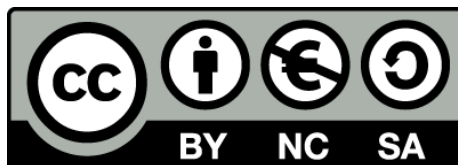




Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (Macaca Sylvanus). Una aplicació del model de Seyfarth

Mireia Olivé i Obradors



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència Reconeixement- NoComercial – Compartir Igual 3.0. Espanya de Creative Commons.

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia Reconocimiento - NoComercial – Compartir Igual 3.0. España de Creative Commons.

This doctoral thesis is licensed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0. Spain License.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*Macaca sylvanus*)

Una aplicació del model de Seyfarth.

Mireia Olivé i Obradors

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 Bertan



Dos campus d'excel·lència internacional:



Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

Als avis, que van lluitar perquè els que veníem a darrera gaudíssim d'unes oportunitats que ells no van tenir.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

ÍNDIX

	Pàgina
0. AGRAÏMENTS	10
1. INTRODUCCIÓ I OBJECTIUS.....	12
1.1 Introducció	12
1.2 Objectius	14
1.2.1 Funcions del <i>grooming</i>	15
1.2.2 El rol del <i>grooming</i> en l'establiment de la jerarquia-Model de Seyfarth	16
1.2.3 Distribució del <i>grooming</i>	17
1.3 Hipòtesis	18
2 GROOMING	19
2.1 Definició	19
2.2 Funcions del <i>grooming</i>	21
2.3 Factors que influeixen en el <i>grooming</i>	23
2.4 Localització del <i>grooming</i>	25
2.5 El model de Seyfarth	27
2.6 Models d'altruisme recíproc.....	31
2.7 Síntesi dels diferents models i troballes empíriques.....	34
3 JERARQUIA	36
3.1 Dominància i sistemes jeràrquics	36
3.2 Models i índexs de dominància	38
3.3 Factors que determinen la dominància.....	42
3.4 Jerarquia de dominància en Cercopithecinae	44
3.5 Síntesi dels diversos models de jerarquia i factors de dominància	46
4 ESTUDI NATURALISTA.....	47
4.1 L'espècie: el macaco de Barbaria (<i>M. sylvanus</i>)	48
4.2 El grup	51
4.3 El territori	51
4.4 El registre	53
4.4.1 El procediment de registre.....	53
4.4.2 Fiabilitat de l'observadora	54
4.5 Mesures de dominància	56
4.6 Mesures de <i>grooming</i>	58

5	RESULTATS.....	59
5.1	Resultats generals	59
5.2	Funcions del <i>grooming</i>	61
5.2.1	Funció higiènica	61
5.2.2	Funció social	62
5.3	Model de Seyfarth.....	65
5.3.1	Rangs de les femelles i <i>al-logrooming</i>	67
5.3.2	Rangs de les femelles i diversitat de companys de <i>grooming</i>	70
5.3.3	Rangs de les femelles i <i>grooming</i> donat	74
5.3.4	Diferències de rangs de les femelles i <i>grooming</i>	74
5.3.5	Parentiu de les femelles i <i>grooming</i>	75
5.4	Distribució del <i>grooming</i> i rang	77
5.4.1	Diferències de rangs de les femelles i localització del <i>grooming</i>	78
6	DISCUSSIÓ.....	80
6.1	<i>Grooming</i> : funcions i dedicació	80
6.2	<i>Grooming</i> i jerarquia	84
6.2.1	Rang i temps de dedicació a les interaccions de <i>grooming</i>	84
6.2.2	Diversitat de companys de <i>grooming</i>	85
6.2.3	Rang i freqüència de les interaccions de <i>grooming</i>	87
6.2.4	Rangs adjacents i <i>grooming</i>	88
6.2.5	Parentiu i <i>grooming</i>	89
6.2.6	Localitzacions del <i>grooming</i>	90
7	CONCLUSIONS	93
8	REFERÈNCIES	98
9	ANNEX I. Etograma del grup de <i>Macaca sylvanus</i> del parc <i>La Vallée des Singes</i>	121
10	ANNEX II. El territori del grup de <i>Macaca sylvanus</i> del parc <i>La Vallée des Singes</i>	136
11	ANNEX III. El grup de <i>Macaca sylvanus</i> del parc <i>La Vallée des Singes</i>	142
12	ANNEX IV. Arbre genealògic del grup de <i>Macaca sylvanus</i> del parc <i>La Vallée des Singes</i>	145
13	ANNEX V. Espècies vegetals al territori de <i>Macaca sylvanus</i> del parc <i>La Vallée des Singes</i>	147

