



Facultad de Veterinaria

Trabajo de
Fin de Grado

Estudio del proceso de
rejerarquización en una
población de *Macaca
fascicularis*

Martina Sala Ruzafa

Grado en Veterinaria
Año 2025

Modalidad del Trabajo: Experimental.

Licencia

Excepto donde se haga constar explícitamente, esta obra pertenece a Martina Sala Ruzafa y está bajo una licencia de “Creative Commons Reconocimiento 4.0 Internacional”.



Índice

RESUMEN	1
RESUMO	1
SUMMARY	2
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	3
1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	4
2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	9
2.1. Material biológico.....	9
2.1.1. <i>Especie</i>	9
2.1.2. <i>Descripción del grupo</i>	9
2.2. Material no biológico.....	10
2.2.1. <i>Instalaciones</i>	10
2.2.2. <i>Ítems</i>	12
2.2.3. <i>Alimentación</i>	12
2.3. Métodos.....	13
2.3.1. <i>Patrón de observación</i>	13
2.3.2. <i>Evaluación de las conductas</i>	16
2.3.3. <i>Catalogación de la jerarquía</i>	18
2.3.4. <i>Recogida de datos</i>	23
2.3.5. <i>Tratamiento de datos</i>	24
3. RESULTADOS	26
3.1. Fase de duelo	26
3.2. Fase de rejerarquización.....	27
3.3. Consolidación de la jerarquía	28
4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	31
5. BIBLIOGRAFÍA	38

RESUMEN

En este trabajo de fin de grado realizamos un estudio experimental comportamental sobre una población estandarizada de *Macaca fascicularis*, residente en Marcelle Natureza, para evaluar el comportamiento social desarrollado y el proceso de rejerarquización establecido tras el fallecimiento sobrevenido de la líder del grupo.

Se diseña un protocolo observacional para la recogida de datos sobre las interacciones que realiza cada individuo y se analizan mediante el software de análisis de redes sociales Gephi, de manera que se obtienen una serie de gráficas que permiten evaluar la tendencia del grupo y las modificaciones de conducta a través del tiempo, así como la manera en que se ha llevado a cabo el proceso de estabilización social.

Los resultados se analizan y se comparan con los escasos estudios referidos a poblaciones similares, de manera que se extraen las conclusiones que se detallan al final.

Palabras clave: “*Macaca fascicularis*”, “comportamiento”, “jerarquización”, “duelo”, “socialización”.

RESUMO

Neste traballo de fin de grao realizamos un estudo experimental comportamental sobre unha poboación estandarizada de *Macaca fascicularis*, residente en Marcelle Natureza, para avaliar o comportamento social desenvolvido e o proceso de rejerarquización establecido tralo falecemento sobrevido da líder do grupo.

Deséñase un protocolo observacional para a recollida de datos sobre as interaccións que realiza cada individuo e analízanse mediante o software de análise de redes sociais Gephi, de maneira que se obteña unha serie de gráficas que permiten avaliar a tendencia do grupo e as modificacións de conduta a través do tempo, así como a maneira en que se levou a cabo o proceso de estabilización social.

Os resultados analízanse e compáranse cos escasos estudos referidos a poboacións similares, de xeito que se extraen as conclusións que se detallan ao final.

Palabras chave: “*Macaca fascicularis*”, “comportamento”, “xerarquización”, “duelo”, “socialización”.

SUMMARY

In this final degree project, we conducted an experimental behavioral study on a standardized population of *Macaca fascicularis*, resident in Marcelle Natureza, to evaluate the social behavior developed and the process of re-hierarchization established after the sudden death of the group leader.

An observational protocol was designed to collect data on the interactions of each individual, which were analyzed using Gephi social network analysis software, thus obtaining a series of graphs that allowed the evaluation of the group's tendencies and behavioral changes over time, as well as how the process of social stability was carried out.

The results are analyzed and compared with the few studies referring to similar populations, leading to the conclusions detailed at the end.

Key words: "*Macaca fascicularis*", "behavior", "hierarchization", "mourning", "socialization".

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Aspecto físico de <i>Macaca fascicularis</i> . Autoría propia.	9
Figura 2. Presencia de <i>Macaca fascicularis</i> según el último censo de IUCN. Imagen disponible en internet.	9
Figura 3. Grupo reunido para el descanso. Autoría propia.	10
Figura 4. Mapa de la instalación de macacas y fotografías de las distintas zonas. Marcelle Natureza y autoría propia.	11
Figura 5. Diferentes tipos de ítems empleados en Marcelle Natureza. Autoría propia.	12
Figura 6. Observación durante el suministro de comida en la parte exterior de la instalación. Autoría propia.	14
Figura 7. Observación durante el reparto de ítems desde la plataforma exterior. Autoría propia.	15
Figura 8. Ejemplos de conductas afiliativas y agonísticas observadas durante el estudio. Autoría propia.	18
Figura 9. Esquematización de las distintas fases del proceso de rejerarquización. Autoría propia.	22
Figura 10. Ejemplo de tabla para la recogida de datos. Autoría propia.	23
Figura 11. Ejemplo de ARISTAS afiliativas de Asoka (0). Autoría propia.	25
Figura 12. Imágenes generadas por Gephi a través del recuento de interacciones afiliativas (verde) y agonísticas (rojo) de octubre y noviembre. Autoría propia.	26
Figura 13. Imágenes generadas por Gephi a través del recuento de interacciones afiliativas (verde) y agonísticas (rojo) de marzo y abril. Autoría propia.	28
Figura 14. Imágenes generadas por Gephi a través del recuento de interacciones afiliativas (verde) y agonísticas (rojo) de junio. Autoría propia.	29
Tabla 1. Tipos y cantidades de los alimentos administrados en los diferentes momentos del día.	13
Tabla 2. Diagrama de tiempo de los diferentes momentos de observación durante el día referenciados a las zonas representadas en la Figura 4.	14
Tabla 3. Conductas afiliativas y agonísticas valoradas.	17
Tabla 4. Recuento de interacciones de los meses de octubre y noviembre.	26
Tabla 5. Recuento de interacciones de los meses de marzo y abril.	27
Tabla 6. Recuento de interacciones de junio.	28
Tabla 7. Recuento de interacciones afiliativas y agonísticas recibidas por cada macaca. ...	29

1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

La breve reseña histórica sobre estudios comportamentales en primates incluida en esta introducción se basa parcialmente en el artículo de Lyman-Henley & Henley (2000) y en parte de las conversaciones mantenidas con mi cotutora y responsable de primates de Marcelle Natureza.

Los estudios sobre comportamiento con primates proceden de la biología, la psicología y la antropología, pero, antes del desarrollo de la psicología comparada o la etología, científicos como Charles Darwin, a finales del siglo XIX, ya valoraban las posibles similitudes entre humanos y otros primates, argumentando que las emociones humanas podían tener orígenes evolutivos comunes con estos parientes cercanos.

Entre 1910-1930 se acuñó y desarrolló el término de psicología comparada, e investigadores como Edward Thorndike y Robert Yerkes comenzaron a estudiar los grados de inteligencia animal y las diferencias cognitivas entre especies. R. Yerkes (1916) fue uno de los primeros en proponer que el desarrollo de estudios observacionales con primates en cautiverio podía proporcionar claves sólidas sobre la evolución del comportamiento humano.

En la década de 1930-1940 se consolidó la etología como disciplina reconocida con figuras como Konrad Lorenz y Nikolas Tinbergen, quienes hicieron énfasis en el inicio de estudios comportamentales de animales en contextos naturales y desde una perspectiva evolutiva, promoviendo un cambio de dirección en los modelos de los estudios propuestos. A partir de ese momento, diferentes investigadores empezaron a defender la necesidad de estudiar el comportamiento animal en sus hábitats naturales de modo que, a partir de los años 40-50, empezaron a realizarse estudios de primates en libertad.

Siguiendo esta tendencia, en los años 60 surgieron estudios de campo revolucionarios con grandes figuras como Jane Goodall, Dian Fossey y Biruté Galdikas. Estas investigadoras pasaron años observando el comportamiento social de grandes simios, el uso que hacían de herramientas, las jerarquías, etc., contribuyendo al desarrollo de la primatología como disciplina científica independiente y transformando tanto el método científico como la percepción pública de los primates no humanos (Rees, 2007).

Desde los años 80 en adelante, con el avance de la genética, la neurociencia y la psicología evolutiva, los estudios comportamentales con primates fueron evolucionando, volviéndose un pilar fundamental en el estudio de la conducta social humana, la cognición, la empatía y el lenguaje, así como en la conservación y el bienestar animal.

Los estudios comportamentales en primates tienen múltiples objetivos y pueden proyectarse hacia otras especies, incluso a seres humanos, siendo fundamentales para observar comportamientos complejos en especies no humanas, redefinir la inteligencia animal y promover un modelo de evolución social y cognitiva. Por ejemplo, Jane Goodall (1964) documentó por primera vez en chimpancés el uso de herramientas para la obtención de alimentos, hecho que se consideraba exclusivo de humanos. Además, fue capaz de observar que existían emociones y una organización a nivel social, por lo que fue muy criticada por la comunidad científica ya que hasta el momento los animales se consideraban seres sin consciencia. Hoy en día, el ámbito de la conservación existe gracias a haber definido que los animales son seres sintientes; de ahí que la investigación con primates sea esencial, asumiendo que estos animales piensan y planifican sus acciones.

Definido este aspecto, se han podido realizar muchos estudios del comportamiento animal, como el de Mitani & Watts que en 2005 estudiaron la territorialidad y los conflictos intergrupales en chimpancés, observando comportamientos de patrulla en zonas fronterizas y los ataques a grupos rivales para defender y expandir su territorio. Lemoine et al. en 2023 observaron, también en chimpancés, cómo hacían un uso estratégico del terreno, por ejemplo, situándose en posiciones elevadas con más campo de visión.

En el caso concreto de los macacos, también se han realizado estudios con posibles proyecciones a otras especies, incluidos los humanos. Uno de los primeros fue realizado en la isla japonesa de Koshima en 1965, donde Masaya Kawai documentó que un grupo de individuos empezó a lavar las patatas en el río, y esta conducta de nueva creación se fue transmitiendo a los individuos más jóvenes y a las siguientes generaciones. Este estudio fue fundamental en la etología, ya que representa uno de los primeros indicios claros de la cultura animal. En 2024 Chen et al. examinaron los factores sociales y las influencias individuales en la toma de decisiones en grupo, observando que individuos de bajo rango presentaban conductas de fanatismo hacia individuos de mayor rango, lo que los llevaba a ocupar una posición social más favorable en el grupo.

Existen estudios sobre las diferencias del comportamiento social en poblaciones de *Macaca fascicularis* que viven en áreas con presencia de humanos dado que, al ser poblaciones salvajes directamente en contacto con humanos, es importante conocer cómo su actividad diaria puede verse influida por este contacto (Hambali, Ismail & Munir, 2012). Por otro lado, Ballesta & Duhamel (2015) observaron que los macacos viven en entornos altamente sociales con un elevado número de individuos, teniendo en cuenta el bienestar de sus compañeros respecto de la toma de decisiones, promoviendo los vínculos y la cohesión del grupo. Este tipo de estudios son fundamentales para conocer sus hábitos de vida y las condiciones idóneas en estados de cautividad, para así poder proporcionarles unos estándares de bienestar y recuperación más

próximos al comportamiento natural de la especie, ya que, en su gran mayoría proceden de entornos traumáticos como la experimentación o el mascotismo.

En la década de 1969, el psicólogo Paul Ekman identificó las seis emociones básicas – alegría, tristeza, sorpresa, miedo, ira y asco – lo que impulsó a otros científicos a estudiar estas emociones en animales. Gracias a investigadores como Frans de Waal (1997), a finales del siglo XX la comunidad científica aceptó la idea que defendía que los primates no solo experimentan emociones básicas, sino que son capaces de hacer un procesamiento de estas y experimentar también emociones complejas como empatía, ira y frustración, afecto y apego, o duelo, entre otras.

Igual que los seres humanos, son especies altamente sociales y, además de las jerarquías que establecen, crean vínculos entre los individuos del grupo. Enfrentar la pérdida de uno de estos individuos puede ser un evento social significativo que supone la pérdida de un aliado y provoca una alteración en la estructura y jerarquía del grupo (Buhl, et al., 2012), generando un estado de duelo donde se produce un cambio en su comportamiento, así como importantes consecuencias psicológicas y emocionales (Rosenblum, 1984). En primates de alta cognición se ha descrito cómo las madres llevan en su regazo a sus crías muertas (Arlet, et al., 2023) o cómo un grupo puede permanecer al lado de un cadáver durante horas o incluso días (Anderson, 2011; Nakamichi & Yamada, 2025). Posteriormente se desarrollan cambios comportamentales importantes en el grupo, donde los individuos dejan de interactuar entre sí y con el medio, y se observa en ellos falta de interés por el alimento, ausencia de vocalizaciones e inactividad generalizada, comparables a una forma de depresión (De waal, 2016).

Existen numerosos estudios sobre los grupos jerárquicos en primates, cómo reaccionan a la muerte de individuos y a sus cadáveres, pero, como se mencionará más adelante, no sobre cómo se comportan durante el proceso de duelo y las interacciones que se establecen entre individuos mientras no se instaure un nuevo orden. Esto despertó nuestro interés sobre la posibilidad de investigar específicamente qué sucede en este periodo y cómo se reestructura el grupo tras la pérdida de un individuo, lo que supuso la necesidad de diseñar un protocolo experimental para la recogida de datos que permitiera inferir cómo tenía lugar este proceso, y constituye el núcleo de este trabajo. A lo largo de este estudio utilizaremos el término “rejerarquización” para referirnos a este proceso de reconstrucción, ya que se trata del establecimiento de un nuevo orden construido sobre una jerarquía preexistente y ya finalizada.

