



Agressió, grooming i kinship: un model integral de jerarquia en Cercopithecinae basat en la conducta adaptativa

Ruth Dolado i Guivernau

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

Agressió, *grooming* i *kinship*: un model integral de jerarquia en Cercopithecinae basat en la conducta adaptativa.

Ruth Dolado i Guivernau

Tesi doctoral

Programa de Doctorat en Primatologia

Facultat de Psicologia

Departament de Metodologia de les Ciències del Comportament

Directors:

Dr. Vicenç Quera i Jordana

Dr. Francesc Salvador i Beltran



*A la mare, em va donar ales per volar;
al pare, pel suport incondicional, de vegades quasi irracional;
i a la resta d'”Ocells, Bèsties i Parents”, inseparables companys de camí.*

0. Agraïments

M'agradaria donar les gràcies...

...als meus directors de tesi, Dr. Francesc Salvador i Dr. Vicenç Quera. Per tots els ensenyaments, la multitud d'hores invertides i tots els llapissos consumits durant aquests anys.

...al Parc Zoològic de Barcelona. Per haver-me permès efectuar aquesta investigació en les seves instal·lacions. Molt especialment, a M^a Teresa Abelló (conservadora de l'àrea de primats) i a tots els cuidadors, durant molts anys companys de professió.

...als companys del Departament. Perquè m'heu fet sentir com una més de vosaltres!

...al col·lectiu "Ocells, Bèsties i Parents", moltes gràcies per la vostra infinita paciència! No és gens fàcil continuar al costat d'algú obstinat en nedar contracorrent.

... al Pascal, Yambo, Mabé, Ndeko, Buna, Mwana i Ngungui (i també als dos petits nouvinguts en el darrer any), companys involuntaris de tesi i veritables protagonistes d'aquesta recerca.

Índex	Pàgines
0. Agraïments	5
1. Introducció i objectius	11
2. Estructura social	17
2.1 Hipòtesi de covariació	22
3. Conducta de competició	29
3.1 Estils de dominància en Cercopithecinae	34
3.2 Jerarquia de dominància: descripció i mètrica	35
3.2.1 Jerarquia de dominància en Cercopithecinae	39
4. Conducta de cooperació	41
4.1 Model de <i>grooming</i> social	42
4.2 Reciprocitat: descripció i mètrica	45
4.2.1 Reciprocitat i intercanvi en Cercopithecinae	52
5. Relacions de parentiu (<i>kinship</i>)	55
5.1 Coeficient de relació: definició i mètrica	56
5.2 Reconeixement dels parents	57
5.3 <i>Kinship</i> en Cercopithecinae	58
6. Modelatge de la conducta	61
6.1 Fonaments de vida artificial i modelatge de la conducta	61
6.2 Modelatge basat en agents de la conducta en primats	68
6.2.1 Modelatge basat en agents en Cercopithecinae: DomWorld i GrooFiWorld	71
7. Estudis naturalistes: observació de <i>Cercocebus torquatus</i>	79
7.1 Descripció de l'espècie	80
7.2 Grup de <i>Cercocebus torquatus</i> del parc zoològic de Barcelona	82

7.3	Descripció de la instal·lació	85
7.4	Etograma de <i>Cercocebus torquatus</i>	88
7.5	Procediment de registre de les dades	88
7.6	Tipus de registre i concordança entre observadors	92
7.7	Estudi 1: Jerarquia i distribució de l'espai en mangabeis en captivitat (<i>Cercocebus torquatus</i>)	96
7.7.1	Anàlisi de la jerarquia i estratègia agonista	96
7.7.2	Anàlisi de la distribució de l'espai	98
7.7.3	Resultats i discussió	100
7.8	Estudi 2: Estratègies agonistes i distribució espacial en mangabeis en captivitat (<i>Cercocebus torquatus</i> i <i>Cercocebus atys lunulatus</i>)	103
7.8.1	Subjectes, mètodes i resultats (Cifre, 2009)	104
7.8.2	Discussió	107
7.9	Estudi 3: Patrons emergents de l'estructura social en mangabeis en captivitat (<i>Cercocebus torquatus</i>): un test del model basat en agents GrooFiWorld	109
7.9.1	Mesures de l'estructura social en <i>Cercocebus torquatus</i>	110
7.9.2	Anàlisi de les mesures de l'estructura social en <i>Cercocebus torquatus</i>	113
7.9.3	Discussió	116
8.	Simulació de la conducta: estructura social en Cercopithecinae	119
8.1	Model basat en agents A-KinGDom	119
8.1.1	Micro-món i agents	119
8.1.2	Regles d'agrupació	122
8.1.3	Regles d'interacció	123
8.1.3.1	Model <i>Control</i>	124
8.1.3.2	Model <i>Risk Sensitive</i>	126
8.1.3.3	Model <i>Ambiguity Reducing</i>	126
8.1.3.4	Model <i>Groofiworld</i>	128
8.1.3.5	Model <i>Kinworld</i>	131
8.2	Programari del model A-KinGDom	134

8.2.1 Guia per a l'usuari del programa de simulació	134
8.2.2 Codi de programació	137
8.3 Comparació de resultats de les simulacions amb els models GrooFiWorld i A-KinGDom	138
8.4 Estudi 4: Simulació dels patrons d'estructura social en un grup de mangabeis en captivitat (<i>Cercocebus torquatus</i>)	143
8.4.1 Condicions de simulació	143
8.4.2 Adequació d'A-KinGDom a les condicions observades en el grup de <i>Cercocebus torquatus</i>	145
8.4.3 Adequació dels valors dels paràmetres de la simulació a les condicions observades en el grup de <i>Cercocebus torquatus</i>	146
8.4.4 Anàlisi i discussió dels resultats de l'estudi de simulació	148
9. Discussió general	157
10. Conclusions	163
11. Referències	165
12. Annex I: <i>Taxon report</i> del grup de <i>Cercocebus torquatus</i> present al Parc Zoològic de Barcelona	185
13. Annex II: Dieta proporcionada al grup de <i>Cercocebus torquatus</i> present al Parc Zoològic de Barcelona	191
14. Annex III: Etograma del grup de <i>Cercocebus torquatus</i> present al Parc Zoològic de Barcelona	195
15. Annex IV: Tipus de registres utilitzats en l'observació del grup de <i>Cercocebus torquatus</i> present al Parc Zoològic de Barcelona	203
16. Annex V: Determinació dels coeficients de concordança: <i>Kappa</i> de Cohen i <i>Kappa</i> d'alineament per esdeveniments	209

17. Annex VI: Dimensionat de la instal·lació de <i>Cercocebus torquatus</i> al Parc Zoològic de Barcelona (Períodes d'observació 1 i 2)	213
18. Annex VII: Distribució dels elements decoratius fixes en la instal·lació de <i>Cercocebus torquatus</i> al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 1 i 2)	217
19. Annex VIII: Distribució dels elements decoratius mòbils en la instal·lació de <i>Cercocebus torquatus</i> al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 1)	221
20. Annex IX: Dades pertanyents a les conductes de competició observades en el grup de <i>Cercocebus torquatus</i> al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 2)	225
21. Annex X: Jerarquia de dominància en el grup de <i>Cercocebus torquatus</i> presents al Parc Zoològic de Barcelona i determinació de l'estratègia agonista (Període d'observació 2)	229
22. Annex XI: Dades pertanyents a les conductes de cooperació observades en el grup de <i>Cercocebus torquatus</i> presents al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 2)	233
23. Annex XII: Relacions de parentiu existents entre els individus de <i>Cercocebus torquatus</i> presents al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 2)	237
24. Annex XIII: Comandes i paràmetres implementats al programa A-KinGDom	241
25. Annex XIV: Codi (parcial) de programació implementat al programa A-KinGDom	245

1. Introducció i objectius

Els primats són animals extremadament socials. La major part de les espècies de primats viuen en grups, i per tant és fonamental comprendre els components socials del seu comportament (Bernstein, 1999). El comportament social en els primats ha evolucionat a través dels mecanismes de la selecció natural maximitzant la supervivència i l'èxit reproductiu. A més, la vida en grup ofereix l'oportunitat de crear relacions cooperatives a llarg termini (Walters & Seyfarth, 1987) aportant nombrosos beneficis potencials entre els quals s'inclouen la protecció enfront dels atacs dels depredadors, l'obtenció de recursos alimentaris i la cria col·lectiva de la descendència. D'altra banda, també representa alguns costos com el risc a contreure malalties, l'estrès social que suposa la competència pels recursos i l'accés a un company reproductor (Peláez & Veà, 1997; Feagle, 1998), així com els llargs desplaçaments necessaris per proporcionar aliment a tots els membres del grup i les limitacions en la grandària del grup que això imposa (Dunbar, 1989). No obstant això, podríem dir que mentre el balanç entre els beneficis i els costos que aporta la vida en societat sigui positiu, l'individu serà essencialment social (Feagle, 1998).

La vida en un grup de primats és un delicat balanç entre la competició i la cooperació (Crook, 1970). En el present estudi s'analitzaran comportaments relacionats amb ambdós conceptes, així com un factor intrínsec als membres de la comunitat: les relacions de parentiu (*kinship*). L'objectiu del present estudi és elaborar un model d'estructura social en primats integrant la competició, la cooperació i el *kinship*. Per a això, combinarem dues vies d'investigació: l'observació naturalista i la simulació informàtica basada en agents autònoms. La implementació dels conceptes de competició i cooperació a través de les conductes d'agressió i *grooming* i el factor *kinship* en un programa informàtic permetrà l'estudi conjunt de tots ells en un únic model.

En aquest estudi s'analitzarà la competició a través de les conductes d'agressió. Aquell individu que obtingui el millor menjar, el millor company reproductor o el millor territori tindrà més probabilitat de fer sobreviure a la seva descendència i en conseqüència, de propagar el seu repertori genètic. Així doncs, s'espera que la conducta dels individus estigui eficientment adaptada a la competició. Des d'aquesta perspectiva,

s'espera l'aparició d'interaccions agonistes entre individus. La repetició d'aquestes interaccions agonistes entre els membres d'un mateix grup permet establir relacions de "dominant-subordinat" entre díades d'individus.

El manteniment a llarg termini de les relacions de "dominant-subordinat" provoca l'aparició d'asimetries en la distribució de poder dins del grup i l'ordenació dels individus en funció dels seus nivells de dominància o jerarquia (Pattee, 1973; Ahl & Allen, 1996), essent determinant en l'estructura social del grup. Així doncs, en el present estudi s'investigaran les relacions de "dominant-subordinat" a través de l'anàlisi de les conductes d'agressió observades en díades d'individus així com la formació d'asimetries de poder i la conseqüent jerarquitització en un grup de primats.

En segon lloc, s'analitzarà la cooperació a través de la conducta afiliativa de neteja corporal (*grooming*). Encara que sota la perspectiva de la selecció natural les conductes cooperatives o altruistes poden semblar molt costoses a curt termini (beneficien al destinatari en detriment de l'executor), s'observen amb freqüència en comunitats estables i longeves ja que els beneficis per a l'executor es visualitzen a llarg termini. Per aquest motiu, podem diferenciar diverses conductes relacionades amb la cooperació en les societats de primats. La neteja corporal (*grooming*) és probablement la més representativa ja que és la conducta més intercanviada entre els primats adults (Seyfarth, 1977) i consisteix a eliminar brutícia o paràsits presents en la superfície de la pell al llarg de diverses sessions de neteja.

La conducta de *grooming* ha estat àmpliament estudiada per diferents autors adjudicant-li diverses funcions. A més de l'evident funció higiènica (Pérez & Veà, 2000), la conducta de *grooming* està implicada en processos de reducció de l'ansietat, la tensió i l'estrès (Terry, 1970), en la formació de llaços o relacions socials dins del grup (O'Brien, 1993), en la capacitat per reconciliar i reparar relacions socials després de conflictes agonistes (Arnold & Aureli, 2006) i, finalment, intervé en processos de reciprocitat i intercanvi de diverses conductes cooperatives segons la teoria de mercats biològics (*biological market theory*) (Noë & Hammerstein, 1995).

Anàlogament a l'argumentació utilitzada per a l'estudi de les conductes de competició, s'espera l'aparició d'interaccions de *grooming* en díades d'individus;

aquestes interaccions, al seu torn, dependran de l'historial previ de les interaccions observades en la comunitat. El manteniment d'aquesta complexa xarxa d'interaccions genera un intercanvi continu de sessions de *grooming* entre els individus de la comunitat provocant l'aparició de processos de reciprocitat i/o intercanvi de conductes afiliatives (Axelrod & Hamilton, 1981; Mohtashemi & Mui, 2003; Pfeiffer et al., 2005). Igual que succeïa amb les asimetries de poder i les jerarquies resultants de les interaccions agonistes, les interaccions de *grooming* seran determinants en l'estructura social del grup. Per aquest motiu, en el present estudi s'investigaran també les conductes de cooperació a través de les interaccions de *grooming* diàdiques així com la formació de processos de reciprocitat i/o intercanvi.

En tercer lloc, s'analitzaran les relacions de parentiu (*kinship*). El *kinship* és considerat un dels factors més influents sobre les relacions socials (Hamilton, 1964) i, en conseqüència, sobre l'estructura social. La importància del *kinship* procedeix de la base genètica sobre la qual es sustenta l'evolució a través de la selecció natural. La barreja d'antecessors i descendents dins d'una comunitat implica l'existència d'un entramat, més o menys complex, en el qual s'estableixen diferents nivells de relacions de parentiu. Aquestes relacions de parentiu es defineixen com la distància genètica entre els individus del grup (Wilson, 1975) i es troben entre els condicionants més importants dels comportaments relacionats amb la cooperació (Gouzoules, 1984). Encara que existeixen diverses metodologies que permeten analitzar l'efecte del *kinship* sobre les conductes de cooperació (Silk, Samuels & Rodman, 1981), en el present estudi s'emprarà un mètode proposat per Hemelrijk, (1990) anàleg a l'utilitzat en l'estudi dels processos de reciprocitat i/o intercanvi presents en la conducta de cooperació.

Sabem doncs que la majoria de primats viuen en grup pels beneficis que reporta en termes de supervivència. Que la vida en comunitat afavoreix el desenvolupament de diversos comportaments relacionats amb la competició i la cooperació, que a la vegada estan modelats per factors intrínsecs com les relacions de parentiu. Que la combinació de tots aquests factors provoca l'aparició de certes desigualtats dins del grup. I que aquestes desigualtats són la base de l'estructura social. Però com cohesionar tots aquests conceptes teòrics en un model integral que permeti valorar la importància relativa de cadascun dels factors que intervenen en la formació de l'estructura social en un determinat grup de primats?

El terme estructura social es refereix a “el patró de les interaccions i el resultat de les relacions entre els membres d'una societat” (Kappeler & van Schaik, 2002). No existeix una única estructura social que pugui ésser considerada com a típica o descriptiva dels primats. Així doncs, podem distingir diferents tipus d'estructura social en primats atenent a diversos factors com el sistema d'aparellament (Emlen & Oring, 1977), la proporció de sexes (Kappeler & van Schaik, 2002) o l'estabilitat de les associacions entre individus presents en un mateix grup (Conradt & Roper, 2005). En general, el coneixement de l'estructura social dels primats està format per una col·lecció d'informacions fragmentades documentades en alguns gèneres o espècies. Així, per exemple, podem citar alguns estudis recents com la influència de les variacions ecològiques sobre l'estructura social en el gènere *Ateles* (Fiore & Campbell, 2007), l'adquisició d'estructura social de fissió-fusió en ximpanzés (LeHellaye et al., 2010) i el manteniment de l'estructura social multi-masclé en gibons (Fan & Jiang, 2010). En aquest context, la subfamília Cercopithecinae (formada per gèneres com *Macaca*, *Papio* i *Cercocebus*) és una excepció ja que es tracta, probablement, del grup taxonòmic millor estudiat. L'extraordinària diversitat conductual dels diversos gèneres presents en la subfamília Cercopithecinae ens permetrà contrastar tots els aspectes implicats en l'estructura social i serà el punt d'inici per ampliar-ho a d'altres espècies que presenten organitzacions socials semblants (mateixos sistemes d'aparellament i similar relació entre sexes), com per exemple algunes espècies de langurs pertanyents a la subfamília Colobinae.

En aquesta investigació s'utilitzarà com a marc teòric de referència per cohesionar els conceptes anteriorment indicats (agressió, *grooming* i *kinship*) el model anomenat *hipòtesi de covariació* plantejat en societats de macacs (Thierry, 2004). Aquesta hipòtesi integra, a través d'una anàlisi conjunta, algunes conductes relacionades amb la competició, la cooperació i el *kinship*, permetent així, la classificació de les espècies del gènere *Macaca* en quatre graus en funció dels seus respectius estils de dominància. Per aquest motiu, la hipòtesi de covariació és, probablement, el model integral d'estructura social més complet de quants disposem i una eina molt útil per a l'estudi de l'estructura social en macacs i per extensió a altres espècies de la subfamília Cercopithecinae. Prenent com a referència la hipòtesi de covariació, la present investigació té com a principal objectiu l'elaboració d'un programa

informàtic basat en la conducta adaptativa (*adaptive behavior*) (Langton, 1988) que permeti l'estudi de la formació i manteniment d'estructura social en Cercopithecinae. Els resultats obtinguts a través de les simulacions realitzades amb aquest programa aportaran dades quantitatives que facilitaran la classificació d'algunes espècies de primats en el marc teòric proposat per la hipòtesi de covariació.

El modelatge de la conducta a través de l'enfocament de la conducta adaptativa permet explicar comportaments complexos observats en els sistemes vius a través de regles d'interacció simples. L'execució local i simultània d'aquestes regles en molts individus pot provocar l'emergència d'una conducta complexa no especificada en les regles d'inici (Darley, 1994). Habitualment, s'utilitzen les simulacions informàtiques, les quals permeten implementar les regles de conducta en una plataforma de programació i observar el resultat de la seva execució. Una eina de simulació habitualment emprada en l'estudi de la conducta adaptativa és la simulació basada en agents autònoms (Holland, 1995; Maes, 1997). Els agents autònoms són entitats virtuals que presenten determinades propietats sensorials i motrius, executen les diverses regles de conducta i es poden desplaçar a través d'un entorn físic simulat. El conjunt es denomina micro-món i les seves variables són manipulades per l'investigador creant així les condicions necessàries per sotmetre a prova les hipòtesis en cada procés de simulació (Reynolds, 1987; Langton, 1988; Resnick, 1994).

En la present investigació, per a l'estudi del model integral d'estructura social es desenvoluparà un programa de simulació basat en agents autònoms anomenat A-KinGDom, programat en llenguatge C, conjuntament amb un visualitzador programat en Delphi i OpenGL per a Windows. Aquest programa permetrà la creació d'un micro-món en el qual diversos agents interaccionin en díades en funció de determinades regles de conducta. El resultat d'aquestes interaccions modificarà, progressivament, algunes propietats dels agents (com per exemple, augmentant o disminuint els valors de dominància i augmentant o disminuint els nivells d'ansietat promotors de la conducta de *grooming*) i permetrà l'emergència de conductes globals i complexes (com per exemple, la jerarquia de dominància, la distribució espacial dels agents i l'emergència de processos de reciprocitat i intercanvi de conductes associades als patrons afiliatius) relacionades amb l'estructura social en un grup de primats de la subfamília Cercopithecinae.

D'altra banda, els estudis naturalistes, basats en mètodes d'observació, habitualment detallen conductes presents en estructures socials ja consolidades. Per aquest motiu, resulta molt difícil quantificar la importància relativa de cada factor durant la fase de formació de l'estructura social. Malgrat això, els estudis naturalistes són un element imprescindible per adequar i contrastar els programes informàtics i els resultats que d'ells se'n deriven.

Així doncs, es realitzarà una observació naturalista en un grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona durant dos períodes d'observació. S'enregistraran les conductes agressives i la conducta de *grooming* per obtenir diverses variables com l'ordenació jeràrquica, les taxes agressió (i de *grooming*), les díades d'agressió (i de *grooming*), la unidireccionalitat de l'agressió i la reciprocitat del *grooming*, la distribució espacial dels individus, així com les diverses relacions existents entre tots aquests factors, a fi de comparar-les amb les dades procedents de la simulació informàtica.

Si existeix concordança entre les dades procedents de les simulacions i les dades obtingudes en l'observació naturalista, podrem considerar que el model informàtic és adequat i emprar-l'ho com a eina predictiva d'estructura social en grups de Cercopithecinae per orientar posteriors recerques. A més, la present investigació facilitarà la comprensió dels processos que intervenen en la formació i manteniment de l'estructura social en primats, així com la integració de tota la informació en un únic model més parsimoniós, on l'emergència de conductes complexes s'explicarà a partir de la interacció entre regles de conducta molt simples. A més, la informació obtinguda en *Cercocebus* possibilitarà estendre l'ús del model a altres espècies de Cercopithecinae en llibertat i fins i tot a d'altres grups taxonòmics.

2. Estructura social

Com ja hem indicat en l'apartat anterior, la vida social genera despeses i aporta beneficis en termes de supervivència, i per tant les característiques de la vida social d'una espècie animal dependran del resultat del balanç entre aquests costos i beneficis. En moltes espècies de mamífers els individus duen una vida solitària, mascles i femelles ocupen àrees de menjar separades i només es troben durant els períodes de reproducció. No obstant això, trobem diversos exemples de vida en grup: les orques, els llops, les mangostes, els gossos de les praderies, els elefants i, per descomptat, els primats són alguns dels mamífers que viuen en grups socials cohesionats. Aquests grups estan formats per diversos individus que interactuen entre si per obtenir beneficis mutus en termes de supervivència. El conjunt d'aquestes interaccions constitueix l'estructura social, la qual determina la biologia poblacional, la influència de l'eficàcia biològica, els fluxos de gens i l'ocupació i distribució de l'espai (Wilson, 1975). L'estudi de l'estructura social en animals al llarg de la història és bastant difús. No obstant això, Whitehead (2008) va assenyalar *Des sociétés animales* (Espines, 1878) com a treball de referència i punt de partida per l'estudi de l'estructura social en animals en l'actualitat. En aquesta publicació es va recopilar i revisar tot el que fins al moment es coneixia sobre sociabilitat en animals, arribant fins i tot a categoritzar diverses societats d'animals. Posteriorment, Crook (1970) va publicar una completa revisió sobre la història de l'anàlisi social i, més recentment, Roney & Maestriperi (2003) van publicar els progressos en l'estudi de les societats de primats.

L'etologia i l'ecologia del comportament (íntimament relacionada amb la sociobiologia) recullen nombrosos conceptes i definicions relacionats amb el terme estructura social. A continuació citem alguns exemples:

- “L'estructura social és la composició dels grups i la distribució espacial dels individus” (Rowell, 1979).
- “L'estructura social és el patró de les interaccions i el resultat de les relacions entre els membres d'una societat” (Kappeler & van Schaik, 2002).

- “Conjunt d'animals co-específics que interactuen regularment entre ells amb més freqüència que amb membres d'altres comunitats” (Kappeler & van Schaik, 2002).
- “Grup d'individus pertanyents a la mateixa espècie i organitzats de manera cooperativa” (Wilson, 1975, p. 595).

Les definicions plantejades per Rowell (1979) i per Kappeler & van Schaik (2002) s'originen en l'entorn conceptual proposat per Hinde (1976), que describim tot seguit. En la present investigació prendrem com a referència Hinde a causa de la seva versatilitat i utilitat empírica.

En essència, Hinde (1976) planteja un entorn conceptual basat en tres nivells inter-relacionats (veure Figura 2.1). El primer nivell està format per les *interaccions* entre els individus, les quals constitueixen la base de l'estructura social. La descripció de les interaccions requereix especificar què fan els individus quan estan junts -el seu contingut- i com ho fan – qualitat -. Les interaccions han de considerar-se com a breus encontres entre dos o més individus en les quals s'observen diversos tipus de conducta. Poden caracteritzar-se com: “individu A emet una conducta X cap a l'individu B” o “individu A emet una conducta X cap a l'individu B i B respon emetent una conducta Y”. Freqüentment, això comporta una seqüència d'incidents entre individus. Com determinar quants incidents constitueixen una interacció dependrà de la naturalesa del problema i del tipus d'animal analitzat. El segon nivell està format per les *relacions* o repetició d'interaccions entre dos individus que es coneixen. Com a conseqüència d'aquest coneixement mutu entre individus, la naturalesa i el curs de cada interacció estarà influenciat per la història de les interaccions passades que concerneixen a ambdós individus i, potser també, per les seves expectatives d'interacció en el futur. Per exemple, la relació mare-nadó es caracteritza per la repetició de determinats tipus d'interaccions (alletar, bressolar, etc) les quals són pròpies de la relació i la defineixen, i que no es donen en altres relacions com la de “dominant-subordinat”. És a dir, partint de la constatació de què es produeixen certs tipus d'interacció entre uns individus podem inferir la relació entre ells; i sabent quina és la relació entre els individus podem esperar observar determinats tipus d'interacció però no d'altres. Així doncs, la descripció de les relacions no només inclou el contingut i la qualitat, també cal especificar com es

modelen entre elles –qui interactua amb qui- i durant quant temps. Finalment, el tercer nivell, o *estructura social*, conté tres subnivells d'anàlisi. L'“estructura superficial” comprèn tot allò que és aparent en les dades empíriques procedents d'un grup d'animals i cal analitzar-la en termes de contingut, qualitat i descripció dels patrons relacionals existents entre els seus membres. Aquest terme implica una dimensió de temps, i la seva descripció cal basar-la en tot el conjunt de dades obtingudes durant un període de temps determinat. L'“estructura” és una generalització de l'estructura superficial a tota la població. És a dir, es refereix als patrons de les relacions generals que són independents del cas particular que estem analitzant. Finalment, l'“estructura profunda” és el nivell d'anàlisi més abstracte ja que es refereix a aquells patrons i elements constituents implicats en les relacions, que no apareixen explícitament en les dades empíriques però que afavoreixen l'estabilitat de qualsevol estructura social en diferents situacions adverses. Aquesta estabilitat defineix l'estructura social, la qual es manté encara que es produeixin canvis en el medi que provoquin modificacions temporals en els patrons de les relacions, o encara que hi hagi fluctuacions cícliques en les proporcions de les classes de sexe-edat dins dels grup, com a conseqüència dels naixements i les morts.

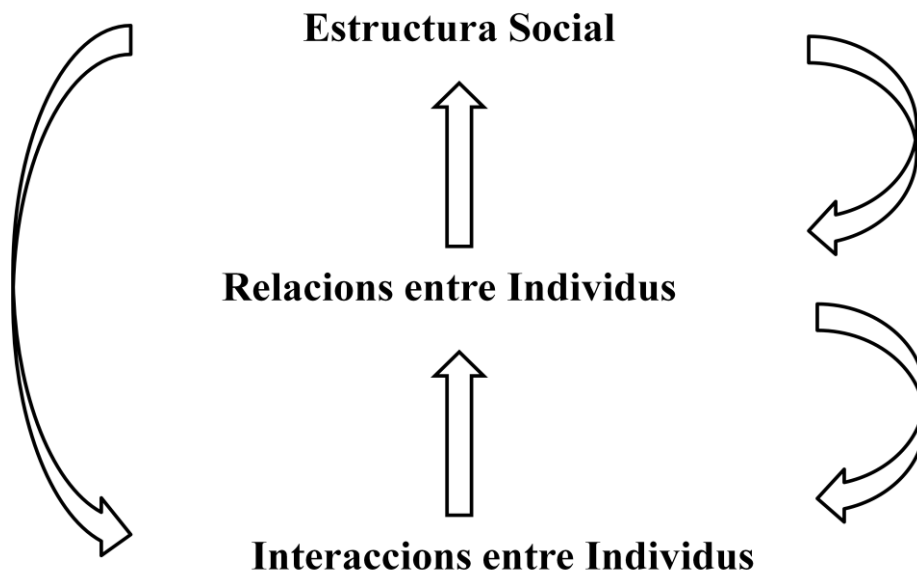


Figura 2.1: Resum de l'entorn conceptual de Hinde (1976) per l'anàlisi de les societats d'animals. Adaptació de Whitehead (2008).

Hinde (1976) va elaborar aquest esquema conceptual per l'anàlisi de societats animals basant-se en observacions realitzades en primats captius i en l'aplicació de mètodes analítics utilitzats per a l'estudi de poblacions humanes. Malgrat això, aquest marc de treball és molt versàtil i es pot aplicar a societats molt diverses, des de les societats més complexes com els humans o els ximpanzés, fins a societats més simples com els rosegadors. A més, el marc conceptual proposat per Hinde s'ha convertit en la base teòrica d'un ampli rang d'estudis d'estructura social en primats (Roney & Maestripieri, 2003)

Utilitzant aquest esquema conceptual, l'estudi de l'estructura social en primats es basa en la identificació dels individus del grup i el recompte de les interaccions efectuades entre ells, la qual cosa comporta un enfocament inductiu de baix cap amunt (*bottom-up*) i en conseqüència, un exercici de síntesi obligat: trobar i sintetitzar els paràmetres del contingut, la qualitat i els patrons a tots els nivells d'interacció i relació entre els individus d'una comunitat.

Durant anys s'han intentat categoritzar o classificar les estructures socials dels primats. A continuació es mostren alguns exemples de sistemes de classificació:

- (a) Sistema d'aparellament: classificació basada en les característiques del sistema d'aparellament. Emlen & Oring (1977) van publicar un dels treballs de referència sobre sistemes d'aparellament observant ocells, encara que també és aplicable a primats. Segons aquest mètode de classificació diferenciem dos sistemes d'aparellament: monogàmia i poligàmia (incloent, poliàndria, poliginàndria i poliginia). Els criteris de classificació es basen en l'observació – qui s'aparella amb qui- així com, en la determinació genètica de la paternitat.
- (b) Relació entre sexes: segons Kappeler & van Schaik (2002), el sexe, conjuntament amb altres factors ambientals i socials, és un dels factors organitzadors més importants de l'estructura social en primats determinant-ne les variacions en les relacions socials que observem. Així doncs, aquest sistema de classificació diferencia entre: relacions entre femelles, relacions entre mascles i relacions mascle-femella.

- (c) Nombre d'associacions: sistema de classificació basat en el nombre d'associacions que presenta cada individu (zero, una o diverses associacions) indicant diferents tipus de societats (individus solitaris, societats simples formades per dos individus o societats més complexes i diverses).
- (d) Estabilitat de les associacions: sistema de classificació basat en índexs d'estabilitat d'associacions observats en comunitats de primats amb organització fissió-fusió. El terme fissió-fusió s'utilitza habitualment per descriure estructures socials en les quals la composició d'individus varia constantment, per exemple grups d'individus que dormen junts en un lloc però busquen aliment en petits sub-grups desplaçant-se en diferents direccions durant el dia (Conradt & Roper, 2005). Les variacions brusques en els índexs d'associació determinen la presència de processos de fissió-fusió dins del grup.
- (e) Compartimentació o modularitat de l'estructura social: sistema de classificació basat en la forma de dividir el grup en societats que presenten processos de fissió-fusió. Existeixen diversos mètodes basats en l'anàlisi de xarxes que tracten d'optimitzar aquesta modularitat, per exemple el mètode basat en auto-vectors (Newman, 2006) o l'agrupament en nivells de jerarquia (Wittemyer et al., 2005).

Encara que aquests sistemes de classificació defineixen amb exhaustivitat alguns aspectes de diverses societats d'animals i per extensió de primats, no proporcionen informació sobre molts altres problemes de la vida en grup. Kummer (1971) i Nagel (1979) van argumentar que els sistemes socials dels primats eren solucions en grup a problemes ecològics. El què caracteritza a un grup de primats no és només el seu funcionament general, com per exemple el seu sistema d'aparellament, sinó també els mecanismes específics que proporcionen al grup beneficis en termes de supervivència, com per exemple, la formació de sistemes jeràrquics estrictes que comporten el decrement d'agressions que poden malmetre la condició física dels competidors i fer perillar la seva vida, la formació de xarxes de *grooming* que afavoreixen el manteniment de la higiene corporal dels diferents individus amb el consegüent benefici per a la salut dels membres del grup i la protecció dels progenitors sobre la seva descendència afavorint que aquests arribin a l'edat adulta i puguin

reproduir-se. Per això, si bé les relacions descrites en les classificacions anteriorment esmentades (relacions d'aparellament, relacions inter-individuals, etc.) són també útils en la formació d'estructures socials, la present investigació prendrà com a referència els tres aspectes fonamentals (competició, cooperació i *kinship*) de l'estructura social en primats.

2.1 Hipòtesi de covariació

Prenent com a referència el marc conceptual proposat per Hinde (1976), la descripció de l'estructura social en un grup de primats requereix de l'ampli coneixement de totes conductes que emeten els individus, de les relacions diàdiques que s'estableixen entre ells i del patró o direccionalitat d'aquestes relacions diàdiques. En aquest context, la hipòtesi de covariació (Thierry, 2004) planteja una descripció exhaustiva de l'estructura social en macacs basant-se en l'anàlisi de diverses conductes relacionades amb els factors de competició, cooperació i *kinship*. Es tracta d'un model basat en diferents conductes observades en diverses espècies del gènere *Macaca*, que les permet classificar en quatre subgrups o graus però en cap cas aporta solucions quantitatives (com exemple, freqüències de conductes observades en els diferents subgrups o valors d'índexs característics per a cada subgrup) que permetrien caracteritzar aquests subgrups i a les espècies incloses en cada subgrup en intervals o rangs més concrets. El programa informàtic elaborat en la present investigació permetrà completar amb dades quantitatives els resultats fonamentats en la hipòtesi de covariació.

Previ a la descripció de la hipòtesi de covariació és necessari descriure el marc teòric en el qual es contextualitza: l'epigènesi social. Per arribar a comprendre com la selecció natural modela les societats de primats, és necessari descriure amb exactitud la seva estructura social a través de les conductes dels seus individus que, al seu torn, estan determinades pels seus respectius fenotips i genotips. No obstant això, no sabem exactament com la maquinària genètica produeix un organisme i en conseqüència, com i en quin grau determina una part de la seva conducta. Malgrat els nombrosos avenços experimentats durant les últimes dècades, la genètica evolutiva centra la seva atenció en l'estudi dels processos interns que governen els canvis observats en el desenvolupament de les diferents espècies (Raff, 1996), i això està molt allunyat de l'estudi de la conducta

social. Per aquest motiu, l'etologia segueix analitzant les causes de la conducta per separat, deixant així poc espai a l'epigènesi, lloc on els caràcters heretats i adquirits es troben i evolucionen conjuntament.

L'epigènesi és el conjunt de processos que permeten el desenvolupament d'un individu. És a dir, com a partir d'un zigot indiferenciat, format per la unió de dos gamets, es desenvolupa un embrió amb una complexa estructura cel·lular i orgànica (Waddington, 1957). Si traslladem aquest concepte al nivell de societat, l'epigènesi social és el conjunt de processos responsable de la construcció del fenotip social. És a dir, com a partir de conductes individuals es desenvolupen societats tan complexes com, per exemple, les observades en els primats. Una comprensió completa de l'estructura social requereix contemplar els mecanismes que intervenen en la formació del fenotip social a nivell individual i social. No obstant això, cal dir que la conducta individual no està determinada exclusivament per factors genètics ja que els processos d'auto-organització són també capaços de limitar l'acció de les pressions selectives i el curs de l'evolució (Kauffman, 1995; Thierry, 1997).

Així doncs, segons la teoria de l'epigènesi els determinants del fenotip social han de trobar-se a nivell genòmic, individual i social. A nivell genòmic, un únic gen pot produir un conjunt d'efectes fenotípics no relacionats (efecte pleiotròpic) i aquests efectes poden generar múltiples correlacions entre diversos caràcters (Price & Langen, 1992). A nivell individual o d'organisme, un únic caràcter pot afectar a diversos trets de l'estructura social. Si diversos individus comparteixen un mateix caràcter, la seva acció iterativa generarà múltiples efectes sobre el grup. Aquesta pleiotropia social pot explicar moltes característiques del comportament que observem en primats. Per exemple, l'interès d'una femella per cuidar a la seva cria pot portar-la a cuidar cries d'altres femelles. Així doncs, les successives alteracions endocrines observades en les femelles amb descendència poden alterar les interaccions entre les femelles d'un grup i modificar-ne l'estructura social (Thierry, 1997). Finalment a nivell social, existeixen deferències individuals en les interaccions socials. És a dir, no tots els individus interactuen exactament de la mateixa manera. Les seves conductes poden reforçar o excloure a un altre individu. En conseqüència, es desenvoluparan certs patrons de conducta en detriment d'uns altres (Thierry, 1997). Així per exemple, experiments efectuats amb grups de macacs demostren que si reunim en un mateix grup individus

juvenils pertanyents a dues espècies diferents (*Macaca mulatta* i *Macaca arctoides*), s'observa un augment molt important de les taxes de reconciliació post-conflicte de l'espècie més despòtica (*Macaca mulatta*), indicant així que hi ha individus que són capaços d'adaptar-se a noves situacions on les condicions de sociabilitat són diferents a les habituals (de Waal & Johanowicz, 1993).

En el context de l'epigènesi social, la hipòtesi de covariació planteja que la variació d'un únic caràcter a qualsevol nivell indueix un conjunt de canvis correlacionats en l'estructura social. Així doncs, es pot predir que la comparació entre les relacions socials observades en les espècies de macacs pot evidenciar variacions consistents a nivell inter-específic (Thierry, 2004).

Per les característiques de les seves estructures socials, els macacs (*Macaca* sp.) són un punt de partida molt adequat per descriure com les societats de primats s'originen a partir d'agregats d'individus. Aquest gènere de primats presenta diversos factors que afavoreixen l'elaboració d'un model explicatiu sobre la seva estructura social: a) tant el *kinship* com l'estructura demogràfica de les diverses espècies de macacs són relativament similars, factor que disminueix el nombre de variables per validar el model, b) els hàbitats de distribució dels macacs no semblen presentar variabilitats ecològiques significatives i, c) presenten una gran varietat dels patrons de gestió del conflicte que no sempre es desprenen de les línies filogenètiques. La confluència d'aquests factors converteixen als macacs en un “experiment natural” particularment apropiat per estudiar les causes i conseqüències de la variació en l'estructura social (Flack & de Waal, 2004).

Donat que la hipòtesi de covariació prediu que la variació en algun caràcter produeix una seqüència de canvis en l'estructura social, cal realitzar una anàlisi de les diverses conductes de competició i de cooperació i les conductes associades al factor de *kinship*. Així doncs, la hipòtesi de covariació té en compte 14 conductes relacionades amb aquests factors (Thierry, 2000). Associats a les conductes de competició trobem els següents paràmetres: el grau d'asimetria (Hemelrijk, 1999), la intensitat d'agressió (Petit et al., 1997), el gradient de dominància (Kawamura, 1965 [1958]), el patró d'herència en els rangs de les femelles (Kawamura, 1965) i el patró de dispersió dels mascles. Associats a les conductes de cooperació trobem: la tendència conciliatòria (Petit et al.,

1997), la taxa d'interaccions afiliatives específiques i el desenvolupament de conductes reductores de la tensió social (Petit et al., 1992). L'exhibició o *display* “*bared-teeth*” (Maestriperi, 1996) i el temperament o conjunt de variables psicobiològiques de cada individu que potencialment poden explicar algunes diferències interespecífiques de la conducta social (de Waal, 1996). Finalment, associats al factor *kinship* trobem aquests paràmetres: la taxa d'interferència en muntres d'immadurs (Matsumura, 1995), el grau de permissivitat de les mares (Maestriperi, 1994), la quantitat de cures al·loparentals i el grau de preferència parental entre les femelles (de Waal & Luttrell, 1989).

L'observació i l'anàlisi d'aquests paràmetres en les diverses espècies del gènere *Macaca* permet classificar-los en quatre categories d'estructura social en funció dels diversos estils de dominància (veure Taula 2.1): “despòtic” (grau 1), “tolerant” (grau 2), “relaxat” (grau 3) i “igualitari” (grau 4).

Naturalment, donada la magnitud i naturalesa d'aquesta hipòtesi integral d'estructura social aplicada als macacs, i ampliable a altres grups de la subfamília Cercopithecinae com per exemple els babuins (Petit et al., 1997) i els mangabeis (Gust & Gordon, 1993), és necessari fer alguns advertiments:

- Les comparacions directes interespecífiques de les conductes només han estat aplicades a un nombre limitat de mostres, per la qual cosa els resultats han de prendre's amb cautela (Hill, 2004).
- Igual que succeeix amb les ordenacions jeràrquiques i altres intents de classificació, l'alineació d'espècies en una escala discreta i bipolar és un constructe idealitzat que no sempre reflecteix la variabilitat observada.
- La variabilitat intraespecífica dificulta la classificació d'algunes espècies, en concret de les espècies situades en rangs intermedis (Thierry, 2000).
- El balanç entre les conductes observades pot estar influenciat per múltiples variacions individuals (per exemple, les diferències degudes al sexe o les condicions de captivitat de la majoria de grups estudiats) (Cooper & Bernstein, 2002; Mallapur, Waran & Sinha, 2005).

- Les dominàncies quantificades en escala ordinal no proporcionen gradients de dominància (Flack & de Waal, 2004) i el fet de trobar jerarquies estables entre els mascles és comú en qualsevol espècie de macacs.
- Existeixen diverses discrepàncies entre els valors presentats per les espècies classificades com a igualitàries (Vehrencamp, 1983). Fins i tot, sorgeixen seriosos dubtes sobre l'existència de qualsevol grup que puguem considerar com a “realment” igualitari.
- El model no reflecteix les variacions estacionals. Els grups de macacs multi-masclle o multi-femella que habiten regions de clima temperat concentren els períodes reproductius en determinades èpoques de l'any i, durant aquest temps, les relacions entre els individus del grup presenten severes alteracions (Oi, 1996).
- Com ja hem esmentat, es tracta d'un model exclusivament qualitatiu i, per tant, no és possible incloure conductes de caràcter qualitatiu en una escala gradual (Wimsatt & Schank, 1988).

Però, malgrat tot, la hipòtesi de covariació és, probablement, el model integral d'estructura social en primats més complet i una eina molt útil per a l'estudi de l'estructura social en la subfamília Cercopithecinae.

Taula 2.1 Classificació dels estils socials del gènere *Macaca* en funció de 14 conductes associades a les relacions socials. Taula adaptada de Thierry (2004).

Grau 1 o despòtic	Grau 2 o tolerant	Grau 3 o relaxat	Grau 4 o igualitari
<i>M. mulatta</i>	<i>M. fascicularis</i>	<i>M. sylvanus</i>	<i>M. tonkeana</i>
1,2,3,4,5,6,7,8,9, 10,11,12,13,14	1,2,3,4,5,6,7,8,9,12, 13,14	2,4,7,8,10,12,13	1,2,3,4,5,6,7,8,9, 10,11
<i>M. fuscata</i>	<i>M. nemestrina</i>	<i>M. silenus</i>	<i>M. maurus</i>
1,2,3,4,5,6,7,8,9, 10,11,12,13	1,2,3,4,5,7,8,9,10,11, 13,14	1,2,3,4,6,8,14	2,4,5,6,8,11
<i>M. cyclopis</i>		<i>M. arctoides</i>	<i>M. nigra</i>
4,8		1,2,3,4,5,6,7,8,9, 10,11,14	1,2,3,4,5,6,7,8, 11
		<i>M. radiata</i>	<i>M. nigrescens</i>
		4,5,6,7,9,10,11,12, 13,14	4
		<i>M. assamensis</i>	<i>M. hecki</i>
		4,7,8	4
		<i>M. thibetana</i>	<i>M. ochreata</i>
		4,7,8,13	4
		<i>M. sinica</i>	<i>M. brunnescens</i>
		4,6,12,13	4

Paràmetres estudiats a cada espècie: (1) Grau d'asimetria en els conflictes; (2) Tendència conciliatòria; (3) Intensitat d'agressió; (4) Exhibició de "bared-teeth"; (5) Gradient de dominància; (6) Taxa d'interaccions afiliatives específiques; (7) Desenvolupament de conductes reductores de la tensió social; (8) Taxa d'interferència en munts dels immadurs; (9) Grau de permissivitat de les mares; (10) Quantitat de cures al-loparentals; (11) Grau de preferència parental entre les femelles; (12) Patrons d'herència de rangs en femelles; (13) Patrons de dispersió de mascles; (14) Temperament.

3. Conducta de competició

Els conflictes entre dos individus sorgeixen quan els seus objectius són incompatibles, bé perquè ambdós individus persegueixen finalitats diferents i un d'ells és capaç de suprimir la consecució dels objectius de l'altre (per exemple, durant el deslletament) o bé perquè ambdós individus persegueixen la mateixa fi però només un aconseguirà l'objectiu final (per exemple, la competició pel menjar).

Segons Nicholson (1954), podem distingir dos models bàsics de competició: l'aldarull i el combat. Els individus que utilitzen l'aldarull tracten de maximitzar l'eficiència en la localització i explotació d'un recurs. Aquesta estratègia s'utilitza quan els recursos que es persegueixen es troben distribuïts de manera molt dispersa i no són econòmicament defensables. En aquests casos no s'observen encontres físics o altres comportaments agressius. En canvi, els individus que usen el combat tracten de monopolitzar el recurs pel qual lluiten. I per això, utilitzen qualsevol tàctica que inclogui manipulació, engany o coerció física. Encara que ampliarem aquest concepte més endavant, hem d'esmentar en aquest apartat que només la competició segons el model de combat pot donar lloc a relacions de dominància entre els individus d'un mateix grup.

Els primers estudis sobre agressió en societats animals van ésser publicats durant la dècada dels anys trenta (Lack, 1939) i tracten sobre conducta territorial, agressiva i sexual en pit-roig (*Erithacus rubecula*). Des de llavors han estat moltes les propostes realitzades per diversos autors per definir el terme agressió. A continuació se'n citen dues, a tall d'exemple:

- a) Hinde (1970) defineix agressió com aquella conducta que un individu dirigeix a un altre podent-li produir danys físics i que habitualment té com a conseqüència l'establiment d'un determinat estatus, un ordre de preferència, o accés a un objecte o distància espacial entre els dos.
- b) Wilson (1980) defineix agressió com un acte físic o amenaça emesa per un individu que té com a objectiu reduir la llibertat o eficàcia biològica d'un altre.

En qualsevol cas resulta evident que l'agressió és una conducta altament costosa per als animals, per aquest motiu un augment en els nivells d'agressió no sempre és la millor opció. Sovint, els beneficis que produeix un combat guanyat poden veure's minvats amb severitat a conseqüència de les ferides produïdes durant el mateix. Segons el model d'optimització de l'agressió (Barash, 1977) “un individu agredirà quan aquesta conducta, en un context intraespecífic de disputa per un recurs, augmenti la seva eficàcia reproductora o bé quan l'augmenti més que si adoptés una estratègia de brega” (veure Figura 3.1). Per aquest motiu, molts dels conflictes detectats en societats animals habitualment es resolen sense agressivitat física (Maynard Smith, 1982).

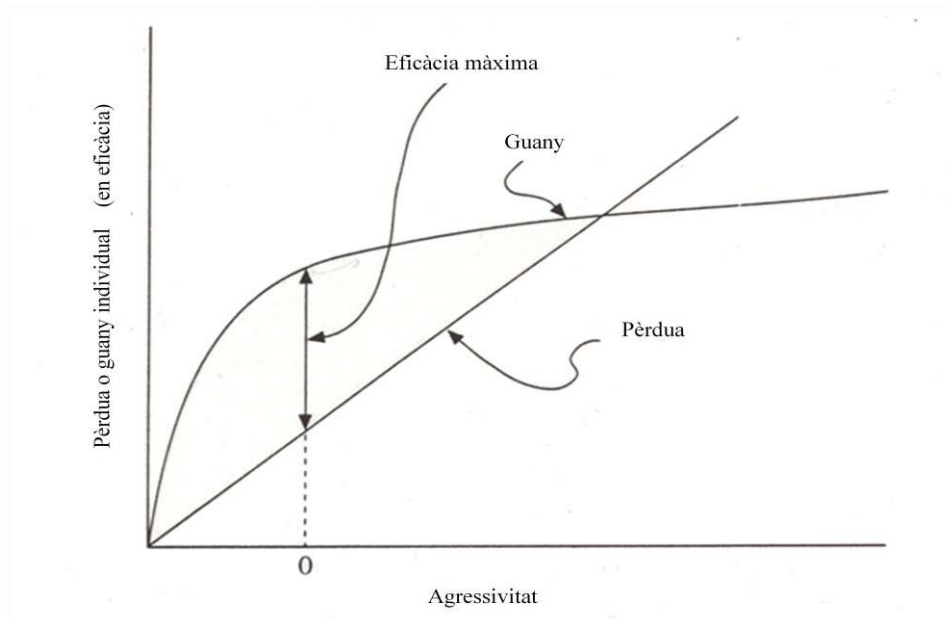


Figura 3.1. Model d'optimització de l'agressió (Barash, 1977). A partir d'un cert nivell d'agressivitat (valor 0), la diferència entre el guany i la pèrdua disminueix i per tant, el risc de l'atacant augmenta i l'agressió pot perjudicar als seus propis parents i als seus adversaris.

D'altra banda, els encontres agonistes diàdics entre dos oponents poden ésser analitzats des de la perspectiva de l'eficàcia biològica i reproductora a nivell individual. En aquest cas, l'anàlisi de la conducta agressiva entre dos o més oponents a través de la teoria de jocs (*theory of games*)¹ (Maynard Smith, 1982) proporciona els resultats més parsimoniosos ja que prediu l'acció dels oponents sense recórrer a processos cognitius d'alt nivell.

Com ja hem esmentat, només la competició segons el model de combat pot donar lloc a relacions de dominància entre els individus d'un mateix grup. Segons diversos autors (per exemple Walters & Seyfarth, 1987), Schjelderup-Ebbe (1922) va ésser el primer investigador a descriure aquestes interaccions en estudis realitzats amb gallines. Aquests estudis, basats en el recompte d'agressions, van demostrar que les disputes entre individus no eren simètriques i va introduir el terme “dominant” per qualificar a l'exemplar guanyador. Però, va ser Zuckermann (1932) el primer a argumentar que la dominància era la pedra angular del sistema social dels primats. En primatologia, el terme dominància ha estat definit de diverses maneres però es podria resumir com el resultat de les conductes d'agressió i submissió entre diversos individus d'un mateix grup al llarg del temps.

Precisament el terme dominància és un dels conceptes etològics que han generat més controvèrsia al llarg dels anys. Una de les principals qüestions tracta de determinar si la dominància és el resultat directe dels atributs individuals o bé reflecteix una propietat relacional entre dos individus. Els autors que defineixen la dominància com a un atribut individual argumenten que la capacitat per dominar als co-específics està determinada per certs atributs com l'edat, l'envergadura o el pes de l'individu (per exemple, Slater, 1986). En qualsevol població aquests atributs presentaran una distribució normal. Per aquest motiu, qualsevol individu capaç de dominar als seus co-específics és més susceptible de trobar-se en la cua positiva d'aquesta distribució. És a

⁽¹⁾ La teoria de jocs és una teoria matemàtica que examina els resultats de les interaccions entre dos o més oponents, el propòsit dels quals és obtenir el màxim benefici propi. En l'àmbit de la biologia evolutiva, la teoria de jocs ha estat utilitzada per analitzar el resultat de les interaccions agonistes i cooperatives entre dos o més individus efectuades en benefici propi (exclusivament en espècies que viuen en grup).

dir, per exemple, ésser l'individu més corpulent del grup. Per contra, altres autors com Hinde (1976) i Chase (1986) defineixen la dominància com el resultat de la comparació entre la relació de dos individus. Així, per exemple, els experiments realitzats en macacs rhesus (*Macaca mulatta*) per Bernstein & Gordon (1980) varen demostrar que els rangs dels individus depenien del context social. Aquests investigadors van introduir progressivament un grup de mascles en un segon grup. Cada setmana introduïen un mascle al segon grup en ordre invers al seu rang de dominància. Un cop introduïts tots els mascles al segon grup, van observar una nova ordenació entre els mascles del primer grup: aquests no mantenien els rangs originals, els quals es distribuïen a l'atzar.

Les dades empíriques revelen que ambdues propostes són en part vàlides ja que els factors determinants de la dominància semblen variar gradualment en funció del context social (Lee, 1994). Així doncs, en un extrem trobem els encontres agressius amb individus desconeguts de la pròpia espècie. En aquest cas la dominància depèn, en gran mesura, dels atributs individuals i pot ser associada a característiques morfològiques que classifiquin als respectius individus en determinats estatus demogràfics (com per exemple, adult/juvenil/infantil) o reproductius (com per exemple, femella receptiva / no receptiva sexualment). I, en l'altre extrem, trobem els encontres agressius generats dins de grups permanents amb una composició social estable. En aquest cas, la dominància depèn del resultat de les relacions que s'estableixen entre individus del grup que ja es coneixen i és independent de les característiques morfològiques d'ambdós contendents. A més a més, a mig camí entre ambdós extrems hauríem de considerar altres factors importants en la determinació de la dominància com el dimorfisme sexual (Fedigan, 1982), l'elecció d'un company reproductor i l'èxit reproductiu (Fedigan, 1982, 1983), els diferents entorns ecològics en el qual es desenvolupa una espècie (Pereira, 1995), l'herència social (Chapais, 1988) i les diferències fisiològiques observades entre mascles dominants i subordinats (Sapolsky, 1993).

En les societats de primats els individus s'enfronten repetidament a oponents familiars o coneguts. Quan això ocorre, el coneixement obtingut de l'oponent en confrontacions anteriors pot condicionar el resultat de la futura interacció, arribant fins i tot a evitar-la si les experiències anteriors van concloure amb resultats negatius.

D'aquesta manera, la interacció agonista repetida amb els mateixos individus permet establir un seguit de relacions anomenades “relacions dominant-subordinat”.

Definim com a “relacions dominant-subordinat” aquelles relacions de llarga durada caracteritzades per una asimetria en la distribució de poder. Aquesta distribució de poder pot ésser mesurada a través del grau d'unidireccionalitat de l'agressió en una díada d'individus enfrontats (de Waal, 1986; Preuschoft, 1999). A més, la formació de “relacions dominant-subordinat” permet gestionar els conflictes socials que apareixen en el grup augmentat la seva eficàcia biològica.

Les asimetries de poder estan condicionades per dos factors diferents. Si els encontres agonistes es produeixen entre dos individus solitaris, les asimetries de poder derivades d'aquests encontres estaran íntimament relacionades amb factors intrínsecs de poder (envergadura, pes, experiència, etc.). En canvi, els factors extrínsecs de poder són el resultat de l'habilitat individual per obtenir el suport de tercers en forma d'aliances. Si aquest suport és sistemàtic pot resultar determinant en la distribució de poder del grup.

Si assumim que els primats coneixen les relacions de poder existents dins dels seus propis grups (Byrne & Whiten, 1988) i són capaços de formar representacions mentals d'aquestes relacions de poder (de Waal, 1986), cada vegada que les asimetries de poder, produïdes per factors intrínsecs i/o extrínsecs, siguin evidents els combats físics entre oponents seran redundants. En conseqüència, podran ésser reemplaçats per un intercanvi de signes unidireccionals anomenats indicadors d'estatus de dominància. Aquesta terminologia va ésser introduïda per de Waal (1986) i distingeix entre: a) els indicadors formals de dominància (exhibicions facials i/o corporals que indiquen tendència a l'agressió o asserció) i b) els indicadors formals de subordinació (exhibicions facials i/o corporals que indiquen tendència a la submissió o fugida). Podem citar alguns dels exemples més habituals en societats de macacs: el moviment repetit d'obrir i tancar les mandíbules sense fer sonar les dents (*silent bared-teeth*) és un indicador de subordinació en *Macaca mulatta*, el simulacre de mossegada (*mock bite*) és un indicador de dominància en *Macaca arctoides* i obrir la boca en forma arrodonida (*rounded-mouth*) és un indicador de dominància en *Macaca sylvanus* (Thierry, 2000).

En canvi, si les relacions de poder entre els membres d'un grup no són tan evidents ni predictibles, els combats per decidir guanyador adquiriran importància i, en conseqüència, no s'observaran tants signes indicadors d'estatus de dominància o de subordinació.