14 ANNEX VI. Registre d'observacions del grup de <i>Macaca sylvanus</i> del parc <i>La Vallée des Singes</i>	149
15 ANNEX VII. Mostra dels registres utilitzats.	153
16 ANNEX VIII. Matriu sociomètrica de les interaccions agonístiques del grup de <i>Macaca sylvanus</i> del parc <i>La Vallée des Singes</i>	157
17 ANNEX IX. Estructura jeràrquica del grup de <i>Macaca sylvanus</i> de <i>La Vallée des Singes</i> , a partir de la matriu sociomètrica d'interaccions agonístiques.	161
18 ANNEX X. Matriu sociomètrica de les interaccions d' <i>al·logrooming</i> del grup de <i>Macaca sylvanus</i> de <i>La Vallée des Singes</i>	163
19 ANNEX XI. Estructura jeràrquica del grup de <i>Macaca sylvanus</i> de <i>La Vallée des Singes</i> , a partir de la matriu sociomètrica d'interaccions d' <i>al·logrooming</i>	166
20 ANNEX XII. Taules per obtenir la concordança inter- i intraobservador. .	168
21 ANNEX XIII. Xarxes de grooming de les femelles de <i>Macaca sylvanus</i> del parc <i>La Vallée des Singes</i>	178

ÍNDIX DE TAULES, FIGURES I IMATGES

	Pàgina
Taula 2.6.1.	Matrius d'intercanvi d'interaccions segons el model actor-receptor.....32
Taula 2.6.2.	Matrius d'intercanvi d'interaccions segons el model actor-reactor 33
Figura 3.1.	Organització de rangs segons tipus de jerarquia.38
Taula 3.4.	Organització social del gènere <i>Macaca</i> (Thierry, 2000).....45
Mapa 4.1.	Distribució de l'espècie <i>Macaca sylvanus</i> al món.49
Taula 4.2.	Individus del grup de <i>M. sylvanus</i> de La Vallée des Singes.51
Taula 4.4.2.	Coeficients Kappa per a les concordances intra- i interobservador.55
Taula 4.5.	Ordenació en rangs del grup d'estudi.....57
Esquema 4.6.	Regions corporals receptores de <i>grooming</i>58
Figura 5.1.1.	Evolució de la durada mitjana de les interaccions d' <i>al·logrooming</i> , abril-juliol 2012.....60
Figura 5.1.2.	Evolució de la durada mitjana de les interaccions d' <i>autogrooming</i> , abril-juliol 2012.60
Taula 5.2.1.	Accessibilitat de les regions corporals i tipus de <i>grooming</i>61
Taula 5.2.2.1.	Distribució del percentatge d' <i>al·logrooming</i> a les diverses parts del cos.....62
Figura 5.2.2.3.	Temps de les interaccions d' <i>al·logrooming</i> de mascles i femelles.63
Taula 5.3.	Comparació de l'ordenació de rangs de les femelles, segons el tipus d'interaccions considerades.67
Figura 5.3.1.	Correlació entre el rang i la inversió de temps en la recepció de <i>grooming</i>68
Figura 5.3.2.	Correlació entre el rang i la inversió de temps en la realització de <i>grooming</i>68
Taula 5.3.1.	Classificació de les femelles del grup, segons el quocient Gr/Go..69
Figura 5.3.2.1.	Correlació entre el rang i la diversitat de companys de <i>grooming</i>70
Figura 5.3.2.2.	Diversitat de companys de <i>grooming</i>70
Figura 5.3.2.3.	Correlació entre el rang i la diversitat de companyes en la realització de <i>grooming</i>71
Imatge 5.3.2.4.	Xarxa d'interaccions de <i>grooming</i> del grup.72
Imatge 5.3.2.5.	Xarxa d'interaccions de <i>grooming</i> d'una femella de rang alt (PG).73
Figura 5.3.3.	Correlació entre el rang i freqüència de realització de <i>grooming</i> ..74

Figura 5.3.4.	Correlació entre les interaccions de <i>grooming</i> i la diferència de rangs.....	75
Figura 5.3.5a.	Correlació entre el rang i la inversió en temps de <i>grooming</i> per a femelles emparentades.	77
Figura 5.3.5b.	Correlació entre el rang i la inversió en temps de <i>grooming</i> per a femelles no-emparentades.	77
Imatge XII.1.	Exemple d'alineament de seqüències de conducta, obtingudes a partir de les anàlisis efectuades per dues observadores.	169
Imatge XII.2.	Exemple d'alineament de seqüències de conducta, obtingudes a partir de les anàlisis efectuades per la mateixa observadora en dues ocasions diferents.....	173