Para este tipo de investigaciones resulta crucial el papel de los centros de rescate y parques zoológicos de animales salvajes, que no solo se encargan de su rescate y rehabilitación, sino que desarrollan la importante labor de brindar una adecuada educación ambiental a la población,

promoviendo la lucha contra el tráfico ilegal de especies. También favorecen la conservación del medio ambiente ya que muchos participan en programas de conservación de especies amenazadas o en peligro de extinción, ayudando a perpetuarlas en su hábitat natural. Asimismo, estos centros contribuyen a la investigación científica, ya que disponen de poblaciones mantenidas en cautividad en condiciones controladas, lo que facilita el estudio del comportamiento, la salud y la genética de especies salvajes, muy útiles de cara a su protección y manejo.

Concretamente, en Marcelle Natureza se encargan del rescate y acogida de animales que han sido reubicados tras una vida en cautividad por diversos motivos, así como de su rehabilitación tanto física como psicológica, con especial dedicación al bienestar de los animales alojados en el centro, la educación de la población visitante y la investigación para mejorar al máximo las condiciones en las que se encuentran. Por todo ello pudimos disponer, de un grupo homogéneo de macacas cangrejas, procedentes de la finalización de un ensayo laboratorial, con quienes ya se habían llevado a cabo diversos estudios comportamentales destinados a mejorar su adaptación y bienestar, como por ejemplo el uso de herramientas para la obtención de alimento (Pumar, 2020). El empleo de animales cautivos tiene ciertas ventajas, gracias al pleno dominio de las variables del estudio, así como las interacciones evaluadas y las condiciones controladas del grupo. Sin embargo, nunca podemos estar realmente seguros de que los comportamientos registrados sean los que se expresan en su hábitat natural, tanto desde el punto de vista social como ecológico.

En su estado natural, las macacas cangrejas viven en grandes grupos denominados multimacho-multihembra, con una media de unos 40 individuos, pudiendo llegar incluso hasta los 100 (Russell, Rylands, & Wilson, 2013). Conocer las dinámicas sociales de estas poblaciones es fundamental para entender los grupos que forman ya que están determinados por las interacciones que se dan entre los individuos. La observación de los patrones de interacción de un grupo nos permite obtener información sobre las relaciones que se producen entre sus componentes, así como la jerarquía que se establece y, por lo tanto, quien tendrá acceso a los alimentos más nutritivos, a un mayor número de recursos o el éxito reproductivo (Van Noordwijk & Van Schaik, 1987; Karimullah & Anuar, 2011).

El grupo sujeto de estudio que se encuentra en Marcelle Natureza, se ha mantenido estable durante años, pero el pasado octubre sobrevino una situación importante que alteró su dinámica —como se comentará en el apartado de material y métodos— lo que provocó una situación única, que parecía idónea para visualizar y registrar los comportamientos del grupo desde ese momento hasta la recuperación total de lo que había sido hasta entonces su dinámica normal. Este evento se produjo poco tiempo después de finalizar mis prácticas externas en el centro, periodo durante el que experimenté un gran acercamiento al grupo de macacas y es la razón que me motivó para elegirlo como tema de estudio. A partir de ese momento se empezó a plantear y diseñar un

protocolo de trabajo para poder evaluar todas las interacciones ocurridas durante el proceso, sin saber exactamente en qué momento de desarrollaría, lo que supuso una apuesta arriesgada, ya que era impredecible cómo o cuando iba a comenzar, ni los tiempos que iban a necesitar los animales para llevarlo a cabo. Por este motivo, la planificación del trabajo de campo y las diferentes fases del estudio han sido adaptadas a los tiempos que han requerido las propias macacas para reestablecer su orden.

Esta investigación se ha realizado a través de metodología observacional directa, evaluando las conductas individuales de cada individuo respecto al grupo y cómo afectan a nivel colectivo en el proceso de rejerarquización.

Confiamos en que los resultados sean significativos y por tanto supongan una herramienta útil a la hora de realizar nuevos protocolos experimentales a partir de la experiencia de este primer intento que se describe.

Por lo tanto, nuestro objetivo para este trabajo es el estudio detallado del proceso de rejerarquización tras la muerte de una líder, observando los cambios que experimente el grupo mediante la valoración de las interacciones que se establecen entre individuos y su evolución durante el proceso, hasta el establecimiento de una nueva líder. Se recogerá finalmente la nueva estructura jerárquica que se defina, lo que supondrá dar por concluido el proceso.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Material biológico

2.1.1. Especie

Nombre común: Macaca cangrejera

Nombre científico: *Macaca fascicularis*

Clase: Mamífera

Orden: Primates

Familia: Cercopithecidae



Figura 1. Aspecto físico de *Macaca fascicularis*.
Autoría propia.

Descripción: su coloración varía de marrón o gris claro a marrón oscuro. Los machos tienen bigotes y las hembras barba. Tienen la cara rosada tirando a marrón y el pelo de la cabeza cae sobre la frente formando una cresta. Pueden pesar de 3 a 7 kg (Figura 1).

Alimentación: fruta, semillas, hojas, insectos, pescado, ranas y cangrejos, de donde toman su nombre común.

Hábitat: originariamente en el bosque tropical del Sudeste Asiático, incluyendo Tailandia, Indonesia, Singapur, Brunéi, Malasia, Filipinas, Vietnam y Laos. También han sido introducidos en la isla Mauricio, las Islas Ngeaur de la República de Palau y Hong Kong (Hambali et al., 2012). Sin embargo, actualmente su distribución se ha visto reducida, como se puede comprobar en la Figura 2 según la Red List de IUCN.



Figura 2. Presencia de *Macaca fascicularis* según el último censo de IUCN. Imagen disponible en [internet](#).

Comportamiento: Viven en grupos multimacho-multihembra, normalmente de unos 40 animales. Presentan una marcada jerarquía donde destaca la presencia de una líder. Las hembras permanecen en sus grupos natales y muestran fuertes jerarquías de dominancia, donde el rango se transmite de madre a hija y persiste dentro de una matrilinealidad (Van Noordwijk & Van Schaik, 1999). Para evitar la consanguinidad, los machos abandonan el grupo para unirse a otro o formar uno nuevo alejados del núcleo familiar antes de la madurez sexual. Aun así, los hijos de madres de alto rango tienen más probabilidades de ocupar un rango más alto en la jerarquía del nuevo grupo. Los machos emigran varias veces a lo largo de su vida intentando alcanzar el máximo rango de dominancia (Van Schaik, 1996; Van Noordwijk & Van Schaik, 2001).

En un estudio realizado cerca del Parque Natural de Kuala Selangor en Malasia, se observó que las macacas cangrejas emplean la mayor parte de su tiempo para moverse (20,27%), seguido de alimentarse (18,78%), estar inactivas (17,05%), acicalarse (10,84%), jugar (10,50%), vocalizar (10,36%), aparearse (7,42%) y por último pelear (4,78%) (Hambali et al., 2012). De acuerdo con estos datos, se puede observar que más de un 40% de su tiempo activo natural va a estar dedicado al mantenimiento de las relaciones sociales, lo que supone una parte muy importante en su comportamiento y bienestar.

2.1.2. Descripción del grupo

El grupo de estudio está compuesto por 13 hembras de *Macaca fascicularis*, todas procedentes del mismo grupo con un total de 100 individuos, y cuyos nacimientos fueron programados para ocurrir en mayo de 2006 y poder contar con una población lo más homogénea posible de cara a los experimentos laboratoriales. Cuando las pruebas del laboratorio terminaron, la totalidad de los individuos fueron trasladados al centro de rescate de animales exóticos AAP, donde se dividieron para formar los grupos sociales que posteriormente serían reubicados en los centros colaboradores elegidos, entre ellos Marcelle Natureza.

Por lo tanto, a diferencia de lo comentado en el apartado anterior, su estructura social no estaba definida por jerarquías de dominancia en base a las relaciones maternofiliales, ya que no existían relaciones de parentesco entre ellas, ni edades ni sexos distintos que pudieran influir en sus rangos. En consecuencia, establecer un nuevo orden jerárquico no podía partir de las premisas que gobiernan los grupos habituales multimacho-multihembra, por lo que se trata de un grupo muy singular y diferente a los que, por lo general, suelen utilizarse para estudios comportamentales.

Un grupo con una jerarquía establecida en condiciones de cautividad, como el que se encuentra en Marcelle Natureza, donde solo hay hembras y todas son de la misma edad, se organizó de manera que existe una líder que realiza la toma de decisiones y tiene acceso a un mayor número

de recursos, dos colíderes que ejecutan esas decisiones —siendo una de mayor rango que la otra— y tres rangos inferiores, dentro de los cuales existen diferentes subrangos. Esta estructura social se denomina fisión-fusión: el grupo se divide en otros más pequeños para, por ejemplo, buscar alimento y después se reúnen de nuevo para actividades como el descanso (Thierry, 2011).



Figura 3. Grupo reunido para el descanso. Autoría propia.

2.2. Material no biológico

2.2.1. Instalaciones

Las macacas viven en una parcela donde disponen de una zona exterior (Figura 4A) diseñada para fomentar el desarrollo de conductas naturales y favorecer con ello relaciones sociales propias de la especie, que permitan la recuperación de un patrón de actividad adecuado.

Asimismo, disponen de un recinto interior (Figura 4B) donde pueden refugiarse de las inclemencias meteorológicas o usarlo para alejarse del grupo o de la observación del público. Esta instalación además es donde los trabajadores realizan todas las tareas relacionadas con los primates —entrenamiento, gestión de las dietas y los “ítems” (ver subepígrafe 2.2.2.)— incluyendo el análisis conductual de los animales.

Para la observación de las conductas de las macacas y el reparto de ítems, se dispone de una plataforma elevada (Figura 4C) sobre el recinto interior, desde donde se visualiza la totalidad de la parcela exterior, a la cual solo pueden acceder los trabajadores. Para el registro de los comportamientos, también se dispone de un mirador (Figura 4D) desde el cual igualmente se puede observar la parcela y es accesible para los visitantes del parque.

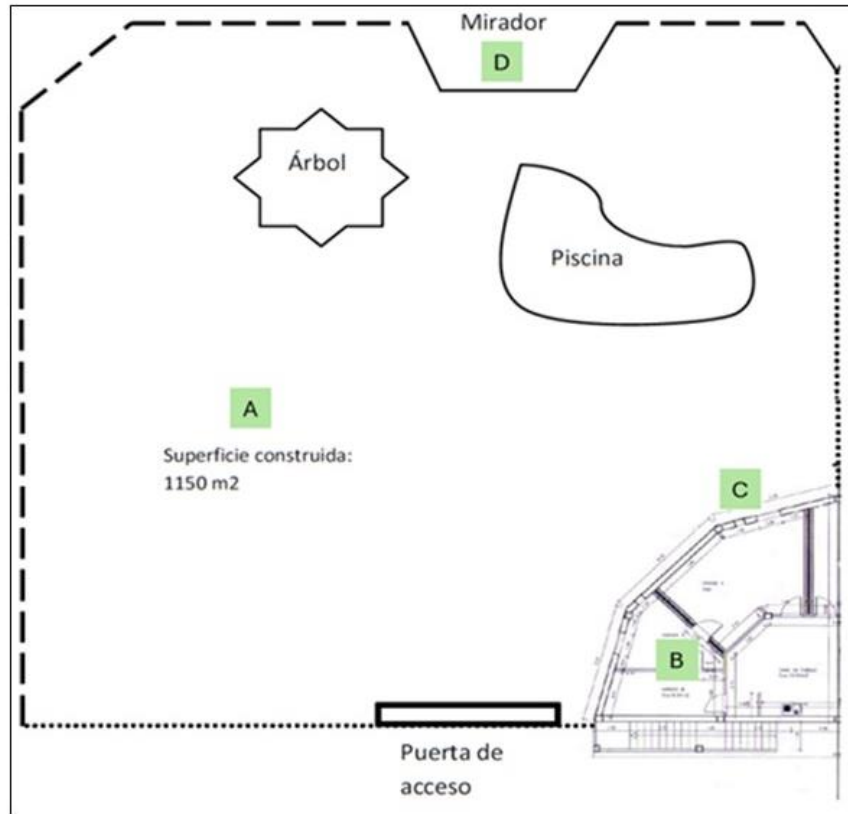


Figura 4. Mapa de la instalación de macacas y fotografías de las distintas zonas. Marcelle Natureza y autoría propia.

2.2.2. Ítems

Los ítems son objetos de diferentes características utilizados a modo de utensilios o juguetes para que los animales salvajes mantenidos en cautividad destinen tiempo a su manipulación y conseguir así un patrón de tiempo activo natural, que reduzca la aparición de conductas anómalas, potencie las conductas naturales y mejore el bienestar. En primates, cuando este patrón no es el adecuado, la presencia de ítems en las parcelas es esencial para garantizar un buen enriquecimiento ambiental y un buen desarrollo cognitivo (Albanese et al., 2021).

El número de ítems que se deja a disposición de los animales debe ser $N+1$, donde N es el número de individuos del grupo, para reducir la aparición de conflictos ya que, como se ha dicho con anterioridad, la líder debe tener acceso a un mayor número de recursos. En este caso el número de ítems es de 14, repartidos por la instalación para que todos los integrantes del grupo tengan acceso a ellos.