En resum, el grau d'asimetria de poder en un encontre agonista diàdic entre oponents és el resultat de la combinació de factors intrínsecs i extrínsecs. Quan el poder es distribueix asimètricament entre els membres d'un grup de primats, la possibilitat de predir un guanyador és molt elevada, motiu pel qual l'estatus de dominància pot ésser formalitzat a través de l'exhibició unidireccional de signes indicadors d'estatus. Aquest perfil de relació de “dominant-subordinat” s'anomena despòtic. En canvi, quan la distribució de poder entre els membres d'un grup de primats és simètrica, la probabilitat de predir un guanyador és incerta, motiu pel qual s'incrementen les taxes d'agressió esperades i l'exhibició de signes indicadors d'estatus de dominància i/o subordinació variarà en funció del context. Aquest perfil de relació “dominant-subordinat” s'anomena igualitari (Preuschof & van Schaik, 2000).

3.1 Estils de dominància en Cercopithecinae

El terme “estil de dominància” va ésser introduït en l'estudi del comportament animal com a un concepte referit als patrons amb els quals s'expressa l'asimetria en les relacions agonistes en les diferents espècies (de Waal & Luttrell, 1989). Sovint però, s'utilitza per descriure la covariació i maneig del conflicte observada en societats de macacs (Thierry, 2004) i altres espècies de la subfamília Cercopithecinae (per exemple, en babuïns, Pereira, 1988, i en mangabeis, Gust & Gordon, 1994). A continuació descrivim els quatre estils de dominància (Thierry, 2004) citats en l'apartat 2.1:

- **Despòtic:** caracteritzat per l'existència d'asimetries de poder clarament definides i sovint reforçades per agressions físiques severes. Tot i això, les societats amb aquest estil de dominància presenten taxes d'agressió baixes reforçades per freqüents signes formals de subordinació. La possibilitat de predir un guanyador en els diferents encontres agonistes és elevada ja que el sistema social es basa en una jerarquia de dominància lineal molt estricta. Com que les agressions físiques

ajuden a reforçar aquest sistema jeràrquic habitualment es produeixen sobre oponents de menor rang o bé en defensa dels individus més propers a nivell genètic.

- Tolerant: caracteritzat per l'existència d'asimetries de poder clarament definides i sovint reforçades per agressions físiques de moderada intensitat. Presenten signes formals de subordinació i de vegades, també de dominància. En aquestes societats el poder social es concentra en uns pocs individus i es distribueix uniformement sobre la resta. Així doncs, en alguns casos, tots els individus considerats no-dominants gaudeixen, més o menys, del mateix nivell de poder social afavorint l'aparició d'aliances entre ells.
- Relaxada: existeixen relacions formalitzades en algunes díades d'individus amb asimetries de poder clares, però estan reforçades més per exhibicions o *displays* que per agressions severes. La possibilitat de predir un guanyador en els diferents encontres agonistes és difosa ja que, encara que podem observar diferències en la distribució del poder social, aquestes són temporals i oscil·len amb freqüència. En aquest cas, les aliances es produeixen entre els individus més dominants per reforçar la seva dominància.
- Igualitari: rarament s'observen asimetries diàdiques clares entre individus i, en bona part dels conflictes generats no se'n desprèn un guanyador evident. No s'observen diferències en la distribució del poder social ja que contínuament hi ha alternança en els individus dominants.

3.2 Jerarquia de dominància: descripció i mètrica

Com ja hem mencionat, el manteniment a llarg termini de les relacions de “dominant-subordinat” provoca l'aparició d'asimetries en la distribució de poder dins del grup i, a més a més, també provoca l'ordenació dels individus en funció dels seus nivells de dominància o jerarquia (Pattee, 1973; Ahl & Allen, 1996). Així doncs, els individus pertanyents a un grup cohesionat poden ésser classificats en un sistema unidimensional i disposats en una escala ordinal o fins i tot, en una escala d'interval. Podem diferenciar els següents tipus de jerarquies situades en un sistema unidimensional:

- (a) Despotisme: en el qual un individu domina a la resta, que no presenten diferències de rang entre ells.
- (b) Igualitarisme: en el qual tots els individus del grup tenen les mateixes possibilitats de guanyar o perdre un encontre agonista.
- (c) Completament lineal: en el qual els rangs dels membres del grup presenten un distribució lineal.

En els primats el resultat de les relacions de "dominant-subordinat" està relacionat amb molts aspectes de la seva conducta social i per tant, de la seva estructura social. Per aquest motiu resulta molt útil quantificar el sistema jeràrquic. Segons Singh et al. (2003), Murchison (1935) va ésser el primer en plantejar un sistema de quantificació i anàlisi de la dominància. Va ordenar les interaccions socials en termes de categories de temps i espai, i va aplicar tècniques d'anàlisi de covariància per analitzar les dades, demostrant l'emergència de dominàncies lineals al llarg del temps.

De totes maneres, el primer intent sistemàtic de quantificar els rangs i les distàncies entre rangs de les jerarquies de dominància va ésser proposat per Landau (1951) mitjançant la següent equació:

$$h = \left(\frac{12}{n^3 - n} \right) \sum_{a=1}^n \left[v_a - \frac{(n-1)}{2} \right]^2 \quad \text{[Fórmula 3.1]}$$

En l'equació anterior, h és la força o linealitat de la jerarquia, n és el nombre d'individus del grup i v_a és el nombre d'individus dominats per l'individu a . La primera part de l'equació $[12/(n^3-n)]$ s'utilitza com a una constant que fa que el valor d' h se situï entre 0 i 1; quan no existeix cap jerarquia, h val 0 i quan hi ha una ordenació lineal perfecta, h val 1.

Aquest índex suposa que la dominància de l'individu a sobre altres individus es produirà sempre. Però, com ja hem explicat en l'apartat anterior, en molts grups de

primats les interaccions agonistes presenten diferents guanyadors i aquest fet altera les relacions de dominància provocant canvis al llarg del temps. Aquesta suposició adoptada per Landau en el càlcul d'aquest índex provoca un biaix cap a linealitats molt elevades.

Appleby (1983) va realitzar una anàlisi estadística de la dominància en cérvols basada en el càlcul de correlacions per rangs de Kendall, així com en un índex del nivell de jerarquia. Aquest mètode consisteix en confeccionar una matriu sociomètrica en funció de les interaccions de dominància observades en díades d'individus. És a dir, s'elabora una matriu on tant a les files com en les columnes hi trobem els individus del grup (en les files quan actuen com a dominants i en les columnes quan actuen de subordinats) i en les caselles d'intersecció hi trobem el resultat dels diferents encontres agonistes. Si existeix interacció de dominància en una parella, l'individu dominant puntua 1 i el dominat, 0; en canvi si no s'ha observat interacció, ambós individus puntuen ½. Un cop establerta la matriu s'aplica la següent fórmula:

$$d = \frac{[n(n-1)(2n-1)]}{12} - \frac{1}{2} \sum (s_i)^2$$

[Fórmula 3.2]

on n és el nombre d'individus del grup i s_i és el total de la fila i de la matriu, és a dir, la puntuació total obtinguda per l'individu i . Una de les principals objeccions a aquest mètode és que suposa que existeix equiprobabilitat en la direccionalitat de la interacció entre dos individus que en realitat no s'han trobat mai i que alhora poden estar molt allunyats en rang.

Zumpe & Michel (1986) varen proposar un mètode per a calcular rangs en macacs rhesus fonamentat en la suma dels percentatges de les conductes de submissió que rep i les conductes de dominància que emet dividides per 2. Aquest mètode presenta dues objeccions fonamentals. En primer lloc, no pren en consideració les no-interaccions i, en segon lloc, només es limita a ordenar als individus en funció del rang però no proposa cap índex que valori el grau de jerarquia.

Singh et al. (2003) proposen un mètode que combina els tres anteriors i en corregeix els possibles biaxos i, per tant, serà l'empra't en la present recerca. Parteix d'una matriu sociomètrica que proporciona la relació d'encontres guanyats respecte als encontres totals entre totes les possibles díades que es poden donar en el grup. I, a continuació, aplica una modificació de la fórmula de Landau, exposada a continuació:

$$h = \left(\frac{12}{n^3 - n} \right) \sum_{a=1}^n \left[d_a - \frac{(n-1)}{2} \right]^2 \quad [\text{Fórmula 3.3}]$$

$$\text{on } d_a = \sum_{a=1}^n P_a$$

on P_a és la proporció d'encontres guanyats per cada individu a respecte al total d'encontres acumulats d'enfrontar-se un individu amb els demés i, tal i com ens indica la segona part de la fórmula, d_a és el sumatori de les P_a parcials de cada individu a . Arribats a aquest punt, trobem la principal diferència respecte a la fórmula d' Appleby (1983), ja que els valors de d_a es calculen aquí de manera que s'evita el problema de les no-interaccions. Aquests nous valors s'anomenen d_{aa} i només es calcularan si s'observen díades sense interacció. Es calculen incorporant els valors esperats assumint que totes les jerarquies tendeixen a ésser lineals ($d_{aa} = d_a + 0.5$). A continuació, els valors d_a (o, si s'escau d_{aa}) es divideixen per n (nombre d'individus del grup) i s'obtenen les corresponents puntuacions z (taula de la distribució normal aculmulativa). Finalment, per construir l'escala d'interval que ens indicarà les diferències de dominància entre els individus i el seu rang, s'agafa el valor z més baix i se'l considera com a zero arbitrari i es sumen, successivament, la resta de valors z (exemple d'aplicació d'aquest mètode a la Taula 7.8).

Així doncs, l'aplicació d'aquest mètode ens permet establir les diferències quantitatives existents entre els valors de dominància presents entre els individus d'un grup i establir-ne el rang jeràrquic ordenant els individus de major a menor (com més alt és el valor de dominància, més alt és el rang jeràrquic).

3.2.1 Jerarquia de dominància en Cercopithecinae

Com ja hem mencionat en apartats anteriors, donades les diferències existents entre els diferents estils de dominància presents en el grup dels macacs, i ampliables a la resta de les espècies de la subfamília, els Cercopithecinae presenten diferents models de jerarquia. Donat que la majoria d'aquestes espècies mostren jerarquies estables entre els mascles, les principals diferències es produeixen a nivell de les matrilineïes. D'aquesta manera, les espècies classificades com a despòtiques presenten jerarquies de dominància matrilineals molt pronunciades i altament linealitzades. En aquestes jerarquies les diferències de rang entre els individus pertanyents a un mateixa línia materna són molt petites i les femelles ocupen posicions jeràrquiques situades just per sota de les seves mares i just per sobre de les seves germanes grans (Kawamura, 1958).

Molts estudis realitzats en diferents espècies classificades com a despòtiques així ho confirmen (per exemple, a *Macaca mulatta*, de Waal, 1991; i a *Macaca fuscata*, Singh et al., 2003). En canvi, a mesura que augmenta el grau de tolerància i la dominància observada en el grup és més igualitària, les estructures jeràrquiques també perden rigidesa i linealitat. Així doncs, per exemple en societats de macacs de Sulawesi, la majoria d'encontres agonistes són bidireccionals; això vol dir que molts atacs són contraatacats i, en conseqüència, les diferències entre els rangs jeràrquics s'escurcen i, fins i tot, s'intercanvien amb certa freqüència (per exemple, Berstein et al., 1983; Matsumara, 1991). A mig camí hi trobem una col·lecció d'espècies que presenten diferents graus de rigidesa en les estructures jeràrquiques. Així per exemple, estudis realitzats en macacs lleó (*Macaca silenus*) proposen traslladar aquesta espècie al grau de dominància despòtica o tolerant (actualment, se'ls classifica com a espècie de dominància relaxada) precisament per la forta linealització observada en la seva jerarquia (Singh et al., 2006). En canvi, en estudis realitzats en macacs de Berberia (*Macaca sylvanus*), tot i que s'observa una forta jerarquia matrilineal, també cal esmentar que l'adquisició del rang es veu afectada per la corpulència dels membres de les diferents famílies. I, contràriament al que succeeix en altres macacs, les filles petites no ocupen rangs jeràrquics superiors al de les seves germanes grans (Paul & Kuester, 1987). Una altra varietat en el sistema jeràrquic és l'observada en mangabeis

(*Cercocebus atys lunulatus*), on els sistemes de jerarquia matrilineal només es mantenen durant els primers tres anys de vida de les cries. Quan aquestes són adultes es perd la matrilinealitat i el grup adopta estils de dominància més relaxats (Gust & Gordon, 1993 i 1994).

En resum, en les societats de primats, la interacció agonista repetida entre els individus d'una mateixa comunitat provoca l'aparició de relacions de "dominant-subordinat". La distribució d'aquestes relacions dins del grup ens permet classificar-los en funció de l'estil de dominància, diferenciant entre societats despòtiques i societats més relaxades o igualitàries. A més a més, mitjançant la quantificació dels encontres agonistes diàdics podem establir l'ordenació jeràrquica existent entre els membres d'un grup. Per últim, cal esmentar que la versatilitat d'estils de dominància observada en la subfamília Cercopithecinae, així com els diferents tipus de jerarquies presents en aquesta subfamília, la converteixen en un model biològic adequat per a l'estudi de les conductes de competició.

4. Conducta de cooperació

En les societats de primats podem diferenciar un ampli repertori de conductes relacionades amb la cooperació: crits d'avís en presència de possibles depredadors, defensa col·lectiva del territori, defensa col·lectiva envers possibles depredadors, repartiment del menjar, ús d'espais comuns durant el període del menjar i la formació d'aliances. Encara que potser el comportament cooperatiu més representatiu en primats és la conducta d'esplugar o neteja corporal (*grooming*). A més a més, es tracta de la conducta cooperativa observada amb més freqüència en els grups de primats establats en captivitat.

Veà et al. (p. 244, 1999) van descriure en profunditat aquesta conducta: “El comportament de *grooming* inclou tot tipus de cures i atenció a la superfície del cos (pelatge, pell o plomes) executat cap al propi individu (*autogrooming*) o cap als seus co-específics (*allogrooming*). Consisteix en una precisa i coordinada manipulació de la superfície corporal (pelatge i pell), incloent algunes vegades els llavis i la llengua.” (En el present estudi utilitzarem el terme *grooming* com a sinònim d'*allogrooming*).

La conducta de *grooming* ha estat àmpliament estudiada per diversos autors adjudicant-li diferents funcions. La funció més evident és la higiènica. En moltes espècies de primats, la demanda de *grooming* està associada a zones del cos poc accessibles. És a dir, quan els individus demanen un company per a una sessió de *grooming*, en moltes ocasions ho fan per a zones del cos molt específiques i d'accés limitat. Així, un estudi realitzat en *Cercocebus atys lunulatus* va demostrar que més del 50% de les demandes de *grooming* estaven relacionades amb la zona ano-genital, seguides per la base de la cua, la cara i la part superior del llom. Naturalment, la manipulació de l'àrea ano-genital entre mascles i femelles, a part d'ésser una zona de difícil accés, pot estar involucrada en la conducta sexual però, a priori, aquestes dades són compatibles amb la funció higiènica (Pérez & Veà, 2000).

La conducta de *grooming* també està implicada en processos de reducció de l'ansietat, la tensió i l'estrès. L'anàlisi retrospectiva de la literatura primatològica realitzat per Terry (1970) va demostrar que la conducta de *grooming* està associada a la

presència de diferents esdeveniments que amenacen la integritat del grup (com per exemple, lesions o ferides, l'activitat sexual, els naixements o bé les posicions dominants en les jerarquies) com a reductor de la tensió generada i restaurador de la integritat del grup. En aquest context, la conducta de *grooming* també està relacionada amb la formació de lligams o relacions socials dins del grup. Estudis realitzats amb caputxins (*Cebus olivaceus*) van mostrar que les sessions de *grooming* implicades en la reducció de l'estrès o d'apaivagament eren curtes i no recíproques. En canvi, les sessions de *grooming* relacionades amb l'afiliació o formació de relacions dins del grup eren més llargues i recíproques (O'Brien, 1993). Una altra de les múltiples funcions associades a la conducta de *grooming* és la capacitat per reconciliar i reparar relacions socials després de conflictes agonistes (Arnold & Aureli, 2006).

Finalment, en relació amb als processos implicats en la conducta de *grooming* hem d'esmentar la teoria de mercats biològics (*biological market theory*) proposada per Noë & Hammerstein (1995). Aquesta teoria involucra a la conducta de *grooming* en complexos processos de reciprocitat i intercanvi, en els quals els individus són capaços de recordar a qui realitzen *grooming*, de qui el reben i durant quant temps, comptabilitzant així una espècie de “marcador mental” en el qual el *grooming* s'utilitza com a moneda de canvi. En aquest context, cal comentar l'elevada sofisticació cognitiva que implica l'aplicació d'aquesta teoria.

4.1 Model de *grooming* social

Segons Seyfarth (1977), el *grooming* és la conducta d'intercanvi més comú entre els primats adults, convertint-se en el punt de partida ideal per generar models d'interacció i d'estructura social relacionats amb el marc conceptual d'estructura social proposat per Hinde (1976), on l'atracció entre individus és una característica essencial.

Una de les metodologies més utilitzades per detectar aquesta atracció entre individus és l'observació i el registre de la freqüència de proximitat o de conducta no agonista, assumint que les observacions realitzades reflecteixen directament el grau d'atracció entre els individus. De vegades però, els estudis realitzats emprant exclusivament aquesta metodologia poden resultar contradictoris. Així doncs, trobem

estudis realitzats amb babuins sagrats (*Papio hamadryas*) (Kummer, 1968) i babuins gelada (*Theropithecus gelada*) (Dunbar & Dunbar, 1975) que evidencien suposades diferències en les estructures socials d'espècies les quals, donada la seva proximitat taxonòmica i ecològica, no haurien d'ésser significatives (Vailt, 1977).

En un esforç per superar els límits de la metodologia basada en obtenir la freqüència de proximitat, Kummer (1975) i Vailt (1977) varen dur a terme estudis on es combinaven registres de la conducta individual en situacions de grup i en díades aïllades. Els resultats varen demostrar que el grau d'atracció entre individus era diferent en funció del context, assenyalant que la causa d'aquestes diferències es trobava en la inhibició d'algunes interaccions socials entre díades d'individus quan estaven en grup.

Seyfarth (1977) estudia la relació entre atracció interindividual, competició i estructura social mitjançant l'elaboració de models matemàtics simples de xarxes socials, que permeten reproduir les característiques essencials de les xarxes de *grooming* observades en femelles de diverses espècies de Cercopithecinae. El model de *grooming* social de Seyfarth assumeix les següents premisses:

1. En quant a la funció del *grooming*: aquest assumeix funcions higièniques i de suport en la formació de coalicions o aliances d'atac.
2. En quant a l'elecció dels companys de *grooming*:
 - (a) L'atracció d'un individu està determinada pel benefici potencial que pot oferir. Per tant, les femelles seran més o menys atractives per a les altres femelles en funció del seu rang.
 - (b) Les femelles seran triades en funció de la quantitat de temps que passin interactuant amb altres femelles de rang elevat.
 - (c) La competició intragrupal forçarà la formació de diferents aliances, les quals seran un factor determinant en la distribució i selecció de companyes de *grooming*.

3. En quant a la distribució de *grooming* ofert i rebut:
 - (a) Rebre *grooming* sempre és més profitós que oferir-lo, però donar *grooming* serà una bona opció quan el rang jeràrquic de la companya sigui més elevat que el propi.
 - (b) En qualsevol interacció la femella de rang més alt serà més atractiva que la seva companya de més baix rang.
 - (c) Si la interacció entre dues femelles és més freqüent, la femella de rang inferior haurà d'oferir més *grooming* que la seva companya.
 - (d) Quan les femelles presentin rangs similars, les diferències d'atractiu entre femelles seran mínimes. Per aquest motiu, el *grooming* tendirà a ésser recíproc quan les femelles ocupin rangs adjacents.
 - (e) Com que les conductes de competició estan determinades pels rangs jeràrquics dels individus i simultàniament, els rangs jeràrquics afecten sobre els processos de reciprocitat del *grooming*, aquestes també afectaran al total del *grooming* ofert i rebut.

Comptant que aquest model no pretén descriure la distribució del *grooming* observat en un grup de primats en un moment concret, sinó que més aviat intenta il·lustrar els resultats de la conducta que tenen lloc a llarg termini, del model de *grooming* social de Seyfarth se'n deriva que les femelles intenten maximitzar el benefici en les seves interaccions amb altres co-específiques. Aquests intents per maximitzar el benefici provoquen que els individus siguin atractius en relació directa als seus rangs i aquestes diferències en els nivells d'atracció combinades amb la competició generen la distribució de *grooming* observada. A més a més, el model afegeix algunes variacions o modificacions per afrontar situacions específiques. Així per exemple, inclou variacions relacionades amb el temps dedicat a la interacció de *grooming*, variacions relacionades amb la preferència cap a individus propers genèticament i variacions relacionades amb el naixement de cries dins del grup.

D'aquest model en resulten tres idees principals: a) es produeix una atracció vers als individus de rang elevat; és a dir, les femelles de rang elevat reben més *grooming* del que ofereixen; b) es produeix una atracció vers la descendència i els parents; i c) l'atracció vers als individus de rang elevat i l'atracció vers als parents actuen simultàniament. Així doncs, el model de *grooming* social proposat per Seyfarth il·lustra com principis relativament simples governen la conducta dels individus i poden ésser utilitzats per explicar aspectes complexos de l'estructura social dels primats.

Tot i que la major part dels supòsits plantejats per Seyfarth han estat confirmats per diferents estudis (per exemple, Hemelrijk 1990; Schino, 2001), una meta-anàlisi dels resultats d'un conjunt d'estudis realitzats en 14 espècies de primats permet adonar-nos d'algunes discrepàncies. Les dades empíriques indiquen que no existeix relació entre el rang i el grau de preferència parental, que la relació entre el rang i la preferència parental està afectada per la mida del grup i que els efectes de l'atracció vers als individus de rang elevat i l'atracció vers als parents no són additius. Aquests estudis suggereixen que l'intercanvi de *grooming* i el recolzament en conflictes agonistes forma part d'un sistema recíproc d'altruisme i emfatitzen el potencial de la meta-anàlisi per a minimitzar l'efecte de la mida en grups petits (Schino, 2001).

4.2 Reciprocitat i intercanvi: descripció i anàlisi estadística

El concepte de reciprocitat ens indica que la proporció amb la qual un individu interacciona amb un altre depèn de la història prèvia d'interaccions dins de la pròpia comunitat (Whitehead, 2008). L'intercanvi recíproc de beneficis (Trivers, 1971) és un mecanisme a través del qual aparentment han evolucionat les conductes cooperatives. Bertram (1982) recomana aplicar el terme "altruisme recíproc" només quan es tracta de bescanviar conductes semblants, com ara menjar a canvi de menjar, socors a canvi de socors (Trivers, 1971) o bé ajuda en la lluita a canvi d'ajuda en la lluita (Packer, 1977). Així doncs, i d'acord amb aquest marc conceptual, en la present investigació el terme reciprocitat es referirà al bescanvi de conductes socials similars i el terme intercanvi es referirà al bescanvi de diferents tipus de conductes socials (com per exemple, ajuda en la lluita a canvi de rebre *grooming*).

En l'estudi a nivell de grup de totes les díades d'individus, la reciprocitat pot ésser enfocada de dues maneres, d'acord amb dos models, anomenats actor-reactor i actor-receptor (Hemelrijk, 1990). Sota el model actor-reactor, els individus que fan d'actor ofereixen proporcionalment més del que rebran dels reactors. Així per exemple, l'individu A ofereix molta més conducta social a un individu B i, en canvi, aquest no ofereix més a A del que ofereix a qualsevol altre membre del grup. D'altra banda, sota el model actor-receptor, un individu ofereix més conducta social a aquell individu del qual en rep més. És a dir, cada individu compara el que ofereix a cada company en relació a allò que en rep.

Ambdós models semblen similars però difereixen en dos factors importants: en la facilitat d'ús i en l'assumpció que se'n fa dels diferents processos cognitius que requereixen els individus per executar-los. Hemelrijk (1990) va demostrar que el model actor-receptor s'adapta millor a les dades reals i, a més a més, requereix d'una habilitat cognitiva inferior. Aquest model assumeix que cada animal és capaç de fer un seguiment d'allò que rep de cada company. És a dir, segons aquest model un individu A emetrà a un individu B tanta conducta social com prèviament l'hagi rebut de B. En canvi, el model actor-reactor assumeix que cada animal hauria de tenir coneixement de l'estat de terceres relacions entre els membres del grup. És a dir, per saber quanta conducta social ha d'emetre A sobre B, l'individu A hauria de saber amb certesa quanta conducta social han intercanviat B i C, per assegurar-se d'emetre menys conducta social a B de la que li ha proporcionat C. Per tant, en la present investigació prendrem el model actor-receptor com el model de referència per explicar els processos de reciprocitat/intercanvi.

En aquest context, podem distingir diferents tipus de maneres d'estudiar el processos de reciprocitat/intercanvi. En l'exemple de la Figura 4.1a, els individus no ofereixen exactament la mateixa quantitat de conducta social que reben. Aquest tipus de reciprocitat s'anomena "relativa" (Hemelrijk, 1990). En l'exemple il·lustrat en la Figura 4.1a, l'individu A rarament emet conducta social vers el seus companys i, en canvi, els individus B i C emeten conducta vers la resta dels seus companys unes 10 i 20 vegades més per individu, respectivament. Aquesta variació individual correspon a unes freqüències d'interacció social realistes. Per exemple, cada mascle de ximpanzé realitza

sessions de *grooming* amb una durada característica en funció de la posició social i del rol dins del grup (Simpson, 1973).

Pot succeir que els individus realitzin processos de reciprocitat/intercanvi d'una manera més exacta: cada individu podria retornar la mateixa quantitat (en termes de freqüència o de durada) que rep. Aquest tipus de reciprocitat s'anomena "absoluta" (Hemelrijk, 1990) i és esperable quan les diferències en les tendències o capacitats dels individus no són importants (veure Figura 4.1b). Es tracta d'un cas especial de reciprocitat relativa on la proporció d'intercanvi de conductes entre individus és 1. Aquest tipus de reciprocitat pot donar-se en comunitats on és produeix una alternança constant d'intercanvis entre les diferents díades durant llargs períodes de temps (com per exemple, en l'estratègia "tit-for-tat" descrita en la teoria de jocs; Axelrod & Hamilton, 1981). L'existència de reciprocitat absoluta implica l'existència de reciprocitat relativa, però no necessàriament al contrari.

A més a més, pot donar-se el cas d'individus que desenvolupin processos de reciprocitat "qualitativa" en forma de sí o no (Hemelrijk, 1990) (veure Figura 4.1c). En aquest cas, la durada o la freqüència exactes de l'emissió de la conducta no són importants, només cal determinar si s'ha produït interacció o no. Aquesta informació pot ésser útil quan la durada o la freqüència de la conducta no en reflecteixen el seu cost. Així per exemple, pot succeir que proporcionar ajuda en la lluita a un company enfrontat a un individu de rang molt elevat sigui molt més costós que ajudar-lo quan s'enfronta a un individu de baix rang. En aquest cas, quan no disposem d'informació sobre el cost de la conducta, una valoració a l'engròs en forma qualitativa pot ésser d'utilitat. Al contrari del que succeeix amb els processos de reciprocitat absoluta, la reciprocitat qualitativa no implica l'existència de reciprocitat relativa.

CONDUCTA DE COOPERACIÓ

		Receptor		
		A	B	C
Actor	A	x	2	3
	B	11	x	13
	C	21	22	x

(a)

		Receptor		
		A	B	C
Actor	A	x	1	2
	B	1	x	3
	C	2	3	x

(b)

		Receptor		
		A	B	C
Actor	A	x	1	0
	B	1	x	1
	C	0	1	x

(c)

Figura 4.1 Tres tipus de reciprocitat del model actor-receptor a nivell de grup, corresponents a 3 individus. a) Reciprocitat relativa; b) reciprocitat absoluta; c) reciprocitat qualitativa. Les freqüències mostrades són imaginàries. Adaptació de Hemelrijk (1990).

Sota aquesta perspectiva, els processos de reciprocitat poden ésser caracteritzats en general com de reciprocitat relativa i les relacions entre els diferents individus no haurien d'ésser analitzades aïlladament díada a díada. El què sí podem analitzar són les interaccions observades d'un individu amb la resta de companys. Així per exemple, podem analitzar la correlació existent entre les freqüències de *grooming* que l'individu

D ha emès i ha rebut dels seus companys (en ombrejat a la Figura 4.2). En aquest cas, el coeficient de correlació entre el *grooming* emès i el rebut és $r = -0.37$. Aquest valor ens indica que com més *grooming* emet a un company menys en rep per la seva part i *viceversa*, fet que evidencia la manca de reciprocitat actor-receptor de la conducta de *grooming* per aquest individu en particular. Si transformem les dades i només considerem els rangs dels individus per a l'emissió o recepció de *grooming*, el coeficient de correlació per rangs d' Spearman és $r_s = 0.0$; de nou no tenim evidència de reciprocitat.

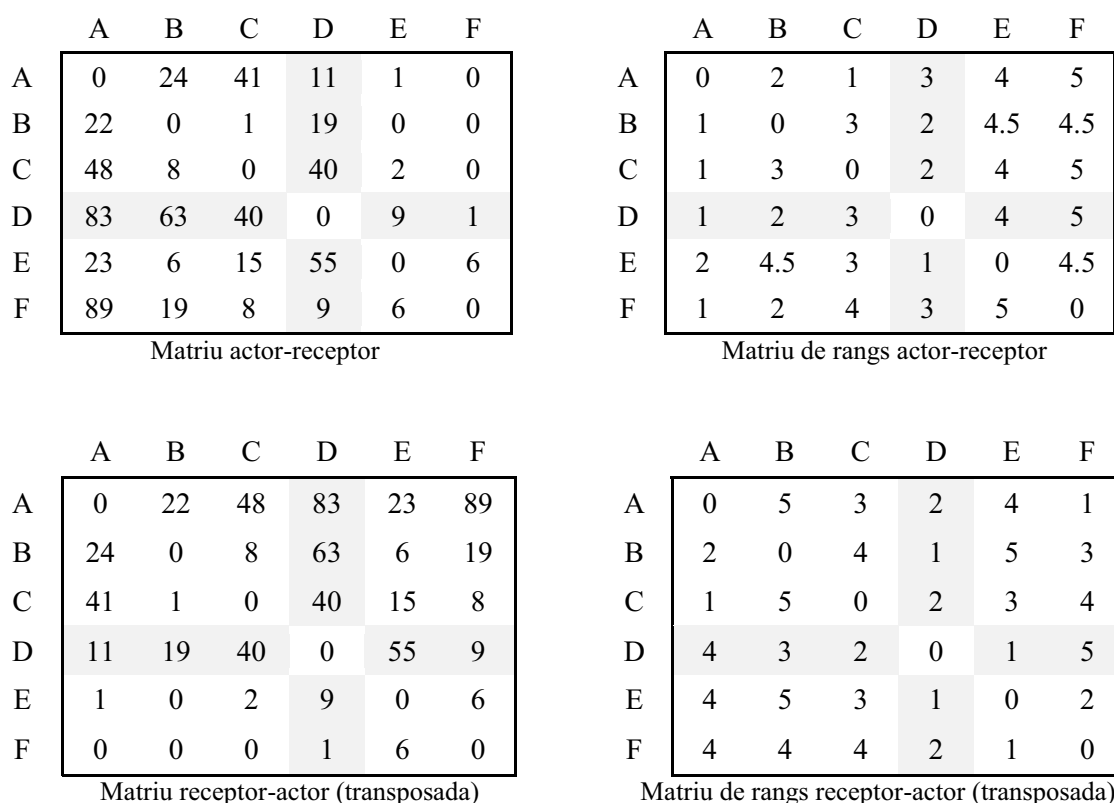


Figura 4.2 Freqüència de conducta de *grooming* (Vervaecke et al. 2000) d'un grup de sis bonobos (*Pan paniscus*) en captivitat. Matrius actor-receptor (original i transposada) i matrius de rangs (original i transposada). Adaptació de Whitehead (2008).

Si pretenem fer un anàlisi d'aquestes dades a nivell de grup, és a dir analitzant tots els individus simultàniament, podem utilitzar la variació de la prova de Mantel (veure Figura 4.3) proposada per Hemelrijk (1990). L'idea bàsica és comparar la matriu actor-receptor amb la seva matriu transposada (receptor-actor). Si existeix reciprocitat, els valors elevats de la matriu actor-receptor haurien de correspondre als valors elevats de la matriu receptor-actor, així doncs quan els nivells d'interacció en una diada

d'individus és elevada en una direcció també ho hauria d'ésser en l'altra. La relació entre la matriu d'interacció actor-receptor i la seva transposada es pot avaluar mitjançant la prova de Mantel (Hemelrijk, 1990)(veure Figura 4.3), on valors significativament positius del coeficient de correlació entre matrius indiquen reciprocitat. Tot i això, tal i com especifica Hemelrijk (1990), és possible utilitzar una variant de la prova de Mantel, la prova R_r , en la qual les matrius a comparar (matriu actor-receptor i la seva transposada) es substitueixen per les corresponents matrius de rangs en files (veure Figura 4.2). En aquest cas, la correlació entre ambdues matrius de rangs aplicant la prova R_r és 0.12, mostrant una reciprocitat moderada dins del grup pel que fa a la conducta de *grooming*, que no podriem observar analitzant un sol individu aïlladament.

A més a més, Hemelrijk (1990) introdueix altres variants més apropiades per analitzar la reciprocitat. Suggereix la possibilitat d'utilitzar un coeficient anàleg al coeficient de correlació de rangs de Kendall, la prova Tau- K_r , que podria substituir la prova R_r per avaluar la reciprocitat entre dues classes diferents d'individus (per exemple, reciprocitat entre mascles i femelles). Tot i això, el test Tau- K_r també s'utilitza freqüentment per analitzar processos de reciprocitat en conducta de *grooming*, unidireccionalitat d'agressió i intercanvi de diferents conductes entre els individus d'un mateix grup (Puga-González et al., 2009). Valors de correlació Tau K_r significativament positius indiquen reciprocitat entre els individus d'un grup considerant una o diverses conductes socials. En canvi, valors de correlació Tau- K_r significativament negatius indiquen que hi ha individus que ofereixen més conducta social cap individus dels quals no en reben. Donada la versatilitat d'aquesta prova de reciprocitat Tau- K_r , la present investigació la utilitzarà per a realitzar l'estudi de conductes recíproques, tant en les dades obtingudes de l'estudi naturalista com en l'estudi de simulació informàtica.

La **prova de Mantel** (1967) es basa en calcular la correlació entre una matriu de distàncies o de similituds (X) i la seva transposada (Y). La hipòtesi nul·la postula que les distàncies/similituds entre les variables de la matriu transposada Y no estan linealment correlacionades amb les corresponents distàncies/similituds de la matriu original X . Per tant, aquesta prova avalua si l'associació (positiva o negativa) entre les matrius difereix de la que hauríem d'esperar per atzar.

L'estadístic de la prova de Mantel (Z_m) es calcula mitjançant la suma dels productes casella a casella dels valors existents en les dues matrius de distàncies/similituds, excloent la diagonal principal, que conté valors trivials (0 en el cas de matrius de distàncies i 1 en el cas de matrius de similituds).

$$z_m = \sum_{ij} X_{ij} Y_{ij}$$

[Fórmula 4.1]

on X_{ij} i Y_{ij} són els elements de les matrius X i Y . El coeficient estandarditzat de Mantel s'anomena r_m i presenta valors entre 1 i -1.

Per avaluar la significació d'aquest estadístic s'utilitza una prova de permutació en la qual els elements d'una de les dues matrius es reordenen a l'atzar moltes vegades i en cadascuna es calcula una Z_m . El valor p de la Z_m observada s'estima com la proporció de les Z_m obtingudes a les successives permutacions que són iguals que o superiors a la Z_m observada.

Figura 4.3 Breu explicació de la prova de Mantel.

4.2.1 Reciprocitat i intercanvi en Cercopithecinae

Com hem explicat anteriorment (apartat 4), la conducta cooperativa de *grooming* no només està relacionada amb funcions higièniques o reductores de la tensió social, també s'associa amb funcions relacionades amb la formació de vincles entre individus, afavorint la cohesió social dins del grup. En aquest context trobem diverses referències en l'àmbit de la primatologia que assenyalen el *grooming* com a una de les principals conductes implicades en processos de reciprocitat i intercanvi.

La majoria de femelles pertanyents a espècies de la subfamília Cercopithecinae són fil·lopàtrides, és a dir, resideixen al grup on han nascut durant tota la vida. Aquest fet afavoreix la formació de sistemes jeràrquics basats en matrilineïes que presentaran diferents característiques en funció de l'espècie (veure apartat 3.2.1). Paral·lelament, el fet que les femelles nascudes a un mateix grup visquin juntes durant tota la vida afavoreix la formació de relacions afiliatives a llarg termini, propiciant l'aparició de processos de reciprocitat i intercanvi dins del grup, on la conducta de *grooming* hi juga un paper fonamental.

Seyfarth (1977) i Thierry (2004) mostren l'existència de reciprocitat en la conducta de *grooming* en gairebé totes les espècies de macacs, amb independència del seu estil de dominància. A més a més, la reciprocitat en la conducta de *grooming* també està documentada en d'altres espècies de la subfamília Cercopithecinae. Citem, per exemple, els estudis de Cheney et al. (2010) en babuïns (*Papio hamadryas ursinus*), els de Schino & Pellegrini (2009) en mandrils (*Mandrillus sphinx*) i els de Chancellor & Isbell (2009) en mangabeis (*Lophocebus albigena*).

Així mateix, com a factor important en els processos d'intercanvi actuant com a cohesionador grupal podem relacionar la conducta de *grooming* i la jerarquia de dominància, tant entre el conjunt de tots els individus del grup com entre els individus més propers en rang. Així doncs, diversos estudis demostren la existència d'una relació positiva (és a dir, els individus amb més rang jeràrquic reben més *grooming* que la resta d'individus del grup) entre la conducta de *grooming* i la jerarquia en espècies de macacs

amb estils de dominància despòtic (per exemple, de Waal & Luttrell, 1989; Schino et al., 1998). En canvi, aquesta relació positiva no es demostra en espècies amb estils de dominància més relaxats o igualitaris (per exemple, Seyfarth, 1977; Castlels et al., 1996).

En resum, la conducta afiliativa de *grooming* juga una paper cabdal en la formació i manteniment de l'estructura social de les societats de primats. El *grooming* està implicat en diversos aspectes de l'activitat social del primat disminuint la tensió social i afavorint la cohesió dels individus dins del grup. Mitjançant el recompte dels encontres de *grooming* diàdics dins d'un grup podem elaborar matrius sociomètriques que ens permetran determinar els nivells de reciprocitat d'aquesta conducta i establir la importància del *grooming* en determinats processos d'intercanvi. A més a més, el fet que les femelles de la subfamília Cercopithecinae resideixin als seus grups natalis durant tota la vida la converteixen en un model biològic adequat per a l'estudi dels processos de reciprocitat i intercanvi relacionats amb la conducta de cooperació de *grooming*.

5. Relacions de parentiu (*kinship*)

Tot i que l'estudi de les relacions afiliatives mitjançant els processos de reciprocitat entre els individus d'un grup representen una bona part de les conductes de cooperació observades en primats, és imprescindible completar aquest estudi amb les relacions de parentiu (*kinship*). El *kinship* és considerat un dels factors més influents en les relacions socials (Hamilton, 1964) i, en conseqüència, cal considerar-lo com a un dels elements vertebradors de l'estructura social en primats.

Hamilton (1964) va demostrar que la direccionalitat de les conductes cooperatives (és a dir, a qui van dirigides) està íntimament relacionada amb la selecció de parentiu (*kin selection*). La selecció de parentiu és el mecanisme evolutiu que afavoreix aquelles conductes que augmenten l'eficàcia biològica inclusiva del donant, la qual depèn de la supervivència dels seus descendents i parents pròxims. Segons Hamilton (1964), per tal que una conducta cooperativa es realitzi, el seu cost c haurà d'ésser inferior als beneficis obtinguts b multiplicats pel coeficient de relació entre actor i receptor r . És a dir, $br > c$, ó regla de Hamilton.

La regla de Hamilton genera dues prediccions generals sobre l'evolució de les conductes cooperatives a través de la via de la selecció de parentiu. En primer lloc, les relacions cooperatives sempre estaran limitades pel coeficient de relació o parentiu, ja que la desigualtat de la regla de Hamilton només s'acomplirà quan $r > 0$. En segon lloc, les conductes cooperatives més costoses s'haurien de restringir als parents més pròxims. Així per exemple, quan $r = 0.5$ (valor del coeficient de relació entre pares i fills o entre germans), els beneficis hauran d'ésser dues vegades superiors als costos per tal d'acomplir la desigualtat. En canvi, quan $r = 0.125$ (valor del coeficient de relació entre cosins), els beneficis hauran d'ésser vuit vegades superiors als costos per tal d'acomplir la desigualtat. En conseqüència, la probabilitat d'amortitzar les despeses generades per una conducta cooperativa és molt superior quan es tracta de parents pròxims.

5.1 Coeficient de relació: definició i mètrica

El coeficient de relació r entre dos individus equival a dues vegades el coeficient de consanguinitat. El coeficient de consanguinitat (o coeficient de parentiu) es defineix com la probabilitat que dos al·lels d'un *locus* escollit a l'atzar pertanyents a dos individus siguin idèntics per descendència. Així doncs per exemple, en sistemes diploides els descendents hereten la meitat del seu genoma d'un dels pares i per tant, tindran un coeficient de relació de 0.5. Si prenem la següent generació, el nou individu heretarà la meitat del genoma d'un dels pares i la meitat del genoma d'un dels avis, en conseqüència el coeficient de relació entre l'avi i el nét serà de 0.25. En general, podem calcular el coeficient de relació com a $r = (1/2)^n$, on n és el nombre de vincles generacionals (Wilson, 1975) (veure Taula 5.1, veure exemple Annex XII)

r	Relació
1	Bessons univitel·lins
1/2	Pares i fills
1/2	Germans de pare i mare
1/4	Avis i néts
1/4	Germans de pare o mare
1/8	Cosins germans
1/32	Cosins segons

Taula 5.1. Alguns exemples de coeficients de relació entre diferents individus d'espècies diploides (suposant la inexistència de consanguinitat entre els pares).

5.2 Reconeixement dels parents

Així doncs, el coeficient de relació és l'element crític que determina el procés adaptatiu en les interaccions socials (Hamilton, 1987). Per tal d'acomplir la regla de Hamilton, els individus han de limitar les conductes cooperatives als parents més propers. En el cas d'espècies on els parents més propers es troben localitzats en zones molt concretes (com per exemple, nius o caus), aquesta localització pot aportar suficient informació per discriminar qui són parents i qui no (Blaustein et al., 1987). Però, per a altres espècies el problema és més complicat. És esperable que l'habilitat per discriminar els parents estigui més desenvolupada en espècies que conviuen en grups socials grans, on l'oportunitat d'efectuar conductes que modifiquin l'eficiència biològica és elevada i on les senyals simples per distingir als parents no són tan efectives com en grups petits (Hamilton, 1987).

Els primats aconsegueixen aquestes tres condicions: a) la majoria de primats viuen en grups socials relativament estables (Smuts et al., 1987); b) participen en una gran varietat de conductes que minven l'eficàcia biològica com per exemple, l'infanticidi (van Schaik & Janson, 2000), severes agressions entre els membres del grup (Silk et al., 1981) i una intensa competició pel menjar (Dittus, 1988); i c) a més a més, els primats viuen durant llargs períodes de temps en grups formats per una barreja de parents i no parents. Així doncs, és esperable que els primats hagin desenvolupat diferents habilitats per reconèixer als seus parents.

Les associacions més properes efectuades durant els primers estadis de vida semblen ésser la base del reconeixement parental en grups de primats (Bernstein, 1991). Aquest tipus d'associacions són un mecanisme eficient per aprendre a reconèixer als parents materns, però no per reconèixer als parents paterns. Diversos estudis s'han ocupat dels mecanismes que podrien estar implicats en el reconeixement de la línia parental, amb resultats molt diversos. Small & Smith (1981) varen mostrar com les mares eren més tolerants amb els infants germans per part de pare que amb la resta de juvenils, fet que podria estar implicat en el reconeixement patern (Walters, 1987). Altres estudis han examinat l'efecte del *kinship* en les preferències reproductives en poblacions en captivitat, demostrant l'existència d'una forta inhibició de l'aparellament entre

individus del mateix llinatge matern i que les femelles eviten tenir fills engendrats pel mateix mascle durant tota la vida (Inouye et al., 1990). Tot i això, molts investigadors estan convençuts que els primats reconeixen amb exactitud els seus parents materns, però no els paterns (Gouzoules & Gouzoules, 1987; Chapais, 1995; Mitani et al., 2000).

5.3 *Kinship* en Cercopithecinae

L'estudi de la importància de la selecció de parentiu en l'evolució de la conducta social en els diferents grups de primats és molt irregular. Existeixen molts estudis sobre els patrons conductuals relacionats amb el *kinship* en espècies del vell món i, en canvi, tenim poca informació sobre espècies presents al nou món o sobre els prosimis. Actualment les tècniques de genètica molecular han escurçat molt els temps necessaris per realitzar els estudis centrats en les genealogies de les diverses espècies però, desafortunadament, aquests són encara molt minoritaris. Així doncs, l'actual coneixement de l'efecte del *kinship* sobre la conducta social es redueix a un petit nombre d'espècies i es limita a aspectes relacionats amb les línies materns.

Els lligams generats pel *kinship* i, més concretament, els observats en les matrilineïes, són fonamentals en les femelles de la subfamília Cercopithecinae. En aquest grup taxonòmic, les femelles romanen tota la vida en els seus grups nats i passen molt temps en contacte amb els seus parents materns cercant menjar, fent sessions de *grooming* i prenent cura dels infants (Gouzoules, 1984; Silk et al., 1981; Walters et al., 1987). En conseqüència, és més probable que proporcionin suport o facin coalicions amb membres de la seva matrilineïa que no pas amb altres individus (per exemple, Bernstein & Ehardt, 1986; Silk, 1982).

Pel que fa a la relació de l'efecte del *kinship* sobre la cerca de menjar encara no disposem de massa informació. Tot i l'existència d'alguns estudis que indiquen que les femelles de macacs són més tolerants amb els seus parents propers durant els períodes de menjar (Belisle & Chapais, 2001), no sembla que el nepotisme present en altres conductes s'observi en els moments en què es comparteix l'aliment (Schaub, 1996).

Sorprenentment, el *kinship* no proporciona protecció en front de les conductes d'agressió, ja que les taxes d'agressió observades són molt més elevades entre els membres de la mateixa matrilinea (Bernstein & Ehardt, 1986; Kurland, 1977; Silk et al., 1981). Bernstein (1991) va suggerir que aquests efectes disruptius sobre l'agressió estarien limitats pel fet que als primats els agrada més efectuar conductes de reconciliació amb els parents materns que amb individus d'altres matrilinees. Aquesta idea reforça l'assumpció que la conducta de reconciliació millora les relacions que han estat malmeses pels conflictes (Aureli & de Waal, 1999).

Diferents línies d'investigació suggereixen que diverses espècies de macacs, babuins i vervets discriminen als receptors de les conductes cooperatives tenint en compte els paràmetres de la regla de Hamilton. Així doncs, diversos estudis demostren que les conductes cooperatives són menys freqüents quan el coeficient de relació entre els individus és més baix (Belisle & Chapais, 2001). De fet, les dades obtingudes en estudis observacionals i experimentals demostren que els macacs no són capaços de discriminar, de forma consistent, quins individus són realment els seus parents quan el coeficient de relació és inferior a 0.125 (Belisle & Chapais, 2001). Aquest mateix efecte té lloc en la formació d'aliances. En aquest context, els primats saben que participen en una conducta que beneficia a un company assumint-ne els possibles riscos que se'n derivin (Bernstein, 1991), però és evident que no totes les aliances impliquen els mateixos riscos ni proporcionen els mateixos beneficis (Widdig, 2000). Així doncs, les femelles assumeixen més riscos per ajudar o formar aliances amb parents propers que no pas amb individus d'altres matrilinees (Chapais et al., 1997).

Així mateix, les diferents matrilinees afecten la construcció i desenvolupament de l'estructura social i, en aquest cas, el suport parental té un efecte directe sobre l'adquisició del rang de dominància en els Cercopithecinae (Chapais, 1992). Així per exemple, en el cas d'espècies amb estils de dominància despòtics, els infants estan protegits per les seves mares en front de les amenaces efectuades per altres individus del grup, especialment per femelles de baix rang. Progressivament, i a mida que es fan grans, els juvenils comencen a guanyar les seus primers encontres agonistes en front de juvenils de més edat, però només quan les seves mares hi són presents. La repetició sistemàtica d'aquest tipus de conducta permet al juvenil més madur guanyar encontres agonístics sense la presència de la seva mare. Aquest procés repetit durant diverses

generacions dóna lloc a les jerarquies de dominància matrilineals que observem en diferents espècies de Cercopithecinae (Chapais, 1992).

En resum, el *kinship* és un factor intrínsec als grups socials de primats que influencia i determina les relacions socials existents dins d'un grup. Així doncs, nombroses conductes cooperatives, com ara el *grooming*, les abraçades o les aproximacions no agonístiques estaran afectades pel grau de parentiu existent entre els individus implicats (Silk et al, 1981; Silk, 2002). En canvi, tot i que és possible que el *kinship* no modifiqui els nivells d'agressió entre els membres del grup, sí és possible que afecti al nivell d'intensitat de l'agressió (Kurland, 1977).

6. Modelatge de la conducta adaptativa

A continuació presentem les característiques bàsiques de l'enfoc teòric en el qual s'inspiren els models conductuals que es desenvolupen en la present tesi, concretament les disciplines de la *vida artificial* i de la *conducta adaptativa*.

6.1 Fonaments de vida artificial i modelatge de la conducta

Segons Farmer & Belin (1992) la recerca de les lleis generals que regeixen la vida s'haurien de fonamentar en el conjunt de propietats que s'enumeren a continuació:

- La vida no és un objecte material, és una configuració en l'espai i el temps, és a dir, la vida és una forma d'organització de la matèria.
- La vida té tendència a l'autoreproducció.
- Els sistemes vius contenen informació sobre ells mateixos (auto-representació).
- La vida prospera amb el metabolisme.
- Existeix una interdependència entre les diferents parts dels sistemes vius; per tant, si en falta alguna de crítica el sistema mor.
- Els sistemes vius mantenen la forma i l'organització i es mantenen estables malgrat les pertorbacions, dins d'uns límits.
- Les poblacions de sistemes vius tenen capacitat d'evolucionar.
- Els sistemes vius responen a estímuls externs, adaptant-se i controlant el seu entorn mitjançant la conducta.

Aquestes propietats conformen el nucli dels principals punts d'interès de la disciplina anomenada *vida artificial* (*artificial life* o *Alife*), el propòsit de la qual és recrear en un medi artificial les conductes exhibides pels sistemes vius amb la finalitat de comprendre'n el funcionament i l'organització (Langton, 1988). Sota la perspectiva de la vida artificial es pot enfocar també l'estudi de la conducta dels organismes. Com aquests interaccionen amb l'entorn que els envolta, del qual en formen part, resulta essencial estudiar la conducta considerant-la com un procés d'adaptació a l'entorn. Una part d'aquest procés d'adaptació està determinat per mecanismes filogenètics, és a dir l'organisme hereta una col·lecció de caràcters essencials que li permetran sobreviure en

aquell entorn, com ja ho varen fer els seus predecessors. Però l'entorn en el qual es desenvolupen els organismes és altament canviant i, en moltes ocasions, imprevisible; per aquest motiu la supervivència d'un organisme depèn sovint de la capacitat d'oferir una resposta ràpida i eficient als canvis produïts en l'entorn, en un procés continu d'aprenentatge.

Els mecanismes implicats en els processos d'adaptació poden ésser estudiats des de l'enfocament de la vida artificial, dins del context del que s'anomena conducta adaptativa (*adaptive behavior*) (Holland, 1995). Segons aquesta, per comprendre gran part de la conducta que observem en els organismes és suficient especificar unes regles simples de funcionament que governen la conducta de cada individu. Aquestes regles, comunes a tots els individus, són executades per cadascun d'ells (a baix) provocant l'aparició, generalment imprevisible, d'un patró de conducta complex en el conjunt de la població (a dalt) que no estava especificat en les regles inicials (Quera, Beltran & Miñano, 2005). L'aparició inesperada d'aquest patró de conducta global s'anomena emergència (per exemple, Darley, 1994); es tracta doncs, d'un enfocament de baix-a-dalt (*bottom-up*) en l'estudi de la conducta. Així doncs, alguns patrons de conducta observats en els organismes poden definir-se com el resultat d'un procés emergent que es produeix quan molts organismes interactuen entre ells en funció d'uniques regles de conducta locals. A la vegada, és un procés descentralitzat (o autoorganitzat) ja que en cap moment és necessari suposar que existeix un individu director de la conducta global. A més a més, tots els organismes actuen simultàniament (o en paral·lel) i el seu nivell d'actuació és local, és a dir, no reben cap mena d'informació sobre el què està succeint en altres llocs i moments allunyats en l'espai i en el temps (Langton, 1988; Farmer & Belin, 1992; Adami, 1998).

Així doncs, des del punt de vista de l'enfocament de la conducta adaptativa, la comprensió d'una conducta està íntimament lligada al descobriment de les regles locals que la determinen. La tècnica més utilitzada en aquest tipus d'estudi és la simulació informàtica, perquè permet implementar les regles conductuals en una plataforma de programació i observar el resultat de la seva execució. Una de les eines de simulació habitualment usada en l'estudi de la conducta adaptativa és la simulació basada agents autònoms (Holland, 1995; Maes, 1997). Els agents autònoms són entitats virtuals que intenten aconseguir algun objectiu en un entorn complex i dinàmic (per exemple:

l'obtenció de menjar). Els agents autònoms presenten determinades propietats sensorials i motrius, executen diverses regles de conducta i es desplacen a través d'un entorn simulat. Segons els principis de la conducta adaptativa que acabem d'enumerar, els agents autònoms actuen localment i de manera independent, són capaços d'obtenir informació de l'entorn i actuar-hi generant l'emergència de conductes complexes autoorganitzades. El conjunt format pels agents i el seu entorn s'anomena micro-món i tant les característiques d'aquests com les regles de conducta (les quals habitualment segueixen aquest format lògic: *si succeeix A, llavors fes B*) són manipulades per l'investigador, creant així les condicions necessàries per a sotmetre a prova les seves hipòtesis de recerca.

Hi ha molts exemples de models basats en agents; a tall d'exemple en desenvoluparem breuement un parell que ens semblen especialment didàctics i representatius i que ens permetran descriure amb detall el funcionament dels models basats en agents autònoms. Per una banda, descriurem un model de tèrmits virtuals (Resnick, 1994), que ens permet exemplificar com es produeixen els processos d'emergència de conductes complexes. Per l'altra banda, descriurem un model capaç de generar moviment col·lectiu, implementat en un programari informàtic anomenat MovAgent (Quera, Beltran & Dolado, 2010), que ens permetrà explicar els mecanismes immersos en la formació i manteniment dels moviments col·lectius coordinats en diferents grups d'animals.

Resnick (1994) proposa un model de tèrmits virtuals que, tot i la manca de referents d'aquest model en el món biològic, és un exemple especialment pedagògic per explicar com és produït l'emergència de conductes complexes partint de la interacció d'elements simples governats per regles de conducta senzilles. Els tèrmits virtuals habiten un micro-món on hi trobem uns elements anomenats "trossos de fusta", que es distribueixen aleatòriament pel micro-món. En el primer moment o temps inicial de la simulació, el conjunt de "tèrmits" també es troben escampats a l'atzar i són capaços de moure's, detectar, agafar, transportar i desprendre's dels "trossos de fusta". En el aquest context, es formalitzen tres regles de conducta que cada tèrmit haurà d'executar:

- Avança en qualsevol direcció fins que trobis un tros de fusta.

- Si et trobes un tros de fusta i ja en portes un, deixa'l anar i continua avançant en qualsevol direcció.
- Si et trobes un tros de fusta i no en portes cap, agafa'l i continua avançant en qualsevol direcció.

