante como el subordinado señalan sus respectivos rangos. Flack & de Waal (2004) añadieron las señales formales de mismo estatus. Estas señales se dan cuando los individuos, en relaciones agonísticas caracterizadas por simetría en el poder, intercambian señales formales de mismo estatus para indicar que aceptan sus estatus en su relación. Estas señales son usadas en contextos pacíficos de forma bidireccional. La forma de las señales de estatus formales varía entre las diferentes especies. Algunos ejemplos de señales de estatus formales en sociedades de macacos son: el movimiento repetido de abrir y cerrar las mandíbulas sin hacer sonar los dientes (*silent bared-teeth*) es un indicador de subordinación en *M. mulatta*, el simulacro de mordida (*mock bite*) es un indicador de dominancia en *M. arctoides* y abrir la boca en forma redondeada (*rounded-mouth*) es un indicador de dominancia en *M. sylvanus* (Thierry, 2000).

Otro criterio que define los estilos de dominancia es la distribución del poder social. El poder social es el grado de uso exitoso de la fuerza en situaciones sociales poliádicas (Parsons, 1963). La distribución del poder social es un factor importante para entender los diferentes comportamientos de manejo de conflicto, y se mide cuantitativamente mediante el llamado *stepness* (término que hace referencia al grado de asimetría en la jerarquía de un grupo, y que puede traducirse como escarpado) de la jerarquía de dominancia. Los factores que llevan a la adquisición del poder social por un individuo son la habilidad en la lucha, las parejas de alianza y el reconocimiento social (Flack & de Waal, 2004). Cuando estos factores se vinculan a través del aprendizaje social con la previsión de los resultados

agonísticos, surge el desarrollo de las relaciones de dominación-subordinación e igualitarias. El poder social se mide mediante la distribución de señales de subordinación que son enviadas y recibidas por los miembros del grupo. Es decir, el individuo que reciba más señales de subordinación de más individuos será el individuo con mayor poder social. Por tanto, el poder social es máximo cuando un individuo tiene estatus dominante en todas sus relaciones agonísticas y recibe señales de subordinación con igual frecuencia de todos los miembros del grupo. Por otro lado, el poder social es mínimo cuando un individuo tiene estatus de subordinado en todas las relaciones agonísticas y transmite señales de subordinación a más miembros del grupo que otros individuos.

Siguiendo estos dos factores, las relaciones sociales son despóticas cuando la asimetría de poder social entre individuos dominantes y subordinados es intensa (es decir, el *stepness* es elevado), y las señales formales de subordinación están bien desarrolladas. Las relaciones sociales son igualitarias cuando la asimetría del poder social no es tan pronunciada, siendo la distribución del poder social simétrica, y cuando no hay señales de subordinación presentes, variando estas señales formales de subordinación y dominancia dependiendo del contexto (Flack & de Waal, 2004). De acuerdo a esta distinción de relaciones sociales, Flack & de Waal (2004) elaboraron una clasificación en cuatro estilos de dominancia, que fueron los que adaptó posteriormente Thierry en las especies del género *Macaca*, clasificándolas en cuatro grados de estilo social (ver capítulo 6).

4. 2) Métodos de cálculo de rangos de dominancia.

Como hemos visto anteriormente, el mantenimiento a largo plazo de las relaciones de dominante-subordinado provoca la aparición de asimetrías en la distribución de poder dentro del grupo, lo que provoca la ordenación de los individuos en función de sus niveles de dominancia o jerarquía (Pattee, 1973; Ahl & Allen, 1996). Así pues, los individuos pertenecientes a un grupo cohesionado pueden ser clasificados en un sistema unidimensional, y pueden ser dispuestos en una escala ordinal. Como en los primates el resultado de las relaciones de dominante-subordinado está relacionado con muchos aspectos de su conducta social y de su estructura social, resulta muy útil cuantificar el sistema jerárquico. Según quién gane contra quién en encuentros agonísticos, todos o la mayoría de los individuos pueden clasificarse en una jerarquía de dominancia (Bang *et al.*, 2010). Landau (1951) fue el primero en proponer un sistema para cuantificar los rangos de dominancia de una jerarquía de acuerdo con la siguiente fórmula:

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

Donde h es la linealidad de la jerarquía, n es el número de individuos del grupo y v_a es el número de individuos dominados por el individuo a . La primera parte de la ecuación $[12/(n^3-n)]$ se utiliza como una constante que hace que el valor de h se sitúe entre 0 y 1. Si $h=0$ no existe ninguna jerarquía, y si $h=1$ hay una ordenación lineal perfecta. Este índice supone que la dominancia del individuo a sobre el resto de individuos se producirá siempre. Sin embargo, en muchos grupos de primates, las interacciones agonísticas presentan diferentes ganadores, lo que altera las relaciones de dominancia, provocando cambios a lo largo del tiempo. Debido a esto, el índice de Landau provoca un sesgo hacia linealidades muy estrictas.

En Singh *et al.* (2003) se propuso un nuevo método para calcular los rangos de dominancia y mejorar el índice de Landau. En este método se utiliza una matriz sociométrica que proporciona la relación de encuentros agonísticos ganados respecto a los encuentros agonísticos totales entre todas las posibles diadas que se dan en el grupo. En este método se aplica una fórmula modificada de Landau que se muestra a continuación:

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

Donde d_a es el sumatorio de las P_a parciales de cada individuo a , siendo P_a la proporción de encuentros ganados por cada individuo a respecto al total de encuentros acumulados de

confrontaciones de un individuo con los demás, y donde n es el número de individuos del grupo. Los individuos con un mayor d_a son los individuos más dominantes o con mayor rango jerárquico, y los individuos con un valor de d_a más pequeño son los individuos con un menor rango jerárquico. Por tanto, la aplicación de este método nos permite establecer las diferencias cuantitativas existentes entre los valores de dominancia presentes entre los individuos de un grupo y establecer el rango jerárquico ordenando los individuos de mayor a menor.

Otro de los índices más extendidos para calcular los rangos de dominancia es el de Clutton-Brock *et al.* (1979). Este índice es calculado para cada miembro del grupo con la siguiente fórmula:

$$CBI = (B+b+1) / (L+l+1)$$

Donde B es el número de individuos que el individuo i ha derrotado en una o más interacciones, b representa el número total de individuos (excluyendo al individuo i) que aquellos representados en B han sido derrotados, L representa el número de individuos por los cuales el individuo i fue derrotado y l representa el número total de individuos (excluyendo a i) por el cual los representados en L fueron derrotados. Sin embargo, un posible problema que presenta este índice es que mide las victorias y derrotas como una decisión binaria cualitativa entre cualquier par de individuos y no tiene en cuenta el número de victorias y derrotas totales de los individuos.

David (1987) propuso un nuevo sistema para cuantificar los rangos de dominancia. En este sistema se deben calcular las proporciones diádicas de victorias en interacciones agonísticas. Las proporciones de victorias del individuo i en su interacción con el individuo j (P_{ij}) es el número de veces que el individuo i gana al individuo j (s_{ij}) dividido por el número total de interacciones entre el individuo i y el individuo j (n_{ij}). El rango de dominancia según David (1987) se calcula con la siguiente fórmula:

$$DS = w + w_2 - l - l_2$$

Donde w representa la suma de los valores de P_{ij} y w_2 representa la suma ponderada de los valores de P_{ij} , mientras que l representa la suma de los valores de P_{ji} y l_2 la suma ponderada de los valores de P_{ji} . Gammell *et al.* (2003) mostraron que el método de David parece ser la medida más adecuada del éxito general individual. La puntuación de David se basa en una suma no ponderada y ponderada de las proporciones diádicas de victorias del individuo combinadas con una suma no ponderada y una ponderación de sus proporciones diádicas de

derrotas. La ventaja crucial del método de David es que el éxito general de un individuo se determina ponderando cada medida de éxito diádica por la estimación no ponderada del éxito general del participante, de modo que se tengan en cuenta las fortalezas relativas de los demás individuos. Por lo tanto, derrotar a un individuo de alto rango es más pesado que derrotar a uno de bajo rango. Gracias a esto, no presenta el problema del índice de Clutton-Brock *et al.* (1979), ni el sesgo del índice de Landau (1951). Debido a todo esto, el índice de David (1987) será el que utilizaremos en este trabajo para calcular los rangos de dominancia y el gradiente de jerarquía en nuestros grupos para aplicarlo en el estudio 2 “Estudio espacio vs rango”. El gradiente de jerarquía de cada grupo lo calcularemos a través de los valores de dominancia de cada individuo calculados previamente con el índice de David (1987), calculando la desviación estándar del conjunto de estos valores y dividiendo por su media (Puga-González *et al.*, 2009).

5.) Interacciones afiliativas (*grooming*).

5.1) Marco conceptual.

Las interacciones afiliativas son aquellas interacciones sociales que fomentan la cohesión entre individuos o la creación de vínculos, y/o están encaminadas a conseguir alianzas. En especies de primates con jerarquías matrilineales (como es el caso de los géneros *Macaca*, *Papio* y *Cercopithecus*), las alianzas, y por tanto las interacciones afiliativas, muestran un pronunciado sesgo de parentesco (de Waal, 1997; Kaplan, 1997; Watanabe, 1979). Como hemos comentado en el capítulo anterior, en las especies con este tipo de jerarquía, los rangos de dominancia son transmitidos de madres a hijas (Missakian, 1972; Angst, 1975; Hausfater *et al.*, 1982). Sin embargo, la jerarquía matrilineal proporciona más que un ordenamiento vertical de individuos. También determina los patrones de asociación, siendo la más notable la afiliación entre parientes (Sade, 1972; Kurland, 1977), pero también relaciones cercanas y tolerantes entre individuos no parientes de rango similar. El modelo de Seyfarth (1977) del *grooming* social entre hembras adultas de primates muestra muy bien este efecto de las jerarquías matrilineales sobre las conductas afiliativas, en especial sobre la distribución del *grooming* social. Seyfarth escogió la conducta del *grooming* para este modelo debido a que el *grooming* es el comportamiento afiliativo más frecuentemente intercambiado entre primates adultos, y debido a ello será la conducta afiliativa que usemos en el estudio “Estudio espacio vs rango”. El *grooming* se puede definir como el acicalamiento realizado sobre la superficie del cuerpo utilizando manos y/o labios (Vèa *et al.*, 1999). El individuo que realiza *grooming* puede hacerlo hacia él mismo (*autogrooming*) o hacia otros individuos del grupo (*allogrooming* o *grooming* social). Por tanto, el *grooming* social consiste en eliminar parásitos en la superficie del pelo durante diversas sesiones entre individuos, y es el tipo de *grooming* que usó Seyfarth (1977) en su modelo, y que por tanto usaremos nosotros en nuestro estudio.

El modelo teórico de Seyfarth (1977) recrea las dos características de redes de *grooming* de primates hembras: las hembras de alto rango reciben más *grooming* que las demás, y la mayoría del *grooming* se produce entre hembras de rango similar. Además, las propiedades del modelo se utilizan para explicar la posible causa y función del comportamiento de *grooming* en hembras. Seyfarth empieza describiendo el modelo con los factores conocidos que afectan la distribución del *grooming* entre hembras. Estos factores son los siguientes:

- Dominancia. Como las hembras compiten por el acceso a otras hembras (Kummer, 1975; Seyfarth, 1976), la dominancia afecta a la distribución de *grooming* entre individuos (Snyder-Mackler *et al.*, 2016). Las hembras de mayor rango son

capaces de escoger a cualquier pareja de *grooming* cuando lo deseen, pero las hembras de bajo rango se encuentran restringidas mediante la competencia.

- Diferencias individuales en el atractivo. La investigación en el comportamiento social, fuera del *grooming*, ha demostrado que puede haber diferencias individuales en el atractivo dentro de los grupos de primates. Por ejemplo, las hembras adultas de babuinos frecuentemente muestran preferencia sobre algunos machos más que sobre otros (Saayman, 1971), o, por ejemplo, los babuinos y macacos inmaduros realizan más gestos amistosos a las crías de las hembras adultas de alto rango en comparación con las de bajo rango (Gouzoules, 1975). Por tanto, la distribución de *grooming* de las hembras adultas podría estar afectado por las diferencias individuales en el atractivo.
- El tiempo disponible para el *grooming*, y la distribución temporal individual de tiempos de *grooming*. El tiempo de una hembra adulta para dedicar al *grooming* con otras hembras debería verse afectado por factores ecológicos y sociales. Por ejemplo, las demandas de búsqueda de alimentación deben establecer un límite superior en el tiempo disponible, y el tiempo de *grooming* también debe verse afectado por el número, edades y sexo de las crías de la hembra (Oki & Maeda, 1973), y la naturaleza de sus relaciones con los machos adultos (Seyfart, 1977). Las relaciones de *grooming* también deberían estar afectadas por la distribución temporal de *grooming*. En la mayoría de las especies de primates, se ha reportado un alto nivel de sincronía interindividual en la distribución temporal de la búsqueda de alimento y el comportamiento social (Krummer, 1968; Altmann & Altmann, 1970; Glutton-Brock, 1974; Bernstein, 1975), es decir, los individuos de un grupo solapan el tiempo que dedican a la búsqueda de alimento y el que dedican a comportamiento social entre todos los miembros del grupo.
- Preferencia entre parientes genéticamente cercanos. El *grooming* se ve influenciado por el grado de parentesco entre los individuos. Por ejemplo, en hembras de *M. mulatta* se ha observado que las relaciones de *grooming* formadas entre madres e hijas y entre hermanas persiste a lo largo de la vida adulta de las hijas. Por tanto, la preferencia entre parientes cercanos debe ser un factor causal importante que afecta a la distribución del *grooming* entre individuos. Además, según Seyfarth, existe una mayor preferencia y, por tanto, cohesión entre las familias de alto rango.
- Cambios en el estado reproductivo. Las hembras con crías recién nacidas reciben más *grooming*, un mayor número de individuos le hacen *grooming* y pueden tener un conjunto de compañeros de *grooming* totalmente diferente que en otros

momentos de su ciclo reproductivo (Struhsaker, 1971; Seyfarth, 1976; Hinde & Powell, 1977).

Seyfarth describe los beneficios del *grooming* para incluirlos en el modelo. En primer lugar, los individuos se benefician al recibir *grooming* debido a que les eliminan los ectoparásitos. En segundo lugar, los individuos se benefician del *grooming* (tanto si reciben como si realizan), debido a que existe una relación entre la interacción de un individuo *i* a un individuo *j* y el posterior soporte de *j* a *i*, como por ejemplo en una coalición agresiva. Se ha observado que las hembras adultas de primates apoyan a sus parejas de *grooming* más frecuentes en mayor proporción que al resto de individuos (Bambllett, 1970; Seyfarth, 1976). Teniendo en cuenta los beneficios que aporta el *grooming* y los factores descritos anteriormente, el modelo sugiere una serie de hipótesis. Respecto al atractivo individual, las hembras de mayor rango serán las más atractivas, debido a que pueden ofrecer más beneficios al resto de individuos, como por ejemplo ser un buen soporte en una interacción agonística. Respecto a la sincronía de la actividad social, esta puede ser debida al intento de sincronizar la actividad social con la de las hembras de alto rango, esperando así a que las hembras de alto rango estén disponibles. Respecto a la distribución de *grooming* dado y recibido entre dos individuos, el modelo sugiere lo siguiente: 1.) para todos los individuos, dar *grooming* aporta beneficios según el rango de la pareja, mientras que recibir *grooming* aportará beneficios según el rango de la pareja más la eliminación de ectoparásitos, por lo que recibir *grooming* siempre aporta más beneficio que darlo; 2.) la hembra de mayor rango será más atractiva que su pareja; 3.) la hembra de menor rango tendrá que dar más *grooming* si la interacción continúa, por lo que las hembras de mayor rango reciben más *grooming*; 4.) la diferencia entre la atracción y el desequilibrio en el *grooming* será menor cuando las hembras sean de rango similar, por lo que el *grooming* será más recíproco cuando los individuos pertenecen a rangos similares; 5.) como la competición puede afectar a quien hacer *grooming* y los rangos de los individuos pueden afectar a la reciprocidad de *grooming*, la competición también afecta a la cantidad de *grooming* total recibido y a la cantidad de *grooming* dado.

Este modelo ha sido el más usado en cuanto a estudios de *grooming* social, y algunos de estos estudios posteriores han ampliado el modelo de Seyfarth. Por ejemplo, respecto a los beneficios que aporta el *grooming*, Seyfarth solo mencionaba la eliminación de ectoparásitos y la formación de alianzas, pero en estudios posteriores se han observado más beneficios. Uno de estos beneficios es el efecto relajante del *grooming*. La evidencia de los efectos relajantes del *grooming* proviene de un conjunto de especies de primates en cautividad, utilizando diferentes medidas de reducción del estrés. Por ejemplo, Boccia *et al.* (1989)

mostraron que la frecuencia cardíaca de los macacos hembra de la especie *Macaca nemestrina* disminuyó mientras recibían *grooming*. Del mismo modo, Aureli *et al.* (1999) encontraron que recibir *grooming* baja la frecuencia cardíaca en hembras de *M. mulatta*. Estos dos estudios demuestran los efectos del *grooming* a corto plazo. Un estudio a más largo plazo ha proporcionado cierta evidencia de que la cantidad de *grooming* recibido puede estar vinculada a niveles de estrés más bajos. En Gust *et al.* (1993) documentaron una correlación negativa entre los comportamientos afiliativos (entre ellos recibir *grooming*) y los niveles de la hormona del estrés cortisol en hembras de *M. mulatta*. Además, en Shutt *et al.* (2007) observaron que no solo recibir *grooming* reduce los niveles de estrés, también realizar *grooming* a otros individuos los reduce. En sus resultados también obtuvieron que la cantidad de hembras diferentes a quienes se les realiza *grooming*, así como la cantidad de *grooming* que se les da a cada una, se asocian con niveles de estrés más bajos. Shutt *et al.* (2007) sugirieron que el vínculo entre el estrés y realizar *grooming* a otros individuos puede ser el resultado de los beneficios derivados de una red más amplia y sólida de apoyo social que disfrutaban las hembras que no solo invierten más tiempo en *grooming* social, sino que también lo distribuyen entre un mayor número individuos (Lehmann *et al.*, 2016). Este último resultado concuerda con el estudio de Engh *et al.* (2005), en el que también especulan que aumentar tanto la cantidad de *grooming* como el número de parejas a quienes se les proporciona puede reducir los niveles de estrés. Estos autores encontraron que mientras que los niveles de glucocorticoides aumentaban en hembras de *Papio ursinus* que habían perdido recientemente a un pariente cercano, después de la pérdida, las hembras aumentaron las tasas de *grooming* y el número de parejas de *grooming*. Sugieren que esta ampliación y fortalecimiento de las redes de *grooming* puede haber sido un factor clave en los niveles de glucocorticoides que posteriormente regresan a la línea de base.

Otro de los beneficios del *grooming* no mencionado en Seyfarth (1977) es su función de reconciliación tras los conflictos. La reconciliación inmediata tras un conflicto se define como una reunión amistosa o afiliativa entre exponentes en un tiempo igual o inferior a 5 minutos después de una confrontación agresiva (de Waal & van Roosmalen, 1979), siendo esta descripción de reconciliación la que usaremos en el estudio 2 “Estudio espacio vs rango”. Escogimos el método de de Waal & van Roosmalen (1979) debido a la cronología de las observaciones y al tipo de registro empleado en nuestro estudio. Realizamos un registro continuo multifocal mediante grabaciones de 10 minutos (ver capítulo 8), con el que registramos todos los comportamientos de todos los individuos que aparecían en las grabaciones. Esto nos permite el seguimiento de los oponentes de un conflicto agresivo durante los minutos posteriores al enfrentamiento, con la posibilidad de registrar las posibles reconciliaciones inmediatas entre ellos. Previamente a de Waal & van Roosmalen (1979) en

algunos estudios (Manson, 1964; Goodall, 1968; Lindburg, 1973; McKenna, 1978) se habían descrito gestos de apaciguamiento y tranquilizadores y se había insinuado la reparación de la relación entre los individuos tras las peleas. Pero este fenómeno no fue nombrado ni definido empíricamente hasta un incidente ocurrido en el grupo de chimpancés del zoológico de Arnhem (Países Bajos) (de Waal & van Roosmalen, 1979). En este suceso el macho alfa atacó a una hembra, viniendo otros individuos en su defensa, y ocasionando una serie de persecuciones en el grupo. Después de que todos los individuos se calmaran, dos individuos se acercaron y se besaron con sus brazos envolviéndose el uno al otro. Estos dos chimpancés eran el macho alfa y la hembra a la que había atacado (de Waal & van Roosmalen, 1979). La reconciliación reduce la agresión en el dominante, el miedo en el subordinado (Cords, 1992), y calman a ambos oponentes (Aureli & van Schaik, 1989). Debido a la efectividad de este mecanismo, la agresión puede ser muy común en las relaciones cercanas sin ponerlas en peligro (Cords & Aureli, 1993). Esto mismo puede aplicarse a especies enteras, como algunas especies tolerantes de macacos, que también exhiben altas tasas de agresión leve (de Waal & Luttrell, 1989; Thierry, 2000) (ver capítulo 6). Estas altas tasas de agresión pueden reflejar el bajo coste de la agresión en sociedades donde la reconciliación es fácil (de Waal, 2000). Existen muchos comportamientos afiliativos que se dan en procesos de reconciliación, como el *lipsmack* (golpeteo de los labios), *silent bared-teeth*, presentación ano-genital, cara de juego, contacto boca a boca, etc. (de Waal, 1989; de Waal & Johanowick, 1993), y entre estos comportamientos se encuentra el *grooming* entre los exponentes. Debido a ello, el *grooming* social es un factor muy importante para el mantenimiento de la cohesión y los vínculos sociales en grupos de primates.

5.2) Métodos de cálculo de redes de *grooming*.

Para cuantificar la cantidad de *grooming* o el número de relaciones de *grooming* de un individuo en un grupo de primates se pueden usar varios índices. Uno de los más usados es el llamado episodio (*bout*) de *grooming*, que se define como un período continuo de *grooming* que implica a los dos mismos individuos (Manson *et al.*, 2004). Un episodio de *grooming* finaliza cuando uno de los dos individuos se cambia por un tercer individuo, o cuando uno de los dos individuos finaliza la acción de *grooming* durante más de 10 segundos seguidos (Henzi *et al.*, 1997). Según Barrett *et al.* (1999) este índice se contabiliza para cada individuo extrayendo todos los episodios de *grooming* en los que el individuo focal inicia el *grooming*, clasificando estos episodios de *grooming* en grupos en función de la identidad del otro individuo, es decir, según su compañero en cada episodio de *grooming*. El máximo número posible de grupos de episodios de *grooming* es $N(N-1)$, donde N es el número total de individuos adultos (Manson *et al.*, 2004). Se denominan grupos y no diadas, debido a que cada día se pueden producir dos grupos, uno en el que el individuo A inicia el *grooming* al individuo B (episodio de *grooming* de A) y otro en el que el individuo B inicia el *grooming* al individuo A (episodio de *grooming* del individuo B) (Manson *et al.*, 2004). Con este índice podemos obtener el número de veces que un individuo inicia el *grooming* o de la cantidad de relaciones de *grooming* de cada individuo del grupo. Sin embargo, otros métodos son mucho más útiles para tener una visión más general y poder visualizar en conjunto todas las relaciones de *grooming* entre los individuos de un grupo o la red de *grooming* de dicho grupo.

Para obtener las redes de *grooming* de un grupo de primates (es decir, como es el flujo del *grooming* en un grupo o las relaciones de *grooming* entre individuos de un grupo) se puede aplicar un análisis de redes sociales (SNA: *social network analysis*) o realizar la red social de forma manual a partir de las matrices de interacción (Sueur *et al.*, 2011). Una red social es un conjunto de unidades sociales o individuos (nodos) y las relaciones o flujos (enlaces) entre estas unidades (ver figura 5) (Wasserman & Faust, 1994). SNA es un término general que abarca diferentes herramientas gráficas para visualizar redes (sociogramas) (Freeman, 2004). Los sociogramas resumen las interacciones entre todos los miembros de un grupo en un solo diagrama compacto. Además, permiten visualizar de una vez la información sobre la red en sí. Por ejemplo, los sociogramas ofrecen información sobre qué individuos pueden ser particularmente importantes para la cohesión de la red (es decir, qué individuos harían que la red se divida en componentes no conectados si se eliminan), así como el patrón general de la red (Brent *et al.*, 2011). Los sociogramas se calculan a partir de matrices de interacción, por lo que una red de *grooming* sería calculada a raíz de matrices de *grooming* social. Uno de los

indicadores más utilizados en estudios de redes de *grooming* de primates es la centralidad, que es el grado en el que los vínculos se concentran en los individuos de una red (Brent *et al.*, 2011). Es decir, en una red de *grooming* los individuos más centrales son aquellos que presentan un mayor número de relaciones de *grooming* con otros individuos.

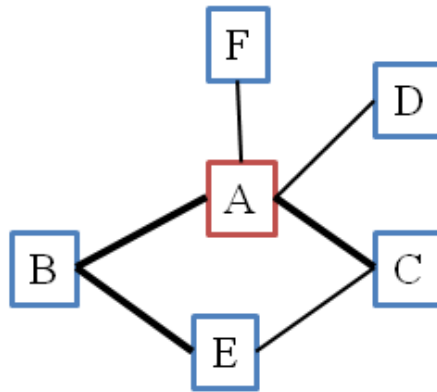


Figura 5. Ejemplo de red social. Las letras representan a los diferentes individuos de la red, y las líneas las relaciones entre estos individuos. Las líneas más gruesas representan relaciones más estrechas. En este ejemplo el individuo A es el individuo más central de la red, debido a que presenta el mayor número de relaciones.

Para el estudio 2 “Estudio espacio vs rango”, realizaremos una red de *grooming* manual a partir de las matrices de *grooming* dado y *grooming* recibido. Para realizar esta red de *grooming*, consideraremos que un individuo *i* tiene una relación de *grooming* con un individuo *j* cuando en las matrices de *grooming* *i* ha realizado *grooming* al menos una vez a *j*, y cuando *i* ha recibido al menos una vez *grooming* de *j*. Si no hay reciprocidad entre dos individuos (es decir, si solo uno de ellos ha recibido *grooming*), no lo consideraremos relación. Si entre dos individuos la suma de interacciones de *grooming* dado y recibido entre ellos es mayor que 5, consideremos que esa relación es más estrecha, y la reflejaremos en la red de *grooming* con una línea de mayor grosor. En la red de *grooming* situaremos a los individuos que mantienen relaciones de *grooming* entre ellos más cercanos entre sí. En cuanto a la centralidad dentro de la red de *grooming*, daremos valores de centralidad a los individuos en función del número de relaciones que mantengan con otros individuos, siendo el individuo más central el que tenga un mayor número de relaciones de *grooming*, y el menos central el que tenga un menor número de relaciones. Si dos individuos tienen el mismo número de relaciones, el más central será aquel que tenga un mayor número de relaciones estrechas.

6.) El género *Macaca*.

6.1.) Descripción general del género *Macaca*.

El género *Macaca* (*Mammalia: Cercopithecidae*) es el resultado de una de las radiaciones de primates más exitosa. Actualmente hay 20 especies de macacos identificadas, pero el número de especies difiere de acuerdo a decisiones taxonómicas, variando según estas entre 19-22 especies totales de macacos. El género *Macaca* es un grupo monofilético (Delson, 1980; Morales & Melnick, 1998). Dentro de la tribu Papionini, que incluye también a los babuinos, geladas, mangabeys, driles y mandriles. El registro fósil indica que los macacos divergieron del resto de la tribu Papioni en el norte de África hace 8-7 millones de años durante el Mioceno (Delson, 1980). Se desplazaron a Eurasia hace alrededor de 5,5 millones de años, probablemente a través de Oriente Próximo. Entonces se dividieron en varios linajes filogenéticos. Existen tres grupos distintos de macacos (Fooden, 1976) (ver tabla 1): el grupo *silenus-sylvanus*, el grupo *sinica-arctoides*, y el grupo *fascicularis*. Por tanto, se podría aceptar que existen tres linajes filogenéticos de especies de macacos. Las especies modernas de macacos surgieron en procesos de especiación que ocurrieron en los últimos 2 millones de años. De la distribución geográfica actual de las especies de macacos se puede inferir que los macacos se dispersaron en tres procesos diferentes y sucesivos en Asia (Fooden, 1976). El linaje *silenus-sylvanus* se originó durante la primera radiación, el linaje *sinica-arctoides* parece haber sido el segundo en dispersarse, y el linaje *fascicularis* parece haber sido el tercero en dispersarse. Las especies de los tres linajes del género *Macaca* se clasifican en cuatro diferentes grados de estilo social, existiendo concordancia entre estos grados de estilo social y la filogenia del género *Macaca* (Thierry, 2000). El linaje *fascicularis* pertenece a los grados 1 (*despótico*) y 2 (*tolerante*), el linaje *sinica-arctoides* pertenece al grado 3 (*relajado*), y el linaje *silenus-sylvanus* pertenece a los grados 3 (*relajado*) y 4 (*igualitario*), excepto la especie *N. nemestrina* que pertenece al grado 2 (ver tabla 1). La localización de cada linaje está restringida a 1 ó 2 grados de estilo social. Por tanto, hay un claro grado de inercia filogenética en los patrones sociales del género *Macaca* (Thierry, 2000). Sin embargo, *N. nemestrina* se aleja bastante de los otros miembros de su linaje. Esto puede ser debido a una posible divergencia más rápida que el resto de especies de su linaje. O quizás esta especie esté más relacionada con el linaje *fascicularis*, como indican algunas reconstrucciones filogenéticas (Purvis, 1995).

Tabla 1. Especies de macacos clasificadas en los 4 grados de estilo social según Thierry (2000). Todas las especies del grado 4 son macacos de la isla Sulawesi. Los colores representan los tres grupos y linajes evolutivos del género *Macaca*: grupo *silenus-sylvanus* (verde), grupo *sinica-arctoides* (morado) y grupo *fascicularis* (naranja).

Grado 1	Grado 2	Grado 3	Grado 4
<i>M. mulatta</i>	<i>M. fascicularis</i>	<i>M. silenus</i>	<i>M. tonkeana</i>
<i>M. fuscata</i>	<i>M. nemestrina</i>	<i>M. sylvanus</i>	<i>M. maura</i>
<i>M. cyclopis</i>		<i>M. arctoides</i>	<i>M. nigra</i>
		<i>M. radiata</i>	<i>M. nigriscens</i>
		<i>M. sinica</i>	<i>M. hecki</i>
		<i>M. thibetana</i>	<i>M. ochreata</i>
		<i>M. assamensis</i>	<i>M. brunnescens</i>

En cuanto al rango geográfico del género *Macaca*, presenta el más amplio de los primates después del género *Homo*. Todas las especies del género *Macaca* están distribuidas en el sur y este de Asia, a excepción de *M. sylvanus* que se encuentra en el norte de África. Por tanto, el linaje *silenus-sylvanus* presenta la distribución geográfica más fragmentada, habitando en el norte de África y en el sureste asiático. Sus diez especies están situadas muy alejadas unas de otras, y con frecuencia presentan una distribución relictica, lo que indica una dispersión temprana. El linaje *sinica-arctoides* tiene una distribución moderadamente fragmentada en la península de la India y en el sureste asiático, y el linaje *fascicularis* tiene la distribución más continua, desde Indonesia ecuatorial e Indochina tropical, hasta Asia subtropical y templada entre China y Pakistán, en Taiwán y Japón (ver figura 6). Todas las especies de macacos son principalmente frugívoras y semi-terrestres. Habitan un amplio rango de hábitats, desde ecosistemas ecuatoriales hasta templados, y desde bosques primarios perennes hasta praderas, manglares, semidesiertos y áreas con asentamientos humanos (Fooden, 1982; Richard *et al.*, 1989). Forman grupos multimacho-multihembra, lo que quiere decir que forman grupos que contienen permanentemente machos y hembras adultos con sus crías. El sex ratio de los adultos está sesgado hacia las hembras. Las hembras constituyen subgrupos *kin-bonded* (subgrupos formados por parientes) dentro de su grupo natal, mientras que la mayoría de los machos se transfieren entre grupos cuando alcanzan la madurez sexual.

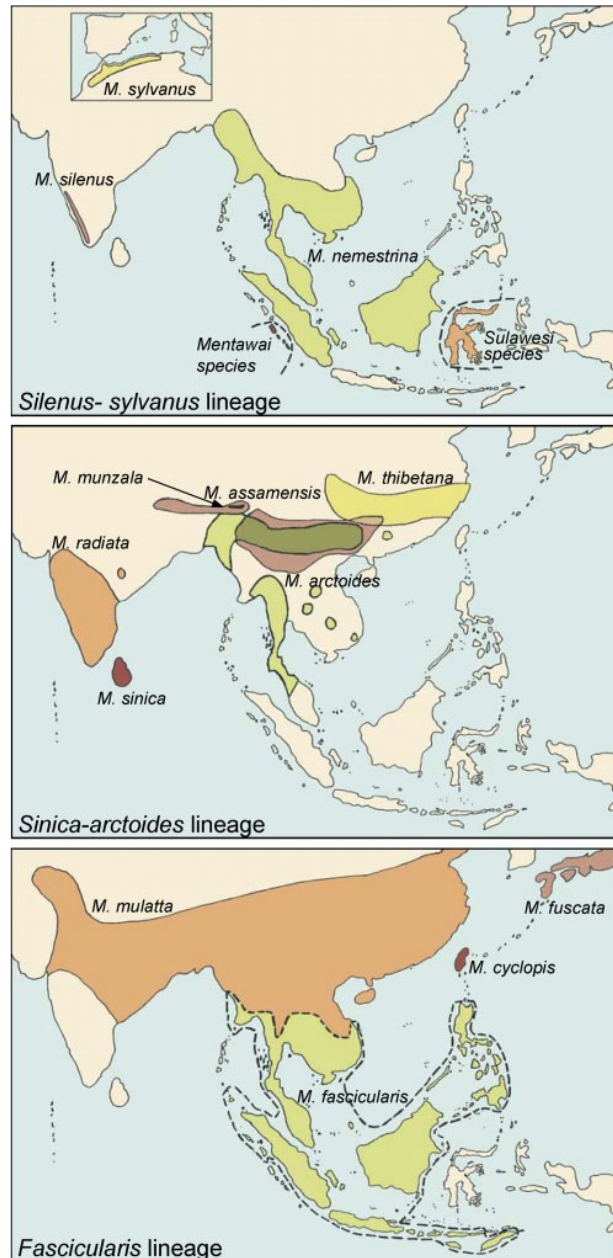


Figura 6. Distribución geográfica actual de las especies de macacos separadas por linaje (imagen tomada de Thierry, 2007).

En cuanto a los comportamientos de las especies del género *Macaca*, existen diferencias entre especies respecto a los estilos de afiliación, agresión, dominancia, nepotismo, y socialización (Thierry *et al.*, 2004) (ver tabla 2). Estas diferencias son las usadas para clasificar a las especies del género *Macaca* en los cuatro grados de estilo social. Dentro de estas diferencias las que conciernen a los comportamientos de agresión y reconciliación son

el grado de asimetría en conflictos y manejo de conflictos (Thierry, 2000), que son especialmente variables entre las especies de macacos. En las especies pertenecientes a los grados 1 y 2 la intensidad de agresión y la asimetría de la agresión son altas, y la tasa de reconciliación es baja, al contrario que en las especies de los grados 3 y 4. En cuanto a comportamientos afiliativos, en especies pertenecientes a los grados 1 y 2 las frecuencias de *grooming* y otros comportamientos afiliativos son menores que en las especies de grado 3 y 4 (Thierry, 2000). Los patrones de sumisión también varían entre las especies de macacos (Thierry, 2000). Por ejemplo, en las especies de grado 1 los subordinados retraen los labios y muestran los dientes para mostrar sumisión (de Waal & Luttrell, 1985; Preuschoft, 1995). Cuando los individuos usan esta expresión facial fuera de un conflicto, lo que hacen es mostrar su menor estatus social a los individuos de mayor rango. Una señal similar, el *silent bared-teeth*, se observa también en especies de grado 4, pero en estas especies no tiene función de sumisión, si no que es una señal de intenciones pacíficas por parte del transmisor, y sirve para iniciar interacciones afiliativas (Thierry *et al.*, 1989; Petit & Thierry, 1992). En las especies de grados 2 y 3, el *silent bared-teeth* es principalmente una señal de sumisión (de Waal *et al.*, 1976; Preuschoft, 1995; Maestripieri, 1996). El gradiente de jerarquía también varía entre las especies de macacos. En el grado 1 el gradiente de jerarquía es el más pronunciado, y por tanto la asimetría del poder social también, y por ello, en las especies de este grado, la vida social está gobernada por jerarquías rígidas (Kurland, 1977; de Waal, 1991). Esta asimetría en el poder social hace que el rango de dominancia afecte a las interacciones entre individuos, y a la distribución de *grooming*. Esto difiere de las especies de grado 4, donde el gradiente de jerarquía es mucho menos severo, aunque los rangos de dominancia son estables. En estas especies, las diferencias en rango social no afectan a las interacciones entre los individuos y tienen poco efecto en la distribución de *grooming* (Thierry *et al.*, 1990, 1994; Matsumura, 1991; Petit *et al.*, 1992). Las especies de grado 2 son más similares a las especies de grado 1, y las especies de grado 3 presentan más similitudes con las especies de grado 4. Debido a todo esto, y como hemos ido mencionando anteriormente, la asimetría en el poder social y gradiente de jerarquía y las diferencias en la intensidad de agresión entre especies de macacos también provoca las diferencias en los patrones de distribución espacial entre especies. En la tabla 2 se muestra un resumen de todas las características mencionadas de los cuatro grados de estilo social del género *Macaca*.

Tabla 2. Tabla resumen de las características sociales de los cuatro grados de estilo social del género *Macaca*.

	Grado 1	Grado 2	Grado 3	Grado 4
Tipo de conflicto	Asimétrico	Asimétrico	Asimétrico en algunos casos	No asimétrico
Intensidad de la agresión	Alta	Moderada-alta	Baja	Baja
Direccionalidad de la agresión	Unidireccionalidad	Unidireccionalidad	Bidireccionalidad	Bidireccionalidad
Contraataques	No	No	Si	Si
Señales de sumisión	Comunes	Comunes	Raras	Raras
Reconciliación	Rara	Rara	Común	Común
Gradiente de jerarquía	Pronunciado	Pronunciado	Leve	Leve
Frecuencia de grooming	Menor	Menor	Mayor	Mayor
Distribución espacial	Influenciada por los rangos de dominancia	Influenciada por los rangos de dominancia	NO influenciada por los rangos de dominancia	NO influenciada por los rangos de dominancia

6.2) Descripción de la especie *M. tonkeana*.

La especie *M. tonkeana* pertenece al linaje *silenus-sylvanus*, y a su vez forma parte de los macacos de la isla indonesia de Sulawesi. Las especies de Sulawesi probablemente derivaron de una misma población ancestral (Kawamoto, 1996; Evans *et al.*, 1999), y su diversificación evolutiva posiblemente se originó a partir del aislamiento temporal de diferentes partes de la isla a lo largo del tiempo geológico (Fooden, 1969, Bynum *et al.*, 1997). Las siete especies de Sulawesi están distribuidas alopátricamente por la isla (ver figura 7), es decir, ocupando áreas geográficas separadas y no superpuestas, y se pueden encontrar tanto en tierras bajas como en bosques montanos bajos, siendo estos bosques de selva tropical (Whitten *et al.*, 1987; Supriatna *et al.*, 1992). *M. tonkeana* ocupa la zona central de la isla, y puede habitar tanto hábitats sin alteración humana como hábitats con intensa alteración humana, desde el nivel del mar hasta los 2000 metros de altitud (Riley, 2008). En general los macacos de Sulawesi se consideran semi-terrestres (Priston, 2005), pero *M. tonkeana* parece pasar la mayor parte del tiempo moviéndose en el dosel arbóreo (Pombo *et al.*, 2005). En cuanto al tamaño de los grupos, se han documentado grupos de 10 a 30 individuos, formados por múltiples adultos sexualmente maduros de ambos sexos (Pombo *et al.*, 2005). Los individuos de *M. tonkeana* se encuentran activos durante el día y se alimentan principalmente de fruta, aunque también consumen hojas, tallos, flores, insectos y otros invertebrados (Pombo *et al.*, 2005).



Figura 7. Rangos de distribución de los macacos de Sulawesi, basados en Bynum *et al.* (1997).