Existen 3 variantes que se van rotando para que todos los días sean diferentes (Figura 5):

- A. Palos: confeccionados con tubos de PVC con orificios y maíz dentro.
- B. Maracas: pelotas de PVC con orificios por donde se introduce pienso y maíz.
- C. Flautas: trozos de manguera de bombero, cerradas con dos trozos de pan; en medio se pueden insertar diferentes alimentos como avena, cacahuetes o fruta.



Figura 5. Diferentes tipos de ítems empleados en Marcelle Natureza. Autoría propia.

2.2.3. Alimentación

La conducta de forrajeo es la que utilizan las macacas para la búsqueda y obtención de alimento. Supone la exploración de la parcela en su totalidad para seleccionar en primer lugar los alimentos altamente nutritivos y palatables. Para fomentar la realización de esta conducta natural, el suministro del alimento está dividido en “desayuno” y “cena”, que se les proporciona diariamente

aproximadamente a las 11:00 h y 19:30 h. Las cantidades están racionadas para el grupo en conjunto e incluyen diferentes tipos de alimentos que se distribuyen en cantidades pesadas para cada turno de alimentación (Tabla 1), es decir que no son dietas individualizadas, y se distribuye a voleo por toda la parcela, de manera que los diferentes tipos de alimentos se encuentren de forma aleatoria alrededor de toda la instalación, tanto en el suelo como en las zonas elevadas. Por lo tanto, la alimentación de cada individuo va a depender, no solo de su apetencia, sino de la capacidad que tenga para elegir el alimento según su estatus jerárquico.

Tabla 1. Tipos y cantidades de los alimentos administrados en los diferentes momentos del día.

TIPO DE ALIMENTO	DESAYUNO	CENA
Hortalizas	1025 g	1025 g
Verdura de hoja	700 g	-
Fruta de temporada	330 g	330 g
Manzana	190 g	190 g
Cereales (maíz y trigo)	100 g	-
Pienso	400 g	-

Esta dieta fue proporcionada por el centro de origen y la consideración de que la manzana forme una categoría aparte en la formulación se debe a que el resto de la fruta proporcionada se considera de temporada por lo que, incluir una cantidad constante de manzana, permite un aporte estable de fruta, así como de fibra.

Algunos de los alimentos de la dieta van a ser introducidos en los ítems manipulativos, de manera que el resto —que variará en función del ítem correspondiente a ese día— será distribuido por la instalación de forma homogénea.

2.3. Métodos

2.3.1. Patrón de observación

Para planificar la observación de las conductas se establecieron 4 momentos distintos en el día para abarcar el máximo de actividades desarrolladas durante el tiempo activo, ya que las interacciones entre individuos son diferentes (Tabla 2). Las observaciones fueron llevadas a cabo tanto cuando las macacas se encontraban en la zona exterior de la parcela, como cuando estaban en la zona interior de la instalación. Durante la recogida de datos en la zona exterior, la observación y registro de comportamientos se realizó siempre desde el mismo lugar (Figura 6).

Tabla 2. Diagrama de tiempo de los diferentes momentos de observación durante el día referenciados a las zonas representadas en la Figura 4.

1	2	3	4
Zona de observación A o B	Zona de observación C	No se realizan observaciones	Zona de observación D
10-12h	12-14h	14-17h	17-18h
Desayuno	Reparto de ítems	Descanso	Actividades de forrajeo

1. El primer momento de observación del día se programó durante el suministro de comida por la parcela y la posterior gestión del espacio por parte de las macacas; se debía evaluar el número de interacciones que se daban entre ellas en la zona A (Figura 6). Los días en que las condiciones meteorológicas no lo permitían, se suministraba el alimento en la parte interior (Zona B) y el registro se hacía desde dentro del recinto (Tabla 2).



Figura 6. Observación durante el suministro de comida en la parte exterior de la instalación. Autoría propia.

2. El segundo momento de observación de la mañana se estableció durante el reparto de ítems ya que son un recurso muy valorado por ellas, puesto que es un elemento manipulativo que no presenta repetitividad, para el que se necesita emplear la propiocepción y favorece el desarrollo cognitivo, lo que lo hace muy atractivo. En este caso la observación se realizó desde la zona C (Tabla 2), donde se puede visualizar toda la parcela y los movimientos de las macacas (Figura 7).



Figura 7. Observación durante el reparto de ítems desde la plataforma exterior. Autoría propia.

3. El tiempo en el que las macacas se mantienen inactivas de forma natural y que coincide con un patrón de conducta propio de la especie, no se realizaron observaciones.
4. Por las tardes acudimos al mirador de la zona D (Tabla 2) dispuesto para los visitantes del parque para observar el comportamiento de las macacas, que principalmente se encontraban realizando actividades de forrajeo. En esos momentos, ya habían pasado horas desde las observaciones matinales y el reparto de ítems, por lo que resultaba un momento perfecto para valorar sus relaciones afiliativas, una vez cumplidas las rutinas de alimentación, juego y descanso.

Realizamos este protocolo de observación de 5 horas al día, durante cuatro semanas, obteniendo datos de un total de 100 horas de observación.

El protocolo de estudio se diseñó de forma flexible y con todas las reservas necesarias para ir modificándolo según cómo se comportase el grupo ya que sabíamos que habría una fase de duelo y otra de rejerarquización, pero no la duración ni las características de cada una de ellas. Finalmente, el trabajo de campo se realizó en distintas fases del proceso, por lo que los tiempos de observación resultaron divididos en varias etapas:

- **Inicio del proceso:** fallecimiento de la líder el 9 de octubre de 2024.
- **Instauración del duelo:** a partir del fallecimiento. Los datos de los dos meses posteriores a la muerte de la líder, octubre y noviembre de 2024, fueron recogidos y aportados por los trabajadores del centro.
- **Proceso de duelo:** desde noviembre hasta marzo de 2025. Durante esta etapa, las macacas seguían su proceso y no se consideró la recogida de datos ya que, como se comentará más adelante, apenas mostraron interacciones entre ellas, lo que es una característica fundamental del proceso de duelo.

- **Fase de rejerarquización:** se desarrolló de marzo a abril de 2025, tiempo durante el cual se realizaron las observaciones personales. Estas tuvieron como fecha de finalización el 18 de abril debido a que, a través de nuestra interpretación de lo observado, se detectaron comportamientos asociados a la existencia de un nuevo liderazgo.
- **Consolidación de la jerarquía:** durante los meses de mayo y junio. Dejamos un lapso de tiempo de casi dos meses sin hacer observaciones ya que, tras el establecimiento de la líder, la jerarquía debía consolidarse para poder ser confirmada.
- **Constatación de la jerarquía:** la recogida de datos necesaria para la confirmación final fue realizada durante la semana del 9 al 15 junio de 2025.

2.3.2. Evaluación de las conductas

Las macacas emplean una considerable parte de su tiempo en el mantenimiento de sus relaciones sociales, ya sea para la competencia o para la cooperación en la adquisición de recursos. Para el estudio de una estructura social de primates, las interacciones entre individuos se consideran elementos básicos y las direcciones de estas van a influir en las relaciones que se formen en un grupo; por lo tanto, las interacciones pueden diferir según las relaciones que los participantes tengan entre sí. Además, la estabilidad de una relación debe considerarse dinámica, ya que cada interacción se ve afectada por otras previas, por la edad, el sexo, el parentesco o el rango social (Hinde, 1976).

Para este estudio nos centramos en las interacciones derivadas del rango social, es decir, para un grupo social estructurado jerárquicamente donde las relaciones sociales que se establecen van a estar determinadas por la dominancia, y ocurren mediante lo que se denominan conductas afiliativas y conductas agonísticas.

Las conductas afiliativas desempeñan un papel fundamental en la estabilización y fortalecimiento de vínculos sociales entre los individuos de un grupo (Wu et al., 2021) y son esenciales para el mantenimiento de la estructura social en primates gracias a la reducción de la competencia debido al aumento de la probabilidad de acceso a recursos o la reducción de las tensiones sociales tras un conflicto (Mitani & Watts, 2001).

Las conductas agonísticas se relacionan con la lucha y la oposición, por tanto, con jerarquía y el estatus social, donde los individuos de mayor rango suelen participar como iniciadores de interacciones dirigidas hacia los de menor rango (Sapolsky, 2005). Estas conductas son fundamentales para la formación y el mantenimiento de una estructura estable del grupo, en el sentido de determinar el liderazgo, resolver conflictos o evitar agresiones excesivas (Jorge & Collaço, 2008).

Así pues, las conductas que se han considerado para la realización de este estudio se recogen de manera resumida en la Tabla 3.

Tabla 3. Conductas afiliativas y agonísticas valoradas.

Afiliativas	
- Allo-grooming	Comportamiento de acicalamiento de un individuo sobre el cuerpo de otro que normalmente es de mayor rango que el que lo realiza. Habitualmente se da como consuelo para aliviar el estrés del receptor. Esta conducta desempeña un papel fundamental en la construcción y fortalecimiento de vínculos sociales (Wu et al., 2021). Ver figura 8A.
- Lip smaking	Definido como la apertura y el cierre rápidos de la boca y labios que promueve el inicio de interacciones afiliativas y de tolerancia entre individuos. Suele asociarse con la conducta de allo-grooming (Fedurek et al., 2015).
- Vocalizaciones	Cuando un individuo inicia una vocalización y otro individuo responde con otra.
- Acercamientos	Compartir la comida y la mutua tolerancia en los sitios de forrajeo, con una distancia entre individuos igual o inferior a un metro. Ver figura 8B.
- Alianzas	Se producen cuando un animal empieza un comportamiento agonístico hacia otro y recibe la cooperación de un tercero.
Agonísticas*	
- Desplazamientos	Cuando un individuo se acerca sin provocación a otro y este se aleja simultáneamente (Thierry et al. 2000).
- Amenazas	Expresiones faciales —levantar las cejas (Figura 8C), enseñar los dientes o fijar la mirada en un individuo (Figura 8D)—vocalizaciones y movimientos provocadores, tales como el acercamiento rápido hacia un individuo.
- Persecuciones	Movimientos rápidos y bruscos hacia un individuo, acompañados o no de vocalizaciones.
- Agresiones	Contactos físicos más o menos violentos, tales como mordiscos, manotazos, arañazos o empujones.

* Modificado de De Waal et al. (1976)



Figura 8. Ejemplos de conductas afiliativas y agonísticas observadas durante el estudio. Autoría propia.

2.3.3. Catalogación de la jerarquía

Como se comentará más adelante, en la jerarquía existen una serie de rangos, cada uno de ellos con una posición y un significado dentro del grupo, y que son asumidos por los diferentes individuos de la población. Esto es muy importante ya que los animales deben reconocer el estatus de sus compañeros y actuar en consecuencia (De Waal, et al., 1976), es decir, deben asumir el rango de cada individuo y elegir a aquellos con los que formar alianzas o vínculos; esto es un punto clave en la estabilización de la jerarquía.

Para reconocer la posición que ocupa cada individuo, se puede valorar el papel que adoptan en diferentes situaciones. Por ejemplo, durante la alimentación, los individuos de mayor rango se encuentran en una posición central respecto al grupo, los de rango medio en el medio y los de bajo rango en la periferia. En cambio, cuando se producen movimientos o conflictos, los de mayor rango ocupan la primera línea y el resto del grupo se sitúa por detrás (Karimullah et al. 2011).

Según Sosa (2016), los individuos centrales juegan un papel muy importante en la cohesión del grupo, identificarlos correctamente puede permitir conocer mejor como se configura una estructura social. Además, en las sociedades jerárquicas la dominancia puede verse influenciada por el papel de uno o varios colíderes y resultar modificada por alianzas bien definidas (Giacoma & Masseri, 1992). Por lo tanto, es importante identificar, en primer lugar, a los individuos que presentan una posición más central en el grupo y después los patrones de interacción que se dan entre estos y el resto según sus posiciones y roles.

De acuerdo con el modelo de Seyfarth (1977), las interacciones sociales afiliativas, especialmente el allo-grooming, se organizan en función de la jerarquía y de los beneficios sociales entre individuos, prefiriendo acicalar a los de mayor rango ya que son aliados más valiosos, ya sea por protección o por acceso a los recursos. De la misma manera, los individuos de alto rango reciben más conductas afiliativas de las que pueden devolver, por lo que elegirán hacia quién serán recíprocas.

Este modelo fue ampliado por Kurland (1977) y Silk (1982, 2002) para incluir las conductas agonísticas y las alianzas; de esta manera se observa que los individuos de alto rango tienen mayor capacidad de influir en conflictos, por lo que los de menor rango realizan conductas afiliativas hacia a ellos como salvaguarda para recibir apoyo en las agonísticas. Extrapolado al allo-grooming, si un individuo de bajo rango acicala a uno de alto rango, quizás no sea agredido por este o incluso le brinde apoyo si es atacado. Estos modelos ponen de manifiesto que las interacciones afiliativas y agonísticas pueden entenderse como una estrategia adaptativa dentro de un sistema social jerárquico.