0. AGRAÏMENTS

Un projecte. Amb un inici i un final; amb obstacles i imprevistos que cal superar; amb la constància del pas a pas; amb períodes de cansament, acumulat, que enlenteixen i que, de vegades, tempten amb solucions dràstiques definitives; amb èpoques d'il·lusió, que fan avançar més ràpid i amb pas més ferm; amb moments de reflexió, en què es mira enrere i es veu el camí recorregut i el que queda per recórrer (i sempre sembla que el que queda fa pujada); i la recompensa de cada pas que, per petit que sigui, deixa el final més a prop... La tesi, o una maratón.

Aquesta ha estat la meva *Marathon des Sables* particular, una cursa de fons que he hagut de compaginar amb una altra cursa (la laboral), amb girs inesperats i alts enmig del camí. Però, finalment, he arribat a la meta. I l'he creuada...

... i vull donar les gràcies a tots aquells que ho heu fet possible:

- a en Francesc i en Vicenç, els meus tutors i directors de tesi, pel suport durant tot el projecte, però, especialment, en els diversos moments en què ha calgut reorientar-lo, fins i tot quan semblava que no hi havia gaires camins per seguir.
- als pares, el suport incondicional, que heu fet de cotxe escombra durant toooooots aquests anys, essent presents en els moments difícils encara que la distància no ho fes fàcil. Sempre heu sabut que creuria la meta, i l'heu acabat creuant amb mi.
- a la Laia, que t'has convertit en el meu alter ego (si no ho eres ja), escoltant i discutint, una vegada i una altra, paràgrafs, capítols i hipòtesis, fent l'esforç d'apropar-te a aquest món inicialment tan desconegut però ara ja una mica més familiar. Gràcies, La!
- als amics (*teresines, mosso, lleidatans...*), que no només heu respectat el meu aïllament sinó que també m'heu animat en tot moment.
- al personal de *La Vallée des Singes*, amb qui vam descobrir un grup de macacos sorprenent, *et à tous mes amis français avec lesquels on a partagé des soirées inoubliables.*
- als *magots* Nador, Nephys, Rabbat, Mira, Sidi, Baïda, Rekkam, Kali, Zahria, Safy, Sammie, Kébir, Lunja, Tizi, Malek, Tamann, Menfi, Manga, Ouria, Salim, Piggy, Tarik, i Batnah, els veritables protagonistes, sense els quals aquest projecte hauria quedat coix.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

I també a la Generalitat de Catalunya, pel suport econòmic de la beca BE-DGR 2011 de l'AGAUR-Generalitat de Catalunya per a estades de recerca a l'estranger.

"Al món de les idees tot depèn de l'entusiasme... Al món real tot es basa en la perseverança."

J. Wolfgang von Goethe

#Just keep swimming, just keep swimming, swimming, swimming#

(la tesi dels petits passos)

1. INTRODUCCIÓ I OBJECTIUS

1.1 Introducció

Les espècies que viuen en grup poden adoptar diversos sistemes socials, des de simples agregacions desordenades a sistemes molt organitzats amb diverses relacions interindividuals. La territorialitat¹ i la dominància són comportaments que determinen l'organització de la vida social (Nelissen, 1986). La dominància és una relació apresada que influeix la direccionalitat dels encontres agonístics; la territorialitat, en canvi, és específica d'una ubicació. De fet, els grup veïns poden perseguir-se els uns als altres amb un patró de ziga-zaga (ara uns, ara els altres) en un llinar territorial (Bernstein, 1968). En el comportament de dominància hi ha una relació d'agressió-submissió que redueix el nombre i/o la intensitat de les interaccions agressives ja que cada membre del grup *respecta* l'estatus o rang² dels altres membres. Aquest fet redueix les despeses de la vida en grup, tot substituint els conflictes interindividuals amb una xarxa de relacions de dominància-submissió entre els membres del grup (Chase, 1974; citat a Cervo et al., 2008). L'estructura social que es deriva d'aquestes relacions de dominància és una jerarquia de dominància (Chase et al., 2002), en la què el manteniment de les diferències de rangs dels individus és el mecanisme principal de control dels conflictes (Flack & de Waal, 2004). Variacions en la rigidesa d'aquestes relacions determinen l'estructura del grup en forma de jerarquies més o menys lineals. Així, per exemple, trobem l'estil de dominància anomenat despòtic, amb una estructura molt rígida i, normalment, amb jerarquies de dominància lineals, on l'individu dominant concentra tot el poder i l'expressa amb agressions unidireccionals dirigides als individus subordinats (Flack & de Waal, 2004). Per contra, l'estil social anomenat igualitari es caracteritza per alts nivells d'agressió bidireccional i per la presència de moltes conductes per afavorir la cohesió del grup (de Waal & Luttrell, 1989).