A pesar de que la especie *M. tonkeana* todavía es común en áreas de hábitat adecuado para la especie, la transformación continua de selva tropical en tierras agrícolas,

especialmente para plantaciones de palma aceitera y cacao, está teniendo un impacto negativo notable en la población total de esta especie (Pombo *et al.*, 2005). Además, a medida que la cantidad de hábitat natural disminuye, la especie *M. tonkeana* se ha vuelto cada vez más dependiente de los cultivos para sobrevivir, lo que genera un conflicto con los agricultores locales, que tratan a esta especie como una plaga agrícola (Pombo *et al.*, 2005). Otras amenazas incluyen la caza de esta especie para alimentación y su captura para mantenerlos como mascotas. Actualmente está considerada como una especie vulnerable (VU) por la lista roja IUCN. En cuanto a medidas de conservación, aparte de estar incluida en el Apéndice II de CITES, que prohíbe el comercio de esta especie sin un permiso, la especie *M. tonkeana* se encuentra dentro de varias áreas protegidas dentro de su rango (Lee *et al.*, 2005). Además, existe en la isla desde el año 2001 una “Dependencia de delitos contra la vida silvestre”, que ha sido efectiva en la reducción del comercio de algunos mamíferos protegidos y está trabajando con las comunidades locales para fortalecer la concienciación sobre la conservación (Lee *et al.*, 2005).

En cuanto a sus características físicas, los individuos de *M. tonkeana* tienen extremidades fuertes, un hocico moderadamente largo y una cola corta (ver figura 8) (Bynum *et al.*, 1997; Priston, 2005; Macdonald, 2006). El pelaje de esta especie es predominantemente negro, con áreas de color marrón más claro en las mejillas, la zona de las caderas y la parte superior de las nalgas (Macdonald, 2006). El peso corporal de los machos adultos suele rondar los 14,9 kg, mientras que el de las hembras adultas los 9 kg (Singh & Sinha, 2004). Ambos sexos se emparejan con múltiples parejas, por lo que presenta montas múltiples (Singh & Sinha, 2004). Las hembras durante la fase folicular del ciclo menstrual presentan lo que se llama el *sexual skin swelling*, que son hinchazones y enrojecimiento de la piel en la zona anogenital. El pico del tamaño del *sexual skin swelling* ocurre cuando las concentraciones de estradiol alcanzan su máximo (Aujard *et al.*, 1998). La primera menstruación de una hembra ocurre sobre los 4,4 años, el primer *sexual skin swelling* a los 4,3 años, la primera monta a los 4,7 años y el primer parto a los 5 años (Bercovitch & Harvey, 2004). La longitud de la gestación es de una media de 176 días, mientras que el intervalo promedio entre partos no se conoce aún para esta especie (Bercovitch & Harvey, 2004). Los machos de esta especie alcanzan la madurez sexual alrededor de los 6 años (Bercovitch & Harvey, 2004). La época reproductiva de esta especie tiene lugar durante todo el año.



Figura 8. Fotos de dos individuos de la especie *M. tonkeana*. A la izquierda podemos ver una foto de un macho adulto y a la derecha una foto de una hembra adulta.

M. tonkeana pertenece al grado 4 de estilo social, por lo que la agresión es bidireccional, el objeto de agresión suele protestar o contraatacar y la intensidad de la agresión es baja. Además, la reconciliación entre oponentes suele ocurrir en el 50% de los casos entre individuos sin parentesco (Thierry, 1986; Matsumura, 1996; Petit *et al.*, 1997; Thierry *et al.*, 1997). En cuanto al gradiente de jerarquía, es poco severo, es decir, no hay asimetría en la distribución del poder social, por lo que las diferencias en rango social no obstaculizan los contactos entre los individuos y tienen poco efecto en la distribución de *grooming* (Thierry *et al.*, 1990, 1994; Matsumura, 1991; Petit *et al.*, 1992). Debido a que no hay asimetría de dominancia, la intensidad de agresión es baja, y por tanto el riesgo de lesión también es bajo, existe una incertidumbre sobre los resultados de la agresión, que puede originar espacios para la negociación entre oponentes (Silk, 1997). Al facilitar el intercambio de información entre oponentes, las conductas de reconciliación pueden evitar conflictos y mejorar las relaciones sociales (de Waal, 1986; Thierry, 1986; de Waal & Luttrell, 1989; Petit *et al.*, 1997). Debido a todo esto, el rango no tiene influencia en las interacciones sociales ni en la distribución espacial (Thierry *et al.*, 1990, 1994; Matsumura, 1991; Petit *et al.*, 1992). Thierry *et al.* (1990) y Matsumura (1991) observaron que en los grupos de *M. tonkeana* y *M. maurus* los rangos de dominancia tienen un efecto bajo en la distribución de *grooming* y por tanto en la distribución espacial. En cuanto a la comunicación, presentan un repertorio visual (expresiones faciales y posturas corporales), auditivo (vocalizaciones), físico (*grooming*, juego, montas, agresión) y posiblemente químico (olfativo). En *M. tonkeana*, a diferencia de las especies de los otros grados, la expresión facial *silent bared-teeth* tiene principalmente una función pacífica (ver figura 9) y sirve para comenzar interacciones afiliativas (Thierry *et al.*, 1989; Petit & Thierry, 1992).



Figura 9. Tres individuos de la especie *M. tonkeana* realizando el *silent bared-teeth* antes de iniciar una sesión de juego.

6.3) Descripción de la especie *M. fascicularis*.

La especie *M. fascicularis* pertenece al linaje *fascicularis*. Su rango geográfico abarca la zona del sureste asiático, desde Birmania hasta las Filipinas y hacia el sur atravesando Indochina, Malasia e Indonesia (ver figura 10), siendo la segunda distribución más amplia de un primate no humano (Wheatley, 1999). Habitan en una gran diversidad de hábitats, desde bosques primarios, secundarios y alterados. También pueden habitar en bosques húmedos de tierras bajas, matorrales, riveras de ríos y en bosques costeros de palma y mangle (Nowak, 1999; Groves, 2001). La alteración del hábitat ha extendido el rango de algunas poblaciones de esta especie, debido a que coloniza zonas alteradas (Fooden, 2006; Gumert, 2011). Posee el grado más alto de arborícola de todas las especies de macacos, siendo principalmente arborícola en ambientes forestales, pero también pasando tiempo en el suelo (Roodman, 1991; Fooden, 2006; Gumert, 2011). El tamaño de los grupos de *M. fascicularis* varía de menos de 10 individuos a más de 85, según el hábitat y las condiciones ecológicas. Los grupos son estables, dividiéndose en subgrupos a lo largo del día (Angst, 1975; de Jong *et al.*, 1994; van Noordwijk & van Schaik, 1999, 2001; Engelhardt *et al.*, 2004; Sussman *et al.*, 2011). El *sex ratio* hembra-macho es de 4,8 (Wheatley *et al.*, 1996). Presentan una alimentación omnívora, explotando muchos tipos diferentes de alimentos, lo que refleja la diversidad de hábitats que utiliza. Se pueden alimentar de hojas, frutas, flores, cangrejos, insectos, ranas, hongos, hierba, corteza y arcilla, pero el 96% del tiempo de alimentación lo invierten comiendo fruta. Las bolsas de las mejillas permiten el almacenamiento de alimentos durante el forrajeo, y gracias a esto, los alimentos se transportan fuera del sitio de forrajeo para el consumo, a menudo para evitar la competencia de los conespecíficos dominantes (Wheatley, 1980; Sussman & Tattersall, 1986; Yeager, 1996; Lucas & Corlett, 1998; Son, 2003; Sussman *et al.*, 2011). La actividad de alimentación y el forrajeo se realiza por la mañana y por la tarde (Guryama *et al.*, 1994; Son, 2004).



Figura 10. Rango de distribución geográfica de la especie *M. fascicularis* (zonas grises). Mapa tomado de Gumert (2015).

Actualmente *M. fascicularis* está considerada como una especie vulnerable (VU) por la lista roja IUCN. En cuanto a medidas de conservación, aparte de estar incluida en el Apéndice II de CITES, que prohíbe el comercio de esta especie sin un permiso, hay nueve parques nacionales, nueve reservas y dos santuarios en los que residen algunas poblaciones de esta especie (Wolfheim, 1983). Sin embargo, a pesar de estas medidas, la caza sigue siendo un problema. En Tailandia y Borneo, son cazados por comida, siendo cazada también por ser una plaga para la agricultura. Debido a que estos macacos destruyen los cultivos al alimentarse de ellos, algunos gobiernos no realizan planes de conservación de la especie. Además, se está produciendo pérdida de su hábitat debido a extensas operaciones de tala (Wolfheim, 1983).

El pelaje de esta especie puede ser de color marrón grisáceo o marrón rojizo. Estos colores son más pálidos en la zona ventral. La cara es de color gris parduzco con bigotes en las mejillas (ver figura 11). La longitud del cuerpo, sin incluir la cola, varía de los 38 a los 55 cm (Fa, 1989). Poseen una cola larga de 40 a 65 cm (Fa, 1989). Presentan dimorfismo sexual en tamaño, siendo el peso de los machos de un promedio de 5,4 kg y el de las hembras de 3,6 kg (Singh & Sinha, 2004). Ambos sexos se emparejan con múltiples parejas. Sin embargo, el macho de mayor rango tiene el mayor acceso a las hembras que cualquier otro macho, por lo que probablemente sea el progenitor de la mayoría de las crías del grupo (Singh & Sinha, 2004). El *sexual skin swelling* (enrojecimiento e hinchazón de la piel en la zona anogenital) solo lo presentan las hembras juveniles cuando se acerca la ovulación, mientras que las hembras adultas no lo presentan. Además, este *sexual skin swelling* no es muy pronunciado

(Bercovitch & Harvey, 2004). La primera menstruación de una hembra ocurre sobre los 2,4 años y el primer parto sobre los 5,2 años (Bercovitch & Harvey, 2004). Las hembras de rangos más altos se vuelven reproductivamente maduras antes que las hembras de rangos menores. La longitud de la gestación es de una media de 162,7 días (MacDonald, 1971), mientras que el intervalo promedio entre partos se encuentra entre 390 y 461 días (Hadidian & Bernstein, 1979; Nomura *et al.*, 1972). Las hembras de alto rango pueden tener hijos cada año, mientras que las de bajo rango cada dos años. El número de crías por parto suele ser una. Los machos alcanzan la madurez sexual a los 6 años (Bercovitch & Harvey, 2004). La época reproductiva de esta especie es estacional, teniendo lugar el pico de nacimientos entre los meses de Julio y Noviembre (van Noordwijk, 1999).



Figura 11. Fotos de dos individuos de la especie *M. fascicularis*. A la izquierda podemos ver una foto de una hembra adulta y a la derecha la foto de un macho adulto.

La especie *M. fascicularis* pertenece al grado 2 de estilo social, por lo que los conflictos son unidireccionales, el objeto de agresión por lo general huye o muestra señales de sumisión y las agresiones severas son muy frecuentes, es decir, existe una alta intensidad de agresión. Las interacciones afiliativas después del conflicto (reconciliación) entre oponentes no son frecuentes (de Waal & Luttrell, 1989; Aureli *et al.*, 1993; Butovskaya, 1993; Petit *et al.*, 1997; Schino *et al.*, 1998), ocurriendo en tan solo un 4-12% de los casos entre individuos no emparentados (Thierry, 2000). En cuanto al gradiente de jerarquía, es bastante severo, es decir, existe asimetría en la distribución del poder social, y por ello, la vida social de esta especie está gobernada por jerarquías rígidas (Kurland, 1977; de Waal, 1991). La asimetría en el poder social determina quién interacciona con quién (Thierry, 2000). Afecta en como

un individuo escoge parejas en proximidad, para afiliación o para juego, y si la distribución de elecciones está sesgada hacia individuos de alto rango. Los miembros del grupo compiten por el acceso a aliados más fuertes, lo que limita el número de parejas disponibles para los individuos subordinados. Los individuos subordinados se ven inhibidos de acercarse o interactuar con individuos de mayor rango debido a la posibilidad y al coste de un ataque (Thierry, 2000). Debido a que presentan un gradiente de jerarquía severo, y a que la intensidad de agresión es alta y el riesgo de lesión también, la mejor táctica para el objeto de agresión será evitar al oponente en vez de atacar. Debido a esto, los individuos subordinados son desplazados a posiciones periféricas. Los conflictos unidireccionales y el mayor riesgo de lesiones inhiben los contactos afiliativos entre oponentes (Silk, 1997). Debido a que un alto riesgo de lesión inhibe los contactos afiliativos debido a la segregación espacial de los individuos, el rango influencia las interacciones sociales (habiendo más interacciones afiliativas entre individuos de rango similar), y en la distribución espacial, estando los individuos dominantes cerca de individuos de rango similar, y en posiciones centrales, y los subordinados en la periferia. En cuanto a la comunicación, presentan un repertorio visual (expresiones faciales y posturas corporales), auditivo (vocalizaciones), físico (*grooming*, juego, montas, agresión) y posiblemente químico (olfativo). En *M. fascicularis* la expresión facial *silent bared-teeth* tiene principalmente una función de sumisión hacia individuos dominantes (ver figura 12), aunque en algunas ocasiones también puede tener función afiliativa (Thierry *et al.*, 1989; Petit & Thierry, 1992).



Figura 12. *Silent bared-teeth* realizado por un individuo de *M. fascicularis*. En este momento fue usado como señal de sumisión, después de que el individuo receptor de la señal (de mayor rango social que el individuo que realiza la señal) se acercara y golpeará a su cría.

7.) Objetivos e hipótesis.

Los objetivos de esta tesis son, en primer lugar, definir un patrón y las reglas generales de distribución espacial en dos grupos pertenecientes a dos especies diferentes del género *Macaca*, y en segundo lugar, definir si la distribución espacial puede ser una variable que refleje información sobre el estilo social en especies del género *Macaca*. Para ello llevaremos a cabo dos estudios diferentes. En el caso de estudio 1, llamado “Estudio espacial”, el objetivo consiste en determinar los patrones espaciales de nuestros dos grupos pertenecientes al género *Macaca* (*M. tonkeana* y *M. fascicularis*), y ver que factores afectan a la distribución espacial de los individuos de ambos grupos, basándonos únicamente en las variables espaciales de los grupos. La hipótesis principal del caso de estudio 1 es que *nuestros grupos de estudio presentarán diferentes tipos de patrones espaciales entre ellos*. Obtendremos diferencias en las variables espaciales entre los individuos del grupo de *M. fascicularis* (grado 2) y los individuos del grupo de *M. tonkeana* (grado 4), debido a que pertenecen a diferentes grados de estilo social y a que los grupos poseen diferencias en su tamaño (ver apartado 8.1). Centrándonos en cada una de las variables espaciales estudiadas, proponemos las siguientes hipótesis específicas:

- Hipótesis 1. *La distribución espacial de los individuos de ambos grupos no debería estar afectada por las variaciones estacionales de los factores ecológicos externos. Según Robinson (1981), la distribución espacial puede estar influenciada por factores ecológicos como, por ejemplo, la distribución y acceso al alimento.* En el caso que nos ocupa, ambos grupos se encuentran en semilibertad y sometidos a presiones ecológicas y de manejo idénticas, por lo que no deberían presentar fluctuaciones significativas en la distribución espacial estacional.
- Hipótesis 2. *Según Sueur et al. (2010), la distribución espacial de los individuos de ambos grupos puede estar afectada por el tamaño (número de individuos) del grupo.* El grupo de *M. tonkeana* está compuesto por un número mayor de individuos, por lo que es esperable que presente un mayor volumen espacial pudiendo mostrar fenómenos de fisión en subgrupos (Sueur & Petit, 2008; Sueur et al., 2010), mientras que en el grupo de *M. fascicularis* no esperamos que ocurra este fenómeno porque es un grupo con un bajo número de individuos. Esta diferencia en el número de individuos entre grupos es debida a que en cautividad o semi-libertad los individuos tienen más dificultades para evitar a sus agresores, aumentando en estos casos el estrés de los individuos subordinados cuando el tamaño de los grupos es elevado, y siendo muy patente en especies donde el gradiente de jerarquía es pronunciado y la intensidad de la

agresión elevada (Beisner & Isbell, 2009). Para evitar un elevado nivel de estrés en los individuos de *M. fascicularis*, donde el gradiente de jerarquía es pronunciado, el tamaño de los grupos en cautividad y semi-libertad no deber ser muy grande. Debido a esto, en cautividad y semi-libertad se pueden mantener grupos de *M. tonkeana* con un mayor número de individuos que en grupos de *M. fascicularis*.

- Hipótesis 3. Según Thierry (2004), la distribución espacial de los individuos de ambos grupos puede estar afectada por las interacciones sociales de los individuos y el estilo social que presenta el grupo. En consecuencia, se espera que los individuos del grupo de *M. fascicularis* presenten mayores distancias a sus vecinos más próximos que los individuos del grupo de *M. tonkeana*, debido a que la especie *M. fascicularis* pertenece al grado 2 de estilo social y la especie *M. tonkeana* al grado 4.

En el caso de estudio 2, llamado “Estudio espacio vs. rango”, el objetivo consiste en determinar los patrones espaciales de nuestros dos grupos de estudio, y ver como afectan las variables sociales como la jerarquía y la distribución del *grooming* en la distribución espacial de los individuos de ambos grupos. De acuerdo a este objetivo nuestra hipótesis de partida es que *las variables espaciales reflejan las variables sociales de ambos grupos, por lo que los datos espaciales podrían definir un patrón de grupo relacionado con su estilo social en grupos pertenecientes al género Macaca*. Por tanto, la hipótesis principal del caso de estudio 2 es que *la distribución espacial de los individuos de ambos grupos está determinada por el estilo social al que pertenece su especie*. Centrándonos en cada una de las variables sociales estudiadas, proponemos las siguientes hipótesis específicas para el caso de estudio 2:

- Hipótesis 1. Según Thierry (2004), nuestros grupos de estudio presentarán variables sociales propias del grado de estilo social al que pertenecen. El grupo de *M. tonkeana* presentará un gradiente de jerarquía e intensidad de agresión bajos, entre otras variables propias del grado 4 de estilo social. El grupo de *M. fascicularis* presentará un gradiente de jerarquía e intensidad de agresión elevados, entre otras variables propias del grado 2 de estilo social.
- Hipótesis 2. Según Thierry (2004), la jerarquía de dominancia y la centralidad de los individuos dentro de la red de *grooming* influirán en la distribución espacial de los individuos del grupo de *M. fascicularis*, pero no en los del grupo de *M. tonkeana*. En el grupo de *M. fascicularis* los individuos con mayor centralidad dentro de la red de *grooming* serán los individuos de mayor rango social, y por tanto serán los individuos

más centrales espacialmente, pero no en el grupo de *M. tonkeana*, donde el rango no afecta a la distribución espacial, y por tanto la distribución de *grooming* tampoco.

- Hipótesis 3. Según Silk (1994) y Teichroeb et al. (2015), los machos adultos presentarán posiciones periféricas y mayores distancias a sus vecinos en ambos grupos. Debido a la competencia intrasexual por el acceso a las hembras durante el celo, los machos adultos presentarán mayores distancias a sus vecinos más próximos y posiciones más periféricas, para así evitar confrontaciones.

Con los resultados de ambos estudios habremos realizado los objetivos principales de la tesis, que son definir un patrón y las reglas generales de distribución espacial en nuestros dos grupos de estudio, y definir si la distribución espacial puede ser una variable que refleje información sobre el estilo social en especies del género *Macaca*.

8.) Casos de estudio.

8.1) Descripción de los grupos de estudio.

8.1.1) El grupo de *M. tonkeana* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo.

El grupo de *M. tonkeana* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo, durante el período de muestreo, estaba formado por 27 individuos (ver figura 13) todos ellos nacidos en el centro y pertenecientes a 5 diferentes matrilineas:

- Jeanne. Matrilínea formada por Jeanne, la hembra de mayor edad (22 años), y su hijo Ullysse, el macho dominante del grupo.
- Lady. Matrilínea formada por Lady (hembra de 20 años), sus 5 hijos (3 machos y 2 hembras) y los descendientes de sus hijos (1 macho).
- Nereis. Matrilínea formada por Nereis, la hembra dominante del grupo y de 18 años, por sus 4 hijos (2 machos y 2 hembras) y los descendientes de sus hijos (1 hembra).
- Olga. Matrilínea formada por Olga (hembra de 17 años) y sus 5 hijos (todos ellos machos).
- Patsy. Matrilínea formada por Patsy, hembra de 16 años y hermana pequeña de Lady, por sus 4 hijos (1 hembra y 3 machos) y los descendientes de sus hijos (1 macho).

Pero para nuestros estudios solo tuvimos en cuenta a los individuos de más de 4 años de edad (estos inclusivos), trabajando entonces con 22 individuos: 6 machos adultos, 9 hembras adultas y 7 juveniles. No trabajamos con individuos inferiores a 4 años, debido a que en edades tan tempranas sus redes de interacciones sociales no están totalmente desarrolladas, y por tanto no tienen ni el rango social ni relaciones definidas, por lo que el estudio de estos individuos no nos aportaría información útil.

Respecto a la alimentación del grupo, todos los días de la semana se les aportaba pienso seco por la mañana, y diferentes tipos de fruta y verdura (manzana, pera, plátano, sandía, naranja, cebolla, lechuga, etc.) una vez a la semana (generalmente los jueves por la tarde). Además, debido a que se encuentran en semi-libertad, se alimentaban también de la vegetación y de los insectos que encontraban en su recinto.

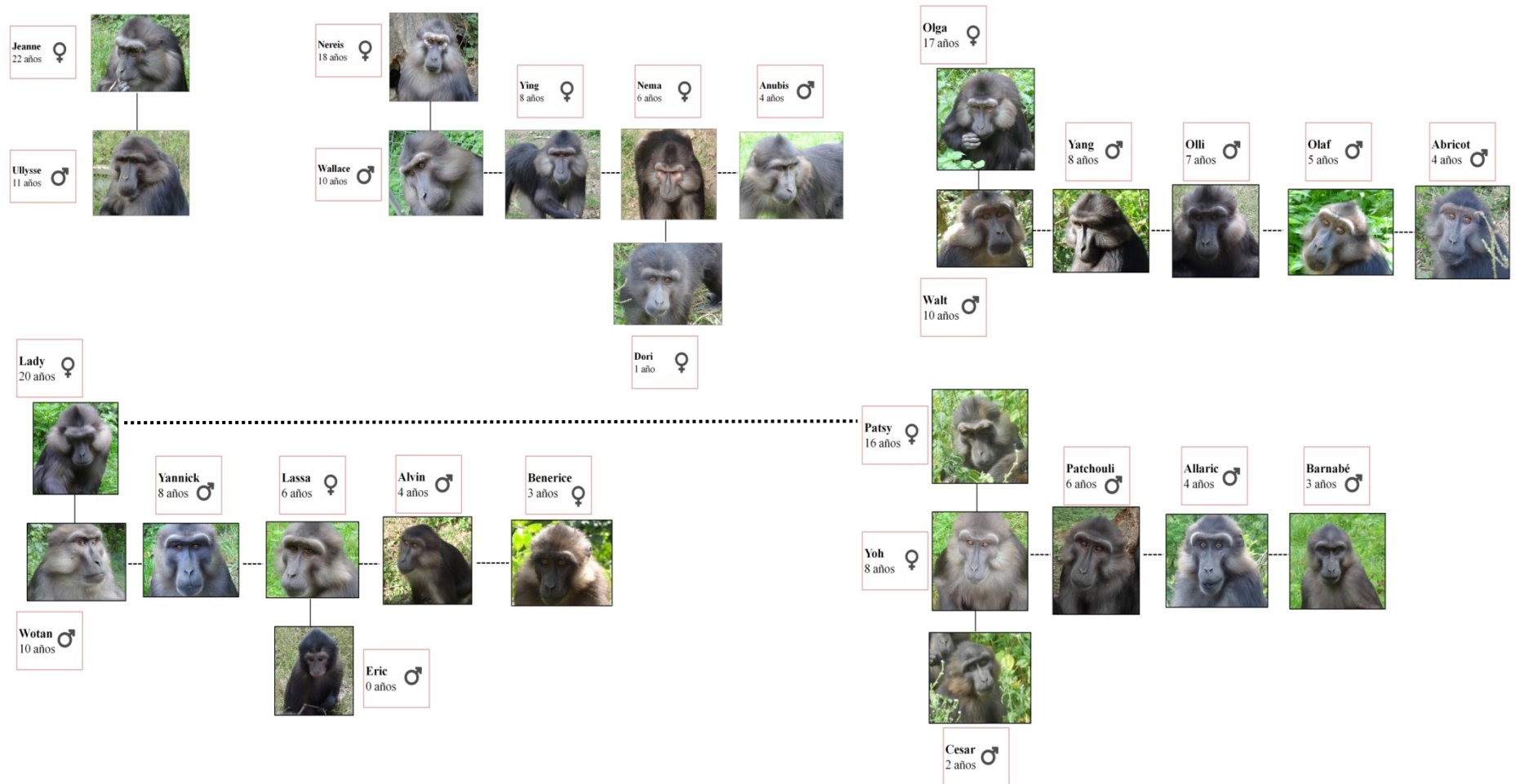


Figura 13. Árbol genealógico del grupo de *M. tonkeana* del Centro de primatología de la Universidad de Estrasburgo durante el período de muestreo. Las líneas continuas representan a la descendencia y las discontinuas a los hermanos-hermanas de la misma matrilinea.

8.1.2) El grupo de *M. fascicularis* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo.

El grupo de *M. fascicularis* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo, durante el período de muestreo, estaba formado por 15 individuos (ver figura 14) todos ellos nacidos en el centro y pertenecientes a 7 diferentes matrilineas:

- Carpette. Matrilínea formada por Carpette, la hembra dominante del grupo, de 17 años de edad, y por sus dos hijas y los descendientes de sus hijas (1 hembra).
- Raclette. Matrilínea formada por Raclette, hembra de 15 años, y por su hija y los descendientes de su hija (1 hembra).
- Nicolette. Matrilínea formada por Nicolette, hembra de 14 años de edad, y su hijo.
- Laeticiette. Matrilínea formada por Laeticiette, de 10 años de edad, y su hija.
- Emilienette. Matrilínea formada por Emilienette, hembra de 6 años de edad, y su hija.
- Numerobis. Matrilínea de la que actualmente solo queda Numerobis, macho de 15 años de edad.
- Zorro. Matrilínea de la que actualmente solo queda Zorro, el macho dominante, de 14 años de edad.

Pero para nuestros estudios solo tuvimos en cuenta a los individuos de más de 4 años de edad (ver apartado 8.1.1), trabajando entonces con 11 individuos: 2 machos adultos, 8 hembras adultas y 1 juvenil.

Respecto a la alimentación del grupo, al igual que al grupo de *M. tonkeana*, todos los días de la semana se les aportaba pienso seco por la mañana, y diferentes tipos de fruta y verdura una vez a la semana (generalmente los jueves por la tarde). Además, al igual que el grupo de *M. tonkeana*, los individuos de *M. fascicularis* se alimentaban también de la vegetación y de los insectos que encontraban en su recinto.

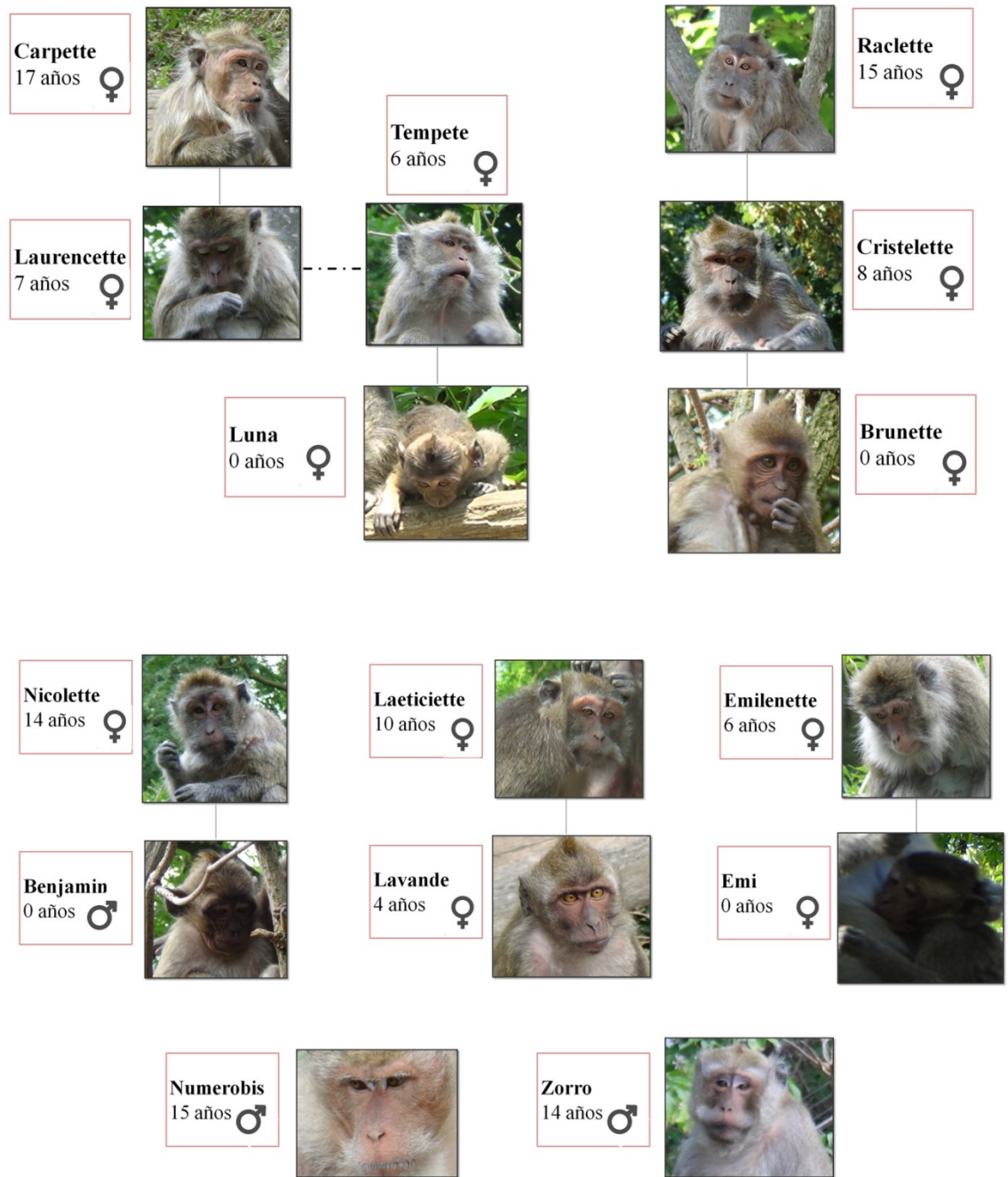


Figura 14. Árbol genealógico del grupo de *M. fascicularis* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo durante el período de muestreo. Las líneas continuas representan a la descendencia y las discontinuas a los hermanos-hermanas de la misma matrilinea.

8.2) Descripción de las instalaciones.

8.2.1) Descripción de la instalación de *M. tonkeana*.

La instalación del grupo de *M. tonkeana* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo se encuentra en un bosque atlántico natural, formado por arces blancos (*Acer pseudoplatanus*) y pseudoacacias (*Robinia pseudoacacia*) principalmente (Eppinger & Hofmann, 2008) (ver figura 15), localizado a las afueras de la ciudad de Estrasburgo (Francia) y situado en un antiguo fuerte. La instalación es mayoritariamente exterior, pero cuenta con una parte interior para proteger al grupo del mal tiempo y donde se administra el pienso y el agua cada día. Las dimensiones de la estructura interior son de 8,6 metros de largo, 2,8 metros de ancho y 2,2 metros de alto. La instalación exterior presenta una extensión de 3680 m², es de forma irregular, presenta desniveles de altura y gran cantidad de elementos naturales como árboles, arbustos, troncos, áreas de hierba, etc. y elementos artificiales como la estructura de la instalación interior y muros de piedra del antiguo fuerte (ver figura 16). El límite de la instalación está delimitado por rejas metálicas. La instalación tiene una zona inaccesible debido a su pronunciada pendiente.

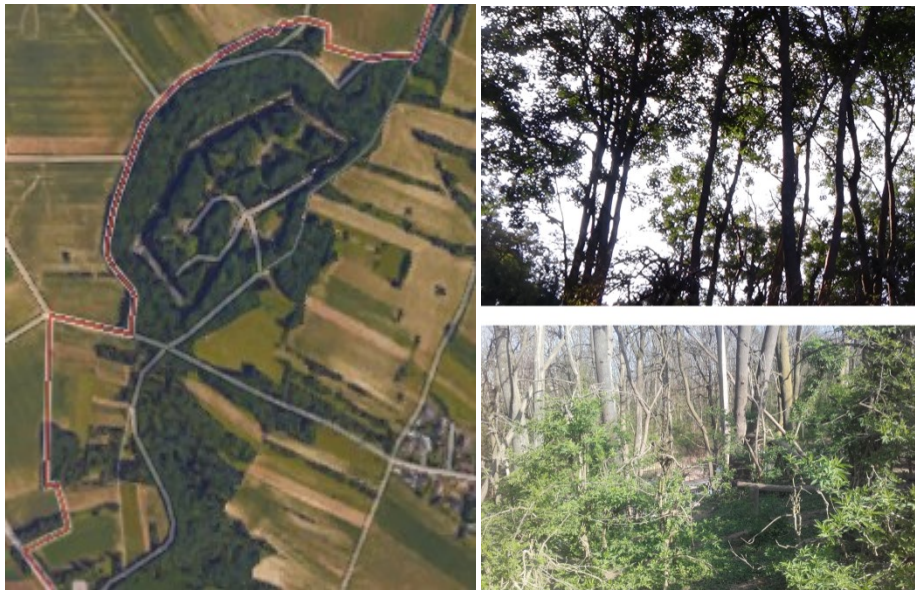


Figura 15. Bosque atlántico donde se encuentra el Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. A la izquierda tenemos una imagen de la parte del bosque donde se encuentra el Centro de primatología, captada con *Google Maps* (2019) (Google (s.f.)). Mapa del bosque en el *Chemin du Fort Foch*, Estrasburgo; imagen tomada el 12 de junio, 2019). A la derecha se encuentran dos fotos de este bosque.

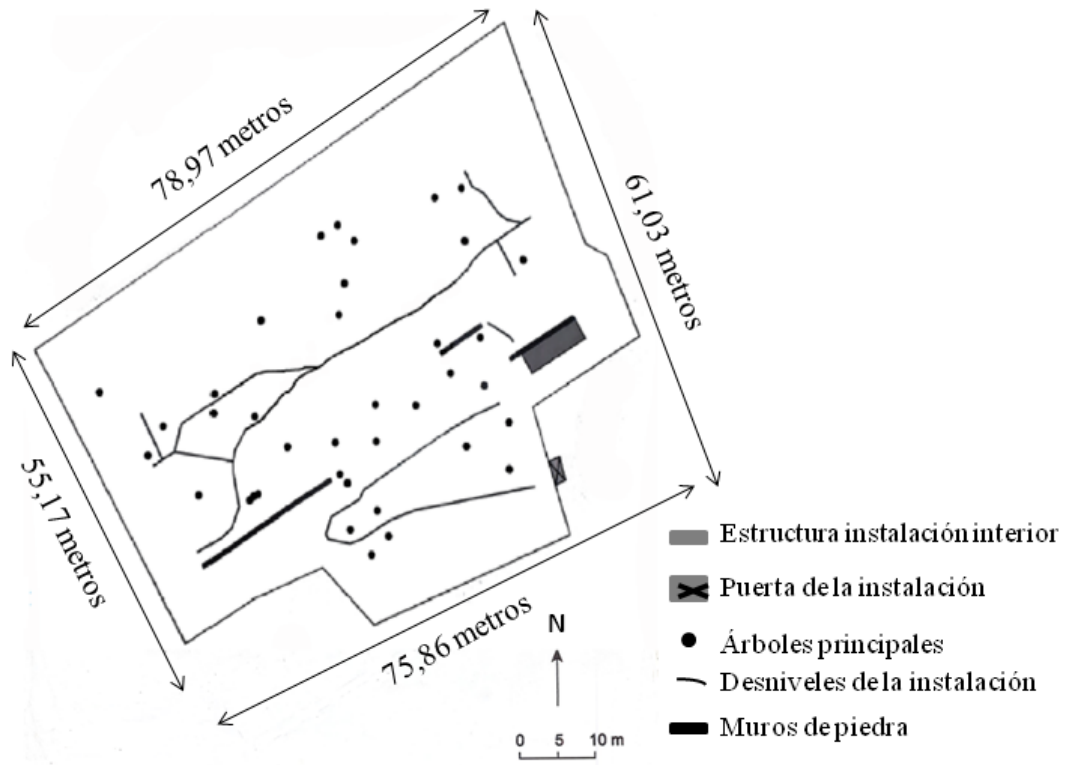


Figura 16. Representación de la instalación del grupo de *M. tonkeana* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. El rectángulo gris representa la estructura de la instalación interior, el rectángulo gris con una X negra representa la puerta de entrada a la instalación, los puntos negros son los árboles de más de tres metros de altura de la instalación, las líneas negras finas representan los desniveles de la instalación y las líneas negras gruesas representan los muros de piedra.

8.2.2) Descripción de la instalación de *M. fascicularis*.

La instalación del grupo de *M. fascicularis* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo se encuentra localizado en el mismo bosque que el de la especie *M. tonkeana* (ver apartado 8.2.1). La instalación es mayoritariamente exterior, pero al igual que la de *M. tonkeana*, cuenta con una parte interior para proteger al grupo del mal tiempo y donde también se administra el pienso y el agua cada día. Las dimensiones de la estructura interior son de 4 metros de largo, 2,5 metros de ancho y 2,4 metros de alto. La instalación exterior presenta una extensión de 1400 m², y al igual que la de *M. tonkeana*, es de forma irregular, presenta desniveles de altura y gran cantidad de elementos naturales como árboles, arbustos, troncos, áreas de hierba, etc. y elementos artificiales como la estructura de la instalación interior y muros de piedra del antiguo fuerte (ver figura 17). La instalación está delimitada por rejas metálicas.

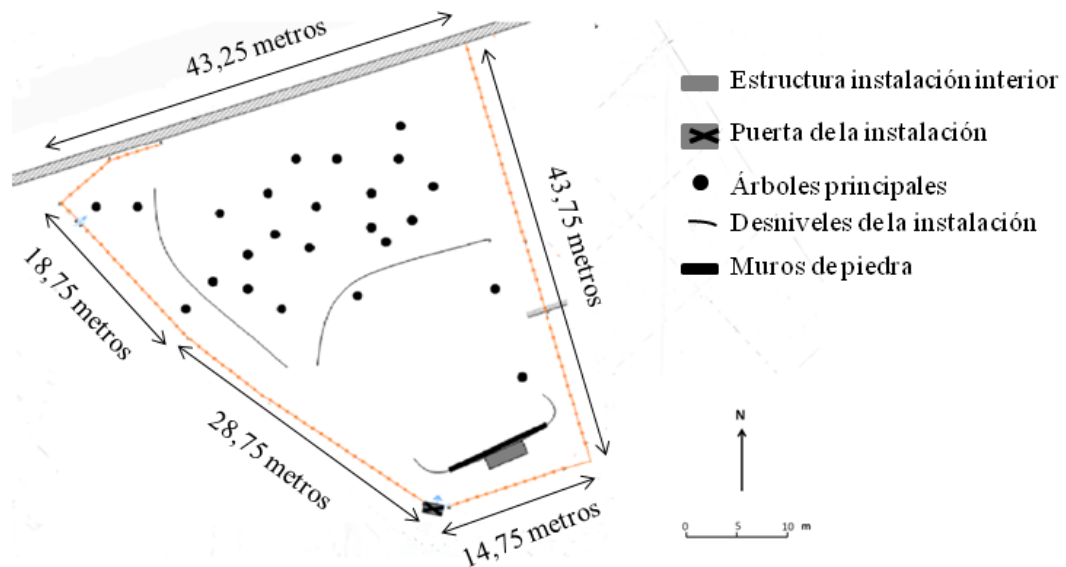


Figura 17. Representación de la instalación del grupo de *M. fascicularis* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. El rectángulo gris representa la estructura de la instalación interior, el rectángulo gris con una X negra representa la puerta de entrada a la instalación, los puntos negros son los árboles de más de tres metros de la instalación, las líneas negras finas representan los desniveles de la instalación y las líneas negras gruesas representan los muros de piedra.

8.3) Descripción del proceso de registro de datos.

8.3.1) Procedimiento de registro de datos.