De acuerdo con lo expuesto, en un grupo de *Macaca fascicularis* consolidado donde solo existen hembras, se pueden observar los siguientes rangos en la jerarquía:

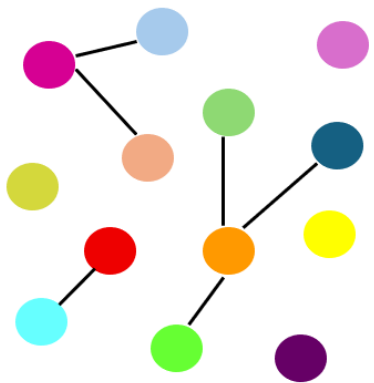
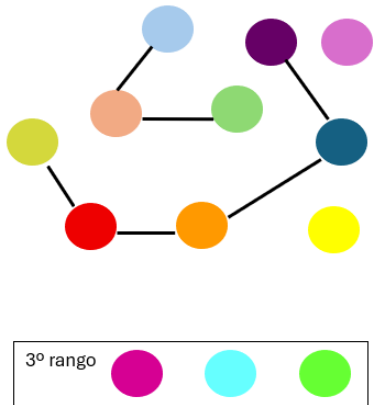
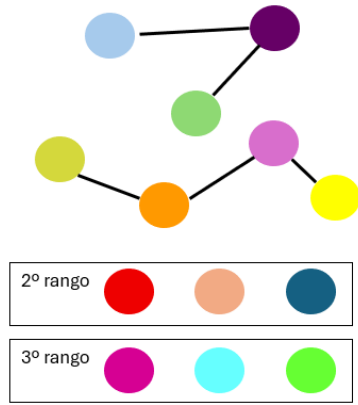
- **Líder:** representa la máxima autoridad dentro del grupo, por lo que tiene acceso a una mayor cantidad y calidad de recursos, y realiza la toma de decisiones respecto al grupo. Suele ser fácilmente reconocible ya que acostumbra a recibir un elevado número de conductas afiliativas y ninguna o pocas conductas agonísticas (Sosa, 2016). Por el contrario, será la iniciadora de múltiples conductas agonísticas, debido a que hay un mayor número de individuos de menor rango hacia quienes debe hacer prevalecer el suyo (Tokuda & Jensen, 1969; Sosa, 2016) y porque deberá intervenir en conflictos para resolverlos o apoyar a una de las partes (De Waal & Roosmalen, 1979; Seyfarth & Cheney, 1984; De Waal, 1997; Sosa, 2016); por todo ello desempeña un papel fundamental en el mantenimiento del equilibrio social del grupo.
- **Colíder:** pueden ser una o dos individuos siendo la de mayor rango elegida por la líder; desarrollan el papel de ejecutoras respecto a las decisiones tomadas por ella, por lo que también van a tener un número elevado de conductas agonísticas, aunque no tantas como la líder. Por este motivo y por recibir conductas afiliativas de la mayoría de los miembros del grupo, excepto de la líder, suelen ser fácilmente reconocibles. Además, exhiben una gran presencia por su paso firme y llevan la cola levantada (Thierry et al., 2004)
- **Primer, segundo y tercer rango:** estos rangos se consolidan a través de la creación de vínculos o alianzas entre las individuos. Las de rango medio son las más activas respecto al allo-grooming, tratando de captar la atención de las de mayor rango, y siendo aceptadas

por las de menor rango (Seyfarth, 1977). Por su parte las de bajo rango van a ser iniciadoras de un número elevado de conductas afiliativas que no van a tener reciprocidad y por contra van a recibir un mayor número de conductas agonísticas. Se reconocen ya que son propensas a huir y evitar confrontaciones utilizando expresiones faciales — exhibición de dientes y retracción de los labios— y reconociendo su menor estatus de dominancia en relación con los individuos de mayor rango (Thierry et al., 2004).

Existen excepciones a la norma que establece que, aunque inicialmente dos individuos del mismo rango deberían tener el mismo número de interacciones agonísticas, la realidad es que debido a las funciones específicas que se desempeñan dentro del grupo, el recuento de interacciones puede verse modificado. Estas excepciones implican la función de seguridad respecto al grupo y la función de coliderazgo ejecutora; en ambas circunstancias el número de interacciones sociales va a incrementarse. Es muy importante conocer estos aspectos ya que nos van a dar mucha información acerca del comportamiento observado y la connotación que le podamos llegar a dar.

Respecto al proceso de rejerarquización tras la muerte de una líder en un grupo de hembras, se sabe que existe porque ha sucedido con anterioridad en el grupo de macacas de Marcelle Natureza. Sin embargo, no es exactamente el mismo procedimiento que está descrito en la naturaleza ya que en las especies con jerarquías matrilineales los rangos sociales son transmitidos de madres a hijas (Kawamura, 1958), por lo que se desconoce con exactitud cómo se desarrolla este proceso, aunque sí se sabe cómo se reorganiza la jerarquía al juntar individuos de grupos diferentes. Un estudio realizado con gorilas por Less et al. (2010) demostró que existe un periodo de transición en los grupos tras la muerte de un individuo de alto rango, con un aumento de conductas agonísticas hasta llegar a la estabilidad social. En otro estudio con *Macaca fuscata* (Anderson et al., 2016) se juntaron individuos de dos grupos diferentes, observando que las interacciones agonísticas de las hembras del grupo y su posterior resolución se utilizan para la construcción de las jerarquías de dominancia, y el desarrollo de alianzas para poder alcanzar un rango social más elevado. De esta manera, si una individuo realiza una conducta agonística hacia otra y ésta demuestra sumisión, la primera “gana” la interacción y conquistará una posición superior a la de la sumisa. Además, la “derrota” no solo modifica las probabilidades de ganar con esa misma oponente en otras ocasiones, sino que también va a afectar a las probabilidades de ganar contra otras individuos (Franz et al., 2015).

Siguiendo esta idea y de acuerdo con el patrón de rejerarquización anteriormente observado en este mismo grupo de macacas, nuestras observaciones van a ir dirigidas a valorar si el establecimiento de las diferentes categorías se rige por las dinámicas recogidas en la Figura 9:

SITUACIÓN GRÁFICA	DESCRIPCIÓN DEL PROCESO
	<p>Inicialmente disponemos a todas las individuos del grupo sin un orden jerárquico establecido, donde vamos a observar interacciones afiliativas y agonísticas entre ellas.</p>
	<p>Las que no presenten interacciones afiliativas, adopten una posición sumisa o pierdan los sucesivos enfrentamientos, van a posicionarse en el tercer rango, siguiendo un orden dentro del mismo. Por su parte, las dominantes o ganadoras deben seguir relacionándose para definir su rango.</p>
	<p>Con el tercer rango instaurado, se repite el mismo proceso para establecer el segundo y el primer rango.</p>

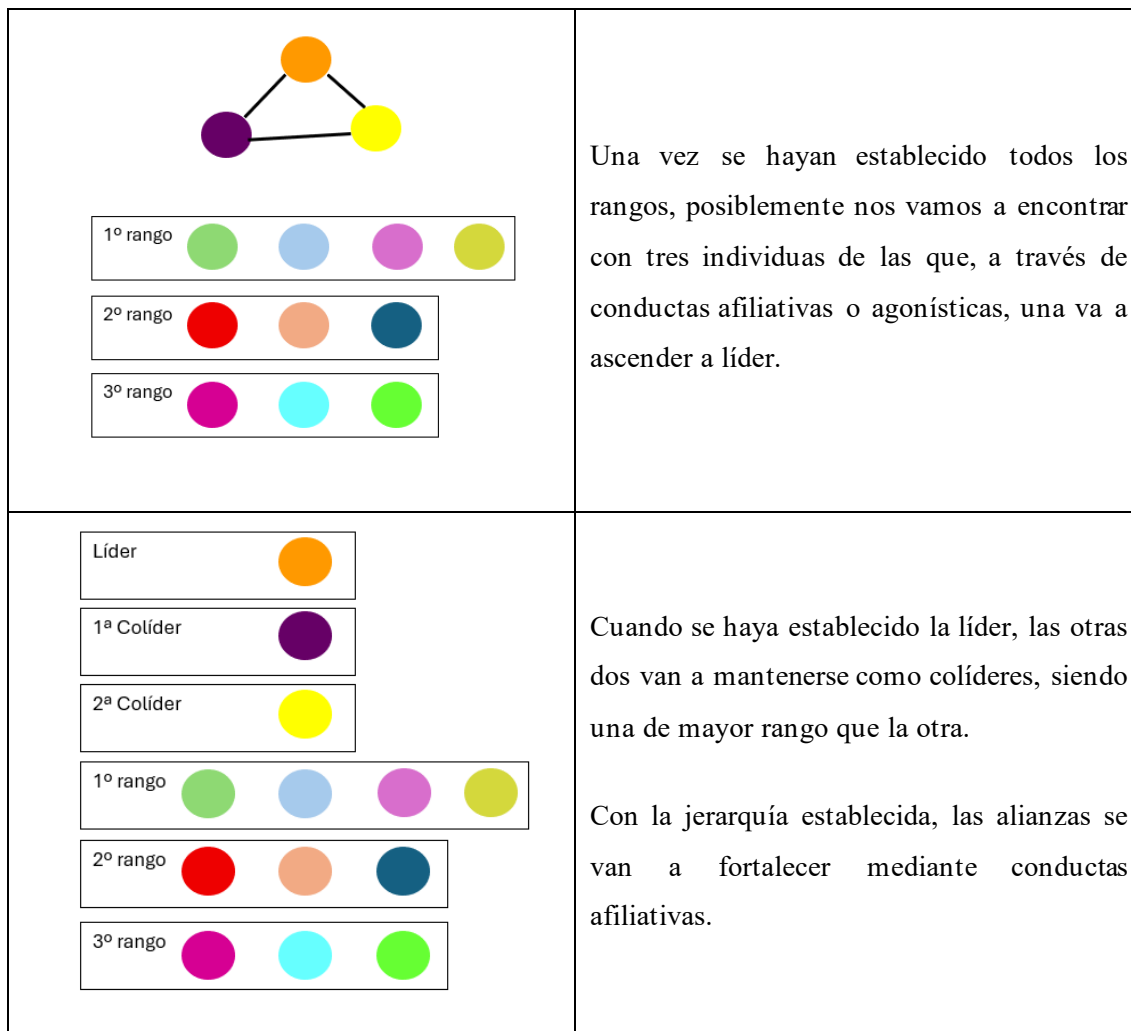


Figura 9. Esquematación de las distintas fases del proceso de rejerarquización. Autoría propia.

Los rangos de dominancia se relacionan directamente con el allo-grooming, las amenazas y la proximidad con otros individuos (Singh et al. 1992), por lo que estos comportamientos son determinantes para lograr establecer una jerarquía, resultando en un proceso social muy complejo.

Los estudios con primates de Landau (1951) y Singh et al. (2003) desarrollan unas fórmulas que permiten definir la jerarquía de un grupo a partir de las conductas observadas, de manera que los individuos con un mayor número de enfrentamientos ganados –conductas agonísticas– son individuos más dominantes o de mayor rango jerárquico, mientras que los individuos con un valor numérico más pequeño son de menor rango, es decir, los individuos de bajo rango van a recibir un mayor número de conductas agonísticas (Mármol, 2020). Respecto a las conductas afiliativas ocurre a la inversa, ya que los que reciban un mayor número de estas serán los de mayor rango (Seyfarth, 1977).

Sin embargo, estas fórmulas se basan en datos recogidos a partir de estudios que no son equivalentes al nuestro. Hemos intentado encontrar la manera de adaptar estas fórmulas a los

datos recogidos y hemos obtenido una simplificación que nos permite establecer una jerarquía basada en los mismos principios: con los datos recogidos en junio, se realiza el sumatorio de las conductas recibidas por cada macaca, y ordenando las conductas afiliativas de mayor a menor y las conductas agonísticas de menor a mayor, es posible observar las diferencias de dominancia entre individuos y establecer un rango jerárquico aproximado para cada una teniendo en cuenta sus personalidades —que serán valoradas más adelante en este trabajo—. Además, valorando las interacciones que presenta cada macaca y relacionándolas con quienes las realizan, también podemos obtener información sobre el rango de cada una debido a que, por regla general, los individuos se relacionan con otros de rango similar (Alvarez, 1975).

2.3.4. Recogida de datos

Los datos de las conductas observadas se recogieron en dos tablas de elaboración propia, correspondientes a las conductas afiliativas y las agonísticas, donde los nombres de las macacas fueron ordenados alfabéticamente y se colocaron como iniciadoras de las conductas en las filas y como receptoras en las columnas (Figura 10).

Receptor Iniciador	Receptor												
	Asoka	Ayu	Bendel	Djahil	Gili	Kecil	Kripoet	Kyaro	Litari	Moani	Rakus	Riam	Samira
Asoka													
Ayu													
Bendel													
Djahil													
Gili													
Kecil													
Kripoet													
Kyaro													
Litari													
Moani													
Rakus													
Riam													
Samira													

Figura 10. Ejemplo de tabla para la recogida de datos. Autoría propia.

Cada semana de observaciones se iniciaba una nueva hoja desde cero para poder hacer comparaciones sobre las conductas, y cada una de estas se contabilizaba como 1, sin diferenciar su magnitud, y tanto si era afiliativa como agonística.

Para el posterior tratamiento de datos, a cada macaca se le asignó un número del 0 al 12:

- | | | |
|------------|-------------|-------------|
| 0 – ASOKA | 5 – KECIL | 9 – MOANI |
| 1 – AYU | 6 – KRIPOET | 10 – RAKUS |
| 2 – BENDEL | 7 – KYARO | 11 – RIAM |
| 3 – DJAHIL | 8 – LITARI | 12 – SAMIRA |
| 4 – GILI | | |

Sin embargo, para mayor claridad en la explicación posterior de los resultados y los gráficos que se van a formar, aunque la aplicación funciona con la asignación de números a cada uno de los

individuos que participan en el análisis, nos ha parecido más fácil de seguir en la lectura del trabajo trasladar esta numeración a los nombres concretos de las macacas que representan cada interacción, ya que a la hora de hablar de ellas en la discusión será más representativo hacerlo así que como asignación numérica. Además, al tratarse de un estudio comportamental nos parece más adecuado singularizarlas por su nombre e individualizar la implicación de sus comportamientos, el papel que juegan dentro del grupo y las personalidades que posteriormente serán evaluadas. Así pues, tanto a lo largo de la discusión como en los gráficos, nos vamos a referir a ellas con sus nombres.