A priori, hom podria pensar que aquest conjunt de regles no tindran cap efecte sobre la distribució dels trossos de fusta, i aquests continuaran dispersos en l'espai. Però, després d'executar algunes unitats de la simulació (per exemple, a través del programa *Termites* de la plataforma de programació Starlogo)⁽²⁾ observem que progressivament els trossos de fusta comencen a acumular-se, formant petites piles. Aquestes piles tendeixen a fer-se més grans i finalment, s'observa la formació d'una pila gran i nítida (veure Figura 4.1). Per tant, els trossos de fusta no mantenen la distribució aleatòria inicial, sinó que arriben a formar una única pila, la qual en cap cas estava explícita en les regles de conducta esmentades anteriorment; és a dir, la formació de les piles de trossos de fusta és un procés autoorganitzat emergent. A més a més, cal assenyalar que els tèrmits actuen independentment, sense la presència de cap líder, i que l'estructura global observada és el resultat de les conductes locals efectuades per a cadascuna de les entitats de forma massiva i paral·lela.

⁽²⁾ Starlogo és una plataforma de simulació multiagent desenvolupada pel Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, Massachusetts, amb el suport de la National Science Foundation i el LEGO group. Aquesta plataforma és de lliure distribució i es pot aconseguir a <http://education.mit.edu/starlogo>.

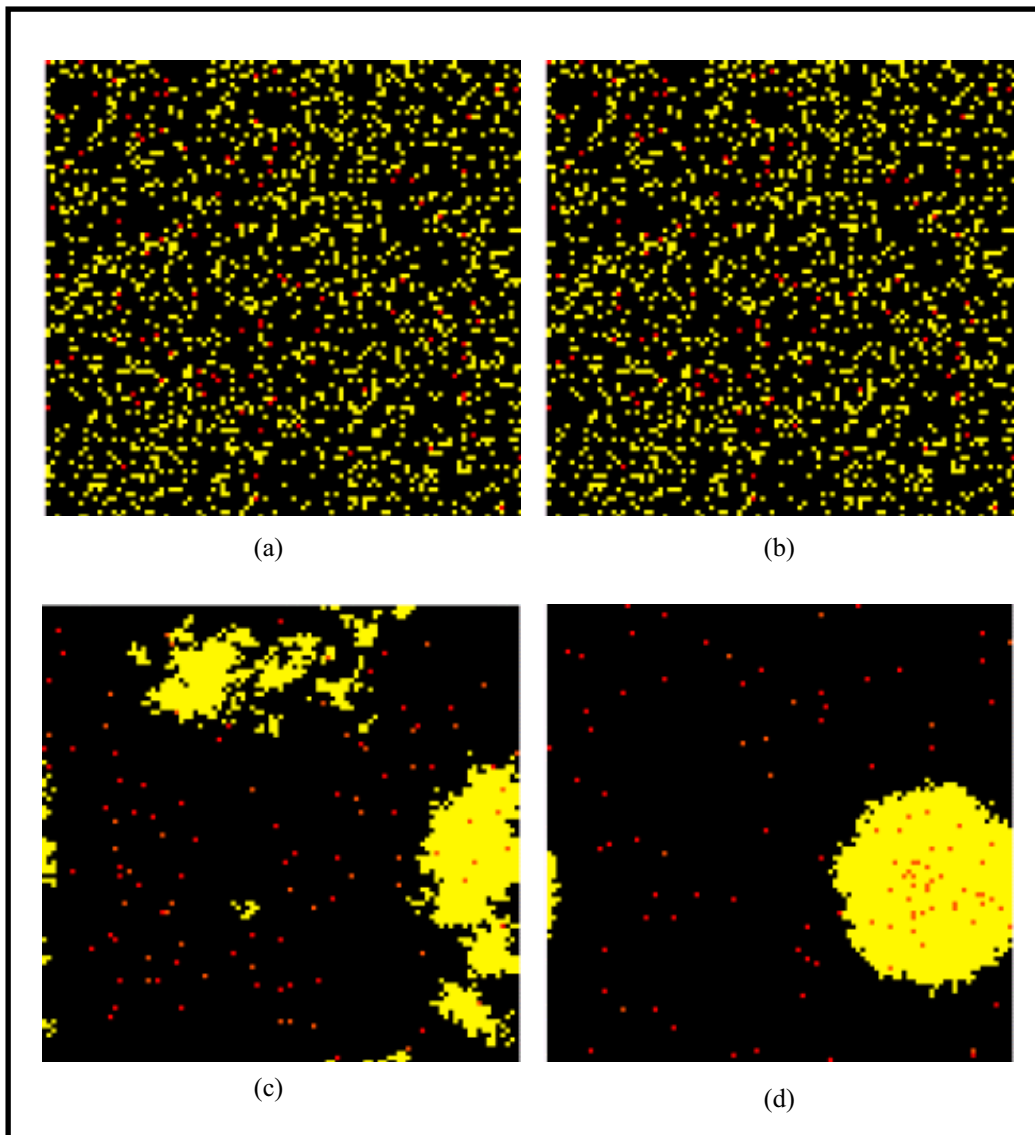


Figura 6.1 Quatre instantànies d'una simulació efectuada amb el programa *Termites* (plataforma de simulació Starlogo) on s'aprecia la formació d'una única pila del trossos de pila (en groc) per part dels tèrmits virtuals (en vermell).

D'altre banda, MovAgent (Quera, Beltran & Dolado, 2010), inspirant-se en el model plantejat per Reynolds (1987), proposa un model capaç de generar moviments col·lectius coordinats (*flocks*) en dues i tres dimensions, utilitzant unes regles de conductes simples. Els moviments col·lectius coordinats s'observen en diferents grups animals, com per exemple les voladisses d'ocells, els bancs de peixos, els eixams d'insectes, els ramats de mamífers herbívors o les multituds humanes. En aquests casos els individus adequen mútuament els seus moviments formant un desplaçament grupal

coherent. Aquest model pretén mostrar com s'originen i es mantenen aquests tipus de moviments.

En MovAgent podem trobar regles de conducta a dos nivells: les regles de síntesi de *flocks* (FSR o *Flock Synthesis Rules*) i el model d'insatisfacció mínima. A continuació mostrem un esquema del funcionament d'aquestes regles (veure Figura 6.2). Els *flocks* o moviments col·lectius coordinats emergiran (en funció dels paràmetres triats per l'usuari) en executar de manera repetida aquestes regles sobre tots els agents. A tall d'exemple, mostrem una seqüència d'imatges extretes del programa MovAgent que exemplifiquen la formació de *flocks* (veure Figura 6.3).

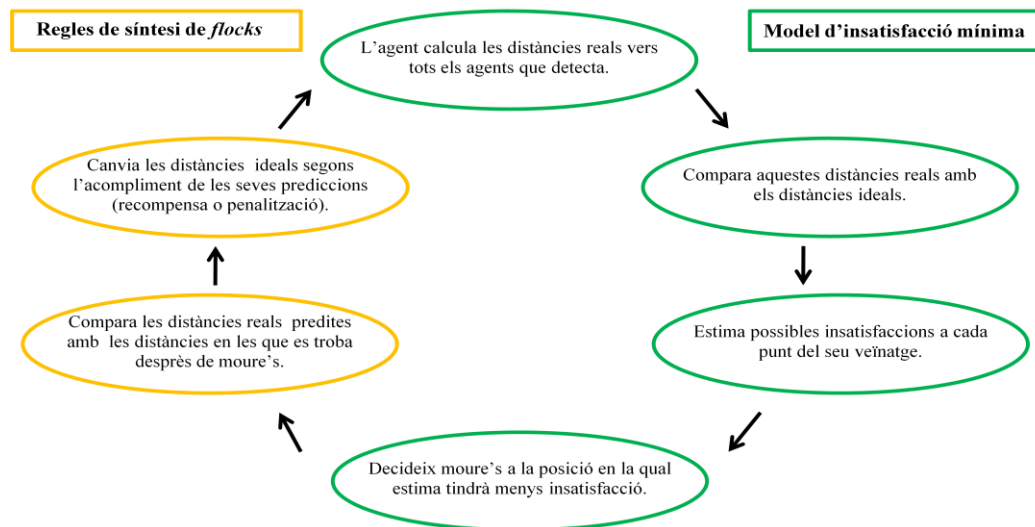


Figura 6.2 Regles de conducta implementades en els agents (MovAgent) (Quera, 2010).

Aquests dos exemples (el model de tèrmits virtuals de Resnick i el programa MovAgent) ens han permès descriure el funcionament dels models basats en agents autònoms explicant, per una banda, l'emergència de conducta i, per l'altra, com s'originen i es mantenen patrons de conducta complexa observats en diverses espècies.

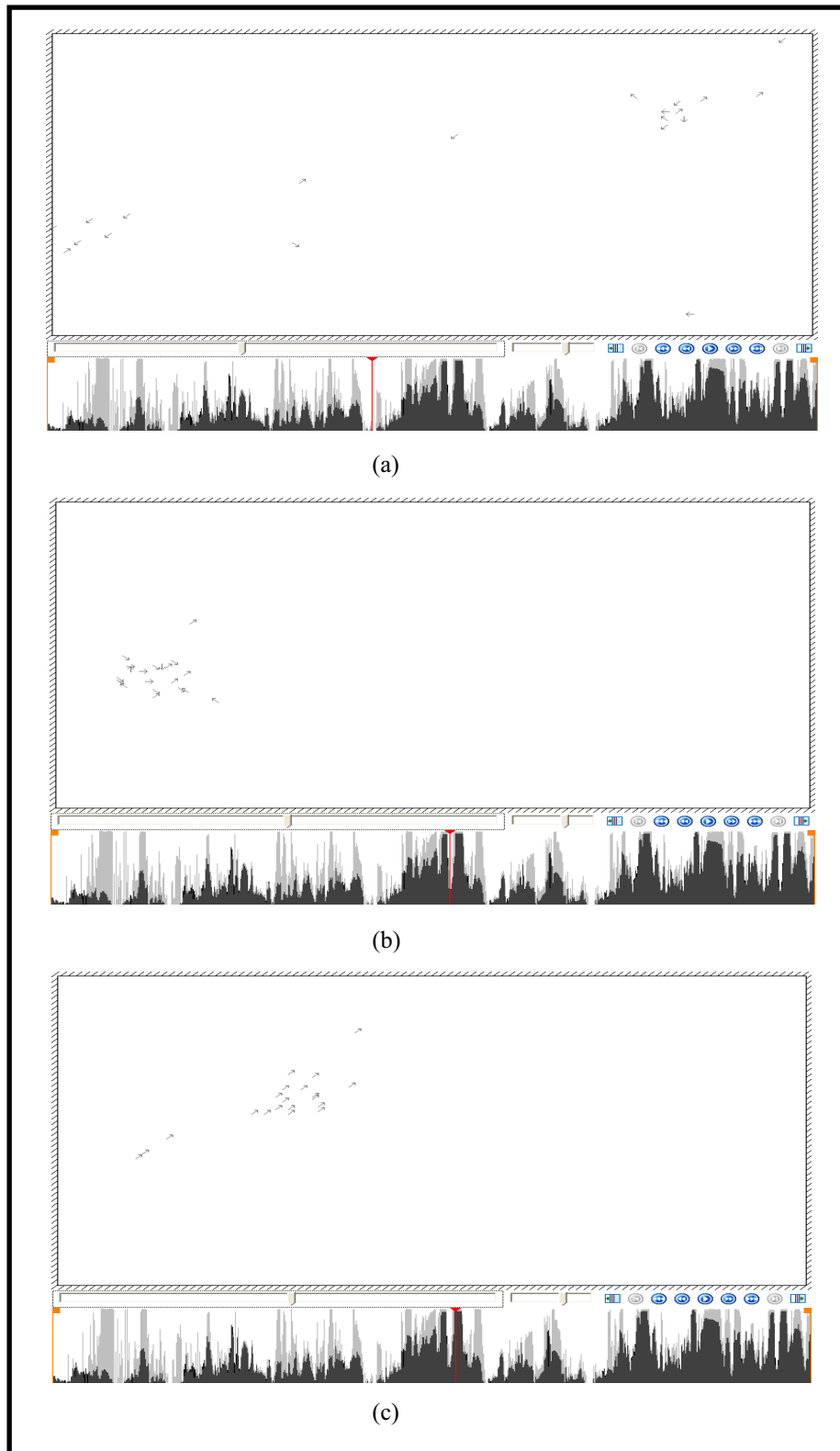


Figura 6.3 Tres instantànies d'una simulació efectuada amb el programa MovAgent mostrant la formació d'un *flock*. En la part inferior de cada instantània s'observa la representació gràfica dels valors que adopta l'índex quantificador de conducta de *flock* en cada unitat de temps (Quera et al.,2010) .

6.2 Modelatge de la conducta en primats

Tot i que no és encara un enfocament habitual, recentment la primatologia ha incorporat les tècniques de modelatge basades en agents autònoms. Així per exemple, Boekhorst & Hogeweg (1994), en un estudi pioner que ha esdevingut referent en aquest àmbit, van estudiar la sociabilitat en orangutans (*Pongo pygmaeus*) a través de la formació de *travelbands* durant els períodes d'escassetat d'aliments mitjançant un model basat en agents.

Els orangutans (*Pongo pygmaeus*) són primats diürns amb una forma de vida solitària (Rodman & Mitani, 1987). Els mascles adults defensen el territori de possibles rivals i només resten en companyia de les femelles durant el període reproductiu. Les femelles i la seva descendència romanen units durant molt anys, fins que acaba el procés de deslletament i la femella torna a quedar prenyada, moment en el qual l'individu juvenil s'estableix en solitari en un territori proper al de la seva mare. Però, s'ha observat que aquesta dinàmica es trenca temporalment coincidint amb els períodes d'escassetat d'aliment. En aquests casos, s'ha descrit la formació d'agrupacions o bandades constituïdes per diversos individus que cerquen aliment, anomenades *travelbands* (Galdikas, 1978). Aquests moments (conjuntament amb els períodes reproductius) són els únics en els quals els orangutans realitzen activitats en grup i, per tant, se'n pot estudiar la seva sociabilitat. Però, tot i que els estudis realitzats per Galdikas (1978) descriuen en profunditat la tipologia d'aquestes agrupacions i se'n proposa una causa, ja que connecta l'aparició d'aquesta conducta a períodes d'escassetat d'aliment, no aporta solucions a la qüestió de quins són els mecanismes concrets que porten a un orangutan a abandonar la vida en solitari per iniciar una conducta de desplaçament que acabarà convertint-se, a ulls d'un observador extern, en una complexa conducta d'agrupament d'individus on la finalitat principal és la cerca d'aliment en grup. Boekhorst & Hogeweg (1994) van proposar un model basat en agents que, governats per regles de conducta molt simples, permet l'emergència de la conducta de *travelbands* i n'explica el funcionament.

El model replica les condicions naturals dels orangutans (concretament, els boscos de Ketambe, Sumatra, Indonèsia) en un micro-món virtual anomenat MIRROR (Hogeweg, 1988) on hi trobem dos tipus diferents d'aliments madurs procedents dels arbres (les figues i d'altres tipus de fruits) i la composició de la població d'orangutans difereix en funció de l'estacionalitat, determinada per la disponibilitat de fruites (període d'abundància de fruites i període d'escassetat de fruites). El micro-món de MIRROR està habitat per 8 orangutans residents (un mascle adult, dues femelles adultes, dos mascles juvenils i dues femelles juvenils) i un nombre similar d'orangutans visitants (en nombre i composició) que només hi són presents durant el període d'abundància de fruites. Els moviments dels orangutans estan fonamentats en regles referents a la cerca de menjar i dues regles socials esquematitzades en la Figura 6.4 i que podrien resumir-se de la següent manera: els orangutans virtuals cerquen aliment i, si no el troben, cerquen un altre orangutan, el qual potser es dirigeix a un recurs que el primer encara no ha detectat, i el segueix. La repetició d'aquestes regles a tots els individus en provoca l'agrupament progressiu i amplifica les àrees explorades afavorint així la trobada de menjar. Els resultats van mostrar que els *travelbands* es formaven especialment en períodes d'abundància de fruits diferents a les figues. Així doncs,

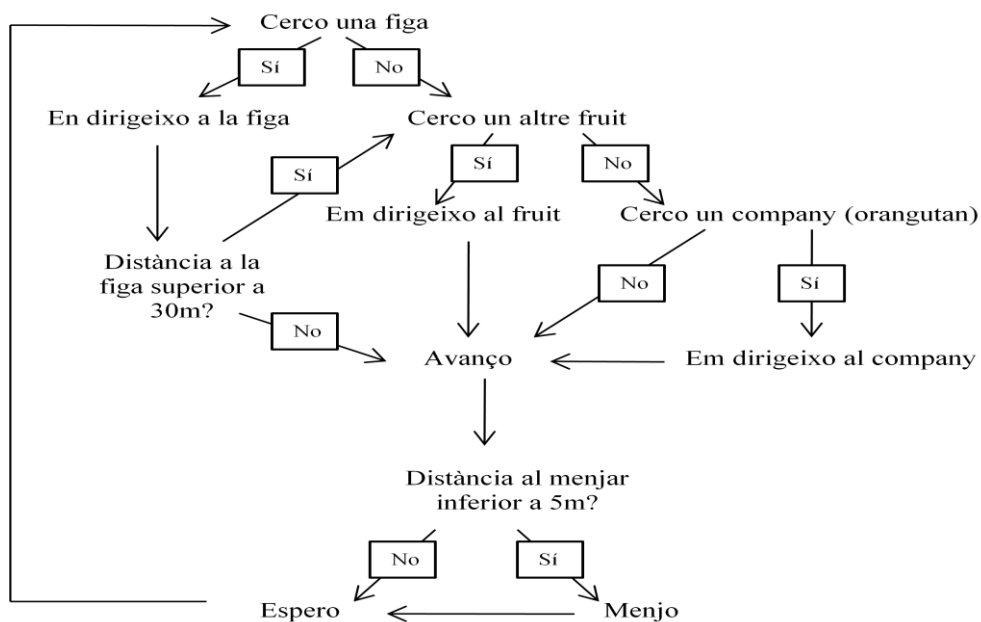


Figura 6.4 Regles de conducta implementades als orangutans virtuals (MIRROR), Boekhorst & Hogeweg (1994).

emergeix la conducta complexa de *travelbands* com a resultat de la interacció entre les regles de cerca d'aliment amb l'estructura de l'hàbitat sense que aquesta conducta estigui implícita en les regles inicials.

En els darrers anys, s'han desenvolupat altres models basats en agents autònoms que reproduïxen diferents conductes observades en primats, dels quals en citem alguns de rellevants. El terme fissió-fusió s'utilitza per descriure grups de primats que varien contínuament la seva composició. El cas més utilitzat per exemplificar aquest procés són els grups d'individus que dormen junts en un lloc, però busquen aliment per separat en petits subgrups (Conradt & Roper, 2005). És doncs, una conducta complexa de la qual se'n desconeixen els mecanismes que la governen i que provoquen canvis en la conducta d'agrupament social dels individus en funció de les circumstàncies (per exemple, quan cal buscar menjar s'envolten de pocs companys i, en canvi, quan cal dormir prefereixen envoltar-se de grups més grans). Ramos-Fernández, Boyer & Gómez (2006) van presentar un model d'agents autònoms agafant com a referent la complexa societat de les mones aranya (*Ateles spp.*) i van demostrar com els esdeveniments observats en una societat que pateix processos de fissió-fusió emergeixen des d'un model basat en la cerca d'aliment. Els resultats mostraren que en àrees de recol·lecció intermèdies (és a dir, parcel·les ni molt abundants ni molt escasses d'aliments), els recol·lectors formaven grups (coincidint en una mateixa parcel·la) d'una mida i amb una distribució similar a l'observada en mones aranya. Així doncs, emergeix una xarxa d'associacions entre individus, amb connexions dèbils entre alguns recol·lectors (que s'associaven esporàdicament) i connexions fortes entre d'altres (que repetien associacions assíduament). Aquests resultats concorden amb estudis empírics realitzats en mones aranya i altres espècies que mostren processos de fissió-fusió.

Com ja hem mencionat en capítols anteriors (capítols 1 i 2), la vida en grup és una estratègia habitual en les diferents espècies de primats i, en part, és la clau que en permet comprendre el seu èxit evolutiu. Pels animals que cerquen menjar o es mouen en grup, les decisions sobre quan i on moure's sovint depenen d'un conjunt d'interaccions socials entre els membres del grup (Couzin et al., 2005). Però, encara es coneix poc sobre com els grups d'animals arriben a prendre aquest tipus de decisions col·lectives (Conradt & Roper, 2003). Per aprofundir sobre aquesta qüestió, Sellers, Hill & Logan (2007) van desenvolupar un model basat en agents de les activitats diàries observades

en una tropa de babuins sagrats (*Papio hamadryas ursinus*), les quals es varen dividir en 4 apartats: cerca de menjar, desplaçaments, activitats socials i descans. Utilitzant dades obtingudes a la Reserva De Hoop (Sud-àfrica) van estudiar com les decisions col·lectives poden afectar l'eficàcia biològica individual dels membres del grup. El model era capaç de fer prediccions sobre la conducta del grup, les quals eren analitzades en funció de la seva similitud amb l'activitat observada en el grup de babuins. Els resultats mostraren que, sota diverses condicions de simulació, els babuins eren capaços de cobrir totes les seves necessitats energètiques i socials, i que les decisions referents al desplaçament (és dir, quan el grup decidia moure's i cap a on) eren les que més influenciaven els resultats. Així mateix, en aquells casos en què les prediccions informàtiques no concordaven amb els patrons d'activitat observades en els babuins, el model ressaltava els elements clau que mancaven en les dades de camp i que haurien d'ésser enregistrats en futures observacions (per exemple, la necessitat de canviar la metodologia de mostreig: reduint el temps dels intervals entre observacions i augmentant el nombre de dies d'observació mensuals).

6.2.1 Modelatge basat en agents de la conducta social en la subfamília Cercopithecinae: DomWorld i GrooFiWorld

En apartats anteriors (6.1 i 6.2), hem descrit el funcionament dels models basats en agents i la seva aplicació en l'àmbit de la primatologia. En aquest apartat enfitarem l'aplicació, centrant-nos en la conducta social de la subfamília Cercopithecinae. Com ja hem descrit en capítols anteriors (Capítols 2 i 7), tot i que els models descrits sobre estructura social, hipòtesi de covariació i models basats en agents autònoms centren l'atenció en societats de macacs, pensem que també poden ampliar-se a altres gèneres de la subfamília Cercopithecinae. Els models que es descriuen a continuació formen part del marc teòric de treball en el qual ens basarem per realitzar els estudis naturalistes i de simulació descrits en els següents capítols (Capítols 7 i 8, respectivament).

En el context de la conducta de competició la investigadora holandesa Charlotte K. Hemelrijk (1996) va proposar un model basat en agents autònoms anomenat DomWorld que explicava la formació i manteniment de les jerarquies de dominància en societats de macacs. Encara que la relació entre la jerarquia de

dominància i l'ocupació de l'espai ha estat tractada diverses vegades en el context de la subfamília Cercopithecinae, els resultats no són concloents. Per una banda, Yamada (1966) va demostrar que l'individu dominant en el gènere *Macaca* ocupava posicions centrals respecte a la resta del grup. D'altra banda, Altman (1979) va descriure que la posició en l'espai dels individus del gènere *Papio* era aleatòria, però una revisió posterior (Rhine & Westland, 1981) va demostrar que els mascles dominants ocupaven, molt freqüentment, posicions més perifèriques que no pas els mascles subordinats. Paral·lelament, Hamilton (1971) va proposar una explicació funcional a la distribució espacial dels grups animals en general: els individus dominants es situaven en el centre del grup perquè així podien controlar a tots els membres de la seva comunitat i, simultàniament, quedaven protegits de l'atac de possibles depredadors. Contrariant Hamilton, Hemelrijk (1998) va suggerir que la centralitat o la perifèria de l'individu dominant depenia de les estratègies d'atac utilitzades en les interaccions agonistes diàdiques observades entre els membres del grup. És a dir, la distribució espacial dels individus en un grup de primats es podria considerar un sistema emergent autoorganitzat governat per regles agonistes diàdiques observades entre individus.

Per sotmetre a prova aquesta hipòtesi, es va desenvolupar el programa DomWorld (Hemelrijk, 1998), un micro-món virtual que consisteix en un espai homogeni en forma de tor i habitat per agents virtuals. Aquests agents tenen propietats motrius (desplaçament per les caselles del micro-món), tenen propietats perceptives (angle de visió, distància de visió, orientació) i rangs jeràrquics i executen, exclusivament, interaccions de competició relacionades amb la dominància (això és, encontres agonistes diàdics entre agents), els resultats dels quals retro-alimenten els nivells de dominància de cada agent en funció de l'estratègia agonista triada per l'usuari.

Quan dos agents es troben i realitzen una interacció agonista, es calcula el guanyador de la interacció en funció del següent algorisme:

- Es tria un número a l'atzar entre 0 i 1 [$RND(0, 1)$].

- Si,

$$\frac{DOM_i}{DOM_i + DOM_j} > RND(0,1) \quad \text{[fórmula 6.1]}$$

on DOM_i és el nivell de dominància de l'individu i (iniciador de la interacció) i DOM_j és el nivell de dominància de l'individu j (receptor de la interacció), aleshores l'individu i guanya la interacció ($w_i = 1$).

- En cas contrari, l'individu i perd la interacció ($w_i = 0$).

Un cop determinat l'individu guanyador, i per tant el valor de w_i , es recalculen els nivells de dominància d'ambdós oponents en funció de les següents equivalències:

- El nou nivell de dominància de l'individu i s'obté sumant o restant (segons el valor de w_i) una quantitat al seu nivell de dominància actual:

$$DOM_i = DOM_i + (w_i - \frac{DOM_i}{DOM_i + DOM_j}) * STEPDOM \quad \text{[fórmula 6.2]}$$

- Anàlogament, el nou nivell de dominància de l'individu j s'obté sumant o restant (segons el valor de w_i) una quantitat al seu nivell de dominància actual:

$$DOM_j = DOM_j - (w_i - \frac{DOM_i}{DOM_i + DOM_j}) * STEPDOM \quad \text{[fórmula 6.3]}$$

on el valor $STEPDOM$ és una constant fixada per l'usuari, entre 0 i 1, que actua com a factor d'escalament indicant la força o intensitat de la interacció.

En DomWorld, els agents avancen una casella en cada unitat de temps i poden moure's en totes les direccions possibles delimitades pel veïnatge de Moore de radi 1 (les 8 caselles veïnes de la casella on es troba). Cada agent disposa de tres nivells de visió en les quals poden localitzar a altres agents: l'espai personal (*Perspace*), la visió

propera (*NearView*) i la visió llunyana o màxima (*MaxView*). En aquest context, els agents es mouen a través de l'espai cercant altres agents amb qui interaccionar en funció de regles de conducta, que actuen a dos nivells: regles d'interacció agonista i regles d'interacció grupal (veure Figura 6.5):

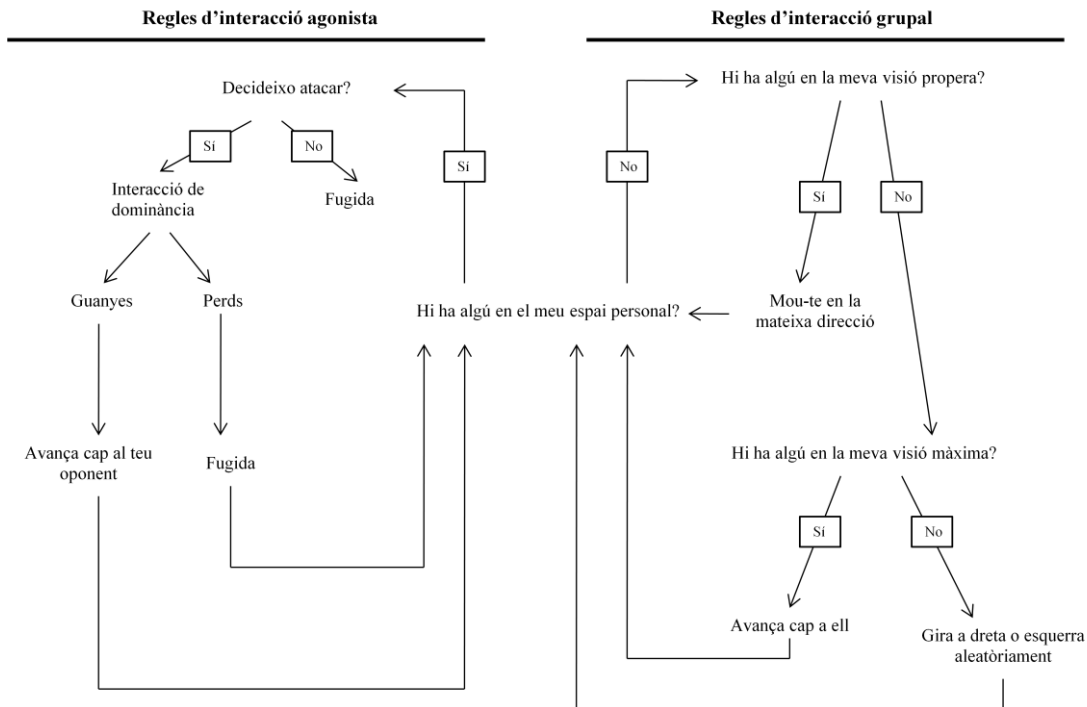


Figura 6.5 Esquema de les regles d'interacció grupal i agonista implementades al programa DomWorld (Hemelrijk, 1998).

En una interacció de dominància els agents executen una d'aquestes tres estratègies d'atac: a) reducció de l'ambigüitat, estratègia basada en la contenció de l'agressió entre agents de rangs jeràrquics similars; b) reducció de risc, estratègia que afavoreix l'agressió entre agents de rangs jeràrquics molt diferents i c) atac obligatori, estratègia de control, segons la qual quan dos agents es troben sempre es produeix agressió. En totes les simulacions realitzades per Hemelrijk utilitzant les diferents estratègies es desenvolupen relacions de dominància les quals, al seu torn, produeixen diferències en la distribució de l'espai.

Quan els agents actuen sota l'estratègia de reducció del risc els resultats mostren l'existència de correlació entre el rang jeràrquic dels agents i el nivell de centralitat. És a dir, els agents dominants es situen en el centre al costat d'altres agents de rang similar.

En canvi, quan els agents actuen sota l'estratègia de reducció de l'ambigüïtat acaben situant-se al costat d'agents amb rangs diferents al seu. És a dir, els agents dominants no tendeixen a situar-se al centre.

Waeber & Hemelrijk (2003) van sotmetre a prova el model en una comunitat de lèmurs en llibertat (*Hapalemur griseus alaotrensis*) en els aiguamolls del Llac Alaotra (Madagascar). Es va estudiar l'efecte de les relacions de dominància pel que fa a l'agressió, al *grooming* i a la distribució de l'espai. Malgrat tot, els resultats no van ésser els esperats i els individus dominants no es van situar en posicions centrals, probablement a conseqüència de la conducta que van desenvolupar les femelles durant el període de recol·lecció de les dades (les femelles d'aquesta espècie de lèmur presenten prioritat en l'accés al menjar). A més, Bryson, Camino & Lehmann (2007) van replicar els resultats del model de Hemelrijk i van trobar algunes discrepàncies pel que fa a les dades ofertes per la literatura primatològica. Concretament, en comparar els resultats obtingut pel model basat en agents autònoms i el comportament observat en el gènere *Macaca*, van trobar que DomWorld sobreestimava les taxes de canvi en les relacions de dominància i la probabilitat de guanyar encontres agonistes per part dels agents subordinats era exagerada. Tot i això, les tesis de Hemelrijk concorden amb molts estudis de camp, com per exemple els estudis realitzats amb macacs japonesos (*Macaca fuscata*) (Yamada, 1996). Per tant, una part de la recerca de la present tesi (veure Estudi 1, veure Capítol 7, apartat 7.7) es centrarà en contrastar els resultats obtinguts per DomWorld mitjançant l'anàlisi de la jerarquia i distribució de l'espai en un grup de mangabeis de collaret blanc (*Cercocebus torquatus*) en captivitat. A continuació, es realitzarà un estudi comparatiu entre *Cercocebus torquatus* i *Cercocebus atys lunulatus*, per contrastar la utilitat pràctica en el maneig de primats en captivitat de les estratègies agonistes descrites en el model DomWorld (veure Estudi 2, veure Capítol 7, apartat 7.8).

Més recentment, Puga-González, Hildenbrandt & Hemelrijk (2009) van presentar una extensió del model DomWorld, denominat GrooFiWorld, basat en la hipòtesi de covariació en societats de macacs. El model inclou també els encontres de *grooming*, integrant així conductes de competició i cooperació; i generant l'emergència de patrons de relacions socials similars a les observades en les societats de macacs. GrooFiWorld és un micro-món on els agents poden desplaçar-se en qualsevol direcció.

Mentre els agents no visualitzen ningú, actuen en funció de les regles d'interacció grupal. En canvi, quan un agent envaeix l'espai personal d'un altre agent poden produir-se interaccions d'agressió o de *grooming*. S'executa l'algorisme d'interacció de dominància [fórmula 6.1], que en GrooFiWorld s'anomena "batalla mental" i serveix per decidir si es produeix una interacció d'agressió o bé, es passa a valorar la possibilitat de realitzar una interacció de *grooming*. El resultat de les interaccions consolidaran els valors de dominància (indicadors de les relacions dominants) o els valors regulador de la conducta afiliativa repercutint directament sobre l'estructura social. A més, els autors van definir dues condicions anomenades "alta intensitat d'agressió" i "baixa intensitat d'agressió", en consonància amb els dos estils de dominància observats en les societats de macacs (societats despòtiques i igualitàries) descrites per Thierry (2004). Les regles de conducta implementades a GrooFiWorld en poden observar a la Figura 6.6.

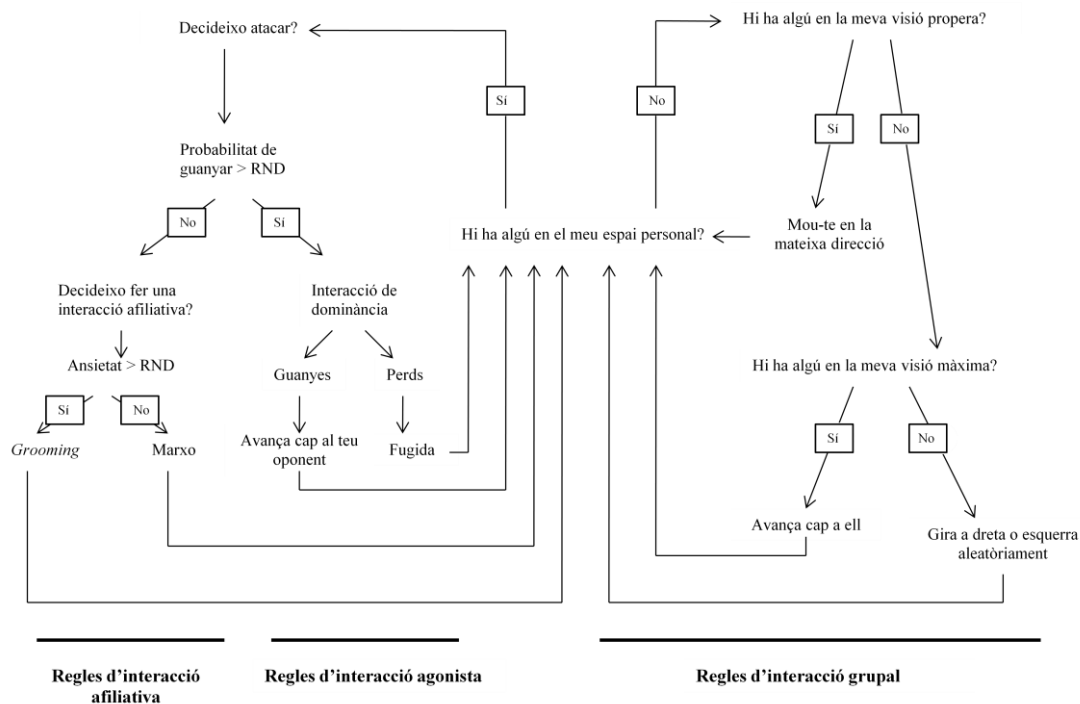


Figura 6.6 Esquema de les regles d'interacció grupal, agonista i afiliativa implementades al programa GrooFiWorld (Puga-González et al., 2009).

Els resultats obtinguts en manipular ambdues condicions experimentals (alta intensitat d'agressió i baixa intensitat d'agressió) van demostrar que en la condició

d'alta intensitat d'agressió: a) el gradient de jerarquia era significativament més pronunciat que en la condició de baixa intensitat; b) l'agressió era unidireccional, és a dir, no existia reciprocitat en les diferents díades entre la conducta d'agressió emesa i rebuda; c) es va invertir menys temps en l'agressió; d) la proximitat entre els agents era elevada; e) els agents dominants van ocupar posicions centrals; i f) el *grooming* presentava reciprocitat (encara que això també era evident en la condició de baixa intensitat). Aquests resultats són consistents amb diferents troballes obtingudes en les societats de macacs (Yamada, 1966; de Waal & Luttrell, 1989; Thierry, 2004; Schino & Aureli, 2008). Malgrat això, Puga et al., (2009, p.3) conclouen “Part dels patrons predits sembla que es troben en les dades empíriques descrites per científics en altres contextos. Altres patrons necessiten ser confirmats empíricament”. Així doncs, la present investigació també inclourà un estudi que permetrà contrastar els resultats obtinguts per GrooFiWorld amb dades empíriques obtingudes en un grup de mangabeis de collaret blanc en captivitat (*Cercobus torquatus*) (veure Estudi 1, veure Capítol 7, apartat 7.9).

7. Estudis naturalistes: observació de *Cercocebus torquatus*

Un cop realitzada la introducció teòrica a l'estructura social en primats, a les conductes de competició i de cooperació, a les relacions de parentiu i al modelatge de la conducta basada en agents autònoms, els propers dos capítols es centraran en desenvolupar els estudis naturalistes amb *Cercocebus torquatus* (descrits en aquest capítol) i l'estudi del model de simulació (descriu en el capítol 8). Els estudis naturalistes descrits en el present capítol són fonamentals per a conèixer l'estructura social desenvolupada per *Cercocebus torquatus* en captivitat i, a més a més, les dades obtingudes seran utilitzades per contrastar els resultats procedents de les simulacions informàtiques descrites en el proper capítol.

Tot i que els models descrits sobre estructura social, hipòtesi de covariació i models basats en agents autònoms centren l'atenció en societats de macacs, pensem que també poden ampliar-se a altres gèneres de la subfamília Cercopithecinae. Alguns grups taxonòmics com els babuins (*Papio*) i els mangabeis (*Cercocebus*) presenten una gran varietat de conductes i organització social semblants a la dels macacs. De fet, alguns autors han suggerit classificar als babuins i als mangabeis com a societats de grau 2 i 3 respectivament, en la classificació d'estils de dominància proposada per Thierry (2004) per als macacs (Petit et al., 1997; Gust & Gordon, 1993). D'acord amb els patrons de dominància observats en algunes espècies de macacs amb un grau de dominància intermedi, *Cercocebus* presenta uns patrons de dominància relativament canviats (Gust & Gordon, 1994). Aquesta circumstància converteix aquest gènere en un model biològic molt útil per comprovar la validesa dels models basats en agents en societats amb estils de dominància més tolerants o relaxats. A la vegada, la petita constitució morfològica de *Cercocebus* els permet una bona adaptació a la captivitat, afavorint així l'aparició de grups estables. Basant-nos en aquestes característiques i conjuntament amb la disponibilitat d'aquest gènere al Parc Zoològic de Barcelona, pensem que *Cercocebus torquatus* és el millor candidat per a la realització de la present investigació. Aquest estudi en captivitat ofereix l'oportunitat de controlar l'entorn social i físic, així com facilitar les condicions d'observació i el coneixement de l'historial de cadascun dels individus que formen el grup d'estudi.

En aquest capítol es descriurà l'espècie usada en els estudis naturalistes, així com el procediment de registre utilitzat per obtenir les dades que, en el nostre cas, inclou l'observació de conductes que ens permetin establir l'etograma de l'espècie, l'enregistrament de conductes de competició i de cooperació distribuïdes en dos períodes d'observació, així com la coneixença de les relacions de parentiu entre els membres del grup i la seva distribució espacial. A continuació, es descriuran els tres estudis naturalistes plantejats en la present investigació (apartats 7.7, 7.8 i 7.9).

7.1 Descripció de l'espècie

L'espècie *Cercocebus torquatus*, anomenada també mangabei de collaret blanc (Kerr, 1792), forma part dels denominats primats del vell món i es classifica dins de la família dels cercopitècids (Cercopithecidae), més concretament en la subfamília Cercopithecinae. La distribució geogràfica d'aquesta espècie és relativament àmplia abastant des de l'oest de Nigèria fins a les regions més meridionals del Camerun, incloent Guinea Equatorial (a excepció de la illa de Bioko), Gabon i la frontera atlàntica entre Gabon i el Congo, al sud del riu Ogooue (veure Figura 7.1). Malgrat l'existència d'alguns informes que confirmen la seva presència a Benín, aquesta no ha pogut ser documentada amb precisió. Segons la IUCN Red List (2009), es troba en una situació de vulnerabilitat (Oates et al., 2008) a causa de la caça furtiva i a la desaparició del seu hàbitat natural, havent experimentat un declivi del 30% de la població durant els últims 27 anys.

Morfològicament, els *Cercocebus torquatus* es caracteritzen per tenir grans molars i incisius prominents, un musell relativament llarg i unes galtes enfonsades a causa de la presència de llargs sacs bucals que usen constantment. En captivitat, la seva massa corporal oscil·la entre els 9 i 10 quilograms dels mascles i els 7.5 i 8.6 quilograms de les femelles, evidenciant un clar dimorfisme sexual. Les seves extremitats són llargues i presenten una llarga cua semiprènsil.

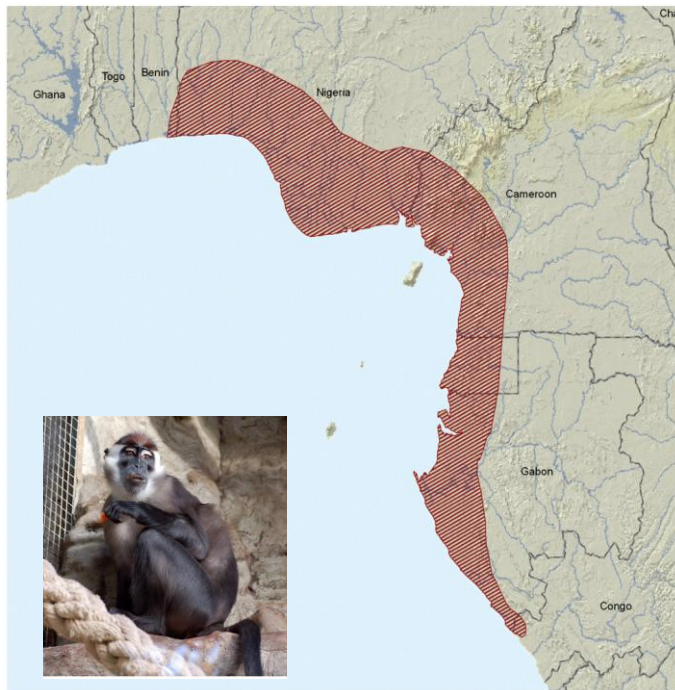


Figura 7.1: *Cercocebus torquatus*. Distribució geogràfica (imatge extreta de IUCN Red List, 2009).

És una espècie quadrúpeda, diürna i arbòria localitzada bàsicament a les zones altes del canopi del bosc primari, encara que també és habitual que ocupi altres biòtops tan diversos com el manglar, el bosc de galeria, algunes illes interiors o fins i tot, regions de bosc secundari jove al voltant d'àrees conreades (Jones & Sabaté Pi, 1968). Els *Cercocebus torquatus* utilitzen els arbres per obtenir aliment així com, per protegir-se de possibles depredadors i dormir.

Es tracta d'una espècie bàsicament frugívora. Fruïtes, fulles, flors, llavors, fruits secs i resines conformen la seva dieta quotidiana, encara que és habitual que l'enriqueixin amb una aportació proteica introduïda a través de la ingesta de diversos invertebrats. En total destinen, aproximadament, un 30% del seu temps a la cerca i ingesta de menjar i a la captura de petits invertebrats (Fleagle, 1998).

Els mangabeis presenten una longevitat entre els 25 i els 30 anys (World Association of Zoos and Aquariums, 2010). Les femelles adquireixen la maduresa sexual als 56.5 mesos essent fèrtils fins als 22 anys d'edat. Habitualment, pareixen una sola cria per gestació, essent el període de gestació d'entre 164 a 175 dies. L'època de

cria en captivitat es centra entre els mesos de març i agost i l'interval entre naixements és d'uns 16.6 mesos aproximadament. En canvi, els mascles són actius sexualment amb només un any de vida (Gust, 1991). Els adolescents (1 a 4 anys) presenten taxes d'activitat sexual quatre vegades superiors a les observades en els mascles adults i sub-adults, amb l'excepció del mascle dominant que presenta freqüències més elevades.

Aquesta espècie s'organitza en grups de set a seixanta individus, observant-se en algunes ocasions tropes de més de 100 individus. Els mascles acostumen a marxar dels seus grups natalis i les femelles són fil·lopatrides, formant jerarquies de dominància dins del grup. Així doncs, els grups estan formats principalment per un mascle adult, les femelles adultes i les seves cries, encara que, si el grup és gran, és fàcilment observable una organització social multi-masclé. La jerarquia observada en mangabeis correspon a una estructura matrilineal, unidireccional i estable entre les femelles sempre i quan el grup presenti individus infantils i sub-adults inferiors als quatre anys (Gust & Gordon, 1994), com ho demostren diversos estudis en llibertat (Range & Noë, 2002) i en captivitat (Gust & Gordon, 1994).

Els *Cercocebus torquatus* desenvolupen nombroses habilitats que contribueixen a la sociabilitat dins del grup. Podem citar diversos exemples de comunicació vocal, olfactiva, visual i fins i tot tàctil però, sens dubte, el *grooming* social és un element essencial en les comunitats de mangabeis (Veà et al., 1999).

7.2 Grup de *Cercocebus torquatus* en el Parc Zoològic de Barcelona

El grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona durant els dos períodes d'observació (període d'observació 1: des del novembre de 2007 fins al març de 2008; període d'observació 2: des del juny de 2009 fins a l'octubre de 2009) estava format per 5 i 7 individus respectivament (veure Figura 7.2 i *taxon report* inclòs en l'Annex I).

El grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona durant el període d'observació 1 estava format per:

· Pascal (mascle): nascut en captivitat el 18 d'abril de 1999 en el Tiepark de Berlín. Va ser cedit al Zoològic de Barcelona el 16 de febrer de 2006 i és l'únic mascle reproductor del grup. És l'individu de major grandària i corpulència. A diferència de la resta, presenta uns canins molt prominents.

· Yambo (femella): nascuda en captivitat el 5 d'agost de 2002 en el Zoològic de Barcelona. És una de les femelles reproductores del grup, és mare de dos mascles (un mascle adolescent i un mascle gairebé adolescent) i germana de Buna. Durant l'estudi va passar per tres períodes de zel, diferenciant-se fàcilment pels prominents enduriments localitzats a les natges (callositats isquiàtiques).

· Buna (femella): nascuda en captivitat el 25 d'agost de 2000. Va ser cedida al Zoològic d'Hannover durant 5 anys, tornant al Zoològic de Barcelona l'1 d'agost de 2005. És germana de Yambo, la segona femella reproductora del grup i mare de dos mascles (un mascle adolescent i mascle infantil). Presenta diferents característiques que faciliten la seva identificació: diverses calbes en el pelatge del llom i de la cua, i el lòbul de l'orella dreta amb cicatrius visibles, possiblement com a conseqüència d'alguna agressió passada.

· Mabé (mascle): nascut en captivitat el 2 d'abril de 2007 en el Zoològic de Barcelona. Descendència de Pascal i Yambo, fàcilment identificable ja que presenta una evident calba en el pelatge vermell del cap.

· Mwana (mascle): nascut en captivitat el 4 de maig de 2007 en el Zoològic de Barcelona. Descendència de Pascal i Buna. La característica identificadora és la cua, sensiblement més curta, ressaltant així el pelatge blanc situat a la zona més distal.

El grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona durant el període d'observació 2 es va completar amb dos nounats:

·Ndeko (mascle): nascut en captivitat el 19 de setembre de 2008 en el Zoològic de Barcelona. Descendència de Pascal i Yambo. Es caracteritza per ser la cria gairebé adolescent de menor grandària i per tenir un pelatge més clar que la resta.

·Ngungui (mascle): nascut en captivitat el 27 d'abril de 2009 en el Zoològic de Barcelona. Descendència de Pascal i Buna. Individu infantil dependent de la mare. Pelatge de color uniforme, sense distinció del color vermell del cap.

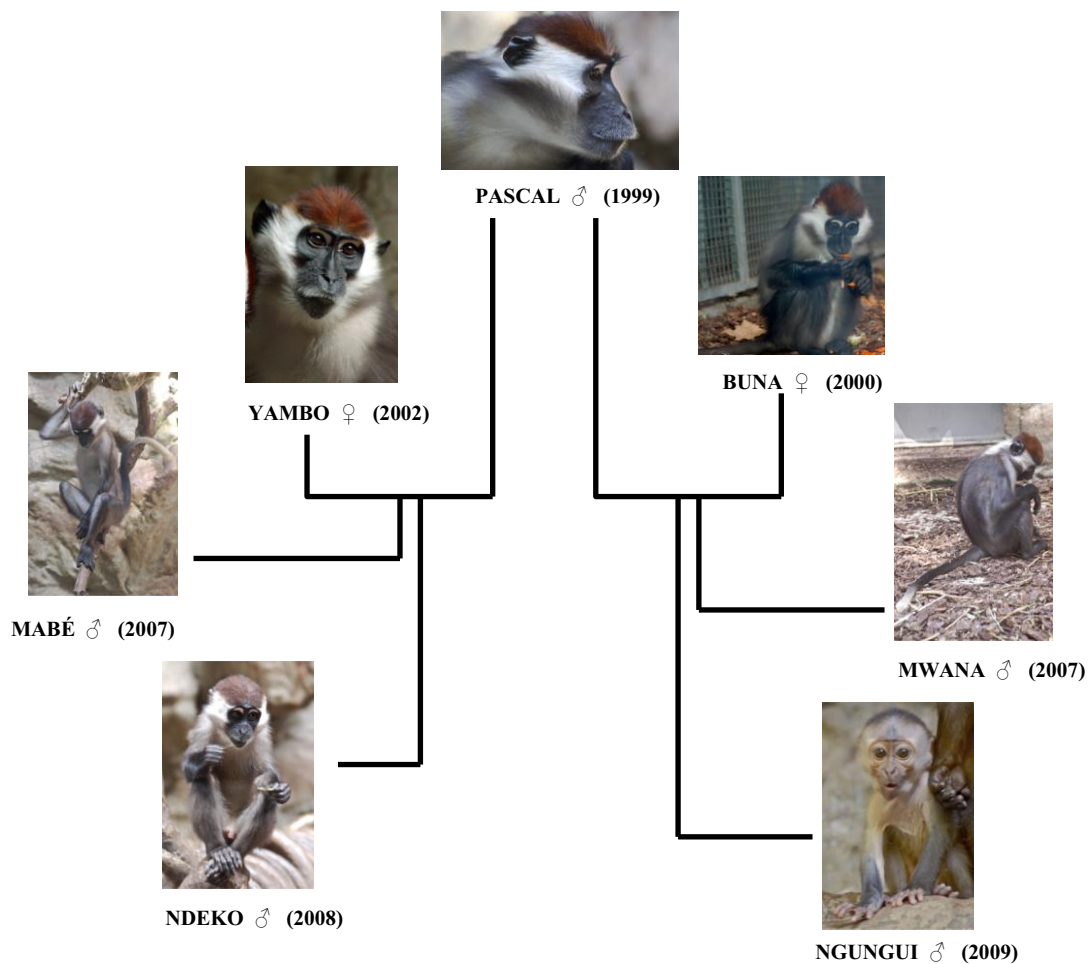


Figura 7.2: Arbre genealògic del grup de *Cercocebus torquatus* del Zoològic de Barcelona durant el període d'observació 1 (Pascal, Yambo, Buna, Mabé i Mwana) i període d'observació 2 (Pascal, Yambo, Buna, Mabé, Ndeko, Mwana i Ngungui).

Referent a l'alimentació, els cuidadors del Zoològic de Barcelona proporcionen diàriament la varietat i quantitat de menjar establert a aquest efecte (veure Taula 7.1 i Annex II). El contingut bàsic de la dieta del grup està format per fruites, verdures i pinso per a primats – VITAFUNA 2500-. A més a més, la dieta compta amb una aportació extraordinària de proteïnes i hidrats de carboni distribuïts al llarg de la setmana. Aquesta presa extraordinària està formada per alfals, pa sec, carn magra bullida o ou dur. Les preses generals es proporcionen dues vegades al dia, a primera hora del matí (9:00 h) i a mitja tarda (17:00 h), mentre que la presa extraordinària varia en funció del dia, subministrant-se al migdia o al final de la jornada.

	Dilluns	Dimarts	Dimecres	Dijous	Divendres	Dissabte	Diumenge
Matí	pera / poma / pastanaga / cogombre / barreja d'entrenament / pinso primats						
Tarda	api / enciams / tomàquets / pebrots / patata bullida / poma/ plàtan / pera / taronja o mandarina / preparat especial						
Presa extraordinària	Alfals fresca	Pa sec	Alfals fresca	Carn magra	Ou dur		

Taula 7.1: Composició de la dieta de *Cercocebus torquatus* al Parc Zoològic de Barcelona (dades proporcionades pel Parc Zoològic de Barcelona a l'octubre de 2009).

7.3 Descripció de la instal·lació

La instal·lació dels *Cercocebus torquatus* del Parc Zoològic de Barcelona es localitzava en l'anomenada galeria de primats; aquesta galeria constava de 8 gàbies independents col·locades en sèrie que allotjaven diverses espècies de primats del vell món – africanes i asiàtiques- (veure Figura 7.3). Els *Cercocebus torquatus* estaven situats en el centre de la galeria i en el moment de les observacions limitaven, a dreta i a esquerra respectivament, amb *Cercopithecus neglectus* (mona de Brazza) i *Erythrocebus patas* (mona patas), existint contacte visual entre individus dels diferents grups.

En compliment de les directrius proposades per la WAZA (2007) – World Association Zoos and Aquariums- , els *Cercocebus torquatus* disposaven de 23.25 m² de superfície per 4.86 m d'altura en la instal·lació d'exposició al públic i d'uns dormitoris interiors –no visibles al visitant- d'uns 4.5 m² de superfície per uns 2 m d'altura. Els dormitoris estaven dividits en dos espais independents facilitant així, la neteja del recinte i la manipulació o aïllament dels individus.

L' àrea expositiva de la instal·lació presentava una forma cúbica irregular distribuïda en dos nivells. La instal·lació limitava frontalment amb un vidre de 8.40m² de superfície a través del qual el públic observava als animals, lateralment amb dues reixes metàl·liques que permetien el contacte visual amb els grups veïns i amb un fons decoratiu construït amb resines i fibra de vidre simulant una paret irregular de pedra. El sostre estava format per una reixa metàl·lica amb una teulada de fusta que protegia als animals de la pluja i una tela fosca semitransparent que els protegia de la irradiació solar. El sòl estava recobert amb escorça de pi evitant així, possibles laceracions o erosions als palmells de les extremitats dels animals. A més a més, la instal·lació comptava amb nombrosos elements decoratius aeris com per exemple cordes, pals i xarxes canviats regularment de lloc pels cuidadors per afavorir l'enriquiment estructural. Durant el transcurs de l'estudi, els elements mòbils presents en la instal·lació a l'inici dels períodes d'observació 1 i 2 van romandre en el mateix lloc a petició explícita dels investigadors. Durant l'interval de temps intermedi entre ambdós períodes d'observació, les tasques de condicionament de la instal·lació es van realitzar amb normalitat, reposant i canviant de lloc els elements mòbils que així ho requerien.