El primer período de muestreo tuvo lugar desde el mes de mayo hasta septiembre del año 2016. Durante este período se llevaron a cabo observaciones *ad libitum* para realizar el reconocimiento de los individuos (es decir, 22 individuos en el grupo de *M. tonkeana* y 11 individuos en el grupo de *M. fascicularis*), estudiar las frecuencias de uso de cada zona de la instalación por los individuos y realizar el etograma de interacciones sociales de ambos grupos. El muestreo *ad libitum* es un registro no sistematizado realizado durante un determinado período de tiempo (Altmann, 1974). Es decir, con este tipo de muestreo se anotan todos los comportamientos observados en el grupo durante un período de tiempo determinado. El problema de este tipo de registro es que las observaciones están sesgadas hacia aquellas conductas o individuos más llamativos, subestimando a los individuos con menos pautas comportamentales. Debido a esto, complementamos las observaciones *ad libitum* con un muestro focal. Este registro consiste en observar a un individuo durante un período determinado de tiempo, registrando todas las conductas que realiza (Altmann, 1974). El individuo focal era determinado de forma aleatoria antes de la sesión de registro, pero balanceando la elección si era necesario para observar a todos los individuos durante el mismo período de tiempo.

El segundo período de muestreo se realizó de marzo a septiembre del año 2017. Durante los meses de marzo y abril del 2017 definimos las subáreas de las instalaciones según las frecuencias de usos de sus zonas por los individuos de ambos grupos, se realizó la división de la instalación en estas subáreas, se seleccionaron los puntos dentro de cada subárea y se calcularon las coordenadas (x, y, z) de todos los puntos. Los datos se recolectaron de mayo a septiembre de 2017. Hicimos grabaciones de 10 minutos, obteniendo un total de 100 vídeos para *M. tonkeana* y otros 100 para *M. fascicularis* (es decir, en total se obtuvieron 16.67 horas de filmación para cada especie). Los vídeos fueron grabados de 9:00 a 12:00h por la mañana y de 15:00 a 17:00 h por la tarde, de lunes a viernes, alternando horarios de mañana y tarde entre los dos grupos. Para realizar estas grabaciones usamos una cámara de vídeo de modelo Sony HDR-CX320. Analizamos estos vídeos utilizando un registro activado por transiciones de tiempo (RTT) para obtener las coordenadas de los individuos y un registro continuo multifocal para obtener interacciones agonísticas y afiliativas entre individuos. En este caso, el registro activado por transiciones de tiempo consistió en anotar cada 30 segundos los puntos de referencia donde se encontraban todos los individuos que se estaban registrando, a partir de los cuales se les asignaba las coordenadas (x, y, z) a los individuos registrados. Es decir, durante el análisis de los vídeos, anotábamos las

coordenadas (x, y, z) de todos los individuos (registro multifocal) que se encontraban visibles en el vídeo cada 30 segundos. Escogimos intervalos de 30 segundos respecto a otros intervalos de tiempo debido a que según Dolado (2011) con intervalos de 30 segundos el error aproximado en el cálculo de la centralidad es solo de dos unidades en el segundo decimal, y además, facilita el manejo de los datos generados y acorta el tiempo de análisis de los datos, teniendo un impacto positivo en su concordancia. En cuanto al registro continuo multifocal, consiste en registrar todas las conductas de todos los individuos observados durante un período de tiempo determinado, anotando incluso conductas de diferentes individuos que solapen en el tiempo. Es decir, cada vez que se observaba una conducta agonística o una conducta afiliativa descritas en el etograma se detenía el vídeo, se anotaba la conducta observada y el individuo emisor de dicha conducta y, además, se anotaba el individuo receptor de la conducta. Gracias al muestreo mediante análisis de vídeos es posible registrar todas las conductas de todos los individuos que ocurren durante el mismo período de tiempo. Decidimos usar este tipo de registro en vez de los registros usados en el primer período de muestreo debido a que el análisis de vídeos nos permite corregir los errores de los estudios *in vivo*, como son la observación inclinada hacia determinadas conductas e individuos más llamativos y la imposibilidad de registrar muchas conductas al mismo tiempo (Altmann, 1974).

Durante los últimos tres meses de este segundo período de muestreo tuvimos una ayudante de campo para la realización de algunas grabaciones y el análisis de algunos vídeos con el grupo de *M. tonkeana*. Además, con algunos de los vídeos analizados por nuestra ayudante de campo realizamos un análisis de concordancia entre observadores para los datos de posición espacial y de conductas agonísticas y afiliativas para el grupo de *M. tonkeana* (ver apartado 8.3.2). La información histórica sobre la climatología del Centro de Primatología durante los meses de estudio del segundo período de muestreo se encuentra en la tabla 3.

Tabla 3. Información histórica (valores medios) sobre la climatología del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo durante los meses de estudio del segundo período de muestreo. La información ha sido recopilada de la web *Meteoblue* (2019).

	T^a máxima (°C)	T^a mínima (°C)	Precipitación (mm)	Velocidad del viento (km/h)
Marzo	12	1	50	12
Abril	15	4	48	11
Mayo	20	10	78	10
Junio	23	12	70	11
Julio	26	14	69	10
Agosto	26	14	60	9
Septiembre	22	11	62	11

En cuanto a las grabaciones de los vídeos, debido a la extensión, los desniveles y la vegetación de las instalaciones, nos fue imposible grabar planos generales de toda la instalación con la cámara. Por ello, se escogía antes de iniciar la grabación una de las subáreas de la instalación donde se encontrase un conjunto de individuos, grabando a todo el subgrupo de esa subárea. Se intentaba grabar a todos los individuos del grupo todos los días de muestreo al menos en una de las grabaciones realizadas ese día. En la figura 18 podemos observar las limitaciones que nos proporcionaban las instalaciones a la hora de realizar planos generales a través de la captura de uno de los vídeos y una foto que muestra como se realizaban las grabaciones.



Figura 18. En la imagen de arriba tenemos una captura de uno de los vídeos grabados. Podemos observar que abarca solo una de las subáreas de la instalación, en este caso de *M. tonkeana*. En la imagen de abajo podemos observar cómo se realizaban las grabaciones de los vídeos.

8.3.2) Concordancia inter e intraobservador.

Para el grupo de *M. tonkeana* evaluamos tanto la concordancia intraobservador como la concordancia entre observadores (interobservador), debido a que en este grupo teníamos la presencia de un observador externo. Como hemos mencionado en el apartado anterior, contamos con una ayudante de campo durante los tres últimos meses del segundo período de muestreo para *M. tonkeana*, que nos sirvió para evaluar la concordancia entre observadores. Esta ayudante de campo (Nazaret Ocaña de Nova, bióloga especializada en conservación y ecología, y estudiante de prácticas Erasmus+) tenía experiencia en el ámbito de la observación de animales en libertad. Para el grupo de *M. fascicularis*, como no contamos con un observador externo, solo calculamos la concordancia intraobservador. Para realizar los análisis de concordancia intraobservador de ambos grupos, tras analizar los 100 vídeos de cada grupo realizamos un segundo período de análisis para algunos de los vídeos.

Para evaluar la concordancia interobservador (*M. tonkeana*) e intraobservador (*M. tonkeana* y *M. fascicularis*) se utilizaron el 12% de los vídeos para cada análisis de concordancia (Stehman, 1996) (120 minutos de observación), siendo escogidos al azar. Se evaluó la concordancia de posición espacial de los individuos y de interacciones agonísticas y *grooming* social. Con los datos de ambas observadoras (concordancia interobservador) y con los datos de ambos períodos de análisis (concordancia intraobservador) calculamos el coeficiente de Kappa (tabla 4) con el programa informático SPSS. El coeficiente de Kappa es una medida de concordancia propuesta por Cohen en 1960, que se basa en comparar la concordancia observada en un conjunto de datos, indicando el grado de acuerdo que existe por encima del esperado por azar. La concordancia sirve para comprobar el nivel de los observadores y para verificar la fiabilidad de los datos registrados. La concordancia del coeficiente de Kappa según la escala propuesta por Landis & Koch (1977) se muestra en la tabla 5.

Tabla 4. Resultados de la concordancia inter e intraobservador de la posición espacial y de las interacciones agonísticas y *grooming* social mediante el coeficiente de Kappa.

Especie	Coeficiente de Kappa	Posición espacial	Interacciones agonísticas poco intensas	Interacciones agonísticas intensas	Grooming social
<i>M. tonkeana</i>	Interobservador	0,82	0,74	0,78	0,80
<i>M. tonkeana</i>	Intraobservador	0,87	0,81	0,84	0,86
<i>M. fascicularis</i>	Intraobservador	0,88	0,82	0,88	0,89

Tabla 5. Concordancia del coeficiente de Kappa.

Coeficiente de Kappa	Fuerza de la concordancia
<0,20	Pobre
0,21-0,40	Débil
0,41-0,60	Moderada
0,61-0,80	Buena
0,81-1	Muy buena

Con nuestros resultados y según la escala de concordancia de Landis & Koch (1977) podemos observar que existe una concordancia tanto inter como intraobservador muy buena respecto a la posición espacial de los individuos, y una intraobservador muy buena e interobservador buena con respecto a las interacciones agonísticas y *grooming* social.

8.3.3) Etogramas.

Durante los meses de mayo a septiembre del año 2016 (primer período de muestreo), se llevaron a cabo observaciones *ad libitum* para aprender a identificar a todos los individuos del grupo y definir el etograma de comportamientos sociales de nuestros grupos. Completamos estas observaciones *ad libitum* con observaciones focales individuales para evaluar el etograma previo de interacciones sociales de macacos de la isla de Sulawesi de Thierry *et al.* (2000), en el caso del grupo de *M. tonkeana*, y para evaluar los etogramas previos de interacciones sociales de la especie *M. fascicularis* de Thierry (1985), Xu *et al.* (2012) y Gumert (2015), en el caso del grupo de *M. fascicularis*. En el caso de *M. tonkeana*, el etograma previo es muy detallado y tiene muchas categorías, así que unificamos algunas de ellas y simplificamos el etograma, quedándonos con un total de 42 conductas sociales. En el caso de *M. fascicularis*, los etogramas previos tenían las interacciones agonísticas muy desarrolladas, pero no las interacciones afiliativas, por lo que completamos estos etogramas con las interacciones afiliativas que observamos en nuestro grupo de estudio, presentando nuestro etograma resultante un total de 41 conductas sociales. Los etogramas de comportamientos sociales de nuestros dos grupos de estudio realizados se encuentran en el Anexo I.

8.3.4) Método y registro de datos espaciales.

El método usado en este estudio está basado en el de Dolado & Beltran (2011), y consiste, en primer lugar, en dividir las instalaciones en diferentes subáreas según la arquitectura de la instalación. Aprovechando los diferentes elementos de la instalación (es decir, muros, desniveles, pendientes, vallas de metal, etc.), se acotaron zonas y observamos las de mayor uso. Las subáreas se seleccionaron de acuerdo con el tiempo que pasan los individuos en las diferentes zonas de la instalación, usando las frecuencias de uso de cada zona (ver figuras 19 y 20). Según Dolado & Beltran (2011), las zonas más utilizadas (es decir, las zonas donde los individuos pasan más tiempo) se dividen en subáreas más pequeñas y las zonas menos utilizadas se dividen en subáreas más grandes (es decir, en zonas muy usadas, las subáreas son más pequeñas, lo que permite situar a los individuos con mayor precisión; en cambio, en zonas menos utilizadas, las subáreas son más grandes). Además, descartamos una zona de difícil acceso de la instalación de *M. tonkeana* para el muestreo. Esta zona inaccesible no es utilizada con frecuencia por los individuos del grupo, por lo que su descarte no distorsiona nuestros resultados.

En segundo lugar, seleccionamos algunos puntos (es decir, puntos de referencia como árboles, arbustos, troncos, rocas, etc.) en cada subárea y calculamos sus coordenadas. El número de puntos depende del tamaño de cada subárea y el tiempo pasado en las diferentes subáreas por los individuos del grupo (por ejemplo, para *M. tonkeana*, los puntos de la subárea más utilizada son 30, y los puntos en la subárea menos utilizada son 11). Elegimos los puntos cubriendo toda la extensión de cada subárea. Para elegir puntos en cada subárea, primero seleccionamos las esquinas de cada subárea como los primeros puntos, y desde cada esquina seleccionamos el resto de puntos en diferentes direcciones (izquierda, derecha y diagonal) desde la esquina, tomando puntos de referencia como árboles, arbustos, troncos, rocas, etc. para escoger estos puntos. En las subáreas más utilizadas, seleccionamos un mayor número de puntos y a menores distancias entre ellos que en las subáreas menos utilizadas. Así pues, dividimos la instalación de *M. tonkeana* en 11 subáreas (ver figura 21) y situamos un total de 208 puntos, y la de *M. fascicularis* en 7 subáreas (ver figura 22) y situamos un total de 93 puntos.

Para calcular las coordenadas (x, y, z) de los puntos no fue posible usar un GPS, porque el error del GPS era más alto que la distancia entre puntos de referencia. El error del GPS es de 3 a 15 metros (Ganskopp & Johnson, 2007) y algunos puntos distaban entre sí menos de un metro. De la misma manera, las distancias entre los puntos de referencia también imposibilitaron el uso de coordenadas UTM, más útiles para la geolocalización de grandes

extensiones de terreno. Por lo tanto, de acuerdo con Dolado & Beltran (2011), implementamos los puntos en un mapa de la instalación y definimos un punto de referencia (0, 0, 0) (origen de coordenadas) situado en la esquina con la altitud más baja (z), a partir de cual definimos las coordenadas de todos los puntos en cada instalación. Al asociar la posición de los individuos a puntos de la instalación, de los cuales sabemos sus coordenadas, es posible definir las distancias entre ellos. En la figura 23 se puede observar todo el proceso del cálculo de las coordenadas (x, y, z) de los puntos de cada subárea. En el Anexo II se encuentran los mapas escaneados de las instalaciones del grupo de *M. tonkeana* y del grupo de *M. fascicularis* sobre los que situamos las subáreas y los puntos seleccionados previamente en campo, y a partir de los que calculamos las coordenadas (x, y, z) de cada punto. Finalmente usamos estos mapas junto con el análisis de vídeos para muestrear la posición espacial de los individuos del grupo.

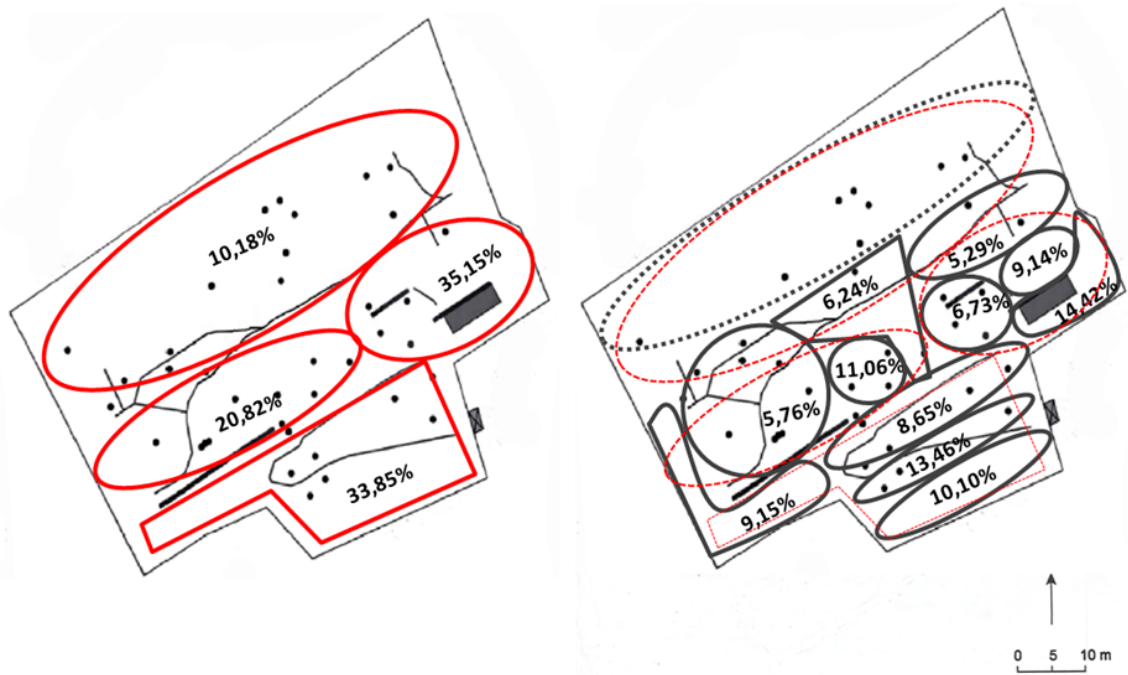


Figura 19. Frecuencias de uso de las zonas (izquierda) y subáreas (derecha) de la instalación de *M. tonkeana*. En la imagen de la izquierda se muestran las zonas de la instalación (líneas continuas rojas) usadas para estudiar el uso de la instalación por parte de los individuos del grupo. En la imagen de la derecha se muestran las diferentes subáreas escogidas (líneas continuas grises) a partir de las zonas de la instalación (líneas discontinuas rojas) y sus frecuencias de uso. La subárea señalada con línea discontinua es la descartada debido a su difícil acceso.

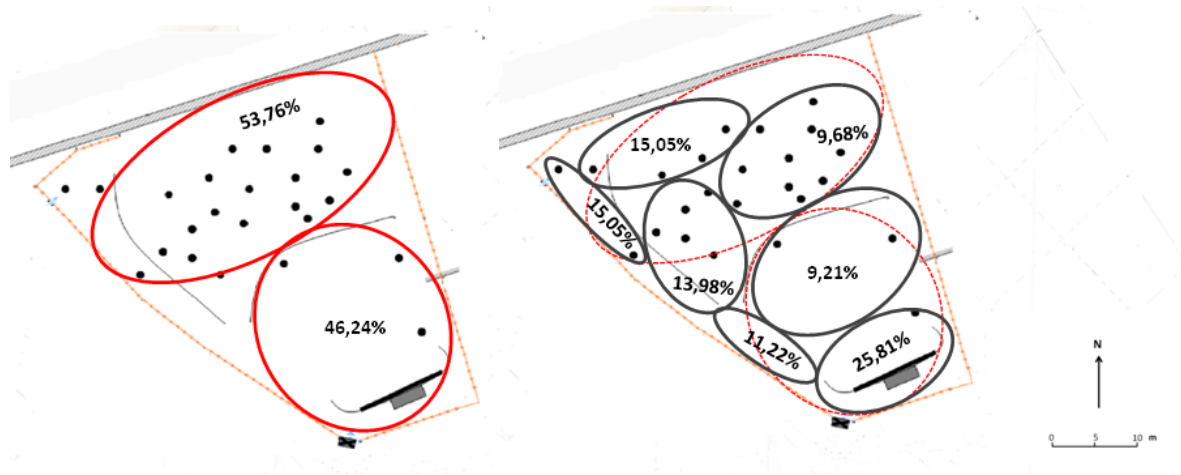


Figura 20. Frecuencias de uso de las zonas (izquierda) y subáreas (derecha) de la instalación de *M. fascicularis*. En la imagen de la izquierda se muestran las zonas de la instalación (líneas continuas rojas) usadas para estudiar el uso de la instalación por parte de los individuos del grupo. En la imagen de la derecha se muestran las diferentes subáreas escogidas (líneas continuas grises) a partir de las zonas de la instalación (líneas discontinuas rojas) y sus frecuencias de uso.

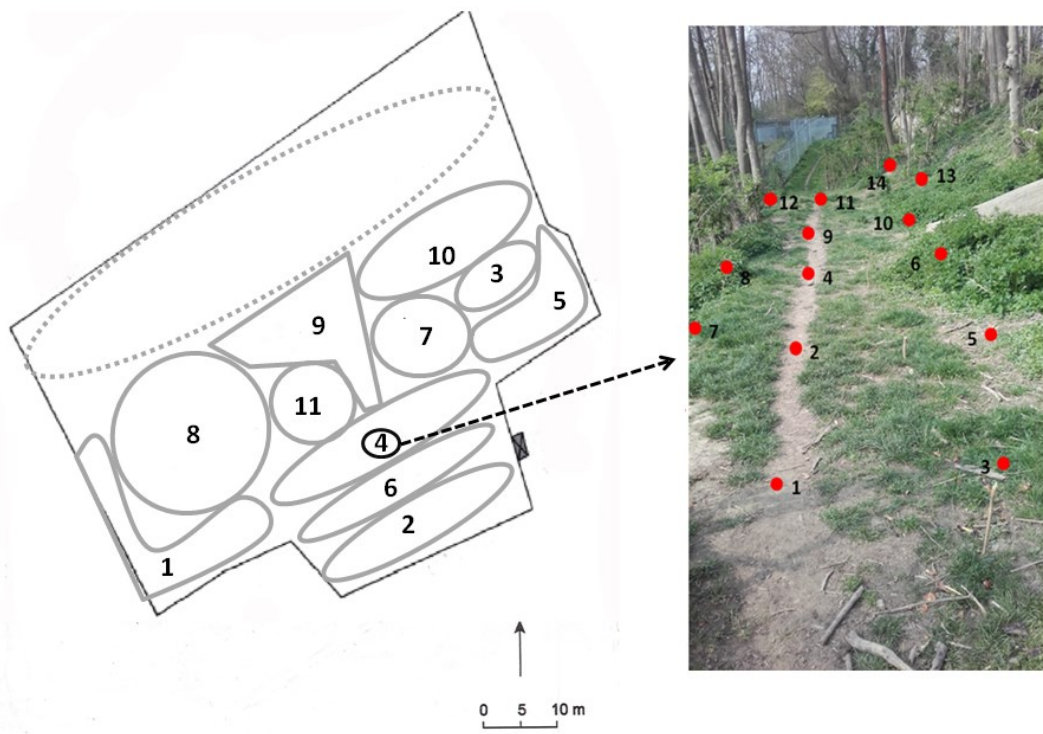


Figura 21. Diferentes subáreas de la instalación de *M. tonkeana*. El círculo discontinuo representa la zona inaccesible debido a la pronunciada pendiente. En la derecha se muestran los diferentes puntos en campo de la subárea 4 como ejemplo.

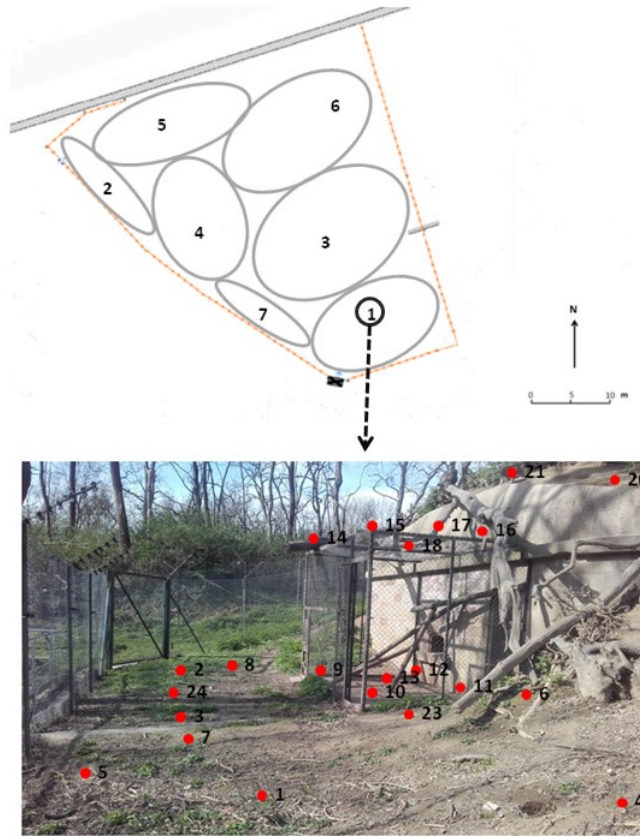


Figura 22. Diferentes subáreas de la instalación de *M. fascicularis*. En la imagen de abajo se muestran los diferentes puntos en campo de la subárea 1 como ejemplo.

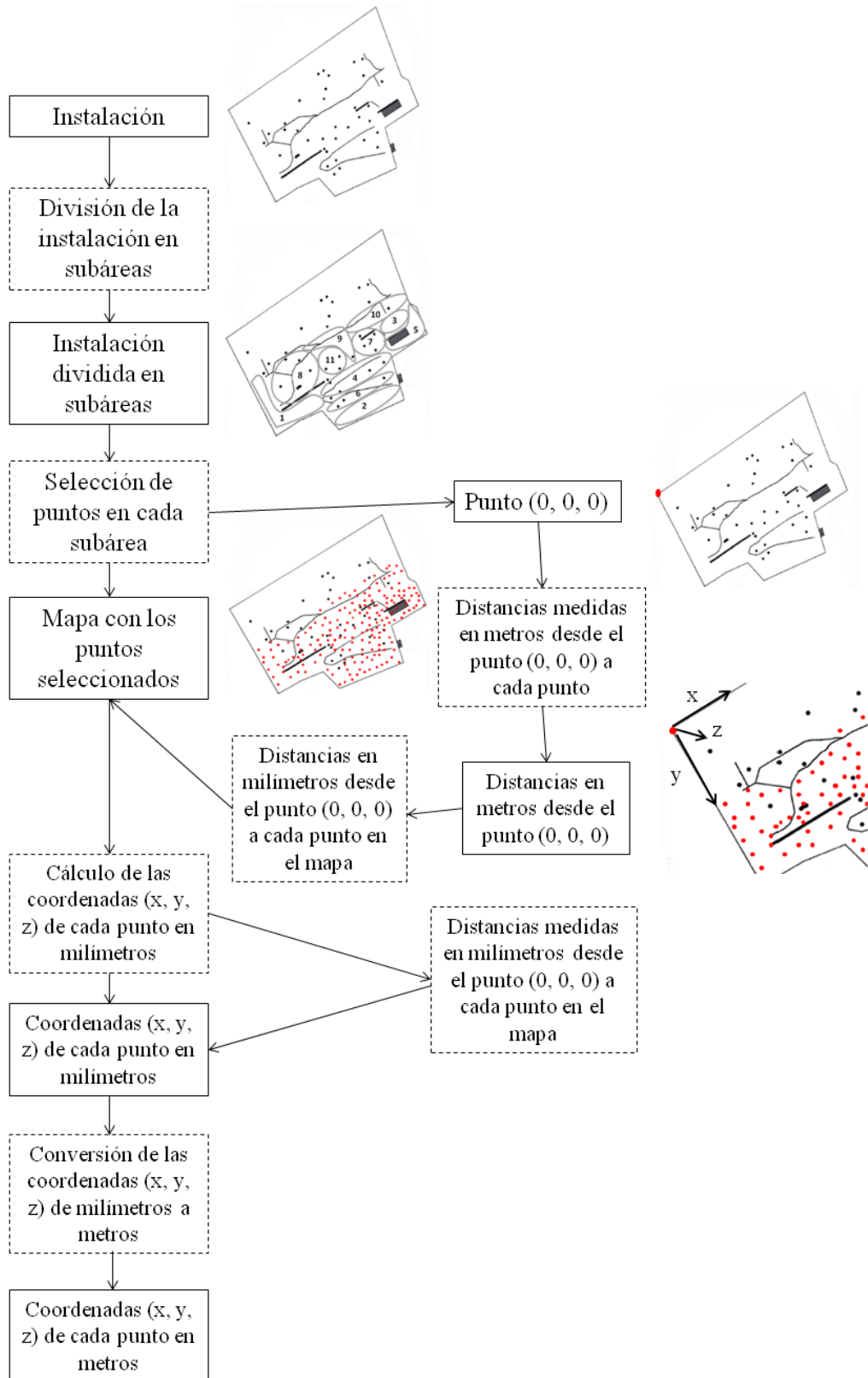


Figura 23. Diagrama del proceso de división de la instalación y del cálculo de las coordenadas (x, y, z) de los puntos de las subáreas.

Como hemos mencionado en el apartado 8.3.1, realizamos un registro de transiciones de tiempo activado para obtener las coordenadas de los individuos, usando las grabaciones tomadas durante el segundo período de muestreo. Para obtener las coordenadas de los individuos tomamos nota de la posición espacial de todos los individuos cada 30 segundos, asignando a cada individuo las coordenadas del punto en el que se encontraban. Si los individuos no estaban en uno de los puntos elegidos previamente, les dábamos las coordenadas (x, y, z) del punto más cercano (ver figura 24).

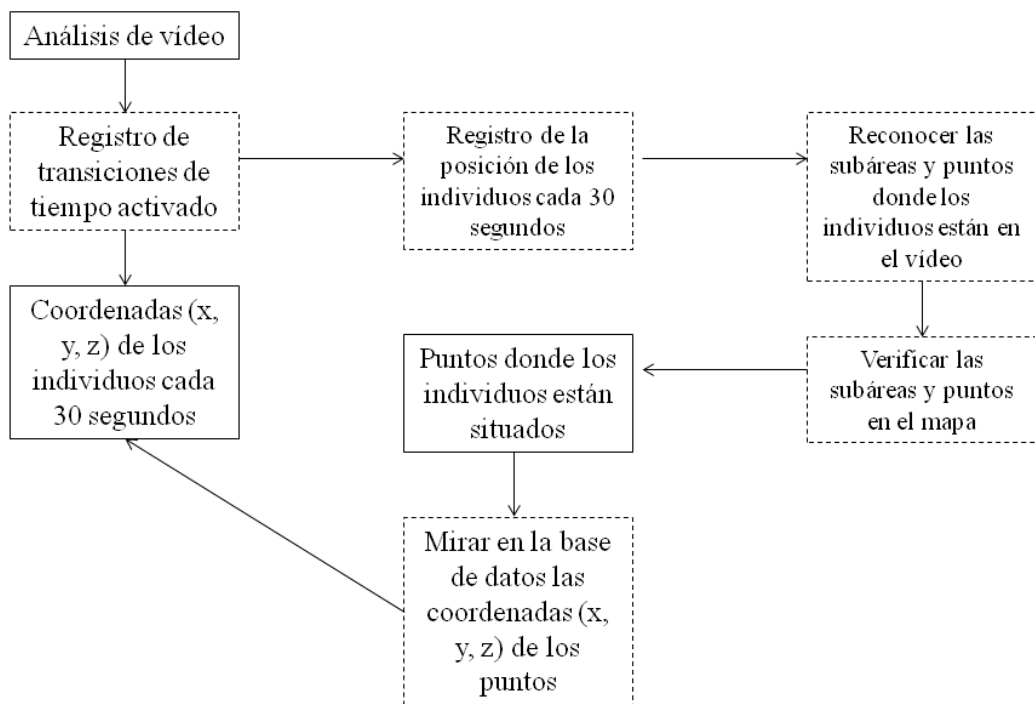


Figura 24. Diagrama del registro de transiciones de tiempo activado para obtener las coordenadas de los individuos.

8.4) Caso de estudio 1: Estudio espacial.

8.4.1) Objetivos e hipótesis.

El objetivo de este estudio “Estudio espacial” es determinar los patrones espaciales de dos grupos pertenecientes a dos especies diferentes del género *Macaca*, y ver qué factores afectan a la distribución espacial de los individuos de ambos grupos, basándonos únicamente en las variables espaciales (proximidad entre individuos, densidad y volumen ocupados por los grupos y distancias a vecinos más próximos) de los grupos. Nuestra hipótesis principal es que *nuestros grupos de estudio presentarán diferentes tipos de patrones espaciales entre ellos*. Las hipótesis específicas según cada una de las variables espaciales estudiadas (ver capítulo 7) son las siguientes: 1.) *La distribución espacial de los individuos de ambos grupos no debería estar afectada por las variaciones estacionales de los factores ecológicos externos*; 2.) *Según Sueur et al. (2010), la distribución espacial de los individuos de ambos grupos puede estar afectada por el tamaño (número de individuos) del grupo*; 3.) *Según Thierry (2004), la distribución espacial de los individuos de ambos grupos puede estar afectada por las interacciones sociales de los individuos y el estilo social que presenta el grupo*.

8.4.2) Análisis.

En primer lugar, calculamos las interdistancias o proximidad entre individuos y la centralidad de los individuos de ambos grupos. Calculamos la centralidad que presentan todos los individuos dentro del grupo según Mardia (1972) (ver apartado 2.2). El individuo que presente el valor más pequeño del módulo del sumatorio de sus vectores unidad (ver apartado 2.2) será el individuo más central, clasificando la centralidad de todos los individuos en función de los valores de sus módulos. En segundo lugar realizamos un análisis *convex hull* (ver apartado 2.2) por meses para ambos grupos en el programa informático R (RcoreTeam 200). Con este análisis obtuvimos el volumen promedio que ocupaban los individuos de ambos grupos por meses. Realizamos un análisis de varianza con un factor (ANOVA) para comprobar si existen diferencias significativas en el volumen entre los diferentes meses para ambos grupos. También realizamos un test de la *t* para ver si hay diferencias significativas en el volumen entre nuestros dos grupos de estudio. Debido a que el tamaño de las instalaciones y el número de individuos es diferente en ambos grupos, se realizó una transformación de los datos obtenidos para permitir la comparación estadística. Para ello, se ponderaron los datos de volumen de *M. tonkeana* de acuerdo al tamaño de la instalación del grupo de *M. fascicularis*. Con el volumen del grupo de *M. fascicularis*, y con el volumen transformado del grupo de *M. tonkeana*, calculamos las densidades, dividiendo el número de individuos de cada grupo por el volumen de cada grupo por mes. Estos datos de densidades fueron los usados para el test de la *t*, siendo la densidad la variable dependiente y el grupo la variable independiente.

En tercer lugar, realizamos un análisis de vecinos más próximos por meses con $k=6$ (número de vecinos) para ambos grupos. Escogimos $k=6$ porque según Hamilton (1971) el número más probable de vecinos es 6, y escogiendo una $k>1$ pero sin un valor muy alto el ruido estadístico pierde influencia y no se pierde la idea de localidad. El análisis de vecinos más próximos consiste en determinar los k individuos más próximos al individuo focal, y las distancias a esos individuos. Realizamos un test de la *t* para ver si existen diferencias significativas en las distancias a los vecinos más próximos entre nuestros grupos de estudio, siendo el promedio de las distancias a los vecinos más próximos la variable dependiente, y el grupo la variable independiente. Para este análisis trabajamos con los datos transformados de *M. tonkeana*. Por último, realizamos correlaciones de Pearson: a) entre las distancias a los vecinos más próximos y b) el número de veces que un individuo es vecino más próximo, con la centralidad de los individuos. Realizamos estas correlaciones para ver si los individuos situados en posiciones centrales son un mayor número de veces vecinos de otros individuos y sus distancias a sus vecinos son menores

que los individuos situados en posiciones periféricas. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa informático SPSS (SPSS Inc. 2008).

8.4.3) Resultados.

Gráficos proximidad y volúmenes

En las figuras 25 y 26 podemos observar los gráficos de proximidades y las densidades calculadas con el volumen por meses del grupo *M. tonkeana* y del grupo *M. fascicularis* respectivamente. En la figura 27 podemos observar los valores sin transformar del volumen por meses de *M. fascicularis* y los valores de volumen de *M. tonkeana* transformados por meses. Con el ANOVA de un factor de volumen por meses dentro de cada grupo, no obtuvimos diferencias significativas (tabla 6) en ninguna especie. Con el test de la *t* de densidad de volumen por grupo obtuvimos diferencias significativas ($t_6=2,19$; $p=0,005$), siendo la densidad de *M. fascicularis* mayor que la de *M. tonkeana* (figura 28), y por tanto, el volumen del grupo de *M. tonkeana* es mayor que el del grupo de *M. fascicularis*.

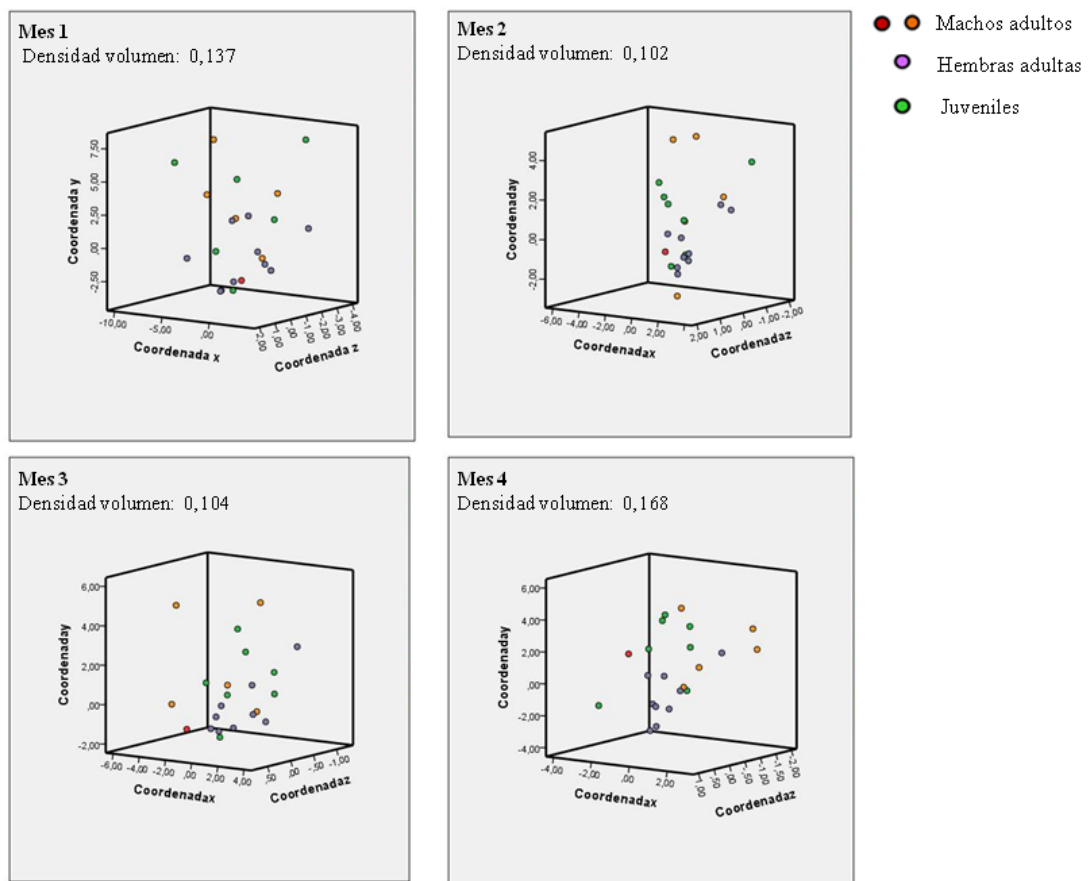


Figura 25. Gráficos de proximidad por meses del grupo de *M. tonkeana*, donde los ejes representan las coordenadas x, y, z de los individuos. Las densidades calculadas mediante el volumen vienen expresadas en individuos por m^3 .

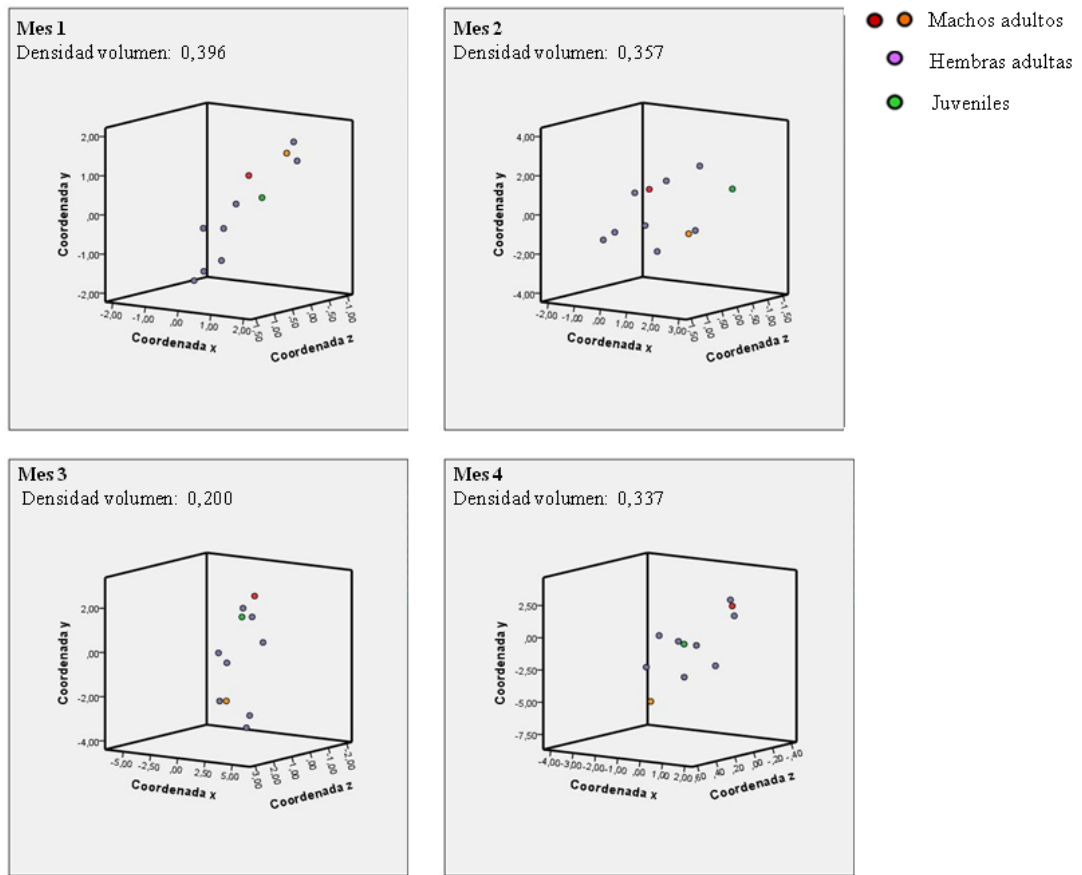


Figura 26. Gráficos de proximidad por meses del grupo de *M. fascicularis*, donde los ejes representan las coordenadas x, y, z de los individuos. Las densidades calculadas mediante el volumen vienen expresadas en individuos por m³.