2.3.5. Tratamiento de datos

El análisis de redes sociales (ARS) es un tipo de estudio utilizado para explorar sistemas complejos como las sociedades animales, donde se ha utilizado para examinar la posición y el rol de los miembros de un grupo, así como los patrones de interacción entre individuos (Sueur et al., 2011; Sosa, 2016). De esta manera, a través de valores cuantitativos, podemos interpretar comportamientos observados y obtener una estructura social.

La aplicación Gephi es una herramienta de análisis de redes que se utiliza para ayudar a comprender las relaciones a partir de datos numéricos que, visualizados como un gráfico o un mapa de enlaces, permite analizar y cuantificar las conexiones para revelar patrones y tendencias subyacentes de forma intuitiva. Por ejemplo, se pueden diseñar enlaces para visualizar la frecuencia de las interacciones entre individuos en una red social (<https://ars-uns.blogspot.com/>)¹.

Los datos recogidos de las observaciones se trasladan a una hoja de cálculo estandarizada que se sube a la aplicación para que los procese y confeccione gráficos en los que aparecen las interacciones. La aplicación funciona de manera que a cada individuo se le asigna un número denominado NODO, que será identificado de la misma manera para todos los gráficos, tanto si se trata de una iniciadora o de una receptora de las conductas. Para el diseño del gráfico de las interacciones que la aplicación denomina ARISTAS, los datos se dividen en cuatro columnas como se muestra en la Figura 11; al papel protagonista de la individuo que desarrolla la conducta se le asigna la primera columna de origen (SOURCE) y a cada una del resto de individuos que van a recibir las posibles conductas se les asigna la segunda columna de destino (TARGET); seguidamente hay un análisis de la cantidad de interacciones en esa dirección (WEIGHT) y por último se define la naturaleza del tipo de interacción (TYPE) entre cada dos NODOS. Esta última será siempre de tipo directo, ya que las interacciones ocurren unidireccionalmente y se conectan

¹ Este enlace resulta bloqueado por el protocolo de seguridad de la WiFi eduroam, pero no supone riesgo.

directamente entre las individuos. Se realizarán unas ARISTAS para las conductas afiliativas y otras para las agonísticas.

El resultado de este análisis se refleja en un gráfico que se denomina sociograma, como los que se muestran en las figuras del siguiente epígrafe.

SOURCE	TARGET	WEIGHT	TYPE
0	1	1	DIRECTED
0	2	5	DIRECTED
0	3	2	DIRECTED
0	4	3	DIRECTED
0	5	3	DIRECTED
0	6	1	DIRECTED
0	7	4	DIRECTED
0	8	5	DIRECTED
0	9	11	DIRECTED
0	10	9	DIRECTED
0	11	3	DIRECTED
0	12	2	DIRECTED

Figura 11. Ejemplo de ARISTAS afiliativas de Asoka (0). Autoría propia.

En cada gráfico obtenido, vamos a observar una especie de esfera constituida por flechas que enlazan distintos puntos de conexión. Para poder interpretarlo correctamente debemos tener en cuenta una serie de consideraciones:

- Flechas: que nos van a indicar la dirección de las conductas.
- Grosor de línea: refleja la cantidad de conductas realizadas por una macaca en concreto, de tal manera que cuanto más gruesa sea, más conductas ha realizado.
- Puntos de enlace entre flechas: estos hacen referencia a cada individuo del grupo.
- Distribución: en el centro vamos a observar a las individuos que generan más interacciones y en la periferia a las menos conectadas.
- Colores: para que sea más visible y hacer una diferenciación de las conductas, a las afiliativas se les ha asignado el color verde y a las agonísticas el color rojo.

3. RESULTADOS

Como se ha comentado en el subepígrafe 2.3.1., los registros de los que disponemos y, por lo tanto, los resultados, se van a dividir en tres fases: duelo, rejerarquización y consolidación de la jerarquía.

A continuación, se aportan los datos obtenidos en las diferentes fases y el resultado que la aplicación Gephi de análisis de redes proporciona para cada tipo de interacción: afiliativas (verde) y agonísticas (rojo). Las interpretaciones a que nos lleva el análisis de los datos y las gráficas, serán consideradas en el apartado de discusión y conclusiones.

3.1. Fase de duelo

Registros obtenidos durante octubre y noviembre de 2024 (Tabla 4):

Tabla 4. Recuento de interacciones de los meses de octubre y noviembre.

	Conductas afiliativas	Conductas agonísticas	Total de interacciones
Octubre	83	114	197
Noviembre	19	68	87
Total	102	182	284

A partir de esta tabla, con la suma de los resultados obtenidos de las dos primeras columnas y analizados mediante la aplicación Gephi, se obtienen dos gráficas relativas al tipo de interacciones que se dieron inmediatamente después del fallecimiento de la líder (Figura 12).

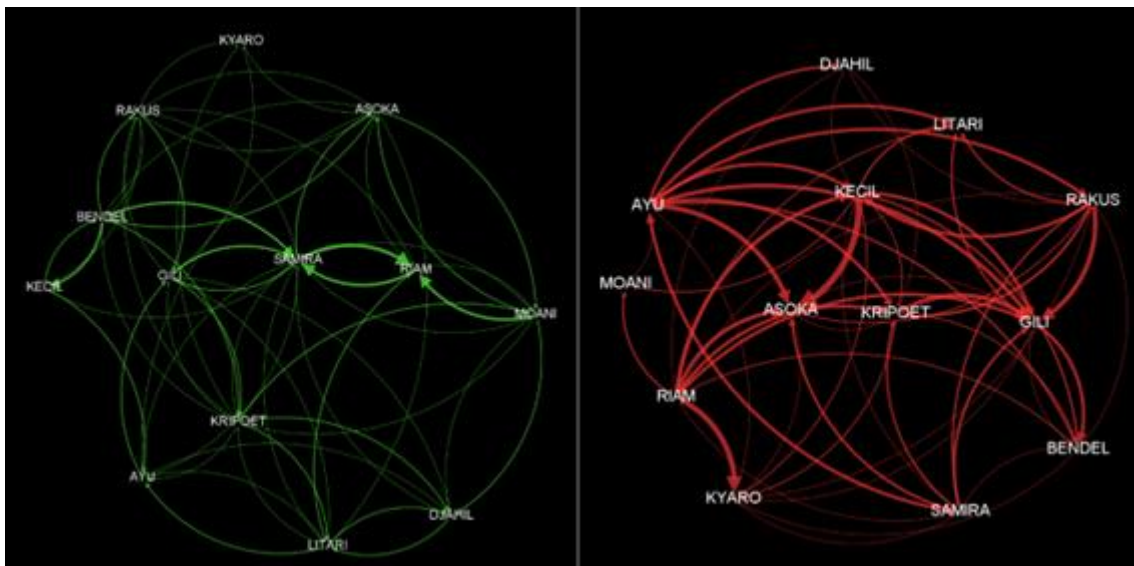


Figura 12. Imágenes generadas por Gephi a través del recuento de interacciones afiliativas (verde) y agonísticas (rojo) de octubre y noviembre. Autoría propia.

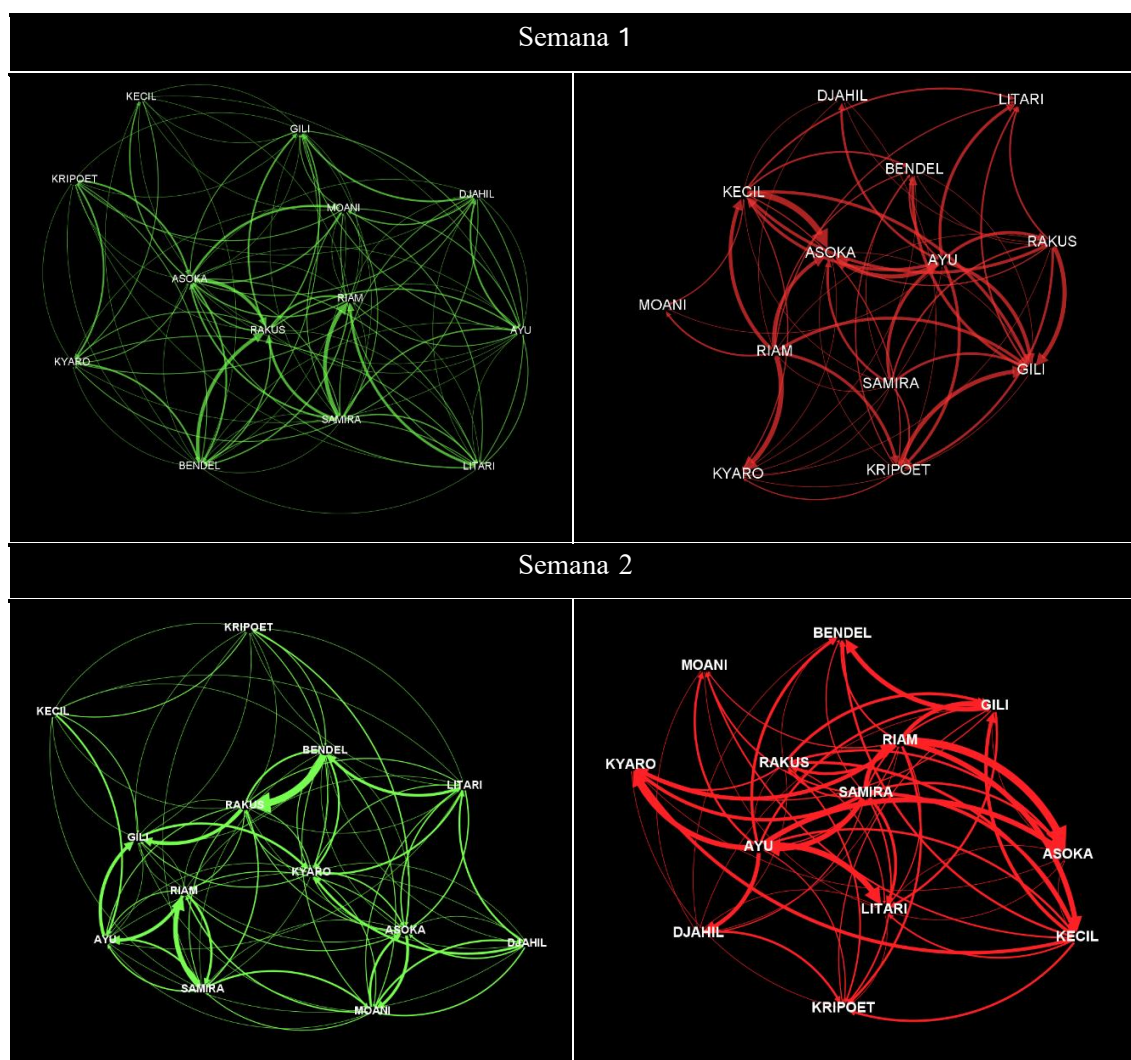
3.2. Fase de rejerarquización

Registros obtenidos durante marzo y abril de 2025 (Tabla 5):

Tabla 5. Recuento de interacciones de los meses de marzo y abril.

	Conductas afiliativas	Conductas agonísticas	Total de interacciones
Semana 1	212	355	567
Semana 2	219	247	466
Semana 3	363	320	683
Semana 4	271	496	767
Total	1065	1418	2483

La siguiente forma de presentación de los gráficos, no nos permite individualizar a cada una de las macacas, pero sí observar la tendencia y las modificaciones de conductas durante las cuatro semanas, pudiendo así analizar la evolución y el cambio del comportamiento del grupo a lo largo de esta fase y en comparación con la anterior (Figura 13).