Figura 7.3: Instantànies de la instal·lació de *Cercocebus torquatus* al Parc Zoològic de Barcelona (entre juny i octubre de 2009).

7.4 Etograma de *Cercocebus torquatus*

Durant els mesos de novembre i desembre de 2008 (període d'observació 1), es van realitzar diverses observacions *ad libitum* en diverses franges horàries per familiaritzar-se amb el grup, identificar als individus i determinar les conductes. Posteriorment, es va procedir a la categorització d'aquestes conductes. Mostrem l'etograma resultant a l' Annex III.

Per la confecció de l'etograma es van considerar diversos aspectes com les conductes observades *in situ* al Parc Zoològic de Barcelona i estudis anteriors que proporcionen etogrames complets o parcials del gènere *Cercocebus*. Així per exemple, Fetters & Moats (2008) presenten un etograma complet de *Cercocebus chrysogaster* i Gust (1994) presenta un etograma de la conducta sexual del gènere *Cercocebus*. No han estat incloses al nostre etograma les conductes dirigides al públic i la interacció amb els cuidadors, però sí les interaccions interespecífiques amb els grups residents a les gàbies contigües.

7.5 Procediment de registre de les dades

Totes les sessions d'observació agafades en consideració en la present investigació van ésser gravades en vídeo; a partir de les gravacions es van obtenir les dades referents a les conductes d'agressió i *grooming* i a la distribució espacial dels individus.

Els enregistraments en vídeo van ser realitzats a través d'una càmera digital – SONY DCR-SR72- i un trípod (1.70 metres) que permetia el maneig manual de la càmera al llarg dels plànols horitzontal i vertical però mantenint fixa l'alçada i la posició sobre el terra. Aquesta càmera es va situar en l'exterior de la instal·lació, en un punt fix localitzat a 1.5m del vidre frontal i a 0.5m d'alçada respecte al terra. L'amplitud de camp proporcionada per la càmera va resultar insuficient per abastar tots els punts de la instal·lació, motiu pel qual es va optar per un maneig manual al llarg dels plànols horitzontal i vertical, permetent així l'eliminació de qualsevol inobservabilitat.

Amb l'objectiu d'obtenir una millor qualitat de la imatge i evitar els reflexos produïts sobre el vidre frontal de la instal·lació, es va procedir a la construcció d'una cambra obscura. Aquesta cambra va ser construïda mitjançant la instal·lació d'una lona plàstica negra (15m x 2.5m) que envoltava l'equip de filmació i evitava el pas dels raigs solars que es reflectien en el vidre i impedièren l'obtenció d'imatges nítides. Aquest dispositiu s'instal·lava cada matí, previ a la sortida del grup de *Cercocebus torquatus* a la zona d'exposició i es retirava en finalitzar les filmacions, abans de l'obertura del zoològic al públic. Aquesta imposició tècnica va obligar a realitzar els enregistraments entre les 8.30 i les 10 de matí, ja que aquest dispositiu no podia instal·lar-se en presència de públic.

La solució tècnica adoptada per obtenir una major qualitat de les imatges filmades –imprescindible per a la posterior anàlisi- i les limitacions horàries imposades pel Zoològic de Barcelona van determinar l'estratègia seguida en l'obtenció de dades. Es van realitzar 8 sessions de prova de 30 minuts cadascuna (entre el 14 i el 30 de gener de 2.008) amb la finalitat de assegurar-nos de l'eficàcia del dispositiu i d'habituar als animals a la visió de la cambra obscura, evitant així una possible distorsió dels resultats.

En total es van obtenir 124 sessions d'observació (28 durant el període d'observació 1 i 96 durant el període d'observació 2) d'entre 25 i 35 minuts cadascuna, que corresponen a 54 hores gravades. A la Taula 7.3 es mostra la distribució de les sessions d'observació realitzades en la instal·lació de *Cercocebus torquatus* durant ambdós períodes d'observació.

Conjuntament amb les filmacions, es van enregistrar les condicions ambientals locals (temperatura, humitat i precipitació) amb la finalitat de controlar aquestes variables durant tot el període d'observació. A la Taula 7.4 es mostra un resum de les temperatures observades durant ambdós períodes d'observació (veure Figura 7.4). Les dades de precipitació obtingudes corresponen a les ofertes pel Servei Meteorològic de Catalunya (estació situada en les pròpies instal·lacions del Parc Zoològic de Barcelona).

Taula 7.3: Distribució de les sessions d'observació del grup de *Cercocebus torquatus* del Parc Zoològic de Barcelona durant ambdós períodes d'observació.

Dia	Sessions	Minuts	Dia	Sessions	Minuts
31-gen	1	30	15-jun	2	50
1-feb	1	35	16-jun	2	50
4-feb	1	35	17-jun	3	75
5-feb	2	70	19-jun	3	75
6-feb	2	60	22-jun	2	50
7-feb	1	35	23-jun	3	75
8-feb	2	60	25-jun	3	75
11-feb	2	60	26-jun	3	75
13-feb	1	35	29-jun	3	75
18-feb	2	50	30-jun	3	75
25-feb	1	30	01-jul	3	75
26-feb	2	60	02-jul	3	75
27-feb	2	50	06-jul	3	75
28-feb	2	60	07-jul	3	75
29-feb	2	60	08-jul	3	75
3-mar	2	60	09-jul	2	50
6-mar	2	50	10-jul	3	75
			13-jul	3	75
			14-jul	3	75
			15-jul	3	75
			16-jul	3	75
			17-jul	3	75
			20-jul	3	75
			21-jul	3	75
			22-jul	3	75
			24-jul	3	75
			27-jul	3	75
			28-jul	3	75
			29-jul	1	25
			30-jul	3	75
			07-set	3	75
			08-set	3	75
			09-set	3	75
			10-set	3	75
	28 sessions	840 minuts		96 sessions	2400 minuts

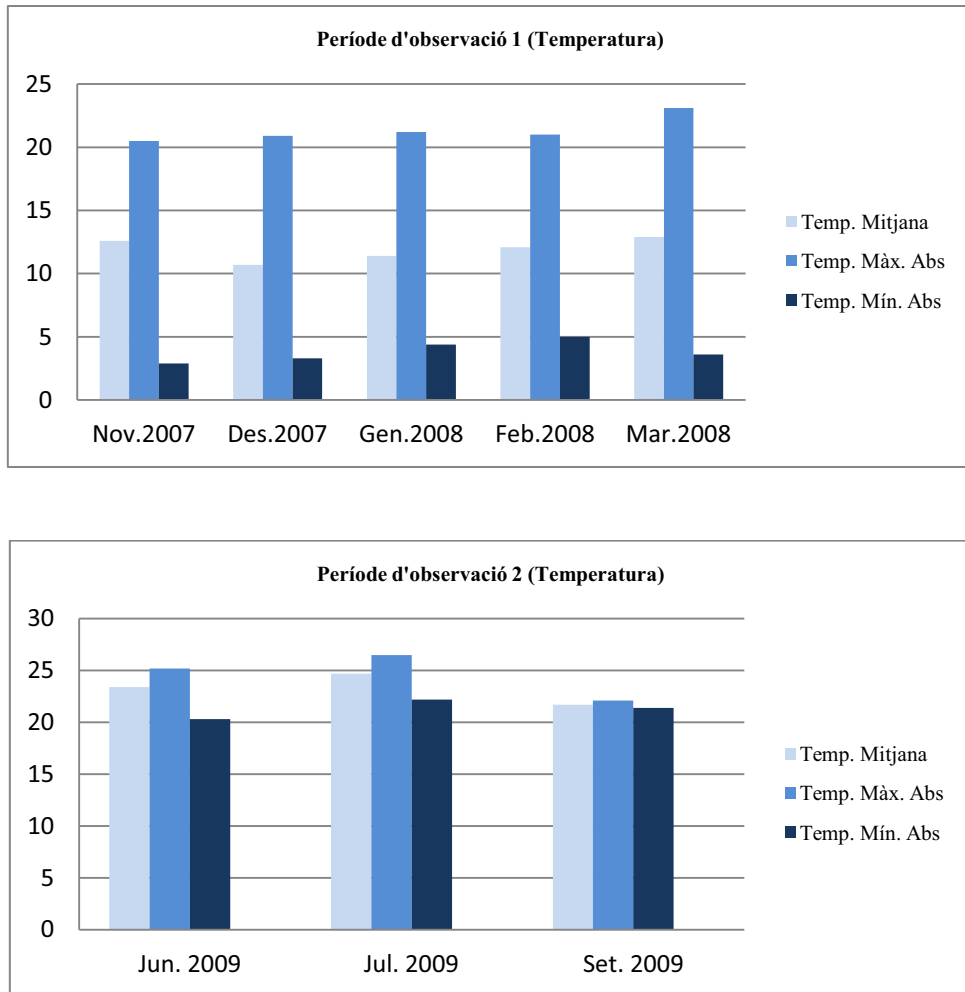


Figura 7.4: Resum de les temperatures observades durant ambdós períodes d'observació. Es mostren en progressives tonalitats de blau la temperatura mitjana mensual i les temperatures màximes i mínimes absolutes enregistrades en cada mes.

Taula 7.4: Dades resum de la precipitació i humitat relativa durant ambdós períodes d'observació (Servei Meteorològic de Catalunya, 2007, 2008 i 2009)

	Precipitació mensual (mm)	Dies amb precipitació	Humitat relativa (%)
Nov.2007	0.6	2	61
Des.2007	9.9	7	61
Gen.2008	16.6	5	71
Feb.2008	34	10	74
Mar.2008	21.3	8	62
Jun. 2009	0.1	1	55.5
Jul. 2009	45.4	2	58.4
Set. 2009	0	0	51

7.6 Tipus de registre i concordança entre observadors

Les conductes de competició i de cooperació es van enregistrar a partir de les gravacions en vídeo utilitzant una regla de registre activat per transicions, on es mostrejaven tots els individus simultàniament de manera contínua (la mateixa regla es va aplicar a fi d'obtenir dades per avaluar la concordança entre observadors respecte al registre d'aquestes conductes). És a dir, cada vegada que s'observava una conducta agonista o una conducta d'*al·logrooming* (equivalent a la conducta de *grooming* del capítol 4) descrites a l'etograma (Annex III) s'aturava el vídeo, s'annotava la conducta observada i l'individu emissor de l'esmentada conducta (en el cas de l'anàlisi de la concordança) i, a més a més, s'annotava l'individu receptor de la conducta (en el cas de l'anàlisi general de les conductes de competició i cooperació). En canvi, per obtenir a partir de les gravacions en vídeo les dades de la distribució l'ús de l'espai, es va utilitzar una regla de registre activat per unitats de temps (mostreig instantani) amb intervals de 30 segons, on es mostrejaven tots els individus simultàniament (la mateixa regla es va aplicar a fi d'obtenir dades per avaluar la concordança entre observadors respecte al registre de la distribució espacial). És a dir, cada 30 segons s'aturava el vídeo i s'annotava quines àrees de la instal·lació estaven ocupades (en el cas de l'anàlisi de la concordança), descrites a continuació (apartat 7.7.2), i en quina àrea es trobava cada individu en concret (en el cas de l'anàlisi de la distribució espacial dels individus). A l'Annex IV es detalla l'anàlisi realitzada de la pèrdua relativa d'informació produïda en emprar aquest mostreig de temps).

Per avaluar la concordança entre observadors vam necessitar la presència d'un observador extern. Aquest observador ja tenia experiència en l'àmbit de l'observació de primats i, per aquest motiu, el procés d'ensinistrament va limitar-se a l'observació *in situ* del grup de *Cercocebus torquatus* al Parc Zoològic de Barcelona durant dues sessions i la visualització de diferents filmacions, a fi i efecte de facilitar la identificació dels individus (en ambdós períodes d'observació) i la identificació de les diferents àrees en les quals es va dividir la instal·lació (durant el període d'observació 2). Durant ambdós períodes d'observació es va avaluar la concordança respecte a les conductes agonistes i d'*al·logrooming* descrites en l'Annex V. L'augment de la població estudiada d'un període a l'altre va provocar un increment considerable en les taxes de mobilitat

dels individus, fet que va aconsellar ampliar l'avaluació de la concordança amb dades de l'ús de l'espai per part dels individus durant el període d'observació 2.

A la Taula 7.5 es mostra com es va distribuir en els dos períodes l'avaluació de la concordança entre la investigadora i ella mateixa (intraobservador) i entre la investigadora i un observador extern (interobservador). Es van utilitzar el 20% de les filmacions del període d'observació 1 i el 10% de les filmacions del període d'observació 2 (aproximadament el 13% de les filmacions totals). L'elecció de les filmacions es va realitzar a l'atzar. Per evitar efectes d'aprenentatge o record es varen separar 6 mesos les sessions entre un mateix observador, i per evitar efectes de retroalimentació d'informació es varen separar 4 mesos les sessions entre observadors.

Concordança respecte a	Període d'observació 1	Període d'observació 2
Conductes agonistes i <i>al·logrooming</i>	Concordança intraobservador	Concordança intraobservador
	Concordança interobservador	Concordança interobservador
Ocupació de l'espai		Concordança intraobservador
		Concordança interobservador

Taula 7.5 Distribució dels diferents estudis de concordança avaluada durant ambdós períodes d'observació.

Donat que el registre utilitzat per avaluar la concordança respecte a les conductes agonistes i d'*al·logrooming* es basava en una regla de registre activat per transicions i no pas en intervals de temps, es va decidir calcular el coeficient *Kappa* d'alineament per a esdeveniments (Bakeman & Quera, 2011). Aquest tipus de coeficient elimina la sobreestimació dels valors de concordança que proporciona el coeficient *Kappa* de Cohen clàssic utilitzat en la majoria d'estudis d'observació de conducta animal quan s'aplica a dades obtingudes mitjançant un registre activat per transicions (veure Annex V). En canvi, el registre activat per unitats de temps (cada 30 segons) utilitzat per avaluar la concordança respecte a l'ocupació de l'espai (descriu a continuació, apartat 7.7.2) ens permetia calcular el nivell de concordança mitjançant el

coeficient *Kappa* de Cohen clàssic (Cohen, 1960). Ambdós coeficients es varen calcular fent ús del programari GSEQ (Generalized Sequential Quierier, 2011) en la seva versió 5.1.017.

A continuació es mostren els resultats de les concordances obtingudes (veure Taula 7.6) i un exemple de registre (veure Figura 7.5):

	Període d'observació 1		Període d'observació 2	
	Concordança intraobservador	Concordança interobservador	Concordança intraobservador	Concordança interobservador
Coeficient <i>Kappa</i> d'alineament per a esdeveniments de conductes agonistes i <i>al-logrooming</i>	Promig: 0.96	Promig: 0.93	Promig: 0.93	Promig: 0.79
	Valor màxim: 1	Valor màxim: 1	Valor màxim: 1	Valor màxim: 0.85
	Valor mínim: 0.89	Valor mínim: 0.79	Valor mínim: 0.82	Valor mínim: 0.73
Coeficient <i>Kappa</i> de Cohen de l'ocupació de l'espai			Promig global: 0.98	Promig global: 0.80

Taula 7.6 Resultats de la concordança obtinguda durant el període d'observació 1 (28 filmacions, 840minuts) i durant el període d'observació 2 (96 filmacions, 2400 minuts).

Obtinguts els valors de concordança, es varen analitzar els punts de discordança entre els observadors per descartar errors sistemàtics que poguessin ésser importants en el desenvolupament de la investigació. Es va concloure que els errors puntuals eren conseqüència d'un desconeixement desigual dels individus del grup per part d'ambdós investigadors, accentuat per la dificultat afegida de realitzar l'observació en sessions gravades. Cal recordar que la semblança en la corpulència dels dos mascles juvenils i la del mascle infantil, podien conduir a errors d'identificació puntuals.

7.7 Estudi 1: Jerarquia i distribució de l'espai en mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus*)

En aquest estudi vam utilitzar les dades obtingudes durant el primer període d'observació per comprovar l'adequació del model de Hemelrijk (1998) (veure apartat 6.2.1) en el grup de cinc *Cercocebus torquatus* resident al Parc Zoològic de Barcelona entre novembre de 2007 i març de 2008 (període d'observació 1). Per aquest motiu vam establir la jerarquia de dominància, l'estratègia agonista i la distribució espacial dels membres del grup.

Si el model de Hemelrijk (1998) (veure apartat 6.2.1) és vàlid sota aquestes condicions, esperem trobar una relació entre l'estratègia agonista adoptada pels individus i la distribució espacial de l'individu dominant. És a dir, si el grup adopta l'estratègia agonista anomenada reducció del risc esperem que l'individu dominant es localitzi majoritàriament en posicions centrals respecte a la resta d'individus del grup. En canvi, si el grup adopta l'estratègia agonista anomenada reducció de l'ambigüitat de rangs esperem que l'individu no es situï en posicions centrals.

7.7.1 Anàlisi de la jerarquia de dominància i estratègia agonista

La jerarquia de dominància es va determinar en relació a les interaccions agonistes diàdiques (basades en les conductes agonistes mostrades en l'Annex III) observades entre tots els membres del grup durant el període d'observació 1. L'índex de jerarquia va ésser calculat seguint les modificacions proposades per Singh et al. (2003) dels índexs de Landau (1951) i Appleby (1983) (veure apartat 3.2). Després d'elaborar la matriu sociomètrica amb els encontres guanyats i perduts per cada individu (veure Taula 7.7) es va calcular l'índex en funció les fórmules descrites en l'apartat 3.2.

Taula 7.7. Matriu sociomètrica dels encontres agonistes guanyats respecte als demés per a cada individu del grup de cinc mangabeis (*Cercocebus torquatus*) del Parc Zoològic de Barcelona durant el període d'observació 1. S'inclouen els valors, P_a i d_a (Singh et al. 2003).

Dominants	Subordinats					
	Pascal	Yambo	Buna	Mabé	Mwana	d_a
Pascal	-	14/15	10/10	4/4	0/0	
P_a	-	0,93	1,00	1,00	0	2,93
Yambo	1/15	-	62/64	14/16	27/27	
P_a	0,07	-	0,97	0,87	1,00	2,91
Buna	0/10	2/64	-	3/20	3/3	
P_a	0	0,03	-	0,15	1,00	1,18
Mabé	0/4	2/16	17/20	-	17/21	
P_a	0	0,12	0,85	-	0,81	1,78
Mwana	0/0	0/27	0/3	4/21	-	
P_a	0	0	0	0,19	-	0,19

Seguint les indicacions mostrades a l'apartat 3.2, P_a és la proporció d'encontres guanyats per cada individu respecte al total d'encontres acumulats per la diada i d_a és el sumatori de les P_a parcials de cada individu. Vam introduir la modificació a d_a proposada per Singh et al. (2003) per als individus que no havien interaccionat agonísticament entre ells (en el nostre cas, Pascal i Mwana) (veure Taula 7.8) i vàrem obtenir d_{aa} sumant 0.5 a tots els valors d_a . A continuació, es van dividir els valors d_{aa} per n (nombre d'individus del grup) i es van obtenir les corresponents puntuacions z . Tot seguit, vàrem agafar el valor z més baix i el vàrem considerar com a zero arbitrari i vam sumar, successivament, la resta de valors z . Finalment vam ordenar als individus en funció dels valors obtinguts en l'escala en ordre decreixent, essent 5 l'individu amb valor d'escala i rang més elevat i 1 l'individu amb valor d'escala i rang inferior (veure Taula 7.8).

Taula 7.8 Càlcul dels rangs jeràrquics (Singh et al., 2003). (*) Valors de d_a modificats per als individus que no han mostrat interaccions agonistes.

	Pascal	Yambo	Buna	Mabé	Mwana
d_a	3,87*	2,91	1,18	1,78	0,25*
d_{aa}	4,37	3,41	1,68	2,28	0,75
p	0,874	0,682	0,336	0,456	0,15
z	1,14	0,47	-0,42	-0,11	-1,04
Valor d'escala	2,18	1,51	0,61	0,93	0
Rang	5	4	2	3	1

Així doncs, vàrem determinar els següents rangs de dominància: Pascal (5), Yambo (4), Mabé (3), Buna (2) i Mwana (1) i vam calcular l'índex de linealitat jeràrquica h (fórmula 3.3). Els resultats indiquen una organització lineal ($h = 0.8143$) basada en una jerarquia matrilineal en la qual els infants es situen immediatament per sota del rang de la seva mare.

Vàrem determinar també l'estratègia d'atac desenvolupada pels individus del grup. La matriu sociomètrica dels encontres guanyats i perduts (veure Taula 7.5) va confirmar la manca d'agressió entre Pascal (l'individu de rang jeràrquic més alt) i Mwana (l'individu de rang jeràrquic més baix). En canvi, l'agressió entre els individus pròxims en rang era freqüent (veure Taula 7.5). Per tant, i d'acord amb el model de Hemelrijk (1998), el tipus d'agressió mostrada per aquest grup s'ajusta a l'estratègia de reducció de l'ambigüitat de rangs, en la qual els individus amb més diferència de rangs no s'ataquen entre ells.

7.7.2 Anàlisi de la distribució de l'espai

Per tal de determinar la distribució espacial dels individus es van mesurar les coordenades de diversos punts de la instal·lació (Annex VI). Com ja hem mencionat en l'apartat 7.3, la instal·lació que ocupaven el grup de *Cercocebus torquatus* del Parc Zoològic de Barcelona era un cub irregular de 113 m³; el vàrem dividir en 41 àrees, definida cadascuna per un punt (veure Figura 7.6). Cada punt estava definit per 3 coordenades (x, y, z) localitzades en el centre geomètric de l'àrea. Així per exemple, l'àrea anomenada Terra I mesurava 3.41 m² (veure Figura 7.6) i va ésser definida per les coordenades (3.49, 2.96, 0). Aplicant aquest procediment a cada àrea vàrem obtenir 41 coordenades en l'espai que definien totes les àrees de la instal·lació. Mitjançant la utilització del programari The OBSERVER (2005) vam enregistrar les posicions dels cinc individus cada 30 segons (veure Annex VII i Annex VIII) al llarg de les 28 sessions del primer període d'observació, obtenint els valors de centralitat de cada individu en cada interval.

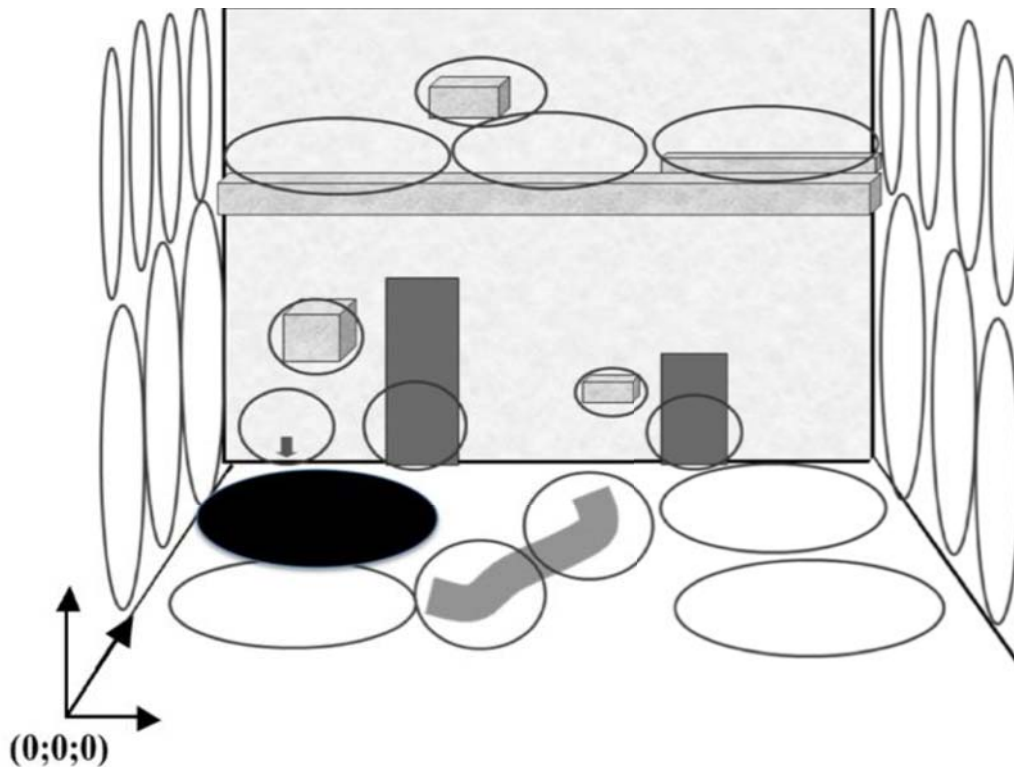


Figura 7.6 Àrees en les quals es va dividir la instal·lació de *Cercocebus torquatus* del Parc Zoològic de Barcelona per a l'anàlisi de la distribució espacial dels individus. En aquest dibuix esquemàtic no es mostren les 11 àrees aèries (formades per la intersecció de pals, cordes i/o xarxes, veure Annex VIII). Per exemple, en negre, l'àrea anomenada Terra I.

La centralitat dels individus es va calcular d'acord amb el procediment de Mardia (1972). És a dir, per a cada individu i , es calcula un vector unitat cap a un altre individu j cada 30 segons, $\vec{w}_{ij} = (t_{ij}, u_{ij}, v_{ij})$, amb coordenades $t_{ij} = (x_j - x_i) / d_{ij}$, $u_{ij} = (y_j - y_i) / d_{ij}$ i $v_{ij} = (z_j - z_i) / d_{ij}$, on (x_i, y_i, z_i) i (x_j, y_j, z_j) són les respectives coordenades dels individus i i j cada 30 segons, i d_{ij} és la distància euclidiana entre ells. Finalment, la centralitat de l'individu i és el mòdul de la suma de tots els vectors unitat d'ell mateix vers a la resta d'individus. L'individu amb el valor de mòdul més petit és l'individu més central respecte als altres individus.

7.7.3 Resultats i discussió

Finalment, vam calcular la correlació per rangs de Kendall entre el rang de dominància dels individus i la distribució espacial (vectors de centralitat de cada individu cada 30 segons). Una correlació de Kendall negativa indica valors elevats en els rangs de dominància i valors baixos en els vectors de centralitat els quals ens permeten deduir centralitat de l'individu dominant. La correlació obtinguda va ésser de $r_{kendall} = 0.05$. Per tant, no podem afirmar l'existència de relació entre el rang de dominància i la centralitat de l'individu dominant aquest grup.

Una anàlisi de les freqüències de l'ocupació de l'espai van suggerir que l'individu dominant no ocupava posicions centrals de la instal·lació durant el 46.19% del temps enregistrat, la qual cosa concordaria amb el resultat obtingut amb la correlació de Kendall. Aquest estudi també va mostrar que l'individu dominant ocupava posicions centrals de la instal·lació durant el 26.41% del temps enregistrat, coincidint amb els períodes en els quals s'alimentava al grup (el menjar es localitzava majoritàriament al centre de la gàbia) (veure Figura 7.7). Així doncs, el fet que l'individu ocupés posicions centrals de la instal·lació podria afectar la mesura de centralitat respecte la resta de companys durant els períodes on es proporcionava menjar. Per tal de determinar si aquest era el cas, vam calcular la correlació per rangs de Kendall utilitzant només els períodes de les filmacions en els que el grup estava menjant (335 minuts en total). En aquest context, la correlació de Kendall entre el rang de dominància i la distribució espacial va ésser de $r_{kendall} = -0.03$, el que indicava que l'individu dominant tampoc ocupava posicions centrals respecte a la resta de companys durant els períodes on es proporcionava menjar.

El model de Hemelrijk (1998) prediu que el tipus d'interaccions agonistes diàdiques que tenen lloc entre els membres d'un grup de primats determina la seva distribució espacial. L'estudi 1 d'aquesta tesi dona suport a aquesta hipòtesi. La distribució espacial observada en el grup de *Cercocebus torquatus* del Parc Zoològic de Barcelona és compatible amb l'estratègia agonista adoptada pel grup. En consonància amb el model de Hemelrijk (1998), l'individu dominant no va ocupar posicions

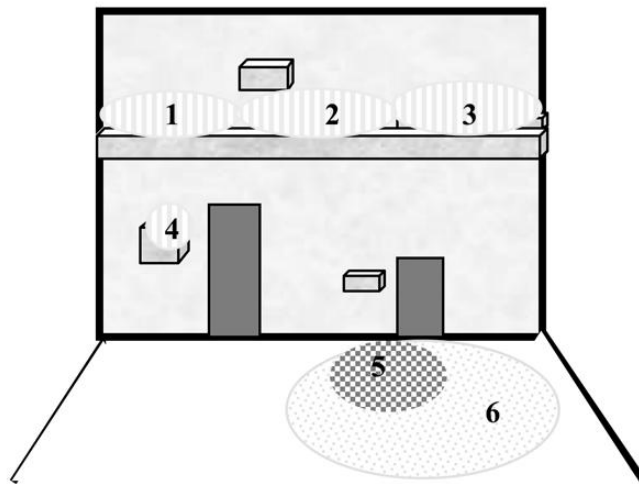


Figura 7.7 Zones ocupades per l'individu dominant (Pascal) del grup de *Cercocebus torquatus* al Parc Zoològic de Barcelona durant el període d'observació 1. Les zones perifèriques (1+2+3+4) varen ésser ocupades per l'individu dominant durant el 46.19% del temps enregistrat i les zones centrals (5+6) varen ésser ocupades per l'individu dominant durant el 26.14% del temps enregistrat coincidint amb els períodes on es proporcionava menjar al grup.

centrals en relació amb la resta d'individus del grup. Les correlacions entre el rang de dominància i la distribució espacial i l'estudi sobre la ubicació espacial així ho demostren.

Tanmateix, els nostres resultats no poden ésser considerats generals, a causa de la limitada mostra de la qual disposàvem. A més a més, tot i que els estudis en captivitat permeten determinar la distribució espacial amb exactitud, les condicions de captivitat poden ésser un factor important alhora de determinar-ne la posició espacial dels individus. Si la instal·lació fos més gran o tingués una disposició diferent podria haver estat condició suficient per modificar la posició de l'individu dominant.

El model de Hemelrijk suposa que si els individus segueixen les regles per a millorar el seu rang (estratègia de reducció del risc) els individus dominants desenvoluparan centralitat espacial; en canvi no s'observarà centralitat espacial dels individus dominants si aquests segueixen regles per a fer decreixer els nivells d'agressió dins del grup (reducció de l'ambigüitat per rangs). En aquest cas, els individus van

situar-se prop d'altres individus amb rangs jeràrquics molt allunyats del seu i per tant, no s'observà centralitat dels individus dominants (Hemelrijk, 2000). Per poder confirmar el model de manera directa, el grup hauria d'haver adoptat una estratègia de reducció del risc, permetent-nos estudiar la disposició central dels individus dominants. L'estratègia de reducció de l'ambigüitat de risc per rangs (és a dir, l'observada en el nostre grup de *Cercocebus torquatus*) només ens permet confirmar el model de manera indirecta, indicant-nos que l'individu dominant no es situa en posicions centrals respecte a la resta dels seus companys.

En resum, tot i que hauria estat desitjable disposar de una mostra més àmplia, els resultats indiquen que aquesta espècie podria exhibir dinàmiques similars a les predites pel model de Hemelrijk, i això podria ésser conseqüència del patró de dominància dinàmica observat en *Cercocebus* (absència de jerarquies matrilineals excepte en grups amb individus infantils per sota dels tres anys). En l'estudi 2, mostrat a continuació, vam ampliar aquests resultats amb un grup de *Cercocebus atys lunulatus* que adoptaren una estratègia de reducció del risc i, a més a més, estaven vivint en una instal·lació de característiques molt diferents de la dels *Cercocebus torquatus*.

7.8 Estudi 2: Comparació de les estratègies agonistes i distribució de l'espai en mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus* i *Cercocebus atys lunulatus*)

En aquest estudi es van utilitzar les dades obtingudes en un estudi anterior pertanyents a un grup de *Cercocebus atys lunulatus* residents al Parc Zoològic de Barcelona (Cifre, 2009), així com els resultats obtinguts en l'estudi precedent (apartat 7.7). L'objectiu del present estudi va ésser demostrar com els mangabeis en captivitat adopten diferents estratègies agonistes en funció de la instal·lació en la qual estan estabulats. Així doncs, si la distribució espacial dels individus depèn de l'estratègia agonista adoptada pels individus d'un grup (com hem obtingut en l'apartat anterior) i si aquesta depèn del tipus d'instal·lació, la distribució podria utilitzar-se com a factor indicatiu que ens ajudaria a triar quin tipus d'instal·lació és la més adequada per a cada espècie.

Els mangabeis estan dividits en dos gèneres, *Cercocebus* (incloent *galeritus*, *atys* i *torquatus*) i *Lophocebus* (incloent *albinea* i *aterrimus*). Les dades de la biologia molecular semblen donar suport a aquesta divisió però encara no està del tot clara la interrelació existent entre els diferents gèneres, sobretot pel que fa a les diferències entre subespècies i espècies al·lopàtrides. Durant un temps, la subespècie *lunulatus* estava classificada com a *Cercocebus torquatus lunulatus* però més recentment s'ha reconsiderat la seva classificació incloent-la en la subespècie *atys* (*Cercocebus atys lunulatus*) (Oates, 1996; Kingdom, 1997) (en la present investigació s'utilitzarà aquesta nomenclatura taxonòmica). Però, amb independència de la nomenclatura empleada, és evident que es tracta d'un grup intermedi entre *Cercocebus atys atys* i *Cercocebus torquatus* (veure Figura 7.8) i l'actual distribució fragmentada dels mangabeis en llibertat suggereix que el seu estatus present és un reducte del seu passat i probablement la principal raó de les actuals diferències (Groves, 2001). Ambdues espècies són molt semblants: presenten similars constitucions morfològiques, hàbitats i dietes. De fet, la *World Association of Zoos and Aquariums* (WAZA, 2010) agrupa ambdues espècies sota un criteri comú de conservació. Per tant, a efectes pràctics, podríem dir que en el present estudi treballarem amb una espècie anàloga a *Cercocebus torquatus* però, tal i

com comentarem a continuació, establada en un tipus d'instal·lació amb característiques diferents.

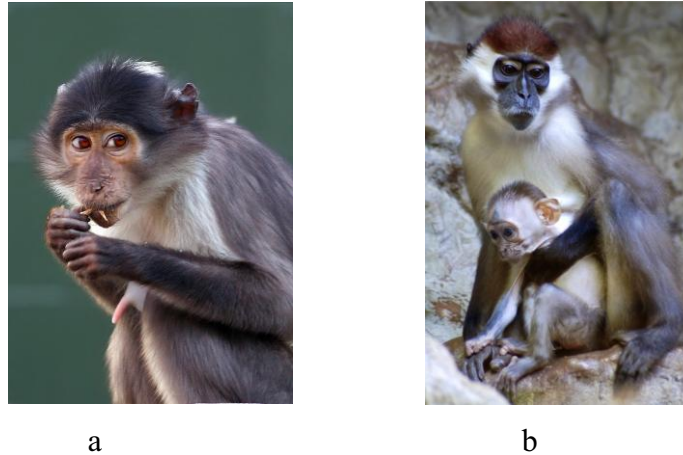


Figura 7.8 Imatges de *Cercocebus atys lunulatus* (a) i *Cercocebus torquatus* (b) presents al Parc Zoològic de Barcelona.

7.8.1 Grup d'estudi, mètodes i resultats (Cifre, 2009)

El conjunt de dades recollides en aquest apartat és un resum de les descrites en el treball previ realitzat per Cifre (2009). El grup de *Cercocebus atys lunulatus*, anomenat també mangabei gris, estava format per 7 individus, 3 mascles i 4 femelles. El mascle reproductor (François, 14 anys) tenia descendència amb les dues femelles adultes del grup (Yani, 12 anys, i Kasi, 9 anys). La descendència de François i Yani estava formada per una femella juvenil (Clarita, 4 anys) i un mascle infantil (Machito, 2 anys). Anàlogament, la descendència de François i Kasi estava formada per un mascle juvenil (Negro, 4 anys) i una femella infantil (Mini, 1 any). A més a més, tots els individus estaven ben habituats als observadors humans i el reconeixement individual era senzill.

A diferència del grup de *Cercocebus torquatus*, aquest grup residia en una instal·lació oberta (sense sostre) amb una àrea irregular de 73.41 m². Tot i això, si les

condicions meteorològiques no eren les òptimes podien accedir a l'àrea dormitori. La instal·lació comptava amb una plataforma central amb cordes, xarxes, pals de fusta i alguna planta per afavorir l'enriquiment estructural (veure Figura 7.9). Durant el transcurs de l'estudi tots els elements mòbils van romandre en el mateix lloc a petició explícita dels investigadors.

El grup va ésser filmat utilitzant una càmera de vídeo digital (mini DV JVC GR-DX77E) situada fora de la instal·lació en una posició fixa que oferia el màxim camp visual i evitava possibles inobservabilitats.

Després de les sessions d'observació *ad libitum* que van permetre elaborar un etograma de les conductes agonistes, es varen filmar 30 sessions d'observació fins a completar un total de 22.5 hores (1350 minuts). Les filmacions es varen realitzar durant les primeres hores del matí (de 8:00 a 10:00) de dilluns a divendres i sense presència de públic. Aquestes filmacions es van utilitzar per a descriure les interaccions agonistes diàdiques i la distribució espacial dels individus. En aquest cas, també es va utilitzar el programari The OBSERVER XT (2005) per l'anàlisi de les filmacions.

El càlcul de la jerarquia de dominància és va efectuar utilitzant el mateix mètode empleat en els apartats 3.2 i 7.7.1. És a dir, la modificació dels índexs de Landau (1951) i Appleby (1983) proposada per Singh et al. (2003). Es van establir els següents rangs de dominància: Yani (7), François (6), Kasi (5), Negro (4), Machito (3), Clarita (2) i Mini (1). Tot i que aquests resultats indiquen una forta organització lineal dins del grup ($h = 0.791$), no segueixen el patró matrilineal detectat en el grup de *Cercocebus torquatus*, probablement com a conseqüència de la barreja existent entre individus juvenils a més de 3 anys.

L'anàlisi de la matriu sociomètrica d'encontres guanyats i perduts va confirmar la manca d'agressió entre Yani (l'individu amb més rang jeràrquic) i François (el segon individu amb més rang jeràrquic). D'acord amb el model de Hemelrijk (1998), el perfil d'agressió desenvolupat per aquest grup de *Cercocebus atys lunulatus* s'adapta a l'estratègia anomenada reducció del risc, en la qual els encontres agonistes es produeixen entre individus allunyats en rang.

D'acord amb les directius metodològiques mencionades en l'apartat 7.7.2, es va calcular la distribució espacial dels individus. La correlació per rangs de Kendall entre els rangs jeràrquics dels individus i la distribució espacial va ésser de $r_{kendall} = -0.201$ ($p < 0.001$).

Els resultats de les simulacions del model de Hemelrijk (1998) mostraven que si un individu agredia a un altre individu amb rang llunyà del seu (és a dir, estratègia de reducció del risc), l'individu dominant ocuparia una posició central. Per tant, les dades d'aquest estudi amb *Cercocebus atys lunulatus* proporcionen evidència empírica de que aquesta hipòtesi és adequada.

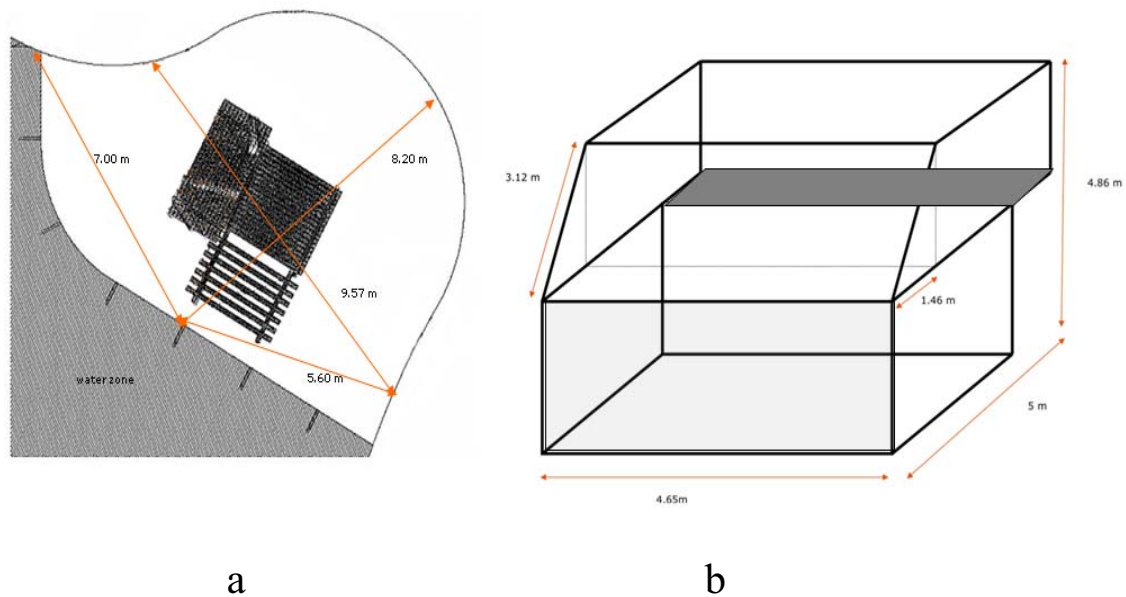


Figura 7.9 Esquema de les instal·lacions de (a) mangabeis gris (*Cercocebus atys lunulatus*) i (b) mangabeis de collaret blanc (*Cercocebus torquatus*) presents al Parc Zoològic de Barcelona. En l'esquema de la instal·lació dels *Cercocebus atys lunulatus*, la plataforma elevada s'indica en gris fosc i la zona d'aigua en gris clar. En l'esquema de la instal·lació dels *Cercocebus torquatus*, l'àrea elevada s'indica en gris fosc i el vidre frontal en gris clar.

7.8.2 Discussió

El grup de *Cercocebus atys lunulatus* va mostrar una estratègia agonista de reducció del risc i l'estudi de la distribució espacial va confirmar que l'individu dominant ocupava posicions centrals. L'estratègia agonista observada en aquest grup pot provocar canvis significatius en l'estructura jeràrquica del grup (per exemple, si un individu de rang baix guanya diversos encontres agonistes a un individu de rang alt, pot arribar a modificar l'organització jeràrquica del grup i afectar la seva estabilitat). A més a més, en l'estudi realitzat amb *Cercocebus atys lunulatus*, l'individu perdedor d'un encontre agonista (amb independència del seu rang jeràrquic) disposava d'una instal·lació prou ampla per allunyar-se de l'agressor i evitar així tornar a enfrontar-se amb ell una i altra vegada.

En canvi, el grup de *Cercocebus torquatus* va mostrar una estratègia agonista de reducció de l'ambigüitat per rangs on l'individu dominant no ocupava posicions centrals. Probablement, aquest fet era conseqüència del tipus d'instal·lació en la qual estaven estabulats, una gàbia bastant més petita sense lloc per amagar-se després d'una baralla perduda. En aquest context, una situació de baralla contínua entre individus podria acabar amb l'exclusió d'un dels individus del grup amb les conseqüents limitacions per a la supervivència d'aquell individu i les modificacions en l'estructura social del grup. Així doncs, l'adopció de l'estratègia de reducció de l'ambigüitat de rangs pot evitar canvis significatius en l'estructura jeràrquica del grup i afavoreix l'estabilitat en espais reduïts.

Es tractava de dos grups molt propers a nivell taxonòmic i amb estructures socials molt similars: un mascle reproductor acompanyat de dues femelles adultes amb la respectiva descendència, evidenciant unes relacions de parentiu molt semblants. Per tant, una explicació plausible a les diferències observades en les estratègies agonistes podria trobar-se en el tipus d'instal·lació en la qual estaven estabulats ambdós grups. Mentre els *Cercocebus atys lunulatus* vivien en una instal·lació oberta de 73.41 m², els *Cercocebus torquatus* ho feien en una gàbia cúbica de 23.25 m² (Figura 7.9). El tipus d'instal·lació podria haver influït en l'adopció de l'estratègia agonista en cadascun dels grups, la qual determinà les diferències observades en la distribució espacial dels

individus. Per altra banda, l'emergència d'una estratègia agonista conservadora en el grup de *Cercocebus torquatus* mereix una especial atenció, ja que sembla raonable predir l'aparició de situacions d'estrès dins del grup en escenaris futurs, sobretot si creix el número d'individus. En aquest cas, ampliar o traslladar els animals a una instal·lació més àmplia seria necessari per dotar-los de vies d'escapament que permetessin suavitzar els efectes de les conductes d'agressió dins del grup (Cash, Wehnelt & Aureli, 2008).

Donat que el benestar dels primats en captivitat pot ésser valorat mitjançant els patrons de conducta que desenvolupen (Estep & Baker, 1991; Neveu & Deputte, 1996), els resultats obtinguts suggereixen que seria desitjable estendre aquests estudis a altres grups. Aquests estudis haurien d'incloure grups residents en instal·lacions veïnes (amb interacció social entre individus de grups diferents), grups residents en gàbies amb parets formades per reixes metàl·liques o en contacte pròxim amb els visitants del parc (Mallapur, Waran & Sinha, 2005), així com altres factors externs imposats per la localització assignada que podrien afectar l'adopció de diferents estratègies agonistes i a la distribució espacial dels individus.

A més a més, cal recordar que l'estructura social dels primats, i més concretament dels Cercopithecinae, és molt complexa i són molts els factors que hi intervenen. En el model de Hemelrijk (1998) utilitzat en aquest dos estudis només s'han tractat dos d'aquests factors: les conductes de competició que propicien l'aparició de les estructures jeràrquiques i la distribució espacial dels individus del grup. En l'estudi 3, mostrat a continuació, vam ampliar aquest model amb d'altres indicadors de l'estructura social dels Cercopithecinae, com ara les conductes afiliatives, tal i com proposem Puga-González et al. (2009).

7.9 Estudi 3: Patrons emergents de l'estructura social en mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus*): una verificació del model basat en agents GrooFiWorld

En aquest estudi vam utilitzar les dades obtingudes durant el segon període d'observació (apartats 7.2 i 7.5) per comprovar la validesa del model de Puga-González et al., (2009) (veure apartat 6.2.1) en un grup de set *Cercocebus torquatus* al Parc Zoològic de Barcelona entre juny i setembre de 2009 (veure apartat 7.2).

A diferència dels anteriors estudis (apartats 7.7 i 7.8), centrats exclusivament en dos factors (jerarquia de dominància i distribució espacial), en el present estudi vam estudiar fins a 22 mesures conductuals, presents a l'estudi de Puga-González et al. (2009) i relacionades amb les conductes de competició i de cooperació responsables de l'emergència de patrons de conducta global, que ens varen permetre descriure l'estructura social observada en el grup de *Cercocebus torquatus*. A continuació, mostrem una llista amb les 22 mesures (veure Taula 7.9):

Mesures conductuals relacionades amb els patrons d'agressió	Mesures conductuals relacionades amb els patrons afiliatius
(1) Gradient de jerarquia	(12) Percentatge de temps invertit en <i>grooming</i>
(2) Unidireccionalitat de l'agressió	(13) Taxa de <i>grooming</i>
(3) Taxa d'agressió	(14) Percentatge de les interaccions de <i>grooming</i>
(4) Percentatge de les interaccions d'agressió	(15) Índex de dominància de Berger-Parker per a companys de <i>grooming</i>
(5) Correlació entre el rang i l'agressió emesa	(16) Correlació entre el rang i el <i>grooming</i> emès
(6) Correlació entre el rang i l'agressió rebuda	(17) Correlació entre el <i>grooming</i> i la proximitat dels companys
(7) Correlació entre el rang i el número de baralles perdudes	(18) Reciprocitat del <i>grooming</i>
(8) Percentatge d'agressió no física i física	(19) Correlació entre <i>grooming</i> emès i la jerarquia
(9) Diversitat en l'agressió	(20) Correlació entre <i>grooming</i> emès i els companys de rang similar
(10) Distància promig entre els membres del grup	(21) Diversitat en el <i>grooming</i>
(11) Centralitat dels dominants	(22) Percentatge de <i>grooming</i> emès per les femelles cap als mascles

Taula 7.9 Llistat de les 22 mesures conductuals relacionades amb l'estructura social presents a l'estudi de Puga-González et al. (2009) i descrites a l'apartat (7.9.1).

Si el model de Puga-González et al. (2009) anomenat GrooFiWorld és adequat sota aquestes condicions, esperem que els resultats obtinguts en el grup de *Cercocebus torquatus* es situïn entre el rang de resultats mostrats en les simulacions d'aquests autors. Així mateix, donat que el model es basa en les quatre categories d'estructura social descrites en la hipòtesi de covariació (apartat 2.1), l'anàlisi d'aquestes mesures ens permetrà classificar al grup de mangabeis estudiat en alguna d'aquestes quatre categories en funció de l'estil de dominància observat en el grup. Així doncs, esperem que els resultats obtinguts l'estudi 3 de la present tesi complementin les dades existents en la literatura primatològica (Gust & Gordon, 1994), que situen al gènere *Cercocebus* en l'estil de dominància "relaxat" i el classifiquen com a grau 3 d'estructura social (Thierry, 2004).

7.9.1 Mesures de l'estructura social en *Cercocebus torquatus*

En el present estudi vam comparar les dades obtingudes de l'observació del grup captiu de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona amb les dades obtingudes del model GrooFiWorld en funció de la col·lecció de mesures utilitzades en les simulacions de Puga-González et al. (2009). La jerarquia de dominància es va establir a partir de les interaccions agonistes diàdiques entre tots els membres del grup. L'índex de jerarquia va ésser calculat d'acord amb les modificacions proposades per Singh et al. (2003) dels índexs de Landau (1951) i Appleby (1983) (veure apartat 3.2). Els valors d'escala obtinguts en l'índex de jerarquia proposat per Singh et al. (2003) eren equivalents als valors DOM proposats per Hemelrijk (1998) (veure Annex X). Per aquest motiu, el gradient de jerarquia entre tots els individus va ésser calculat utilitzant el coeficient de variació dels valors d'escala (desviació estàndard dividit pel promig) (Sokal & Rohlf, 1981).

Les mesures conductuals van ésser calculades d'aquestes maneres:

- a) Taxa d'agressió (o de *grooming*): dividint la freqüència d'agressió (o de *grooming*) pel temps total d'observació.
- b) Percentatge d'agressió física (o d'agressió no física): dividint la freqüència d'agressió física (o d'agressió no física) per la freqüència d'agressió total.

- c) Percentatge de temps invertit en *grooming*: dividint el temps invertit en *grooming* pel total del temps observat.
- d) Percentatge de temps invertit en *grooming* de les femelles vers als mascles: dividint el temps invertit en *grooming* de les femelles vers als mascles pel total del temps total invertit en la conducta de *grooming*.
- e) Percentatge d'interaccions agressives (o interaccions afiliatives) involucrades respectivament en agressió o *grooming*: dividint la freqüència d'agressió (o de *grooming*) per la suma de freqüències d'agressió i *grooming*.
- f) Diversitat en l'agressió (o en el *grooming*): dividint el nombre de díades que van interaccionat mitjançant agressió (o *grooming*) pel total de díades possibles entre els membres del grup.
- g) Diversitat de companys de *grooming*; dividint la freqüència amb la qual un individu feia *grooming* al seu company preferit per la freqüència total individual de *grooming* (índex de dominància de Berger-Parker; Southwood, 1978).

D'acord amb les directius metodològiques mencionades en l'apartat 7.7.2 es va calcular també la distribució espacial dels individus. El mètode utilitzat per obtenir la centralitat espacial dels individus va ésser idèntic a l'utilitzat per Hemelrijk (1998) i el grau de centralitat es va calcular usant la correlació de Kendall per rangs entre el rang de dominància dels individus i la seva distribució espacial (vectors de centralitat de cada individu cada 30 segons) (veure apartat 7.7.2).

Les correlacions entre rangs, agressions i *grooming* foren calculades utilitzant la correlació per rangs de Kendall. Cal especificar que les correlacions entre el rang i l'agressió rebuda i entre el rang i el número de baralles perdudes eren exactament les mateixes, ja que en el present estudi vàrem suposar que rebre una agressió era equivalent a perdre-la i per tant, vàrem calcular ambdues mesures utilitzant els mateixos valors. Aquesta equivalència ens va permetre eludir interpretacions subjectives sobre el resultat dels encontres agonistes en llargues seqüències d'agressió on els individus replicaven contínuament les agressions rebudes.

Els processos de reciprocitat i intercanvi entre l'agressió, el *grooming* i la proximitat espacial entre individus varen ésser calculades mitjançant les correlacions Tau- K_r (Hemelrijk, 1990) (veure apartat 4.2), les quals s'utilitzen freqüentment en estudis de comportament animal (Lu et al., 2008). Els nivells de significació foren calculats en base a 2000 permutacions, segons la descripció metodològica realitzada per Hemelrijk (1990). Les mesures d'unidireccionalitat en l'agressió i reciprocitat del *grooming* es varen obtenir correlacionant les matrius sociomètriques amb les respectives matrius transposades. De forma similar, les mesures de correlació entre *grooming* emès i la jerarquia, i de correlació entre *grooming* emès i companys de rang propers es van calcular utilitzant les correlacions Tau- K_r , d'acord amb la descripció realitzada per Puga-González et al. (2009). Per calcular la correlació entre *grooming* emès i la jerarquia es va utilitzar la matriu sociomètrica de la conducta de *grooming* emès i la matriu sociomètrica de rangs o nivell de dominància (amb els valors d'escala dels individus situats en files) (veure Taula 7.10). En canvi, per calcular la correlació de *grooming* emès i els companys de rang similar es va utilitzar la matriu sociomètrica de la conducta de *grooming* emès i la matriu sociomètrica de rangs similars. En aquesta matriu, el valor 1 s'adjudica als dos individus més propers en rang i el valor 0 s'adjudica en qualsevol altre cas (veure Taula 7.11).

Taula 7.10 Matriu sociomètrica de rangs o nivell de dominància on els valors d'escala dels individus estan situats en files (veure Annex X)

	Pascal	Yambo	Mabé	Ndeko	Buna	Mwana	Ngungui
Pascal	-	2.09	1.95	1.23	1.17	1.04	0
Yambo	2.71	-	1.95	1.23	1.17	1.04	0
Mabé	2.71	2.09	-	1.23	1.17	1.04	0
Ndeko	2.71	2.09	1.95	-	1.17	1.04	0
Buna	2.71	2.09	1.95	1.23	-	1.04	0
Mwana	2.71	2.09	1.95	1.23	1.17	-	0
Ngungui	2.71	2.09	1.95	1.23	1.17	1.04	-

Taula 7.11 Matriu sociomètrica de rangs similars. Els dos individus més propers en rang se'ls hi adjudica el valor 1 i a la resta se'ls hi adjudica el valor 0. Així per exemple, si observem la fila corresponent a Yambo, els dos individus més propers en rang són Pascal i Mabé (amb valor 1) i a la resta queden amb valor 0 (veure Annex X).

	Pascal	Yambo	Mabé	Ndeko	Buna	Mwana	Ngungui
Pascal	-	1	1	0	0	0	0
Yambo	1	-	1	0	0	0	0
Mabé	0	1	-	1	0	0	0
Ndeko	0	0	1	-	1	0	0
Buna	0	0	0	1	-	1	0
Mwana	0	0	0	0	1	-	1
Ngungui	0	0	0	0	1	1	-

7.9.2 Resultats: Anàlisi de les mesures de l'estructura social en *Cercocebus torquatus*

Els resultats principals obtinguts de la comparació de les dades procedents de l'observació del grup de captiu de *Cercocebus torquatus* i els valors procedents de les simulacions obtingudes per Puga-González et al. (2009) utilitzant el model GrooFiWorld es mostren a la Taula 7.12 i es resumeixen en el següent:

- a) El gradient de la jerarquia era pronunciat i similar a l'alta intensitat d'agressió" trobada en les simulacions (gradient de la jerarquia: 0.6).
- b) L'agressió era unidireccional (unidireccionalitat de l'agressió: -0.412).
- c) La quantitat de temps invertit en agressió era elevada en relació amb el temps invertit en *grooming* (percentatge en les interaccions d'agressió: 72.59% vers percentatge en les interaccions de *grooming*: 27.41%).
- d) La distància promig entre els individus era elevada (distància promig entre els membres de grup: 0.856 m).
- e) L'individu dominant es localitzava a zones perifèriques (centralitat de dominants: 0.234).