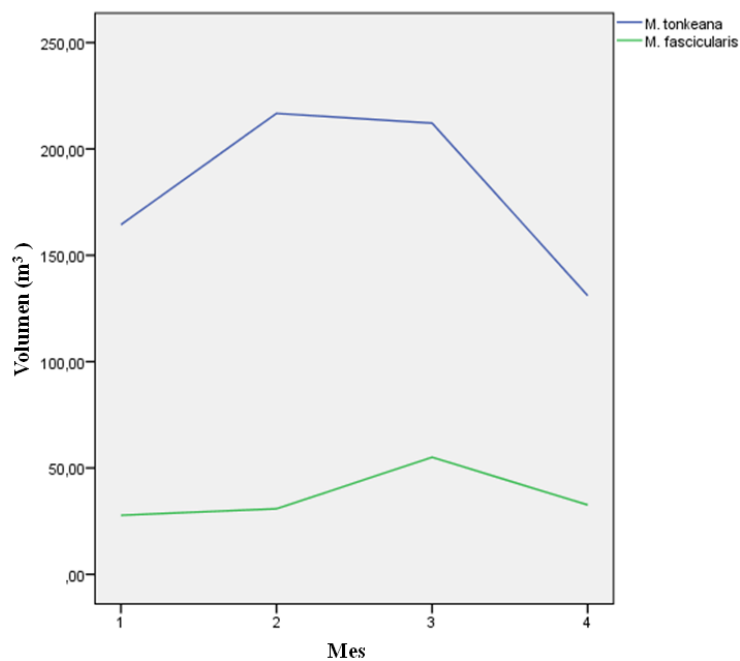


Figura 27. Valores de volumen en m³ por meses del grupo de *M. tonkeana* (azul) y del grupo de *M. fascicularis* (verde).

Tabla 6. Resultados del ANOVA de un factor de volumen por meses dentro de cada grupo.

Grupo	F	p-valor
<i>M. tonkeana</i>	0,48	0,70
<i>M. fascicularis</i>	2,72	0,07

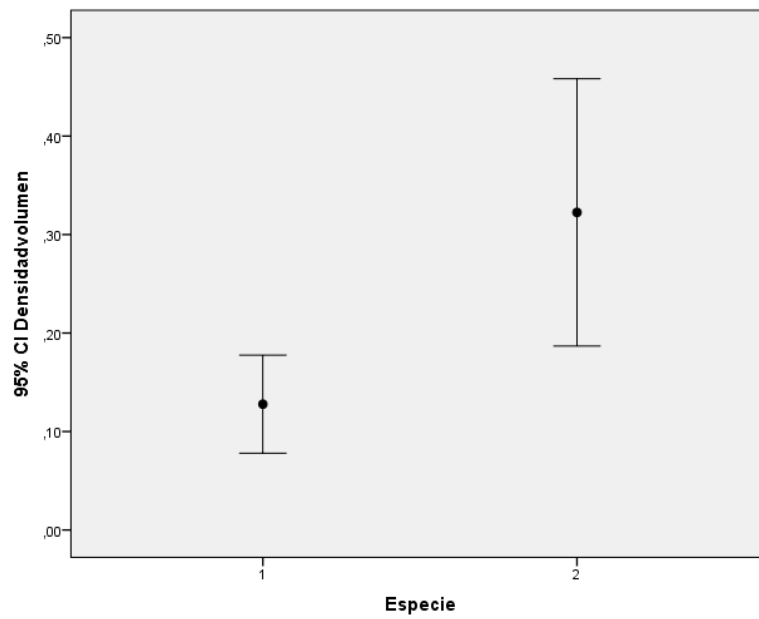


Figura 28. Variaciones en los valores de densidad calculada con el volumen entre los grupos de estudio (1: *M. tonkeana*; 2: *M. fascicularis*). Las barras de error representan el 95% del intervalo de confianza (CI: Intervalo de confianza).

Vecinos más próximos

Las tablas de los vecinos más próximos y de las distancias a los vecinos más próximos de cada individuo de ambos grupos de estudio se encuentran en el Anexo III. Los gráficos de los vecinos más próximos de cada individuo focal y los subgrupos formados por vecinos se encuentran en las figuras 29, 30, 31, 32 y 33. En el grupo de *M. tonkeana* podemos observar que existen tres subgrupos diferenciados (tabla 7) según los vecinos más próximos de los individuos, y que esas distancias a los vecinos son pequeñas. En cambio, en el grupo de *M. fascicularis* no existe una clara diferenciación en subgrupos, sin embargo, las distancias a los vecinos son mayores. En el test de la *t* del promedio de las distancias a los vecinos más próximos por grupo de estudio obtuvimos diferencias significativas ($t_{31}=8,08$; $p\text{-valor}=0,001$), presentando los individuos del grupo de *M. fascicularis* mayores distancias a sus vecinos más próximos que los individuos del grupo de *M. tonkeana* (figura 34). En la tabla 8 se encuentran los resultados de las correlaciones realizadas con los valores del vecino más próximo (promedio distancias vecinos más próximos y suma del número de veces que un individuo es vecino) y con la centralidad (módulo del sumatorio de los vectores unitarios) de los individuos de ambos grupos. Obtuvimos correlación de las dos variables con la centralidad de los individuos en ambos grupos. En *M. tonkeana* la correlación entre el promedio de la distancia a los vecinos más próximos y la centralidad es negativa, y la correlación entre la suma del número de veces que un individuo es vecino y la centralidad es positiva, mientras que en *M. fascicularis* es al revés. Es decir, en el grupo de *M. tonkeana*, a mayor número de veces que un individuo es vecino más próximo, este individuo presenta mayor centralidad, y a menor distancia a los vecinos más próximos, mayor centralidad. En cambio, en el grupo de *M. fascicularis*, los individuos centrales están más alejados de sus vecinos más próximos y más aislados entre ellos, debido a que son un menor número de veces vecinos próximos de otros individuos.

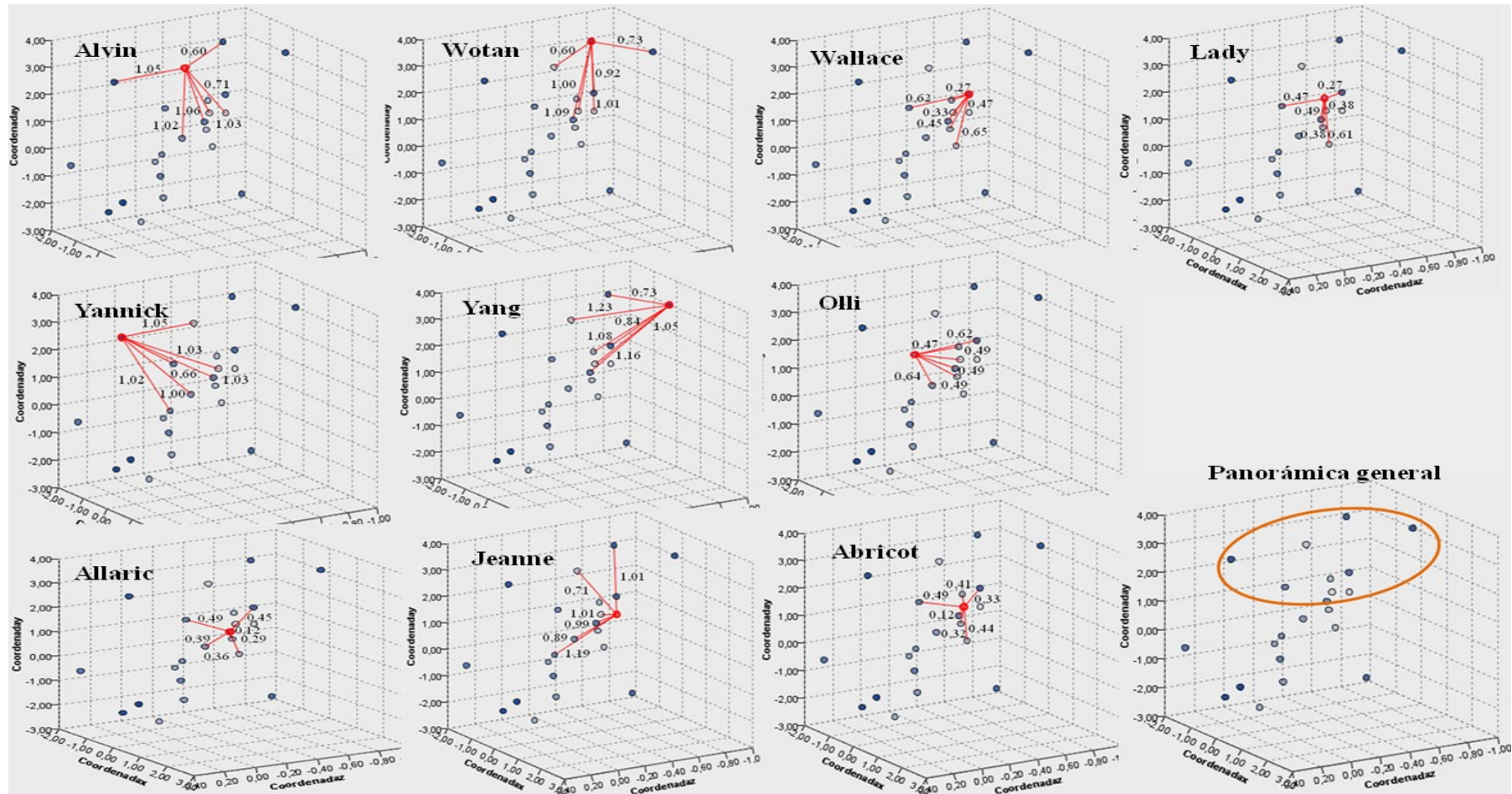


Figura 29. Gráficos de los individuos focales del grupo de *M. tonkeana* (nombre del individuo focal en cada gráfico) pertenecientes al subgrupo naranja (gráfico abajo a la derecha) y sus vecinos más próximos. Las distancias promedio a sus vecinos más próximos vienen señaladas con una línea roja y el valor en metros encima.

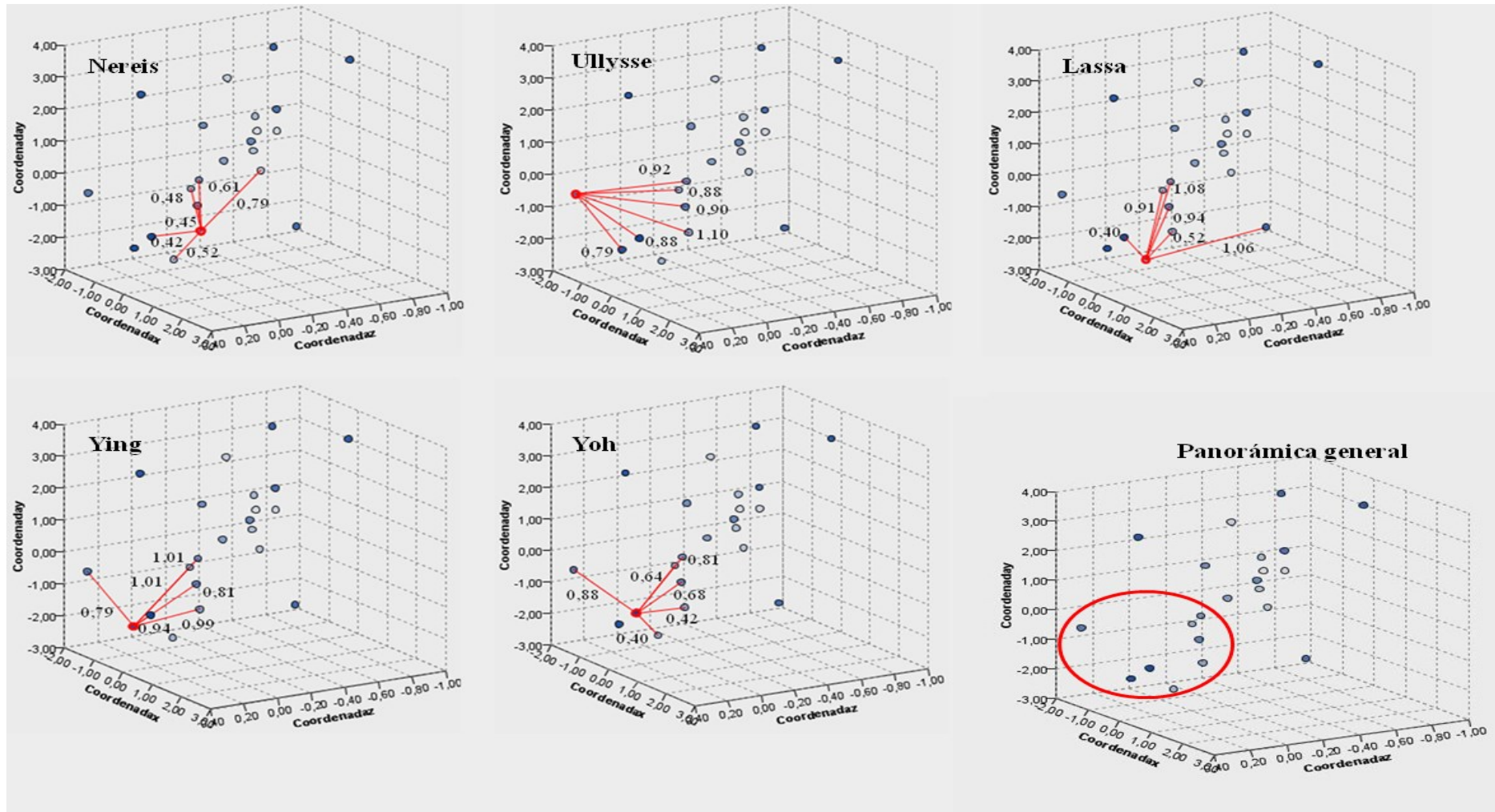


Figura 30. Gráficos de los individuos focales del grupo de *M. tonkeana* (nombre del individuo focal en cada gráfico) pertenecientes al subgrupo rojo (gráfico abajo a la derecha) y sus vecinos más próximos. Las distancias promedio a sus vecinos más próximos vienen señaladas con una línea roja y el valor en metros encima.

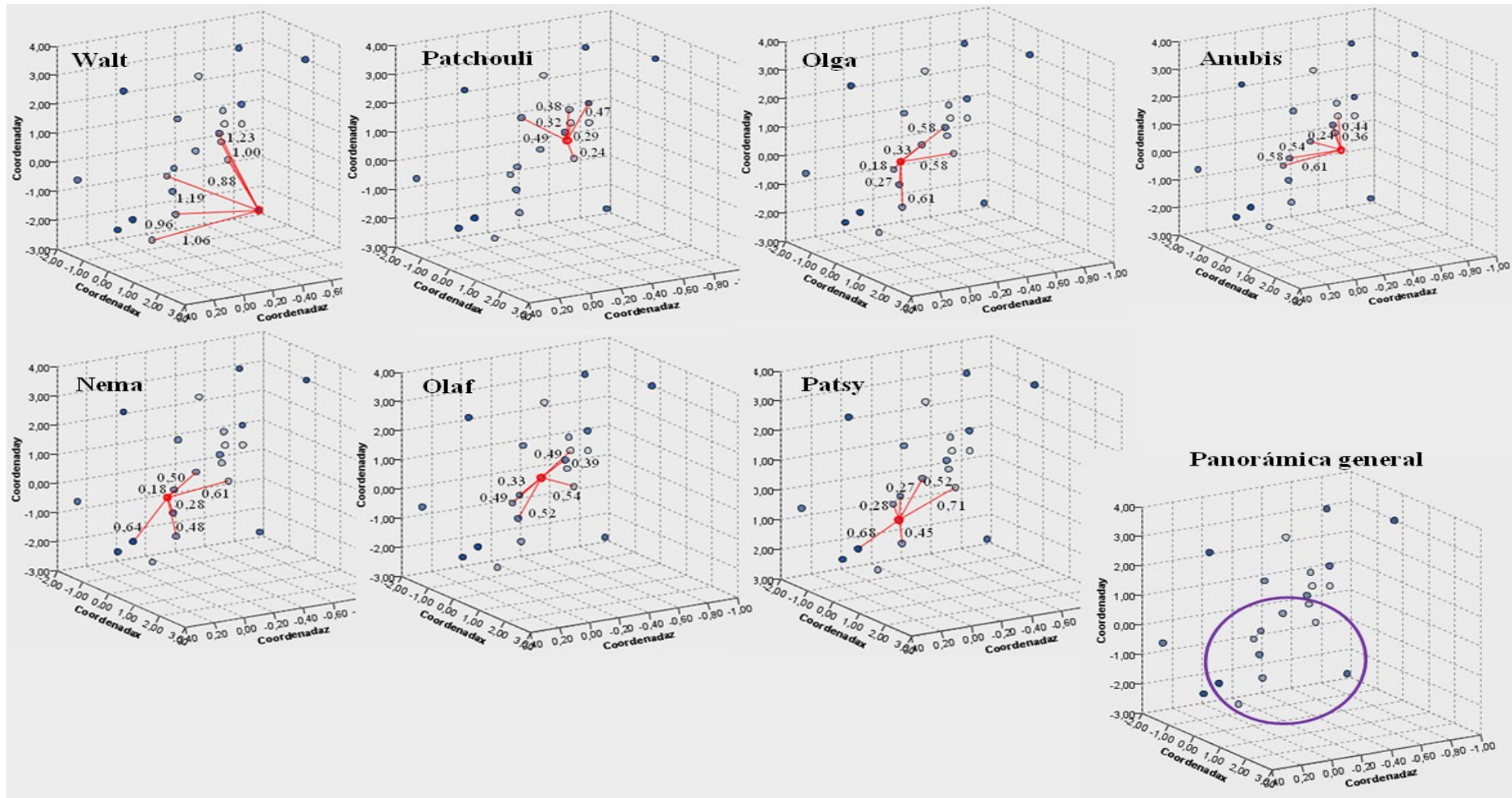


Figura 31. Gráficos de los individuos focales del grupo de *M. tonkeana* (nombre del individuo focal en cada gráfico) pertenecientes al subgrupo morado (gráfico arriba a la derecha) y sus vecinos más próximos. Las distancias promedio a sus vecinos más próximos vienen señaladas con una línea roja y el valor en metros encima.

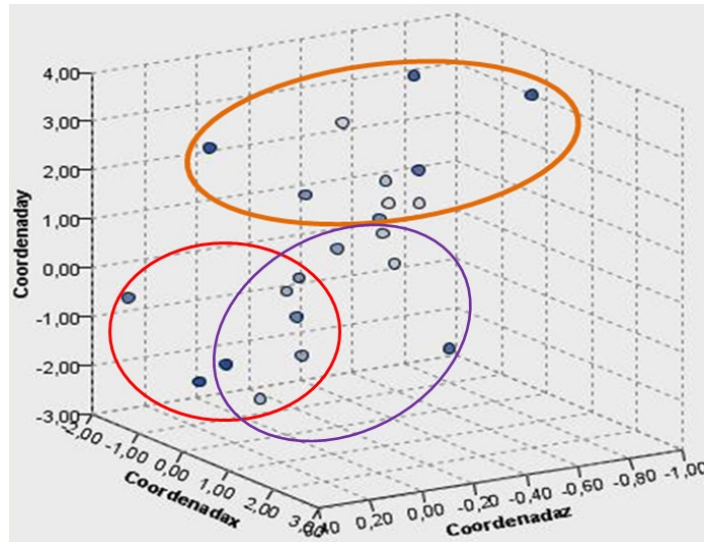


Figura 32. Subgrupos existentes dentro del grupo de *M. tonkeana*, obtenidos a partir de los vecinos más próximos de todos los individuos del grupo. Algunos individuos pertenecen al grupo morado y rojo a la vez, porque poseen vecinos más próximos de ambos grupos (ver figuras 30 y 31).

Tabla 7. Subgrupos obtenidos en el grupo de *M. tonkeana* según los análisis de vecinos más próximos. En la primera columna se encuentran los subgrupos, en segunda los individuos de cada subgrupo y en la tercera la categoría (macho, hembra y juvenil) de cada uno de los individuos. Los individuos marcados con un asterisco y señalados en verde son individuos que pertenecen a dos grupos (al morado y al rojo).

Subgrupo	Individuo	Categoría
Naranja	Abricot	juvenil
	Allaric	juvenil
	Alvin	juvenil
	Jeanne	hembra
	Lady	hembra
	Olli	juvenil
	Yang	macho
	Yannick	macho
	Wallace	macho
	Wotan	macho
Rojo	Lassa*	hembra
	Nereis*	hembra
	Ullysse	macho
	Ying	hembra
	Yoh*	hembra
Morado	Anubis	juvenil
	Nema*	hembra
	Olaf	juvenil
	Olga*	hembra
	Patchouli	juvenil
	Patsy*	hembra
	Walt	macho

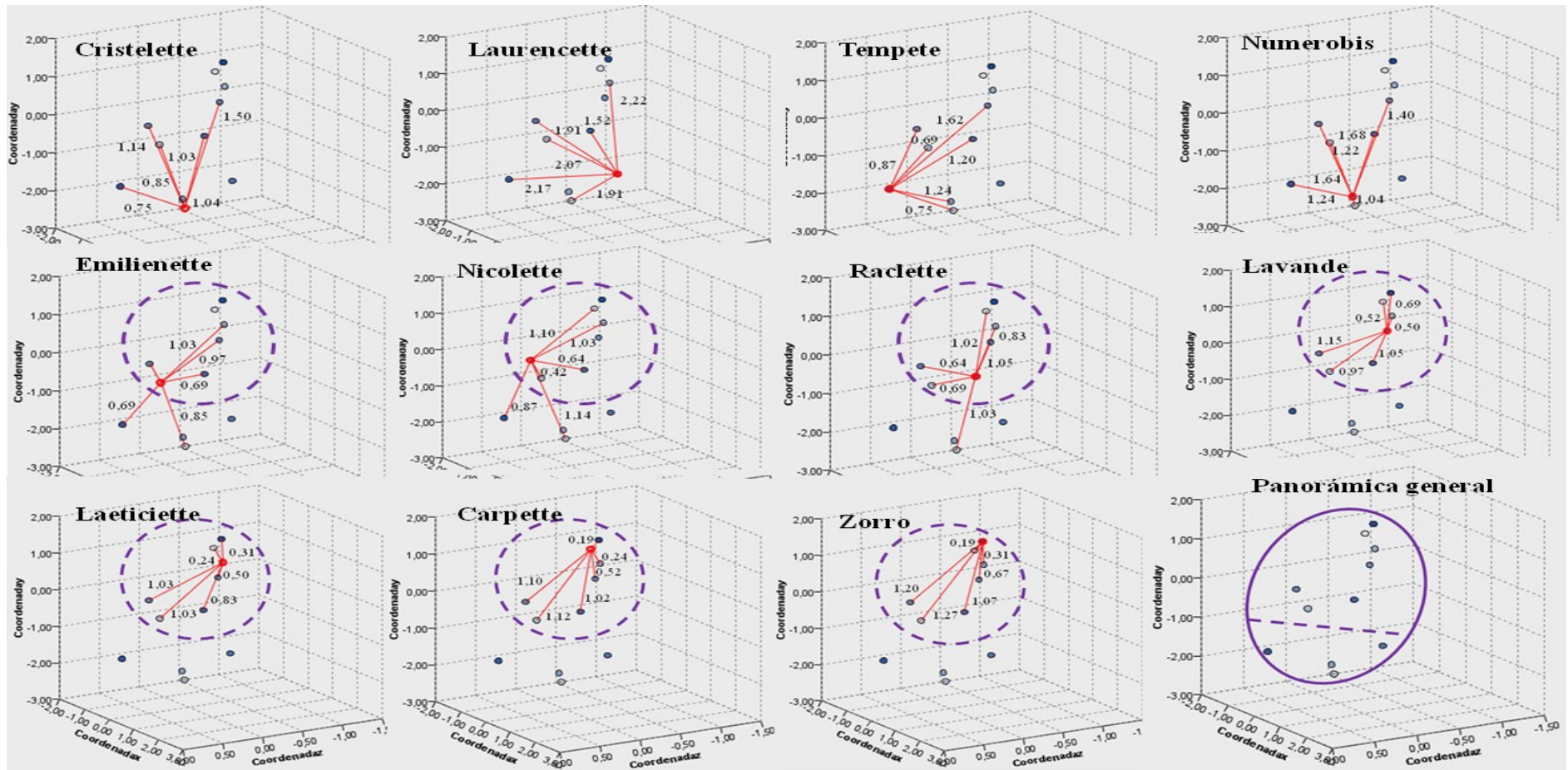


Figura 33. Gráficos de los individuos focales del grupo de *M. fascicularis* (nombre del individuo focal en cada gráfico) y sus vecinos más próximos. Las distancias promedio a sus vecinos más próximos vienen señaladas con una línea roja y el valor en metros encima. El grupo de *M. fascicularis* no presenta subgrupos claros (gráfico abajo a la derecha), debido a que todos los individuos están interconectados. Sin embargo, hay un subgrupo de individuos más aislado espacialmente (línea morada discontinua), pero a su vez algunos de los individuos de este subgrupo son vecinos de los individuos de fuera del subgrupo, por lo que no hay una diferenciación clara.

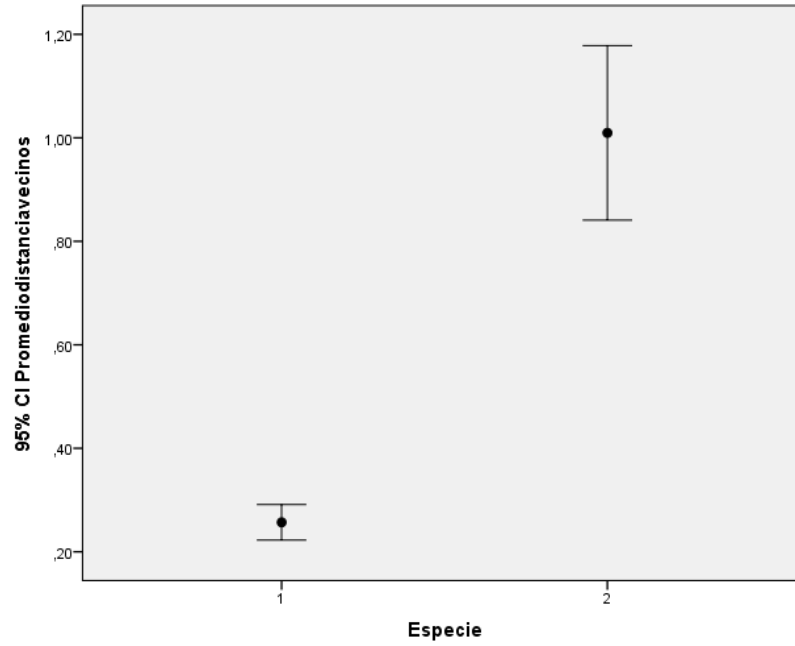


Figura 34. Variaciones del promedio de las distancias a los vecinos más próximos entre grupos, siendo el grupo 1 *M. tonkeana*, y el 2 *M. fascicularis*. Las barras de error representan el 95% del intervalo de confianza (CI: Intervalo de confianza).

Tabla 8. Correlaciones de Pearson de las variables de vecinos más próximos con la centralidad para ambos grupos.

Grupo	Variabes	Coefficiente de correlación	<i>p</i> -valor
<i>M. tonkeana</i>	Promedio distancia vecinos y centralidad	-0,73	0,001
<i>M. tonkeana</i>	Suma nº veces vecino y centralidad	0,57	0,006
<i>M. fascicularis</i>	Promedio distancia vecinos y centralidad	0,83	0,002
<i>M. fascicularis</i>	Suma nº veces vecino y centralidad	-0,81	0,002

8.4.4) Discusión.

El volumen ocupado por los grupos de *M. tonkeana* y de *M. fascicularis* no fluctuó entre los cuatro meses de estudio. En *M. tonkeana* los meses donde el grupo presentó mayor volumen fueron los meses 2 (junio) y 3 (julio), mientras que en *M. fascicularis* el mes donde el grupo presentó mayor volumen fue el mes 3 (julio) (ver figura 27). Estas diferencias en volumen entre meses no fueron significativas para ninguno de nuestros dos grupos de estudio, por lo que no podemos confirmar fluctuaciones temporales en la distribución espacial. Estos resultados concuerdan con nuestra primera hipótesis de partida: *la distribución espacial de los individuos de ambos grupos no se ve afectada por la variación estacional de factores ecológicos externos*. Ninguno de nuestros grupos presenta fluctuaciones estacionales durante los meses de estudio en el volumen que ocupan, debido a que se encuentran en semilibertad y por tanto en estos meses no están sometidos a presiones ecológicas estacionales.

Una de las principales causas de la fluctuación estacional del tamaño de los grupos en primates es la variación estacional del acceso a la comida (Murton *et al.*, 1971; Robinson, 1981, Sugiura *et al.*, 2011) y la competencia por la misma (Hirsch, 2007). La competencia por la comida es un factor clave que determina los costes y beneficios principales de la posición espacial dentro de un grupo, y también da forma a la evolución de los sistemas sociales. La competencia a menudo depende de la dispersión de alimentos (Wrangham, 1980; Vehrencamp, 1983; Janson & van Schaik, 1988; van Schaik, 1989; Sterk *et al.*, 1997; Sugiura *et al.*, 2011), y las posiciones periféricas pueden estar asociadas con un mayor éxito de forrajeo debido a que estos individuos obtienen el primer acceso a los recursos (Barton, 1993; Krause, 1993). Antes del período de fructificación, los alimentos son de poca abundancia, lo que generalmente conduce a una competencia dentro del grupo, donde los individuos compiten por consumir los recursos antes de que otros en su grupo los encuentren (Hirsch, 2007). Bajo estas condiciones, la estrategia óptima es mantenerse en posiciones periféricas para tener el primer acceso a la comida y evitar la competencia por ella (Barton, 1993; Krause, 1993, Hirsch, 2007), por lo que existe mayor dispersión de los individuos del grupo para así evitar posiciones centrales. Debido a esto, en esta época el volumen ocupado por los grupos es mayor. Mientras que en la época de mayor fructificación, los recursos son muy abundantes y no existe esta fuerte competencia, por lo que no se produce esta dispersión de los individuos y por tanto el volumen ocupado por los grupos es menor. Como nuestros grupos de estudio recibían fruta una vez a la semana y pienso todos los días, no estaban sometidos a una variación estacional en la abundancia de alimentos, y por tanto, no sufrían competencia por los alimentos ni estaban sometidos a

esta presión ecológica. Además, las especies vegetales de las instalaciones no eran ricas en frutos, así pues la base de su alimentación era la comida proporcionada por los cuidadores, por lo que los cambios estacionales no fueron lo suficientemente importantes para alterar los resultados de distribución espacial de los grupos. Debido a esto, la distribución espacial de nuestros grupos de estudio no estuvo influenciada por las variaciones estacionales de factores ecológicos externos durante los meses de estudio.

En cuanto a la densidad calculada con el volumen ocupado, en el grupo de *M. tonkeana* los valores fueron menores que en el grupo de *M. fascicularis*, siendo estas diferencias significativas. Esto es debido a que en el grupo de *M. tonkeana* el volumen ocupado es mayor que en el grupo de *M. fascicularis*, lo que quiere decir que en el grupo de *M. tonkeana* hay mayor dispersión de individuos. Además, en el grupo de *M. tonkeana* los individuos están más cercanos a sus vecinos más próximos. Los mayores valores en volumen ocupado y las menores distancias a los vecinos más próximos en el grupo de *M. tonkeana*, nos indican que en este grupo existen subgrupos dispersos, y por ello, el grupo presenta mayor volumen ocupado. Pero dentro de estos subgrupos los individuos están muy cerca espacialmente entre ellos. Esto se ve reflejado en las figuras 29, 30, 31 y 32, donde obtuvimos tres subgrupos en función de los vecinos más próximos de los individuos focales, manteniendo distancias pequeñas a los vecinos más próximos dentro del subgrupo. Estos resultados nos pueden estar indicando casos ocasionales de fisión grupal. La fisión grupal sucede cuando aumenta el tamaño del grupo o cuando las diferencias entre los miembros del grupo se vuelven demasiado grandes, por lo que los individuos no llegan a alcanzar un consenso (Sueur *et al.*, 2010). Esto puede llevar a la división del grupo, debido a que, por ejemplo, un primer subgrupo decide moverse en una dirección, mientras que un segundo subgrupo decide permanecer en la zona en la que se encuentran o moverse en otra dirección (Kerth *et al.*, 2006; Ramos-Fernandez *et al.*, 2006). Este fenómeno puede estar sucediendo en el grupo de *M. tonkeana* debido a que es un grupo con un elevado número de individuos. Nuestros resultados concuerdan con estudios previos (Sueur & Petit, 2008; Sueur *et al.*, 2010) en los que se observaron casos ocasionales de fisión grupal temporal en un grupo de *M. tonkeana*.

Por otro lado, en el grupo de *M. fascicularis*, el volumen ocupado fue menor y los individuos estaban más alejados de sus vecinos más próximos, debido a que sus valores promedios de distancia a vecinos más próximos fueron mayores que en el grupo de *M. tonkeana*. Esto indica que en el grupo de *M. fascicularis* no existen subgrupos dispersos. La figura 33 confirma esta idea, donde se observa que no existe una clara diferenciación del grupo en subgrupos, y que los individuos presentan distancias grandes a sus vecinos

más próximos. Por tanto, en el grupo de *M. fascicularis* no existe un proceso de fisión grupal, debido a que es un grupo con un bajo número de individuos. Este resultado, junto con el de *M. tonkeana*, confirman nuestra hipótesis 2: *la distribución espacial de los individuos de ambos grupos se ve afectada por el tamaño (número de individuos) del grupo*. El grupo de *M. tonkeana* presenta mayor volumen y un fenómeno de fisión en subgrupos debido al alto número de individuos que posee, mientras que en el grupo de *M. fascicularis* no sucede este fenómeno porque es un grupo con un menor número de individuos.

En cuanto a las correlaciones entre la centralidad (módulo del sumatorio de los vectores unitarios) de cada individuo del grupo y sus distancias a los vecinos más próximos y el número de veces que son vecinos más próximos de otros individuos, en el grupo de *M. tonkeana* obtuvimos que a mayor número de veces que un individuo es vecino y a menor distancia a los vecinos más próximos, mayor centralidad, mientras que en el grupo de *M. fascicularis* fue al revés. Por tanto, en *M. fascicularis*, los individuos con mayor centralidad espacial están más alejados de sus vecinos más próximos y más aislados entre ellos (son vecinos más próximos de una baja diversidad de individuos, es decir, son solo vecinos más próximos de los individuos centrales), debido a que son un menor número de veces vecinos más próximos de otros individuos. Esto puede ser debido a la alta intensidad de agresión de la especie (Thierry, 2000), ya que pertenece al grado 2 de estilo social. Los individuos centrales, debido a que tienen más probabilidad de encontrarse con otros individuos, prefieren mantenerse a mayor distancia entre ellos para así evitar confrontaciones. Esto concuerda con Farine *et al.* (2017), según los cuales la posición espacial no afecta al número de vecinos ni la distancia a esos vecinos de un individuo, si no que es una característica propia del individuo de acuerdo a su especie, y que la variación en las interacciones sociales locales impulsa a los patrones de distribución espacial que se observan en grupos de primates.

En cambio, en *M. tonkeana*, los individuos centrales son un mayor número de veces vecinos de otros individuos y presentan menores distancias a sus vecinos más próximos. Si están en posiciones centrales y a poca distancia de sus vecinos suelen ser más veces vecinos de otros individuos y de un mayor número individuos. Este patrón espacial observado en el grupo de *M. tonkeana* también puede ser debido a la intensidad de agresión, debido a que la especie de *M. tonkeana* presenta una baja intensidad de agresión (Thierry, 2000), por lo que las interacciones agonísticas en esta especie no promueven el alejamiento de los individuos a sus vecinos más próximos. Por tanto, en el grupo de *M. tonkeana* los individuos presentan mayor cohesión con sus vecinos más próximos que en el

grupo de *M. fascicularis*, pudiendo ser estas diferencias debidas a los diferentes estilos sociales que presentan ambas especies. Estos resultados concuerdan con nuestra hipótesis 3: *La distribución espacial de los individuos de ambos grupos se ve afectada por las interacciones sociales de los individuos y el estilo social que presenta el grupo*. Los individuos del grupo de *M. fascicularis* presentan mayores distancias a sus vecinos más próximos que los individuos del grupo de *M. tonkeana*, debido a que la especie *M. fascicularis* pertenece al grado 2 de estilo social y la especie *M. tonkeana* al grado 4.

Con nuestros resultados hemos podido aceptar nuestras tres hipótesis de partida. Esto nos muestra una primera visión sobre las reglas y los patrones de distribución espacial de nuestras dos especies de estudio. En primer lugar, ninguno de nuestros grupos presenta fluctuación estacional en el volumen que ocupan, debido a que las presiones ecológicas externas estacionales no están influenciando en la distribución espacial de ambos grupos. En segundo lugar, la distribución espacial de ambos grupos se ve afectada por el tamaño de los mismos, es decir, por el número de individuos que poseen. Esto provoca en el grupo de *M. tonkeana* un proceso de fisión grupal, debido al alto número de individuos presentes en este grupo. En tercer lugar, las interacciones sociales entre los individuos y el estilo social al que pertenecen los grupos también afectan a la distribución espacial de los grupos. Esto genera una mayor cohesión de los individuos centrales del grupo de *M. tonkeana*, estando estos individuos más cerca de sus vecinos más próximos, mientras que en el grupo de *M. fascicularis* provoca un alejamiento de los individuos centrales con sus vecinos más próximos. Además, estos resultados indican que nuestros dos grupos de estudio presentan diferentes patrones de distribución espacial. Por tanto, también podemos aceptar nuestra hipótesis principal: *nuestros grupos de estudio presentan diferentes tipos de patrones espaciales entre ellos*.

M. tonkeana presenta un patrón espacial en el que existe una mayor dispersión de los individuos del grupo, ocupando por tanto mayor volumen, y dividiéndose en tres subgrupos. Dentro de estos subgrupos las distancias a los vecinos más próximos son más pequeñas. Además, los individuos centrales presentan mayor cohesión y proximidad con sus vecinos más próximos. En cambio, el grupo de *M. fascicularis* presenta un patrón espacial en el que no existen subgrupos dispersos, ocupando el grupo un menor volumen. Sin embargo, los individuos del grupo presentan mayores distancias a sus vecinos más próximos, y los individuos centrales presentan una menor cohesión y proximidad con sus vecinos más próximos.

8.5) Caso de estudio 2: Estudio espacio vs rango.

8.5.1) Objetivos e hipótesis.

El objetivo de este estudio “Estudio espacio vs rango” es determinar los patrones espaciales de dos grupos pertenecientes a dos especies diferentes del género *Macaca*, y ver cómo afectan variables sociales como la jerarquía y la distribución del *grooming* en la distribución espacial de los individuos de ambos grupos. Nuestra hipótesis principal es que *la distribución espacial de los individuos de ambos grupos está determinada por el estilo social al que pertenece su especie*. Las hipótesis específicas de este estudio (ver capítulo 7), centrándonos en cada una de las variables sociales estudiadas, son las siguientes: 1.) *Según Thierry (2004), nuestros grupos de estudio presentarán variables sociales propias del grado de estilo social al que pertenecen;* 2.) *Según Thierry (2004), la jerarquía de dominancia y la centralidad de los individuos dentro de la red de grooming influirán en la distribución espacial de los individuos del grupo de *M. fascicularis*, pero no en los del grupo de *M. tonkeana*;* 3.) *Según Silk (1994) y Teichroeb et al. (2015), los machos adultos presentarán posiciones periféricas y mayores distancias a sus vecinos en ambos grupos.*

8.5.2) Análisis.

Las reciprocidades de agresión y de *grooming* fueron calculadas correlacionando una matriz de agresión y de *grooming* de actores con su traspuesta, usando correlaciones Tau-Kr con el programa informático *MatrixTester*. El nivel de significación fue calculado usando 2000 permutaciones. También calculamos otros parámetros sociales indicativos del estilo social (Petit *et al.*, 1997; Ciani *et al.*, 2012) mediante los datos agonísticos y afiliativos recolectados durante el segundo período de muestreo. Los parámetros sociales calculados fueron gradiente de jerarquía, intensidad de la agresión, tasa de reconciliación, tasa de señales de sumisión, tasa de *grooming*, correlación entre rango y agresión dada y recibida y correlación entre rango y *grooming* dado y recibido (ver apartado 3.3). El gradiente de jerarquía se calculó mediante los valores de dominancia de cada individuo calculados previamente con el índice de David (1987) (ver apartado 4.2).