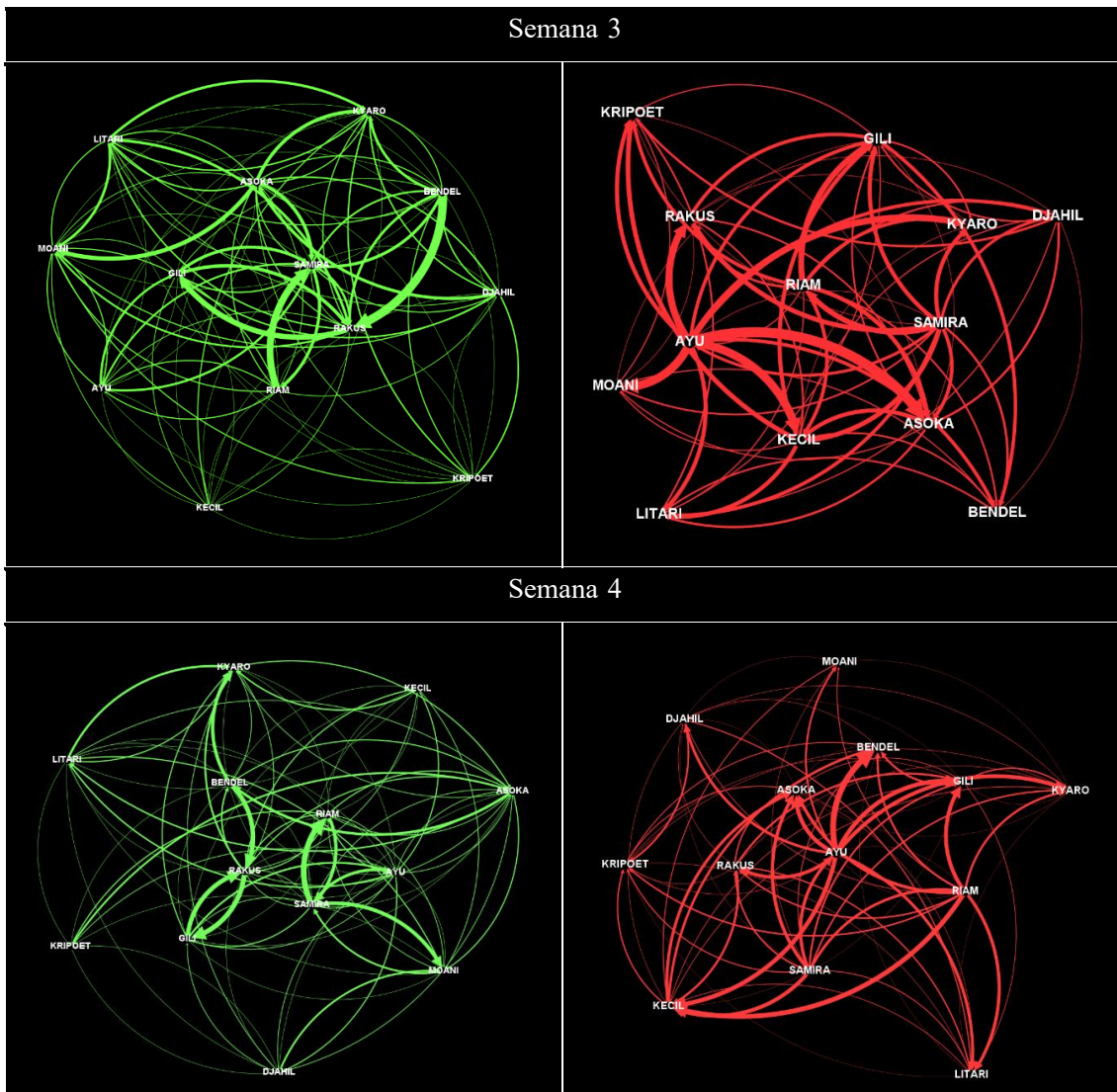


Figura 13. Imágenes generadas por Gephi a través del recuento de interacciones afiliativas (verde) y agonísticas (rojo) de marzo y abril. Autoría propia.

3.3. Consolidación de la jerarquía

Registros obtenidos durante la semana del 9 al 15 de junio de 2025 (Tabla 6):

Tabla 6. Recuento de interacciones de junio.

	Conductas afiliativas	Conductas agonísticas	Total de interacciones
Total	351	463	814

A través del recuento de interacciones observado durante esta semana indicados en las dos primeras columnas, y analizados mediante la aplicación Gephi, se obtienen las gráficas relativas al tipo de interacciones que revelan la consolidación del cambio (Figura 14).

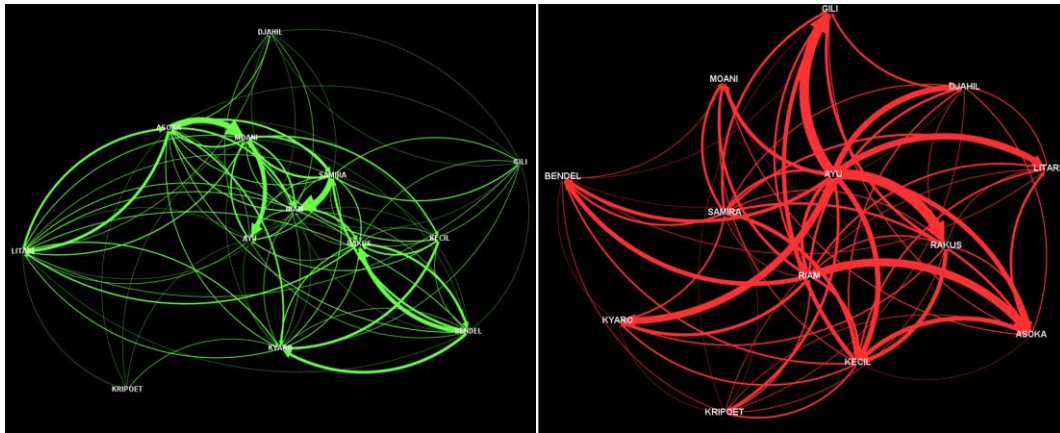


Figura 14. Imágenes generadas por Gephi a través del recuento de interacciones afiliativas (verde) y agonísticas (rojo) de junio. Autoría propia.

Teniendo en consideración los sumatorios de las conductas afiliativas y agonísticas, podemos estimar la jerarquía que se resume en la Tabla 7:

Tabla 7. Recuento de interacciones afiliativas y agonísticas recibidas por cada macaca.

RANGOS	NOMBRE	Σ AFILIATIVOS	Σ AGONÍSTICOS
LÍDER	Riam	49	0
COLIDER	Samira	37	2
	Ayu	33	17
1° RANGO	Moani	46	35
	Rakus	40	36
	Kyaro	42	44
2° RANGO	Bendel	18	43
	Kecil	11	47
	Djahil	4	33
3° RANGO	Litari	31	48
	Asoka	33	66
	Gili	7	71
	Kripoet	0	22

Esta forma de considerar el establecimiento de la jerarquía es simplemente una observación preliminar y representa un intento de evaluación parecida a las fórmulas contrastadas por otros autores tal como se comentó en el epígrafe anterior. Parece que puede haber una coincidencia razonable ya que concuerda en su mayor parte con la interpretación de las observaciones realizadas en este periodo, pero es necesaria una mayor validación y ser aplicada en el diseño de otros estudios con la posibilidad de recoger más datos.

Por este motivo y tras evaluar los comportamientos de cada macaca individualmente, la jerarquía respecto al cálculo anterior ha sido levemente modificada, resultando en la pirámide jerárquica que conforma la Figura 15:

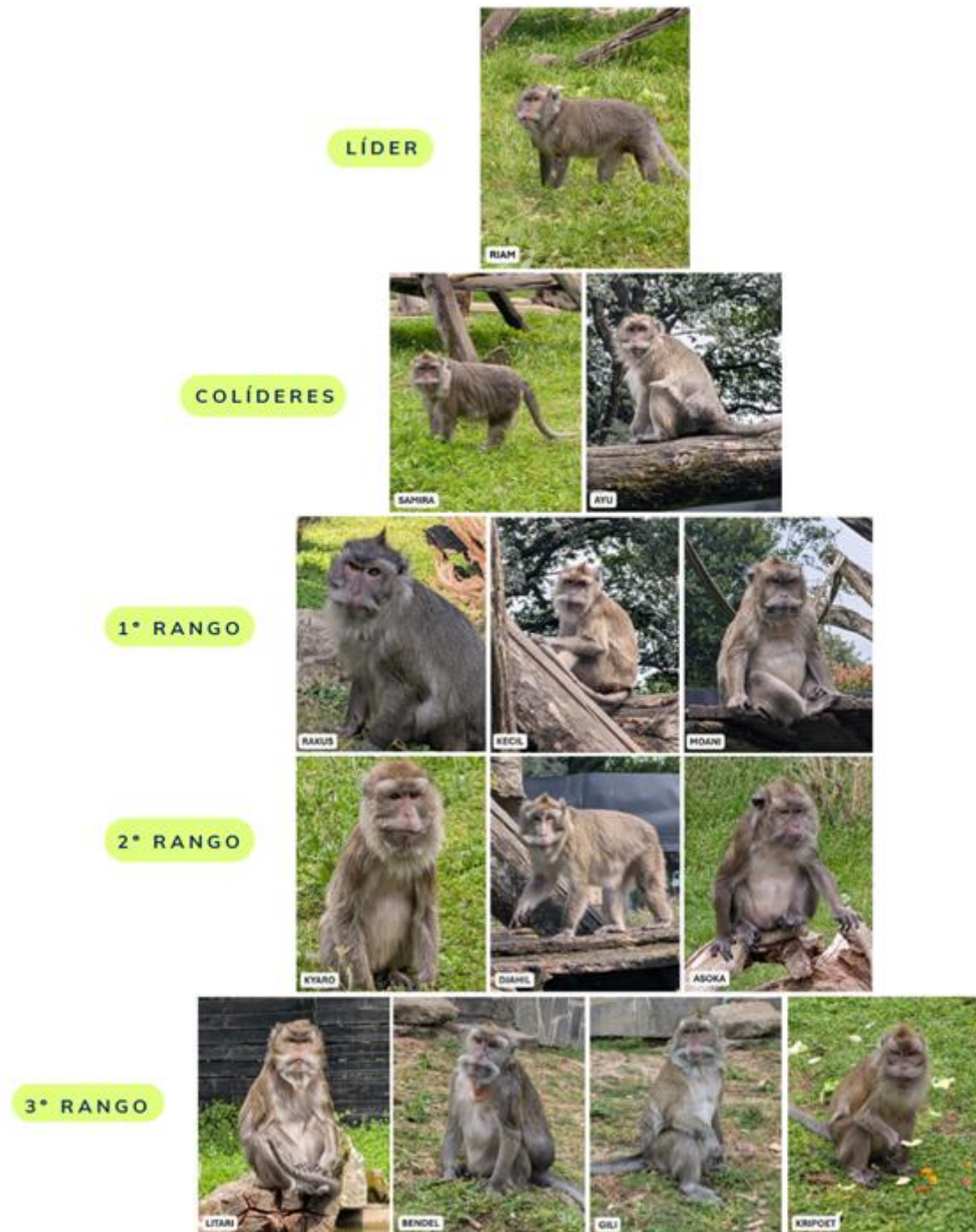


Figura 15. Estructura final de la jerarquía. Autoría propia.

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este estudio, a través del establecimiento de un protocolo observacional flexible, se han podido analizar tres fases o etapas decisivas para la estabilización de un grupo de macacas cangrejas tras la pérdida de su líder: duelo, rejerarquización y consolidación de la jerarquía, con diferencias notables entre ellas. Se ha observado la tendencia del grupo y las modificaciones en las conductas a través del tiempo, pudiendo valorar el cambio del comportamiento de cada macaca y la influencia que tienen los vínculos creados entre ellas, así como el papel que ha jugado la personalidad de cada una en el establecimiento de los rangos sociales.

En primer lugar, durante la fase de duelo pudimos constatar cómo el número de interacciones sociales a nivel del grupo experimentó una disminución respecto a las interacciones registradas en las otras etapas, llegando a producirse casi una ausencia absoluta. De Waal (2009) expone que el comportamiento de duelo expresado por diferentes primates no es instantáneo ni breve, pudiendo observarse modificaciones de conducta durante días y semanas; nuestro grupo de estudio ha desarrollado este comportamiento desde el fallecimiento de la líder en octubre de 2024 y hasta marzo de 2025, lo que supone casi seis meses de cambios evidentes manifestados como reducción de la actividad de las macacas y aislamiento social generalizado, lo que se constituyó como la principal característica de esta fase. Este hecho puede verse mediante los gráficos generados por Gephi: en ellos se muestran los trazos notablemente más ligeros y no se reconocen vínculos marcados entre las integrantes del grupo (Figura 12). De esta manera, la diferenciación entre etapas fue fácil, ya que el número de interacciones aumentó súbitamente con el inicio de la siguiente.

En segundo lugar, durante la etapa de rejerarquización, pudimos observar un aumento paulatino del número de interacciones semana tras semana y, al evaluar los gráficos de las conductas agonísticas, descubrimos que fueron tres macacas en concreto – Riam, Samira y Ayu – quienes habían protagonizado la mayoría de éstas (Figura 13). Desde el inicio del proceso, mantuvieron una actitud de dominancia hacia las otras integrantes del grupo, de las que algunas de ellas optaron por permanecer al margen; otras, sin embargo, pese a que aparentemente pertenecían a un rango bajo, tras la evaluación de las conductas afiliativas y agonísticas, mostraron conductas algo desafiantes, lo que finalmente les supuso quedar en una posición más periférica en la jerarquía final. Tokuda K. & Jensen G. (1969) estudiaron los factores que determinan la dominancia y mencionan intentos fallidos de insurgencia, es decir, insubordinación por parte de individuos de la población hacia otros de mayor rango con consecuencias como desplazamientos de estatus, agresión o aislamiento.

El ejemplo perfecto es el de Gili que, por las afiliaciones que demostraba, encajaba dentro de un rango medio. Sin embargo, presentó una actitud desafiante durante todo el proceso, incumpliendo la subordinación correspondiente al rango jerárquico al que pertenecía, lo que desembocó en un aumento de conductas agonísticas dirigidas hacia ella. Cuando en junio volvimos a evaluar la jerarquía establecida, observamos que, además de haber bajado de rango, había quedado totalmente desplazada, incluso perdiendo los vínculos afiliativos que en su momento había formado.

Thierry et al. (2004) defienden que las diferencias de personalidad entre los individuos de un grupo también pueden tener una influencia importante en los tipos de comportamiento que se observan en el conjunto y, como consecuencia, en la organización de éste. Esto nos llevó a valorar la personalidad de las macacas, observando que quienes no tienen una personalidad particularmente sumisa, pero han quedado en un rango jerárquico inferior, cabe suponer que han aceptado en cierto modo su papel de bajo rango en la nueva estructura.