- f) La conducta de *grooming* era significativament recíproca (reciprocitat en la conducta de *grooming*: 0.402).

En resum, els resultats a) i b) concordaven amb els resultats de les simulacions que es varen dur a terme utilitzant el model GrooFiWorld sota la condició experimental d'“alta intensitat d'agressió”, i els resultats c), d), e) i f) concordaven amb els resultats de les simulacions sota la condició experimental de “baixa intensitat d'agressió”. Així doncs, vam classificar les 15 mesures com a “alta o baixa intensitat d'agressió” en comparació amb els resultats procedents de les simulacions. Sis mesures varen ésser classificades com “alta intensitat d'agressió” i 9 mesures varen ésser classificades com a “baixa intensitat d'agressió”. La ràtio entre mesures d'alta i baixa intensitat d'agressió (és a dir, 6/9) ens va permetre classificar al grup de *Cercocebus torquatus* com a una societat intermèdia situada entre l'estil de dominància despòtic i l'igualitari i propera a una societat relaxada de grau 3 (Thierry, 2004). Així mateix, vam ampliar l'estudi incorporant 7 mesures no contemplades en els resultats de les simulacions executades utilitzant el model GrooFiWorld (veure Taula 7.12).

Taula 7.12 Dades procedents de l'observació dels mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus*) presents al Parc Zoològic de Barcelona en comparació amb les dades procedents de les simulacions obtingudes amb el model basat en agents GrooFiWorld. En la darrera columna, les dades de *Cercocebus torquatus* estan classificades com a “alta intensitat d’agressió” o “baixa intensitat d’agressió”, d’acord amb els valors obtinguts per Puga-González et al. (2009).

	Dades procedents de	Resum de les dades procedents de la utilització del model GrooFiWorld ⁽³⁾		Correspondència entre els resultats de <i>Cercocebus torquatus</i> i les condicions de simulació de GrooFiWorld
	<i>Cercocebus torquatus</i>	Alta intensitat d’agressió	Baixa intensitat d’agressió	
Patrons d’agressió				
Gradient de jerarquia	0.60	0.86	0.11	Alta intensitat d’agressió
Unidireccionalitat de l’agressió ⁽²⁾	- 0.412	-0.45	0.18	Alta intensitat d’agressió
Taxa d’agressió	27.1 encontres / hora	ND	ND	ND
Percentatge de les interaccions d’agressió	72.59%	15%-16%	16%-18%	Baixa intensitat d’agressió
Correlació entre el rang i l’agressió emesa ⁽¹⁾	0.571	0.84	0.61	Baixa intensitat d’agressió
Correlació entre el rang i l’agressió rebuda ⁽¹⁾	-0.402	-0.86	-0.52	Baixa intensitat d’agressió
Correlació entre el rang i el número de baralles perdudes ⁽¹⁾	-0.402	-0.86	-0.51	Baixa intensitat d’agressió
Percentatge d’agressió no física i agressió física	57.06% and 42.94%	ND	ND	ND
Diversitat en l’agressió	100%	ND	ND	ND
Distància promig entre els membres del grup	0.856m	17	10	Baixa intensitat d’agressió
Centralitat de dominants	0.234	-0.56	0.06	Baixa intensitat d’agressió
Patrons afiliatius				
Percentatge de temps invertit en <i>grooming</i>	18.22%	ND	ND	ND
Taxa de <i>grooming</i>	10.22 encontres / hora	ND	ND	ND
Percentatge de les interaccions de <i>grooming</i>	27.41%	13%-23%	28%-30%	Baixa intensitat d’agressió
Índex de dominància de Berger-Parker per a companys de <i>grooming</i>	0.325	0.24	0.20	Alta intensitat d’agressió
Correlació entre el rang i el <i>grooming</i> emès ⁽¹⁾	0.485	0.02	-0.14	Alta intensitat d’agressió
Correlació entre el <i>grooming</i> i la proximitat del company ⁽²⁾	-0.311*	-0.55	-0.42	Baixa intensitat d’agressió
Reciprocitat del <i>grooming</i> ⁽²⁾	0.402*	0.31	0.45	Baixa intensitat d’agressió
<i>Grooming</i> emès i la jerarquia ⁽²⁾	0.430	0.44	0.05	Alta intensitat d’agressió
<i>Grooming</i> emès i als companys de rang similar ⁽²⁾	0.180**	0.25	0.04	Alta intensitat d’agressió
Diversitat en el <i>grooming</i>	80.95%	ND	ND	ND
Percentatge de <i>grooming</i> emès per les femelles cap als mascles	55.99%	ND	ND	ND

Nota: ⁽¹⁾ Correlacions per rangs de Kendall, ⁽²⁾ Correlacions de TauK_r, ⁽³⁾ Puga-González et al.(2009), ND = no disponible, * $p < 0.05$, ** No significant ($p > 0.05$).

7.9.3 Discussió

En el present estudi vam verificar de forma empírica les dades procedents de les simulacions utilitzant el model GrooFiWorld (Puga-González et al., 2009) i, a més a més, les vam comparar amb els patrons observats en un grup de mangabeis en captivitat. Els resultats de la comparació entre les dades procedents d'ambdues vies metodològiques (observacions de mangabeis i simulacions utilitzant el model GrooFiWorld) van mostrar valors elevats del gradient de jerarquia i la unidireccionalitat de l'agressió. Aquests resultats confirmaren que els patrons d'agressió mostrats pel grup de *Cercocebus torquatus* en captivitat es situaven molt a prop dels mostrats per les societats despòtiques de macacs. Tot i que aquests resultats es troben allunyats dels valors esperats per una societat "relaxada", són absolutament consistents amb la jerarquia de dominància matrilineal observada en els grups de *Cercocebus atys* amb presència d'individus infantils o juvenils per sota dels tres anys d'edat (Gust & Gordon, 1991, 1994). Si en el grup de *Cercocebus torquatus* no hi haguessin individus per sota dels tres anys, probablement els seus patrons d'agressió serien més relaxats. A més a més, aquests resultats poden ésser reinterpretats com indicadors d'una societat menys despòtica si tenim en compte altres mesures com el tipus d'agressió (física o no física) (Thierry, 2004), les taxes d'agressió i el temps invertit en l'agressió presents en la Taula 7.12. En aquest cas, el baix percentatge d'agressió física (42.94%), l'elevada taxa d'agressió (27 encontres/hora) i l'alt percentatge de temps invertit en l'agressió (72.59%) observats en aquest grup de *Cercocebus torquatus* corresponen a uns patrons d'agressió típics de societats igualitàries en macacs.

Els resultats també mostraren que la proximitat entre els individus era elevada, l'individu dominant ocupava posicions perifèriques i la conducta de *grooming* era significativament recíproca. Tot i això, cal analitzar aquests resultats amb precaució, ja que poden estar afectats per l'efecte produït per la captivitat. Tal i com hem descrit en l'estudi 2, el tipus d'instal·lació pot influenciar l'ús de l'espai en els Cercopithecinae en captivitat (Mallapur et al., 2005) i pot distorsionar la distància observada entre els membres del grup i, a més a més, pot amplificar els patrons afiliatius (Mallapur et al., 2005; Neveu & Deputtet, 1996). Per tant, com ja hem indicat en els estudis precedents, encara que els estudis en captivitat permeten l'enregistrament de mesures com la

distribució espacial amb molta precisió, els resultats hauran d'ésser interpretats amb precaució perquè el comportament observat pot reflectir respostes extremes a les condicions d'establació.

Els resultats procedents de les nostres observacions en comparació amb els procedents de les simulacions utilitzant GrooFiWorld ens van permetre classificar al grup de *Cercocebus torquatus* en el grau 3 de l'escala d'estils dominància descrits en macacs (Castles et al., 1996; Thierry, 2004), d'acord a l'observat en *Cercocebus atys* (Gust & Gordon, 1993). D'altre banda, els tipus de societats classificades com a grau 3 no sempre mostren valors intermedis en totes les mesures. De fet, espècies classificades entre ambdós estils de dominància (despòtic i igualitari) de vegades mostren conductes típiques de societats despòtiques i de vegades mostren conductes típiques de societats igualitàries. Així per exemple, macacs i altres societats de Cercopithecinae que han estat classificades en els graus 2 i 3 poden desenvolupar conductes típiques d'ambdós estils de dominància extrems.

Els resultats de simulacions inicials obtingudes per Hemelrijk (2002) van suggerir que la intensitat de l'agressió era la mesura determinant per establir l'estil de dominància en les societats de macacs, donat que quan s'incrementava el nivell d'agressió al llarg de les diferents condicions de simulació, una societat igualitària es transformava en despòtica. En canvi, els resultats obtinguts en el present estudi amb *Cercocebus torquatus* en comparació amb els resultats procedents de les simulacions realitzades amb GrooFiWorld (Puga-González et al., 2009) suggereixen que altres mesures, com ara els patrons afiliatius, haurien d'ésser considerades quan volem classificar una espècie de Cercopithecinae en un grup intermedi (tolerant o relaxat). A més a més, altres estudis han definit les relacions de parentiu com a factor fonamental i modulador de les conductes de competició i cooperació dins d'un grup de primats (Chapais, 2004; Call et al., 1996) (veure capítol 5) que no estan incloses en el model GrooFiWorld. En la present investigació es presenta un model basat en agents anomenat A-KinGDom (capítol 8) que sí implementa les relacions de parentiu.

En resum, la comparació efectuada entre les dades procedents de l'estudi naturalista en *Cercocebus torquatus* i les dades procedents de les simulacions amb GrooFiWorld ens permeten classificar aquesta espècie en el grau 3 dels estils de

dominància descrits en macacs (Thierry, 2004). Així mateix, i a diferència del model DomWold utilitzat en els anteriors estudis (apartats 7.7 i 7.8), la utilització de diverses mesures referents a les conductes de competició i cooperació integrades en un únic model permet quantificar els estils de dominància i definir els diferents tipus de l'estructura social observats en la subfamília Cercopithecinae, facilitant la comparació entre espècies i la seva classificació dins del model de covariació (Thierry, 2004).

8. Simulació de la conducta: estructura social en *Cercopithecinae*

Finalitzat l'estudi naturalista amb *Cercocebus torquatus*, ens centrarem en el model de simulació de la conducta (els fonaments teòrics sobre el modelatge de la conducta s'exposen al capítol 6). En aquest capítol es descriurà en detall el desenvolupament del programa de simulació basat en agents anomenat A-KinGDom, que ens permetrà obtenir dades del model que defineix l'estructura social de la subfamília *Cercopithecinae* (veure apartat 7.9). El resultat de les simulacions descrites en el present capítol ens permetrà estudiar l'emergència de les conductes relacionades amb l'estructura social en comparació amb les dades obtingudes als estudis naturalistes amb *Cercocebus torquatus*, per tal de poder verificar l'adequació del model com a eina predictiva de l'estil de dominància en grups de *Cercopithecinae* i per orientar hipòtesis de treball en posteriors recerques.

8.1 Model basat en agents A-KinGDom

A-KinGDom (acrònim de *A Kinship, Grooming and Dominance Model*) implementa un model basat en agents programat en llenguatge C per a Windows i executable des d'un visualitzador programat en Delphi i OpenGL per a Windows. Aquest model basat en agents permet simular l'emergència de l'estructura social observada en la subfamília *Cercopithecinae* mitjançant les regles d'interacció diàdica proposades en DomWorld (Hemelrijk, 1998) i GrooFiWorld (Puga-González et al., 2009) (veure apartat 6.2.1). Aquest simulador és un compendi dels models DomWorld i GrooFiWorld però, a més a més, introdueix un model inèdit anomenat KinWorld que inclou les relacions de parentiu observades en societats de *Cercopithecinae*.

8.1.1 Micro-món i agents

Els agents d'A-KinGDom es mouen en un micro-món de dues dimensions que pot ésser fitat o en forma de tor. El micro-món té una mida màxima de 200 x 200 unitats de distància i està format per caselles, cadascuna de les quals només pot ésser ocupada per un únic agent en cada unitat de temps. La posició de cada agent es defineix per unes

coordenades $(x_i(t), y_i(t))$ i una orientació $\alpha_i(t)$ en cada unitat de temps t . L'orientació de l'agent està definida per el vector que connecta la posició que l'agent ocupava a $t-1$ amb la seva posició a t i s'expressa com l'angle que augmenta en sentit anti-horari entre l'eix X i el vector, $\alpha_i(t) = \tan^{-1} [(y_i(t) - y_i(t-1)) / (x_i(t) - x_i(t-1))]$ (veure Figura 8.1).

El simulador permet definir un màxim de 100 agents. Les coordenades i les orientacions inicials dels agents poden ésser assignades a l'atzar o determinades per l'usuari, existint la possibilitat d'agrupar dos o més agents fent-los iniciar la simulació situats en una àrea circular definida i situada per l'usuari en un lloc concret del micro-món.

Els agents disposen de diverses característiques motrius i sensorials (descrites per Hemelrijk, 1988 i Puga-González, 2009) que descrivim a continuació:

- Els agents disposen d'un camp de visió (valor màxim 360°), el qual està definit per un sector circular situat al voltant de l'agent. Aquest camp de visió està determinat per dos paràmetres, el radi r_i , o distància de cerca, i l'angle de visió θ_i ; ambdós paràmetres poden ésser modificats per l'usuari (veure Figura 8.1).

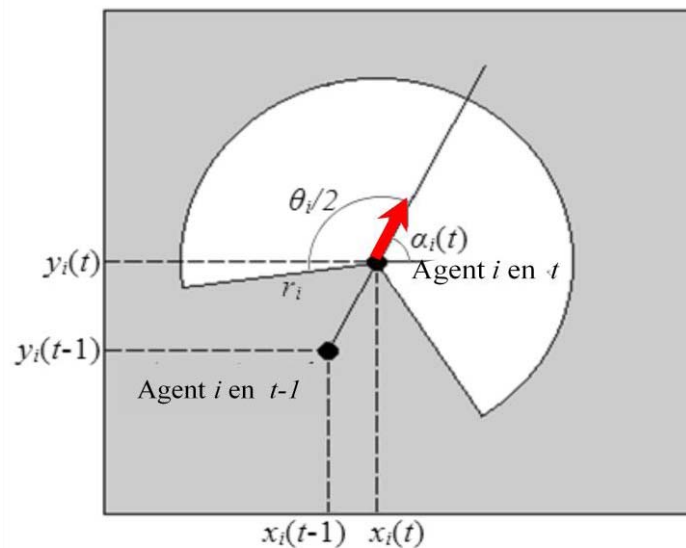


Figura 8.1. Coordenades d'un agent en els temps $t-1$ i t , la seva orientació $\alpha_i(t)$, i el seu camp de visió, definit pel radi r_i i l'angle θ_i .

- L'angle de visió θ_i defineix el sector semicircular en el qual un agent pot detectar un altre. Aquest està determinat per l'orientació de cada agent sumant la meitat de

l'angle de visió a cadascun dels dos costats de la bisectriu (corresponent a l'orientació). Tot i que aquest paràmetre es pot manipular per l'usuari, en totes les simulacions de la present investigació es va definir aquest angle com a una constant amb valor 120° per a tots els agents.

- Distància de cerca: defineix la distància dins la qual un agent pot detectar un altre agent (veure Figura 8.2). Cada agent disposa de tres nivells de distància de cerca:
 - a) Distància personal: defineix l'àrea més propera a l'agent. Si un agent detecta un altre agent dins d'aquesta distància es pot produir una interacció. Tot i que aquest paràmetre pot ésser manipulat per l'usuari, en totes les simulacions de la present investigació es va definir aquesta distància com una constant amb un valor de 8 unitats de distància per a tots els agents.
 - b) Distància pròxima: és una distància que permet la visió intermèdia. Encara que un agent en localitzi un altre dins de l'àrea compresa entre la distància personal i la pròxima, no es pot produir interacció però, en les següents unitats de temps, els agents avançaran mantenint les mateixes orientacions fins a produir-se l'encontre dins l'àrea de la distància personal. Tot i que aquest paràmetre pot ésser manipulat per l'usuari, en totes les simulacions de la present investigació es va definir aquesta distància com una constant amb un valor de 24 unitats de distància per a tots els agents.
 - c) Distància màxima: és una distància que permet la visió més allunyada. Encara que un agent en localitzi un altre dins de l'àrea compresa entre la distància pròxima i la màxima, no es pot produir interacció però, en les següents unitats de temps, els agents avançaran confrontant les respectives orientacions fins a ocupar l'àrea compresa entre la distància pròxima i màxima. Tot i que aquest paràmetre pot ésser manipulat per l'usuari, en totes les simulacions de la present investigació es va definir aquesta distància com una constant amb un valor de 50 unitats de distància per a tots els agents.

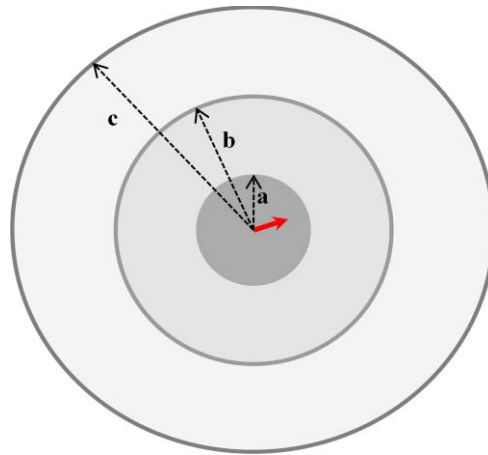


Figura 8.2 Orientació de l'agent (fletxa vermella) distribuïda en tres nivells: a) distància personal (distància d'interacció); b) distància pròxima; i c) distància màxima, més enllà d'aquesta distància l'agent no és capaç de detectar cap agent.

En cada unitat de temps, els agents es mouen lliurement a través del micro-món avançant una posició amb l'objectiu de detectar un altre agent. Mentre els agents es moguin per detectar un altre agent actuaran sota les regles d'interacció grupal, en canvi, quan en detectin un altre situat en la seva distància personal actuaran sota les regles d'interacció (interaccions agonistes o afiliatives). A més a més, i per tal d'evitar que l'ordre en el qual es mouen i actuen els agents sigui sempre el mateix, la qual cosa afavoriria l'acció d'un agent sobre la resta, el simulador incorpora un mètode de tria a l'atzar per establir l'ordre d'actuació en cada unitat de temps. El simulador adjudica un número sencer aleatori entre 1 i N a cada agent (essent N el número d'agents en cada simulació), i l'ordenació aleatòria d'aquests valors correspondrà a l'ordre d'actuació dels agents per aquella unitat de temps en concret.

8.1.2 Regles d'agrupació

Situats els agents en algun lloc del micro-món, i segons les característiques motrius i sensorials descrites a l'apartat anterior, es troben en disposició d'iniciar la cerca d'un altre agent. Seguint el model GrooFiWorld (Puga-González, 2009) (veure apartat 6.2.1), A-KinGDom implementa les regles d'agrupació esquematitzades a la Figura 8.3.

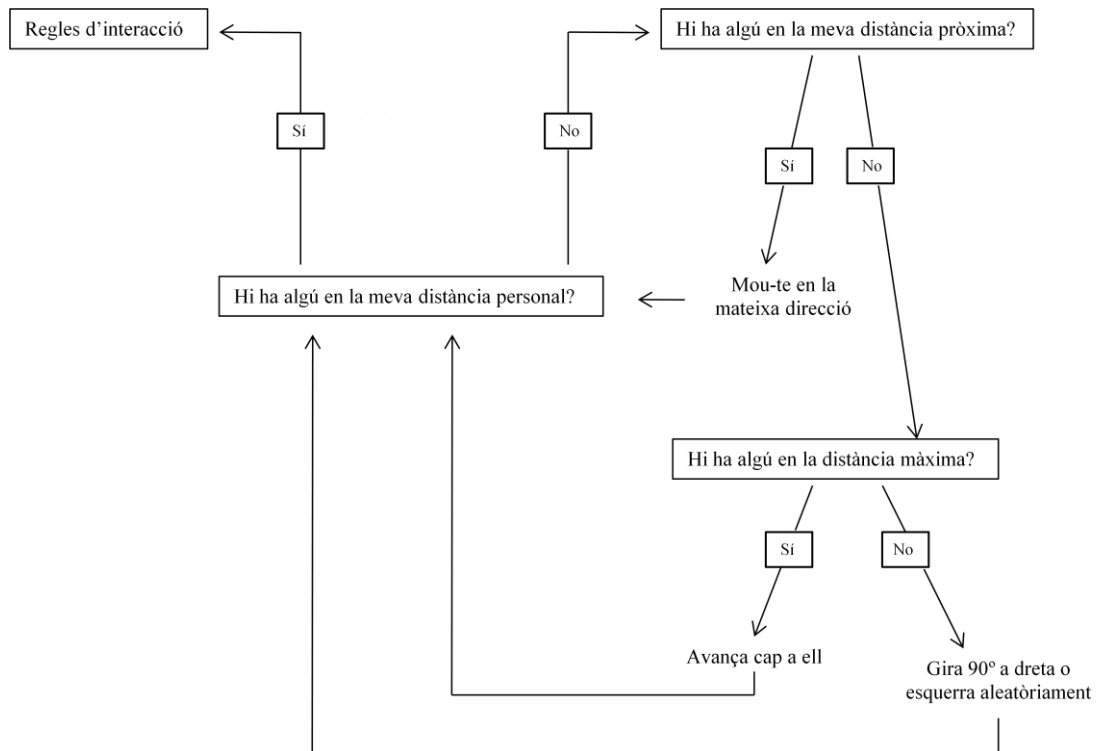


Figura 8.3 Regles d'agrupació implementades a A-KinGDom, segons han estat descrites en el model GrooFiWorld (Puga-González, 2009).

8.1.3 Regles d'interacció

Quan dos agents es troben dins de l'àrea d'interacció (distància personal) pot succeir una interacció social. Aquesta interacció pot ésser agonista, sota les regles d'interacció de dominància, o bé afiliativa, sota les regles d'interacció de *grooming*. Donat que A-KinGDom és un compendi ampliat dels programes DomWorld (Hemelrijk, 1998) i GrooFiWorld (Puga-González, 2009) (veure apartat 6.2.1) hem dividit el simulador en 5 models: tres models fan referència als tipus d'interaccions agonistes descrites en DomWorld, un model fa referència al tipus d'interaccions socials (agonistes i afiliatives) descrites a GrooFiWorld i l'últim model fa referència al tipus d'interaccions socials (agonistes i afiliatives) descrites a GrooFiWorld modulades pel factor *kinship*.

8.1.3.1 Model *Control*

El model *Control* (CONT) incorporat a A-KinGDom fa referència al tipus d'interacció de dominància descrita a DomWorld sota l'estratègia d'atac anomenada "atac obligatori" (apartat 6.2.1) on sempre que dos agents es trobin en l'àrea d'interacció (distància personal) es produirà una interacció de dominància. És a dir, quan un agent "iniciador" (com s'ha dit, l'ordre d'actuació dels agents es determina a l'atzar) detecta un altre agent "receptor" en la seva distància personal, s'inicia una interacció de dominància que consisteix en: a) ambdós agents canvien les seves orientacions per encarar-se l'un davant de l'altre i s'apropen avançant un pas; b) es determina el guanyador de la baralla en funció del resultat d'un algorisme (apartat 6.2.1 i veure Figura 8.4) (Hemelrijk, 1998); c) es re-calculen els nivells de dominància d'ambdós agents després de la baralla (apartat 6.2.1 i veure Figura 8.4); i d) en la següent unitat de temps, s'inicia una seqüència de persecució i fugida, on l'agent guanyador s'orienta cap al perdedor, avança un pas i gira aleatòriament 45° a dreta o esquerra (simulant la conducta de persecució que s'observa en els primats guanyadors d'un encontre agonista) i l'agent perdedor gira 180° i avança dos passos (simulant la conducta de fugida que s'observa en els primats d'un encontre agonista).

El guanyador d'una interacció de dominància es calcula en funció del següent algorisme:

- Es tria un número a l'atzar entre 0 i 1 [$RND(0, 1)$].

- Si,

$$\frac{DOM_i}{DOM_i + DOM_j} > RND(0,1)$$

on DOM_i és el nivell de dominància de l'individu i (iniciador de la interacció) i DOM_j és el nivell de dominància de l'individu j (receptor de la interacció), aleshores l'individu i guanya la interacció ($w_i = 1$).

- En cas contrari, l'individu i perd la interacció ($w_i = 0$).

El valor de les noves dominàncies es calcula en funció de les següents equivalències:

- El nivell de dominància de l'individu i serà:

$$DOM_i = DOM_i + \left(w_i - \frac{DOM_i}{DOM_i + DOM_j} \right) * STEPDOM$$

El nivell de dominància de l'individu j serà:

$$DOM_j = DOM_j - \left(w_i - \frac{DOM_i}{DOM_i + DOM_j} \right) * STEPDOM$$

on el valor $STEPDOM$ és una constant fixada per l'usuari, entre 0 i 1, que actua com a factor d'escalament indicant la força o intensitat de la interacció.

Figura 8.4 Resum de l'algorisme aplicat en les interaccions de dominància per decidir el guanyador d'una interacció de dominància i càlcul de les noves dominàncies després d'un encontre agonista (veure apartat 6.2.1).

8.1.3.2 Model *Risk Sensitive*

El model *Risk Sensitive* (RISK) incorporat a A-KinGDom fa referència al tipus d'interacció de dominància descrita a DomWorld sota l'estratègia d'atac anomenada “reducció del risc” (apartat 6.2.1), on s'afavoreix l'agressió entre agents de rangs jeràrquics molt diferents. En aquest cas, quan dos agents es trobin en l'àrea d'interacció (distància personal) s'aplicarà l'algorisme de reducció del risc (fórmula 8.1) descrita per Cifre (2009), i en funció del resultat es produirà o no interacció de dominància entre ambdós agents:

- Es tria un número a l'atzar entre 0 i 1 [$RND(0, 1)$].
- Si $Q < RND(0,1)$ no és produirà interacció agonista.

Si $Q \geq RND(0,1)$ és produirà interacció agonista.

$$\text{on } Q = \left[\frac{d_r + 1}{N} \right] \text{ [fórmula 8.1]}$$

i d_r és la diferència de rangs (en números sencers) entre l'agent iniciador i l'agent receptor i N és el nombre d'agents. Per tant, com més allunyats estiguin els rangs dels agents (essent l'agent iniciador, l'agent amb més rang de la díada), més augmenta la probabilitat de què es produeixi una interacció de dominància. Si finalment es produeix una interacció de dominància ($Q \geq RND(0,1)$), s'actuarà segons les normes a la Figura 8.4. En canvi, si $Q < RND(0,1)$, ambdós agents efectuaran conducta de fugida.

8.1.3.3 Model *Ambiguity Reducing*

El model *Ambiguity Reducing* (AMBI) incorporat a A-KinGDom fa referència al tipus d'interacció de dominància descrita a DomWorld sota l'estratègia d'atac anomenada “reducció de l'ambigüïtat per rangs” (apartat 6.2.1) basada en la contenció de l'agressió entre agents de rangs jeràrquics similars. En aquest cas, quan dos agents es trobin en l'àrea d'interacció (distància personal) s'aplicarà una modificació de l'algorisme de reducció de l'ambigüïtat (fórmula 8.2) descrita per Cifre (2009), i en funció del resultat es produirà o no interacció de dominància entre ambdós agents:

- Es tria un número a l'atzar entre 0 i 1 [$RND(0, 1)$].
- Si $Q < RND(0,1)$ no és produirà interacció agonista.

Si $Q \geq RND(0,1)$ és produirà interacció agonista.

$$\text{on } Q = \left[\frac{N - d_r}{N} \right] \text{ [fórmula 8.2]}$$

i d_r és la diferència de rangs (en valor absolut i números sencers) entre l'agent iniciador i l'agent receptor i N és el nombre d'agents. Per tant, com més propers estiguin els rangs dels agents (independentment de què l'agent iniciador tingui més o menys rang que el receptor), més augmenta la probabilitat de què es produeixi una interacció de dominància. Si finalment es produeix una interacció de dominància ($Q \geq RND(0,1)$), s'actuarà segons les normes descrites a la Figura 8.4. En canvi, si $Q < RND(0,1)$, ambdós agents efectuaran conducta de fugida.

Les regles d'interacció agonista dels tres models (CONT, RISK i AMBI), es poden observar en la Figura 8.5. En qualsevol d'aquests tres models (CONT, RISK i AMBI), els agents estaran definits per les característiques sensorials i motrius descrites en l'apartat 8.1.1 (comunes al tres models) i les variables relacionades amb les interaccions de dominància, en concret, la variable DOM (nivell de dominància), de la qual se'n dedueix el rang jeràrquic de cada agent i la variable $STEPDOM$ (intensitat en l'agressió).

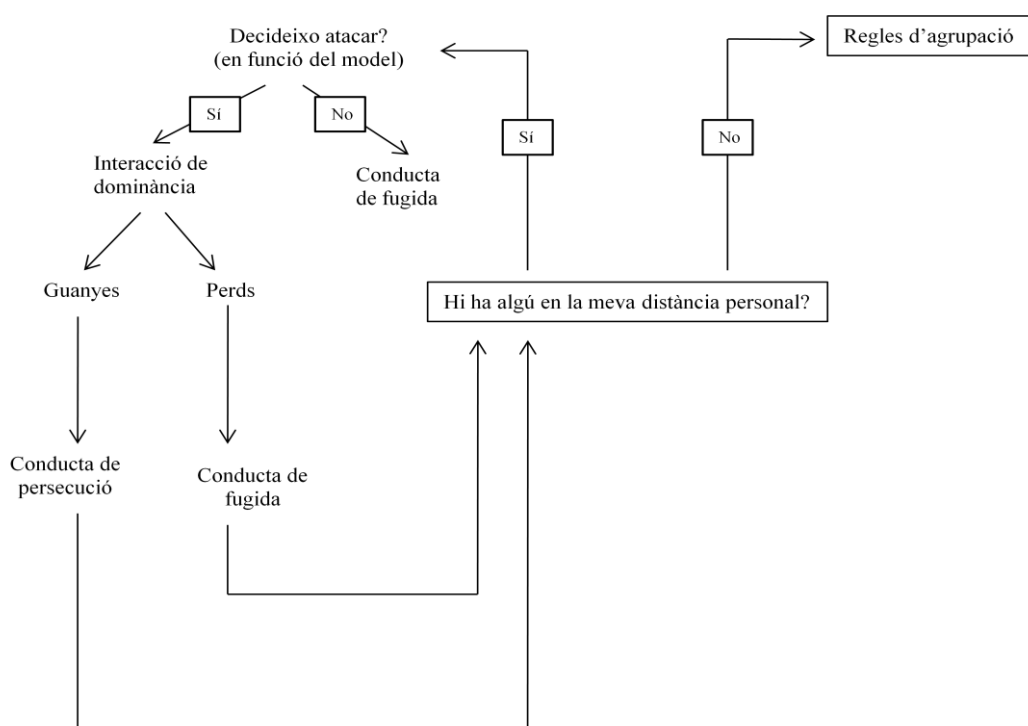


Figura 8.5 Regles d'interacció social (agonista) implementades als models CONT, RISK i AMBI incorporades a A-KinGDom, fent referència als tipus d'interaccions agonistes descrites en DomWorld (Hemelrijk, 1998).

8.1.3.4 Model *Groofiworld*

El model *Groofiworld* (GROO) incorporat a A-KinGDom fa referència al tipus d'interaccions socials (agonistes i afiliatives) descrites a GrooFiWorld (apartat 6.2.1). Quan un agent en detecti un altre en la seva àrea d'interacció (distància personal) haurà de decidir si es produeix o no una interacció de dominància. Aquesta decisió dependrà del resultat de les “batalles mentals” (Puga-González et al., 2009). Una batalla mental es produeix quan dos agents es troben dins l'àrea d'interacció i s'aplica l'algorisme descrit en l'estratègia de “reducció de risc” (veure apartat 6.2.1). Aquest algorisme s'aplicarà tantes vegades com es determini en la variable *RiskSens*. És a dir, si per exemple l'usuari ha definit la variable *RiskSens* amb la constant 2, és necessari que l'agent iniciador guanyi dues batalles mentals consecutives a l'agent receptor prèviament a l'inici de qualsevol interacció de dominància. Si no és així, el risc de perdre una futura interacció de dominància amb aquell agent receptor en concret és massa elevat i, per tant, l'agent iniciador passarà a valorar la possibilitat d'iniciar una interacció afiliativa. Per tant, l'algorisme de les batalles mentals és el mateix que s'aplica

en l'estratègia de "reducció del risc" (fórmula 8.1), però amb la particularitat de que l'agent no pren la decisió d'interaccionar de manera agonista fins després d'haver repetit l'algorisme un cert nombre de vegades i haver-ne "guanyat mentalment" tantes com indica la variable *RiskSens* com a mínim.

Així doncs, després de conèixer el resultat de les "batalles mentals" poden succeir dues coses: a) l'agent iniciador ha guanyat el nombre necessari de batalles mentals i decideix iniciar una interacció de dominància segons les normes descrites a la Figura 8.4; o b) l'agent iniciador no ha aconseguit guanyar el nombre necessari de batalles mentals i decideix valorar la possibilitat d'iniciar una interacció afiliativa. Aquesta interacció afiliativa està definida per una variable anomenada *Anxiety* amb valors que oscil·len entre 0 i 1. La decisió sobre si s'inicia una interacció afiliativa (interacció de *grooming*) dependrà del resultat de l'aplicació de la següent regla:

- Es tria un número a l'atzar entre 0 i 1 [*RND* (0, 1)].
- Si *Anxiety* (de l'agent iniciador) \geq *RND* (0, 1) es produirà interacció de *grooming*.
- Si *Anxiety* (de l'agent iniciador) $<$ *RND* (0, 1) ambdós agents declinen la possibilitat d'interaccionar i s'executa la conducta "abandonar" on ambdós agents giren 45° aleatòriament a dreta o esquerra i avancen un pas cercant un altre agent.

Els agents inicien la simulació amb un valor d'*Anxiety* (*Anx*) determinat per l'usuari, que anirà variant al llarg de la simulació de la següent manera:

- En cada unitat de temps, el valor de *Anxiety* augmenta en funció d'una constant anomenada *Anxiety Increase* (*AnxInc*) determinada per l'usuari.
- Després d'una interacció de *grooming*, l'agent receptor (agent que rep la conducta de *grooming*) disminueix el seu valor *Anxiety* en funció d'una constant anomenada *Anxiety Decrease Groomee* (*AnxDcrGree*) determinada per l'usuari.

- Després d'una interacció de *grooming*, l'agent iniciador (agent que emet la conducta de *grooming*) disminueix el seu valor *Anxiety* en funció d'una constant anomenada *Anxiety Decrease Groomer* ($AnxDcrGrmr$) determinada per l'usuari. Basant-nos en diverses evidències empíriques (per exemple, Castles & Whiten, 1998), $AnxDcrGree > AnxDcrGrmr$.
- Després d'una interacció de dominància, ambdós agent augmenten el seus respectius valors *Anxiety* en funció d'una constant anomenada *Anxiety Increase Fight* ($AnxIncFight$) determinada per l'usuari.

En el model GROO les regles d'interacció agonista i afiliatives (*grooming*) es mostren en la Figura 8.6:

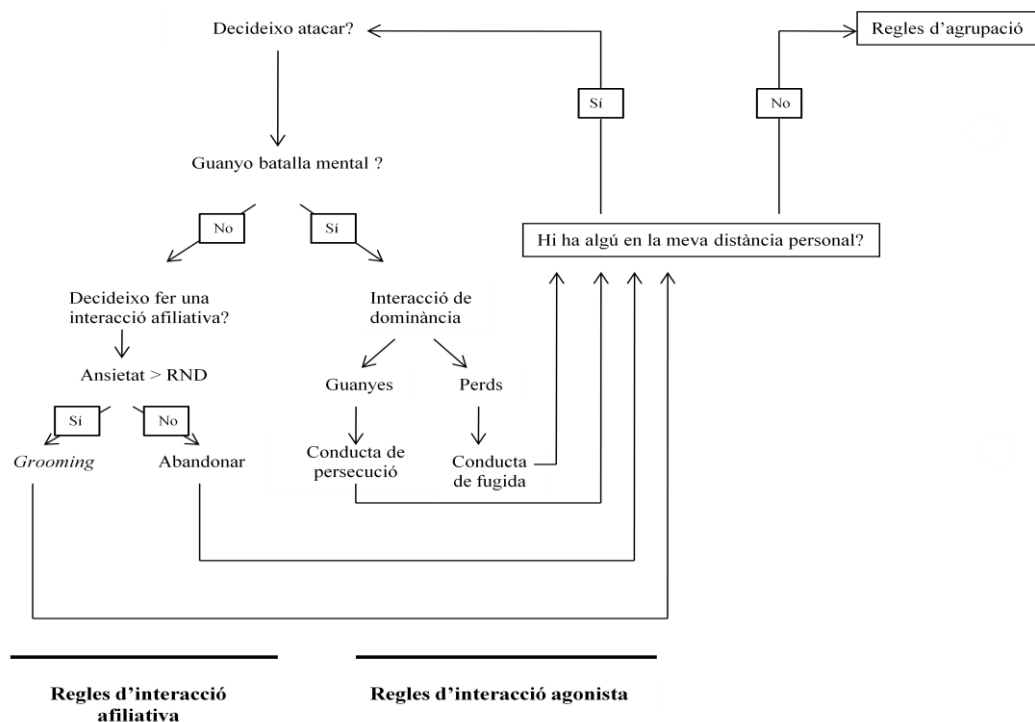


Figura 8.6 Regles d'interacció agonista i afiliativa implementades al model GROO incorporat a A-KinGDom que fan referència al tipus d'interaccions descrites en GrooFiWorld (Puga-González et al., 2009)

També en el model GROO, els agents estan definits per les característiques sensorials i motrius descrites en l'apartat 8.1.1 (comunes a qualsevol model) i les

variables relacionades amb les interaccions de dominància i interaccions afiliatives: la variable *DOM* (nivell de dominància) de la qual se'n dedueix el rang jeràrquic de cada agent, *STEPDOM* (intensitat en l'agressió), *Anxiety* (ansietat), *AnxDcrGree* (disminució de l'ansietat en rebre *grooming*), *AnxDcrGrmr* (disminució de l'ansietat en efectuar *grooming*), *AnxIncFight* (augment de l'ansietat després d'una interacció de dominància), i finalment una variable no contemplada en el model original GrooFiWorld anomenada *Mean Grooming*.

Fins aquest moment, s'han considerat totes les interaccions (de dominància i afiliatives) com a conductes d'esdeveniment, és a dir, presenten una durada d'una unitat de temps de simulació. Però, donades les característiques de la conducta de *grooming* observades en les dades empíriques (Annex XI), creiem oportú considerar el *grooming* com una conducta d'estat, és a dir, que els agents que decideixin fer una interacció de *grooming* ho facin durant una o més unitats de temps de simulació. La durada de *grooming* és una nova variable i pren un valor aleatori distribuït normalment amb una mitjana (*Mean grooming*) triada per l'usuari. A cada interacció de *grooming* el simulador obté un valor d'aquesta distribució, que determina el temps de durada de la interacció (només es consideren valors sencers positius de la distribució normal). Donat que aquesta nova variable modifica notablement el temps dedicat a cada tipus d'interacció de *grooming*, no el tindrem en consideració a les proves de concordança de resultats entre GrooFiWorld (on no s'utilitzava aquesta variable) i A-KinGDom.

8.1.3.5 Model *Kinworld*

El model *Kinworld* (KINS) incorporat a A-KinGDom fa referència al tipus d'interaccions socials (agonistes i afiliatives) descrites en l'apartat anterior, però introduint una nova variable en les regles d'interacció: el *kinfactor*, que correspon a les relacions de parentiu i com aquestes modelen les interaccions socials en la subfamília Cercopithecinae. Com hem descrit en capítols anteriors (Capítol 5, apartat 5.3), el *kinship* és un factor intrínsec als grups de primats que influencia les relacions socials existents dins d'un grup. Així doncs, nombroses conductes cooperatives, com ara el *grooming*, estaran afectades pel grau de parentiu existent entre els individus implicats (Silk et al, 1981; Silk, 2002), augmentant la probabilitat d'observar aquesta conducta entre parents pròxims. En funció d'aquestes dades empíriques, hem incorporat les

relacions de parentiu al model KINS mitjançant la variable *kinfactor* definida com: $kinfactor = 1 + r^2$, on *r* és el coeficient de relació o grau de parentiu entre dos agents (veure apartat 5.1). Aquesta variable s'aplica com a factor multiplicador del valor *Anxiety*, augmentant així la probabilitat de realitzar una interacció de *grooming* entre agents pròxims en grau de parentiu. Per a comprovar l'efectivitat de l'algorisme proposat es va realitzar un estudi en el qual es comparava la probabilitat de produir-se una conducta de *grooming* en ambdós models (GROO i KINS) utilitzant diversos valors d'*Anxiety* i *r* (veure Taula 8.1). En aquest estudi s'observà com el model KINS augmentava la probabilitat de que es produís una interacció de *grooming* respecte al model GROO, i que aquest augment era més pronunciat entre els agents amb un coeficient de relació més elevat.

Taula 8.1. Resultats de l'estudi comparatiu de les probabilitats d'aparició de la conducta *grooming* entre dos agents en funció dels models GRO i KIN amb la inclusió de la variable *kinfactor*.

<i>Anxiety</i>	Probabilitat (%) de <i>grooming</i> (model GROO)	<i>r</i>	Probabilitat (%) de <i>grooming</i> (model KINS)
1	100	0.5	100
1	100	0.375	100
1	100	0.25	100
1	100	0.125	100
0.75	75	0.5	93.75
0.75	75	0.375	85.55
0.75	75	0.25	79.69
0.75	75	0.125	76.17
0.5	50	0.5	62.50
0.5	50	0.375	57.03
0.5	50	0.25	53.13
0.5	50	0.125	50.78
0.25	25	0.5	31.25
0.25	25	0.375	28.52
0.25	25	0.25	26.56
0.25	25	0.125	25.39
0.01	1	0.5	1.25
0.01	1	0.375	1.14
0.01	1	0.25	1.06
0.01	1	0.125	1.02

En conseqüència, en el model KINS les regles d'interacció agonista i afiliatives (*grooming*) són les mateixes que les descrites en el model GROO, però amb la inclusió de la variable *kinfactor*, tal i com mostrem a la Figura 8.7.

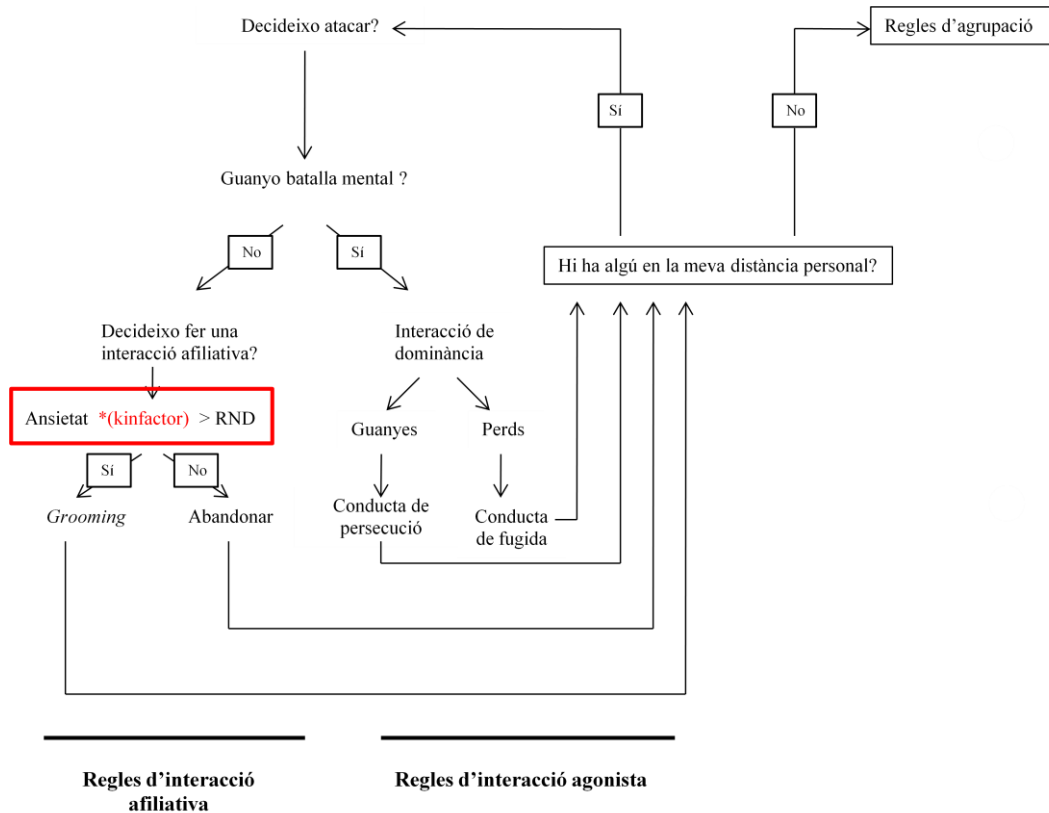


Figura 8.7 Regles d'interacció agonista i afiliativa implementades al model KIN present a A-KinGDom. En vermell, la implementació de l'algorisme *kinfactor*.

Així doncs, al llistat de variables que defineixen els agents descrites en el model GROO només cal afegir-hi la variable *kinfactor*, que està definida per a una matriu simètrica que inclou els corresponents valors d'*r* indicant els diferents coeficients de relació entre els agents.

8.2 Programari del model A-KinGDom

Descrits els fonaments teòrics sobre els quals s'ha elaborat A-KinGDom, en l'actual apartat realitzarem una breu descripció del programari, tant a nivell extern (és a dir, una guia per l'usuari d'A-KinGDom) com a nivell intern (és a dir, com s'han operativitzat els fonaments teòrics descrits en els apartats anteriors en un llenguatge de programació).

8.2.1 Guia per a l'usuari del programa de simulació

Abans d'executar el simulador cal elaborar un document (amb extensió .DAT, que es pot crear des de l'opció *Command File Editor* del propi simulador) on introduïrem les variables que defineixen el micro-món i les característiques dels agents. El document ha d'incloure les comandes i els paràmetres descrits en l'Annex XIII. A tall d'exemple mostrem un document tipus (veure Figura 8.8) :

```

World 97 67 1 ← Mida del micro-món (97 x 67) en forma de torus (1)
Time 5000 ← Temps de simulació
agent -1 -1 45 120 8 24 50 2180 1 2 0.5 0.01 0.15 0.10 0.10
agent -1 -1 45 120 8 24 50 1510 1 2 0.5 0.01 0.15 0.10 0.10
agent -1 -1 45 120 8 24 50 930 1 2 0.5 0.01 0.15 0.10 0.10
agent -1 -1 45 120 8 24 50 610 1 2 0.5 0.01 0.15 0.10 0.10
agent -1 -1 45 120 8 24 50 100 1 2 0.5 0.01 0.15 0.10 0.10
vari all ← Incloure totes les variables en l'arxiu de sortida
model kins ← Model Kinworld
0.000
0.500 0.500
0.000 0.500 0.250
0.500 0.250 0.375 0.500

```

Característiques dels agents (5)

Matriu de coeficients de relació r (només en el model Kinworld)

Figura 8.8 Exemple de document d'A-KinGDom. Descripció de la fila de números que correspon a les característiques del primer agent: coordenades X i Y triades a l'atzar (-1 -1), orientació (45), angle de visió (120), distància personal (8), distància pròxima (24), distància màxima (50), nivell de dominància (2180), *stepdom* (1), *risksens* (2), *anxiety* (0.5), *increase of anxiety* (0.01), *decrease of anxiety in groomee* (0.15), *decrease of anxiety in groomer* (0.10) i finalment, *increase of anxiety after fighting* (0.10). La orientació i l'angle de visió s'expressen en graus, les distàncies en caselles i la resta de variables en unitats arbitràries.

Confeccionat el document d'inici ja estem en disposició d'executar el programa. Per executar una simulació, cal clicar la pestanya *Simulate* > *New simulation* de l'interfície d'inici i seleccionar l'arxiu apropiat (per exemple, l'arxiu .dat que acabem d'elaborar); automàticament s'executarà la simulació (veure Figura 8.9).

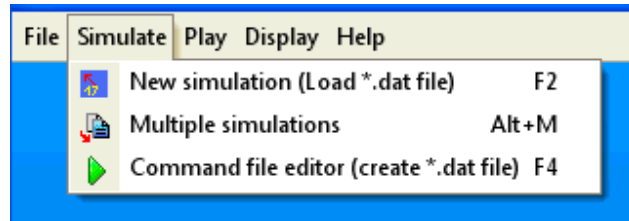


Figura 8.9 Captura de pantalla de l'interfície d'A-KinGDom.

Per executar una tanda de simulacions, cal clicar *Simulate*> *Multiple simulations* de l'interfície d'inici (veure Figura 8.9) i seleccionar tants arxius de comandes com simulacions desitgem executar. A continuació, cal clicar *Start* del nou menú i les simulacions s'executaran automàticament (veure Figura 8.10).

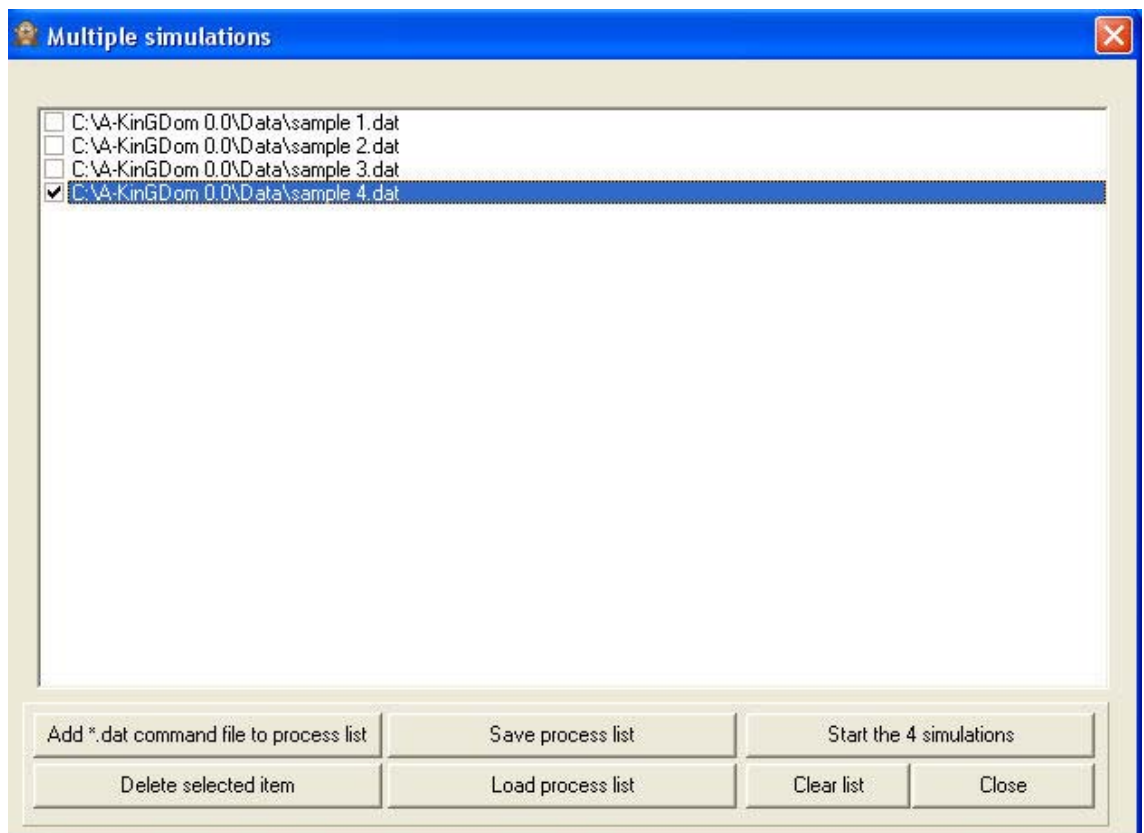


Figura 8.10 Captura de pantalla de l'interfície d'A-KinGDom.

Per visualitzar el resultat de la simulació realitzada, cal clicar la pestanya *File>Load simulation* de l'interfície d'inici i seleccionar l'arxiu de sortida, que tindrà extensió .TXT. Donat un arxiu de comandes anomenat BBB.DAT, A-KinGDom emmagatzema els resultats en dos arxius de sortida diferents: a) un arxiu BBB.TXT (preparat per a visualitzar la simulació); i b) un arxiu BBB_E.TXT (que conté els resultats de la simulació en funció de les variables de sortida demanades per l'usuari en l'arxiu de comandes) (veure Figura 8.11).

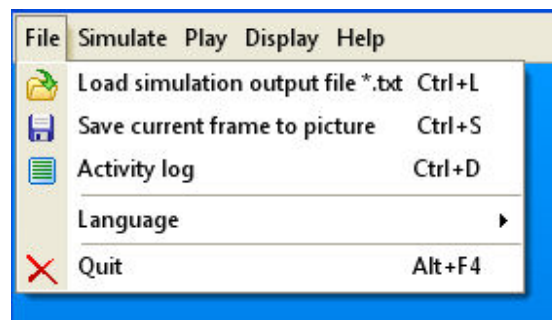


Figura 8.11 Captura de pantalla de l'interfície d'A-KinGDom.

L'interfície de visualització de les simulacions està dividida en dues parts: en la part superior apareix el micro-món i els agents, i en la part inferior apareix un gràfic on es mostra l'índex de centralitat (estandarditzat entre 0 i 1) de l'agent dominant durant la simulació (Mardia, 1972). Clicant sobre l'opció *Display* podem seleccionar diferents opcions que ajudaran a seguir l'evolució de la simulació: *Show agent ID's* (mostra la identitat dels agents numerant-los en funció de l'ordre adjudicat per l'usuari en l'entrada de dades inicials), *Show infos* (mostra el temps de simulació, la mida del micro-món, l'índex de centralitat de l'agent dominant i quin és l'agent dominant), *Show headings* (assenyala l'orientació dels agents), *Show states* (assenyala l'estat dels agents, per exemple, si es produeix una interacció de dominància o de *grooming*) i finalment, *Show central* (assenyala quin agent està situat en la posició més central en cada unitat de temps) (veure Figura 8.12).