La jerarquía de dominancia fue calculada mediante las interacciones agonísticas diádicas observadas entre todos los miembros del grupo (a excepción de los individuos menores de 4 años) durante el segundo período de registro. Los rangos de dominancia fueron calculados según David (1987) (ver apartado 4.2). Después de realizar la matriz sociométrica con las agresiones dadas y recibidas por cada individuo se calcularon los rangos de dominancia usando el programa informático *R studio* y según David (1987). De acuerdo con Hemelrijk (1998), para saber si existe centralidad del individuo dominante realizamos una correlación de Kendall entre la centralidad de cada individuo (es decir, el módulo del sumatorio de cada uno de sus vectores unitarios) y el rango de los individuos (ver apartado 2.2).

La red de *grooming* fue calculada de forma manual a partir de las matrices de *grooming* dado y *grooming* recibido (ver apartado 5.2). Los valores de centralidad de relaciones de *grooming* fueron calculados a partir de la red de *grooming*, dando valores de centralidad a los individuos en función del número de relaciones que mantengan con otros individuos (ver apartado 5.2). Para saber si la distribución espacial en nuestros grupos de estudio depende de las relaciones de *grooming* que existen entre los individuos del grupo, realizamos una correlación de Kendall entre la centralidad espacial y la centralidad dentro de la red de *grooming*.

Con el promedio de cada individuo de sus distancias a los vecinos más próximos y con la suma del número de veces que un individuo es vecino más próximo de otros individuos (ver Anexo III) realizamos un ANOVA de un factor para comprobar si existen diferencias

significativas para estas variables entre clases (hembras adultas, machos adultos y juveniles). El promedio de las distancias a los vecinos más próximos y el número de veces que un individuo es vecino más próximo fueron las variables dependientes, y las clases la variable independiente.

8.5.3) Resultados.

Parámetros sociales

En el grupo de *M. tonkeana* existe tanto reciprocidad de *grooming* como de agresión, mientras que en el grupo de *M. fascicularis* solo existe reciprocidad de *grooming* (ver tabla 9). En cuanto a los resultados del resto de parámetros sociales se muestran en la Tabla 10. El grupo de *M. fascicularis* presenta una correlación del rango tanto para la agresión dada como para la agresión recibida, siendo negativa para la agresión dada, y positiva para la recibida. Esto quiere decir que a mayor rango (el valor de rango 1 es mayor que el valor de rango 2), más agresión dada, y a menor rango, más agresión recibida. En el grupo de *M. tonkeana* existe solo correlación negativa para rango y agresión dada, por lo que los individuos de mayor rango dan más agresión, pero no existe correlación para agresión recibida.

Tabla 9. Valores de reciprocidad de *grooming* y de agresión de ambos grupos.

	Reciprocidad de <i>grooming</i>		Reciprocidad de agresión	
	Tau-kr	<i>p</i> -valor	Tau-kr	<i>p</i> -valor
<i>M. tonkeana</i>	0,40	0,0005	0,26	0,0005
<i>M. fascicularis</i>	0,31	0,0005	-0,21	0,94

Tabla 10. Parámetros sociales de los grupos de *M. tonkeana* y de *M. fascicularis* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. Los asteriscos marcan los parámetros con valores significativos.

	<i>M. tonkeana</i>	<i>M. fascicularis</i>
Gradiente de jerarquía	0,09	0,22
Tasa de agresión física	0,30	0,30
Tasa de reconciliación	0,08	0,03
Tasa de contraataque	0,18	0,02
Tasa de señales de sumisión	0,09	0,25
Tasa de <i>grooming</i>	0,13	0,12
Correlación rango-agresión dada	-0,51*	-0,72*
Correlación rango- agresión recibida	0,26	0,9*
Correlación rango- <i>grooming</i> dado	-0,1	-0,32
Correlación rango- <i>grooming</i> recibido	-0,24	-0,41

Algunos valores de los parámetros sociales si coinciden con los estilos sociales a los que pertenecen las especies de estudio, como por ejemplo el gradiente de jerarquía de *M. tonkeana*, la unidireccionalidad de la agresión de *M. fascicularis*, y la bidireccionalidad de la agresión de *M. tonkeana*, o la correlación entre rango y agresión dada y recibida en *M. fascicularis*. Además, la tasa de contraataque es mayor en el grupo de *M. tonkeana* que en el grupo de *M. fascicularis*, y la tasa de sumisión mayor en *M. fascicularis* que en *M. tonkeana*. Pero en otros parámetros indicativos del estilo social no existen diferencias, como en la tasa de agresión física, la tasa de reconciliación y la tasa de *grooming*. Por último, el grupo de *M. fascicularis* presenta un valor de gradiente de jerarquía que no es propio del estilo social al que pertenece su especie, ya que según Puga-González *et al.* (2009) el valor del gradiente de jerarquía para una especie perteneciente al grado 2 de estilo social sería de 0,86, presentando pues nuestro grupo un valor mucho más bajo que el que debería.

Rangos de dominancia

La jerarquía del grupo de *M. tonkeana* se muestra en la tabla 11 y figura 35. La jerarquía del grupo de *M. fascicularis* se encuentra en la tabla 12 y figura 36.

Tabla 11. Jerarquía del grupo de *M. tonkeana* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. *DS* son los valores de rango de dominancia y *NormDS* son los valores de rango de dominancia normalizados según David (1987). El rango 1 es el rango más alto y el 22 es el menor rango.

Individuos	DS	NormDS	Rango
Ullysse	72,96	13,82	1
Nereis	31,07	11,91	2
Walt	19,93	11,41	3
Yannick	18,70	11,35	4
Wotan	7,41	10,84	5
Nema	5,28	10,74	6
Patsy	5,04	10,73	7
Ying	2,31	10,61	8
Yang	-1,20	10,45	9
Anubis	-2,49	10,39	10
Yoh	-4,44	10,30	11
Wallace	-7,63	10,15	12
Olaf	-7,82	10,14	13
Allaric	-8,44	10,12	14
Jeanne	-8,64	10,11	15
Lassa	-9,38	10,07	16
Patchouli	-10,88	10,01	17
Olga	-12,27	9,94	18
Lady	-16,95	9,73	19
Olli	-17,43	9,71	20
Alvin	-26,14	9,31	21
Abricot	-29,00	9,18	22

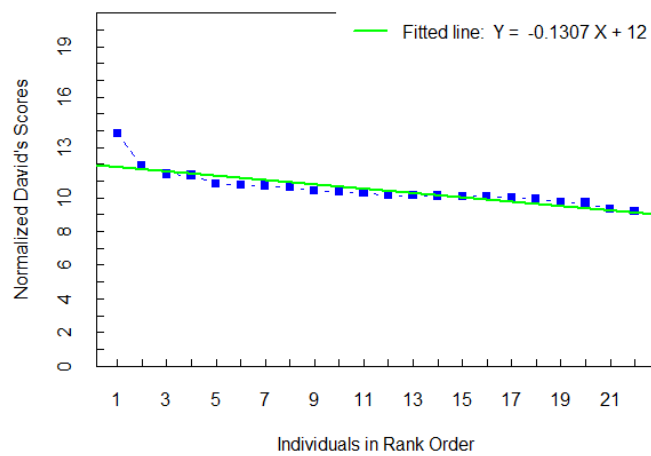


Figura 35. Valores de los rangos de dominancia normalizados según David (1987) del grupo de *M. tonkeana* en el eje de la Y frente a los rangos de dominancia de los individuos ordenados en orden descendente del grupo de *M. tonkeana* en el eje de la X.

Tabla 12. Jerarquía del grupo de *M. fascicularis* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. *DS* son los valores de rango de dominancia y *NormDS* son los valores de rango de dominancia normalizados según David (1987). El rango 1 es el rango más alto y el 11 es el menor rango.

Individuos	DS	NormDS	Rango
Zorro	24,91	7,26	1
Carpette	12,19	6,11	2
Tempete	8,52	5,78	3
Laurencette	3,53	5,32	4
Emilienette	3,29	5,30	5
Numerobis	-1,22	4,89	6
Laeticiette	-3,73	4,66	7
Raclette	-5,81	4,47	8
Cristelette	-11,46	3,96	9
Lavande	-12,08	3,90	10
Nicolette	-18,13	3,52	11

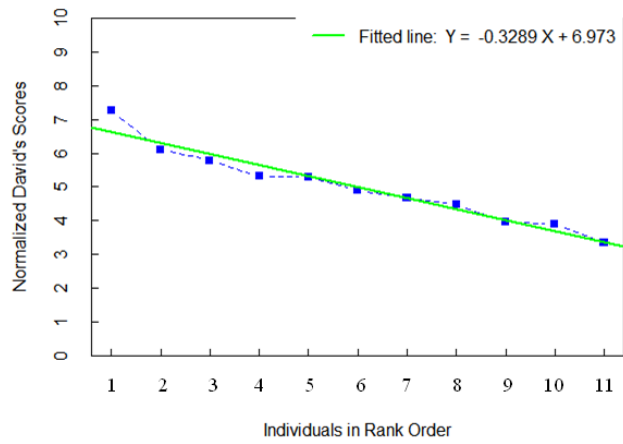


Figura 36. Valores de los rangos de dominancia normalizados según David (1987) del grupo de *M. fascicularis* en el eje de la Y frente a los rangos de dominancia de los individuos ordenados en orden descendente del grupo de *M. fascicularis* en el eje de la X.

Centralidad del individuo dominante

Dado que en el grupo de *M. tonkeana* obtuvimos una centralidad del individuo dominante de 0,13 con un $p\text{-valor} = 0,41$ y en el grupo de *M. fascicularis* obtuvimos una centralidad del individuo dominante de 0,31, y con un $p\text{-valor} = 0,19$; en el grupo de *M. tonkeana* y en el grupo de *M. fascicularis* la centralidad no depende del rango, debido a que no obtuvimos una correlación significativa entre el rango de los individuos y su centralidad en ambos grupos (ver figura 37). En ninguno de nuestros dos grupos existe centralidad del individuo dominante, y la distribución espacial de los individuos dentro del grupo no está asociada a la jerarquía.

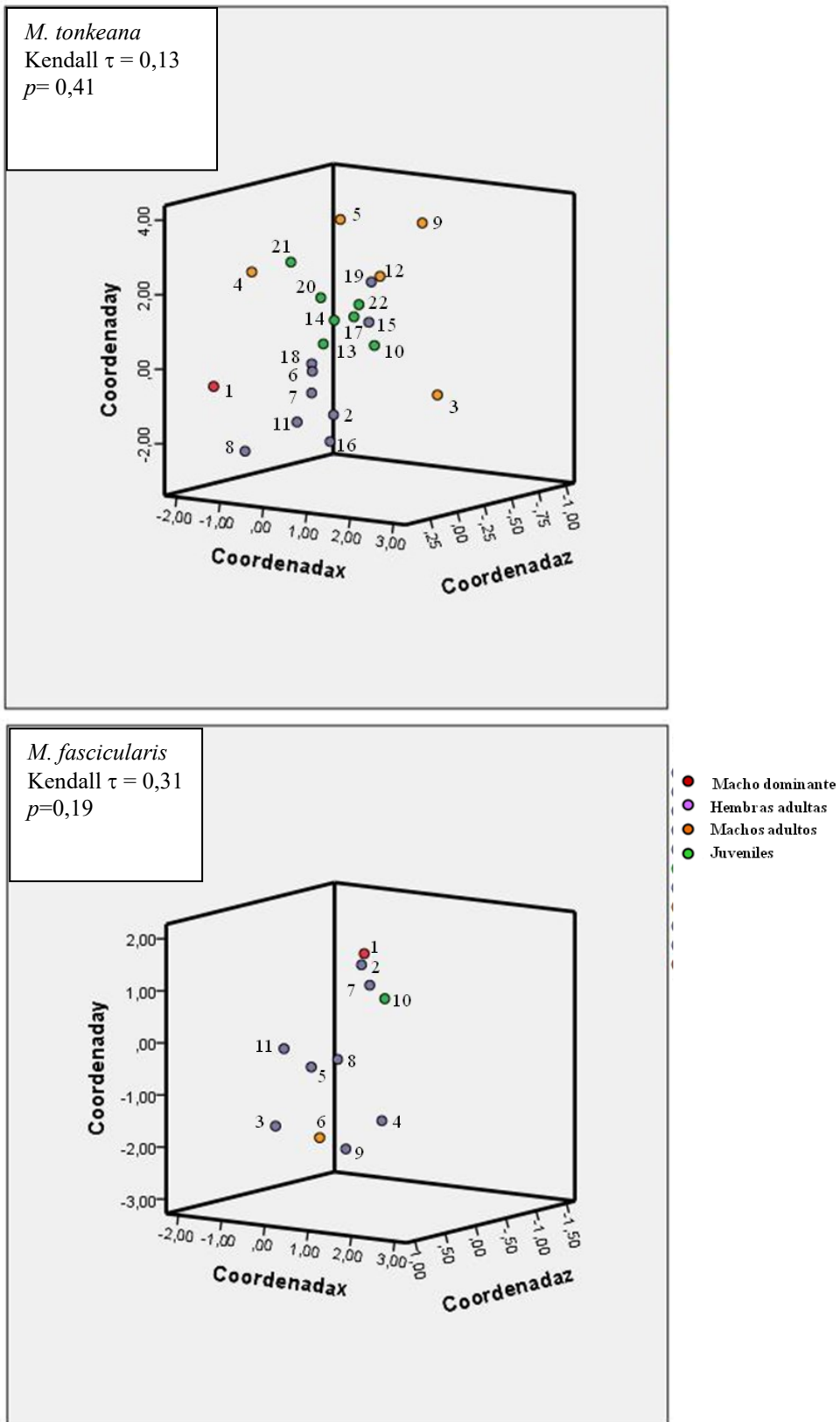


Figura 37. Proximidad espacial entre los individuos del grupo de *M. tonkeana* (arriba) y del grupo de *M. fascicularis* (abajo). Los números de las gráficas representan el rango de dominancia, siendo el 1 el rango de dominancia más elevado. Los resultados de las correlaciones entre rango de los individuos y su centralidad se muestran en los cuadros de la parte superior izquierda de las gráficas.

Redes de grooming

Las redes de *grooming* dado y recibido del grupo de *M. tonkeana* se muestran en la figura 38 y la centralidad de cada individuo dentro de la red de *grooming* se muestra en la tabla 13. Las redes de *grooming* del grupo de *M. fascicularis* se encuentran en la figura 39 y la centralidad de cada individuo dentro de la red de *grooming* de este grupo se encuentra en la tabla 14. En el grupo de *M. tonkeana* la red de *grooming* presenta un mayor número de relaciones por individuo que en el grupo de *M. fascicularis*. En la red de *grooming* consideraremos que dos individuos tienen una relación de *grooming* cuando se han dado y recibido *grooming* al menos una vez (ver apartado 5.2), y en el gráfico esa relación viene representada con una línea negra que conecta a ambos individuos (ver figuras 38 y 39). Si no hay reciprocidad entre dos individuos (es decir, si solo uno de ellos ha recibido pero no le ha dado *grooming* nunca a su compañero, o viceversa), no lo consideramos relación. Si entre dos individuos la suma de interacciones de *grooming* dado y recibido es mayor que 5 consideramos que esa relación es más estrecha, y en el gráfico de la red de *grooming* la representamos con una línea de mayor grosor (ver figuras 38 y 39). Si en los gráficos de redes de *grooming* hay algún individuo sin líneas que conecten con otros, es decir, sin relaciones de *grooming*, no quiere decir que no haya recibido o dado *grooming* alguna vez a otro individuo, si no que esas interacciones con otros individuos no son recíprocas.

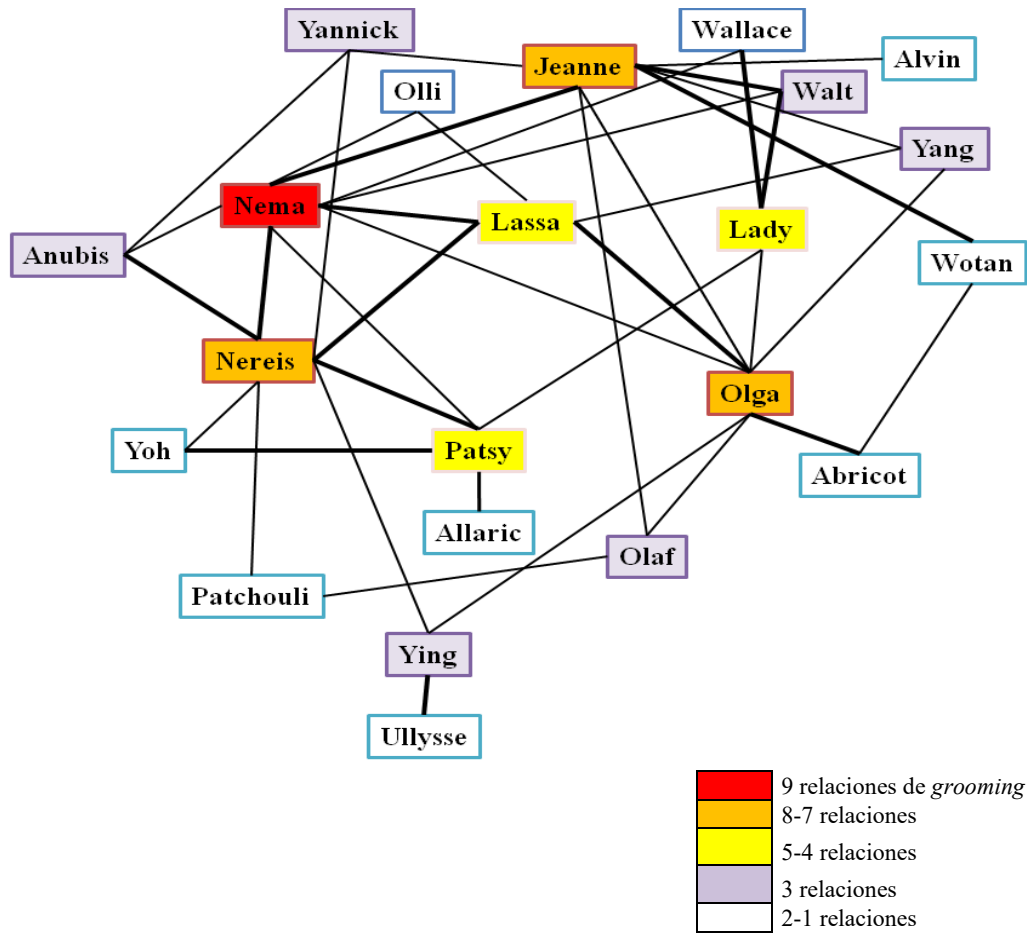


Figura 38. Redes de *grooming* del grupo de *M. tonkeana*. Los cuadrados representan a los individuos, representando el color el número de relaciones de *grooming* totales que tiene ese individuo, y las líneas representan las relaciones de *grooming* entre los individuos. Las líneas gruesas representan relaciones de *grooming* más estrechas (número de interacciones mayor que 5).

Tabla 13. Centralidad dentro de la red de *grooming* del grupo de *M. tonkeana* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. El número 1 corresponde con la mayor centralidad y el 22 con la menor.

Individuo	Centralidad <i>grooming</i>
Nema	1
Nereis	2
Jeanne	3
Olga	4
Lassa	5
Patsy	6
Lady	7
Walt	8
Anubis	9
Ying	10
Olaf	11
Yang	12
Yannick	13
Abricot	14
Wallace	15
Yoh	16
Wotan	17
Patchouli	18
Olli	19
Ullysse	20
Allaric	21
Alvin	22

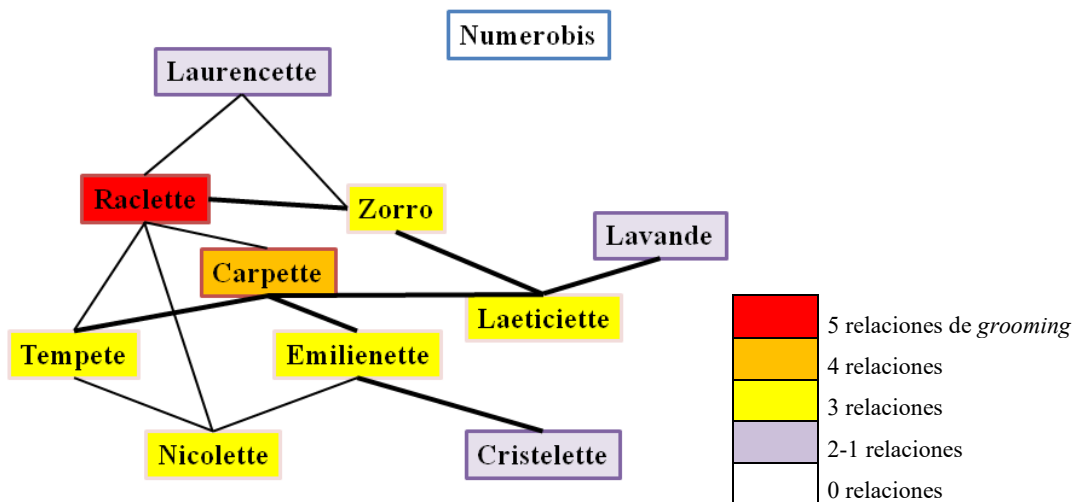


Figura 39. Redes de *grooming* del grupo de *M. fascicularis*. Los cuadrados representan a los individuos, representando el color el número de relaciones de *grooming* totales que tiene ese individuo, y las líneas representan las relaciones de *grooming* entre los individuos. Las líneas gruesas representan relaciones de *grooming* más estrechas (número de interacciones mayor que 5).

Tabla 14. Centralidad dentro de la red de *grooming* del grupo de *M. fascicularis* del Centro de Primatología de la Universidad de Estrasburgo. El número 1 corresponde con la mayor centralidad y el 11 con la menor.

Individuo	Centralidad <i>grooming</i>
Raclette	1
Carpette	2
Laeticiette	3
Emilienette	4
Zorro	5
Tempete	6
Nicolette	7
Laurencette	8
Cristelette	9
Lavande	10
Numerobis	11

Centralidad espacial vs centralidad dentro de la red de grooming

Tanto en el grupo de *M. tonkeana* como en el grupo de *M. fascicularis* no obtuvimos una correlación significativa entre la centralidad dentro de la red de *grooming* y la centralidad espacial (ver figura 40), por lo que la centralidad no está relacionada con el número de relaciones de *grooming* de los individuos en ambos grupos. En cambio, en el grupo de *M. tonkeana* se pueden observar tres grupos que coinciden tanto en distribución espacial como en núcleos de redes de *grooming* (ver figura 41). Esto puede significar que la distribución espacial no depende del número de relaciones totales que cada individuo tenga (centralidad dentro de la red de *grooming*), si no de los propios individuos con los que tienen relaciones. Es decir, los individuos están más próximos espacialmente a los individuos con los que mantienen relaciones de *grooming* y a los individuos con los que sus compañeros de *grooming* también tienen relaciones de *grooming*. En cuanto al grupo de *M. fascicularis*, existe un único núcleo de red de *grooming* claro, y cuatro individuos más aislados de ese núcleo. Respecto a la distribución espacial, estos individuos aislados de la red de *grooming* central están también más alejados espacialmente (ver figura 42).

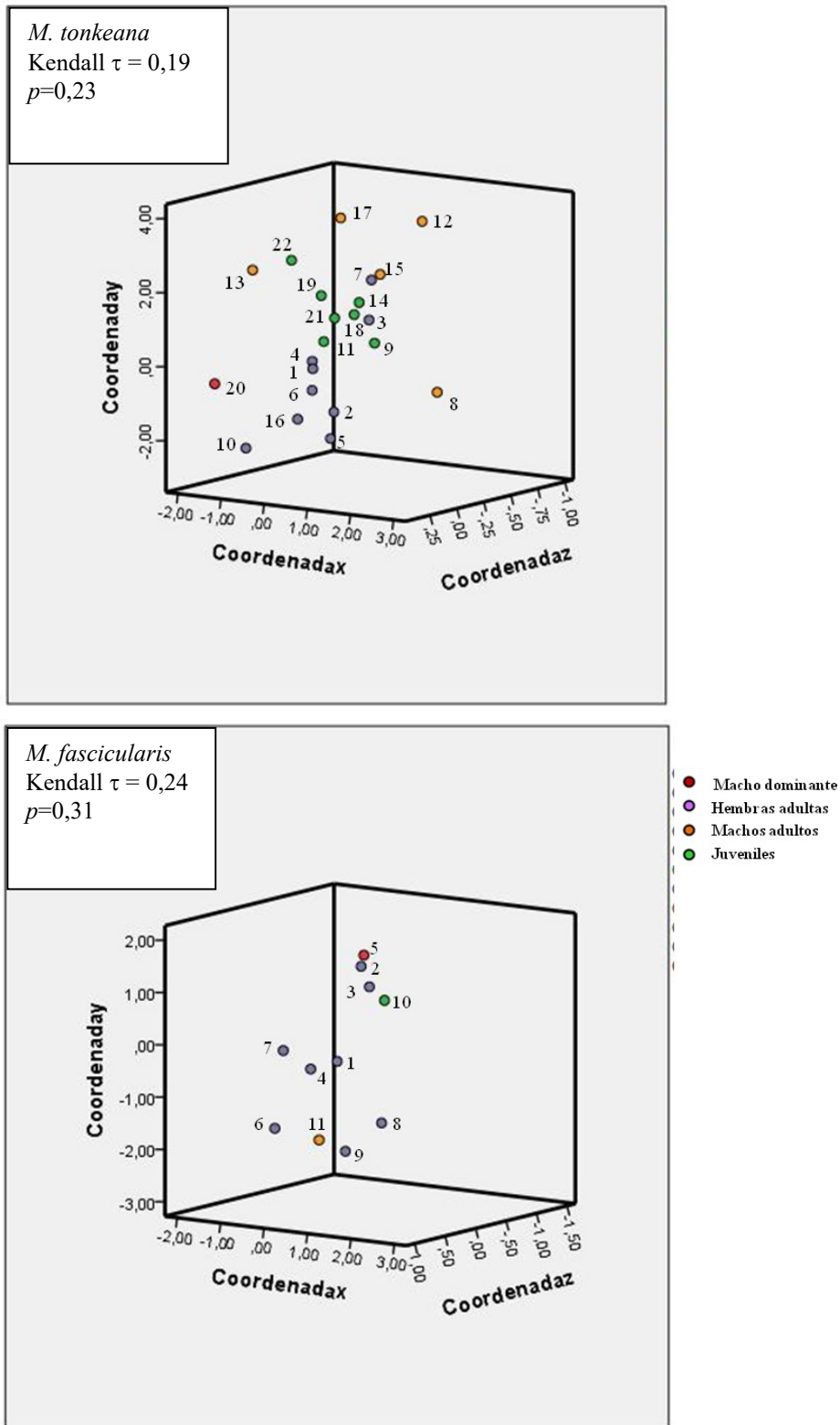


Figura 40. Proximidad espacial entre los individuos del grupo de *M. tonkeana* (arriba) y del grupo de *M. fascicularis* (abajo). Los números de las gráficas representan los valores de centralidad dentro de la red de *grooming*, siendo el 1 el valor más elevado. Los resultados de las correlaciones entre la centralidad dentro de la red de *grooming* y centralidad espacial se muestran en los cuadros de la parte superior izquierda de las gráficas.

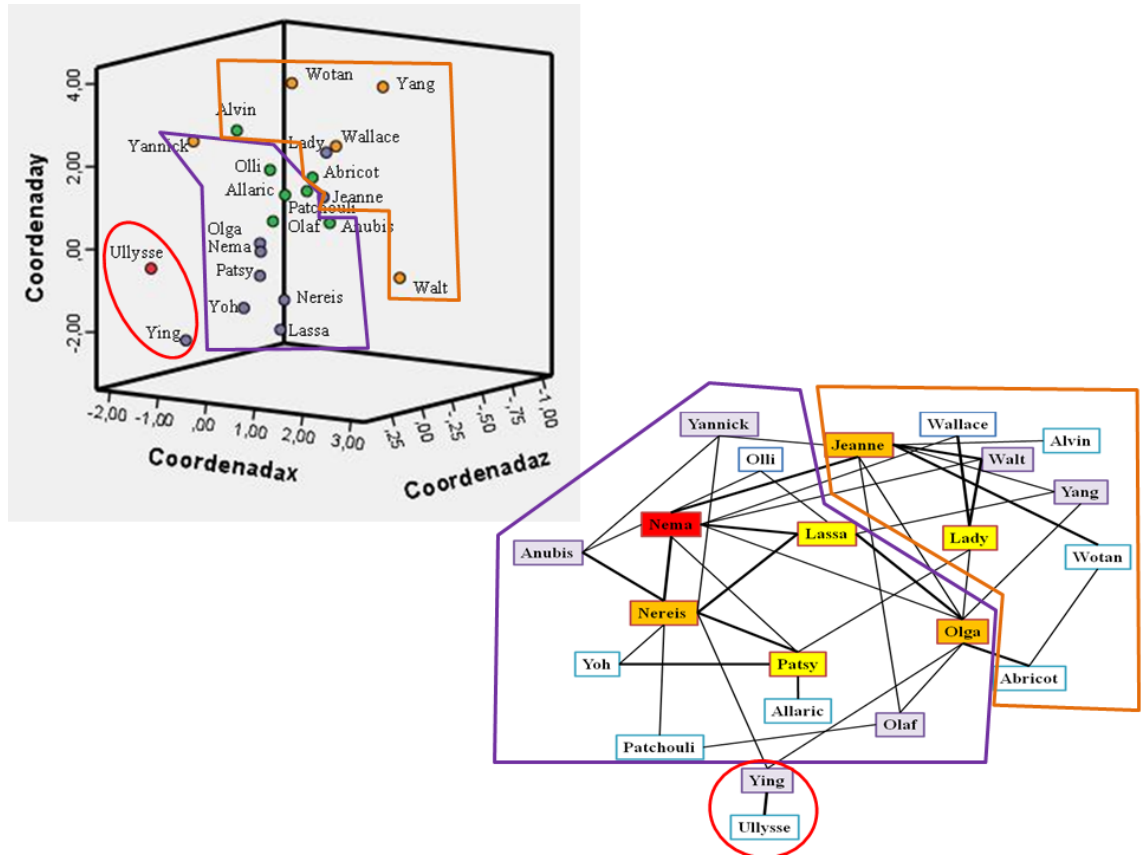


Figura 41. Representación de los tres núcleos de redes de *grooming* (morado, naranja y rojo) del grupo de *M. tonkeana* (derecha) y su situación en el gráfico de proximidad espacial (izquierda).

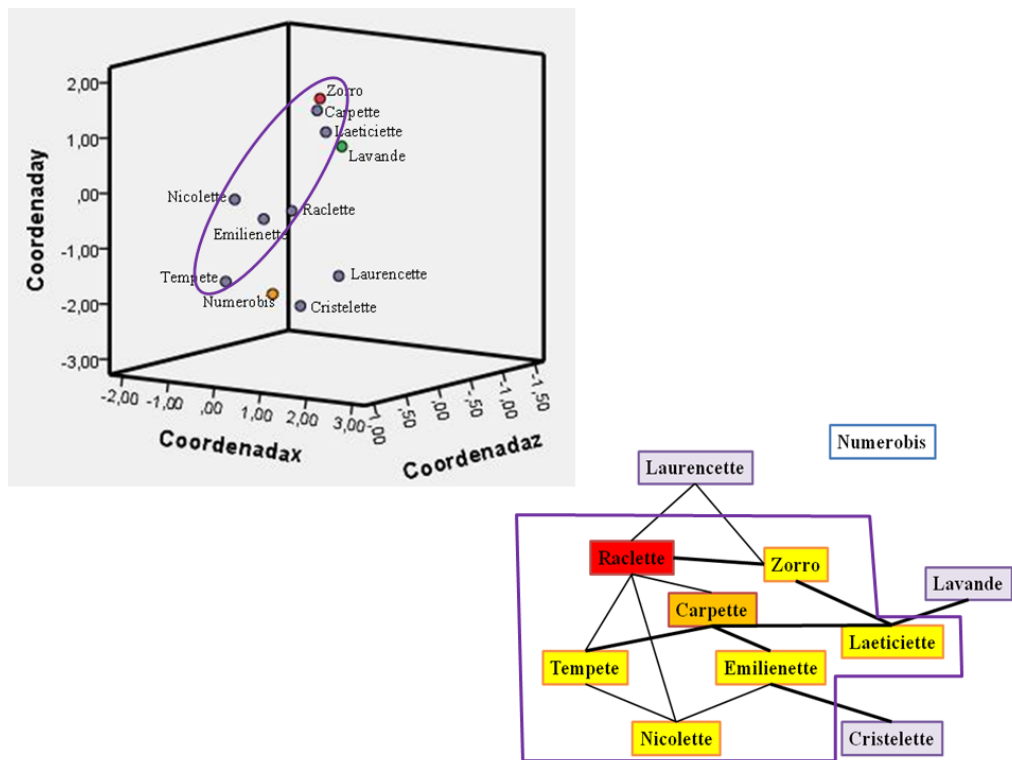


Figura 42. Representación del núcleo central de red de *grooming* (morado) del grupo de *M. fascicularis* (derecha) y su situación en el gráfico de proximidad espacial (izquierda).

Vecinos más próximos por clases

En el ANOVA de un factor del promedio de las distancias a los vecinos más próximos y la suma del número de veces que un individuo es vecino más próximo por clases (hembras adultas, machos adultos y juveniles) solo encontramos diferencias significativas ($df=21$; $F=5,87$; $p\text{-valor}=0,01$) en el grupo de *M. tonkeana* para la variable distancia a vecinos más próximos. Las clases de las hembras y los machos fueron las que presentaron diferencias significativas en los valores de las distancias a los vecinos más próximos, teniendo los machos mayores distancias que las hembras (figura 43).

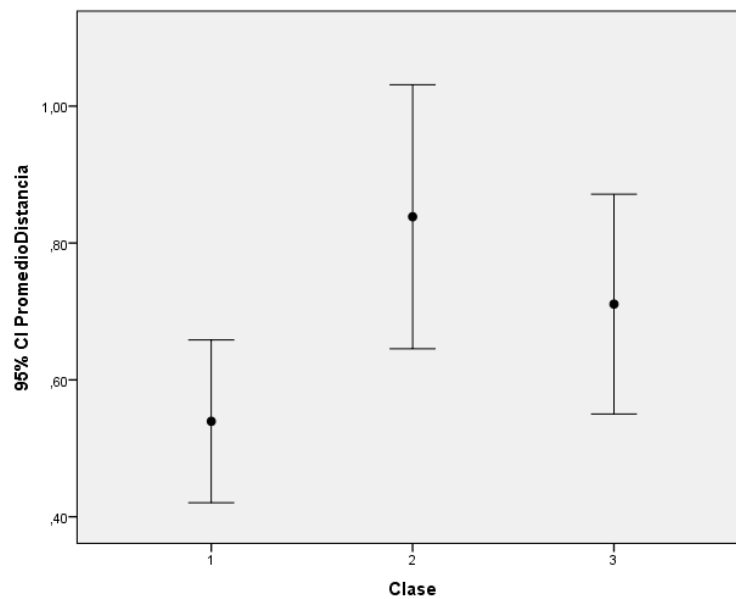


Figura 43. Variaciones del promedio de las distancias a los vecinos más próximos entre las clases del grupo *M. tonkeana*, siendo la clase 1 las hembras adultas, la 2 los machos adultos y la clase 3 los juveniles. Las barras de error representan el 95% del intervalo de confianza (CI: Intervalo de confianza).

8.5.4) Discusión.

Nuestros grupos de estudio presentan algunos rasgos sociales característicos del estilo social al que pertenecen, aunque otros de los resultados obtenidos de los parámetros sociales no coinciden con los propios de su estilo social. En el grupo de *M. tonkeana* los parámetros sociales que si coinciden con el grado 4 de estilo social son la bidireccionalidad de la agresión, la mayor tasa de contraataques, la menor tasa de señales de sumisión, la baja intensidad de agresión, el leve gradiente de jerarquía y la bidireccionalidad del *grooming* (ver tabla 15). En las especies de grado 4, como *M. tonkeana*, la agresión es bidireccional, debido a que tanto dominantes como subordinados inician la agresión, y el objeto de agresión contraataca (Thierry, 2000). Esto concuerda también con la mayor tasa de contraataque obtenida en nuestro grupo de *M. tonkeana*. Además, en especies de grado 4 el rango no influye en las interacciones agonísticas (Thierry, 2000). En cambio, en nuestro grupo de *M. tonkeana* si hemos obtenido una correlación significativa entre rango y agresión dada, pero no para rango y agresión recibida. Este coeficiente de correlación es negativo (el mayor rango es 1), lo que quiere decir que los individuos con mayor rango realizan un mayor número de agresiones, por lo que los individuos de mayor rango son los que están más involucrados en un mayor número de interacciones agonísticas. Por otro lado, al no obtener correlación significativa entre rango y agresión recibida, quiere decir que tanto individuos dominantes como subordinados reciben agresión indistintamente, y existiendo contraataque, por lo que el conflicto en el grupo de *M. tonkeana* es simétrico. El valor del gradiente de jerarquía del grupo de *M. tonkeana* también concuerda con lo esperado según su grado de estilo social, siendo un valor muy bajo (Thierry, 2000). En cuanto a la intensidad de agresión, presenta un valor no elevado, concordando con su grado de estilo social (Thierry, 2000). Por último, no obtuvimos correlación entre rango y *grooming* recibido ni *grooming* dado, siendo además el *grooming* recíproco, resultados que concuerdan con lo esperado en especies de grado 4, donde los rangos sociales no influyen en la distribución del *grooming* (Thierry *et al.*, 1990; Matsumura, 1991). Por tanto el *grooming* en el grupo de *M. tonkeana* es bidireccional.

Por otro lado, los parámetros sociales del grupo de *M. tonkeana* que no concuerdan con su grado de estilo social, y que coinciden con los del grupo de *M. fascicularis*, son la tasa de reconciliación y la frecuencia de *grooming* (ver tabla 15). En la tasa de *grooming* obtuvimos un valor muy bajo para *M. tonkeana*. Según Thierry (2000) el *grooming* es más frecuente en las especies de grado 4, por lo que deberíamos haber obtenido un valor más elevado en la tasa de *grooming*. Además, nuestro grupo de *M. tonkeana* presenta también una baja tasa de reconciliación. En cambio las especies de grado 4 son las que presentan

mayores tasas de reconciliación entre los oponentes de una interacción agonística, debido a que en estas especies la reconciliación entre oponentes suele ocurrir en el 50% de los casos entre individuos sin parentesco (Thierry, 1986; Matsumura, 1996; Petit *et al.*, 1997; Thierry *et al.*, 1997). Nuestro resultado puede ser debido a una limitación en el registro. Según Aureli *et al.* (1989) la reconciliación entre oponentes puede ocurrir hasta 10 minutos después de una interacción agonística. Sin embargo, tomamos de ejemplo a de Waal & van Roosmalen, (1979), que consideran la reconciliación como una interacción afiliativa entre dos oponentes que tiene lugar 5 minutos después de la agresión. Como nuestros vídeos duran 10 minutos, tuvimos que tomar la definición de de Waal & van Roosmales (1979), ya que no podíamos registrar los 10 minutos de después del conflicto. Por tanto, puede que la tasa tan baja de reconciliación en el grupo de *M. tonkeana* sea debida a que usamos un intervalo de tiempo insuficiente para medir realmente las reconciliaciones entre oponentes.

En cuanto al grupo de *M. fascicularis*, los parámetros que coinciden con el grado 2 de estilo social son la unidireccionalidad de la agresión, la baja tasa de contraataques, la mayor tasa de señales de sumisión, la baja tasa de reconciliación y la baja tasa de *grooming* (ver tabla 15). En las especies de grado 2, como es el caso de *M. fascicularis*, la agresión es unidireccional, es decir, los individuos dominantes son los que inician una interacción agonística, y el objeto de la agresión huye o realiza señales de sumisión y no contraataca (Thierry, 2000). Esto concuerda con la baja tasa de contraataque, con la mayor tasa de señales de sumisión y con la correlación significativa entre rango y agresión dada y recibida obtenidas. El coeficiente de correlación entre rango y agresión dada es negativo (el mayor rango es 1), lo que quiere decir que individuos de mayor rango realizan un mayor número de agresiones, y el coeficiente entre rango y agresión recibida es positivo, lo que significa que los individuos de menor rango reciben un mayor número de agresiones. Es decir, en nuestro grupo de *M. fascicularis* el conflicto es asimétrico. En las especies de grado 2 los individuos dominantes son los que inician la agresión y los subordinados los que la reciben, mientras que en especies de grado 4 el rango no influye en las interacciones agonísticas (Thierry, 2000). Además, en especies de grado 2 la reconciliación entre oponentes no es frecuente (de Waal & Luttrell, 1989; Aureli *et al.*, 1993; Butovskaya, 1993; Petit *et al.*, 1997; Schino *et al.*, 1998), ocurriendo en tan solo un 4-12% de los casos entre individuos no emparentados (Thierry, 2000). Esto concuerda con la baja tasa de reconciliación obtenida en nuestro grupo de *M. fascicularis*. Por último, las especies de grado 2 presentan una baja tasa de *grooming*, hecho que también concuerda con nuestros resultados.