Gracias a la aceptación del rol de cada una, ya sea porque ocupen un alto rango o porque queden relegadas a uno bajo, todo el proceso se ha resuelto sin violencia, situación radicalmente distinta a la observada con anterioridad. Por lo tanto, cabe considerar que la personalidad de cada macaca puede llegar a ser un beneficio individual en la adquisición de una posición dentro del grupo, pero también un beneficio colectivo por la capacidad de aceptación del papel que representa cada una. Esta posibilidad es interesante de cara a la realización de estudios sobre la construcción de una sociedad estable, pudiendo suponer una base de análisis para proyectar a sociedades con otras estructuras relacionales.

En esta misma etapa, a través de los gráficos de las conductas afiliativas, pudimos inferir que inicialmente no existía una estructura ni vínculos sociales establecidos, de manera que las interacciones entre las integrantes del grupo no seguían un patrón definido; al final de esta fase, sin embargo, resultó evidente que algunas macacas presentaban una posición centralizada respecto al grupo mientras el resto se fue colocando a su alrededor. Este hecho concuerda con el modelo propuesto con Seyfarth (1977), donde las conductas afiliativas se realizan en función de la jerarquía, y van especialmente dirigidas hacia los individuos de mayor rango ya que proporcionan más beneficios sociales.

Siguiendo este modelo, también se ha podido observar la formación de nuevos vínculos que se estructuran según el rango, y de qué manera se han ido fortaleciendo para reforzar la organización jerárquica establecida (Seyfarth & Cheney, 1984); por el contrario, otros se han visto debilitados a causa del propio proceso de rejerarquización, ya que las individuos de bajo rango tendieron a presentar un menor número de conductas afiliativas y quedaron relegadas a una posición más

periférica, factores que disminuyen los vínculos entre individuos por reducción de la integración social, sin que necesariamente se trate de conflictos (Sosa, 2016).

Si analizamos el gráfico de la jerarquía establecida (Figura 14), se puede ver cómo hay individuos que durante el proceso presentaban una posición aparentemente de bajo rango, pero que gracias a los vínculos establecidos con los de rango más alto, pudieron alcanzar una posición más central en el grupo. Tal sería el caso de Moani, cuyas relaciones sociales inicialmente encajaban en un tercer rango, pero gracias a la afiliación con Samira – macaca de muy alto rango jerárquico – llegó a ocupar una posición más alta en la jerarquía final. Este hecho ha sido estudiado por autores como Silk (1982) que demostró que las hembras discriminan entre individuos de diferente estatus y forman alianzas estratégicas; de la misma manera, Giacoma & Messeri (1992) evidenciaron que las alianzas tienen un impacto directo en la estructura jerárquica en un grupo de *Macaca nemestrina*, al observar que ciertas hembras consiguieron una posición jerárquica superior a la esperada gracias al establecimiento de redes de apoyo estables.

En nuestro estudio hemos comprobado cómo la creación de vínculos durante el proceso de rejerarquización puede tener influencia en la adquisición del rango final, donde individuos que no presentan conductas propias de un alto rango, pueden llegar a ocupar una cierta posición y ser respetadas por recibir el apoyo de una macaca con mayor autoridad en el grupo.

En tercer lugar, para el establecimiento final de la jerarquía, no solo se ha valorado el número de conductas recibidas, sino quien las había realizado, ya que ello nos puede indicar a qué rango pertenece un determinado individuo debido a que el conjunto del grupo tiene influencia sobre este (Peláez, 1985). Para reflejar la importancia de este hecho, podemos fijarnos en los casos de Kecil y Bendel quienes, por el recuento de interacciones, inicialmente deberían pertenecer a un rango jerárquico parecido ya que recibieron un total de 47 y 43 conductas agonísticas respectivamente. Tras analizar de quien provenían esas conductas, pudimos ver que los rangos resultaron diferentes. En el caso de Kecil, estas conductas fueron realizadas solo por macacas de muy alto rango jerárquico —Riam, Samira, Ayu y Rakus—; por el contrario, Bendel fue la receptora de conductas de prácticamente de todas las macacas del grupo, excepto de Rakus, con la cual pareció haber formado un vínculo, ya que a mitad del proceso empezaron a presentar un elevado número de interacciones afiliativas en ambas direcciones. En consecuencia, cabe deducir que, un individuo que esté en un rango alto solo recibirá este tipo de conductas de quien esté por encima; en cambio, uno que esté en un rango bajo, podrá recibirlas de cualquiera que ocupe una categoría superior. En este sentido, Singh et al. (2003) enfatizan la importancia de considerar tanto la identidad del emisor como del receptor de una conducta y no solo su frecuencia, ya que quien actúe de forma dominante o sumisa en un conflicto afecta directamente al estatus jerárquico.

A través de las observaciones que se derivan del conocimiento del grupo, así como de relacionar el resultado de las observaciones con la personalidad de cada macaca, Gephi se ha constituido en una herramienta imprescindible para poder hacer el seguimiento y análisis de las interacciones sociales tanto a nivel individual como colectivo de un grupo en transición como el que nos ocupa.

Por otra parte, la interpretación que podemos hacer de las interacciones que aparecen en los gráficos se corresponde con la realidad observada como resultado de la fase de rejerarquización. Muestra de ello puede ser, por ejemplo, la relación que había entre dos hembras de rango parecido, Ayu y Rakus, que se vio alterada por el hecho de que, durante la resolución de un conflicto, una hembra de menor rango con la que una de las protagonistas tenía un vínculo (Bendel), durante este periodo de cambio de roles tuvo una actitud que no fue aceptada y desde ese momento ambas (Rakus y Bendel) quedaron desplazadas por parte de la primera —Ayu—, quien las sometió a un mayor número de conductas agonísticas. Como postula Silk (1992), las relaciones entre individuos pueden estar influenciadas por conflictos previos, y por lo tanto afectar a la estructuración final de la jerarquía. Además, existen estudios sobre cuál es el patrón que sigue el apoyo entre individuos en el caso de existir interacciones agonísticas, habiéndose observado que los macacos tienden a apoyar a aquellos que los han apoyado en el pasado (De Waal & Luttrell, 1988).

Los estudios que hemos encontrado, y pudieran considerarse similares a este, no han podido ser utilizados como referencia absoluta ya que, aun tratándose de la misma especie, las características de las poblaciones eran totalmente diferentes en cuanto a las situaciones sociales, el número de individuos, su género y edad, además de existir relaciones de parentesco entre ellos. Quizá el comportamiento social de nuestro grupo, una población homogénea constituida solo por hembras nacidas en el mismo mes y año se pueda deber más a la pureza de comportamiento de cada individuo, ya que no está influenciado por las relaciones maternofiliales ni las herencias de rango jerárquico, de la misma manera que no existen diferencias de sexo, por lo que el comportamiento reproductivo tampoco va a influir en las conductas desarrolladas. De esta manera, el establecimiento de esta nueva jerarquía parece que pueda obedecer verdaderamente a la personalidad de cada macaca y la manera en que se comportan sin condicionantes sociales preestablecidos.

Además de las tres fases analizadas, para dimensionar correctamente el interés potencial del tema de estudio, debemos remontarnos ocho años atrás cuando falleció la líder del colectivo original que llegó a Marcelle compuesto por diecinueve ejemplares. En aquel momento, para establecer el liderazgo se desarrolló una situación de enfrentamientos físicos de alta intensidad entre las integrantes del grupo durante la fase de rejerarquización.

Las macacas que perduraron tras ese primer periodo violento convivieron durante ocho años más hasta el periodo de estudio actual, y la jerarquía que construyeron se mantuvo estable desde que se instituyó hasta que se deshizo por la desaparición de la líder, donde el comportamiento observado no se parece en absoluto al anterior. En esta ocasión, habiéndose producido cambios análogos por la pérdida de la líder y posterior fase de rejerarquización, la transición se ha llevado a cabo sin que haya habido acciones físicas violentas, sino que lo hicieron de forma pacífica y a través del desarrollo de conductas sociales más complejas: semana tras semana hemos podido observar cómo los cambios se han producido mediante conductas tanto agonísticas como afiliativas, es decir, a través de la dominancia y la creación de vínculos entre individuos.

Debido a este hecho y después del análisis de los comportamientos, no podemos terminar sin dejar constancia de la pregunta que se nos plantea: ¿cómo las componentes de un grupo prácticamente idéntico han podido desarrollar dos comportamientos totalmente opuestos enfrentándose a la misma situación?

En *Macaca fascicularis*, los periodos de aprendizaje social y el desarrollo del lóbulo prefrontal tienen lugar principalmente durante las etapas juveniles y adolescentes del desarrollo. Presentan un pico de la sinaptogénesis entre los 6 meses y los 2 años, seguido por una poda sináptica hasta los 4 años, cuando se alcanza una maduración funcional y estructural. Paralelamente, los periodos de aprendizaje social comienzan en etapas tempranas con la interacción madre-cría, momento crítico en las primeras semanas de vida donde se desarrolla el lenguaje y el reconocimiento de especies. El aprendizaje se intensifica durante la fase juvenil, siendo clave entre los 6 meses y los 4 años de edad, donde experimentan una maduración de habilidades cognitivas y sociales complejas, tales como las normas sociales, la resolución de conflictos o la formación de alianzas (Rakic et al., 1986; Bourgeois & Rakic, 1993; Alvarado et al., 2016). Los animales que no han pasado por este periodo de aprendizaje pueden mostrar déficits severos en cuanto a su comportamiento social, mostrando mayor agresividad o desconocimiento de las normas sociales como el juego o el allo-grooming (Harlow & Suomi, 1971). El aprendizaje posterior se realiza por imitación así como por ensayo y error, convirtiéndolo en un proceso lento que se realiza por la imitación de secuencias de acciones tras observar a otro individuo ejecutar una conducta, y no por un razonamiento explícito (Subiaul et al., 2004). Por lo tanto, los animales con impronta nula o impronta artificial no tienen reconocimiento de especie ni aprendizaje del lenguaje natural que, aunque se puede aprender después, a nivel cerebral esas rutas no están creadas, y será por imitación: aunque cuanto más se repita una conducta, más se va a mejorar el aprendizaje, no significa que haya un entendimiento de este.

Teniendo esto en cuenta, el grupo inicial que llegó hace once años a Marcelle, antes de su fase de adaptación en la fundación AAP, pasaron sus primeros años de vida completamente privadas de

contacto social. Hasta aproximadamente los ocho años, nunca habían convivido en grupo, sino que estaban aisladas individualmente en jaulas sometidas a procedimientos laboratoriales y en contacto directo con humanos, por lo que tuvieron que aprender a relacionarse las unas con las otras ya en un estadio adulto con su correspondiente déficit de entendimiento.

Además, en el liderazgo del periodo anterior había una individuo con el rol de colíder que presentaba un comportamiento extremadamente violento hacia las otras integrantes del grupo. La noche siguiente al fallecimiento de la líder, hubo una agresión de alta intensidad por un número indeterminado de macacas que derivó en la muerte de esta colíder. Posteriormente se desarrolló el proceso normal de duelo y su posterior rejerarquización, el cual presentó un carácter rotundamente violento. Es posible que si las individuos de alto rango tienen personalidades violentas puedan llegar a modular el proceso y hacerlo radicalmente distinto a lo que se ha observado en este estudio y que parece que está descrito como procedimiento habitual.

Cabe la posibilidad de que este segundo periodo de rejerarquización realizado sin violencia, derive de una especialización de su propia experiencia en el periodo anterior, dado que en la naturaleza no se producen lesiones de extrema gravedad para la resolución de un conflicto, puesto que resulta contraproducente en ambas direcciones: para el individuo y para el grupo al que pertenece, por lo que normalmente se tiende a primar la aparición de conductas de sumisión y señales de estatus social, como una posición de dominancia (Marmól, 2020). El hecho de que en su momento llegaran a tal extremo nos puede indicar que existía un grave problema en la socialización de este grupo, desarrollando ese proceso con la violencia física como única estrategia. No es posible demostrar que hayan aprendido de aquella vivencia, pero de alguna manera han conseguido resolver la nueva situación a través de relaciones sociales más complejas, de forma más parecida a lo que cabría esperar en un grupo con una correcta socialización.

En el grupo de estudio actual ha habido personalidades dominantes, pero no violentas. Esto nos lleva a plantear la hipótesis de que un grupo de animales que no ha tenido experiencias previas porque su vida anterior tiene origen en nacimientos programados fuera de un estatus familiar, sin relaciones maternofiliales, sin contacto con individuos de diferentes edades, ni jerarquías establecidas, el comportamiento instintivo y natural desarrollado ha sido influenciado por la personalidad individual, la creación de vínculos entre macacas y la aceptación de roles, así como el desarrollo de relaciones sociales complejas.

La lógica dinámica de todo grupo social hace que las conclusiones derivadas del estudio actual puedan no ser de aplicación más adelante, en función de cómo vayan cambiando las condiciones de la población estudiada. No obstante, debido a las observaciones del grupo anterior, cabe esperar que la actual jerarquía también se mantenga, pero nos planteamos a corto plazo la posibilidad de

analizar durante el próximo año si efectivamente la organización referida en el presente trabajo se mantiene, o si se producen cambios respecto a las últimas observaciones realizadas, y ver cuáles pueden ser las razones que las hayan motivado.