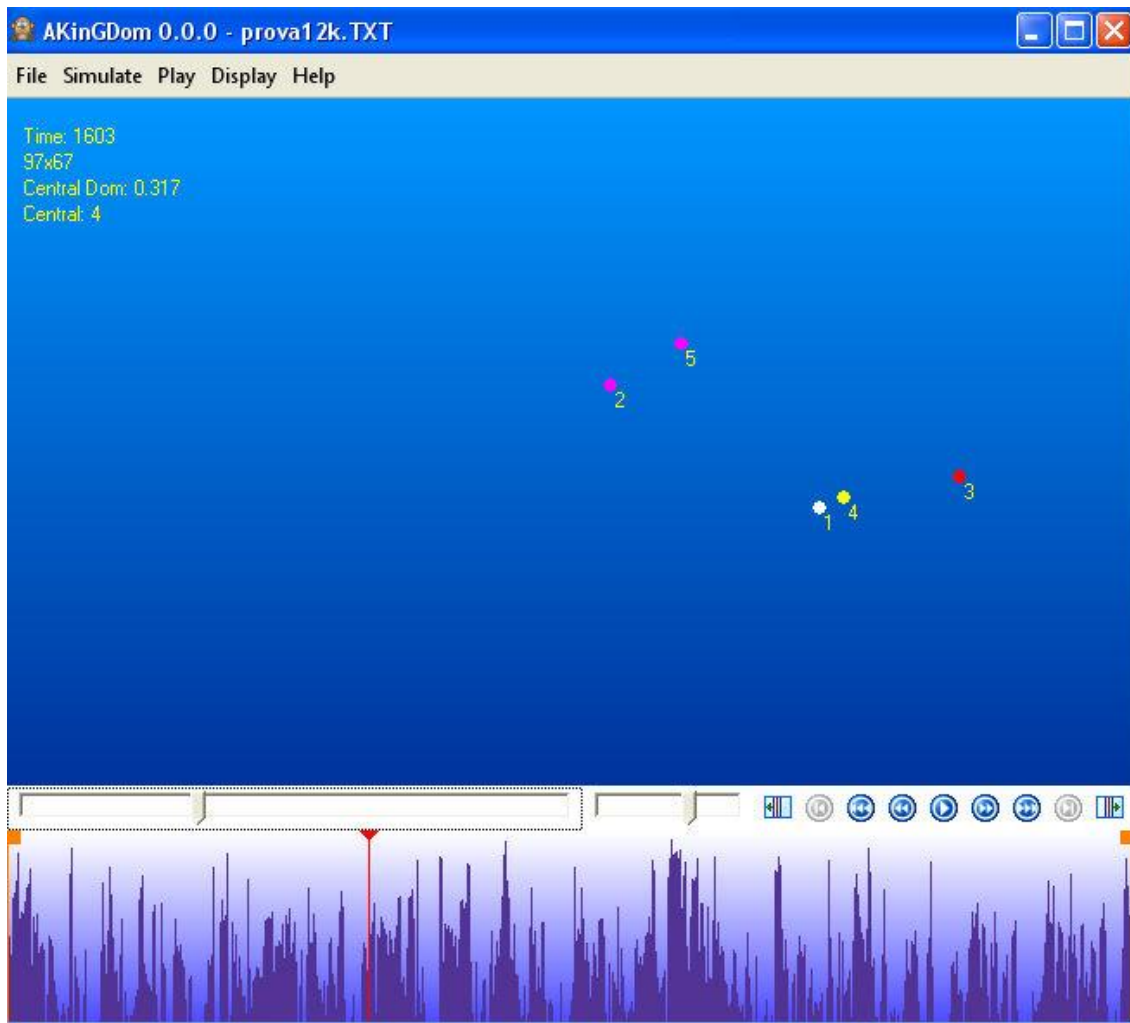


Figura 8.12 Captura de pantalla de l'interfície d'A-KinGDom. El diferents colors adoptats pels agents representen l'estat en el qual es troben en aquella unitat de temps en particular. El codi de colors assignats als agents varia en funció de les tonalitats del fons de pantalla. En aquest cas, l'agent 3 (vermell) està en estat d'explorar, els agents 2 i 5 (fucsia) estan en estat d'interacció agonista i els agents 1 (plata) i 4 (groc) estan en estat de fugida i persecussió, respectivament. El color habitual de l'estat de persecussió per aquest tipus de fons de pantalla és el negre, però en aquest cas, l'agent 4 ha adoptat el color groc indicant-nos que, a més a més, aquest és l'agent situat en la posició més central respecte a la resta d'agents.

8.2.2 Codi de programació

Com ja hem descrit a l'inici de l'actual capítol, A-KinGDom està programat en llenguatge C per a Windows. S'ha utilitzat com a referència el programa MovAgent (Quera, 2010), així com el seu visualitzador programat en Delphi i Open GL (Quera & Guillaumet, 2010). Procedent de MovAgent s'ha utilitzat, introduint les modificacions

oportunes, l'estructura bàsica del programari i les funcions que fan referència a l'entrada i sortida de dades, així com aquells blocs necessaris per a la compilació del programa en Windows.

Donada la complexitat i llargària de les instruccions de programació, creiem oportú mostrar només un resum per facilitar-ne la lectura i comprensió. En l'Annex XIV es mostra el nucli principal del programari acompanyat d'algunes explicacions complementàries que en permeten fer el seguiment. En el document adjunt (Annex XIV) s'han omès els blocs de programació següents: a) el bloc de lectura i comprovació de les dades del document d'inici determinat per l'usuari; b) el bloc de creació i impressió dels arxius de sortida; c) els blocs interns necessaris per compilar el programa en Windows; i d) aquelles funcions complementàries que permeten solucionar problemes metodològics (per exemple, transformacions de radians en graus, extracció de números aleatoris, creació de funcions de distribució, reajustament dels graus a una circumferència de 360°, etc.), la majoria dels quals, tot i les modificacions necessàries per ajustar-los a les necessitats del present simulador, formen part del programa MovAgent.

8.3 Comparació de resultats de les simulacions amb els models GrooFiWorld i A-KinGDom

Elaborat A-KinGDom, cal conèixer si produeix resultats que concorden amb els procedents de GrooFiWorld (Puga-González et al., 2009). Per aquest motiu es va realitzar un estudi de concordança de resultats entre el model GROO implementat a A-KinGDom (apartat 8.1.3.4) i el simulador GrooFiWorld. Donat que el model GROO és una ampliació dels models CONT, RISK i AMBI, l'estudi de concordança realitzat amb el model GROO ens proporcionava informació sobre el funcionament de la resta de models. El model KINS no va ésser comparat amb altres programes per tractar-se d'una innovació introduïda en la present investigació.

Per a aquest estudi es van efectuar 20 simulacions: 10 simulacions per la condició de simulació “alta intensitat d'agressió” (*high*) (veure apartat 7.9) i 10 simulacions per la condició de simulació “baixa intensitat d'agressió” (*low*) (veure

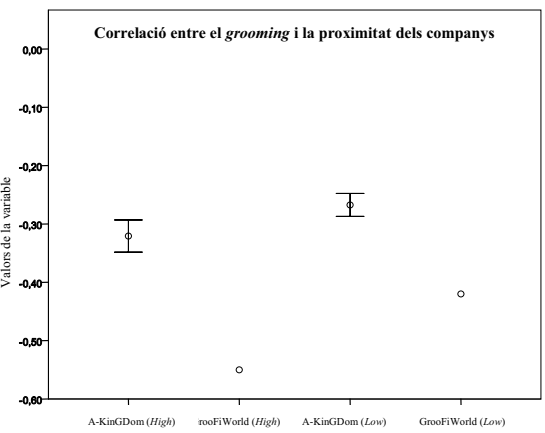
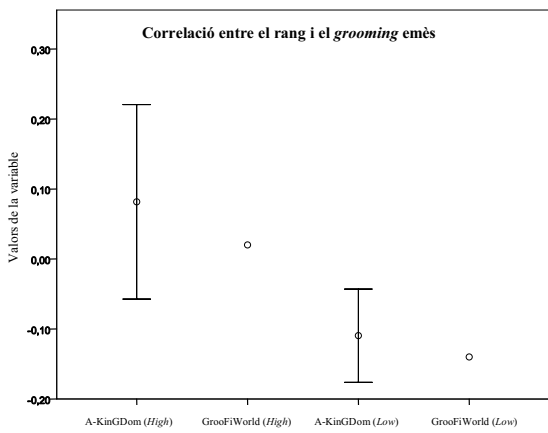
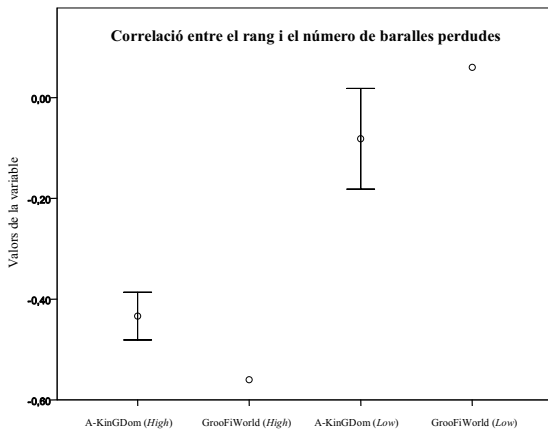
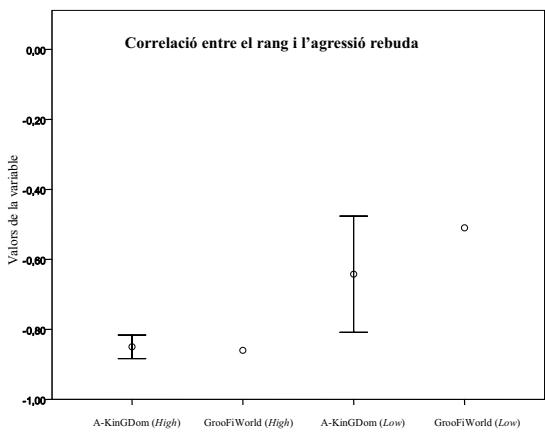
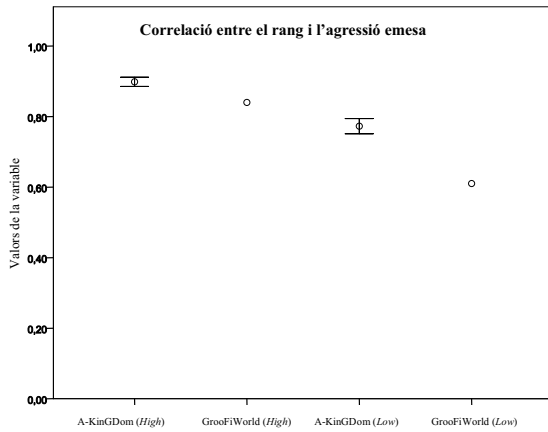
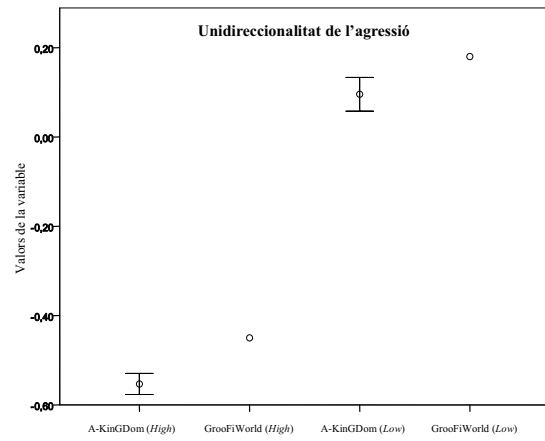
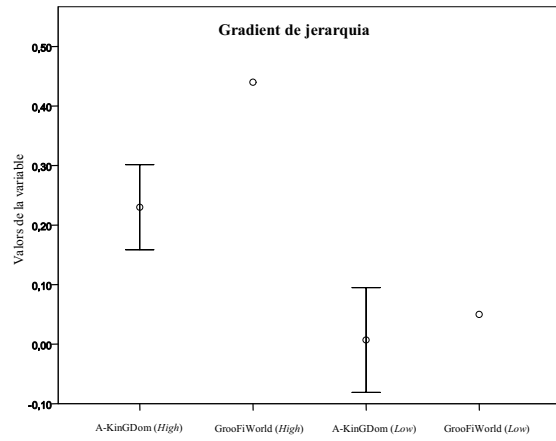
apartat 7.9), i se'n van analitzar els resultats comparant-los amb els procedents de GrooFiWorld. Així doncs, es van reproduir exactament les mateixes condicions de simulació de GrooFiWorld, tant pel que fa al nombre de simulacions com als valors de les variables d'inici (veure Taula 8.2) i, anàlogament als resultats mostrats per Puga-González (2009) utilitzant el model GrooFiWorld, es van ometre les primeres 48.000 unitats de temps per eliminar possibles valors transitoris encara no estabilitzats (només s'analitzaren 14.400 unitats de temps).

Variables generals del model		
Micro-món	100x100	
Torus	Sí	
Temps de simulació	62400	
Variables dels agents	Agents femelles	Agents mascles
Radi del cercle (posició inicial)	1.7*Agents	1.7*Agents
Agents	12	12
Ràtio de sexe (High)	10	2
Ràtio de sexe (Low)	8	4
Distància personal	8	8
Distància propera	24	24
Distància màxima	50	50
Angle de visió	120°	120°
Nivell de dominància	16	32
Stepdom (High)	0.8	1
Stepdom (Low)	0.08	0.1
RiskSens	2	2
Anxiety	0.5	0.5
Increase of anxiety	0.01	0.01
Decrease of anxiety in groomee	0.15	0.15
Decrease of anxiety in groomer	0.1	0.1
Increase of anxiety after fighting	0.1	0.1

Taula 8.2 Valors d'inici de les variables a GrooFiWorld (Puga-González et al., 2009) i a A-KinGDom.

De les 22 mesures d'estructura social analitzades en l'estudi 3 (Capítol 7, apartat 7.9), se'n van comparar les 17 disponibles en ambdós simuladors (les 5 mesures restants eren resultats empírics obtinguts en l'estudi de *Cercocebus torquatus* no incloses en GrooFiWorld). Es mostren els resultats obtinguts en les gràfiques de la Figura 8.13 i a la Taula 8.3.

SIMULACIÓ DE LA CONDUCTA: ESTRUCTURA SOCIAL EN CERCOPITHECINAE



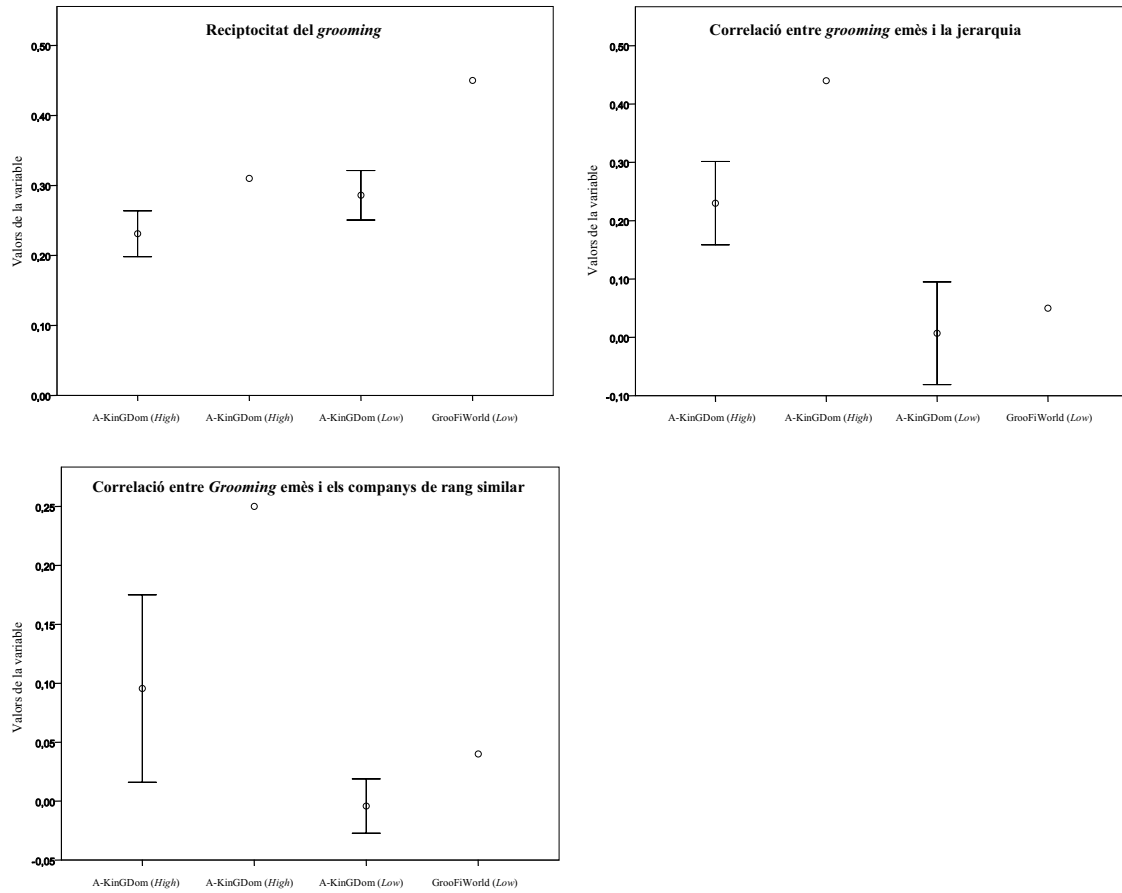


Figura 8.13 Comparació entre els resultats procedents d’A-KinGDom i GrooFiWorld per a les dues condicions de simulació anomenades “alta intensitat d’agressió” (*High*) i “baixa intensitat d’agressió” (*Low*). En els cas dels resultat procedents d’A-KinGDom es mostren els valors promig i l’interval corresponent a l’error estàndard del promig (*SEM*) de les 10 simulacions per a cada condició de simulació i per a 11 de les mesures. En canvi, en el cas dels resultats procedents de GrooFiWorld només es disposa del valor promig de les 10 simulacions per a cada condició de simulació i per a les 11 mesures (Puga-González et al., 2009).

Taula 8.3 Comparació entre els resultats procedents d’A-KinGDom i GrooFiWorld per a les dues condicions de simulació anomenades “alta intensitat d’agressió” (*High*) i “baixa intensitat d’agressió” (*Low*). Es mostren els intervals dels valors (fitats entre els valors màxims i mínims) de les 10 simulacions per a cada condició de simulació i per a 3 de les mesures. (*) Només es disposa del valor promig de les 10 simulacions per a cada condició de simulació de la mesura “Distància promig entre membres del grup” (Puga-González et al., 2009).

	A-KinGDom (<i>High</i>)	GrooFiWorld (<i>High</i>)	A-KinGDom (<i>Low</i>)	GrooFiWorld (<i>Low</i>)
Taxa d’agressió	22.20-25.30%	15-16%	22.10-25.17%	16-18%
Taxa de <i>grooming</i>	20.40-23.10%	13-23%	21.80-23.40%	28-30%
Distància promig entre membres del grup	30.41-31.8	17(*)	30.26-31.03	10(*)

Els resultats de la comparació entre ambdós simuladors mostren que els valors trobats en el model GROO implementat a A-KinGDom són coherents amb els oferts per GrooFiWorld, tot i que en algunes de les mesures els valors puntuals de GrooFiWorld no es troben dins de l'interval trobat al model GROO. Aquestes diferències es poden atribuir a dos motius: a) no disposem de l'error estàndard del promig (*SEM*) en els valors procedents de GrooFiWorld, fet que ens limita l'anàlisi del possible encavalcament entre els intervals; i b) no disposem dels diferents detalls de programació implementats a GrooFiWorld, fet que provoca diferències en la precisió dels resultats de les mesures. En canvi, les diferències observades en els resultats de les mesures mostrades en la Taula 8.3 probablement estan relacionades amb les mides relatives del micro-món i dels agents, així com les velocitats de desplaçament. El fet d'utilitzar diferents mètodes en l'estructura de programació pot provocar aquestes diferències. No obstant, els valors trobats al model GROO són coherents amb els oferts per GrooFiWorld. Per tant, podem concloure que GrooFiWorld i A-KinGDom són dos simuladors qualitativament molt semblants (per exemple, no hi ha cap mesura que presenti signes diferents en els resultats oferts per ambdós simuladors) amb algunes diferències quantitatives que generen discordances en el valor absolut dels resultats (per exemple, l'existència de diferències en el primer o segon decimal de la mesura analitzada).

8.4 Estudi 4: Simulació dels patrons emergents de l'estructura social en un grup de mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus*).

En aquest fase de la investigació es va realitzar un estudi mitjançant simulacions amb l'objectiu d'estudiar l'emergència de les conductes relacionades amb l'estructura social, en comparació amb les dades obtingudes als estudis naturalistes amb *Cercocebus torquatus* al Parc Zoològic de Barcelona (Estudi 3, apartat 7.9), i confirmar així l'adequació del model informàtic per utilitzar-lo com a eina predictiva de l'estructura social en grups de la subfamília Cercopithecinae.

L'estudi de simulació es va dividir en quatre fases: a) determinació de les condicions de simulació; b) adequació d'A-KinGDom a les condicions observades en el grup de *Cercocebus torquatus*; c) adequació dels valors dels paràmetres de la simulació a les condicions observades en el grup de *Cercocebus torquatus*; i finalment d) execució de les simulacions i anàlisi dels resultats.

8.4.1 Condicions de simulació

Inicialment vam plantejar un disseny d'una variable amb dues condicions experimentals. Les dues condicions inicials estaven formades pel model GROO i el model KINS amb l'objectiu de determinar quin efecte produïa la implementació de les regles de relació de parentiu. Els resultats de les simulacions procedents d'ambdues condicions es compararien amb les dades empíriques obtingudes en el grup de *Cercocebus torquatus*. No obstant, l'estructura del simulador, tal i com l'havíem programat inicialment, plantejava una discordança amb les dades obtingudes en els mangabeis. Com descriurem en el pròxim apartat, el grup de *Cercocebus torquatus* presentava una estratègia agonista anomenada “reducció de l'ambigüitat de rangs” (veure apartat 6.2.1) i, en canvi, el simulador A-KinGDom (segons la proposta plantejada per Puga-González et al., 2009) decidia el guanyador de les “batalles mentals” exclusivament segons l'estratègia de “reducció del risc” (veure apartat 8.1.3.4). Per tant, vam introduir una modificació en l'algorisme que determinava les “batalles mentals” per adequar-lo a les condicions observades en el grup de *Cercocebus*

torquatus (apartat 8.4.2). Així doncs, finalment es va plantejar un disseny amb dues variables de simulació i dues condicions experimentals cadascuna, combinades factorialment (Taula 8.4). Els resultats de cadascuna de les quatre combinacions es va comparar amb els resultats procedents de l'estudi naturalista amb *Cercocebus torquatus*.

	Model GROO	Model KINS
Reducció del risc	RS-K (10 simulacions)	RS+K (10 simulacions)
Reducció de l'ambigüitat per rangs	AR-K (20 simulacions)	AR+K (20 simulacions)

Taula 8.4. Disseny amb les dues variables de simulació (estratègies RS i AR) amb les dues condicions (model GROO i KINS) combinades factorialment. Així doncs, RS-K és la variable estratègia de “reducció del risc” sota la condició del model GROO, RS+K és la variable estratègia de “reducció del risc” sota la condició del model KINS, AR-K és la variable estratègia de “reducció de l'ambigüitat per rangs” sota la condició del model GROO, i finalment AR+K és la variable estratègia de “reducció de l'ambigüitat per rangs” sota la condició del model KINS.

Inicialment, es van realitzar 10 simulacions per condició de simulació (Puga-González et al., 2009). Una primera anàlisi dels resultats de les simulacions va suggerir que, tal i com suposàvem, la variable AR (estratègia agonista de reducció de l'ambigüitat per rangs) s'ajustava millor als valors observats en el grup de *Cercocebus torquatus*. Per tal de contrastar els resultats obtinguts en les primeres simulacions, vam decidir augmentar el nombre de simulacions realitzades per a cada valor d'aquesta variable en ambdós models. En total, es van efectuar 60 simulacions, 10 per cada valor de la variable RS i 20 per cada valor de la variable AR.

8.4.2 Adequació d'A-KinGDom a les condicions observades en el grup de *Cercocebus torquatus*

Tal i com hem descrit en l'apartat anterior, es varen realitzar algunes modificacions en el simulador A-KinGDom a fi d'adequar-lo a les condicions observades en el grup de *Cercocebus torquatus* del Parc Zoològic de Barcelona.

L'estratègia agonista de “reducció de l'ambigüitat de rangs” observada en el grup de mangabeis (veure Annex X) provocà la introducció d'un canvi en la programació del bloc corresponent a les “batalles mentals”. Vam substituir l'algorisme que determinava l'estratègia de “reducció del risc” per un altre que determinava l'estratègia “reducció de l'ambigüitat per rangs” (veure Figura 8.14).

```

case GROOFI:
case KINSHIP:
  if (agen[x].estado==PETICION)
  {
    y = agen[x].potint;
    domi = agen[x].dom;
    domj = agen[y].dom;
    numbatalas = 0;
    if (par.model==KINSHIP) kinfactor = 1.0 + kinship[x][y]*kinship[x][y];
    else kinfactor = 1.0;

    d = abs(agen[x].rango-agen[y].rango);
    q = (float)(par.nagentes-d)/par.nagentes;

    /* d = r1-r2;
    if (d>=0) q = (float)(d+1)/par.nagentes;
    else q = 0.0;*/

    /*if (domi+domj!=0.0) q = (domi/(domi+domj));
    else q = 0.0; */

    for (k=0;k<agen[x].risksens;k++) (executa les batalles mentals)
    {
      if (PRANDOM<q) w = 1.0;
      else w = 0.0;
      if (w==1.0) numbatalas++;
    }
    if (numbatalas==agen[x].risksens)

    {
      pelea(x,y); // cambia el estado de los agentes a INTERACTUA1 e INTERACTUA2
      agen[x].anx = min(1.0, agen[x].anx + agen[x].anxincfight);
      agen[y].anx = min(1.0, agen[y].anx + agen[y].anxincfight);
    }
    else
    {
      if (PRANDOM < agen[x].anx * kinfactor)
      {
        agen[x].estado = DA_GROOMING;
        agen[y].estado = RECIBE_GROOMING;
        agen[y].bloqueado = ST;
        agen[x].tgrooming = agen[y].tgrooming = 1;
        agen[x].mgrooming = agen[y].mgrooming = (int)ceil(sampleexpo(MEANGROOMING));
      }
      else
      {
        agen[x].estado = agen[y].estado = EXPLORA;
      }
    }
  }
break;
default: break;

```

Figura 8.14 Modificacions en el codi de programació. En vermell, la incorporació de l'algorisme que determina l'estratègia “reducció de l'ambigüitat per rangs” (a dalt) i el comptador de *grooming* (a baix). En verd, l'algorisme que determina l'estratègia “reducció del risc” present al simulador GrooFiWorld.

Com era esperable, les observacions realitzades en *Cercocebus torquatus* van confirmar la definició del *grooming* com a conducta d'estat (veure Annex XI). És a dir, les interaccions de *grooming* sempre duraven més d'una unitat de temps (més d'un segon). En conseqüència, és va activar el comptador de *grooming* ajustant la constant *Mean Grooming* a 1, permetent així que les interaccions de *grooming* presentessin diferents durades (apartat 8.1.3.4) (veure Figura 8.14).

8.4.3 Adequació dels valors dels paràmetres de la simulació a les condicions observades en el grup de *Cercocebus torquatus*

Les dades presents en l'arxiu de comandes preparat per efectuar les simulacions varen ésser adequades a la realitat observada en les dades procedents del grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 2) amb l'objectiu de què les simulacions reflectissin els valors empírics observats en el grup. A continuació es mostren les dades inicials compartides per tots els agents en cada simulació (veure Taula 8.5).

Variables generals del model		
Micro-món	100x100	
Tor	No	
Temps de simulació	36400	
Variables dels agents	Agents femelles	Agents mascles
Coordenades inicials	atzar	atzar
Orientació inicial	atzar	atzar
Agents	7	7
Ràtio de sexe	2	5
Distància personal	8	8
Distància propera	24	24
Distància màxima	50	50
Angle de visió	120°	120°
RiskSens	2	2
Anxiety	0.5	0.5
Increase of anxiety	0.01	0.01
Decrease of anxiety in groomee	0.15	0.15
Decrease of anxiety in groomer	0.1	0.1
Increase of anxiety after fighting	0.1	0.1

Taula 8.6 Valors inicials de les variables comunes adjudicades a tots els agents en les simulacions.

Pel que fa als valors inicials del nivell de dominància, es van utilitzar els valors obtinguts en el càlcul de la jerarquia del grup de *Cercocebus torquatus* i procedents de l'observació realitzada al Parc Zoològic de Barcelona durant el període d'observació 2. A diferència de les simulacions realitzades en l'apartat anterior, on tots els agents amb el mateix sexe assignat partien amb els mateixos nivells de dominància (16 per als agents considerats femelles i 32 per als agents considerats mascles), en l'estudi 4 cada agent inicià les simulacions amb els nivells de dominància (valors d'escala descrits en l'Annex X) equivalents als obtinguts en l'estudi naturalista i reproduint la jerarquia de dominància observada en el grup de *Cercocebus torquatus*. Per motius de còmput del simulador vam multiplicar tots els valors per mil i vam adjudicar el valor testimonial de 100 a l'agent 1 (referent biològic: Ngungui) per evitar valors negatius (veure Taula 8.6). Així mateix, vam adjudicar uns valors *STEPDOM* als agents proporcionals al sexe, l'edat i estil de dominància que representaven. Com ja hem mencionat en l'apartat 6.2.1, l'*STEPDOM* és una constant introduïda per l'usuari que val entre 0 i 1, la qual indica la intensitat de la interacció. En societats despòtiques els valors *STEPDOM* s'aproximen a 1, en canvi de societats igualitàries els valors *STEPDOM* són propers a 0. Per tant, en societats relaxades (com per exemple, *Cercocebus torquatus*) els valors *STEPDOM* es situaran lleugerament per sota de 0.5 (s'adjudicà valors *STEPDOM* de 0.4 als mascles i de 0.32 a les femelles, segons Puga-González et al., 2009). Com que l'agent 1 feia referència a Ngungui (individu acabat de néixer i, per tant, amb un nivell de dominància mínim), li vam adjudicar un valor *STEPDOM* testimonial (0.08) (veure Taula 8.6).

Agent	Referent biològic	Nivell de dominància	STEPDOM
Agent 7	Pascal	2710	0.4
Agent 6	Yambo	2090	0.32
Agent 5	Mabé	1950	0.4
Agent 4	Ndeko	1230	0.4
Agent 3	Buna	1170	0.32
Agent 2	Mwana	1040	0.4
Agent 1	Ngungui	100	0.08

Taula 8.6 Valors inicials dels nivells de dominància i *STEPDOM* adjudicats als agents en les simulacions.

Per últim, i donat que dues condicions de simulació contemplen el model KINS, vam introduir els valors de la matriu dels coeficients de relació en funció de les relacions de parentiu existents entre els membres del grup de *Cercocebus torquatus* (veure Taula 8.7 i Annex XII).

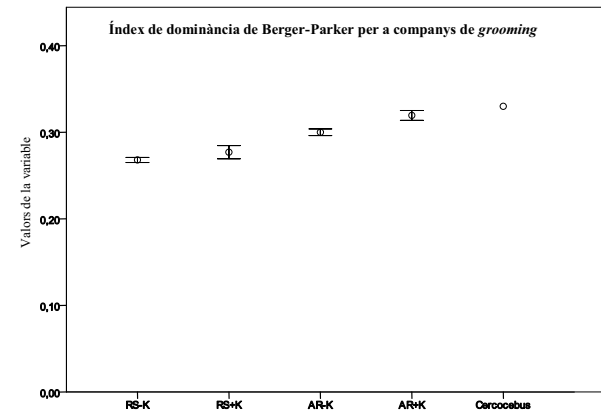
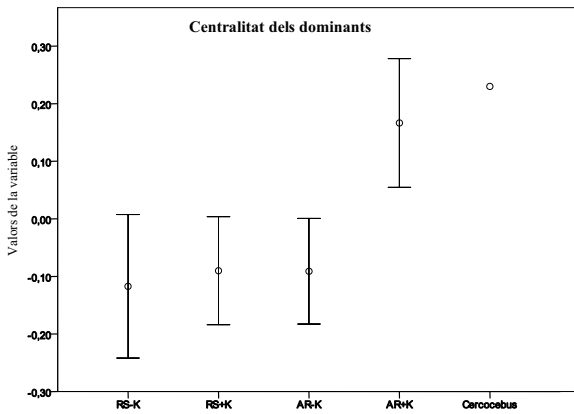
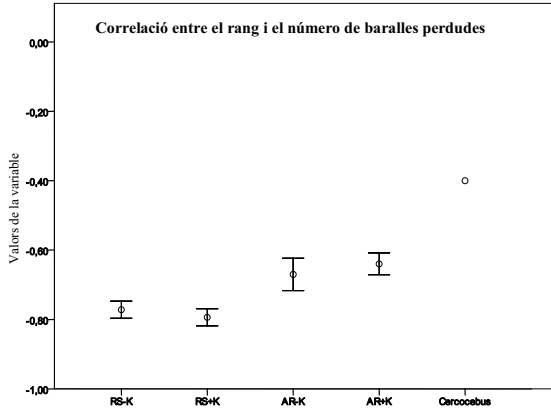
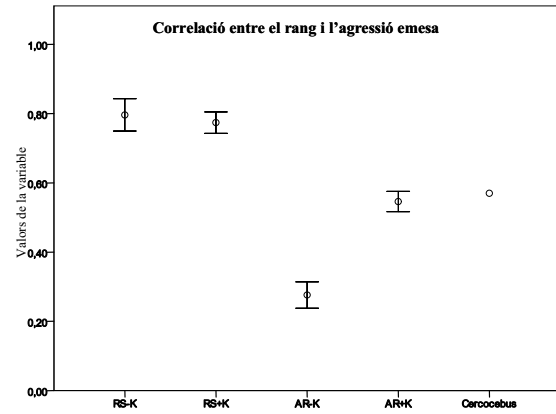
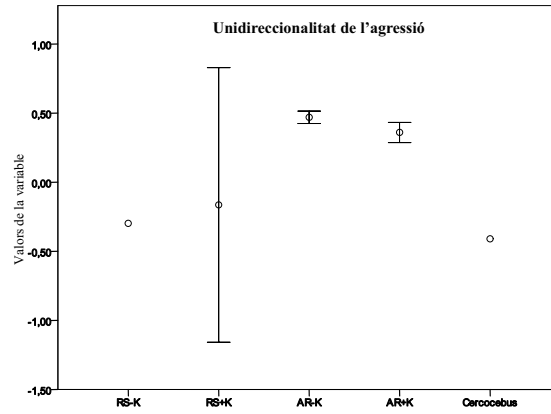
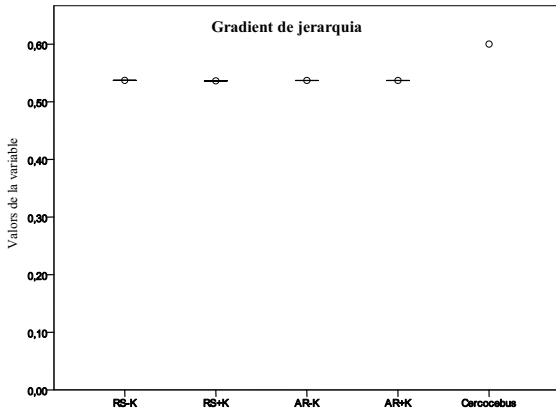
	Agent 7	Agent 6	Agent 5	Agent 4	Agent 3	Agent 2	Agent 1
Agent 7							
Agent 6	0						
Agent 5	0.5	0.5					
Agent 4	0.5	0.5	0.5				
Agent 3	0	0.5	0.25	0.25			
Agent 2	0.5	0.25	0.375	0.375	0.5		
Agent 1	0.5	0.25	0.375	0.375	0.5	0.5	

Taula 8.6 Matriu dels coeficients de relació existents entre els agents en les simulacions procedents de les relacions de parentiu entre els membres del grup de *Cercocebus torquatus*.

8.4.4 Anàlisi i discussió del resultat de l'estudi de simulació

De les 22 mesures d'estructura social analitzades en l'estudi 3 (Capítol 7, apartat 7.9), se'n van analitzar les 20 disponibles en els models GROO i KINS del simulador A-KinGDom. Les 2 mesures restants no analitzades eren: a) la correlació entre el rang i l'agressió rebuda, ja que tant en les dades empíriques obtingudes en l'estudi de *Cercocebus torquatus* com en el simulador A-KinGDom eren equivalents a la correlació entre el rang i el nombre de baralles perdudes (inclosa en l'anàlisi); i b) el percentatge d'agressió no física i física, ja que aquesta dada només estava disponible en les dades empíriques obtingudes en l'estudi de *Cercocebus torquatus*. A continuació, es mostren els resultats obtinguts en les 20 mesures analitzades distribuïdes entre la Figura 8.15 i les Taules 8.7 i 8.8, comparant les dades procedents de les 4 condicions de simulació amb les dades obtingudes en el grup de *Cercocebus torquatus*.

SIMULACIÓ DE LA CONDUCTA: ESTRUCTURA SOCIAL EN CERCOPITHECINAE



SIMULACIÓ DE LA CONDUCTA: ESTRUCTURA SOCIAL EN CERCOPITHECINAE

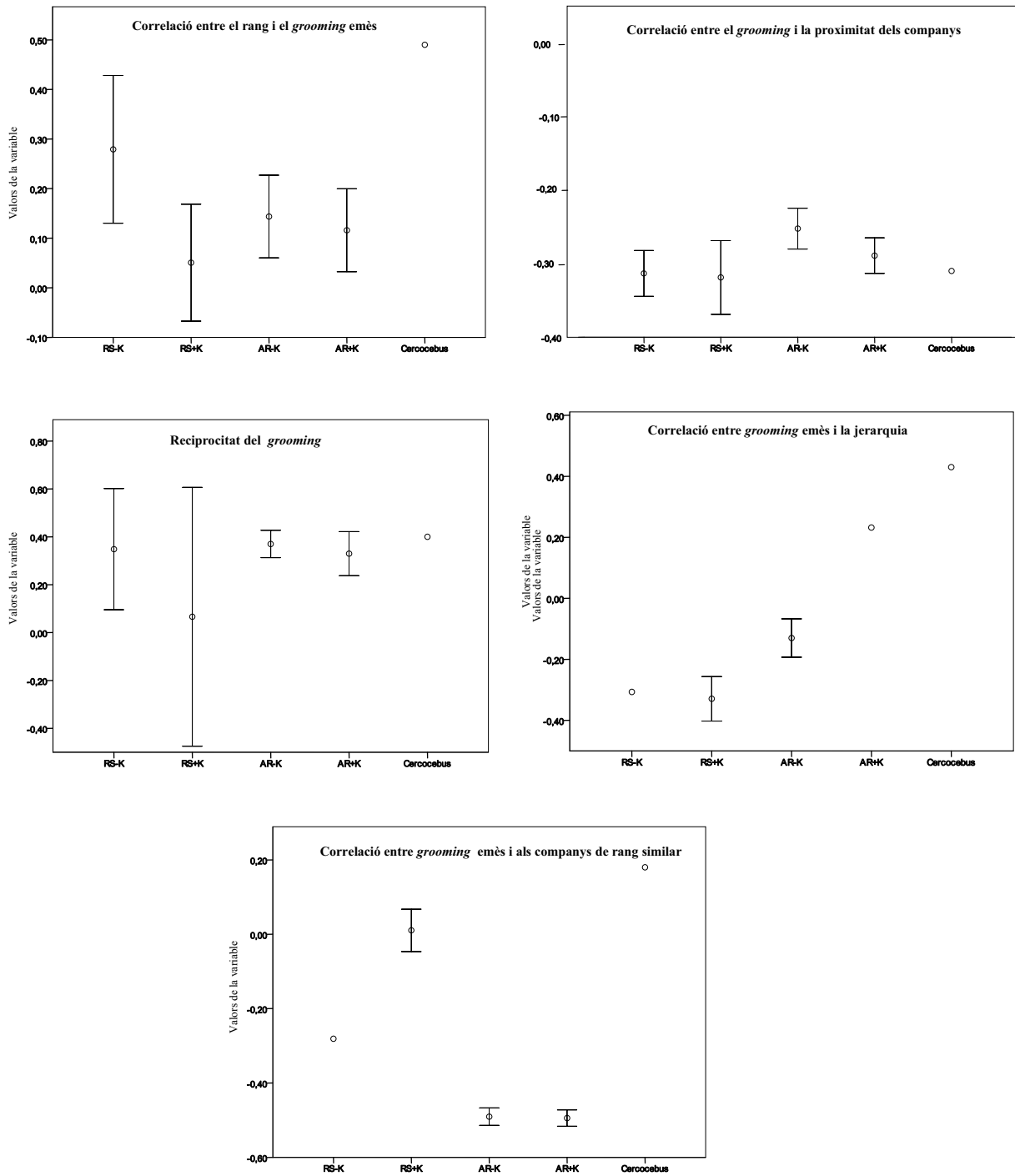


Figura 8.15 Comparació dels resultats procedents de les 4 condicions de simulació (RS-K, RS+K, AR-K i AR+K) amb les dades obtingudes en el grup de *Cercocebus torquatus*. En els resultats procedents de les 4 condicions de simulació es mostren els valors promig i l'interval corresponent a l'error estàndard del promig (SEM) de 10 simulacions (per a les condicions RS-K i RS+K) i de 20 simulacions (per a les condicions AR-K i AR+K). De forma puntual, algunes condicions de simulació estan indicades amb un únic valor (correspon a l'únic valor significatiu obtingut en el conjunt de simulacions efectuades per aquella condició de simulació). Els resultats procedents del grup de *Cercocebus torquatus* també estan assenyalats amb un únic punt que resumeix el recompte total de les observacions.

Taula 8.7 Comparació dels resultats procedents de les 4 condicions de simulació (RS-K, RS+K, AR-K i AR+K) amb les dades obtingudes en el grup de *Cercocebus torquatus*. En els resultats procedents de les 4 condicions de simulació es mostren els valors promig i l'interval corresponent a l'error estàndard del promig (SEM) de 10 simulacions (per a les condicions RS-K i RS+K) i de 20 simulacions (per a les condicions AR-K i AR+K). Els resultats procedents del grup de *Cercocebus torquatus* també estan assenyalats amb un únic punt que resumeix el recompte total de les observacions. Aquests resultats no han estat inclosos en la figura anterior donada la disparitat entre les unitats de mesura procedents de les simulacions i les dades de camp.

	RS-K		RS+K		AR-K		AR+K		<i>Cercocebus</i>
	Promig	SEM	Promig	SEM	Promig	SEM	Promig	SEM	
Taxa d'agressió	3.80%	0.19	4.60%	0.15	4.20%	0.17	4.83%	0.08	27.1 encontres/hora
Taxa de <i>grooming</i>	4.72%	0.17	3.60%	0.15	4.90%	0.19	3.65%	0.11	10.22 encontres/hora
Distància promig entre els membres del grup	54.38	0.40	52.72	0.24	53.27	0.24	53.11	0.27	0.86m

Taula 8.8 Comparació dels resultats procedents de les 4 condicions de simulació (RS-K, RS+K, AR-K i AR+K) amb les dades obtingudes en el grup de *Cercocebus torquatus*. Es mostren els intervals dels valors (acotats entre els valors màxims i mínims) de 10 simulacions (per a les condicions RS-K i RS+K) i de 20 simulacions (per a les condicions AR-K i AR+K). Els resultats procedents del grup de *Cercocebus torquatus* resumeixen el recompte total de les observacions en un únic valor.

	RS-K	RS+K	AR-K	AR+K	<i>Cercocebus</i>
Percentatge d'interaccions que inclouen agressió	41.49-53.07%	55.8358.52%	44.58-49.87%	54.98-59.38%	72.59%
Diversitat en l'agressió	100%	100%	90.48-100%	95.24-100%	100%
Percentatge de temps invertit en <i>grooming</i>	13.71-15.4%	10.4-12.31%	13.79-24.55%	10.24-22.02%	18.22%
Percentatge d'interaccions que inclouen <i>grooming</i>	46.93-56.77%	41.79-44.17%	49.01-56.05%	31.58-45.02%	27.41%
Diversitat en el <i>grooming</i>	100%	100%	100%	100%	80.95%
Percentatge amb el que les femelles fan <i>grooming</i> als mascles	25.71-32.71%	24.37-34.84%	24.75-36.67%	22.71-36.76%	55.99%

Els resultats obtinguts en les simulacions descrites en el present estudi 4 permeten descriure l'emergència de les conductes relacionades amb l'estructura social d'un grup de primats amb característiques semblants a les observades en la subfamília Cercopithecinae. És a dir, la interacció diàdica entre els agents actuant sota les regles simples de conducta implementades en el simulador és suficient per generar l'emergència d'una complexa xarxa d'interrelacions semblants a les observades en els grups de Cercopithecinae, que permeten definir l'estructura social del grup mitjançant les diferents mesures incloses en el present estudi, tal com mostrem a continuació.

En primer lloc s'analitzaren els resultats de simulació obtinguts utilitzant l'estratègia de "reducció del risc" en les dues condicions (RS-K i RS+K). En aquest grup de resultats hem d'esmentar que, en general, els valors observats són bastant inestables; és a dir, la disparitat de resultats observada en les successives simulacions genera un error estàndard del promig elevat i, per tant, dificulta la utilització de les dades com a eina per a futures comparacions. Aquest efecte s'accentua sobretot en les següents mesures: unidireccionalitat de l'agressió, centralitat dels dominants, correlació del rang i *grooming* emès i reciprocitat del *grooming* (veure Figura 8.15). En aquest aspecte, cal assenyalar que la condició RS-K no pot ésser analitzada en les mesures d'unidireccionalitat d'agressió, correlació entre *grooming* emès i la jerarquia i *grooming* emès i els companys de rang similar, ja que només disposem d'un únic valor significatiu ($TauK_r = -0.30$ ($p < 0.05$), $TauK_r = -0.31$ ($p < 0.05$) i $TauK_r = -0.28$ ($p < 0.05$), respectivament). Els nivells de significació foren calculats en base a 2000 permutacions de les matrius sociomètriques, segons el mètode de Hemelrijk (1990) (veure apartat 7.9.1). Tot i això, la resta de mesures sí que permeten descriure una tendència: la introducció del *kinfactor* inverteix la relació entre les proporcions existents de les conductes d'agressió i *grooming*, és a dir, augmenta el percentatge d'agressió i disminueix el percentatge de *grooming* (veure Taula 8.8).

En canvi, l'anàlisi dels resultats de simulació obtinguts utilitzant l'estratègia de "reducció de l'ambigüïtat per rangs" en les dues condicions (AR-K i AR+K) proporciona uns resultats més estables. Els intervals d'error estàndard del promig estan més fitats i només hem d'excloure un resultat de l'anàlisi (correlació entre el *grooming* emès i la jerarquia), del qual només disposem d'un únic valor significatiu, $TauK_r = 0.23$ ($p < 0.05$) (veure Figura 8.15) (veure apartat 7.9.1). En aquest cas, les diferències entre les condicions de simulació amb o sense *kinfactor* són més evidents, accentuant-se la tendència esmentada en l'anterior paràgraf. La inclusió del *kinfactor* canvia la relació entre les proporcions de les conductes d'agressió i de *grooming* (Taula 8.8), augmentant el nombre d'encontres agonistes; s'observa, però, una lleugera tendència a la baixa en la diversitat en l'agressió (veure apartat 7.9). És a dir, els agents són més selectius en triar el company amb el qual mantindran un encontre agonista (veure Taula 8.8), essent l'agent amb inferior nivell de dominància el que evita barallar-se amb els agents de més alt rang. Per una altra banda, tot i disminuir els nivells de *grooming* quan la simulació inclou el *kinfactor*, si comparem el percentatge de *grooming* emès per les

femelles cap als mascles en les condicions RS (-K i +K) i AR (-K i +K), observem un augment d'aquesta mesura sota la condició AR (-K i +K) (veure Taula 8.8). És a dir, sota una estratègia més conservadora, on els encontres agonistes es produeixen entre agents de rangs més semblants, els agents femelles presenten més tendència a fer *grooming* als agents mascles que sota una estratègia menys conservadora.

Previ a la comparació entre els resultats obtinguts sota les 4 condicions de simulació i les dades procedents de l'estudi de *Cercocebus torquatus* és important assenyalar que per a la comparació entre les dades només disposem de valors procedents d'una distribució de valors obtinguts en les diferents simulacions i d'un únic valor resum de les observacions realitzades amb el grup de *Cercocebus torquatus*. Tot i això, estem en disposició d'oferir alguns resultats a nivell qualitatiu. Com esperavem, la condició de simulació que més s'aproxima a les característiques observades en el grup estudiat és AR+K. De les 20 mesures disponibles, 3 mesures no són comparables donada la discordança en les unitats de mesura (taxes d'agressió i *grooming* i distància promig entre els membres del grup, incloses en la Taula 8.7).

De les 17 mesures restants (veure Figura 8.15 i Taula 8.8) la condició de simulació AR+K s'ajusta en 9 ocasions a les dades procedents de *Cercocebus torquatus* (el gradient de jerarquia, la correlació entre el rang i l'agressió emesa, la diversitat del veïnatge en l'agressió, la centralitat del dominants, el percentatge de temps invertit en *grooming*, l'índex de dominància de Berger-Parker per a companys de *grooming*, la correlació entre el *grooming* i la proximitat del companys, la reciprocitat en el *grooming* i la diversitat del veïnatge en el *grooming*). Així mateix, AR+K és la condició de simulació, els resultats de la qual més s'aproximen a les dades del grup de *Cercocebus torquatus* en 4 mesures (el percentatge d'interaccions que inclouen agressió i *grooming*, el percentatge amb que les femelles fan *grooming* als mascles i la correlació entre el rang i el nombre de baralles perdudes). En canvi, hi ha 4 mesures obtingudes sota la condició de simulació AR+K que no s'ajusten a les dades procedents de *Cercocebus torquatus*: a) en el cas de la mesura de correlació entre *grooming* emès i la jerarquia, tot i ésser el valor més pròxim a les dades empíriques, com que només disposem d'un únic valor significatiu, $TauK_r = 0.23$ ($p < 0.05$) (veure apartat 7.9.1), no pot ésser prè en consideració; i, b) en el cas de les 3 mesures restants (la unidireccionalitat de l'agressió, la correlació entre rang i el *grooming* emès, i la correlació entre *grooming* emès i els

companys de similar rang) la discordança pot ésser atribuïda a l'absència de regles de conducta que defineixin les relacions materno-filials en el model basat en agents A-KinGDom.

Si analitzem amb detall les dades d'agressió i de *grooming* observades a les diferents díades del grup de *Cercocebus torquatus* (Annex IX i Annex XI), trobem que la díada formada per ambdues femelles (Yambo i Buna) presenta un comportament anòmal. Per una banda, quan analitzem l'agressió trobem que el 41% del total dels encontres agonistes enregistrats corresponen a 448 agressions de Yambo cap a Buna, sense que existeixi reciprocitat de Buna cap a Yambo, fet que distorsiona completament la mesura d'unidireccionalitat de l'agressió en el grup. Per l'altre banda, l'anàlisi del *grooming* també ens mostra una alteració en la relació entre ambdues femelles; tot i que Yambo és la femella dominant (rang 6), emet més *grooming* cap a Buna (rang 3) del que rep (Yambo emet 51 sessions de *grooming* cap a Buna però Buna només li torna 21 sessions de *grooming*). Aquest fet, a priori, contradiu el model general de *grooming* social (Seyfarth, 1977) però és fàcilment explicable quan fem notar que Buna estava cuidant d'una cria acabada de néixer. Aquesta circumstància va provocar una inversió en les relacions de *grooming* esperades, i Buna (i la seva cria Ngungui), tot i ésser individus de baix rang, van convertir-se en el centre d'atenció de l'altre femella present al grup (Yambo). De fet, aquesta alteració provocada pel naixement d'una cria dins del grup és una de les variacions que Seyfarth (1977) proposa dins del model general de *grooming* social, on mostra que les femelles amb cries reben més *grooming* quan aquestes són petites però disminueix gradualment a mida que les cries van creixent.

Cal esmentar també que aquestes atencions extraordinàries (en forma de sessions de *grooming*) per part de Yambo cap a Buna van anar acompanyades d'una o varies montes de dominància (en un 78% dels casos), fet que indirectament va provocar l'augment desmesurat d'emissió de conducta agonista cap a Buna que observem en els resultats. Per tant, sembla plausible afirmar que la implementació d'unes regles de conducta en el programari d'A-KinGDom que reflecteixin les relacions materno-filials (amb cries acabades de néixer) permetrà un ajust més aproximat a les mesures d'estructura social oferides per A-KinGDom.

Així doncs, a partir d'un model teòric d'estructura social format per conductes de competició, de cooperació i per les relacions de parentiu (Thierry, 2004) hem elaborat un model basat en agents que integra tots tres aspectes adaptant-los al model d'estructura social observat en la subfamília Cercopithecinae. L'anàlisi de les simulacions procedents d'aquest model proporciona un seguit de dades que defineixen les principals mesures quantitatives de l'estructura social dels Cercopithecinae, les quals poden ésser comparades amb dades procedents d'estudis naturalistes. La comparació entre els resultats procedents de les simulacions i els dels estudis naturalistes proporcionen evidències de la plausibilitat del model i permeten realitzar prediccions sobre els patrons agressius i afiliatius que adoptarien diferents grups de Cercopithecinae sota diferents condicions de simulació (per exemple, diferents condicions d'estabulació, grups amb diferents ràtio mascles/femelles o grups amb diferents nivells de relacions de parentiu).

A la vegada, els resultats obtinguts en les simulacions permeten definir quantitativament els diferents tipus d'estils de dominància (en funció dels valors numèrics que adopten les diferents mesures). En aquest cas, els resultats obtinguts sota la condició AR+K (que és la condició que més s'ajusta a les característiques del grup estudiat) confirmen la pertinença del *Cercocebus torquatus* en el grau 3 o estil relaxat, en concordança amb els resultats mostrats per anteriors estudis naturalistes (Gust & Gordon, 1994). L'absència en el programari d'A-KinGDom de regles de conducta que reflecteixin les relacions materno-filials (amb cries acabades de néixer) impedeix replicar de forma més completa les mesures quantitatives procedents d'aquest grup de *Cercocebus torquatus* en particular. No obstant això, ens ofereix una predicció sobre com esperem que es comporti aquest mateix grup d'ací a uns mesos, quan la cria ja no necessiti cures parentals i es normalitzin els patrons agressius i afiliatius dins del grup. En conseqüència, creiem que el model basat en agents A-KinGDom presentat en l'actual investigació pot ésser una eina molt útil en la predicció d'estils de dominància i en l'anàlisi d'estructura social de grups de la subfamília Cercopithecinae.

9. Discussió general

L'objectiu de la present investigació era elaborar un model d'estructura social integrant les conductes de competició, de cooperació i les relacions de parentiu, centrat en la subfamília Cercopithecinae. Per aconseguir-ho, hem plantejat quatre estudis combinant dues vies d'investigació: l'observació naturalista i la simulació informàtica basada en agents autònoms. Aquests estudis ens han permès estudiar aquests tres aspectes (agressió, *grooming* i *kinship*) i integrar-los, progressivament, en un model únic basat en agents, el qual permet valorar la importància relativa de cadascun d'ells en la formació i el manteniment de l'estructura social en un determinat grup de primats.

9.1 Jerarquia i distribució de l'espai en mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus*)

L'objectiu d'aquest primer estudi era determinar com les conductes de competició (agressió) influencien sobre la distribució espacial en un grup de mangabeis en captivitat. Per això, vam plantejar una hipòtesi on es proposava que la estratègia agonista adoptada pel grup permet explicar la distribució espacial de l'individu dominant (segons Hemelrijk, 1998).

Els resultats ens mostraren que el grup de *Cercocebus torquatus* resident al Parc Zoològic de Barcelona presentava: a) una ordenació jerarquia lineal basada en una jerarquia matrilineal en la qual els infants es situaven immediatament per sota del rang de la seva mare, b) l'estratègia agonista anomenada reducció de l'ambigüitat de rangs, en la qual els individus amb més diferència de rangs no s'atacaven entre ells; i c) una correlació entre el rang de dominància dels individus i la centralitat de l'individu dominant quasi inexistent.

Aquests resultats ens varen permetre confirmar la hipòtesi inicial de l'estudi 1 de la present tesi. En consonància amb el model de Hemelrijk (1998), i d'acord amb l'estratègia agonista adoptada pel grup, l'individu dominant no va ocupar posicions centrals en relació amb la resta d'individus del grup. Tot i això, aquests resultats van

plantejar algunes mancances: a) la mostra estudiada era petita (el grup estava format per 5 individus), b) la captivitat podia afectar al resultat de les mesures de distribució de l'espai; i c) donada l'estratègia agonista adoptada pel grup estudiat, només es podia realitzar una confirmació indirecta de la hipòtesi plantejada. Per tant, vam decidir ampliar aquest estudi 1 amb altres dades procedents d'un estudi efectuat amb *Cercocebus atys lunulatus* (Cifre, 2009).

9.2 Comparació de les estratègies agonistes i distribució de l'espai en mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus* i *Cercocebus atys lunulatus*)

En l'estudi 2 de la present tesi es van comparar els resultats obtinguts en l'estudi 1 amb les dades obtingudes en un estudi anterior pertanyents a un grup de *Cercocebus atys lunulatus* resident al Parc Zoològic de Barcelona (Cifre, 2009). L'objectiu d'aquest segon estudi va ésser demostrar com els mangabeis en captivitat adopten diferents estratègies agonistes en funció de la instal·lació en la qual estan establerts, i com la informació proporcionada per aquesta estratègia agonista pot ésser utilitzada en el procés d'adequació de les instal·lacions per a cada espècie.