Los parámetros sociales de nuestro grupo de *M. fascicularis* que no concuerdan con su grado de estilo social, y que coinciden con los del grupo de *M. tonkeana*, son la intensidad de agresión, el gradiente de jerarquía y la direccionalidad del *grooming* (ver tabla 15). Según Thierry (2000) las especies de grado 2 presentan un elevado gradiente de jerarquía, por tanto, el valor del gradiente de jerarquía del grupo de *M. fascicularis* es más bajo de lo esperado para una especie de grado 2. Con la intensidad de agresión sucede algo parecido. Según Thierry (2000) las especies de grado 2 presentan una mayor intensidad de agresión, por lo que en estas especies la tasa de agresión física es más elevada que en las especies de grado 4 donde la intensidad de agresión es menor. En cambio, en nuestros grupos de estudio hemos obtenido el mismo valor en la tasa de agresión física, siendo un valor bajo. De acuerdo con Thierry (2000) cabría esperar una mayor tasa de agresión física en nuestro grupo de *M. fascicularis*. En cuanto a la direccionalidad del *grooming*, no obtuvimos correlación entre rango y *grooming* recibido en *M. fascicularis*, lo que contradice la hipótesis de Seyfarth (1977) que argumenta que en las especies de grado 1 y 2 los individuos dominantes reciben más *grooming* que el resto de individuos. Según Seyfarth (1977) deberíamos haber obtenido correlación debido a que los individuos más dominantes recibirían más *grooming* que los de menor rango. Sin embargo, nuestros resultados pueden ser debidos a que la atracción hacia familiares tiene un efecto más fuerte en las preferencias de *grooming* que la atracción a un alto rango (Schino, 2001; Xia *et al.*, 2012), por lo que el *grooming* es realizado más frecuentemente entre familiares, y por tanto entre individuos de rango similar.

Tabla 15. Tabla resumen de los parámetros sociales obtenidos para nuestros grupos de estudio. Las casillas de la tabla sombreadas en verde indican los parámetros que corresponden a los propios del grado de estilo social al que pertenecen las especies de nuestros grupos, mientras que las casillas sombreadas en rojo indican los parámetros que no coinciden con los que cabría esperar según su grado de estilo social.

	<i>M. fascicularis</i>	<i>M. tonkeana</i>
Tipo de conflicto	Asimétrico	No asimétrico
Direccionalidad de la agresión	Unidireccionalidad	Bidireccionalidad
Contraataques	Raros	Comunes
Señales de sumisión	Comunes	Raras
Intensidad de la agresión	Baja	Baja
Gradiente de jerarquía	Leve	Leve
Direccionalidad del grooming	Bidireccionalidad	Bidireccionalidad
Reconciliación	Rara	Rara
Frecuencia de grooming	Baja	Baja

En nuestros resultados se puede observar que no solo hay parámetros sociales que no son propios del grado de estilo social al que pertenecen nuestros grupos de estudio, si no que en esos parámetros sociales nuestros grupos de estudio presentan valores similares. Estos parámetros son la baja intensidad de la agresión, el leve gradiente de jerarquía y la bidireccionalidad del *grooming* (rasgos propios del grado 4 de estilo social), y por otro lado las tasas de reconciliación y de *grooming* bajas (rasgos propios del grado 2 de estilo social), teniendo por tanto nuestros grupos de estudio un alto número de parámetros sociales similares. Estos resultados pueden ser debidos a las condiciones ambientales a las que están sometidos. Según estudios previos (Southwick, 1969; Hamilton *et al.*, 1976; Mihok, 1979; Lott, 1984; Judge & de Waal, 1997) la densidad de los grupos afecta a su comportamiento, produciendo incluso cambios en la estructura social. Por ejemplo, Southwick (1969) observó que las poblaciones densas y urbanas de la especie *M. mulatta* tenían mayores tasas de agresión que las poblaciones rurales menos densas, y Rowell (1967) observó que los grupos de babuinos con restricciones espaciales tenían mayores tasas de agresión que

los grupos salvajes. Además, las diferencias en las características físicas de los entornos, como la posibilidad de escape, la cobertura disponible (Erwin *et al.*, 1976; Erwin, 1977) o las barreras visuales dentro de las instalaciones (Southwick, 1967; Anderson *et al.*, 1977), pueden afectar a las tasas de agresión. Estas adaptaciones podrían ser parte del rango de variación intraespecífica en los sistemas sociales (Lott, 1984) donde los individuos modifican su comportamiento social en respuesta a las condiciones ambientales a las que están sometidos (Judge & de Waal, 1997). A nuestros grupos de estudio podría estar sucediéndoles este fenómeno.

El alto número de parámetros sociales que coinciden en nuestros dos grupos de estudio pueden ser debidos a que ambos grupos se encuentran bajo las mismas condiciones ambientales como son el mismo tipo de instalación en el que habitan, la misma clase de alimentación y una misma gestión de la natalidad y del grupo. Bajo condiciones ambientales idénticas, individuos pertenecientes a diferentes especies presentan un comportamiento social parecido. Las principales condiciones ambientales que presentan nuestros grupos de estudio y que afectan a su estructura social son las restricciones espaciales debido a que se encuentran en semi-libertad, y su tamaño y densidad. Como hemos mencionado, bajo estas condiciones los grupos presentan una mayor tasa de agresión, pero no es el caso de nuestros grupos. Nuestros resultados concuerdan con de Waal (1989), que sugirió que no existe una relación clara entre una alta densidad y la agresión en grupos de primates, debido a que estos grupos pueden compensar el mayor riesgo de agresión en condiciones de hacinamiento con un aumento de los comportamientos que se usan normalmente para disminuir la agresión, como el *grooming* o la reconciliación. En nuestros grupos de estudio no existe un aumento del *grooming* o la reconciliación para reducir la agresión, pero nuestros resultados concuerdan con Ciani *et al.* (2012). Según Ciani *et al.* (2012) no es necesaria una alta intensidad en los conflictos para mantener la estabilidad social. Justifican este argumento basándose en el estudio de Preuschoft & van Schaik (2000), en el que consideran el rango de dominancia como una de las más poderosas herramientas para reducir la predisposición a la agresión en una especie, sin necesidad de una mayor intensidad de agresión.

Pero a pesar de los parámetros sociales similares entre nuestros grupos de estudio, y como hemos mencionado anteriormente, ambos grupos presentan parámetros sociales que difieren entre ellos y que son propios de los grados de estilo social de cada grupo. Esto puede ser debido a que las especies presentan un rango de variación intraespecífica que genera restricciones, y dentro del cual hay variables sociales que si pueden modificarse según las condiciones ambientales a las que esté sometido el grupo, pero también algunas

que no varían independientemente del ambiente o de la gestión a la que esté sometida el grupo, si no que son innatas de la especie (Zhang & Watanabe, 2014). Es decir, existen restricciones que limitan la variabilidad del fenotipo. Todos estos resultados pueden estar reflejando el fenómeno de epigénesis social propuesto por Thierry (1997), pero aplicado a grupos en vez de a especies. Es decir, existen grupos de una especie que no se comportan como sus conespecíficos de otros grupos, y grupos de diferentes especies que se asemejan entre sí, debido a las condiciones ambientales a las que están sometidos cada uno de los grupos (Zang *et al.*, 2019). Con todos nuestros resultados rechazamos nuestra hipótesis 1, *nuestros grupos de estudio presentan variables sociales propias del grado de estilo social al que pertenecen*, y sugerimos una nueva posible hipótesis, según la cual grupos pertenecientes a diferentes especies y grados sociales modifican sus comportamientos y presentan estilos sociales parecidos si están bajo las mismas condiciones ambientales, debido al fenómeno de epigénesis social.

En cuanto a las relaciones entre las variables sociales y los patrones espaciales de nuestros grupos de estudio, tanto en el grupo de *M. tonkeana* como en el grupo de *M. fascicularis*, no obtuvimos una correlación entre la centralidad espacial y el rango de dominancia de los individuos, y por tanto, no existe centralidad del individuo dominante. Este resultado puede ser debido a que ambos grupos se encuentran bajo las mismas condiciones ambientales y presentan parámetros sociales parecidos, y por tanto esta similitud entre grupos se ve reflejada también en los patrones de distribución espacial y en la forma en que afectan las variables sociales en estos patrones espaciales. De todos los parámetros sociales, los que pueden estar teniendo un mayor efecto en los patrones de distribución espacial son la intensidad de agresión y el gradiente de jerarquía. En las especies con un estilo social donde existe una alta intensidad de agresión y elevado gradiente de jerarquía, los rangos de dominancia de los individuos influyen en las relaciones sociales y en la distribución espacial de los individuos (Hemelrijk, 1998). Debido a la probabilidad de ataque y a la alta intensidad de agresión, los individuos subordinados evitan la proximidad y las interacciones con los individuos dominantes (de Waal, 1991). En cambio, en especies con estilos sociales donde la intensidad de agresión es baja y el gradiente de jerarquía leve, los rangos de dominancia no influyen en la distribución espacial de los individuos del grupo (Thierry, 2000). Como nuestros grupos de estudio presentan una baja intensidad de agresión y un leve gradiente de jerarquía, el rango de dominancia no afecta a la distribución espacial de los individuos del grupo.

Tampoco obtuvimos correlación entre la centralidad dentro de la red de *grooming* y la centralidad espacial de los individuos del grupo de *M. tonkeana* y del grupo de *M.*

fascicularis. Este resultado también puede ser debido a las similitudes en los parámetros sociales, y principalmente a la baja intensidad de agresión y al gradiente de jerarquía leve. Como existe una baja intensidad de agresión y un leve gradiente de jerarquía en ambos grupos, el rango no influye en la distribución espacial, y por tanto tampoco influye en la distribución del *grooming*. En cambio, en la figura 41 se puede observar que en el grupo de *M. tonkeana* la distribución espacial depende de los individuos con los que se mantienen relaciones de *grooming*, es decir, la distribución espacial está determinada por los núcleos de redes de *grooming*. Los individuos están más próximos espacialmente a los individuos con los que mantienen relaciones de *grooming* y a los individuos con los que sus compañeros de *grooming* también tienen relaciones de *grooming*. En la figura 42 se puede observar que en el grupo de *M. fascicularis*, los individuos que no pertenecen al núcleo central de red de *grooming* se encuentran más alejados espacialmente de los individuos de dicho núcleo. Por tanto, en el grupo de *M. fascicularis* la distribución espacial también está determinada por los núcleos de redes de *grooming*. En el grupo de *M. fascicularis* solo obtuvimos un núcleo central de red de *grooming* debido a que es un grupo con un menor número de individuos (Balasubramaniam *et al.*, 2018). Estos resultados concuerdan con estudios previos (Romey, 1996; Couzin *et al.*, 2002; Clark, 2011; Farine *et al.*, 2017) donde observaron que factores como las relaciones entre los individuos de un grupo o los conespecíficos con los que un individuo interactúa influyen en los patrones de distribución espacial de los grupos, debido a que estos factores pueden provocar una variación en la forma en la que los individuos se posicionan con respecto a otros dentro del grupo. Por tanto, en nuestros grupos de estudio la distribución espacial de los individuos está determinada por las relaciones de *grooming* existentes entre ellos. Con estos resultados rechazamos nuestra hipótesis 2, *la jerarquía de dominancia y la centralidad de los individuos dentro de la red de grooming influyen en la distribución espacial de los individuos del grupo de M. fascicularis, pero no en los del grupo de M. tonkeana*. Por contra, los resultados sugieren que una baja intensidad de agresión y con un gradiente de jerarquía leve, en grupos cautivos del género *Macaca*, la distribución espacial está influenciada por las relaciones de *grooming* existentes entre los individuos del grupo.

Por último, en nuestro grupo de *M. tonkeana*, dentro de los núcleos de redes de *grooming* las hembras presentan distancias más pequeñas a sus vecinos más próximos que los machos. Esto puede ser debido a que en las especies del género *Macaca* las hembras constituyen subgrupos *kin-bonded* (subgrupos formados por parientes) dentro de su grupo natal, presentando por tanto relaciones sociales más resistentes (Bercovitch & Harvey, 2004; Kulik *et al.*, 2015). Por otro lado, las mayores distancias entre machos se ven reflejadas en los gráficos de las figuras 37, 40 y 41 donde se puede observar la tendencia de

los machos a ocupar posiciones periféricas, mientras que las hembras y los juveniles ocupan posiciones centrales en el grupo. Este patrón puede ser debido a que durante el período de recolección de datos, algunas de las hembras adultas de ambos grupos estaban en estro. En esta situación la competencia intrasexual entre machos adultos es intensa, por lo que el macho dominante está más cerca de las hembras en estro, desplazando a los otros machos adultos a la periferia (Watanabe & Brotoisworo, 1982; Silk, 1994). Estos resultados concuerdan con el estudio de Sueur & Petit (2008), en el que concluyeron, a partir de un grupo cautivo de *M. tonkeana*, que la competencia intrasexual promueve la formación de subgrupos de machos periféricos en grupos donde los machos son muy numerosos. Debido a que en el grupo de *M. fascicularis* el número de machos adultos es bajo, no sucede este fenómeno. Con estos resultados rechazamos la hipótesis 3 tal como está formulada, *los machos adultos presentan posiciones periféricas y mayores distancias a sus vecinos en ambos grupos*. Dicha hipótesis debiera reformularse indicando la restricción hallada en nuestros resultados, es *los machos adultos presentan posiciones periféricas y mayores distancias a sus vecinos cuando en el grupo el número de machos adultos es numeroso*.

Con nuestros resultados hemos rechazado nuestras tres hipótesis de partida, aceptando otras posibles explicaciones a partir de los resultados obtenidos, las cuales nos muestran una visión más amplia sobre las reglas y los patrones de distribución espacial de nuestros dos grupos de estudio. En primer lugar, nuestros grupos presentan muchos parámetros sociales similares, debido a que se encuentran bajo condiciones ambientales idénticas y están sometidos a las mismas gestiones demográficas y de natalidad. Bajo estas condiciones ambos grupos se comportan de forma similar, observando pues un fenómeno de epigénesis social. En segundo lugar, la distribución espacial de ambos grupos se ve afectada por las relaciones de *grooming* existentes entre los individuos del grupo. En tercer lugar, los machos adultos del grupo de *M. tonkeana* presentan mayores distancias a sus vecinos y posiciones periféricas, debido a la competencia intrasexual y al elevado número de machos adultos que presenta el grupo. En el grupo de *M. fascicularis* no sucede este fenómeno debido a que presenta un bajo número de machos adultos. Por tanto, en la distribución espacial de nuestros grupos afecta también el número de individuos del grupo, en este caso de los machos adultos. Con estos resultados observamos que no solo nuestros grupos de estudio comparten parámetros sociales, sino que también presentan patrones espaciales similares, estando influidos por las mismas variables sociales. Nuestros resultados concuerdan con Farine *et al.* (2017), donde observaron que la variación en las interacciones sociales locales impulsa a los patrones de distribución espacial que se observan en grupos de primates. Por tanto, los parámetros sociales de los grupos de

primates están ligados e influyen en los patrones espaciales que presentan. Por último, también rechazamos nuestra hipótesis principal: *la distribución espacial de los individuos de ambos grupos está determinada por el estilo social al que pertenece su especie*. Como los patrones espaciales de nuestro grupo de *M. fascicularis* no coinciden con los propios de su estilo social, debemos aceptar que las características demográficas y sociales de cada grupo son más importantes y tienen un mayor efecto en la distribución espacial de los grupos que los estilos sociales asignados a cada especie del género *Macaca*.

9.) **Discusión general.**

Con los resultados obtenidos de ambos casos de estudio, podemos determinar las reglas y los patrones generales de distribución espacial de nuestros dos grupos de estudio. En el caso del grupo de *M. tonkeana*, hemos obtenido un mayor volumen espacial ocupado por el grupo debido a que este grupo está formado por diferentes subgrupos ampliamente dispersos por la instalación, observando pues un fenómeno de fisión grupal. Este resultado concuerda con estudios previos (Sueur & Petit, 2008; Sueur *et al.*, 2010) en los que se observaron casos ocasionales de fisión grupal temporal en un grupo de *M. tonkeana*. Los subgrupos de nuestro grupo de *M. tonkeana* corresponden con los tres diferentes núcleos de redes de *grooming*. En especies de grado 4, como es el caso de *M. tonkeana*, la fisión en subgrupos está determinada por las relaciones entre individuos (en nuestro caso de *grooming*), y no por los rangos de dominancia de los mismos (Seltmann *et al.*, 2013). Es decir, la posición espacial de los individuos de este grupo está determinada por la red de *grooming* a la que pertenecen, por tanto, depende de la posición espacial de sus compañeros de *grooming*. Sin embargo, existe un grupo de hembras adultas que se desplazan entre subgrupos. La dispersión de hembras adultas entre diferentes subgrupos probablemente contribuya a la tolerancia entre subgrupos y a fortalecer el mantenimiento del grupo social (Swedell *et al.*, 2011; Grueter *et al.*, 2012). Son hembras pertenecientes al subgrupo rojo (figura 32 y tabla 7), que se desplazan al subgrupo morado, y viceversa. En el subgrupo rojo se encuentra el macho dominante (Ullysse), y en el morado el segundo macho dominante (Walt). Esta distribución en subgrupos de los machos adultos, junto a las posiciones periféricas que ocupan dentro de sus subgrupos, podrían explicarse por la competencia intrasexual de machos adultos durante el estro de las hembras (Watanabe & Brotoisworo, 1982; Silk, 1994) y a que el acceso a las hembras es dependiente del rango (es decir, los machos más dominantes están más cerca espacialmente de las hembras en estro, mientras que los machos subordinados están más alejados). Los dos machos de mayor rango (Ullysse y Walt) están más cercanos a un mayor número de hembras adultas que el resto de machos, que ocupan posiciones más periféricas y en su grupo las dos únicas hembras que hay son las más adultas y que ya no presentan estro (Jeanne y Lady). Por tanto, en el grupo de *M. tonkeana*, el rango de los individuos solo influye en la distribución espacial de los machos adultos cuando una hembra está en estro, pero no en la distribución espacial de hembras ni juveniles (Watanabe & Brotoisworo, 1982; Silk, 1994). Por último, en nuestro grupo de *M. tonkeana* las hembras adultas presentan distancias más pequeñas a sus vecinos más próximos. Esto puede ser debido a que en las especies del género *Macaca* las hembras constituyen subgrupos *kin-bonded* (subgrupos formados por parientes) dentro de su grupo natal, presentando por tanto núcleos sociales más estrechos (Bercovitch & Harvey, 2004). Es

decir, dentro de los subgrupos y núcleos de redes de *grooming* las hembras se encuentran más cercanas espacialmente entre sí que los machos.

En cuanto a los patrones espaciales del grupo de *M. fascicularis*, en primer lugar, obtuvimos un volumen más pequeño que en el caso de *M. tonkeana*. Esto es debido a que el grupo de *M. fascicularis* no presenta subgrupos dispersos, si no que está formado por un único grupo central con los individuos que se encuentran fuera de la red de *grooming* ocupando posiciones periféricas. Por tanto, la distribución espacial del grupo de *M. fascicularis* también está influenciada por las relaciones de *grooming* que existen entre los individuos, y no por el rango o por el número de relaciones de *grooming*. Como nuestro grupo de *M. fascicularis* presenta una baja intensidad de agresión y un gradiente de jerarquía leve, los rangos de dominancia no influyen en las interacciones afiliativas ni en la distribución del *grooming*, y por tanto tampoco en la distribución espacial (Hemelrijk, 1998; Thierry, 2000), características que corresponden con las especies de grado 4. En cambio, nuestro grupo de *M. fascicularis* si presenta algunos parámetros sociales propios del grado de estilo social al que pertenece su especie, como son la unidireccionalidad de la agresión, la correlación significativa entre rango y agresión dada y recibida y la baja tasa de contraataque, presentando pues conflictos asimétricos. A pesar de la baja intensidad de agresión y el gradiente de jerarquía leve, nuestro grupo de *M. fascicularis* mantiene conflictos asimétricos, influyendo el rango en las interacciones agonísticas, siendo los individuos dominantes los que realizan la agresión y los subordinados los que las reciben, respondiendo al ataque con señales de sumisión o huidas y sin contraatacar. Estos resultados concuerdan con el estudio de Preuschoft & van Schaik (2000), en el que consideran el rango de dominancia como uno de los factores más importantes para reducir la predisposición a la agresión en una especie, sin necesidad de una mayor intensidad de agresión. En nuestro grupo de *M. fascicularis*, los individuos centrales están más alejados de sus vecinos más próximos y más aislados entre ellos (son vecinos más próximos de una baja diversidad de individuos, es decir, son solo vecinos más próximos de los individuos centrales). La mayor distancia a sus vecinos más próximos puede ser debida a la asimetría presente en los conflictos. Los individuos centrales, debido a que tienen más probabilidad de encontrarse con otros individuos, prefieren mantenerse a mayor distancia entre ellos para así evitar agresiones de individuos más dominantes (Thierry, 2000). Por otro lado, el aislamiento de los individuos centrales se debe a su pertenencia al núcleo central de red de *grooming*, porque los individuos que se encuentran fuera de esta red ocupan posiciones periféricas. Debido a estos individuos que ocupan la periferia y a los individuos centrales que presentan mayor distancia a sus vecinos, el grupo de *M. fascicularis* presenta mayores distancias a sus vecinos más próximos que el grupo de *M. tonkeana*. Por tanto, en nuestro grupo de *M. fascicularis* no influyen solo las relaciones de *grooming* en la distribución

espacial de los individuos del grupo, si no que la asimetría en los conflictos también afecta a la distribución espacial, sobre todo en el caso de los individuos centrales. Por último, debido a que el grupo de *M. fascicularis* presenta un número reducido de machos adultos, no se observa un posicionamiento periférico de los machos adultos del grupo (Watanabe & Brotoisworo, 1982; Silk, 1994).

Nuestros dos grupos de estudio siguen la misma regla de distribución espacial pero con algunas diferencias entre grupos. La distribución espacial de ambos grupos no presenta fluctuaciones temporales durante los meses de estudio, y está influenciada por los diferentes núcleos de redes de *grooming* existentes en los grupos, mientras que no está determinada ni por el rango ni por el número de relaciones de *grooming* de los individuos, debido a que ambos grupos poseen una baja intensidad de la agresión y un gradiente de jerarquía leve. El tamaño de los grupos también afecta a la distribución espacial de los mismos, ya que en el grupo de *M. tonkeana*, el número tan elevado de individuos genera un fenómeno de fisión en subgrupos, y el mayor número de machos adultos provoca las posiciones periféricas de los mismos. Respecto a este último patrón, el rango de los individuos influye en la distribución espacial de los machos adultos cuando una hembra está en estro, debido a que el acceso a las hembras es dependiente del rango (Watanabe & Brotoisworo, 1982; Silk, 1994). En cambio, el grupo de *M. fascicularis*, al poseer un menor número de individuos y un bajo número de machos adultos, no presenta estos patrones de distribución espacial y ocupa un menor volumen que el grupo de *M. tonkeana*. Un factor que solo afecta a la distribución espacial del grupo de *M. fascicularis* es la asimetría en los conflictos que presenta este grupo, provocando mayores distancias a los vecinos más próximos por parte de los individuos centrales.

En resumen, los patrones espaciales observados en ambos grupos son el resultado de, principalmente, las diferentes restricciones o parámetros sociales que presentan, y también, asociado a esto, de las relaciones existentes entre los individuos del grupo. Por último, el número de individuos presentes en los grupos también afecta a los patrones de distribución espacial observados en nuestros grupos de estudio. Sin embargo, no es el grado de estilo social atribuido a nuestras especies el factor principal que influye en los parámetros sociales ni en los patrones de distribución espacial de nuestros grupos, si no las idénticas condiciones ambientales y la gestión de los grupos y de su natalidad. Al estar nuestros grupos sometidos a las mismas condiciones presentan comportamientos sociales similares (fenómeno de epigénesis social), que afectan a la distribución espacial de los grupos mostrando el mismo patrón espacial. En nuestro caso, ambos grupos han respondido a las idénticas condiciones ambientales y gestiones aplicadas sobre ellos mostrando una baja intensidad de agresión y un gradiente de jerarquía leve, que a su vez han influenciado en los patrones de distribución

espacial. Debido a la baja intensidad de agresión y al leve gradiente de jerarquía, ni el rango ni la centralidad de los individuos dentro de la red de *grooming* influyen en la distribución espacial de los individuos dentro del grupo, siendo las relaciones de *grooming* entre los individuos las que determinan su distribución espacial. Sin embargo, algunos de los parámetros sociales de nuestros grupos de estudio difieren entre sí y son propios del grado de estilo social al que pertenece su especie, debido a que existen restricciones debidas a un rango de variación intraespecífica y por tanto hay variables sociales que sí pueden modificarse según las condiciones ambientales pero otras que no varían. Un ejemplo de esto es la asimetría en los conflictos presente en nuestro grupo de *M. fascicularis*. A pesar de que este grupo presente una baja intensidad de agresión y un leve gradiente de jerarquía, sigue presentando características propias del grado 2 como la unidireccionalidad de la agresión, la correlación significativa entre rango y agresión dada y recibida y la baja tasa de contraataque. Esta asimetría en los conflictos afecta a la distribución espacial del grupo de *M. fascicularis*, generando mayores distancias a los vecinos más próximos. Por tanto, el fenómeno de epigénesis social, que ha modificado algunos de los parámetros sociales de nuestros grupos, es el factor principal que ha influido en los patrones de distribución espacial de nuestros grupos de estudio, siendo por tanto las características sociales de los grupos un factor más importante en las reglas de distribución espacial que los grados de estilo social, seguido por el tamaño de los grupos y el número de machos adultos presentes en cada grupo. Debido a esto, descartamos proponer el estudio de los patrones de distribución espacial como indicador de los grados de estilo social en grupos del género *Macaca*.

La distribución espacial de nuestro grupo de *M. tonkeana* si que concuerda con la esperada en una especie de grado 4 de estilo social (distribución espacial no dependiente del rango), sin embargo la del grupo de *M. fascicularis* no concuerda con la esperada según su grado de estilo social (distribución espacial dependiente del rango y centralidad del individuo dominante), debido a que algunos de sus parámetros sociales también difieren. Por tanto, la distribución espacial de nuestro grupo de *M. fascicularis* es una variable que no refleja información sobre el teórico grado de estilo social asignado a su especie. Sin embargo, la distribución espacial de nuestros grupos si que refleja sus características sociales locales. Que la distribución espacial no esté influenciada ni por el rango ni por la centralidad en las redes de *grooming* indica que los grupos de estudio presentan una baja intensidad de agresión y un leve gradiente de jerarquía. Además, si en este patrón los individuos presentan distancias pequeñas a sus vecinos más próximos quiere decir que el grupo presenta conflictos simétricos, mientras que si los individuos presentan mayores distancias a sus vecinos más próximo quiere decir que el grupo presenta conflictos asimétricos. Por tanto, el estudio de la distribución espacial en grupos del género *Macaca* nos puede aportar información sobre algunas características sociales locales de

dichos grupos, y sería importante indagar más en este factor para poder establecer la variable espacial como una herramienta para el estudio de las características sociales locales de los grupos de macacos.

10.) Conclusiones generales.

Con los dos estudios realizados en la presente investigación podemos establecer las siguientes conclusiones:

- Nuestros grupos de estudio modifican sus comportamientos y presentan estilos sociales parecidos debido a que se encuentran bajo las mismas condiciones ambientales. Debido al fenómeno de epigénesis social, como nuestros grupos de estudio están sometidos a las mismas condiciones ambientales y gestiones demográficas y de natalidad, tienen parámetros sociales en común.
- En nuestros grupos de estudio, las características demográficas y sociales de cada grupo son más importantes y tienen un mayor efecto en la distribución espacial de los grupos que los estilos sociales a los que pertenecen sus especies. Los patrones espaciales de nuestro grupo de *M. fascicularis* no coinciden con los propios del grado de estilo social al que pertenece su especie, debido a que sus parámetros sociales también difieren de los de su grado de estilo social debido al fenómeno de epigénesis social.
- La distribución espacial de ambos grupos está influenciada por las relaciones de *grooming* existentes entre los individuos del grupo, y no por el rango ni por la centralidad dentro de la red de *grooming* que posean los individuos. Esto es debido a que ambos grupos poseen una baja intensidad de agresión y un gradiente de jerarquía leve.
- La distribución espacial de los individuos de ambos grupos se ve afectada por las interacciones sociales de los individuos. Los individuos del grupo de *M. fascicularis* presentan mayores distancias a sus vecinos más próximos que los individuos del grupo de *M. tonkeana*, debido a que en el grupo de *M. fascicularis* los conflictos entre los individuos son asimétricos.
- La distribución espacial de los individuos de ambos grupos se ve afectada por el tamaño (número de individuos) del grupo. El grupo de *M. tonkeana* presenta mayor volumen y un fenómeno de fisión en subgrupos debido al alto número de individuos que posee, mientras que en el grupo de *M. fascicularis* no sucede este fenómeno porque es un grupo con un bajo número de individuos.

- Los machos adultos presentan posiciones periféricas y mayores distancias a sus vecinos cuando en el grupo el número de machos adultos es numeroso. Como el grupo de *M. tonkeana* presenta un mayor número de machos adultos, estos ocupan posiciones periféricas y presentan mayores distancias. Respecto a este último patrón, el rango de los individuos influye en la distribución espacial de los machos adultos cuando una hembra está en estro, debido a que el acceso a las hembras es dependiente del rango. En el grupo de *M. fascicularis* no se observa este patrón, debido al bajo número de machos adultos que posee el grupo.
- La distribución espacial de los individuos de ambos grupos durante los meses de estudio no se vio afectada por las variaciones estacionales en los factores ecológicos externos. Ninguno de nuestros grupos de estudio presentó fluctuaciones estacionales durante los meses de estudio en el volumen que ocuparon, debido a que se encuentran en semilibertad y por tanto no están sometidos a presiones ecológicas estacionales.

En conclusión, la distribución espacial de nuestros grupos de estudio está influenciada por las mismas variables (relaciones e interacciones sociales y número de individuos), y presentan los mismos patrones espaciales cuando los valores de esas variables coinciden entre ellos, pero cuando esas variables difieren entre grupos los patrones de distribución espacial también lo hacen. Podemos decir que nuestros grupos de estudio presentan diferentes patrones de distribución espacial, pero no debido a que sus especies pertenezcan a diferentes grados de estilo social, si no debido a las características sociales locales que presentan los grupos y al tamaño de los mismos. Nuestros resultados nos indican que con los datos espaciales de grupos de macacos en semi-libertad podemos obtener las características sociales de dichos grupos. Por ejemplo, que la distribución espacial esté influenciada por las relaciones de *grooming* existentes entre los individuos nos indica que ese grupo presenta una baja intensidad de agresión y un leve gradiente de jerarquía, o que la distancia a los vecinos más próximos sea elevada nos indica que en ese grupo los conflictos son asimétricos.

Sin embargo, son necesarios más estudios para apoyar nuestros resultados. Es necesario ampliar esta línea de investigación con especies de macacos pertenecientes a otros grados de estilo social (grados 1 y 3), con grupos de macacos en otras condiciones ambientales y con grupos de macacos sometidos a diferentes gestiones demográficas para conocer como actúan las variables sociales sobre su distribución espacial en estos casos. Si estos futuros estudios

concuerdan con la presente investigación, se podría confirmar que los datos espaciales de grupos de macacos en semi-libertad nos proporcionan información sobre sus características sociales. En este caso, se podría proponer el estudio de la distribución espacial de grupos pertenecientes al género *Macaca* como una herramienta para determinar las características sociales locales de dichos grupos.

11.) Referencias.

- Ahl, V., & Allen, T. F. H. (1996). *Hierarchy theory: a vision, vocabulary and epistemology*. New York: University of Columbia Press.
- Altmann, S. A., & Altmann, J. (1970). *Baboon Ecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3-4), 227-266.
- Altmann, S. A. (1974). Baboons, space, time and energy. *American Zoology*, 14, 221-248.
- Anderson, B., Erwin, N., Flynn, D., Lewis, L., & Erwin, J. (1977). Effects of short-term crowding on aggression in captive groups of pigtail monkeys (*Macaca nemestrina*). *Aggressive Behavior*, 3(1), 33-46.
- Angst, W. (1975). Basic data and concepts on the social organization of *Macaca fascicularis*. *Primate Behavior: Developments in Field and Laboratory Research*, 4, 325-388.
- Aujard, F., Heistermann, M., Thierry, B., & Hodges, J.K. (1998). Functional significance of behavioral, morphological, and endocrine correlates across the ovarian cycle in semifree ranging female Tonkean macaques. *American Journal of Primatology*, 46, 285-309.
- Aureli, F., Van Schaik, C. P., & Van Hooff, J. A. (1989). Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 19(1), 39-51.
- Aureli, F., Veenema, H. C., van Eck, C. J. V. P., & Van Hooff, J. A. (1993). Reconciliation, consolation, and redirection in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behaviour*, 124, 1-21.
- Aureli, F., Preston, S. D., & de Waal, F. B. M. (1999). Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): A pilot study. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 59-65.

- Balasubramaniam, K. N., Beisner, B. A., Berman, C. M., De Marco, A., Duboscq, J., Koirala, S., & Ogawa, H. (2018). The influence of phylogeny, social style, and sociodemographic factors on macaque social network structure. *American journal of primatology*, *80*(1), e22727.
- Bang, A., Deshpande, S., Sumana, A., & Gadagkar, R. (2010). Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. *Animal Behaviour*, *79*(3), 631-636.
- Barash, D. P. (1979). *The whisperings within*. New York: Harper & Row.
- Barrett, L., Henzi, S. P., Weingrill, T., Lycett, J. E., & Hill, R. A. (1999). Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *266*(1420), 665-670.
- Barton, R. A. (1993). Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, *46*, 791-802.
- Beisner, B. A., & Isbell, L. A. (2009). Factors influencing hair loss among female captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Applied Animal Behaviour Science*, *119*(1-2), 91-100.
- Bercovitch, F.B., & Harvey, N.C. (2004). Reproductive life history. En Thierry, B., Singh, M., & Kaumanns, W. (Eds.), *Macaque Societies. A Model for the Study of Social Organization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- de Berg, M., Cheong, O., van Kreveld, M., & Overmars, M. (2008). *Computational Geometry Algorithms and Applications*. Berlín: Springer.
- Bernstein, I. S. (1975). Activity patterns in a gelada monkey group. *Folia Primatologica*, *23*(1-2), 50-71.
- Boccia, M. L., Reite, M., & Laudenslager, M. (1989). On the physiology of grooming in a pigtail macaque. *Physiology & Behavior*, *45*(3), 667-670.

- Brent, L. J., Lehmann, J., & Ramos-Fernández, G. (2011). Social network analysis in the study of nonhuman primates: A historical perspective. *American Journal of Primatology*, 73(8), 720-730.
- Brotherton, P. N., Pemberton, J. M., Komers, P. E., & Malarky, G. (1997). Genetic and behavioural evidence of monogamy in a mammal, Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1382), 675-681.
- Buckland, S. T., Plumptre, A. J., Thomas, L., & Rexstad, E. A. (2010). Line transect sampling of primates: can animal-to-observer distance methods work? *International Journal of Primatology*, 31(3), 485-499.
- Butovskaya, M. (1993). Kinship and different dominance styles in groups of three species of the genus *Macaca* (*M. arctoides*, *M. mulatta*, *M. fascicularis*). *Folia Primatologica*, 60(4), 210-224.
- Bynum, E.L., Bynum, D.Z., Froehlich, J.W., & Supriatna, J. (1997). Revised geographic ranges and hybridization in *Macaca tonkeana* and *Macaca hecki*. *Tropical Biodiversity*, 4, 275-283.
- Byrne, R., & Whitten, A. (1988). *Machiavellian Intelligence*. Oxford: Clarendon.
- Caro, T. (2005). *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Chapman, C. A., Struhsaker, T. T., Skorupa, J. P., Snaith, T. V., & Rothman, J. M. (2010). Understanding long-term primate community dynamics: implications of forest change. *Ecological Applications*, 20(1), 179-191.
- Christman, M.C., & Lewis, D. (2005). Spatial distribution of dominant animals within a group: comparison of four statistical tests of location. *Animal Behaviour*, 70, 73-82.
- Ciani, F., Dall'Olio, S., Stanyon, R., & Palagi, E. (2012). Social tolerance and adult play in macaque societies: a comparison with different human cultures. *Animal Behaviour*, 84(6), 1313-1322.

- Clark, P. J., & Evans, F. C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35(4), 445-453.
- Clark, F. E. (2011). Space to choose: network analysis of social preferences in a captive chimpanzee community, and implications for management. *American Journal of Primatology*, 73(8), 748-757.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M., & Guinness, F. E. (1979). The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus L.*). *Animal Behaviour*, 27, 211-225.
- Cords, M. (1992). Post-conflict reunions and reconciliation in long-tailed macaques. *Animal Behaviour*, 44(1), 57-61.
- Cords, M., & Aureli, F. (1993). Patterns of reconciliation among juvenile long-tailed macaques. En Pereira, M. E., & Fairbanks, L. A. (Eds.), *Juvenile Primates: Life History, Development and Behavior, with a New Foreword*. Chicago: University of Chicago Press.
- Corradino, C. (1990). Proximity structure in a captive colony of Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*): An application of multidimensional scaling. *Primates*, 31(3), 351-362.
- Costa, J. T., & Fitzgerald, T. D. (1996). Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(7), 285-289.
- Couzin, I. D., Krause, J., James, R., Ruxton, G. D., & Franks, N. R. (2002). Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 218(1), 1-11.
- Couzin, I. D., & Krause, J. (2003). Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32, 1-75.
- Crook, J. H., & Gartlan, J. S. (1966). Evolution of primate societies. *Nature*, 210(5042), 1200.

- David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, *74*, 432–436.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Nueva York: Oxford University Press.
- De Jong, G., De Ruiter, J. R., & Haring, R. (1994). Genetic structure of a population with social structure and migration. En Loeschke, V., Tomiuk, J. & Jain, S. K. (Eds.), *Conservation genetics*. Basel: Birkhäuser.
- Delson, E. (1980). Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. En Lindburg, D. G. (Ed.), *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior, and Evolution*. New York: Van Nostrand Reinhold Co.
- De Vos, A., & O'Rian, M. J. (2010). Sharks shape the geometry of a selfish seal herd: experimental evidence from seal decoys. *Biology Letters*, *6*, 48-50.
- De Waal, F., Van Hooff, J., & Netto, W.J. (1976): An ethological analysis of agonistic interactions in a captive group of Java monkeys (*Macaca fascicularis*). *Primates*, *17*, 257-290.
- De Waal, F., & van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *5*(1), 55-66.
- De Waal, F. (1986). The integration of dominance and social bonding in primates. *The Quarterly review of biology*, *61*(4), 459-479.
- De Waal, F. (1989). Dominance "style" and primate social organization. En Sanden, V. F. (Ed.), *Comparative Socioecology*. Oxford: Blackwell Scientific.
- De Waal, F., & Luttrell, L. M. (1989). Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and stumptail monkeys. *American Journal of Primatology*, *19*(2), 83-109.
- De Waal, F. (1991). Rank distance as a central feature of rhesus monkey social organization: A sociometric analysis. *Animal Behaviour*, *41*, 383–395.

- De Waal, F., & Johanowick, D. L. (1993). Modification of reconciliation behavior through social experience: an experiment with two macaques societies. *Child Development, 64*, 877-908.
- De Waal, F. (1996). Macaque social culture: Development and perpetuation of affiliative networks. *Journal of Comparative Psychology, 110*, 147-154.
- De Waal, F. (2000). Primates--a natural heritage of conflict resolution. *Science, 289*(5479), 586-590.
- Dittus, W. (1977). The social regulation of population density and age-sex distribution in the toque monkey. *Behaviour, 63*, 281-322.
- Dolado, R. (2011). *Agresió, grooming i kinship: un model integral de jerarquia en Cercopithecinae basat en la conducta adaptativa*. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona.
- Dolado, R., & Beltran, F. S. (2011). Dominance hierarchy and spatial distribution in captive red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus torquatus*): testing Hemelrijk's agent-based model. *Interaction Studies, 12*(3), 461-473.
- Dolado, R.; Beltran, F. S., & Quera, V. (2014). Modeling the emergence of social structure from a phylogenetic point of view. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation, 17*, 1-8.
- Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour, 125*(3-4), 283-313.
- Dunbar, R., & Dunbar, P. (1975). Social dynamics of gelada baboons. *Contributions to Primatology, 6*, 1.
- Dunbar, R. (1984). Infant-use by male gelada in agonistic contexts: agonistic buffering, progeny protection or soliciting support? *Primates, 25*(1), 28-35.
- Dunbar, R. (1988). *Primate Social Systems*. New York: Comstock.