De acuerdo con los resultados obtenidos y el análisis realizado y expuesto hasta ahora podemos extraer las siguientes conclusiones:

1. La ausencia de una correcta socialización de los individuos hace prevalecer su personalidad en la resolución de conflictos y esta va a marcar la naturaleza de las relaciones y, por lo tanto, el establecimiento de los rangos sociales.
2. La primera estrategia de los individuos ante un proceso de rejerarquización es recurrir a las conductas agonísticas, pero la estabilidad final del grupo se consigue con conductas sociales complejas que conducen a la formación y fortalecimiento de vínculos entre individuos.
3. El establecimiento de un orden jerárquico sólido se fundamenta en la correcta asunción de roles por parte de los integrantes del grupo, estando influenciado por la personalidad de los individuos y la creación de vínculos entre ellos.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Albanese, V., Kuan, M., Accorsi, P. A., Berardi, R. & Marliani, G. (2021). Evaluation of an enrichment programme for a colony of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in a rescue centre. *Primates*, 62(4), 585–593. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00908-8>
- Alvarado, M. C., Malkova, L., & Bachevalier, J. (2016). Development of relational memory processes in monkeys. *Developmental cognitive neuroscience*, 22, 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2016.10.007>
- Alvarez, F. (1975). Social Hierarchy Under Different Criteria in Groups of Squirrel Monkeys, *Saimiri sciureus*. *Primates*, 16(4), 437-455. <https://doi.org/10.1007/BF02382741>
- Anderson, J. R. (2011). A primatological perspective on death. *American Journal of Primatology*, 73(5), 410–414. <https://doi.org/10.1002/ajp.20920>
- Anderson, E. J., Weladji, R. B. & Paré, P. (2016). Changes in the dominance hierarchy of captive female japanese macaques as a consequence of merging two previously established groups. *Zoo Biology*, 35(6), 505-512. <https://doi.org/10.1002/zoo.21322>
- Arlet, M., Anand, A., Saikia, A., Kaasik, A., Sirigeri, S., Isbell, L. A. & Singh, M. (2023). Behavior of Mothers after Infant Loss in Bonnet Macaques (*Macaca radiata*). *International Journal of Primatology*, 44, 1182-1199. <https://doi.org/10.1007/s10764-023-00395-2>
- Ballesta, S. & Duhamel, J. R. (2015). Rudimentary empathy in macaques' social decision-making. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(50), 15516-15521. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504454112>
- Bourgeois, J. P., & Rakic, P. (1993). Changes of synaptic density in the primary visual cortex of the macaque monkey from fetal to adult stage. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 13(7), 2801–2820. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.13-07-02801.1993>
- Buhl, J. S., Aure, B., Ruiz-Lambides, A., Gonzalez-Martinez, J., Platt, M. L., Brent, L. J. (2012). Response of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) to the body of a group member that died from a fatal attack. *International Journal of Primatology*, 33(4). <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9624-1>

- Chen, J., Yang, P., Zhang, Q., Li, W., Wang, X., Li, J. (2024). Collective decision-making in nocturnal huddling sleep: The influence of social factors on fans and fandom in Tibetan macaques. *Global Ecology and Conservation*, 54, 2351-9894, e03055. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03055>
- De Waal, F. B. M. (1997). The chimpanzee's service economy: food for grooming. *Evol. Hum. Behav.*, 18(6), 375–386. [https://doi.org/10.1016/S1090-5138\(97\)00085-8](https://doi.org/10.1016/S1090-5138(97)00085-8)
- De Waal, F. B. M. (2009). *La edad de la empatía* (C. Fernández, Trad.). Tusquets Editores. Cap. 7: "Dolor compartido", 225-230.
- De Waal, F. B. M. (2016). ¿Somos lo suficientemente inteligentes como para saber lo inteligentes que son los animales? (C. Fernández, Trad.). RBA Libros. Cap. "La mente emocional", 169-173.
- De Waal, F. B. M., Van Hooff, J. A. R. A. M., & Netto, W. J. (1976). An ethological analysis of types of agonistic interaction in a captive group of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 17(3), 257–290. <https://doi.org/10.1007/BF02382785>
- De Waal, F. B. M. & Roosmalen A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5, 55–66. <https://doi.org/10.1007/BF00302695>
- De Waal, F. B. M. & Luttrell, L. M. (1988). Mechanisms of social reciprocity in three primate species: Symmetrical relationship characteristics or cognition? *Ethology and Sociobiology*, 9(2-4), 101-118. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(88\)90016-7](https://doi.org/10.1016/0162-3095(88)90016-7)
- Ekman, P., Sorenson, E. R., & Friesen, W. V. (1969). Pan-Cultural Elements in Facial Displays of Emotion. *Science* (New York, N.Y.), 164(3875), 86–88. <https://doi.org/10.1126/science.164.3875.86>
- Fedurek, P., Slocombe, K. E., Hartel, J. A., Zuberbühler, K. (2015). Chimpanzee lip-smacking facilitates cooperative behaviour. *Scientific Reports*, 5, 13460. <https://doi.org/10.1038/srep13460>
- Franz, M., McLean, E., Tung, J., Altmann, J. & Alberts, S. C. (2015). Self-organizing dominance hierarchies in a wild primate population. *Proceedings: Biological Sciences*, 282(1814), 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1512>
- Giacoma, C. & Messeri, P. (1992). Attributes and Validity of Dominance Hierarchy in the Female Pigtail Macaque. *Primates*, 33(2). 181-189. <https://doi.org/10.1007/BF02382748>

- Goodall, J. (1964). Tool-Using and Aimed Throwing in a Community of Free-Living Chimpanzees. *Nature*, 201, 1264–1266. <https://doi.org/10.1038/2011264a0>
- Hambali, K., Ismail, A., Md-Zain, B. M. (2012). Daily activity budget of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in Kuala Selangor Nature Park. *International Journal of Basic & Applied Sciences, IJBAS-IJENS*, 12(4), 47-52.
- Harlow, H. F., & Suomi, S. J. (1971). Social recovery by isolation-reared monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 68(7), 1534–1538. <https://doi.org/10.1073/pnas.68.7.1534>
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, Relationships and Social Structure. *Man*, 11(1), 1–17. <https://doi.org/10.2307/2800384>
- Jorge, B. & Collaço, R. (2008). Hierarquia de dominância durante a obtenção de alimento em *Cebus apella* e *Cebus libidinosus* em cativeiro. Trabalho de fin de master no publicado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN). 57p.
- Karimullah & Anuar, S. (2011). Social Organization and Mating System of *Macaca Fascicularis* (Long Tailed Macaques). *International Journal of Biology*, 3(2), 23-31. <https://doi.org/10.5539/ijb.v3n2p23>
- Kawai, M. (1965). Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima islet. *Primates*, 6(1), 1-30. <https://doi.org/10.1007/BF01794457>
- Kawamura S. (1958). The matriarchal social order in the Minoo-B group. *Primates*, 1, 149-156. <https://doi.org/10.1007/BF01813701>
- Kurland, J. A. (1977). Kin selection in the Japanese monkey. *Contributions to Primatology*, 12, 1-145.
- Landau, H. G. (1951). On dominance relations and the structure of animal societies: II. Some effects of possible social factors. *The Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13(4), 245-262. <https://doi.org/10.1007/BF02477920>
- Lemoine, S. R. T., Samuni, L., Crockford, C., & Wittig, R. M. (2023). Chimpanzees make tactical use of high elevation in territorial contexts. *PLoS biology*, 21(11), e3002350. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3002350>

- Less, E. H., Lukas, K. E., Kuhar, C. W. & Stoinski, T. S. (2010). Behavioral response of captive Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) to the death of Silverbacks in Multi-Male groups. *Zoo Biology*, 29(1), 16-29. <https://doi.org/10.1002/zoo.20246>
- Lyman-Henley, L. P., & Henley, T. B. (2000). Some Thoughts on the Relationship Between Behaviorism, Comparative Psychology, and Ethology. *Anthrozoös*, 13(1), 15–21. <https://doi.org/10.2752/089279300786999941>
- Mármol, L. (2020). Estructura social y estilos de dominancia en *Macaca tonkeana* y *Macaca fascicularis*. Tesis doctoral no publicada. Universitat de Barcelona.
- Mitani, J. C. & Watts, D. P. (2001). Why do chimpanzees hunt and share meat? *Animal Behaviour*, 61(5), 915-924. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1681>
- Mitani, J. C. & Watts, D. P. (2005). Correlates of territorial boundary patrol behaviour in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 70(5), 1079-1086. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.02.012>
- Nakamichi, M., & Yamada, K. (2025). Responses to dying and dead adult companions in a free-ranging, provisioned group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates; journal of primatology*, 10.1007/s10329-025-01196-2. Advance online publication. <https://doi.org/10.1007/s10329-025-01196-2>
- Peláez, F. (1985). La dominancia social: una aproximación primatológica. *Estudios de Psicología*, 21(6), 99-113. <https://doi.org/10.1080/02109395.1985.10821421>
- Pumar Galado, A. (2020). Análisis del uso de herramientas en macaca cangrejera (*Macaca fascicularis*) en cautividad. Trabajo de fin de grado no publicado. Universidade da Coruña.
- Rakic, P., Bourgeois, J. P., Eckenhoff, M. F., Zecevic, N., & Goldman-Rakic, P. S. (1986). Concurrent overproduction of synapses in diverse regions of the primate cerebral cortex. *Science (New York, N.Y.)*, 232(4747), 232-235. <https://doi.org/10.1126/science.3952506>
- Rees, A. (2007). Reflections on the Field: Primatology, Popular Science and the Politics of Personhood. *Social Studies of Science*, 37(6), 881–907. <http://www.jstor.org/stable/25474555>
- Rosenblum, L.A. (1984). Monkey's responses to separation and loss. *Bereavement: Reactions, consequences and care*. National Academies Press, 177-196.

- Russell, A. M., Rylands, A. B. & Wilson, D. E. (2013). Cercopithecidae. Handbook of the Mammals of the World, 3(1), 550-755. <http://doi.org/10.5281/zenodo.6867065>
- Subiaul, F., Cantlon, J. F., Holloway, R. L., & Terrace, H. S. (2004). Cognitive Imitation in Rhesus Macaques. Science (New York, N.Y.), 305(5682), 407-410. <https://doi.org/10.1126/science.1099136>
- Sapolsky, R. M. (2005). The influence of social hierarchy on primate health. Science (New York, N.Y.), 308(5722): 648-652. <https://doi.org/10.1126/science.1106477>
- Seyfarth, R.M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. Journal of Theoretical Biology, 65(4), 671-698. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90015-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90015-7)
- Seyfarth, R. M. & Cheney D. L. (1984). Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. Nature, 308, 541–543. <https://doi.org/10.1038/308541a0>
- Silk, J. B. (1982). Altruism Among Female *Macaca radiata*: Explanations and Analysis of Patterns of Grooming and Coalition Formation. Behaviour, 79(2–4), 162–188. <https://doi.org/10.1163/156853982X00238>
- Silk, J. B. (1992). The Patterning of Intervention among Male Bonnet Macaques: Reciprocity, Revenge, and Loyalty. Current Anthropology, 33(3), 318-324. <https://doi.org/10.1086/204073>
- Silk, J. B. (2002). Kin selection in primate groups. International Journal of Primatology, 23(4), 849–875. <https://doi.org/10.1023/A:1015581016205>
- Singh, M., D’Souza, L. & Singh, M. (1992) Hierarchy, kinship and social interaction among Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). J. Biosci. 17, 15–27. <https://doi.org/10.1007/BF02716769>
- Singh, M., Sharma, A. K., & Krishna, B. A. (2003). Methodological considerations in measurement of dominance in primates. Current Science, 84(5), 709-713. <http://www.jstor.org/stable/24108510>
- Sosa, S. (2016). The Influence of Gender, Age, Matriline and Hierarchical Rank on Individual Social Position, Role and Interactional Patterns in *Macaca sylvanus* at ‘La Forêt des Singes’: A Multilevel Social Network Approach. Frontiers in Psychology, 7, 529. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00529>

Sueur C., Petit O., De Marco A., Jacobs A., Watanabe K. & Thierry, B. (2011). A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behavior*, 82(4), 845–852. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.07.020>

Thierry, B. (2011). *The Macaques: A Double-Layered Social Organization*. *Primates in Perspective* (Oxford University Press), 14, 229–241.

Thierry, B., Bynum, E. L., Baker, S., Kinnaird, M. F., Matsumura, S., Muroyama, Y., O'Brien, T. G., Petit, O., & Watanabe, K. (2000). The social repertoire of Sulawesi macaques. *Primate Research*, 16(3), 203–226. <https://doi.org/10.2354/psj.16.203>

Thierry B., Singh M. & Kaumanns W. (2004). *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization*. Cambridge: Cambridge University Press.

Tokuda K. & Jensen G. D. (1969). Determinants of dominance hierarchy in a captive group of pigtailed monkeys (*Macaca nemestrina*). *Primates*, 10, 227–236. <https://doi.org/10.1007/BF01730344>

Van Noordwijk, M. A. & Van Schaik, C. P. (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35(2), 577–589. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80284-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80284-1)

Van Noordwijk, M. A. & Van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *The primates Society of Japan*, 40(1), 105–130. <https://doi.org/10.1007/BF02557705>

Van Noordwijk, M. A. & Van Schaik, C. P. (2001). Career Moves: Transfer and Rank Challenge Decisions by Male Long-Tailed Macaques. *Behaviour*, 138(3), 359–395. <https://doi.org/10.1163/15685390152032505>

Van Schaik, C. P. (1996). Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings-British Academy*, 88, 9–31.

Wu, Y. E., Dang, J., Kingsbury, L., Zhang, M., Sun, F., Hu, R. K., Hong, W. (2021). Neural control of affiliative touch in prosocial interaction. *Nature*, 599 (7884), 262–267. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03962-w>

Yerkes, R.M. (1916). The mental life of monkeys and apes: A study of ideational behavior. *Behavior Monographs*, 3(1), 1–176.