Els resultats de l'estudi de *Cercocebus atys lunulatus* (Cifre, 2009) mostraren: a) una ordenació jeràrquica lineal dels individus del grup, b) l'adopció de l'estratègia agonista anomenada reducció del risc, on s'afavoreix l'agressió entre individus de rangs jeràrquics molt diferents; i c) l'existència de correlació entre el rang de dominància dels individus i la centralitat de l'individu dominant.

Aquests resultats ens varen permetre millorar les mancances plantejades en l'estudi 1 ja que, per una banda ampliaven la mostra (5 individus del grup de *Cercocebus torquatus* i 7 individus del grup de *Cercocebus atys lunulatus*), i per altre banda, l'estratègia agonista adoptada pel grup de *Cercocebus atys lunulatus* ens permetia explicar la localització central de l'individu dominant respecte a la resta de companys del grup. A més a més, el fet que dos grups tan similars (tant a nivell taxonòmic com en l'estructura jeràrquica observada en el grup) mostressin estratègies agonistes diferents ens permetia confirmar l'efecte que la captivitat produeix sobre la

conducta dels *Cercocebus*. Mentre els *Cercocebus atys lunulatus* vivien en una instal·lació oberta i relativament ampla, els *Cercocebus torquatus* ho feien en una gàbia cúbica amb molts elements aeris (Figura 7.9). Així doncs, el tipus d'instal·lació podria haver influït en l'adopció de l'estratègia agonista en cadascun dels grups, la qual determinà les diferències observades en la distribució espacial dels individus. Així doncs, l'emergència de determinades estratègies agonistes dins d'un grup pot ésser utilitzat per predir l'aparició de situacions d'estrès en escenaris futurs, facilitant l'adequació de les instal·lacions a les necessitats concretes de cada grup.

Tot i això, els estudis 1 i 2 de la present tesi analitzen exclusivament aspectes relacionats amb les conductes de competició o patrons agressius, i d'acord amb la hipòtesi de covariació (Thierry, 2004) on s'analitzen diferents aspectes de l'estructura social en macacs, era necessari ampliar el model amb altres indicadors de l'estructura social dels Cercopithecinae com ara les conductes cooperatives (*grooming*) tal i com proposem Puga-González et al. (2009).

9.3 Patrons emergents de l'estructura social en mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus*): un test del model basat en agents GrooFiWorld

L'objectiu d'aquest tercer estudi era determinar com diverses mesures, relacionades amb les conductes de competició i de cooperació, eren les responsables de l'emergència de patrons de conducta global que permetien descriure els estils de dominància i l'estructura social observada en el grup *Cercocebus torquatus*. Tanmateix, esperàvem que els resultats obtinguts en l'estudi 3 de la present tesi concordessin amb les dades existents en la literatura primatològica (Gust & Gordon, 1994) que situen al gènere *Cercocebus* en l'estil de dominància "relaxat" i el classifiquen com a grau 3 d'estructura social (Thierry, 2004). Per aquest estudi vam utilitzar les dades obtingudes durant un segon període d'observació realitzat en el mateix grup de *Cercocebus torquatus* del Parc Zoològic de Barcelona (7 individus), i les vam comparar amb els resultats procedents d'un estudi de simulació (Puga-González et al., 2009) utilitzant un model anomenat GrooFiWorld en el qual s'integraven patrons d'agressió i d'afiliació.

Els resultats ens mostraren que el grup de *Cercocebus torquatus* exhibia algunes conductes pròpies de les societats despòtiques i altres pròpies de societats més relaxades. Aquest fet ens va permetre classificar al grup de *Cercocebus torquatus* com a una societat intermèdia situada entre l'estil de dominància despòtic i l'igualitari i propera a una societat relaxada de Grau 3 (Thierry, 2004) coincidint amb les dades empíriques procedents d'altres estudis amb *Cercocebus* (Gust & Gordon, 1994). Tot i això, els resultats mostrats per l'estudi de simulació procedents del model GrooFiWorld (Puga-González, 2009) no coincidien exactament amb les dades empíriques procedents de l'estudi naturalista realitzat amb el grup de *Cercocebus torquatus*. Així doncs, es demostrava que el model basat en agents GrooFiWorld (Puga-González, 2009) encara no ens permetia explicar per complet l'estructura social observada en el grup de *Cercocebus torquatus*. Ens calia ajustar els paràmetres del model a les dades observades en el grup de mangabeis i introduir les relacions de parentiu, no contemplades en el model GrooFiWorld.

9.4 Simulació dels patrons emergents d'estructura social en un grup de mangabeis en captivitat (*Cercocebus torquatus*) mitjançant A-KinGDom

En aquest quart estudi de la present investigació es va realitzar un estudi de simulacions amb l'objectiu d'analitzar l'emergència dels patrons que determinen l'estructura social en la subfamília Cercopithecinae (agressió, *grooming* i *kinship*) en comparació amb les dades obtingudes als estudis naturalistes amb *Cercocebus torquatus* al Parc Zoològic de Barcelona. Per aconseguir-ho vam elaborar un simulador anomenat A-KinGDom que integrava aquests tres aspectes i ens permetia manipular els paràmetres per ajustar-los a les característiques del grup de mangabeis estudiat prèviament.

Els resultats de les simulacions realitzades amb A-KinGDom mostraren que tal i com esperàvem, la condició de simulació que combina l'estratègia agonista observada en el grup de *Cercocebus torquatus* estudiat amb la introducció del factor *kinfactor* (factor que permet incorporar les relacions de parentiu) ens permetia reproduir bona part de les 17 mesures utilitzades en l'anàlisi de l'estructura social del grup de *Cercocebus*

torquatus. Sota aquesta condició de simulació 9 mesures procedents de les simulacions s'ajustaven a les dades empíriques procedents del grup de *Cercocebus torquatus* (53%) i s'aconseguia l'aproximació més òptima en 4 mesures (23.5%). Així mateix, les 4 mesures que els resultats de les simulacions no aconseguien ajustar a les dades procedents de *Cercocebus torquatus* (23.5%) estaven relacionades amb la falta d'implementació de les relacions materno-filials en el model basat en agents.

Així doncs, a partir d'un model teòric d'estructura social en macacs (Thierry, 2004) format per paràmetres qualitius difícilment comparables, hem elaborat un model operatiu d'estructura social format per una col·lecció de mesures quantitatives les quals poden ésser comparades individualment amb facilitat. A més a més, s'ha ampliat el model d'estructura social a tota la subfamília Cercopithecinae. El model basat en agents autònoms A-KinGDom, sota la perspectiva proporcionada per la conducta adaptativa, ens ha permès la transformació aquest model d'estructura social en un model més parsimoniós escrit en un llenguatge algorímic i unívoc, on l'emergència dels patrons que determinen l'estructura social s'explica a partir de la interacció entre regles de conducta simples. No obstant això, un model integral d'estructura social com el que presentem en aquesta investigació requereix d'una anàlisi global de totes les mesures en conjunt, anàlisi que actualment estem preparant. Aquest tipus d'anàlisi haurà de solucionar dos aspectes fonamentals: a) les diferències en les unitats de mesura existents entre les diferents mesures analitzades (unitats de distància, taxes, percentatges, unitats adimensionals,...); i b) les diferències en el tipus de dades obtingudes en els dos blocs a comparar. Per una banda, disposàvem de valors de tendència central i dispersió procedents de les simulacions, i per l'altre de valors puntuals procedents de les dades obtingudes en l'estudi naturalista (no disposàvem de prou volum de dades per proporcionar valors de tendència central i dispersió anàlegs als obtinguts en les simulacions).

Així doncs, en la present investigació hem efectuat un primer pas, hem transformat el model teòric d'estructura social en un model quantitatiu i operatiu, i hem realitzat un test inicial del model mitjançant dades procedents d'un estudi empíric amb *Cercocebus torquatus*. Però, les limitacions presents en les dades procedents de l'estudi empíric amb mangabeis, sobretot pel que fa al volum de dades obtingut, a la grandària de la mostra estudiada i als efectes provocats per la captivitat, dificulten l'anàlisi global

del model limitant-nos a una anàlisi qualitativa de mesures individuals. Tot i això, creiem que el model informàtic A-KinGDom presentat en l'actual investigació pot ésser una eina molt útil en l'anàlisi d'estructura social de grups de la subfamília Cercopithecinae. Per aquest motiu, en futures investigacions, esperem ampliar les dades amb més estudis amb altres grups de Cercopithecinae en llibertat que confirmin la validesa del model presentat en l'actual investigació.

10. Conclusions

Els quatre estudis realitzats en la present investigació ens permeten establir les següents conclusions:

- 1) Partint del model qualitatiu d'estructura social en macacs proposat per Thierry (2004), s'ha elaborat un model quantitatiu d'estructura social ampliat a la subfamília Cercopithecinae.
- 2) Aquest model integra tres aspectes fonamentals en l'anàlisi d'estructura social dels Cercopithecinae: les conductes de competició, les conductes de cooperació i les relacions de parentiu.
- 3) Aquest model d'estructura social està format per una col·lecció de mesures o paràmetres quantitius que poden ésser comparats individualment.
- 4) Hem transformat aquest model d'estructura social a un llenguatge algorímic i unívoc, i l'hem fet operatiu mitjançant un model de simulació basat en agents autònoms anomenat A-KinGDom.
- 5) A-KinGDom inclou altres models basats en agents d'estructura social (DomWorld, Hemelrijk, 1998 i GrooFiWorld, Puga-González et al., 2009) i implementa un aspecte inèdit en els models informàtics d'estructura social: les relacions de parentiu.
- 6) El model de simulació A-KinGDom ha estat contrastat amb un estudi observacional realitzat amb una espècie de la subfamília Cercopithecinae present al Parc Zoològic de Barcelona, fet que ens permet comparar els resultats procedents de les simulacions amb els resultats procedents de l'observació d'un grup de primats.

CONCLUSIONS

- 7) Els resultats procedents de les simulacions expliquen bona part dels resultats obtinguts en els estudis empírics realitzats amb un grup de primats i per tant, confirmen la validesa del model A-KinGDom.
- 8) La similitud entre els resultats procedents de les simulacions i els resultats de l'observació en un grup de primats permet descriure l'estructura social dels primats com a una conducta complexa emergent que pot ésser explicada a través de regles senzilles d'interacció en concordança amb l'enfocament ofert per la conducta adaptativa.
- 9) Els resultats obtinguts en la present investigació ens indiquen que cal seguir aprofundint en l'estudi dels tres aspectes fonamentals (conductes de competició, conductes de cooperació i relacions de parentiu) per aconseguir un major coneixement sobre els factors que determinen la formació i el manteniment de l'estructura social en un grup de primats. En aquest context, és necessari l'ampliació de les dades procedents dels estudis empírics realitzats amb diferents grups de primats.

En conclusió, en funció dels resultats obtinguts durant la present investigació, així com els resultats obtinguts en altres recerques presentades en aquesta tesi, podem afirmar que l'àmbit de la primatologia disposa d'una eina d'anàlisi per a l'estudi de les conductes complexes observades en les societats de primats. Acomplint l'objectiu principal de la present investigació, els models basats en agents permeten integrar tres aspectes (agressió, *grooming* i *kinship*) en un model únic model valorant la importància relativa de cadascun d'ells en la formació i el manteniment de l'estructura social dels primats. A més a més, la concordança entre les dades procedents de les simulacions i les dades obtingudes en l'observació naturalista, permeten emprar el model basat en agents com a eina predictiva d'estructura social en grups de Cercopithecinae i estendre l'ús del model a altres espècies de Cercopithecinae en llibertat, i fins i tot a altres grups taxonòmics. Així doncs, les simulacions procedents dels models basats en agents autònoms, conjuntament amb les dades procedents de les observacions naturalistes, poden ajudar a solucionar alguns dels nombrosos interrogants que encara resten oberts sobre la complexa conducta social dels primats.

11. Referències

Adami, C. (1998). *Introduction to Artificial Life*. New York: Springer.

Ahl, V., & Allen, T. F. H. (1996). *Hierarchy theory: a vision, vocabulary and epistemology*. New York: University of Columbia Press.

Altman, S. A. (1979). Baboon progressions. Order or chaos? A study of one-dimensional group geometry. *Animal Behavior*, 27, 46-80.

Arnold, K., & Aureli, F. (2006). Post-conflict reconciliation. In C. J. Campbell, A. Fuentes, K. Mackinnon, M. Panger, & S. K. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 592-608). Oxford: Oxford University Press.

Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (1999). *Natural Conflict Reconciliation*. Berkeley: California University Press.

Axelrod, R., & Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.

Barash, D. P. (1977). *Sociobiology and Behaviour*. Elsevier.

Bakeman, R., & Quera, V. (2009). GSEQ 5 [Computer software and manual]. Retrieved from <http://www.ub.edu/gcai/gseq>

Bakeman, R., & Quera, V. (2011). *Sequential analysis and observational methods for the behavioral sciences*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Barton, R. A., Byrne, R. W., & Whiten, A. (1996). Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 321-329.

Belisle, P., & Chapais, B. (2001). Tolerated co-feeding in relation to degree of kinship in Japanese macaques. *Behaviour*, 138, 487-510.

REFERÈNCIES

- Bernstein, I. S., & Gordon, T. P. (1980). The social component of dominance relationship in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal behaviour*, 28, 1033-1039.
- Bernstein, I. S., Williams, L., & Ramsay, M. (1983). The expression of aggression in Old World monkeys. *International Journal of Primatology*, 4, 113-125.
- Bernstein, I. S., & Ehardt, C. L. (1986). The influence of kinship and socialization on aggressive behaviour in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Behaviour*, 34, 739-747.
- Bernstein, I. S. (1991). The correlation between kinship and non-human primates. In P.G. Hepper (Ed.), *Kin Recognition*, (pp. 6-29). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bernstein, I. S. (1999). Kinship and the behaviour of nonhuman primates. In P. Dolhinow, & A. Fuentes (Eds.), *The nonhuman primates* (pp. 201-205). California: Mayfield Publishing Company.
- Bertram, B. C. R. (1982). Problems with altruism. In King's College Sociobiology Group (Ed.), *Current Problems in Sociobiology* (pp. 251-269). Cambridge: Cambridge University Press.
- Blaustein, A. R., Bekoff, M., & Daniels, J. (1987). Kin recognition in vertebrates (excluding primates): Empirical evidence. In D. J. C. Fletcher, & C. D. Michener (Eds.), *Kin Recognition in Animals* (pp. 287-331). New York: Wiley.
- Boekhorst, I., & Hogeweg, P. (1994). Effects of tree size on travelband formation in Orang-utans: Data analysis suggested by a model study. In R. Brooks, & P. Maes (Eds.), *Artificial Life IV* (pp. 119-129). Cambridge, MA: The MIT Press.
- Bryson, J. J., Ando, Y., & Lehmann, H. (2007). Agent-based modelling as scientific method: a case study analyzing primate social behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 1685-1698.

Byrne, R. W., & Whiten, A. (1988). *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. Oxford: Clarendon Press.

Call, J., Judge, P. G., & de Waal, F. B. M. (1996). Influence of kinship and spatial density on reconciliation and grooming in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 39 (1), 35-46.

Castles, D. L., Aureli, F., & de Waal, F. B. M. (1996). Variation in conciliatory tendency and relationship quality across groups of pigtail macaques. *Animal Behaviour*, 52(2), 389-403.

Castles, D. L., & Whiten, A. (1998). Post-conflict behaviour of wild olive baboons.II. Stress and self-directed behaviour. *Ethology*, 104, 26-38.

Caws, C. E., Wehnelt, S., & Aureli, F. (2008). The effect of a new vertical structure in mitigating aggressive behaviour in a large group of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Animal Welfare*, 17 (2), 149-154.

Chancellor, R. L. & Isbell, L. A. (2009). Female grooming markets in a population of gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(10), 1447-1458.

Chapais, B. (1988). Experimental matrilineal inheritance of rank in female Japanese macaques. *Animal Behaviour*, 36, 1025-1037.

Chapais, B. (1992). The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. In A. H. Harcourt, & F. B. M. de Waal (Eds.), *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals* (pp. 29-59). Oxford: Oxford Science Publications.

Chapais, B. (1995). Alliances as means of competition in primates: Evolutionary, developmental, and cognitive aspects. *Yearbook of Physical Anthropology*, 38, 115-136.

Chapais, B. (2004). How kinship generates dominance structures: a comparative perspective. In B. Thierry, M. Singh, & W. Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies: a*

model for the study of social organizations (pp. 186-204). Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Chapais, B., Gauthier, C., Prud'homme, J., & Vasey, P. (1997). Relatedness threshold for nepotism in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, *53*, 1089-1101.

Chase, I. D. (1986). Explanations of hierarchy structure. *Animal Behaviour*, *34* (4), 1265-1267.

Cheney D. L, Moscovicea, R. L., Heesenc, M., Mundryd, R., & Seyfarthe, R. M. (2010). Contingent cooperation between wild female baboons. *Proceedings of the National Academy of Science*, *107* (21), 9562-9566.

Cifre, I. (2009). *Estructura jerárquica en primates: un modelo de conducta adaptativa*. (Tesis doctoral). Universitat de Barcelona. Barcelona.

Cifre, I., Olivé, M., & Salvador Beltran, F. (2007). Dominància i ocupació de l'espai en grups de primats no-humans: un model basat en conducta adaptativa. *Anuari de Psicologia de la Societat Valenciana de Psicologia*, *11*, 37-49.

Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational Psychological Measurement*, *20*, 37-46.

Colella, V. S., Klopfer, E., & Resnick, M. (2001). *Adventures in modelling: exploring complex, dynamics systems with Starlogo*. New York: Teachers College Press.

Conradt, L., & Roper, T. J. (2003). Group decision-making in animals. *Nature*, *421*, 155-158.

Conradt, L., & Roper, T. J. (2005). Concensus decision making in animals. *Trends in Ecological and Evolution*, *20*, 449-456.

- Cooper, M. A., & Bernstein, I. S. (2002). Counter aggression and reconciliation in Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *American Journal of Primatology*, *56*, 215-230.
- Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R., & Levin, S. A. (2005). Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, *433*, 513–516.
- Crook, J. H. (1970). Social organization and environment: Aspects of contemporary social ethology. *Animal Behavior*, *18*, 197-209.
- Darley, V. (1994). Emergent phenomena and complexity. In R. A. Brooks, & P. Maes (Eds.), *Artificial Life IV: Proceedings of the fourth international workshop on the synthesis and simulation of living systems* (pp. 411-423). Cambridge, MA: MIT Press.
- de Waal, F. B. M. (1986). The integration of dominance and social bonding in primates. *Quarterly Review of Biology*, *61*, 459-479.
- de Waal, F. B. M. (1996). Macaque social culture: Development and perpetuation of affiliative networks. *Journal of Comparative Psychology*, *110*, 147-154.
- de Waal, F. B. M., & Luttrell, L. M. (1989). Towards a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *American Journal of Primatology*, *19*, 83-109.
- de Waal, F. B. M., & Johanowick, D. L. (1993). Modification of reconciliation behavior through social experience: an experiment with two macaque societies. *Child development*, *64*, 877-908.
- Dietz, E. J. (1983). Permutation tests for association between two distance matrices. *Systematic Zoology*, *32*, 21-26.
- di Fiore, A., & Campbell, C. J. (2007). The Atelines: variations in ecology, behaviour and social organization. In C. J. Campbell, A. Fuentes, K. Mackinnon, M. Panger, & S.

Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 155-185). New York: Oxford University Press.

Dittus, W. P. J. (1988). Group fission among wild toque macaques as a consequence of female resource competition and environmental stress. *Animal Behaviour*, 36, 1626-1645.

Dugatkin, L. A. (2009). *Principles of animal behaviour*. London & New York: W. W. Norton.

Dunbar, R. I. M., & Dunbar, E. P. (1975). *Social Dynamics of Gelada Baboons*. Basel: S. Karger.

Dunbar, R. I. M. (1989). Social systems as optimal sets: the cost and benefits of sociality. In V. Standen, & R. A. Foley (Eds.), *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals* (pp.131-149). Oxford: Blackwell Scientific.

Dyke, C., & al. (1988). *The evolutionary dynamics of complex systems: A study of biosocial complexity*. New York: University Press.

Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.

Estep, D. Q., & Baker, S.C. (1991). The effects of temporary cover on the behavior socially housed stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *Zoo Biology*, 10, 465-472.

Espinas, A. (1878). *Des sociétés animales: étude de psychologie comparée*. Paris: Librairie Germer Ballière.

Fan, P. F., & Jiang, X. L. (2010). Maintenance of multifemale social organization in a group of *Namascus concolor* at Wuliang Mountains, Yunnan, China. *International Journal of Primatology*, 31(1), 1-13.

REFERÈNCIES

- Farmer, J. D., & Belin, A. A. (1992). Artificial Life: The coming evolution. In C. Langton, C. Taylor, J. D. Farmer, & S. Rasmussen (Eds.), *Artificial Life II* (pp. 815-833). Redwood, CA: Addison-Wesley.
- Feagle, J. (1998). *Primate adaptation and evolution*. New York: Academic Press.
- Fedigan, L. M. (1982). *Primate paradigms: Sex roles and social bonds*. Montreal: Eden Press.
- Fedigan, L. M. (1983). Dominance and reproductive success in primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, 26, 91-129.
- Flack, J. C., & de Waal, F. B. M. (2004). Dominance style, social power, and conflict management: a conceptual framework. In B. Thierry, M. Singh, & W. Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies: a model for the study of social organizations* (pp 267-290). Cambridge UK: Cambridge University Press.
- Galdikas, B.F. (1978). *Orang-Utan adaptation at Tanjung Putting Reserve, Central Borneo* (Ph.D. Thesis). University of California, Los Angeles.
- Gouzoules, S. (1984). Primate mating systems, kin associations, and cooperative behaviour: Evidence of kin recognition? *Yearbook of Physical Anthropology*, 27, 99-134.
- Gouzoules, S. & Gouzoules, H. (1987). Kinship. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 299-305). Chicago: University of Chicago Press.
- Groves, C.P. (2001). *Primate Taxonomy*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Gust, A. D., & Gordon, T. P. (1993). Conflict resolution in sooty mangabeys. *Animal Behaviour*, 46, 685-694.

Gust, A. D., & Gordon, T. P. (1994). The absence of a matrilineally based dominance system in sooty mangabeys, *Cercocebus torquatus atys*. *Animal Behaviour*, 47, 589-594.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior: I and II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52.

Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295-311.

Hamilton, W. D. (1987). Discriminating nepotism: expettable, common, overlooked. In D. J. C. Fletcher, & C. D. Michener (Eds.), *Kin Recognition in Animals* (pp. 417-637). New York: Wiley.

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. (1996). Dominance interactions, spatial dynamics and emergent reciprocity in a virtual world. In P. Maes, M. J. Mataric, J. A. Meyer, J. Pollack, & S. W. Wilson (Eds.), *From Animals to Animats IV* (pp. 545-552). Cambridge, MA: The MIT Press.

Hemelrijk, C. K. (1998). Risk sensitive and ambiguity reducing dominance interactions in a virtual laboratory. In R. Pfeifer, B. Blunberg, J.A. Meyer, & S.W. Wilson (Eds.), *From animals to animals V* (pp. 255-262). Cambridge, MA: MIT Press.

Hemelrijk, C. K. (1999). An individual-oriented model on the emergence of despotic and egalitarian societies. *Proceedings of the Royal Society, London B*, 266, 261-369.

Hemelrijk, C. K. (2000). Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour*, 59, 1035-1048.

- Hemelrijk, C.K. (2002). Self-organization and natural selection in the evolution of complex despotic societies. *Biological Bulletin*, 202, 283-288.
- Hill, C. M. (2000). Conflict of interest between people and baboons: crop raiding in Uganda. *International Journal of Primatology*, 21, 299-315.
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure in non-human primates. *Man*, 11, 1-17.
- Hogeweg, P. (1998). MIRROR beyond MIRROR, Puddles of LIFE. In C. Langton, (ed.), *Artificial Life* (pp. 297-316). Boston: Addison-Wesley.
- Holland, J. H. (1995). *Hidden order: How adaptation builds complexity*. Reading, MA: Perseus Books.
- Inouye, M., Takahata, A., Tanaka, S., Kominami, R., & Takenaka, O. (1990). Paternity discrimination in a Japanese monkeys group by DNA fingerprinting. *Primates*, 31, 563-570.
- Jones, C. & Sabaté Pi, J. (1968). Comparative ecology of *Cercocebus albigena* (gray mangabeys) and *Cercocebus torquatus* (Kerr) in Rio Muni, West Africa. *Folia Primatologica*, 9, 99-113.
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23, 707-740.
- Kauffman, S. (1995). *At Home in the Universe: The Search for Laws of Self-Organization and Complexity*. Oxford University Press
- Kawamura, S. (1965 [1958]). Matriarchal social ranks in the Minoo-B troop: A study of the rank system of Japanese macaques. *Primates*, 1, 149-156. Translation in S. A. Altman (Ed.), *Japanese Monkeys* (pp.105-112). Atlanae: Emory University Press.

- Kingdon, J. (1997). *The Kingdon field guide to African Mammals*. London and New York: Academic Press Natural World.
- Kummer, H. (1968). *Social Organization of Hamadryas Baboons*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kummer, H. (1971). *Primates Societies*. Aldine-Atherton, Chicago, Illinois.
- Kummer, H. (1975). Report of IPS/IUCN Primate Specialist Group of Conservation. In S. Kondo, M. Kawai, A. Ehara, & S. Kawamura (Eds.), *5th Congress International Primatology Society* (pp.559-562). Tokyo: Japan Science Press.
- Kurland, J. A. (1977). Kin selection in the Japanese monkey. *Contributions to Primatology*, 12, 1-145.
- Lack, D. (1939). The behavior of the robin. Parts I and II. *Proceedings of the zoological Society of London (A)*, 109, 171-175.
- Langton, C. G. (1988). Artificial life. In C. G. Langton (ed.), *Artificial life VI* (pp. 1-47), Reading, MA: Addison-Wesley.
- Le Hellaye, Y., Groossens, B., Jamart, A., & Curtis, D.J. (2010). Acquisition of fission-fusion social organization in a chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) community released into the wild. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(3), 349-360.
- Lee, P. C. (1994). Social structure and evolution. In P. J. B. Slater, & T. R. Halliday (Eds.), *Behaviour and Evolution* (pp.266-303). Cambridge: Cambridge University Press.
- Lu, A., Koenig, A., & Borries, C. (2008). Formal submission, tolerance and socioecological models: a test with female Hanuman langurs. *Animal Behaviour*, 76, 415-428.

- Maes, P. (1997). Modeling adaptive autonomous agents. In C.G. Langton (Ed.), *Artificial life: An overview* (pp. 135-162). Cambridge, MA: The MIT Press.
- Maestripieri, D. (1994). Mother-infant relationship in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*) II. The social environment. *Behaviour*, *131*, 97-113.
- Maestripieri, D. (1996): Gestural communication and its cognitive implications in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *Behviaour*, *133*, 997-1022.
- Mallapur, A, Waran, N., & Sinha, A. (2005). Use of enclosure space by captive long-tailed macaques (*Macaca silenus*) housed in Indian zoos. *Journal Applied Animal Welfare Sciences*, *8* (3), 175-185.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Reserach*, *27*, 209–220.
- Mardia, M. K. (1972). *Statistics of directional data*. London: Academic Press.
- MatrixTester (Version 2.2.4) [programari d'ordinador] (2010). C. K. Hemelrijk. The Netherlands: University of Groningen.
- Matsumura, S. (1991). A preliminary report on the ecology and social behavior of moor macaques (*Macaca maurus*) in Sulawesi, Indonesia. *Kyoto University Overseas Research Report Studies in Asian Non-human Primates*, *8*, 27-41.
- Matsumura, S. (1995) Affiliative mounting interference in *Macaca maurus*. *Kyoto University Overseas Research Report Studies in Asian Non-human Primates*, *9*, 1-5.
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mitani, J. C., Merriwether, D., & Zhang, C. (2000). Male affiliation, cooperation and kinship in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, *59*, 885-893.

- Mohtashemi, M., & Mui, L. (2003). Evolution of indirect reciprocity by social information: the role of trust and reputation in evolution of altruism. *Journal of Theoretical Biology*, 223, 523-531.
- Nagel, U. (1979). On describing primates groups as systems: the concept of ecosocial behaviour. In I. Bernstein, & E. O. Smith (Eds.), *Primate Ecology and Human Origins* (pp. 313-340). Garland, New York: STPM Press.
- Nash, L. T., & Harcourt, C. (1986). Social organization of galagos in Kenyan coastal forest: II. *Galagos garnettii*. *American Journal of Primatology*, 10, 357-369.
- Neveu, H., & Deputte, B. L. K. (1996). Influence of availability of perches on the behavioral well-being of captive, group-living mangabeys. *American Journal of Primatology*, 38, 175-185.
- Newman, M. E. J. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings National Academy Science USA*, 103, 8577-8582.
- Nicholson, A. J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2, 9-65.
- Nowak, R. M. (1999). *Walker's primates of the world*. Baltimore & London: The John Hopkins University Press.
- Oates, J. F. (1996). *African Primates: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Primate Specialist Group: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- O'Brien, T. (1993). Allogrooming behaviour among adult females wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 46, 449-510.

Oi, T. (1996). Sexual behaviour and mating system of the wild pig-tailed macaque in West Sumatra. In J. E. Fa, & D. G. Lindburg (Eds.), *Evolution and ecology of macaque societies* (pp. 342-368). Cambridge: Cambridge University Press.

Packer, C. (1977). Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature*, 265, 441-443.

Paul, A. ,& Kuester, J. (1987). Dominance, kinship and reproductive value in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behavioral Ecology Sociobiology*, 21, 232-331.

Patte, H. H. (1973). The physical basis and origins of hierarchical control. In H. H. Patte (Ed.), *Hierarchy theory: The challenge of complex systems* (pp.73-108). New York: George Braziller.

Peláez, F., & Veà, J. (1997). *Etología. Bases biológicas de la conducta animal y humana*. Madrid: Ediciones Pirámide.

Pereira, M. E. (1995). Development and social dominance among group-living primates. *American Journal of Primatology*, 37, 143-175.

Pérez, A., & Veà, J. J. (2000). Functional implications of allogrooming in *Cercocebus torquatus*. *International Journal of Primatology*, 21(2), 255-267.

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, 97-105.

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, 415-432.

Pfeiffer, T., Rutte, C., Killingback, T., Taborsky, M., & Bonhoeffer, S. (2005). Evolution of cooperation by generalized reciprocity. *Proceedings Royal Society of London B*, 272, 1115-1120.

Preuschoft, S., & van Schaik, C. P. (2000). Dominance and Communication Conflict Management in various settings. In F. Aureli, & F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural Conflict Resolution* (pp.77-105). Berkely and Los Angeles, CA: University of California Press.

Preuschoft, S. (1999). Are primates behaviorists? Formal dominance, cognition, and free-floating rationales. *Journal of Comparative Psychology*, 113,1-5.

Price, T., & Langen, T. (1992). Evolution of correlated characters. *Trends in Ecology and Evolution*,7, 307-310.

Puga-González, I., Hildenbrandt, H., & Hemelrijk, C. K. (2009). Emergent patterns of social affiliation in primates, a model. *PLoS Computational Biology*, 5 (12).

Quera, V. (2010). *Conducta colectiva y autoorganización*. Conferencia, 4all-L@b, Technical Research Centre for Dependency Care and Autonomous Living, Universitat Politècnica de Catalunya, Vilanova i la Geltrú (Barcelona), 5 abril 2010.

Quera, V., Bakeman, R., & Gnisci, A. (2007). Observer agreement for event sequences: methods and software for sequence alignment and reliability estimates. *Behavior Research Methods*, 39(1), 39-49.

Quera, V., Beltran, F.S., & Dolado, R. (2010). Flocking behaviour: Agent-based simulation and hierarchical leadership. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 13 (2) 8. Available: <http://jasss.soc.surrey.ac.uk//13/2/8.html>.

Quera, V., Salvador Beltran, F., & Miñano, M. (2005). *Fonaments de vida artificial*. Palma de Mallorca: AFUNTAP.

Raff, R. A. (1996). *The shape of life*. Chicago: University Press of Chicago.

Ramos-Fernández, G., Boyer, D., & Gómez, V.P. (2006). A complex social structure with fission-fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 536-549.

Range, F. (2006) Social behavior of free-ranging juvenile sooty mangabeys (*Cercocebus torquatus atys*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 511-520.

Ray, E. (1999). Social dominance in nonhuman primates. In P. Dolhinow, & A. Fuentes, *The nonhuman primates* (pp. 206-210). California: Mayfield Publishing Company.

Resnick, M. (1994). *Turtles, termites and traffic jams: Explorations in massively parallel microworlds*. Cambridge, MA: The MIT Press.

Reynolds, C. W. (1987). Flocks, herds and schools: A distributed behavioural model. *Computer Graphics*, 21(4), 25-34.

Rhine, R. J., & Westland, B. J. (1981). Adult male positioning in baboon progression: order and chaos revisited. *Folia Primatologica*, 35, 77-116.

Rodman, P. S., & Mitani, J. C. (1987). Orangutans: Sexual dimorphism in a solitary species. In B. B. Smuts D. L. Cheney R. M. Seyfarth R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primates Societies*. (pp. 146-154). Chicago: University of Chicago.

Roney, J. R., & Maestriperieri, D. (2003). Social development and affiliation. In D. Maestriperieri (Ed.), *Primate psychology* (pp. 171-204). Cambridge, MA: Harvard University Press.

Rowell, T. E. (1979). How Would we know if social organization were not adaptive? In I. S. Bernstein, & E.O. Smith (Eds.), *Primate ecology and human origins* (pp.1-22). New York: Garland STPM Press.

Salthe, S. (1985). *Evolving hierarchical structures: Their structure and representation*. New York: Columbia University Press.

- Sapolsky, R. M. (1993). The physiology of dominance is stable versus unstable hierarchies. In W. A. Manson, & S. P. Mendoza (Eds.), *Primate social conflict* (pp.171-204). Albany: State University of New York Press.
- Schaub, H. (1996). Testing kin altruism in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in a food-sharing experiment. *International Journal of Primatology*, *17*, 445-467.
- Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, *62* (2), 265-271.
- Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, *18* (1), 115-120.
- Schino, G., Rosati, L., & Aureli, F. (1998). Intragroup variation in conciliatory tendencies in captive Japanese macaques. *Behaviour*, *135*(7), 897-912.
- Schino, G., & Aureli, F. (2008). Trade-offs in primate grooming reciprocation: testing behavioural flexibility and correlated evolution. *Biological Journal of Linnean Society*, *95*(3), 439-446.
- Schino, G., & Pellegrini, B. (2009). Grooming in Mandrills and the time frame of reciprocal partner choice. *American Journal of Primatology*, *71*, 884-888.
- Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beitrage zur sozialpsychologie des haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, *88*, 225-252.
- Sellers, W. I., Hill, R. A., & Logan, B. S. (2007). An agent-based model of group decision making in baboons. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *362*, 1699-1710.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal Theoretical Biology*, *65*, 671-698.

REFERÈNCIES

Silk, J. B. (1982). Altruism among female *Macaca radiata*: explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. *Behaviour*, 79, 162-168.

Silk, J. B., Samuels, A., & Rodman, P. S. (1981). The influence of kinship, rank and sex on affiliation and aggression between adult female and immature bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Behaviour*, 78 (1-2), 11-137.

Simpson, M. J. A. (1973). The social grooming of male chimpanzees. In R. P. Michael & J. H. Crook (Eds.), *The Comparative Ecology and Behaviour of Primates* (pp. 411-505). London: Academic Press.

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., Krishna, B. A., & Singh, M. (2006). Dominance hierarchy and social grooming in female lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in the Western Ghats, India. *Journal of Bioscience*, 31(3), 369-377.

Slatter, P. J. B. (1986). Individual differences and dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 34, 1264-1265.

Small, M. F., & Smith, D. G. (1981). Interactions with infants by full-siblings, paternal half-siblings, and non relatives in a captive group of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, 1, 91-94.

Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1981). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. San Francisco: W. H. Freeman.

Southwood, T. R. E. (1978). *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. London and New York: Chapman and Hall.

Terry, R. (1970). Primate grooming as a tension reduction mechanism. *Journal of Psychology*, 76 (1), 129-136.

The Observer XT (Version 6.0.16) [programari d'ordinador]. (2005). Wageningen, The Netherlands: Noldus Information Technology.

Thierry, B. (1997). Adaptation and self-organization in primate societies. *Diogenes*, 180, 39-71.

Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. In F. Aureli, & F. B. M. de Waal (Eds.). *Natural Conflict Resolution* (pp.106-128). Berkely, CA: University of California Press.

Thierry, B. (2004) Social epigenesis; In B. Thierry, M. Singh, & W. Kaumanns (Eds.), *Macaque Societies: a model for the study of social organizations* (pp 267-290). Cambridge UK: Cambridge University Press.

Trivers, R.L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarter Review of Biology*, 46, 35-57.

Van Schaick, C.P., & Janson, C.H. (2000). Infanticide by males: prospectus. In C. P. Van Schaick, & C. H. Janson (Eds.), *Infanticide by males and its implications* (pp.1-6). Cambridge: Cambridge University Press.

Vaitl, E. A. (1977). Social context as a structuring mechanism in captive groups of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Primates*, 18, 861-874.

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, 29-38.

Vervaecke, H., de Vries, H. & van Elsacker, L. (2000). The pivotal role of rank in grooming and support behavior in a captive group of bonobos (*Pan paniscus*). *Behaviour*, 137, 1463-1485.

- Waddington, C. H. (1957). *The strategy of the genes*. London: Allen & Unwin.
- Waeber, P. O., & Hemelrijk, C. K. (2003). Female dominance and social structure in Alaotran gentle lemurs. *Behaviour*, 140, 1235-1246.
- Walters, J. R. (1987). Kin recognition in non-human primates. In D. J. C. Fletcher, & C. D. Michener (Eds.), *Kin Recognition in Animals* (pp. 359-393). New York: Wiley.
- Walters, J. R., & Seyfath, R. M. (1987). Conflict and cooperation. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Strusaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 306-317). Chicago: University of Chicago Press.
- Widding, A., Streich, W.J., & Tembrock, G. (2000). Coalition formation among male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *American Journal of Primatology*, 50, 37-51.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Belknap/Harvard, Cambridge, Massachusetts.
- Wimsatt, W. C. & Schank, J. C. (1988). Two constraints on the evolution of complex adaptations and the means for their avoidance. In M. H. Nitecki (Ed.), *Evolutionary Progress* (pp. 231-275). Chicago: University of Chicago Press.
- Wittemeyer, G., Douglas-Hamilton, I., & Getz W. M. (2005). The socio-ecology of elephants: analysis of the processes creating multi-tiered social structures. *Animal Behavior*, 75, 262-300.
- Whitehead, H. (2008). *Analyzing animal societies*. Chicago: University of Chicago Press.
- World Association of Zoos and aquariums (2007). Consulta el 23 de febrer de 2010 a la <http://www.waza.org>.

REFERÈNCIES

Yamada, M. (1966). Five natural troops of Japanese monkeys of Shodoshima Island (I): distribution and social organization. *Primates*, 7, 315-362.

Zuckerman, S. (1932). *The social life of monkeys and apes*. London: Routledge.

12. Annex I

**Taxon report del grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc
Zoològic de Barcelona**

El *taxon report* és un document confencionat pels parcs zoològics on es descriu les característiques dels individus d'una espècie que hi resideix. En aquest cas, ens informa sobre el grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona facilitant-nos la següent informació:

- a) codi intern indenficador de l'individu,
- b) espècie a la qual pertany,
- c) data d'adquisició (o naixement) i procedència,
- d) règim de cessió i destinació de l'individu,
- e) sexe i mètodes de contracepció emprats,
- f) relacions de parentiu amb altres membres del grup (pare, mare, estuatus d'hibridació)
- g) tipus de cria (realitzada pels pares i/o cuidadors),
- h) nom d'identificació interna,
- i) codi studbook regional EAZA (Associació Europea de Zoos i Aquaris).

El present *taxon report* va ésser proporcionat pel Parc Zoològic de Barcelona el 8 de juny de 2.009 i correspon a l'última moficació experimentada pel grup de *Cercocebus torquatus* durant l'interval de temps trascorregut entre ambdós períodes d'observació.

Report Start Date
01/01/2008

Taxon Report for *Cercocebus torquatus*

Report End Date
08/06/2009



4070 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne		Red-capped mangabey
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
23 Mar 1994	Purchase from HANNOVER - II419	BARCELONA	Loan Out to WROCLAW-203050	16 Jul 2003
<u>Sex-Contraception</u>	Female -		<u>Birth type:</u> Captive Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid		<u>Birth Location:</u> Zoo Hannover GmbH	
<u>Enclosure</u>			<u>Birthdate-Age:</u> 14 Jun 1992 - 16Y,11M,24D	
<u>Sire</u>	256 at HANNOVER		<u>Dam</u> 268 at HANNOVER	
<u>Rearing:</u>	Parent		<u>House Name:</u> BONNY	
15 Jul 1994	Transponder ID: 00-013A-CF42		<u>Regional Studbook #:</u> 95 - EAZA	
6327 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne		Red-capped mangabey
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
7 May 1999	Loan In from HANNOVER - II/377	BARCELONA		
1 Aug 2005	Donation from HANNOVER - II/377	BARCELONA		
<u>Sex-Contraception</u>	Male -		<u>Birth type:</u> Wild Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid		<u>Birth Location:</u> Unknown Location	
<u>Enclosure</u>			<u>Birthdate-Age:</u> Unknown BirthDate	
<u>Rearing:</u>	Unknown		<u>House Name:</u> DANIEL	
27 Sep 1999	Regional Studbook #: 75 - EAZA		<u>Transponder ID:</u> 00-0013-D4BC	
7020 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne		Red-capped mangabey
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
25 Aug 2000	Birth, Loan In HANNOVER - II926	BARCELONA		
1 Aug 2005	Donation from HANNOVER - II926	BARCELONA		
<u>Sex-Contraception</u>	Female -		<u>Birth type:</u> Captive Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid		<u>Birth Location:</u> Parc Zoologic de Barcelona	
<u>Enclosure</u>			<u>Birthdate-Age:</u> 25 Aug 2000 - 8Y,9M,13D	
<u>Sire</u>	6327 at BARCELONA		<u>Dam</u> 4069 at BARCELONA	
<u>Rearing:</u>	Parent		<u>House Name:</u> BUNA	
22 Jul 2003	Regional Studbook #: 184 - EAZA			
8002 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne		Red-capped mangabey
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
5 Aug 2002	Birth	BARCELONA		
<u>Sex-Contraception</u>	Female -		<u>Birth type:</u> Captive Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid		<u>Birth Location:</u> Parc Zoologic de Barcelona	
<u>Enclosure</u>			<u>Birthdate-Age:</u> 5 Aug 2002 - 6Y,10M,3D	
<u>Sire</u>	6327 at BARCELONA		<u>Dam</u> 4069 at BARCELONA	
<u>Rearing:</u>	Parent		<u>Regional Studbook #:</u> 198 - EAZA	
1 Jul 2008	House Name:			
9381 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne		Red-capped mangabey
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
16 Feb 2006	Loan In from BERLIN TP - M00173	BARCELONA		
<u>Sex-Contraception</u>	Male -		<u>Birth type:</u> Captive Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid		<u>Birth Location:</u> Tierpark Berlin-Friedrichsfelde GmbH	
<u>Enclosure</u>			<u>Birthdate-Age:</u> 18 Apr 1999 - 10Y,1M,21D	
<u>Sire</u>	M00161 at BERLIN TP		<u>Dam</u> M00164 at BERLIN TP	
<u>Rearing:</u>	Parent		<u>House Name:</u> PASCAL	
1 Jan 2001	Regional Studbook #: 133 - EAZA		<u>Transponder ID:</u> 00-066C-11A6	
9661 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne		Red-capped mangabey
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
2 Apr 2007	Birth	BARCELONA		
<u>Sex-Contraception</u>	Male -		<u>Birth type:</u> Captive Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid		<u>Birth Location:</u> Parc Zoologic de Barcelona	
<u>Enclosure</u>			<u>Birthdate-Age:</u> 2 Apr 2007 - 2Y,2M,6D	
<u>Sire</u>	9381 at BARCELONA		<u>Dam</u> 8002 at BARCELONA	
<u>Rearing:</u>	Parent		<u>House Name:</u>	

Report Start Date
01/01/2008

Taxon Report for *Cercocebus torquatus*

Report End Date
08/06/2009



9682 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne	Red-capped mangabey	
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
4 May 2007	Birth	BARCELONA		
<u>Sex-Contraception</u>	Male -	<u>Birth type:</u>	Captive Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid	<u>Birth Location:</u>	Parc Zoologic de Barcelona	
<u>Enclosure</u>		<u>Birthdate-Age:</u>	4 May 2007 - 2Y,1M,5D	
<u>Sire</u>	9381 at BARCELONA	<u>Dam</u>	7020 at BARCELONA	
<u>Rearing:</u>	Parent	<u>House Name:</u>		
18 Jul 2008	House Name:			

10139 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne	Red-capped mangabey	
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
19 Sep 2008	Birth	BARCELONA		
<u>Sex-Contraception</u>	Male -	<u>Birth type:</u>	Captive Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid	<u>Birth Location:</u>	Parc Zoologic de Barcelona	
<u>Enclosure</u>		<u>Birthdate-Age:</u>	19 Sep 2008 - 0Y,8M,18D	
<u>Sire</u>	9381 at BARCELONA	<u>Dam</u>	8002 at BARCELONA	
<u>Rearing:</u>	Parent			

10459 <i>Cercocebus torquatus torquatus</i>		IZY Lower Risk - Ne	Red-capped mangabey	
<u>Date in</u>	<u>Acquisition - Vendor/local Id</u>	<u>Holder</u>	<u>Disposition - Recipient/local Id</u>	<u>Date out</u>
27 Apr 2009	Birth	BARCELONA		
<u>Sex-Contraception</u>	Unknown -	<u>Birth type:</u>	Captive Born	
<u>Hybrid status</u>	Not a hybrid	<u>Birth Location:</u>	Parc Zoologic de Barcelona	
<u>Enclosure</u>		<u>Birthdate-Age:</u>	27 Apr 2009 - 0Y,1M,11D	
<u>Sire</u>	9381 at BARCELONA	<u>Dam</u>	7020 at BARCELONA	
<u>Rearing:</u>	Parent			

13. Annex II

**Dieta proporcionada al grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc
Zoològic de Barcelona**

DIETA: MANGABEI DE COLLAR (*Cercocebus torquatus*)

Pes Ex: 10 Kg

DATA: 30/10/2009

MATÍ

100 g Pera
100 g Poma
50 g Pastanaga
50 g Cogombre

50 g Barrja d'entrenament
35 g Pinso Primtas

TARDA

G - 10 -

50 g Api
100 g Enciam
50 g Tomàquet
60 g Pebrot
200 g Patata Bullida
200 g Poma
150 g Plàtan
200 g Pera
150 g Taronja o Mandarina
150 g PREPARAT ESPECIAL

	dilluns	dimarts	dimecres	dijous	divendres
alfals fresca (grapats)	1	-	1	-	-
Carn magra bullida (gr)	-	-	-	50	-
Ou dur (unitats)	-	-	-	-	1/2
pà sec (gr)	-	50	-	-	-

Dades proporcionades pel Parc Zoològic de Barcelona, octubre de 2009.

14. Annex III

**Etograma del grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic
de Barcelona**

1.- COMPORTAMENT INDIVIDUAL

1.1 ACTIVITAT LOCOMOTORA I POSTURAL:

CAMINAR: traslladar-se lentament d'un lloc a un altre realitzant moviments transversals amb les extremitats. El desplaçament es produeix en el plànol horitzontal (respecte als eixos espacials) i és bípede o a tres o quatre potes.

CÓRRER: traslladar-se amb rapidesa d'un lloc a un altre realitzant moviments laterals amb les extremitats (el moviment es realitza a tal velocitat que, en donar els passos, les extremitats no toquen al sòl encara que només sigui per un moment). El desplaçament es produeix en el plànol horitzontal i és quadrúpede.

GRIMPAR: traslladar-se d'un lloc a un altre realitzant moviments transversals i/o laterals i utilitzant dos, tres o quatre extremitats. El desplaçament es produeix sobre qualsevol eix espacial i inclou els desplaçaments realitzats únicament sobre els següents substrats: cordes, caps, plomalls, reixes metàl·liques, troncs i fons verticals de la decoració.

SALTAR: aixecar-se del substrat utilitzant l'impuls de les extremitats inferiors per desplaçar-se cap a un altre lloc. El moviment s'inicia en posició quadrúpeda, s'aixeca lleugerament el cap alhora que s'aixequen les extremitats superiors, impulsant-se sobre les potes del darrere.

TRANSPORTAR: acció de subjectar qualsevol objecte amb les mans o amb la boca traslladant-ho a qualsevol zona de la instal·lació i utilitzant qualsevol desplaçament. Quan algun individu transporti qualsevol objecte tindrà prioritat sobre qualsevol altra acció locomotora.

ASSEGUT: posició estàtica en la qual el darrere està en contacte amb el sòl, les cames recollides amb els genolls dirigits cap amunt i sense realitzar cap activitat aparent.

TOMBAT: posició estàtica sense cap suport de les extremitats amb el sòl i adoptant qualsevol posició corporal. Els ulls estan oberts.

1.2 ALIMENTACIÓ:

MENJAR: acció de portar-se aliment a la boca, mastegant i empassant.

BUSCAR MENJAR: remoure el substrat amb les mans, fixant la mirada sobre algun aliment, prenent-ho amb la mà i rebutjant-ho a continuació. Inclou diverses variacions com portar-se l'aliment a la boca i escopir-ho a continuació o, subjectar l'aliment amb les mans, friccionant-ho amb ambdós palmells. Aquesta acció es realitza en posició quadrúpeda o estant assegut.

BUSCAR MENJAR FORA GÀBIA: allargar i treure el braç a través d'algun orifici de la reixa metàl·lica i recol·lectar alguna cosa (restes vegetals) per manipular, buscar o menjar.

BEURE: acció d'empassar aigua.

VOMITAR: acció de llançar per la boca algun aliment prèviament ingerit.

CAÇAR: acció de capturar insectes per a ús alimentari.

LLEPAR: acció de passar la llengua repetides vegades per alguna superfície inert de la instal·lació.

1.3 ACTIVITAT FISIOLÒGICA:

ORINAR: acció d'expel·lir l'orina.

DEFECAR: acció d'expel·lir els excrements.

1.4 INSPECCIÓ:

EXAMINAR OBJECTES: fixar la mirada en algun objecte, subjectant-ho amb les mans i sense realitzar temptatives per menjar-ho.

ATALAIAR HORIZZÓ: l'acció es produeix en aixecar lleugerament el cap podent-lo girar en diversos sentits i observar l'activitat realitzada al seu voltant sense fixar la mirada en un punt concret. Encara que és una acció que s'observa amb molta freqüència i simultàniament amb altres accions, només es comptabilitzarà quan l'individu adopti un codi postural o locomotor.

LOCALITZAR: determinar la posició d'algun individu/s focalitzant repetides mirades sobre ell/ells (ínter o intra-específica).

1.5 GROOMING:

AUTOGROOMING (AUT): desplaçar un o diversos dits sobre la pell (a contrapèl), usar el dit índex i el polze en forma de pinça per extreure qualsevol paràsit o brutícia, llepar la pell, rosegat amb suavitat, ingerir els paràsits capturats i agitar el cos per condicionar el pelatge.

GRATAR (GRA): refregar la pell amb la punta dels dits (ungles) o amb un part de la mà, realitzant amb aquests moviments ràpids i repetits d'endavant cap a enrere. Pot realitzar-se amb els dits de les extremitats del davant i del darrere.

1.6 CONDUCTA SEXUAL:

MASTURBACIÓ: estimulació manual de la zona genital utilitzant una o ambdues mans.

1.6 OCI INDIVIDUAL:

DORMIR: estar assegut, recolzat o tombat amb els ulls tancats i amb un ritme respiratori lent.

2.- COMPORTAMENT SOCIAL:

2.1 ACTIVITAT LOCOMOTORA:

TRANSPORTAR CRIA: acció de portar la cria mentrestant es camina o es corre. La cria es situa a la zona abdominal del subjecte portador (mascle o femella) agafant-se amb les seves pròpies extremitats. Diferenciem entre transportar i ésser transportat.

APROXIMAR-SE (APR): acostament deliberat cap a un subjecte que està en posició estàtica. Fixar la mirada en un individu i desplaçar-se cap a ell caminant.

SEGUIR: desplaçar-se caminant darrere d'un altre individu a través dels diferents substrats seguint la seva mateixa trajectòria. Diferenciem seguir i ésser seguit.

2.2 GROOMING:

AL·LOGROOMING: diverses accions (explicades en la conducta de *autogrooming*) encaminades a la cura i neteja corporal d'un altre individu. Diferenciem, donar *grooming* i rebre *grooming*.

2.3 CONDUCTA SEXUAL:

CÒPULA: penetració de l'òrgan sexual masculí (prèvia erecció) en el femení. La femella es situa en posició quadrúpeda, apartant la cua i ensenyant la zona genital. El mascle es situa en posició bípeda frontalment als genitals de la femella i subjectant la seva pelvis amb les extremitats superiors i balancejant el cos simultàniament (endavant i enrere). Diferenciem, realitzar i rebre.

PRESENTACIÓ: acció en la qual un individu es posiciona de quatre grapes, aixecant la cua (deixant-la caure sobre el cap) i mostrant el darrere (callositats isquiàtiques i genitals) a un altre individu.

MONTA: acoblament dels genitals de dos individus en la mateixa posició que la còpula. Es produeix entre individus de diversos sexes (mascle-mascle, femella-femella i mascle-femella). Inclou la varietat de

monta “frontal”, en la qual la monta es produeix sobre el cap de l'individu receptor. Diferenciem realitzar i rebre

2.4 ACTIVITAT SOCIAL:

JOC: córrer, grimpar, despenjar-se, agafar, mossegar, perseguir,... A més a més, salts acrobàtics, persecucions, piruetes en l'aire,... Considerem “joc” quan una o diverses d'aquestes accions es succeeixen de forma seqüencial en el temps i a gran velocitat sense intenció agonística i/o sexual.

ALLETAR: donar de mamar. Acció realitzada exclusivament per les femelles.

MAMAR: acció de dirigir la boca cap al mugró, xuclar i succionar realitzant moviments de contracció amb els llavis.

ABRAÇAR: es produeix quan un individu envolta amb alguna part del seu cos a un altre individu mentre estan asseguts (habitualment se situen un o dos braços creuats sobre les espatlles però, també es pot abraçar amb l'ajuda de les potes del darrere i el coll). Diferenciem entre realitzar i rebre.

MUSELL: acció en la qual un individu apropa el seu musell amb suavitat, dirigint-ho cap al musell d'un altre subjecte fins a arribar al contacte.

2.5 CONDUCTA AGONÍSTICA:

COPEJAR: acció de llançar el braç amb violència cap a qualsevol zones corporal d'un altre subjecte fins a arribar al contacte. Diferenciem donar i rebre.

AGAFAR: acció de subjectar amb violència qualsevol zona corporal (habitualment una extremitat, la cua o el pèl) d'un altre individu amb una o ambdues mans. Diferenciem donar i rebre.

MOSSEGAR: agafar amb les dents alguna zona corporal d'un altre subjecte. Pot anar acompanyat de pilo-erecció en el dors del coll i/o retracció de les orelles enganxant els lòbuls al crani. Diferenciem donar i rebre.

SUPLANTACIÓ: intercanvi de posicions entre dos individus. Acció de fixar la mirada sobre un altre individu provocant la seva marxa d'un lloc. L'individu emissor es situa en posició a quadrúpeda amb el cap suficientment aixecat per poder fixar la mirada sobre l'individu receptor i mantenint-la durant alguns segons. A continuació s'apropa caminant o corrent cap a l'individu receptor provocant la seva marxa. L'individu suplantat es retira del lloc que ocupa en aquest moment caminant o corrent.