- Ehardt-Seward, C., & Bramblett, C. A. (1980). The structure of social space among a captive group of vervet monkeys. *Folia primatologica*, 34(3-4), 214-238.
- Elo, A. (1978). *The Rating of Chess Players, Past and Present*. New York: Arco.
- Engelhardt, A., Pfeifer, J. B., Heistermann, M., Niemitz, C., van Hooff, J. A., & Hodges, J. K. (2004). Assessment of female reproductive status by male longtailed macaques, *Macaca fascicularis*, under natural conditions. *Animal Behaviour*, 67(5), 915-924.
- Engh, A. L., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Whitten, P. L., Hoffmeier, R. R., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2005). Behavioural and hormonal responses to predation in female chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1587), 707-712.
- Eppinger, M., & Hofmann, H. (2008). *Árboles y arbustos*. León: Everest S. A.
- Erwin, J., Anderson, B., Erwin, N., Lewis, L., & Flynn, D. (1976). Aggression in captive pigtail monkey groups: Effects of provision of cover. *Perceptual and Motor skills*, 42(1), 319-324.
- Erwin, J. (1977). Factors influencing aggressive behavior and risk of trauma in the pigtail macaque (*Macaca nemestrina*). *Laboratory animal science*, 27(4), 541- 547.
- Evans, B., Morales, J., Supriatna, J., & Melnick, D. (1999). Origin of the Sulawesi macaques (Cercopithecidae: *Macaca*) as suggested by mitochondrial DNA phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66, 539–560.
- Fa, J. E. (1989). The genus *Macaca*: A review of taxonomy and evolution. *Mammal Review*, 19, 45- 81.
- Farine, D. R., Strandburg-Peshkin, A., Couzin, I. D., Berger-Wolf, T. Y., & Crofoot, M. C. (2017). Individual variation in local interaction rules can explain emergent patterns of spatial organization in wild baboons. *Proceedings of the Royal Society B*, 284(1853), 20162243.

- Fietz, J., Zischler, H., Schwiegk, C., Tomiuk, J., Dausmann, K. H., & 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.
- Fitzgibbon, C. D. (1990). Mixed-species grouping in Thomson's and Grant's gazelles: the antipredator benefits. *Animal Behaviour*, *39*(6), 1116-1126.
- Flack, J. C. & de Waal, F. B. M. (2004). Dominance style, social power, and conflict management: a conceptual framework. En Thierry, B.; Singh, M., & Kaumanns, W. (Eds.), *Macaque societies: a model for the study of social organization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fooden, J. (1969). Taxonomy and evolution of the monkeys of Celebes (Primates: Cercopithecidae). *Bibliography of Primatology*, *10*, 1-148.
- Fooden, J. (1976). Provisional classification and key to living species of macaques (Primates: *Macaca*). *Folia Primatologica*, *25*(2-3), 225-236.
- Fooden, J. (1982). Ecogeographic segregation of macaque species. *Primates*, *23*(4), 574-579.
- Fooden, J. (2006). Comparative review of fascicularis-group species of macaques (Primates: *Macaca*). *Fieldiana Zoology*, 1-43.
- Freeman, L. (2004). The development of social network analysis. *A Study in the Sociology of Science*, *1*.
- Gammell, M. P., Vries, H. D., Jennings, D. J., Carlin, C. M., & Hayden, T. J. (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock *et al.*'s index. *Animal Behaviour*, *66*(3), 601-605.
- Ganskopp, D. C., & Johnson, D. D. (2007). GPS error in studies addressing animal movements and activities. *Rangeland Ecology & Management*, *60*(4), 350-358.
- Goodall, J. (1968). The behavior of free-living chimpanzees at the Gombe Stream. *Animal Behaviour Monographs*, *1*, 163-311.

- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*. Londres: Cambridge Mass.
- Goodman, S.M., O'Connor, S., & Langrand, O. (1993) A review of predation on lemurs: implications for the evolution of social behavior in small, nocturnal primates. En Kappeler P.M., & Ganzhorn J.U. (Eds.), *Lemur social systems and their ecological basis*. New York: Plenum Press.
- Google (2019). Mapa del bosque en el *Chemin du Fort Foch*, Estrasburgo. *Google maps* (<https://www.google.com/maps/place/Rue+du+Fort+Foch,+67207+Niederhausbergen,+Francia/@48.6259597,7.6897551,830m/data=!3m1!1e3!4m5!3m4!1s0x4796b820178b549d:0x872418253b00271c!8m2!3d48.624082!4d7.695356>).
- Gouzoules, H. (1975). Maternal rank and early social interactions of infant stump-tail macaques, *Macaca arctoides*. *Primates*, 16(4), 405-418.
- Groves, C.P. (2001) *Primate taxonomy*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Grueter, C. C., & van Schaik, C. P. (2010). Evolutionary determinants of modular societies in colobines. *Behavioral Ecology*, 21, 63–71.
- Grueter, C. C., Chapais, B., & Zinner, D. (2012). Evolution of multilevel social systems in nonhuman primates and humans. *International Journal of Primatology*, 33(5), 1002-1037.
- Gumert, M. D. (2011). The common monkey of Southeast Asia: Long-tailed macaque populations, ethnoploresy, and their occurrence in human environments. *Monkeys on the Edge: Ecology and Management of Long-tailed Macaques and their Interface with Humans*, 3-44.
- Gumert, M. D. (2015). *Reciprocity in a wild group of long-tailed macaques (Macaca fascicularis) at Tanjung Puting National Park, Kalimantan Tengah, Indonesia: an analysis of social currency exchange*. Tesis doctoral, Bucknell University.
- Gust, D. A., Gordon, T. P., Hambright, M. K., & Wilson, M. E. (1993). Relationship between social factors and pituitary-adrenocortical activity in female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Hormones and Behavior*, 27(3), 318-331.

- Hadidian, J., & Bernstein, I. S. (1979). Female reproductive cycles and birth data from an Old World monkey colony. *Primates*, 20(3), 429-442.
- Hailman, J. P. (1982). Ontogeny: toward a general theoretical framework for ethology. En Bateson P.P.G., Klopfer P.H. (Eds.), *Ontogeny*. Boston: Springer.
- Hamilton, W D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295-311.
- Hamilton, W. J., Buskirk, R. E., & Buskirk, W. H. (1976). Defense of space and resources by chacma (*Papio ursinus*) baboon troops in an African desert and swamp. *Ecology*, 57(6), 1264-1272.
- Hand, J. L. (1986). Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *The Quarterly Review of Biology*, 61(2), 201-220.
- Hausfater, G., Altmann, J., & Altmann, S. (1982). Long-term consistency of dominance relations among female baboons (*Papio cynocephalus*). *Science*, 217(4561), 752-755.
- Heesen, M., Rogahn, S., Macdonald, S., Ostner, J., & Schülke, O. (2014). Predictors of food-related aggression in wild Assamese macaques and the role of conflict avoidance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(11), 1829-1841.
- Hemelrijk, C. K. (1990). A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at group level. *Journal of Theoretical Biology*, 143(3), 405-420.
- Hemelrijk, C. K. (1998). Risk sensitive and ambiguity reducing dominance interactions in a virtual laboratory. En Pfeifer, R.; Blumberg, B.; Meyer J. A., & Wilson; S. W. (Eds.), *From Animals to Animals*. Cambridge: MIT Press.
- Hemelrijk, C. K. (2000). Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour*, 59, 1035-1048.

- Hemelrijk, C. K., & Puga-González, I. (2012). An individual-oriented model on the emergence of support in fights, its reciprocation and Exchange. *PLoSOne*, 7, 1- 15.
- Henzi, S. P., Lycett, J. E., & Weingrill, T. (1997). Cohort size and the allocation of social effort by female mountain baboons. *Animal Behaviour*, 54(5), 1235-1243.
- Hinde, R. A. (1970). *Animal behaviour: A synthesis of ethology and comparative psychology*. New York: McGraw-Hill.
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 1-17.
- Hinde, R. T., & Proctor, L. P. (1977). Changes in the relationships of captive rhesus monkeys on giving birth. *Behaviour*, 61(3-4), 304-321.
- Higley, J. D., & Linnoila, M. (1997). Low central nervous system serotonergic activity is traitlike and correlates with impulsive behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 836(1), 39-56.
- Hirsch, B. T. (2007). Costs and benefits of within-group spatial position: a feeding competition model. *The Quarterly review of biology*, 82(1), 9-27.
- James, R., Bennett, P. G., & Krause, J. (2004). Geometry for mutualistic and selfish herds: the limited domain of danger. *Journal of Theoretical Biology*, 228(1), 107-113.
- Janson, C. H., & Van Schaik, C. P. (1988). Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour*, 105(1/2), 165-186.
- Janson, C. H. (1990). Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40(5), 910-921.
- Judge, P. G., & de Waal, F. B. (1997). Rhesus monkey behaviour under diverse population densities: coping with long-term crowding. *Animal Behaviour*, 54(3), 643-662.
- Kaplan, H. (1997). The evolution of the human life course. En Wachter, K. W., & Finch, C. E. (Eds.), *Between Zeus and the Salmon: The Biodemography of Longevity*. Washington: National Academy Press.

- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4), 707-740.
- Kawamoto, Y. (1996). Population genetic study of Sulawesi macaques. *Variations in the Asian macaques*, 37-65.
- Kerth, G., Elbert, C., & Schmidtke, C. (2006). Group decision-making in fission–fusion societies, evidence from two-field experiments in Bechstein’s bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2785-2790.
- Ketterson, E. D., & Nolan Jr, V. (1992). Hormones and life histories: an integrative approach. *The American Naturalist*, 140, S33-S62.
- Krause, J. (1993). The effect of Schreckstoff on the shoaling behavior of the minnow— a test of Hamilton’s selfish herd theory. *Animal Behavior*, 45, 1019–1024.
- Krause, J. (1994). Differential fitness returns in relation to spatial position in groups. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 69, 187–206.
- Krause, J., & Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford: University Press.
- Kulik, L., Amici, F., Langos, D., & Widdig, A. (2015). Sex differences in the development of social relationships in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *International journal of primatology*, 36(2), 353-376.
- Kummer, H. (1975). Rules of dyad and group formation among captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*). *Symposium Congress International Primatological Society*, 5, 129–159.
- Kurland, J. A. (1977). *Kin selection in the Japanese monkey*. Kurland: Karger Publishers.
- Landau, H. G. (1951). On dominance relations and the structure of animal societies: II. Some effects of possible social factors. *The Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13(4), 245-262.

- Landis, J. R., & Koch, G. G. (1977). An application of hierarchical kappa-type statistics in the assessment of majority agreement among multiple observers. *Biometrics*, 363-374.
- Lee, P. C., & Priston, N. E. (2005). Human attitudes to primates: perceptions of pests, conflict and consequences for primate conservation. *Commensalism and Conflict: The Human-Primate Interface*, 4, 1-23.
- Lehmann, J., Majolo, B., & McFarland, R. (2016). The effects of social network position on the survival of wild Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Behavioral Ecology*, 27(1), 20-28.
- Lindburg, D. G. (1973). Grooming behavior as a regulator of social interactions. *Reconciliation among Primates*, 143.
- Lorenz, K. (1963). *On aggression*. London: Methuen.
- Lott, D. F. (1984). Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour*, 88, 266-325.
- Lucas, P. W., & Corlett, R. T. (1998). Seed dispersal by long-tailed macaques. *American Journal of Primatology*, 45, 29-44.
- MacDonald, G. J. (1971). Reproductive patterns of three species of macaques. *Fertility and Sterility*, 22, 373-377.
- Maestripietri, D. (1996). Gestural communication and its cognitive implications in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *Behaviour*, 133(13-14), 997-1022.
- Manson, J. H., Navarrete, C. D., Silk, J. B., & Perry, S. (2004). Time-matched grooming in female primates? New analyses from two species. *Animal Behaviour*, 67(3), 493-500.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27(2 Part 1), 209-220.
- Mardia, M.K. (1972). *Statistics of directional data*. London: Academic Press.

- Matsumura, S. (1991). Relaxed dominance relations among female moor macaques (*Macaca maurus*) in their natural habitat, South Sulawesi, Indonesia. *Folia Primatologica*, 69(6), 346-356.
- Matsumura, S. (1996). Postconflict affiliative contacts between former opponents among wild moor macaques (*Macaca maurus*). *American Journal of Primatology*, 38(3), 211-219.
- McKenna, J. (1978). Biosocial function of grooming behavior among the common langur monkey (*Presbytis entellus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 48, 503-510.
- Mehlman, P. T., Higley, J. D., Faucher, I., & Lilly, A. A. (1995). Correlation of CSF 5- HIAA concentration with sociality and the timing of emigration in free-ranging primates. *The American Journal of Psychiatry*, 152(6), 907.
- Meteoblue (2019). Variables meteorológicas en Niederhausbergen, Grand Est, Estrasburgo. *Meteoblue*(https://www.meteoblue.com/fr/meteo/aviation/air/niederhausbergen_france_2990416).
- Micheletta, J., Waller, B. M., Panggur, M. R., Neumann, C., Duboscq, J., Agil, M., & Engelhardt, A. (2012). Social bonds affect anti-predator behaviour in a tolerant species of macaque, *Macaca nigra*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1744), 4042-4050.
- Mihok, S. (1979). Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology*, 57(8), 1520-1535.
- Milinski, M. (1977). Do all Members of a Swarm Suffer the same Predation? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 45(4), 373-388.
- Minderman, J., Lind, J., & Cresswell, W. (2006). Behaviourally mediated indirect effects: interference competition increases predation mortality in foraging redshanks. *Journal of Animal Ecology*, 75(3), 713-723.
- Missakian, E. A. (1972). Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Primates*, 13(2), 169-180.

- Morales, J. C., & Melnick, D. J. (1998). Phylogenetic relationships of the macaques (Cercopithecidae: *Macaca*), as revealed by high resolution restriction site mapping of mitochondrial ribosomal genes. *Journal of Human Evolution*, 34(1), 1-23.
- Morrell, L. J., & James, R. (2008). Mechanisms for aggregation in animals: rule success depends on ecological variables. *Behavioral Ecology*, 19(1), 193-201.
- Morton, T. L., Haefner, J. W., Nugala, V., Decino, R. D., & Mendes, L. (1994). The selfish herd revisited: do simple movement rules reduce relative predation risk? *Journal of Theoretical Biology*, 167(1), 73-79.
- Murton, R. K., Isaacson, A. J., & Westwood, N. J. (1971). The significance of gregarious feeding behaviour and adrenal stress in a population of Wood-pigeons *Columba palumbus*. *Journal of Zoology*, 165(1), 53-84.
- Neill, S., & Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, 172(4), 549-569.
- Neumann, C., Duboscq, J., Dubuc, C., Ginting, A., Irwan, A. M., Agil, M., & Engelhardt, A. (2011). Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. *Animal Behaviour*, 82(4), 911-921.
- Nomura, T., Ohsawa, N., Tajima, Y., Tanaka, T., Kotera, S., Ando, A., & Nigi, H. (1972). Reproduction of Japanese monkeys. *European Journal of Endocrinology*, 71, 473-482.
- Nowak, R.M. (1999). *Walker's Mammals of the World*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Odling-Smee, F. J. (1988). Niche-constructing phenotypes. En Plotkin, H. C. (Ed.), *The role of behavior in evolution*. Cambridge: MIT Press.
- Oki, J., & Maeda, Y. (1973). Grooming as a Regulator of Behavior in Japanese Macaques. *Behavioral regulators of behavior in primates*, 149.

- Pappano, D. J., Snyder-Mackler, N., Bergman, T. J., & Beehner, J. C. (2012). Social ‘predators’ within a multilevel primate society. *Animal behaviour*, *84*(3), 653- 658.
- Parrish, J. K. (1989). Re-examining the selfish herd: are central fish safer? *Animal Behaviour*, *38*, 1048–1053.
- Parsons, T. (1963). On the concept of influence. *Public Opinion Quarterly*, *27*(1), 37-62.
- Patte, H. H. (1973). The physical basis and origins of hierarchical control. En Patte, H. H. (Ed.), *Hierarchy theory: The challenge of complex systems*. New York: George Braziller.
- Petit, O., & Thierry, B. (1992). Affiliative function of the silent bared-teeth display in moor macaques (*Macaca maurus*): further evidence for the particular status of Sulawesi macaques. *International Journal of Primatology*, *13*(1), 97.
- Petit, O., Desportes, C., & Thierry, B. (1992). Differential probability of “coproduction” in two species of macaque (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). *Ethology*, *90*(2), 107-120.
- Petit, O., Abegg, C., & Thierry, B. (1997). A comparative study of aggression and conciliation in three cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *Macaca nigra*, *Papio papio*). *Behaviour*, *134*(5), 415-432.
- Pombo, A., Waltert, M., Mansjoer, S. S., Mardiatuti, A., & Muhlenberg, M. (2005). Home range, diet and behaviour of the Tonkean macaque (*Macaca tonkeana*) in Lore Lindu National Park, Sulawesi. En Gerold, G., Fremerey, M., & Guhardja, E. (Eds.), *Land Use, Nature Conservation and the Stability of Rainforest Margins in Southeast Asia*. Berlin: Springer.
- Preuschoft, S. (1995). “Laughter” and “smiling” in macaques. Tesis doctoral, Rijksuniversiteit Utrecht.
- Preuschoft, S. (1999). Are primates behaviorists: Formal dominance, cognition, and free-floating rationales. *Journal of Comparative Psychology*, *113*(1), 91-95.
- Preuschoft, S., & van Schaik, C. P. (2000). Dominance and communication. *Conflict Management in Various Social Settings*, 77-105.

- Price, T., & Langen, T. (1992). Evolution of correlated characters. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(9), 307-310.
- Priston, N. (2005). *Crop raiding by Macaca ochreata brunnescens in Sulawesi: reality, perceptions and outcomes for conservation*. Tesis doctoral, Cambridge University.
- Puga-González, I., Hildenbrandt, H., & Hemelrijk, C. K. (2009). Emergent patterns of social affiliation in primates, a model. *PLoS Computational Biology*, 5, 1-17.
- Purvis, A. (1995). A composite estimate of primate phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 348(1326), 405-421.
- Quinn, J. L., & Cresswell, W. (2006). Testing domains of danger in the selfish herd: sparrowhawks target widely spaced redshanks in flocks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1600), 2521-2526.
- Ramos-Fernandez, G., Boyer, D., & Gomez, V. P. (2006). A complex social structure with fission–fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 60, 536-549.
- Rasoloarison, R. M., Rasolonandrasana, B. P. N., Ganzhorn, J. U., & Goodman, S. M. (1995). Predation on vertebrates in the Kirindy Forest, western Madagascar. *Ecotropica*, 1, 59-65.
- Richard, A., Goldstein, S. J., & Dewar, R. E. (1989). Weed macaques: The evolutionary implications of macaque feeding ecology. *International Journal of Primatology*, 09, 458-483.
- Riley, E. P. (2008). Ranging patterns and habitat use of Sulawesi Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) in a human-modified habitat. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 70(7), 670-679.
- Robinson, J. G. (1981). Spatial structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys *Cebus nigrivittatus*. *Animal Behaviour*, 29(4), 1036-1056.

- Romey, W. L. (1996). Individual differences make a difference in the trajectories of simulated schools of fish. *Ecological Modelling*, 92(1), 65-77.
- Romey, W. L. (1997). Inside or outside? Testing evolutionary predictions of positional effects. En Parrish, J. K., & Hamner, W. M. (Eds.), *Animals Groups in Three Dimensions*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roney, J. R., & Maestripieri, D. (2003). Social development and affiliation. *Primate Psychology*, 171-204.
- Rowell, T. E. (1967). A quantitative comparison of the behaviour of a wild and a caged baboon group. *Animal Behavior*, 15, 499-509.
- Rubenstein, D. I. (1978). On predation, competition, and the advantages of group living. En Bateson, P. (Ed.), *Social behavior*. Boston: Springer.
- Sade, D. S. (1972). Sociometrics of *Macaca mulatta* I. Linkages and cliques in grooming matrices. *Folia Primatologica*, 18(3-4), 196-223.
- Saayman, G. S. (1971). Grooming behaviour in a troop of free-ranging chacma baboons (*Papio ursinus*). *Folia Primatologica*, 16(3-4), 161-178.
- Schino, G., Rosati, L., & Aureli, F. (1998) Intragroup variation in conciliatory tendencies in captive Japanese macaques. *Behaviour*, 135, 897–912.
- Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 62(2), 265-271.
- Schlichting, C. D., & Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*. Sinauer Associates Incorporated.
- Seltmann, A., Majolo, B., Schülke, O., & Ostner, J. (2013). The organization of collective group movements in wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): social structure drives processes of group coordination in macaques. *PLoS One*, 8(6), e67285.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal Theoretical Biology*, 65, 671-698.

- Shultz, S., Opie, C., & Atkinson, Q. D. (2011). Stepwise evolution of stable sociality in primates. *Nature*, 479(7372), 219-222.
- Shutt, K., MacLarnon, A., Heistermann, M., & Semple, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, 3(3), 231-233.
- Sigg, H. (1980). Differentiation of female positions in hamadryas one male units. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 53, 265–302.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241-277.
- Silk, J. B. (1994). Social relationships of male bonnet macaques: male bonding in a matrilineal society. *Behaviour*, 130(3), 271-291.
- Silk, J. B. (1997). The function of peaceful post-conflict contacts among primates. *Primates*, 38, 265–279.
- Singh, S. D. (1966). The effects of human environment on the social behavior of rhesus monkeys. *Primates*, 7(1), 33-39.
- Singh, S. D. (1969). Urban monkeys. *Scientific American*, 221(1), 108-115.
- Singh, M., Singh, M., Sharma, A. K., & Krishna, B. A. (2003). Methodological considerations in measurement of dominance in primates. *Current Science*, 84(5), 709-713.
- Singh, M., & Sinha, A., (2004). Life history traits: ecological adaptations or phylogenetic relics? En Thierry, B., Singh, M., & Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies. A Model for the Study of Social Organization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Singh, M., Jeyaraj, T., Prashanth, U., & Kaumanns, W. (2011). Male–male relationships in lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) and bonnet macaques (*Macaca radiata*). *International Journal of Primatology*, 32(1), 167-176.

- Snyder-Mackler, N., Kohn, J. N., Barreiro, L. B., Johnson, Z. P., Wilson, M. E., & Tung, J. (2016). Social status drives social relationships in groups of unrelated female rhesus macaques. *Animal behaviour*, *111*, 307-317.
- Soltis, J. (2004). Mating systems. En Thierry B., & Kaumanns W. (Eds.), *Macaque societies*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Son, V. D. (2003). Diet of *Macaca fascicularis* in a mangrove forest, Vietnam. *Laboratory Primate Newsletter*, *42*(4), 1-5.
- Son, V. D. (2004). Time budgets of *Macaca fascicularis* in a Mangrove Forest, Vietnam. *Laboratory Primate Newsletter*, *43*(3), 1-4.
- Southwick, C. H. (1967). An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, *28*, 182-209.
- Southwick, C. W. (1969). Aggressive behaviour of rhesus monkeys in natural and captive groups. En Garattini, S., & Sigg, E. B. (Eds.), *Aggressive behavior*. New York: John Wiley.
- Stehman, S. (1996). Estimating the kappa coefficient and its variance under stratified random sampling. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, *62*(4), 401-407.
- Stillman, R.A., Goss-Custard, J.D., Clarke, R.T., & Durell, S.E.A. (1996) Shape of the interference function in a foraging vertebrate. *Journal of Animal Ecology*, *65*, 813 – 824.
- Struhsaker, T. T. (1971). Social behaviour of mother and infant vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Animal Behaviour*, *19*(2), 233-250.
- Sueur, C., & Petit, O. (2008). Organization of group members at departure is driven by social structure in Macaca. *International Journal of Primatology*, *29*(4), 1085- 1098.
- Sueur, C., Petit, O., & Deneubourg, J. L. (2010). Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach. *Journal of Experimental Biology*, *213*(8), 1338-1346.

- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O., & King, A. J. (2011). How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, 73(8), 703-719.
- Sugiura, H., Shimooka, Y., & Tsuji, Y. (2011). Variation in spatial cohesiveness in a group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, 32(6), 1348-1366.
- Supriatna, J., Froehlich, J.W., Erwin, J.M., & Southwick, C.H. (1992). Population habitat and conservation status of *M. maurus*, *M. tonkeana* and their putative hybrids. *Tropical Biodiversity*, 1, 31-48.
- Sussman, R. W., & Tattersall, I. (1986). Distribution, abundance, and putative ecological strategy of *Macaca fascicularis* on the island of Mauritius, southwestern Indian Ocean. *Folia Primatologica*, 46(1), 28-43.
- Sussman, R. W., Shaffer, C. A., & Guidi, L. (2011). *Macaca fascicularis* in Mauritius: implications for macaque-human interactions and for future research on long-tailed macaques. En Gumert, M. D. (Ed.), *Monkeys on the edge: ecology and management of long-tailed macaques and their interface with humans*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Swedell, L., Saunders, J., Schreier, A., Davis, B., Tesfaye, T., & Pines, M. (2011). Female 'dispersal' in hamadryas baboons: Transfer among social units in a multi-level society. *American Journal of Physical Anthropology*, 145, 360-370.
- Teichroeb, J. A., White, M. M., & Chapman, C. A. (2015). Vervet (*Chlorocebus pygerythrus*) intragroup spatial positioning: dominants trade-off predation risk for increased food acquisition. *International Journal of Primatology*, 36(1), 154-176.
- Thierry, B. (1985). Patterns of agonistic interactions in three species of macaque (*Macaca mulatta*, *M. fascicularis*, *M. tonkeana*). *Aggressive Behavior*, 11, 223- 233.
- Thierry, B. (1986). Affiliative interference in mounts in a group of Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *American Journal of Primatology*, 11(1), 89-97.

- Thierry, B., Demaria, C., Preuschoft, S., & Desportes, C. (1989). Structural convergence between silent bared-teeth display and relaxed open-mouth display in the Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *Folia Primatologica*, 52, 178-184.
- Thierry, B., Gauthier, C., & Peignot, P. (1990). Social grooming in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *International Journal of Primatology*, 11, 357-375.
- Thierry, B., Anderson, J. R., Demaria, C., Desportes, C., & Petit, O. (1994). Tonkean macaque behaviour from the perspective of the evolution of Sulawesi macaques. *Current primatology*, 2, 103-117.
- Thierry, B. (1997). Adaptation and self-organization in primate societies. *Diogenes*, 45(180), 39-71.
- Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. En Aureli, F., & de Waal, F. (Eds.), *Natural conflict resolution*. California: University of California Press.
- Thierry, B., Bynum, E. L., Baker, S., Kinnaird, M. F., Matsumura, S., Muroyama, Y., O'Brien, T. G., Petit, O., & Watanabe, K. (2000). The social repertoire of Sulawesi macaques. *Primate Research*, 16, 203-226.
- Thierry, B. (2004). Social epigenesis. En Thierry, B., Singh, M., & Kaumanns, W. (Eds.), *Macaque societies: a model for the study of social organization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Thierry, B., Singh, M., & Kaumanns, W. (2004). *Macaque societies: A model for the study of social organization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Thierry, B. (2007). Unity in diversity: lessons from macaque societies. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 16(6), 224-238.
- Thierry, B., Aureli, F., Nunn, C. L., Petit, O., Abegg, C., & de Waal, F. B. M. (2007). A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour*, 75(3), 847-860.

- Tinbergen, N., Impekoven, M., & Franck, D. (1967). An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behaviour*, *28*, 307-321.
- Van Noordwijk, M.A. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, *40*, 105–130.
- Van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, *40*(1), 105-130.
- Van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (2001). Career moves: transfer and rank challenge decisions by male long-tailed macaques. *Behaviour*, *138*, 359-395.
- Van Schaik, C. P., & Van Hooff, J. (1983). On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour*, *85*, 91-117.
- Van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. En Standen, V., & Foley, R. A. (Eds.), *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Van Schaik, C. P., & Dunbar, R. I. M. (1990). The evolution of monogamy in large primates: a new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour*, *115*(1-2), 30-61.
- Van Schaik, C. P. (1996). Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings-British Academy*, *88*, 9-31.
- Veà, J. J., Pérez Pérez, A., Balldellou, M., & Alea, V. (1999). Cost-benefit analysis of allogrooming behaviour in *Cercocebus torquatus lunulatus*. *Behaviour*, *136*, 243-256.
- Vehrencamp, S. L. (1983). A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour*, *31*(3), 667-682.
- Vine, I. (1971). Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, *30*(2), 405- 422.

- Viscido, S. V., Miller, M., & Wethey, D. S. (2002). The dilemma of the selfish herd: the search for a realistic movement rule. *Journal of Theoretical Biology*, 217(2), 183-194.
- Waddington, C. H. (1957). *The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology*. London: Allen & Unwin.
- Ward, A.J.W., Thomas, P., Hart, P.J.B., & Krause, J. (2004). Correlates of boldness in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology Sociobiology*, 55, 561-568.
- Wasserman, S., & Faust, K. (1994). *Social network analysis: Methods and applications* (Vol. 8). Cambridge: Cambridge University Press.
- Watanabe, K. (1979). Alliance formation in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*, 20(4), 459-474.
- Watanabe, K., & Brotoisworo, E. (1982). Field observation of Sulawesi macaques. *Kyoto University Overseas*, 2, 3-9.
- Weiss, K. (2002). Is the medium the message? Biological traits and their regulation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 11(3), 88-93.
- Wheatley, B.P. (1980). Feeding and ranging of East Bornean *Macaca fascicularis*. En Lindburg, D.G. (Ed.), *The macaques*. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Wheatley B.P., Putra, H.D.K., & Gonder, M.K. (1996) A comparison of wild and food-enhanced long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). En Fa, J.E., & Lindberg, D.G. (Eds.), *Evolution and ecology of macaque societies*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wheatley, B. P. (1999). *The sacred monkeys of Bali*. Long Grove: Waveland Press.
- Whitehead, H. A. L. (1997). Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53(5), 1053-1067.

- Whitehead, H., & Dufault, S. (1999). Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals. *Advances in the Study of Behavior*, 28, 3-74.
- Whitten, A.L., Mustafa, M. & Henderson, G.S. (1987). *The ecology of Sulawesi*. Yogyakarta: Gadjah Mada Univ. Press.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Massachusetts: Belknap Press.
- Wolfheim, J. H. (1983). *Primates of the world: distribution, abundance and conservation*. Londres: Psychology Press.
- Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75(3-4), 262-300.
- Xia, D., Li, J., Garber, P. A., Sun, L., Zhu, Y., & Sun, B. (2012). Grooming reciprocity in female Tibetan macaques *Macaca thibetana*. *American Journal of Primatology*, 74(6), 569-579.
- Xu, F., Xie, L., Li, X., Li, Q., Wang, T., Ji, Y., Kong, F., Zhan, Q., Cheng, K., Fang, L., & Xie, P. (2012). Construction and validation of a systematic ethogram of *Macaca fascicularis* in a free enclosure. *PLoS One*, 7, e37486.
- Yamada, M. (1966). Five natural troops of Japanese monkeys in Shodoshima Island (I). *Primates*, 7(3), 315-362.
- Yeager, C. P. (1996). Feeding ecology of the long-tailed macaque (*Macaca fascicularis*) in Kalimantan Tengah, Indonesia. *International Journal of Primatology*, 17(1), 51-62.
- Zhang, P., Li, B. G., Qi, X. G., MacIntosh, A. J., & Watanabe, K. (2012). A proximity-based social network of a group of Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *International Journal of Primatology*, 33(5), 1081-1095.
- Zhang, P., & Watanabe, K. (2014). Intraspecific variation in dominance style of *Macaca fuscata*. *Primates*, 55(1), 69-79.

Zhang, D., Hu, Q., Hu, Y., Zhang, Y., Zhang, Y., Cui, P., & Yu, H. (2019). Epigenetic and transcriptional signatures of ex situ conserved golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Biological Conservation*, 237, 175-184.

ANEXO I. Etogramas de comportamientos sociales de los grupos de *M. tonkeana* y de *M. fascicularis*.

Tabla 1. Etograma de interacciones sociales de nuestro grupo de estudio de la especie *M. tonkeana*. En la primera columna tenemos el tipo de comportamiento social, en la segunda el nombre del comportamiento y en la tercera la descripción del comportamiento.

Agresivas	Vocalización agonística	Cualquier tipo de vocalización que se emite en un ataque o amenaza, y es realizada por el propio individuo que ataca o amenaza. Puede ser un gruñido, vocalizaciones cortas y repetidas o vocalizaciones largas.
	Mirada fija	Fijación visual en otro individuo. El cuero cabelludo puede estar retraído o no. El actor está tenso. Esta expresión actúa como una amenaza de bajo nivel con objeto de advertencia.
	Boca abierta	La boca está abierta y los dientes son visibles. La boca puede estar totalmente abierta con los dientes superiores e inferiores separados, o puede estar medio abierta con los dientes superiores e inferiores en contacto. Las encías no están visibles. Este <i>display</i> (exhibición) está acompañado por la mirada fija.
	Amenaza	Mirada fija acompañada por un impulso del cuerpo hacia delante. Puede estar acompañada de boca abierta.
	Sacudida de objetos	Violenta sacudida de un objeto ambiental (ramas, troncos, etc.) que produce un sonido audible. El actor cuando lo realiza se mueve hacia el receptor de la acción mientras le hace una mirada fija.
	Abalanzarse	Un individuo salta o corre hacia otro.
	Suplantación	Un individuo se dirige caminando hacia otro mientras le hace una mirada fija, y el receptor de la acción se aparta del sitio donde estaba para dejar pasar al actor o para cederle el sitio.
	Bofetada	Un individuo golpea a otro con la palma de su mano.
	Agarrar	Un individuo presiona o agarra a otro.
	Golpe fallido	Un movimiento violento de la mano hacia otro individuo que falla al hacer contacto.
	Mordisco	Un individuo muerde a otro.
	Empujar	Un individuo se dirige corriendo hacia otro y le empuja con las palmas de las manos.
	Persecución	Un individuo corre detrás de un individuo que está huyendo. Este comportamiento está asociado con agresión.
Respuestas a comportamientos agresivos	Vocalización respuesta	Cualquier tipo de vocalización que se emite como respuesta a un ataque o amenaza, y es realizada por el individuo que recibe el ataque o amenaza. Va acompañado de alguna señal de sumisión.
	<i>Silent bared-teeth</i> sumisión	El labio de arriba o ambos labios son retraídos verticalmente, exponiendo los dientes y a veces las encías.

		El individuo lo realiza mientras recibe una amenaza o después de recibir un ataque.
	<i>Lipsmack</i> sumisión	Los labios están fruncidos y la mandíbula de abajo es movida arriba y abajo rápidamente y rítmicamente. La boca puede estar ligeramente abierta. Los labios suelen producir un sonido audible. El cuero cabelludo está retraído y las orejas aplastadas. El individuo lo realiza mientras recibe una amenaza o después de recibir un ataque. También puede terminar un conflicto o ser usada como una señal tranquilizadora.
	Huída	Un individuo se escapa cuando es amenazado, atacado o perseguido.
	Contraataque	El receptor de la amenaza o ataque responde con otra amenaza o ataque.
	Reconciliación	Interacción afiliativa entre dos oponentes que ocurre justo después de la interacción agonística entre ambos.
Afiliativas	Vocalización afiliativa	Cualquier tipo de vocalización que se emite antes de iniciar una interacción afiliativa o mientras se realiza. Suelen ser sonidos cortos y repetidos.
	<i>Silent bared-teeth</i>	El labio de arriba o ambos labios son retraídos verticalmente, exponiendo los dientes y a veces las encías. Se realiza durante interacciones afiliativas y juego social. Es también usado para iniciar una interacción positiva y está frecuentemente asociado a una aproximación.
	<i>Lipsmack</i>	Los labios están fruncidos y la mandíbula de abajo es movida arriba y abajo rápidamente y rítmicamente. La boca puede estar ligeramente abierta. Los labios suelen producir un sonido audible. El cuero cabelludo está retraído y las orejas aplastadas. Se realiza durante interacciones afiliativas. Es también usado para iniciar una interacción positiva
	Mirada cercana	Un individuo lleva la cara cerca de la de otro para establecer contacto visual. Puede agarrar la cabeza del receptor mientras realiza la mirada cercana. Puede ir acompañado del <i>silent bared-teeth</i> o del <i>lipsmack</i> . Este comportamiento es realizado después de una aproximación.
	Aproximación	Un individuo se acerca hacia otro individuo mientras le mira. Puede ir acompañado del <i>silent bared-teeth</i> o del <i>lipsmack</i> .
	Presentación	Un individuo orienta las nalgas hacia otro próximo, y puede girar la cabeza también hacia el receptor. Este comportamiento puede ser una invitación a una inspección anogenital, apareamiento, juego, <i>grooming</i> o respuesta a otro comportamiento.
	Solicitud de <i>grooming</i>	Un individuo presenta y acerca una parte del cuerpo a otro individuo. Puede rascarse la parte del cuerpo mientras la presenta. Esto frecuentemente induce al <i>grooming</i> al receptor.
	<i>Grooming</i> social	Un individuo limpia la piel y el pelo de otro individuo. El

	pelo se separa usando las manos. Las partículas se recogen usando las manos, la boca, los dientes o la lengua.	
Acercar	Un individuo acerca a otro hacia él con la mano. Este comportamiento puede servir para comenzar contacto, <i>grooming</i> o juego.	
Abrazo	Un individuo pasa una o ambas manos, o uno o ambos brazos alrededor de otro. Puede ir acompañado de <i>silent bared-teeth</i> o <i>lipsmack</i> .	
Tocar	Un individuo contacta con otro ligeramente con la mano en cualquier región del cuerpo.	
Agarrar	Un individuo agarra a otro con una o dos manos. Puede usarse para retener al receptor.	
Inspección anogenital	Un individuo mira o hule la zona anogenital de otro individuo. Este comportamiento lo suelen realizar los machos cuando las hembras están en estro, y realizan el <i>display silent bared-teeth</i> o <i>lipsmack</i> antes del apareamiento.	
Choque cara	Un individuo abraza o agarra a otro por los hombros o la cabeza con ambas manos mientras hace un <i>silent bared-teeth</i> o un <i>lipsmack</i> y va moviendo su cara de un lado al otro del receptor mientras chocan sus mejillas con las del receptor.	
Contacto pasivo	Cualquier parte de un individuo está en contacto con cualquier parte de otro, sin que se esté llevando a cabo ninguna interacción entre ellos.	
Juego	Un individuo juega con otro. Puede ir acompañado de <i>silent bared-teeth</i> y vocalizaciones afiliativas cortas y repetidas (ho-ho-ho).	
Sexo	Un individuo escala ventrodorsalmente sobre otro individuo. Este comportamiento puede ser una copulación o un comportamiento afiliativo.	
Carrera explosiva	En el curso de una interacción afiliativa, un individuo corre varios metros. El individuo suele volver y reanuda la interacción. Esta interacción suele ir acompañada con vocalizaciones afiliativas y <i>silent bared-teeth</i> o <i>lipsmack</i> .	
Seguir	Un individuo camina o corre después del movimiento de otro individuo y hacia dónde se dirige el otro individuo.	
Mamar	Una cría mama de su madre.	
Otros	Evitar	Un individuo cambia su rumbo cuando ve a otro individuo.
	Rechazar	Un individuo aparta a otro individuo con su mano en respuesta al comportamiento de otro.
	Robar	Un individuo le quita a otro individuo algo que sostenga en las manos y se lo queda o se lo lleva. Puede ser un objeto, alimento o una cría.