PERSEGUIR: desplaçar-se corrent darrere d'un altre individu a través dels diferents substrats. A diferència de la conducta codificada com “Seguir” en aquest cas l'acció sol anar acompanyada de mostres

d'agressió (parades curtes amb observació entre individus, presentació de dents, tensió entre els altres individus del grup,...). Diferenciem entre perseguir i ser perseguit.

BADALLAR: obrir la boca realitzant una inspiració i una espiració lenta. Durant el moviment els llavis es retiren ensenyant visiblement les dents en situació agressiva i dirigint-se cap a un altre individu.

2.6 VOCALITZACIONS:

VOCALITZACIÓ: emissió d'algun so a través del sistema fònic dirigida cap a individus de la mateixa o altres espècies.

15. Annex IV

**Tipus de registres utilitzats en l'observació del grup de *Cercocebus*
torquatus present al Parc Zoològic de Barcelona**

La finalitat principal de l'observació de la conducta és obtenir informació quantitativa i objectiva a través de l'observació i el registre sistemàtic. Existeixen diferents mètodes de registre, cadascun amb avantatges i desavantatges, en conseqüència la qualitat de la informació sobre la conducta observada dependrà, en gran mesura, de l'elecció del mètode de registre que fem a l' inici de la investigació.

El registre continu, també anomenat registre activat per transicions, ens permet obtenir la major informació possible sobre una determinada conducta. Aquest va ésser el mètode triat pel registre de les conductes agonistes i el *grooming* en la present investigació. Donat que es treballava sobre gravacions en vídeo que es podien aturar quan l' investigador ho creies necessari, la utilització d'aquest tipus de registre ens va permetre enregistrar la totalitat de les conductes estudiades, anotant l'individu emissor i el receptor, així com el moment en què es produïa i la durada de les esmentades conductes. Aquesta tècnica ens proporcionà la informació més realista sobre les freqüències, durades i seqüències de les conductes agonistes i *grooming*.

En canvi, l'enregistrament de la situació espacial dels individus va plantejar un nou escenari. Tècnicament era possible aturar les gravacions en vídeo cada segon i anotar la situació espacial dels individus en aquell moment però, donat que calia analitzar unes 54 hores de filmacions, es podia utilitzar un mètode que ens facilités la tasca? Es perdria informació essencial i això limitaria els resultats obtinguts?

En aquest context, es va plantejar la utilització d'un registre activat per unitats de temps i es va realitzar un estudi per determinar l' interval de temps més adequat, definint quina quantitat d'informació es perdria i com afectaria aquest fet als resultats finals de la investigació. Es va triar una filmació a l'atzar (25 minuts) i es va analitzar la distribució espacial dels individus sota 5 condicions experimentals diferents: registre continu (RC: cada vegada que un individu es movia, s'aturava la filmació i s'anotava el canvi) i registre activat per temps instantani cada 10, 20 30 i 60 segons respectivament (RAT: s'aturava la filmació en acabar l' interval i s'anotava la situació de tots els individus en aquell moment). A continuació es mostren els resultats obtinguts:

1. Es van enregistrar els canvis de posició efectuats pels individus observats en una filmació de 25 minuts en funció de cada individu (i el seu total) i els diferents tipus de registre,

Individus	Registre Continuo	RAT 10''	RAT 20''	RAT 30''	RAT 60''
Pascal	16	11	11	9	9
Yambo	83	64	37	31	20
Mabé	104	65	50	38	23
Ndeko	78	59	41	35	22
Buna	36	28	25	20	15
Mwana	36	28	25	20	15
Ngungui	95	62	49	40	24
Total d'individus	448	317	238	193	128

2. Aquestes dades ens permetien estimar la taxa de canvi de posició dels individus del grup. Aquesta va proporcionar un valor de 0.29 canvis per segon. És a dir, cada 3.4 segons hi havia un individu que es movia de la seva posició, obligant a aturar la filmació i anotar el canvi. Aquesta taxa de canvi de posició tan elevada és explicable per la presència d'individus juvenils i infantils amb uns nivells d'activitat molt elevats.

3. Finalment es va calcular:

- a) El percentatge d'informació sobre la posició espacial dels individus enregistrada en cada tipus de registre. Considerant que el registre continu recollia tota la informació possible (100%), és va analitzar la pèrdua d'informació en la resta de registres respecte les dades obtingudes en el registre continu.
- b) El coeficient de correlació (*Pearson*) entre les dades de canvi obtingudes en el registre continu i la resta de registres. Aquesta dada va permetre conèixer si les dades procedents dels registres activats per unitat de temps eren substancialment diferents de les obtingudes en el registre continu.

- c) Per determinar si la informació perduda era redundant i podia ésser obviada en la present investigació o pel contrari implicaria un canvi important en els resultats finals, es va calcular el valor de la centralitat observat, exclusivament, en aquesta filmació. Aquesta és la principal dada que se'n derivarà de l'anàlisi de la distribució espacial dels individus del grup en la present investigació (veure apartat, 7.7.3)

Tipus de registre	Percentatge d'informació enregistrada	Coefficient de correlació (r)	Càlcul de centralitat
RC	100%		0.256
RAT 10"	70.76%	0.979	0.247
RAT 20"	53.12%	0.978	0.244
RAT 30"	43.08%	0.973	0.229
RAT 60"	28.60%	0.964	0.129

4. Els resultats demostren que:

- a) El registre continuo aporta la màxima informació possible sobre la distribució espacial dels individus però, també genera un volum de dades difícil de gestionar i, sovint, redundant.
- b) Els coeficients de correlació no indiquen canvis importants entre els diferents tipus de registre i, per tant, en funció d'aquest valor podríem utilitzar qualsevol dels registres amb resultats similars.
- c) Per tant, la decisió sobre quin tipus de registre és el més adequat en aquest context dependrà de la qualitat de la informació perduda, és a dir, com afecta aquesta manca

d'informació a la precisió en el càlcul de centralitat dels individus.

5. En conseqüència, pel que fa a l'anàlisi de la distribució espacial dels individus acordem utilitzar un **registre activat per unitats de temps instantani amb un interval de cada 30 segons**. Aquesta decisió implica l'assumpció d'un error aproximat de dues unitats en el segon decimal en el càlcul de centralitat però, facilita la maneig de les dades generades en la present investigació i escurça el temps d'anàlisi de les dades repercutint positivament sobre la seva concordança.

16. Annex V

**Determinació dels coeficients de concordança: *Kappa* de Cohen i
Kappa alineat per esdeveniments**

La concordança entre observadors (intra o interobservador) es centra en conèixer el grau d'acord respecte una successió d'interval·ls o esdeveniments codificats, assumint mesures nomin·ls (de vegades ordinals) i en general es fonamenta en alguna varietat de l'estadístic *kappa*. La concordança és especialment útil per comprovar el nivell dels observadors i per verificar la fiabilitat de les dades enregistrades.

L'estadístic més emprat és la *Kappa* de Cohen (Cohen, 1960) o alguna de seves variants. La *Kappa* de Cohen és un estadístic capaç d'avaluar el grau d'acord existent entre dos observadors quan són preguntats independentment sobre un o més codis observats en un nombre discret d'entitats. Aquest estadístic està recomanat per dades registrades en interval·ls, recull totes les decisions preses pels observadors en una taula de contingència anomenada matriu d'acords (o desacords) i proporciona un valor indicador del nivell d'acord entre observadors. Aquest coeficient pot oscil·lar entre -1 i 1, però habitualment els valors negatius que indiquen un gran nivell de desacord, s'arrodoneixen a zero. Però, potser la característica més important d'aquest estadístic és que assumeix que ambdós observadors han pres el mateix nombre de decisions durant la sessió d'observació i, aquest fet no sempre és cert. Molt freqüentment succeeix que dos observadors enregistrin diferent nombre d'esdeveniments causats per errors de comissió i/o omissió. És a dir, un observador A registra un esdeveniment que no és enregistrat per l'observador B, i per tant en acabar la sessió el recompte d'esdeveniments enregistrats per ambdós observadors és diferent provocant incertesa sobre com hem d'aline·r els esdeveniments per analitzar-los.

Seguint un procediment similar al utilitzat en biologia mol·lecular per l'alineament de seqüències genètiques, Quera et al.(2007) proposen un algorisme d'alineament per esdeveniments que permet elaborar una matriu d'acords amb les noves dades i aplicar una varietat de l'estadístic de *Kappa*.

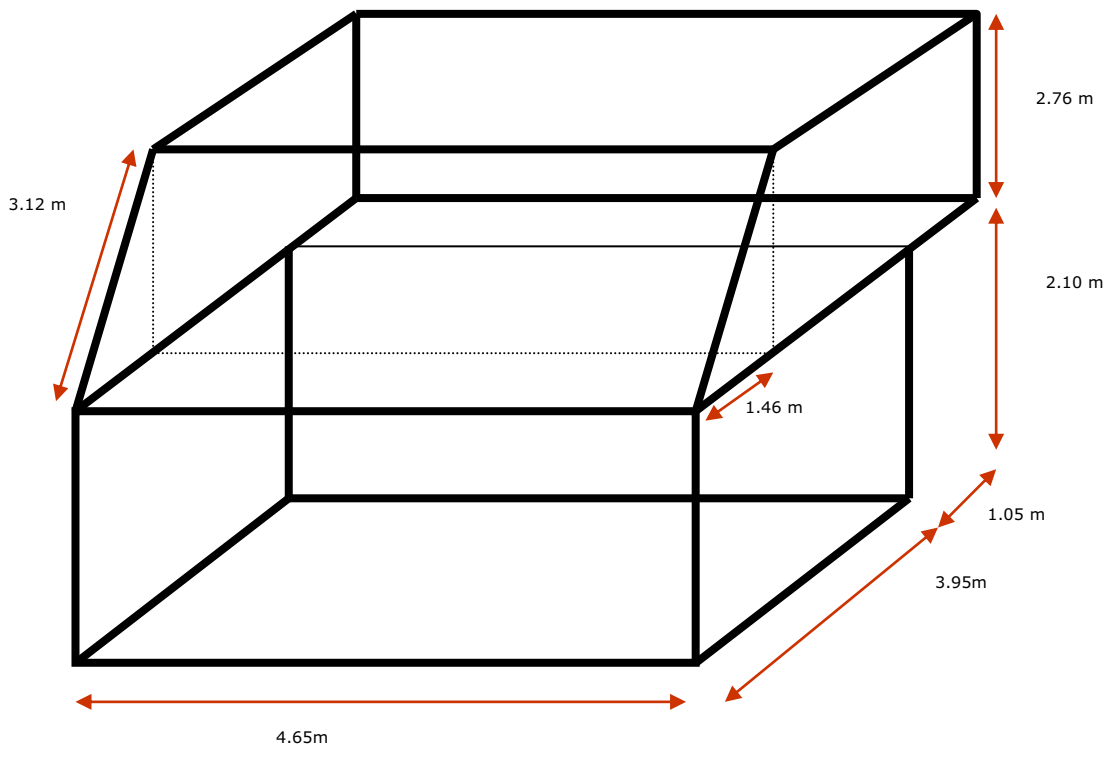
Aquest és precisament el context en el qual es va analitzar la concordança intra i interobservador per a les conductes agonistes i de *grooming*. En analitzar el tipus de desacords entre observadors, sovint es detectaven errors per comissió i/o omissió de conductes donant lloc a recomptes d'esdeveniments desiguals entre ambdós observadors. Per tant, i sota aquestes condicions, l'aplicació directa del coeficient *Kappa* de Cohen no estava indicada, essent més adequat determinar l'alineament

mitjançant l'algorisme de Quera et al. (2007) (implementat al programari GSEQ 5.1.017) i calcular el *Kappa* d'alineament per esdeveniments.

En canvi, donat que l'anàlisi de la distribució espacial dels individus, és va fer mitjançant un registre activat per unitats de temps, el nombre de decisions preses per ambdós observadors era la mateixa (en un filmació de 25 minuts, cada observador anotava 250 decisions pel grup de 5 individus i 350 decisions pel grup de 7 individus). En total, 50 intervals de 30 segons per cada 25 minuts de filmació independentment de la mida del grup.

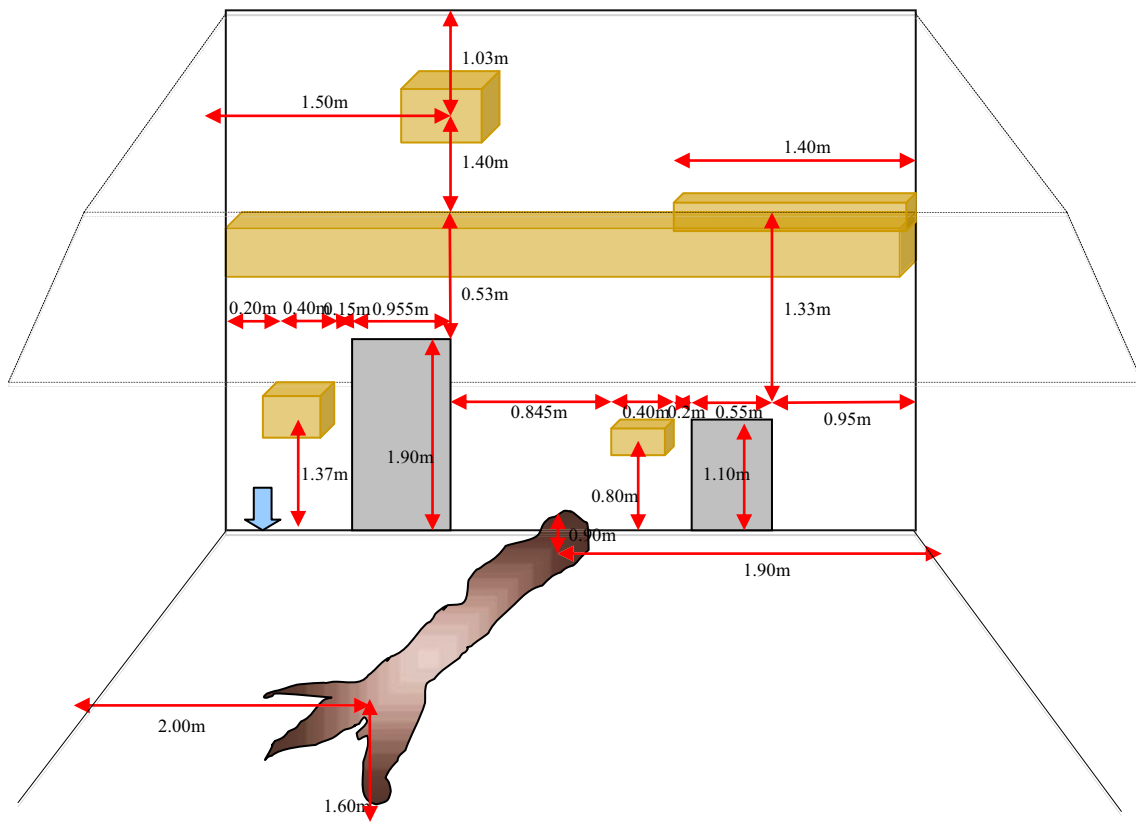
17. Annex VI

**Dimensionat de la instal·lació de *Cercocebus torquatus* al Parc
Zoològic de Barcelona (Períodes d'observació 1 i 2)**



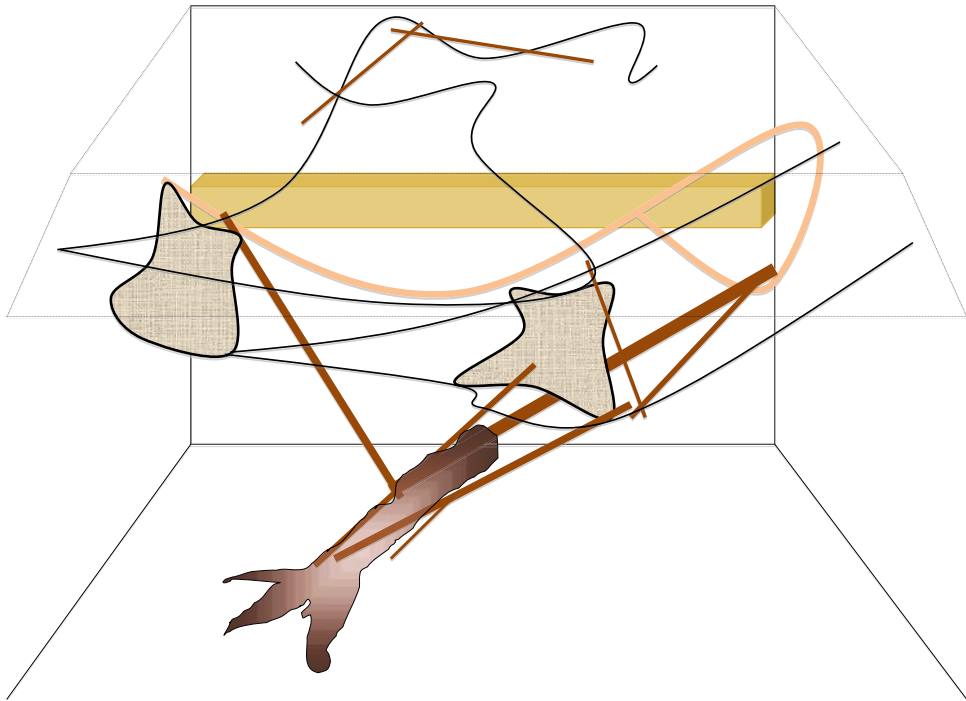
18. Annex VII

**Distribució dels elements decoratius fixes en la instal·lació de
Cercocebus torquatus al Parc Zoològic de Barcelona
(Períodes d'observació 1 i 2)**



19. Annex VIII

**Distribució dels elements decoratius mòbils en la instal·lació de
Cercocebus torquatus al Parc Zoològic de Barcelona
(Període d'observació 1).**



20. Annex IX

**Dades pertanyents a les conductes de competició observades en el grup
de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona
(Període d'observació 2)**

D'acord amb les conductes presents en l'etograma (Annex III) es van enregistrar totes les conductes associades a les relacions de dominància i competició. En total es van enregistrar 1083 encontres agonistes procedents de les 96 filmacions (40 hores) durant el període d'observació 2. L'anàlisi d'aquests encontres ens va permetre establir la jerarquia de dominància (Annex III), així com la resta de mesures relacionades amb els patrons d'agressió descrites en l'estudi 3 (apartat 7.9) i utilitzades, també, en l'estudi 4 (apartat 8.4).

Assenyalar que el 52% dels encontres agonistes enregistrats (dades assenyalades en vermell) van ésser efectuats per dos individus (Yambo i Mabé) sobre un únic individu receptor (Buna), sense que existís reciprocitat per la seva part (dades assenyalades en verd). Citar també, el desequilibri observat entre les dues femelles del grup (448 agressions de Yambo cap a Buna vers cap agressió de Buna cap a Yambo). Aquestes dades varen generar un biax molt important en el càlcul de les diferents mesures relacionades amb els patrons d'agressió, especialment en la mesura d'unidireccionalitat de l'agressió.

Sociomatriu d'encontres agonistes guanyats per part dels diferents individus del grup:

	Pascal	Yambo	Mabé	Ndeko	Buna	Mwana	Ngungui
Pascal		12	18	13	23	19	1
Yambo	0		49	36	448	48	62
Mabé	6	30		27	116	25	32
Ndeko	0	1	5		11	17	26
Buna	0	0	3	10		15	2
Mwana	0	0	4	10	7		7
Ngungui	0	0	0	0	0	0	

21. Annex X

Jerarquia de dominància en el grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona i determinació de l'estratègia agonista (Període d'observació 2)

1. Càlcul de la jerarquia de dominància en el grup de *Cercocebus torquatus* (Singh et al., 2003)

a) Matriu sociomètrica dels encontres agonistes guanyats vers el total per a cada individu (s'inclouen els valors, P_a i d_a):

Dominants	Subordinats							d_a
	Pascal	Yambo	Mabé	Ndeko	Buna	Mwana	Ngungui	
Pascal	-	12/12	18/24	13/13	23/23	19/19	1/1	
P_a	-	1.000	0.750	1.000	1.000	1.000	1.000	5.750
Yambo	0./12	-	49/79	36/37	448/448	48/48	62/62	
P_a	0.000	-	0.620	0.973	1.000	1.000	1.000	4.593
Mabé	6/24	30/79	-	27/32	116/119	25/29	32/32	
P_a	0.250	0.380	-	0.844	0.975	0.862	1.000	4.310
Ndeko	0./13	1/37	5/32	-	11/21	17/27	26/26	
P_a	0.000	0.027	0.156	-	0.524	0.630	1.000	2.337
Buna	0./23	0/448	3/119	10/21	-	15/22	2/2	
P_a	0.000	0.000	0.025	0.476	-	0.682	1.000	2.183
Mwana	0/19	0/48	4/29	10/27	7/22	-	7/7	
P_a	0.000	0.000	0.138	0.370	0.318	-	1.000	1.826
Ngungui	0/1	0/62	0/32	0/26	0/2	0/7	-	
P_a	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000

b) Càlcul dels rangs jeràrquics:

	Pascal	Yambo	Mabé	Ndeko	Buna	Mwana	Ngungui
d_a	5.750	4.593	4.310	2.337	2.183	1.826	0.000
d_{aa}	6.250	5.093	4.810	2.837	2.683	2.326	0.500
p	0.893	0.728	0.687	0.405	0.383	0.332	0.071
z	1.23	0.61	0.47	-0.25	-0.31	-0.44	-1.48
Valor d'escala	2.71	2.09	1.95	1.23	1.17	1.04	0
Rang	7	6	5	4	3	2	1

c) Càlcul de l'índex de linealitat:

$$h = \left(\frac{12}{n^3 - n} \right) \sum_{a=1}^n \left[d_a - \frac{(n-1)}{2} \right]^2$$

$$\text{on } d_a = \sum_{a=1}^n P_a \quad [\text{fórmula 3.3}]$$

$$h = 0.8322$$

Els resultats indiquen una organització linear basada en una jerarquia matrilineal en la qual els infants es situen immediatament per sota del rang de la seva mare.

2. Determinació de l'estratègia agonista (Hemelrijk, 1998)

La matriu sociomètrica dels encontres guanyats i perduts confirma la manca d'agressió entre Pascal (l'individu de rang jeràrquic més alt) i Mwana (l'individu de rang jeràrquic més baix), ja que després de 40 hores d'observació i 1083 interaccions agonistes observades, tan sols s'ha produït una interacció entre ambdós individus. En canvi, l'agressió entre els individus pròxims en rang era freqüent. Per tant, i d'acord amb el model de Hemelrijk (1998), el tipus d'agressió mostrada per aquest grup s'ajusta a l'estratègia de reducció de l'ambigüitat de rangs, en la qual els individus amb més diferència de rangs no s'ataquen entre ells.

22. Annex XI

**Dades pertanyents a les conductes de cooperació observades en el grup
de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona
(Període d'observació 2)**

D'acord amb les conductes presents en l'etograma (Annex III) es va enregistrar la conducta de *grooming* (segons l'etograma, *al·logrooming*). En total es van enregistrar 412 encontres agonistes procedents de les 96 filmacions (40 hores) durant el període d'observació 2. L'anàlisi d'aquests encontres ens va permetre calcular les mesures relacionades amb els patrons afiliatius descrits en l'estudi 3 (apartat 7.9) i utilitzades en l'estudi 4 (apartat 8.4).

És important assenyalar el desequilibri observat entre les dues femelles del grup (50 sessions de *grooming* de Yambo cap a Buna vers només 21 sessions de *grooming* de Buna cap a Yambo). És a dir, contradient el model clàssic de Seyfarth (1977), la femella dominant (Yambo, rang 6) emet més *grooming* a la femella subordinada (Buna, rang 3) que no pas en reb. Aquesta inversió en la direccionalitat de l'emissió de les conductes de *grooming* observada entre aquesta díada d'individus pot ésser explicada perquè la femella submissa acabava de tenir una cria (Ngungui). Aquest fet va alterar les relacions de *grooming* dins del grup, éssent la femella submissa i la seva cria el centre d'atenció de la resta de femelles del grup (en aquest cas, de Yambo). Aquest fet també explica el perquè l'individu Ngungui no va emetre cap conducta de *grooming* donada la seva curta edat.

Sociomatriu de sessions de *grooming* emeses per part dels diferents individus del grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 2):

	Pascal	Yambo	Mabé	Ndeko	Buna	Mwana	Ngungui
Pascal		27	17	12	1	5	0
Yambo	55		37	50	50	5	5
Mabé	5	8		2	0	4	0
Ndeko	1	3	0		0	1	1
Buna	0	21	0	2		10	65
Mwana	19	1	4	1	0		0
Ngungui	0	0	0	0	0	0	

Freqüències i durades de les sessions de *grooming* individuals (*al·logrooming* segons l'etograma de l'Annex III) observades en el grup de *Cercocebus torquatus* presents al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 2):

Individu	Freqüència relativa de la conducta de <i>grooming</i>	Durada total de les sessions de <i>grooming</i>	Promig de la durada de la conducta de <i>grooming</i>
Pascal	61	4990	81.80
Yambo	202	15504	76.75
Mabé	16	616	38.50
Ndeko	5	34	6.8
Buna	98	3193	32.58
Mwana	25	1904	76.16
Ngungui	0	0	0

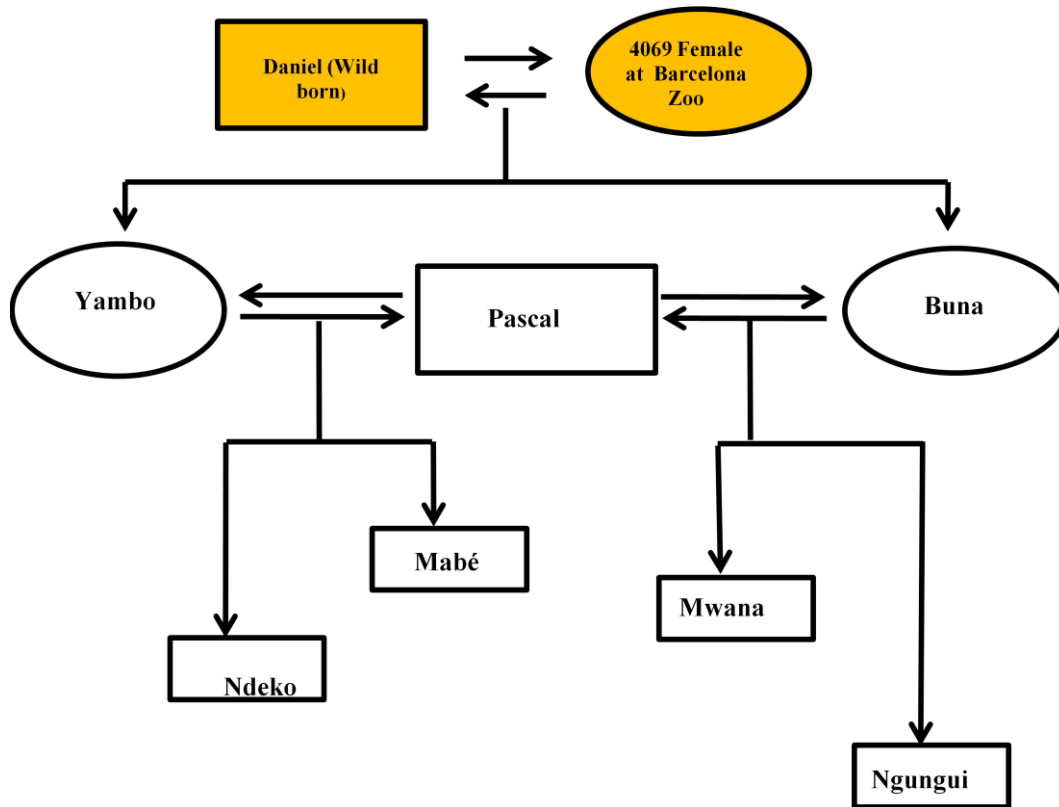
Freqüències i durades de les sessions de *grooming* per diades (*al·logrooming* segons l'etograma de l'Annex III) observades en el grup de *Cercocebus torquatus* present al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 2):

Díades de <i>grooming</i>	Freqüència relativa de <i>grooming</i> per diada	Temps (seg.) de <i>grooming</i> per diada	Temps aproximat en minuts de <i>grooming</i> per diada
PAS YAM	82	8406	140
PAS MAB	23	1796	30
PAS NDE	13	532	9
PAS BUN	1	22	<1
PAS MWA	24	2024	34
PAS NGU	0	0	0
YAM MAB	45	2977	50
YAM NDE	52	2299	38
YAM BUN	71	6157	103
YAM MWA	6	56	<1
YAM NGU	5	124	2
MAB NDE	2	11	<1
MAB BUN	0	0	0
MAB MWA	4	144	2
MAB NGU	0	0	0
NDE BUN	2	26	<1
NDE MWA	2	27	<1
NDE NGU	1	6	<1
BUN MWA	10	396	7
BUN NGU	65	1238	21
MWA NGU	0	0	0

23. Annex XII

Relacions de parentiu existents entre els individus de *Cercocebus torquatus* presents al Parc Zoològic de Barcelona

Arbre genealògic del grup de *Cercocebus torquatus*. Dades procedents del *taxon report* proporcionat pel Parc Zoològic de Barcelona (Annex I):



(*) En taroja: individus que actualment ja no resideixen al Parc Zoològic de Barcelona.

Coefficients de relació (*r*) existents en el grup de *Cercocebus torquatus* presents al Parc Zoològic de Barcelona (Període d'observació 2) (Wilson, 1975):

Individu	Sexe	Edat	Pascal	Yambo	Mabé	Ndeko	Buna	Mwana	Ngungui
Pascal	M	10a 2m	1	0	0.5	0.5	0	0.5	0.5
Yambo	F	6a 10m	0	1	0.5	0.5	0.5	0.25	0.25
Mabé	M	2a 2m	0.5	0.5	1	0.5	0.25	0.375	0.375
Ndeko	M	8m	0.5	0.5	0.5	1	0.25	0.375	0.375
Buna	F	8a 10m	0	0.5	0.25	0.25	1	0.5	0.5
Mwana	M	2a 1m	0.5	0.25	0.375	0.375	0.5	1	0.5
Ngungui	M	2m	0.5	0.25	0.375	0.375	0.5	0.5	1

24. Annex XIII

Comandes i paràmetres implementats al programa A-KinGDOM

Comandes	Paràmetres	Valors per defecte
Number Simulations	#	NSIMULATIONS 1
Time	#	TIME 100
World	amplada alçada torus (0/1)	WORLD 200 200 0
NumberAgents	#	5
Agent	X inicial Y inicial Orientació inicial Angle de visió Distància personal Distància propera Distància màxima Nivell de dominància Stepdom Risksens Anxiety Increase of anxiety Decrease of anxiety in groomee Decrease of anxiety in groomer Increase of anxiety after fighting Kinship matrix	
Block (agrupació inicial dels agents en un cercle)	Número d'agents inclosos en el cercle Cercle del radi Coordena X del centre del cercle Coordena Y del centre del cercle Orientació inicial Angle de visió Distància personal Distància propera Distància màxima Nivell de dominància Stepdom Risksens Anxiety Increase of anxiety Decrease of anxiety in groomee Decrease of anxiety in groomer Increase of anxiety after fighting Kinship matrix	
Models	Control Risk Sensitive Ambiguity Reducing Grooffworld Kinworld	
Variables incloses en l'arxiu de sortida (_E.TXT)	Temps Coordenades (X,Y) Orientacions Nivell de dominància Ansietats Estats dels agents Company d'interacció Durada de la conducta <i>grooming</i> Càlculs de centralitat Distància entre agents	ALL

25. Annex XIV

Codi (parcial) de programació implementat al programa A-KinGDom


```

-----
include "A-KingDom.h" (arxiu complementari de programació. Conté el llistat de variables generals, macros,
valors assignats per defecte,...)
-----
A-KingDom 0.0.0 per Windows Simulador d'Estructura Social en Primats
GCAI (Grup de Conducta Adaptativa i Interacció) Vicenç Quera & Ruth Dolado
For Borland C++ Builder 5.00
-----
INSTRUCCIONS PER COMPILAR A-KingDom DLL A WINDOWS
-----
INSTRUCCIONS BÀSIQUES DEL PROGRAMA

int WINAPI _export AKingDomCompute(char *AKingDomArchivo)
{
    void open_aux_files(void); (obre arxiu de dades)
    int process_args(char *AKingDomArchivo); (processa l'arxiu i comprova que el format de l'arxiu sigui correcte)
    void reset(void); (esborra simulacions anteriors)
    int read_param(void); (llegeix els paràmetres de d'arxiu)
    void simulate(void); (simula)
    int ret;
    ms[0] = '\0';
    errlogf = fopen(ERRLOGNAME,"w"); (arxiu complementari per a l'interpretació de les dades)
    ret = process_args(AKingDomArchivo);
    BarCreate("Computing...",50);
    if (!ret) (si tot és correcte, fa un reset i simula)
    {
        reset();
        ret = read_param();
        if (!ret) simulate();
    }
    fcloseall();
    BarFree();
    return ret;
}
void reset(void) (Inicializa variables globals)
{
    par.maxdist = 0.0;
    agenspec = randomcoor = oriencoer = kinshipspec = 0;
}
-----
LLEGEIX ELS PARÀMETRES DE L'ARXIU D'INICI (.DAT)
-----
IMPRIMEIX UN ARXIU AMB ELS POSSIBLES ERRORS DE L'ARXIU D'INICI
-----
ASSIGNA VALORS PER DEFECTE ALS PARÀMETRES NO ESPECIFICATS PER L'USUARI EN L'ARXIU D'INICI (.DAT)
-----
OBRE ELS ARXIS DE SORTIDA (_.TXT i _E.TXT) I COMPROVA ELS PARÀMETRES DE SORTIDA SELECCIONATS PER L'USUARI
-----
BUCLE PRINCIPAL DE LA SIMULACIÓ

void simulate(void)
{
    void inipaso(void);
    void writeout(int n, unsigned long t);
    void writeextra(int n, unsigned long t);
    void go(void);
    int goout(void);
    void central(void);
    unsigned long tt;
    register int ns;
    char cap[80];
    for (ns=0;ns<par.nsim;ns++) (Realitza simulacions fins a completar el número indicat)
    {
        inipaso();
        tt = 0LU;
        writeout(ns+1,tt);
        writeextra(ns+1,tt);
        do (control de temps de cada simulació)
        {
            go();
            central();
            if (tt%10==0)
            {
                sprintf(cap,"Simulation: %d/%d Time %lu",ns+1,par.nsim,tt);
                BarStep(cap);
            }
            writeout(ns+1,tt+1);
            writeextra(ns+1,tt+1);
            tt++;
        } while (tt<par.tiempo);
    }
}
-----
VERIFICA SI LA POSICIÓ (X,Y) POT ÉSSER OCUPADA PER UN AGENT (torna 1 si està ocupada,i 0 si està lliure)
(mode = INICIAL: verifica posicions inicials d'altres agents)
(mode = ACTUAL: verifica posicions actuals d'altres agents)

int ocup(int i, float x, float y, int mode)
{
    register int j;
    float x1, y1;
    if (!mund.toro && puntofuera(x,y)) return 1;
    if (mund.toro) ajustacoer(&x,&y);
    for (j=0;j<par.nagentes;j++)
    if (i!=j)
    {
        x1 = (mode==INICIAL) ? agen[j].init.h : agen[j].curr.h;
        y1 = (mode==INICIAL) ? agen[j].init.v : agen[j].curr.v;
        if (x==x1 && y==y1) return 1;
    }
    return 0;
}
int puntofuera(float x, float y) (torna 1 si el punt seleccionat queda fora del micro-món)
{
    return (x<0.0 || x>=mund.dim.h || y<0.0 || y>=mund.dim.v);
}
-----
ASSIGNA VALORS ALS AGENTS AL PRINCIPI DE CADA SIMULACIÓ I ASSIGNA L'ORDRE D'ACTUACIÓ DELS AGENTS EN
CADA UNITAT DE TEMPS

void inipaso(void)

```



```

{
void rncoor(int i);
register int i;    (si no s'han especificat agents, assignar el número predeterminat d'agents a l'atzar)
if (!agenspec) par.nagentes = abs(par.nagentes);
for (i=0;i<par.nagentes;i++)
{
    if (!agenspec || (agenspec && agen[i].init.h==COORALEAT))
    do
    {
        rncoor(i);
    } while(ocup(i,agen[i].curr.h,agen[i].curr.v,ACTUAL));
    else
    {
        agen[i].curr.h = agen[i].init.h;
        agen[i].curr.v = agen[i].init.v;
    }
    if (!agenspec || (agenspec && agen[i].orientaini==ORIENTALEAT))
        agen[i].orienta = sampleuniform(0.0,MAXANGLE);
    else agen[i].orienta = agen[i].orientaini;
    agen[i].last.h = agen[i].curr.h;
    agen[i].last.v = agen[i].curr.v;
    agen[i].estado = EXPLORA;
    agen[i].bloqueado = NO;
    agen[i].potint = NOBODY;
    agen[i].mgrooming = NOGROOMING;
}
}
void rncoor(int i)
{
float an;
int ra, blo;
blo = agen[i].belongs;
if (blo>-1 && block[blo].r>0)
{
    an = 2.0*M_PI*PRANDOM;
    ra = sampleuniform(0.0,block[blo].r);
    agen[i].curr.h = block[blo].h + ra*cos(an);
    agen[i].curr.v = block[blo].v + ra*sin(an);
}
else
{
    agen[i].curr.h = sampleuniform(0.0,mund.dim.h);
    agen[i].curr.v = sampleuniform(0.0,mund.dim.v);
}
}
}

```

CALCULA LA POSICIÓ DE CADA AGENT EN t+1 I EN DETERMINA ELS SEUS ESTATS

```

void go(void)
{
int busca_agente(int x, int space);
void calcula_rangos(void);
void aplica_modelo(int i, int x);
int x, y, muevete, cuantos, ini, rec;
register int i, k;
float r, q, w, domi, domj;

calcula_rangos();

for (i=0;i<par.nagentes;i++)
if (agen[i].estado==EXPLORA || agen[i].estado==PERSECUCION || agen[i].estado==HUIDA) agen[i].bloqueado = NO;

for (i=0;i<par.nagentes;i++)
    agen[i].pts = i;    (en cada unitat de temps varia l'ordre d'actuació dels agents)

for (i=par.nagentes-1;i>0;i--)
{
    k = random(i+1);
    swapint(&agen[k].pts,&agen[i].pts);
}

for (i=0;i<par.nagentes;i++)    (determina l'estat de cada agent)
{
    x = agen[i].pts;
    if (agen[x].bloqueado==NO)
    {
        switch(agen[x].estado)
        {
            case EXPLORA:    (estat EXPLORA: regles d'agrupació)
                muevete = 0;
                y = busca_agente(x,agen[x].perspace);    (busca agents en la distància personal)
                if (y!=NOBODY && agen[y].estado==EXPLORA)
                {
                    agen[x].potint = y;
                    agen[x].estado = PETICION;
                    y = agen[x].potint;
                    agen[y].estado = PEDIDO;
                    agen[y].potint = x;
                    agen[y].bloqueado = SI;
                    cuantos = 1;
                }
            else    (si no localitza agents en la seva distància personal, explora la distància propera)
            {
                cuantos = 0;
                for (k=0;k<par.nagentes;k++)
                if (k!=x)
                    cuantos += inscope(x,agen[k].curr.h,agen[k].curr.v,agen[x].scope,agen[x].nearview);
                if (cuantos>0) muevete = 1;
            }
        }
        (si no localitza agents en la seva distància propera, explora la distància màxima)
        if (cuantos==0)
        {
            y = busca_agente(x,agen[x].maxview);
            if (y!=NOBODY)
            {
                agen[x].orienta = orientacion(agen[x].curr.h,agen[x].curr.v,agen[y].curr.h,agen[y].curr.v);
            }
        }
        else
        {

```

```

        (si no localitza cap agent en la seva distància màxima, gira 90° i continua explorant)
        r = PRANDOM;
        if (r<0.5) agen[x].orienta = cambia_orienta(agen[x].orienta,+90.0*(1.0-par.inercia));
        else      agen[x].orienta = cambia_orienta(agen[x].orienta,-90.0*(1.0-par.inercia));
    }
    muevete = 1;
}
if (muevete) camina(x,PASO);
if (par.modelo==GROOFI) agen[x].anx = min(1.0, agen[x].anx * (1.0 + agen[x].anxinc));
break;

case PETICION:      (estat DEMANAR/DEMANAT: l'agent localitza un altre agent en la seva distància personal
                    i el DEMANA per evitar que marxi o iniciï una altra interacció)
case PEDIDO:
    aplica_modelo(i,x);      (aplica el model seleccionat per l'usuari: CONT, RISK, AMBI, GROO o KINS)
    break;

case INTERACTUAL:   (estat INTERACTUAL (agent[x] iniciador)/INTERACTUA2 (agent y)receptor):comença
                    la interacció de dominància)
case INTERACTUA2:
    y = agen[x].potint;
    agen[y].bloqueado = SI;
    if (agen[x].estado==INTERACTUAL1)
    {
        domi = agen[x].dom;
        domj = agen[y].dom;
    }
    else
    {
        domi = agen[y].dom;
        domj = agen[x].dom;
    }

    if (domi+domj!=0.0) q = domi/(domi+domj);
    else                q = 0.0;
    if (PRANDOM<q) w = 1.0;
    else                w = 0.0;      (es determina el guanyador/perdedor de l'interacció de dominància)
    if (agen[x].estado==INTERACTUAL1)
    {
        ini = x;
        rec = y;
    }
    else
    {
        ini = y;
        rec = x;
    }
    agen[ini].dom = agen[ini].dom + (w - q)*agen[ini].stepdom;      (es re-calculen els nivells de dominància)
    agen[rec].dom = agen[rec].dom - (w - q)*agen[rec].stepdom;

    if (w==1.0)
    {
        agen[ini].estado = PERSECUCION;      (estat PERSECUCIÓ (agent guanyador)/ FUGIDA (agent perdedor))
        agen[rec].estado = HUIDA;
    }
    else
    {
        agen[rec].estado = PERSECUCION;
        agen[ini].estado = HUIDA;
    }
    agen[x].dom = max(0.0,agen[x].dom);
    agen[y].dom = max(0.0,agen[y].dom);
break;

case PERSECUCION:
    y = agen[x].potint;
    agen[x].orienta = orientacion(agen[x].curr.h,agen[x].curr.v,agen[y].curr.h,agen[y].curr.v);
    camina(x,PASO);
    r = PRANDOM;
    if (r<0.5) agen[x].orienta = cambia_orienta(agen[x].orienta,+45.0);
    else      agen[x].orienta = cambia_orienta(agen[x].orienta,-45.0);
    agen[x].estado = EXPLORA;

break;

case HUIDA:
    agen[x].orienta = cambia_orienta(agen[x].orienta,180.0); //sampleuniform(-FLEEINGANGLE, FLEEINGANGLE));
    camina(x,ZANCADA);
    agen[x].estado = EXPLORA;

break;

case DA_GROOMING:  (estat DONAR GROOMING (agent[x] iniciador)/ REBRE GROOMING (agent[y] receptor))
case RECIBE_GROOMING:
    y = agen[x].potint;
    if (agen[x].tgrooming<agen[x].mgrooming)
    {
        agen[x].tgrooming++;
        agen[y].tgrooming++;
    }
    else
    {
        agen[x].mgrooming = agen[y].mgrooming = NOGROOMING;
        if (agen[x].estado==DA_GROOMING)
        {
            ini = x;
            rec = y;
        }
        else
        {
            ini = y;
            rec = x;
        }
    }
    agen[ini].anx = max(0.0, agen[ini].anx - agen[ini].anxdcrgmr);
    agen[rec].anx = max(0.0, agen[rec].anx - agen[rec].anxdcrgree);
    agen[x].tgrooming = agen[y].tgrooming = 0;
    agen[x].orienta = cambia_orienta(agen[x].orienta,180.0);
    camina(x,ZANCADA);
    agen[y].orienta = cambia_orienta(agen[y].orienta,180.0);
    camina(y,ZANCADA);
    agen[x].estado = agen[y].estado = EXPLORA;

```

```

    }
  }
}

```

-----*/
MODELS DEL PROGRAMA: CONTROL, RISK SENSITIVE, AMBIGUITY REDUCING, GROOFIWORLD 1 KINWORLD

```

void aplica_modelo(int i, int x)
{
  void pelea(int x, int y);
  int y, r1, r2, d, ini, rec, ex, numbatal·las, k;
  float q, domi, domj, w, kinfactor;
  switch(par.modelo)
  {
    case CONTROL:
      y = agen[x].potint;
      agen[y].bloqueado = SI;
      pelea(x,y);

      break;

    case RISKSENSITIVE:
      y = agen[x].potint;
      agen[y].bloqueado = SI;
      if (agen[x].estado==PETICION)
      {
        r1 = agen[x].rango;
        r2 = agen[y].rango;
        ini = x;
        rec = y;
      }
      else
      {
        r1 = agen[y].rango;
        r2 = agen[x].rango;
        ini = y;
        rec = x;
      }
      ex = 0;
      d = r1-r2;
      if (d>=0)
      {
        q = (float)(d+1)/par.nagentes;      (algorisme estratègia reducció del risc)
        if (PRANDOM<=q)
        {
          pelea(x,y);
        }
        else ex = 1;
      }
      else ex = 1;
      if (ex==1)
      {
        agen[x].estado = agen[y].estado = EXPLORA;
      }

      break;

    case AMBIGUITY:
      y = agen[x].potint;
      agen[y].bloqueado = SI;
      d = abs(agen[x].rango-agen[y].rango);
      q = (float)(par.nagentes-d)/par.nagentes; (algorisme estratègia red. ambigüitat per rangs)
      if (PRANDOM<=q)
      {
        pelea(x,y);
      }
      else
      {
        agen[x].estado = agen[y].estado = EXPLORA;
      }

      break;

    case GROOFI:
    case KINSHIP:
      if (agen[x].estado==PETICION)
      {
        y = agen[x].potint;
        domi = agen[x].dom;
        domj = agen[y].dom;
        numbatal·las = 0;
        if (par.modelo==KINSHIP) kinfactor = 1.0 + kinship[x][y]*kinship[x][y]; (algorisme kinfactor)
        else kinfactor = 1.0;

        d = abs(agen[x].rango-agen[y].rango);
        q = (float)(par.nagentes-d)/par.nagentes; (algorisme red.ambigüitat per rangs (modificació))

        /* d = r1-r2;
        if (d>=0) q = (float)(d+1)/par.nagentes; (algorisme de reducció del risc (original GROOFIWORLD))
        else q = 0.0;*/

        /*if (domi+domj!=0.0) q = (domi/(domi+domj));
        else q = 0.0;*/

        for (k=0;k<agen[x].risksens;k++) (executa batal·les mentals)
        {
          if (PRANDOM<q) w = 1.0;
          else w = 0.0;
          if (w==1.0) numbatal·las++;
        }
        if (numbatal·las==agen[x].risksens)

        {
          pelea(x,y); // cambia el estado de los agentes a INTERACTUAL e INTERACTUA2
          agen[x].anx = min(1.0, agen[x].anx + agen[x].anxincfight);
          agen[y].anx = min(1.0, agen[y].anx + agen[y].anxincfight);
        }
        else
        {
          if (PRANDOM < agen[x].anx * kinfactor) (només actiu en el model kinworld)

```

```

    {
        agen[x].estado = DA_GROOMING;
        agen[y].estado = RECIBE_GROOMING;
        agen[y].bloqueado = SI;
        agen[x].tgrooming = agen[y].tgrooming = 1; (contador de temps grooming)
        agen[x].mgrooming = agen[y].mgrooming = (int)ceil(sampleexpo(MEANGROOMING));
    }
    else
    {
        agen[x].estado = agen[y].estado = EXPLORA;
    }
}
}
break;
default: break;
}
}
}
}
}
}

```

----- **FUNCIONS EXTERNALITZADES DEL NUCLI PRINCIPAL DEL PROGRAMA**

PELEA

```

void pelea(int x, int y)
{
    void pedido_inter(int z);
    pedido_inter(x);
    pedido_inter(y);
    agen[x].orienta = orientacion(agen[x].curr.h,agen[x].curr.v,agen[y].curr.h,agen[y].curr.v);
    agen[y].orienta = orientacion(agen[y].curr.h,agen[y].curr.v,agen[x].curr.h,agen[x].curr.v);
    if (calcdist(agen[x].curr.h,agen[x].curr.v,agen[y].curr.h,agen[y].curr.v)>2.0*PASO)
    {
        camina(x,PASO);
        camina(y,PASO);
    }
}

```

BUSCA_AGENTE (REGLES D'AGRUPACIÓ)

```

int busca_agente(int x, int space)
{
    int k, m, fin, cuan, love[MAXAGENTS], cual;
    cuan = 0;
    love[x] = 0;
    for (k=0;k<par.nagentes;k++)
    if (k!=x)
    {
        love[k] = inscope(x,agen[k].curr.h,agen[k].curr.v,agen[x].scope,space);
        cuan += love[k];
    }
    if (cuam>0) (si localitza més d'un agent en la seva dist. Personal, ens selcciona un a l'atzar)
    {
        fin = 0;
        do
        {
            m = random(par.nagentes);
            if (love[m]==1)
            {
                cual = m;
                fin = 1;
            }
        } while(fin==0);
    }
    else
        cual = NOBODY;
    return cual;
}

```

CAMINA (en un micr-món continuu sense caselles ni veïnatge)

```

void camina(int ag, float mm)
{
    float nuevoh, nuevov, or, nuevaor, xor;
    int ocupado, cont;
    void tanteacoor (int ag, float mm, float or, float *nuevoh, float *nuevov);
    tanteacoor(ag,mm,agen[ag].orienta,&nuevoh,&nuevov);
    nuevaor = agen[ag].orienta;
    do
    {
        cont = 0;
        while ((ocupado=ocup(ag,nuevoh,nuevov,ACTUAL))==1 && cont<10)
        {
            xor = sampleuniform(0.0,agen[ag].scope);
            or = cambia_orienta(agen[ag].orienta,-agen[ag].scope/2.0);
            nuevaor = cambia_orienta(or,xor);
            tanteacoor(ag,mm,nuevaor,&nuevoh,&nuevov);
            cont++;
        }
    } if (ocupado==1)
    {
        nuevaor = cambia_orienta(agen[ag].orienta,180.0);
        tanteacoor(ag,mm,nuevaor,&nuevoh,&nuevov);
    }
    while(ocupado==1);
    agen[ag].orienta = nuevaor;
    agen[ag].curr.h = nuevoh;
    agen[ag].curr.v = nuevov;
}

```

LOCALITZA UN AGENT EN LA DISTÀNCIA PERSONAL

```

int inscope(int i, float x, float y, float sco, float limit)
{
    float or, or1, or2, dd;
    dd = calcdist(agen[i].curr.h,agen[i].curr.v,x,y);
    if (limit < dd) return 0;
    if (sco==MAXANGLE || (xp==agen[i].curr.h && yp==agen[i].curr.v)) return 1;
    or = orientacion(agen[i].curr.h,agen[i].curr.v,xp,yp);
    or1 = agen[i].orienta+sco/2.0; if (or1>360.0) or1 = or1-360.0;
    or2 = agen[i].orienta-sco/2.0; if (or2<0.0) or2 = or2+360.0;
    if (or1>or2) return (or<=or1 && or>=or2);
    else return (or<=or1 || or>=or2);
}

```

CALCULA LA DISTÀNCIA ENTRE DOS AGENTS

```
float calcdist(float x0, float y0, float x1, float y1)
{
    int cuad(int x0, int x1);
    float dd, xa, xb, xc, ya, yb, yc, h, v, a;
    register int i, j;
    int index[3][3][2] = {{{-1,0},{-1,0}},{{0,0},{-1,1}},{{0,1},{-1,0}}},
                        {{{-1,1},{0,0}},{{0,0},{0,0}},{{-1,1},{0,0}}},
                        {{{-1,0},{0,1}},{{0,0},{-1,1}},{{0,1},{0,1}}},
                        wx, wy;

    xa = (float)x0;
    ya = (float)y0;
    xb = (float)x1;
    yb = (float)y1;
    if (!mund.toro)
    {
        dd = distancia(fabs(xa-xb), fabs(ya-yb));
        xp = x1;
        yp = y1;
    }
    else
    {
        h = (float)mund.dim.h;
        v = (float)mund.dim.v;
        dd = par.maxdist+1.0;
        wx = cuad(x0,x1);
        wy = cuad(y0,y1);
        for (i=index[wy][wx][0][0]; i<=index[wy][wx][0][1]; i++)
            for (j=index[wy][wx][1][0]; j<=index[wy][wx][1][1]; j++)
            {
                xc = xb + h*(float)i;
                yc = yb + v*(float)j;
                a = distancia(fabs(xa-xc), fabs(ya-yc));
                if (a<=dd)
                {
                    dd = a;
                    xp = xc;
                    yp = yc;
                }
            }
        return dd;
    }
}

int cuad(int x0, int x1)
{
    return (x0<x1)?0:((x0==x1)?1:2);
}
```

ASSIGNA RANGS EN ESCALA ORDINAL ALS AGENTS EN FUNCIO DELS SEUS NIVELLS DE DOMINANCIA

(si dos agents presenten el mateix nivell de dominancia assigna a ambdós el mateix rang)

```
void calcula_rangos(void)
{
    int i, j, age[MAXAGENTS], rn;
    float dom[MAXAGENTS];

    for (i=0; i<par.nagentes; i++)
    {
        dom[i] = agen[i].dom;
        age[i] = i;
    }

    for (i=0; i<par.nagentes-1; i++)
        for (j=i+1; j<par.nagentes; j++)
        {
            if (dom[i]<dom[j])
            {
                swapfloat(&dom[i], &dom[j]);
                swapint(&age[i], &age[j]);
            }
        }

    rn = par.nagentes;
    for (i=0; i<par.nagentes; i++)
    {
        if (i>0)
        {
            if (agen[age[i]].dom==agen[age[i-1]].dom)
                agen[age[i]].rango = agen[age[i-1]].rango;
            else
                agen[age[i]].rango = rn;
        }
        else agen[age[i]].rango = rn;
        rn--;
    }
}
```

CALCULA LA CENTRALITAT DELS AGENTS

```
void central(void)
{
    int i, j;
    float xe[MAXAGENTS][MAXAGENTS], ye[MAXAGENTS][MAXAGENTS], sumxe[MAXAGENTS], sumye[MAXAGENTS], maxmodu;

    for (i=0; i<par.nagentes; i++)
        for (j=0; j<par.nagentes; j++)
        {
            if (i==j)
                dis[i][j] = 0.0;
            else
                dis[i][j] = calcdist(agen[i].curr.h, agen[i].curr.v, agen[j].curr.h, agen[j].curr.v);
            xe[i][j] = xp-agen[i].curr.h;
            ye[i][j] = yp-agen[i].curr.v;
        }

    for (i=0; i<par.nagentes; i++)
        for (j=0; j<par.nagentes; j++)
        {
            if (dis[i][j]==0)
            {
                xe[i][j] = 0.0;
                ye[i][j] = 0.0;
            }
            else
                (calcula vector unitat)
        }
}
```

```

        {
            xe[i][j] = xe[i][j]/dis[i][j];
            ye[i][j] = ye[i][j]/dis[i][j];
        }
    }
    for (i=0;i<par.nagentes;i++) sumxe[i] = sumye[i] = 0.0;          (calcula suma dels vectors unitat)
    for (i=0;i<par.nagentes;i++)
    for (j=0;j<par.nagentes;j++)
    {
        sumxe[i] += xe[i][j];
        sumye[i] += ye[i][j];
    }
    maxmodu = 0.0;          (calcula els mòduls del vector unitat)
    for (i=0;i<par.nagentes;i++)
    {
        agen[i].central = sqrt(sumxe[i]*sumxe[i] + sumye[i]*sumye[i]);
        maxmodu = max(maxmodu,agen[i].central);
    }
    for (i=0;i<par.nagentes;i++)          (re-calcula els mòduls)
        agen[i].centralmov = (maxmodu>0.0) ? (maxmodu - agen[i].central)/maxmodu : 0.0;
}

```

IMPRESSIÓ DELS ARXIVS DE SORTIDA

PROCESSA ELS ARGUMENTS DE LA DLL

[THE END]