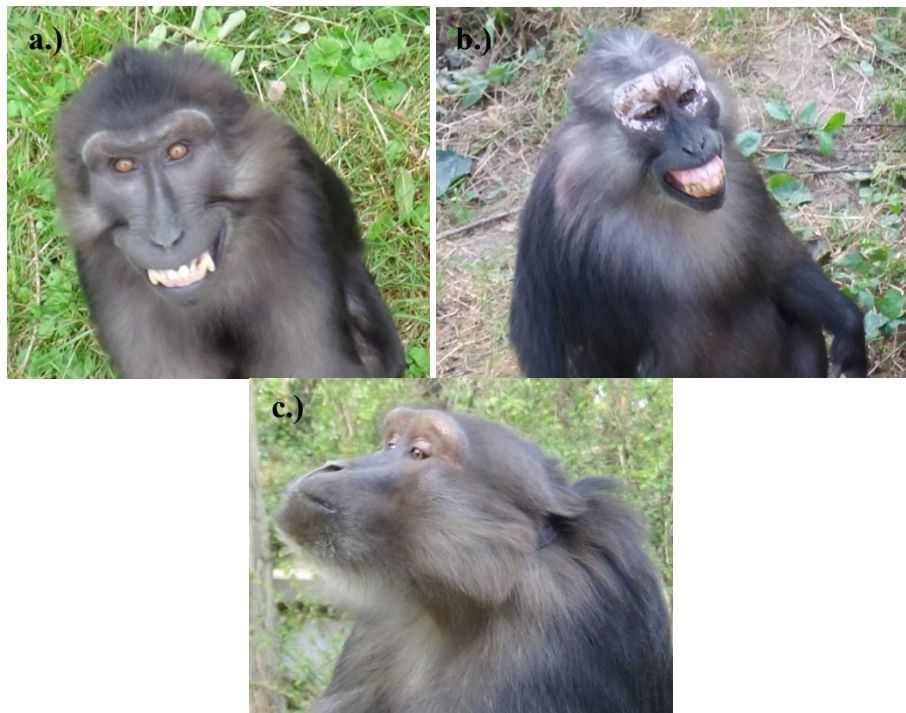


Figura 1. Fotografías de tres tipos diferentes de expresiones faciales: a.) boca abierta con mirada fija en señal de amenaza; b.) *silent bared-teeth* para iniciar una interacción afiliativa; c.) *lipsmack* para iniciar una interacción afiliativa.

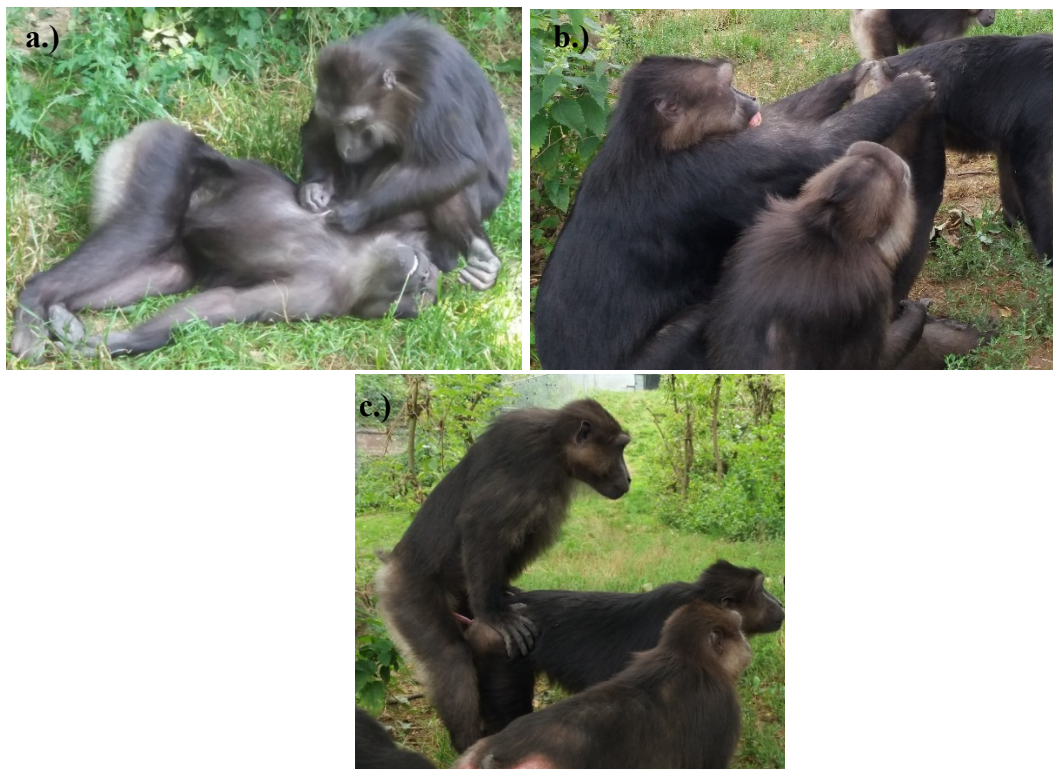


Figura 2. Fotografías de tres tipos diferentes de conductas sociales: a.) *grooming* social; b.) presentación por parte del individuo de la derecha e inspección anogenital y *silent bared-teeth* por parte del individuo de la izquierda; c.) sexo afiliativo.

Tabla 2. Etograma de interacciones sociales de nuestro grupo de estudio de la especie *M. fascicularis*. En la primera columna tenemos el tipo de comportamiento social, en la segunda el nombre del comportamiento y en la tercera la descripción del comportamiento.

Agresivas	Vocalización agonística	Cualquier tipo de vocalización que se emite en un ataque o amenaza, y es realizada por el propio individuo que ataca o amenaza. Puede ser un gruñido, vocalizaciones cortas y repetidas o vocalizaciones largas.
	Mirada fija	Fijación visual en otro individuo. El cuero cabelludo puede estar retraído o no. El actor está tenso. Esta expresión actúa como una amenaza de bajo nivel con objeto de advertencia.
	Boca abierta	La boca está abierta y los dientes son visibles. La boca puede estar totalmente abierta con los dientes superiores e inferiores separados, o puede estar medio abierta con los dientes superiores e inferiores en contacto. Las encías no están visibles. Este <i>display</i> está acompañado por la mirada fija.
	Amenaza	Mirada fija acompañada por un impulso del cuerpo hacia delante. Puede estar acompañada de boca abierta.
	Sacudida de objetos	Violenta sacudida de un objeto ambiental (ramas, troncos, etc.) que produce un sonido audible. El actor cuando lo realiza se mueve hacia el receptor de la acción mientras le hace una mirada fija.
	Abalanzarse	Un individuo salta o corre hacia otro.
	Suplantación	Un individuo se dirige caminando hacia otro mientras le hace una mirada fija, y el receptor de la acción se aparta del sitio donde estaba para dejar pasar al actor o para cederle el sitio.
	Bofetada	Un individuo golpea a otro con la palma de su mano.
	Agarrar	Un individuo presiona o agarra a otro.
	Golpe fallido	Un movimiento violento de la mano hacia otro individuo que falla al hacer contacto.
	Mordisco	Un individuo muerde a otro.
	Empujar	Un individuo se dirige corriendo hacia otro y le empuja con las palmas de las manos.
	Persecución	Un individuo corre detrás de un individuo huyendo. Este comportamiento está asociado con agresión.
Respuestas a comportamientos agresivos	Vocalización respuesta	Cualquier tipo de vocalización que se emite como respuesta a un ataque o amenaza, y es realizada por el individuo que recibe el ataque o amenaza. Va acompañado de alguna señal de sumisión.
	<i>Silent bared-teeth</i> sumisión	El labio de arriba o ambos labios son retraídos verticalmente, exponiendo los dientes y a veces las encías. El individuo lo realiza mientras recibe una amenaza, después de recibir un ataque o cuando un individuo de mayor rango se aproxima.
	<i>Lipsmack</i> sumisión	Los labios están fruncidos y la mandíbula de abajo es

	<p>movida arriba y abajo rápidamente y rítmicamente. La boca está ligeramente abierta y la lengua es sacada y metida repetidas veces en el interior de la boca. Los labios y la lengua producen un sonido audible. El cuero cabelludo está retraído y las orejas aplastadas. El individuo lo realiza mientras recibe una amenaza, después de recibir un ataque o cuando un individuo de mayor rango se aproxima.</p>	
Presentación sumisión	<p>Un individuo orienta las nalgas hacia otro próximo, levantándolas junto con la cola hacia arriba, y puede girar la cabeza también hacia el receptor. El individuo lo realiza mientras recibe una amenaza, después de recibir un ataque o cuando un individuo de mayor rango se aproxima.</p>	
Huída	<p>Un individuo se escapa cuando es amenazado, atacado o perseguido.</p>	
Contraataque	<p>El receptor de la amenaza o ataque responde con otra amenaza o ataque.</p>	
Reconciliación	<p>Interacción afiliativa entre dos oponentes que ocurre justo después de la interacción agonística entre ambos. La acción afiliativa la suele iniciar el individuo de menor rango que ha recibido el ataque, aproximándose al individuo actor de la agresión realizando alguna señal de sumisión como el <i>lipsmack</i> o el <i>silent bared-teeth</i>.</p>	
Afiliativas	Vocalización afiliativa	<p>Cualquier tipo de vocalización que se emite antes de iniciar una interacción afiliativa o mientras se realiza. Suelen ser sonidos cortos y repetidos.</p>
	<i>Silent bared-teeth</i>	<p>El labio de arriba o ambos labios son retraídos verticalmente, exponiendo los dientes y a veces las encías. Se realiza durante interacciones afiliativas y juego social. Es también usado para iniciar una interacción positiva y está frecuentemente asociado a una aproximación.</p>
	<i>Lipsmack</i>	<p>Los labios están fruncidos y la mandíbula de abajo es movida arriba y abajo rápidamente y rítmicamente. La boca está ligeramente abierta y la lengua es sacada y metida repetidas veces en el interior de la boca. Los labios y la lengua producen un sonido audible. El cuero cabelludo está retraído y las orejas aplastadas. Se realiza durante interacciones afiliativas. Es también usado para iniciar una interacción positiva.</p>
	Mirada cercana	<p>Un individuo lleva la cara cerca de la de otro para establecer contacto visual. Puede agarrar la cabeza del receptor mientras realiza la mirada cercana. Puede ir acompañado del <i>silent bared-teeth</i> o del <i>lipsmack</i>. Este comportamiento es realizado después de una aproximación.</p>
	Aproximación	<p>Un individuo se acerca hacia otro individuo mientras le mira. Puede ir acompañado del <i>silent bared-teeth</i> o del <i>lipsmack</i>.</p>
	Presentación	<p>Un individuo orienta las nalgas hacia otro próximo, levantándolas junto con la cola hacia arriba, y puede girar la cabeza también hacia el receptor. Este comportamiento</p>

	puede ser una invitación a una inspección anogenital, apareamiento, <i>grooming</i> o respuesta a otro comportamiento.	
Solicitud de <i>grooming</i>	Un individuo presenta y acerca una parte del cuerpo a otro individuo. Puede rascarse la parte del cuerpo mientras la presenta. Esto frecuentemente induce al <i>grooming</i> al receptor. Esta acción la suelen realizar los individuos de mayor rango hacia individuos de menor rango.	
<i>Grooming</i> social	Un individuo limpia la piel y el pelo de otro individuo. El pelo se separa usando las manos. Las partículas se recogen usando las manos, la boca, los dientes o la lengua.	
Acercar	Un individuo acerca a otro hacia él con la mano. Este comportamiento puede servir para comenzar contacto, <i>grooming</i> o juego. Lo suelen realizar los individuos adultos con las crías.	
Abrazo	Un individuo pasa una o ambas manos, o uno o ambos brazos alrededor de otro. Puede ir acompañado de <i>silent bared-teeth</i> o <i>lipsmack</i> .	
Tocar	Un individuo contacta con otro ligeramente con la mano en cualquier región del cuerpo.	
Agarrar	Un individuo agarra a otro con una o dos manos. Puede usarse para retener al receptor.	
Inspección anogenital	Un individuo mira o huele la zona anogenital de otro individuo. Este comportamiento lo suelen realizar los machos cuando las hembras están en estro, y realizan el <i>display silent bared-teeth</i> o <i>lipsmack</i> antes del apareamiento.	
Contacto pasivo	Cualquier parte de un individuo está en contacto con cualquier parte de otro, sin que se esté llevando a cabo ninguna interacción entre ellos.	
Juego	Un individuo juega con otro. Puede ir acompañado de <i>silent bared-teeth</i> y vocalizaciones afiliativas.	
Sexo	Un individuo escala ventrodorsalmente sobre otro individuo. Este comportamiento se realiza exclusivamente para copular.	
Seguir	Un individuo camina o corre después del movimiento de otro individuo y hacia dónde se dirige el otro individuo.	
Mamar	Una cría mama de su madre.	
Otros	Evitar	Un individuo cambia su rumbo cuando ve a otro individuo.
	Rechazar	Un individuo aparta a otro individuo con su mano en respuesta al comportamiento de otro.
	Robar	Un individuo le quita a otro individuo algo que sostenga en las manos y se lo queda o se lo lleva. Puede ser un objeto, alimento o una cría.



Figura 3. Fotografías de tres tipos diferentes de expresiones faciales: a.) mirada fija en señal de amenaza; b.) *lipsmack* para iniciar una interacción afiliativa; c.) *silent bared-teeth* como señal de sumisión hacia un individuo de mayor rango.

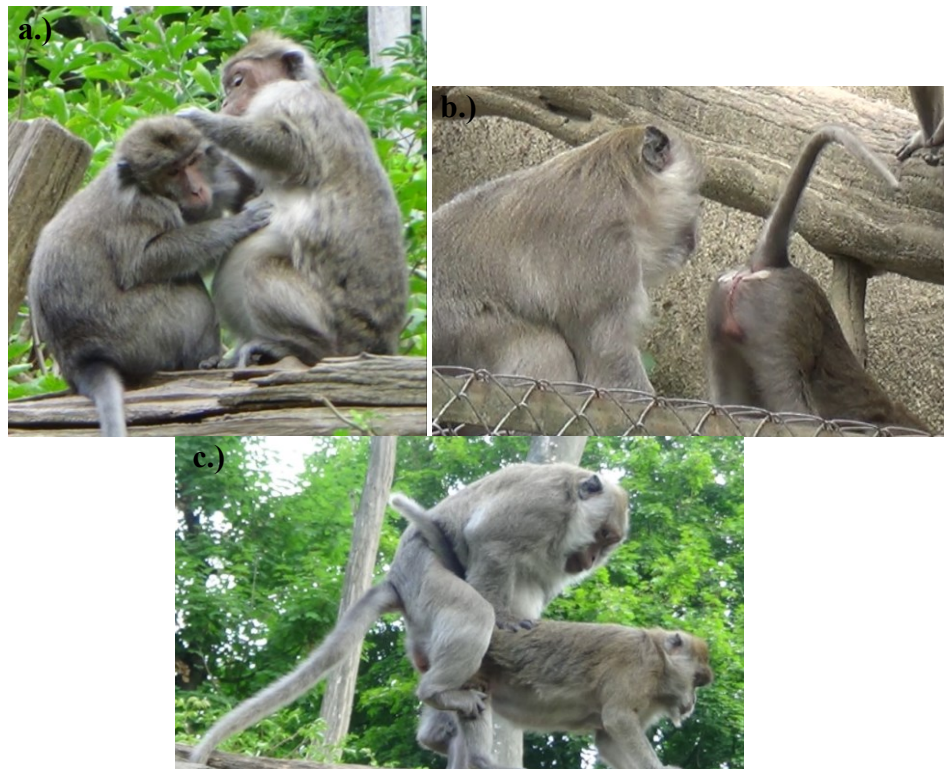


Figura 4. Fotografías de tres tipos diferentes de conductas sociales: a.) *grooming* social; b.) presentación por parte del individuo de la derecha al individuo de la izquierda; c.) sexo.

ANEXO II. Mapas escaneados de las instalaciones de *M. tonkeana* y de *M. fascicularis*.

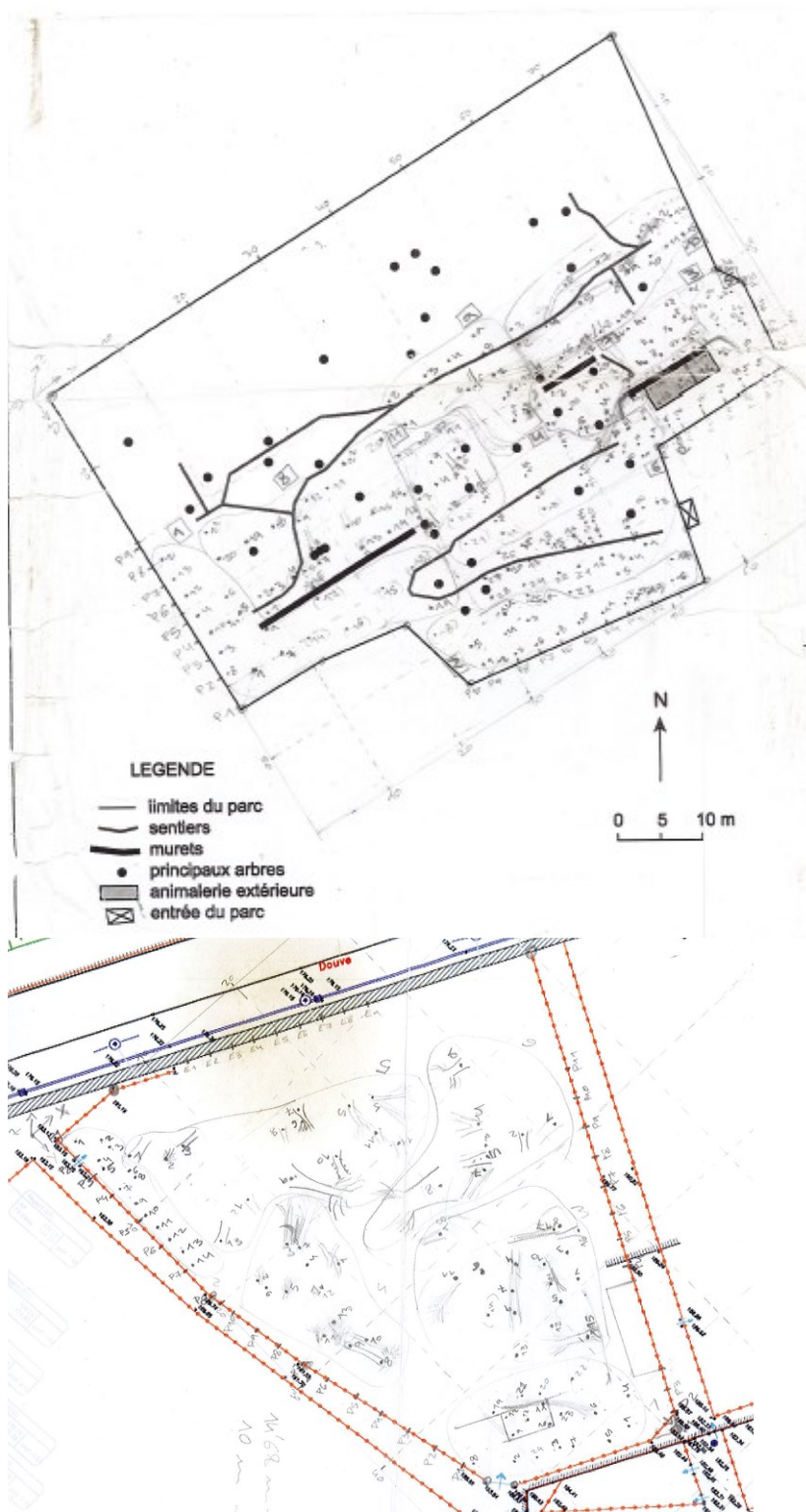


Figura 5. Escáner del mapa de la instalación de *M. tonkeana* en la parte superior y escáner del mapa de la instalación de *M. fascicularis* en la parte inferior. Sobre estos mapas situamos las subáreas y los puntos seleccionados previamente en campo, y a partir de ellos calculamos las coordenadas (x, y, z) de cada punto. Finalmente usamos estos mapas junto con el análisis de vídeos para muestrear la posición espacial de los individuos del grupo.

ANEXO III. Vecinos más próximos y distancias a los vecinos más próximos de los individuos del grupo de *M. tonkeana* y de *M. fascicularis*.

Tabla 3. Vecinos más próximos por meses de cada individuo del grupo de *M. tonkeana*, y las distancias a dichos vecinos.

Mes	Individuo	Vecino 1	Vecino 2	Vecino 3	Vecino 4	Vecino 5	Vecino 6	Distancia 1	Distancia 2	Distancia 3	Distancia 4	Distancia 5	Distancia 6
1	Jeanne	Abricot	Walt	Yannick	Olga	Nema	Nereis	0,71	0,85	0,89	0,9	0,91	1,05
2	Jeanne	Lady	Wallace	Patchouli	Olga	Anubis	Abricot	0,4	0,51	0,95	0,96	1,01	1,04
3	Jeanne	Yoh	Allaric	Lassa	Patsy	Nema	Walt	0,24	0,44	0,57	0,69	0,7	0,71
4	Jeanne	Yoh	Nereis	Olga	Lassa	Walt	Nema	0,21	0,42	0,46	0,51	0,58	0,61
1	Lady	Olaf	Wallace	Patsy	Walt	Ying	Yoh	0,46	0,97	1,04	1,09	1,11	1,15
2	Lady	Jeanne	Wallace	Olga	Anubis	Lassa	Nereis	0,4	0,82	0,98	1,04	1,05	1,19
3	Lady	Allaric	Olli	Olga	Patchouli	Olaf	Wallace	0,78	0,88	0,93	1,05	1,11	1,15
4	Lady	Nema	Jeanne	Olga	Yoh	Walt	Yannick	0,63	0,64	0,67	0,76	0,78	0,84
1	Nereis	Nema	Lassa	Ullysse	Ying	Patchouli	Patsy	0,32	0,33	0,52	0,58	0,64	0,79
2	Nereis	Ying	Anubis	Yoh	Olga	Olaf	Lassa	0,26	0,27	0,28	0,29	0,31	0,32
3	Nereis	Lassa	Anubis	Patsy	Ying	Nema	Yoh	0,3	0,35	0,36	0,49	0,56	0,58
4	Nereis	Yoh	Jeanne	Ying	Nema	Olga	Anubis	0,42	0,42	0,49	0,53	0,55	0,56
1	Olga	Wallace	Olli	Anubis	Yannick	Abricot	Lassa	0,22	0,52	0,55	0,69	0,74	0,75
2	Olga	Anubis	Lassa	Nereis	Ying	Olaf	Yoh	0,07	0,11	0,27	0,43	0,49	0,51
3	Olga	Walt	Alvin	Olli	Allaric	Yoh	Wallace	0,43	0,52	0,53	0,57	0,6	0,61
4	Olga	Walt	Anubis	Yoh	Nema	Jeanne	Yannick	0,17	0,22	0,36	0,38	0,46	0,49
1	Patsy	Yoh	Ying	Patchouli	Ullysse	Nema	Lassa	0,15	0,22	0,29	0,49	0,77	0,79
2	Patsy	Nema	Abricot	Nereis	Yang	Yoh	Olaf	0,24	0,28	0,41	0,42	0,43	0,46
3	Patsy	Anubis	Lassa	Nereis	Nema	Ullysse	Yoh	0,15	0,33	0,36	0,45	0,48	0,55
4	Patsy	Yannick	Abricot	Yang	Wallace	Walt	Anubis	0,57	0,62	0,63	0,66	0,84	0,85
1	Ullysse	Patchouli	Ying	Yoh	Patsy	Nereis	Lassa	0,23	0,35	0,41	0,49	0,52	0,53

Mes	Individuo	Vecino 1	Vecino 2	Vecino 3	Vecino 4	Vecino 5	Vecino 6	Distancia 1	Distancia 2	Distancia 3	Distancia 4	Distancia 5	Distancia 6
2	Ullysse	Nema	Patsy	Yoh	Yang	Olaf	Abricot	0,42	0,5	0,51	0,55	0,56	0,61
3	Ullysse	Patsy	Anubis	Nema	Nereis	Abricot	Lassa	0,48	0,55	0,61	0,63	0,75	0,77
4	Ullysse	Olaf	Patchouli	Allaric	Nema	Wotan	Nereis	0,92	0,94	1,26	1,27	1,28	1,33
1	Wallace	Olga	Olli	Olaf	Anubis	Walt	Abricot	0,22	0,57	0,58	0,59	0,75	0,77
2	Wallace	Jeanne	Patchouli	Abricot	Lady	Yang	Patsy	0,51	0,7	0,78	0,82	0,86	0,93
3	Wallace	Abricot	Nema	Yoh	Nereis	Olga	Allaric	0,31	0,38	0,57	0,59	0,6	0,68
4	Wallace	Yang	Patsy	Yannick	Abricot	Wotan	Anubis	0,64	0,65	1,2	1,26	1,29	1,36
1	Wotan	Yang	Alvin	Abricot	Lady	Wallace	Olaf	0,96	0,97	1,27	1,38	1,39	1,41
2	Wotan	Yannick	Allaric	Olli	Patchouli	Wallace	Alvin	0,4	1,04	1,09	1,14	1,17	1,18
3	Wotan	Abricot	Patchouli	Wallace	Nema	Olaf	Olga	1,27	1,39	1,42	1,62	1,77	1,79
4	Wotan	Patchouli	Alvin	Olaf	Abricot	Patsy	Olli	0,36	0,78	0,88	0,98	1	1,09
1	Walt	Abricot	Nema	Olaf	Wallace	Olga	Jeanne	0,63	0,64	0,7	0,75	0,76	0,85
2	Walt	Lassa	Anubis	Olga	Ying	Nereis	Olaf	0,94	1,01	1,02	1,09	1,19	1,21
3	Walt	Olga	Alvin	Lassa	Yoh	Nereis	Olli	0,43	0,52	0,55	0,57	0,67	0,68
4	Walt	Anubis	Olga	Nema	Yannick	Yoh	Nereis	0,09	0,17	0,34	0,45	0,46	0,56
1	Yang	Alvin	Wotan	Anubis	Allaric	Wallace	Abricot	0,69	0,96	1,11	1,34	1,39	1,44
2	Yang	Abricot	Olli	Patsy	Nema	Ullysse	Alvin	0,23	0,38	0,42	0,46	0,55	0,63
3	Yang	Patchouli	Olaf	Olli	Lady	Olga	Alvin	0,78	0,82	1,13	1,42	1,46	1,51
4	Yang	Patsy	Wallace	Abricot	Yannick	Olli	Wotan	0,63	0,64	1	1,06	1,1	1,15
1	Ying	Patsy	Patchouli	Yoh	Ullysse	Nema	Lassa	0,22	0,25	0,26	0,35	0,57	0,58
2	Ying	Olaf	Yoh	Nereis	Anubis	Lassa	Olga	0,18	0,2	0,26	0,38	0,39	0,43
3	Ying	Nereis	Alvin	Lassa	Anubis	Walt	Patsy	0,49	0,56	0,58	0,64	0,71	0,75
4	Ying	Nereis	Yoh	Jeanne	Anubis	Allaric	Walt	0,49	0,72	0,78	0,86	0,9	0,91
1	Yoh	Patsy	Patchouli	Ying	Ullysse	Lassa	Nereis	0,15	0,21	0,26	0,41	0,79	0,8

Mes	Individuo	Vecino 1	Vecino 2	Vecino 3	Vecino 4	Vecino 5	Vecino 6	Distancia 1	Distancia 2	Distancia 3	Distancia 4	Distancia 5	Distancia 6
2	Yoh	Olaf	Ying	Nereis	Patsy	Anubis	Lassa	0,14	0,2	0,27	0,43	0,47	0,5
3	Yoh	Jeanne	Lassa	Allaric	Patsy	Nema	Walt	0,24	0,4	0,43	0,55	0,55	0,57
4	Yoh	Jeanne	Olga	Nereis	Walt	Anubis	Lassa	0,21	0,36	0,42	0,46	0,47	0,59
1	Yannick	Olga	Anubis	Olli	Jeanne	Wallace	Lassa	0,69	0,73	0,76	0,89	0,9	0,91
2	Yannick	Wotan	Allaric	Olli	Alvin	Yang	Abricot	0,4	0,82	0,94	1,02	1,21	1,25
3	Yannick	Ying	Alvin	Nereis	Olaf	Abricot	Lassa	0,81	0,9	1,13	1,33	1,34	1,35
4	Yannick	Abricot	Walt	Olga	Anubis	Nema	Patsy	0,37	0,45	0,49	0,5	0,56	0,57
1	Olli	Olga	Wallace	Lassa	Anubis	Yannick	Nema	0,52	0,57	0,58	0,73	0,76	0,82
2	Olli	Yang	Alvin	Abricot	Nema	Patsy	Ullysse	0,38	0,45	0,46	0,56	0,67	0,69
3	Olli	Olaf	Olga	Walt	Alvin	Patchouli	Lady	0,52	0,53	0,67	0,75	0,84	0,88
4	Olli	Abricot	Alvin	Yannick	Patsy	Lady	Olaf	0,49	0,52	0,81	0,98	1,05	1,07
1	Nema	Nereis	Lassa	Ying	Walt	Ullysse	Patchouli	0,32	0,38	0,57	0,63	0,69	0,74
2	Nema	Patsy	Abricot	Ullysse	Yang	Olaf	Yoh	0,24	0,35	0,42	0,46	0,5	0,52
3	Nema	Wallace	Patsy	Abricot	Yoh	Nereis	Anubis	0,38	0,45	0,47	0,55	0,56	0,59
4	Nema	Walt	Olga	Anubis	Nereis	Yannick	Olaf	0,34	0,38	0,41	0,53	0,56	0,57
1	Lassa	Nereis	Nema	Ullysse	Ying	Olli	Patchouli	0,33	0,38	0,53	0,57	0,58	0,68
2	Lassa	Anubis	Olga	Nereis	Ying	Olaf	Yoh	0,07	0,11	0,32	0,39	0,45	0,5
3	Lassa	Anubis	Nereis	Patsy	Yoh	Walt	Jeanne	0,27	0,3	0,33	0,4	0,55	0,57
4	Lassa	Jeanne	Yoh	Nereis	Olga	Lady	Ying	0,51	0,59	0,83	0,9	0,95	0,97
1	Patchouli	Yoh	Ullysse	Ying	Patsy	Nereis	Lassa	0,21	0,23	0,25	0,29	0,64	0,68
2	Patchouli	Wallace	Jeanne	Wotan	Lady	Abricot	Yang	0,7	0,95	1,14	1,22	1,43	1,46
3	Patchouli	Olaf	Yang	Olli	Olga	Alvin	Lady	0,45	0,78	0,84	0,88	1	1,05
4	Patchouli	Wotan	Olaf	Ullysse	Alvin	Abricot	Patsy	0,36	0,8	0,94	0,96	1,16	1,17
1	Olaf	Lady	Wallace	Walt	Olga	Ying	Patsy	0,46	0,58	0,7	0,75	0,83	0,85

Mes	Individuo	Vecino 1	Vecino 2	Vecino 3	Vecino 4	Vecino 5	Vecino 6	Distancia 1	Distancia 2	Distancia 3	Distancia 4	Distancia 5	Distancia 6
2	Olaf	Yoh	Ying	Nereis	Anubis	Lassa	Patsy	0,14	0,18	0,31	0,43	0,45	0,46
3	Olaf	Patchouli	Olli	Olga	Alvin	Yang	Walt	0,45	0,52	0,69	0,7	0,82	0,95
4	Olaf	Nema	Alvin	Abricot	Patchouli	Walt	Wotan	0,57	0,71	0,76	0,8	0,86	0,88
1	Alvin	Yang	Wotan	Anubis	Wallace	Lady	Olga	0,69	0,97	1,17	1,3	1,41	1,46
2	Alvin	Olli	Abricot	Nema	Yang	Patsy	Ullysse	0,45	0,5	0,54	0,63	0,66	0,88
3	Alvin	Olga	Walt	Ying	Nereis	Olaf	Lassa	0,52	0,53	0,56	0,63	0,7	0,74
4	Alvin	Olli	Abricot	Olaf	Wotan	Yannick	Patchouli	0,52	0,61	0,71	0,78	0,96	0,97
1	Allaric	Abricot	Yang	Anubis	Jeanne	Yannick	Olga	1,25	1,34	1,39	1,4	1,45	1,57
2	Allaric	Olli	Yannick	Yang	Wotan	Alvin	Abricot	0,73	0,82	1	1,04	1,1	1,16
3	Allaric	Yoh	Jeanne	Olga	Wallace	Walt	Lady	0,43	0,44	0,57	0,68	0,71	0,78
4	Allaric	Nereis	Ying	Jeanne	Nema	Yoh	Lassa	0,8	0,9	1,01	1,12	1,13	1,21
1	Abricot	Walt	Jeanne	Olga	Wallace	Anubis	Olaf	0,63	0,71	0,74	0,77	1,04	1,05
2	Abricot	Yang	Patsy	Nema	Olli	Alvin	Ullysse	0,23	0,28	0,35	0,46	0,5	0,61
3	Abricot	Wallace	Nema	Nereis	Patsy	Ullysse	Olga	0,31	0,47	0,6	0,74	0,75	0,8
4	Abricot	Yannick	Olli	Alvin	Patsy	Nema	Walt	0,37	0,49	0,61	0,62	0,67	0,73
1	Anubis	Olga	Wallace	Olli	Yannick	Abricot	Yang	0,55	0,59	0,73	0,74	1,04	1,11
2	Anubis	Olga	Lassa	Nereis	Ying	Olaf	Yoh	0,07	0,08	0,27	0,38	0,43	0,47
3	Anubis	Patsy	Lassa	Nereis	Ullysse	Yoh	Nema	0,15	0,27	0,35	0,55	0,59	0,6
4	Anubis	Walt	Olga	Nema	Yoh	Yannick	Nereis	0,09	0,22	0,41	0,47	0,5	0,56

Tabla 4. Vecinos más próximos por meses de cada individuo del grupo de *M. fascicularis*, y las distancias a dichos vecinos.

Mes	Individuo	Vecino 1	Vecino 2	Vecino 3	Vecino 4	Vecino 5	Vecino 6	Distancia 1	Distancia 2	Distancia 3	Distancia 4	Distancia 5	Distancia 6
1	Carpette	Lavande	Emilienette	Zorro	Cristelette	Tempete	Laurencette	0,46	0,55	0,65	0,94	1,13	1,21
2	Carpette	Zorro	Nicolette	Laeticiette	Lavande	Emilienette	Laurencette	0,36	0,57	0,64	1,13	1,16	1,56
3	Carpette	Lavande	Laeticiette	Zorro	Raclette	Nicolette	Emilienette	0,17	0,23	0,34	0,47	0,8	0,92
4	Carpette	Zorro	Raclette	Emilienette	Tempete	Cristelette	Laurencette	0,15	0,38	1,05	1,08	1,19	1,49
1	Raclette	Cristelette	Emilienette	Nicolette	Tempete	Carpette	Zorro	0,81	1,08	1,22	1,49	1,62	1,77
2	Raclette	Cristelette	Emilienette	Tempete	Nicolette	Numerobis	Zorro	0,96	1,15	1,18	1,19	1,2	1,31
3	Raclette	Carpette	Lavande	Laeticiette	Emilienette	Nicolette	Zorro	0,47	0,54	0,64	0,72	0,73	0,77
4	Raclette	Carpette	Zorro	Tempete	Cristelette	Nicolette	Laurencette	0,38	0,4	0,8	1,05	1,12	1,27
1	Numerobis	Laeticiette	Zorro	Lavande	Carpette	Laurencette	Emilienette	0,56	0,78	1,34	1,38	1,42	1,51
2	Numerobis	Cristelette	Raclette	Zorro	Emilienette	Nicolette	Carpette	1,17	1,2	1,56	1,6	1,64	1,71
3	Numerobis	Nicolette	Tempete	Emilienette	Raclette	Cristelette	Carpette	1,61	1,74	1,79	1,8	1,9	1,92
4	Numerobis	Tempete	Laurencette	Nicolette	Emilienette	Cristelette	Raclette	1,68	1,71	1,9	2,33	2,39	2,42
1	Zorro	Carpette	Numerobis	Lavande	Laeticiette	Emilienette	Cristelette	0,65	0,78	0,8	0,83	0,83	1,03
2	Zorro	Nicolette	Carpette	Laeticiette	Emilienette	Raclette	Lavande	0,25	0,36	0,96	0,97	1,31	1,41
3	Zorro	Laeticiette	Carpette	Lavande	Raclette	Nicolette	Emilienette	0,28	0,34	0,39	0,77	1,09	1,22
4	Zorro	Carpette	Raclette	Emilienette	Cristelette	Tempete	Nicolette	0,15	0,4	0,98	1,07	1,08	1,21
1	Nicolette	Tempete	Emilienette	Carpette	Cristelette	Lavande	Raclette	0,48	0,63	0,81	0,94	1,08	1,22
2	Nicolette	Zorro	Carpette	Emilienette	Raclette	Laeticiette	Tempete	0,25	0,57	0,87	1,19	1,2	1,33
3	Nicolette	Emilienette	Lavande	Raclette	Carpette	Laeticiette	Tempete	0,35	0,69	0,73	0,8	0,82	0,85
4	Nicolette	Emilienette	Tempete	Laurencette	Raclette	Cristelette	Laeticiette	0,59	0,63	0,81	1,12	1,12	1,18
1	Laeticiette	Numerobis	Zorro	Laurencette	Lavande	Carpette	Emilienette	0,56	0,83	0,92	1,09	1,28	1,6
2	Laeticiette	Carpette	Lavande	Zorro	Nicolette	Emilienette	Laurencette	0,64	0,94	0,96	1,2	1,71	1,85
3	Laeticiette	Lavande	Carpette	Zorro	Raclette	Nicolette	Emilienette	0,15	0,23	0,28	0,64	0,82	0,96
4	Laeticiette	Lavande	Emilienette	Cristelette	Laurencette	Nicolette	Tempete	0,75	0,82	1,09	1,12	1,18	1,55

Mes	Individuo	Vecino 1	Vecino 2	Vecino 3	Vecino 4	Vecino 5	Vecino 6	Distancia 1	Distancia 2	Distancia 3	Distancia 4	Distancia 5	Distancia 6
1	Cristelette	Emilienette	Raclette	Carpette	Nicolette	Zorro	Tempete	0,49	0,81	0,94	0,94	1,03	1,29
2	Cristelette	Emilienette	Raclette	Tempete	Numerobis	Laurencette	Nicolette	0,79	0,96	1,03	1,17	1,35	1,42
3	Cristelette	Tempete	Laurencette	Emilienette	Nicolette	Raclette	Lavande	0,62	1	1,11	1,36	1,46	1,85
4	Cristelette	Emilienette	Laurencette	Tempete	Lavande	Raclette	Zorro	0,68	0,72	0,97	1	1,05	1,07
1	Emilienette	Cristelette	Carpette	Nicolette	Zorro	Lavande	Tempete	0,46	0,55	0,63	0,83	0,94	1,04
2	Emilienette	Tempete	Cristelette	Nicolette	Zorro	Laurencette	Raclette	0,74	0,79	0,87	0,97	0,99	1,15
3	Emilienette	Nicolette	Tempete	Raclette	Lavande	Carpette	Laeticiette	0,35	0,63	0,72	0,85	0,92	0,96
4	Emilienette	Nicolette	Cristelette	Laurencette	Laeticiette	Tempete	Lavande	0,59	0,68	0,78	0,82	0,85	0,88
1	Laurencette	Lavande	Laeticiette	Carpette	Zorro	Numerobis	Emilienette	0,78	0,92	1,21	1,24	1,42	1,7
2	Laurencette	Emilienette	Lavande	Cristelette	Tempete	Carpette	Zorro	0,99	1,24	1,35	1,52	1,56	1,59
3	Laurencette	Cristelette	Tempete	Emilienette	Nicolette	Raclette	Lavande	1	1,19	1,46	1,8	1,83	2,17
4	Laurencette	Cristelette	Tempete	Emilienette	Nicolette	Laeticiette	Raclette	0,66	0,72	0,78	0,81	1,15	1,27
1	Tempete	Nicolette	Emilienette	Carpette	Cristelette	Lavande	Raclette	0,48	1,04	1,13	1,29	1,36	1,49
2	Tempete	Emilienette	Cristelette	Raclette	Nicolette	Zorro	Laurencette	0,74	1,03	1,18	1,33	1,52	1,52
3	Tempete	Cristelette	Emilienette	Nicolette	Laurencette	Raclette	Lavande	0,62	0,63	0,85	1,19	1,21	1,54
4	Tempete	Nicolette	Laurencette	Raclette	Emilienette	Cristelette	Carpette	0,63	0,66	0,8	0,85	0,97	1,08
1	Lavande	Carpette	Laurencette	Zorro	Emilienette	Nicolette	Laeticiette	0,46	0,78	0,8	0,94	1,08	1,09
2	Lavande	Laeticiette	Carpette	Laurencette	Zorro	Nicolette	Emilienette	0,94	1,13	1,24	1,41	1,59	1,62
3	Lavande	Laeticiette	Carpette	Zorro	Raclette	Nicolette	Emilienette	0,15	0,17	0,39	0,54	0,69	0,85
4	Lavande	Laeticiette	Emilienette	Cristelette	Zorro	Nicolette	Laurencette	0,75	0,88	1	1,38	1,43	1,46