Els individus amb rangs més alts disposen d'una sèrie d'avantatges (Ellis, 1995), com poden ser l'accés a una parella sexual (Digby, 2007, Rodriguez-Llanes et al., 2009, entre d'altres), o a aliments (Vervaecke et al., 2007, per exemple). Els individus dominants aconsegueixen els millors recursos, per la qual cosa estan més ben alimentats, tenen més possibilitats d'accedir a una parella i més possibilitats de deixar descendència. Aquesta, a la vegada, podrà tenir una millor alimentació i

¹ Defensa d'una àrea geogràfica específica vers uns altres (Burt, 1943 descrit per Garber, 1988, i citat a Bernstein, 2007).

² En una estructura social, posició que té un individu respecte els altres. Aquesta posició pot venir determinada per diversos factors, senyals que poden ser apresades, producte de les interaccions socials (Bernstein & Gordon, 1980), o tenir una base innata (Mazur, 1985).

condició física, influent, de la mateixa manera, en la capacitat de dominància de la seva vida adulta. Es podria dir, doncs, que la dominància ha estat evolutivament afavorida per la selecció natural (Harcourt, 1989; Ellis, 1995). Aquestes conseqüències, però, poden no ser òbvies o arribar a ésser frustrades (Forkman & Haskell, 2004). El manteniment d'una certa posició en la jerarquia de dominància comporta una despesa de temps i energia (per exemple en forma de baralles), que pot resultar avantatjosa als individus no dominants, sobretot en ambients on hi ha abundància de recursos o aquests són difícils de monopolitzar (Ellis, 1995). No obstant això, les jerarquies de dominància són àmpliament presents en els animals que viuen en grup (Theraulaz, 2001; citat a Cervo et al., 2008).

L'esplugament o *grooming* (*preening* si es tracta d'aus) és una conducta de neteja que els individus poden dur a terme sobre ells mateixos o sobre altres individus. És present en moltes espècies, especialment en vertebrats terrestres, i l'elevada ocurrència en algunes espècies socials ha comportat que molts autors hagin proposat funcions addicionals, a més de l'original i bàsica de manteniment de les superfícies corporals. Concretament en l'ordre dels primats, el *grooming* sovint s'associa a l'apaivagament en contextos d'agressió i a l'enfortiment de lligams socials (Fairbanks, 1980; Silk, 1982; O'Brien, 1993a; Parr et al., 1997). Aquestes interaccions segueixen uns determinats patrons, i es poden distingir tendències dels individus a relacionar-se més amb uns que amb altres (Silk, 1982; Seyfarth & Cheney, 1984; Lázaro-Perea et al., 2004). També s'ha suggerit que aquest comportament és utilitzat com a moneda de canvi per aconseguir, entre d'altres coses, l'accés als individus de rang més alt, que, recordem-ho, tenen prioritats. Així, diversos autors (Henzi et al., 2003; Schino, 2007) han proposat una relació entre aquesta conducta de *grooming* i la jerarquia, suggerint que els individus de rang més alt reben més *grooming* per part dels individus subordinats.

Tots aquests altres rols de la conducta de *grooming* han suggerit hipòtesis i models que volen explicar els motius que han comportat aquesta funcionalitat addicional. Un d'ells és el model de Seyfarth (1977), que vincula el *grooming* al rang jeràrquic dels individus. El model explica com principis relativament simples que governen el comportament dels individus (les conductes afiliatives de *grooming*) poden ser utilitzats per a explicar aspectes més complexos de l'estructura social (la jerarquia d'un grup). Així, assumint que les femelles de rang més alt poden ser més atractives que la resta, que les altres poden competir per poder interactuar amb elles, que la major part de *grooming* pot ocórrer entre femelles de rang adjacent, i que hi ha determinades circumstàncies (com les relacions de parentiu i el naixement i presència d'infants al grup) que poden fer

variar l'atractivitat de les femelles, seria possible predir com seran les relacions de *grooming* d'una femella determinada, i vincular-les al seu rang jeràrquic.

Seyfarth proposa uns components i unes funcions del model per poder determinar com els tres paràmetres (atracció cap a individus de rang alt, atracció cap a familiars i la competència per fer *grooming* als companys) condicionen el *grooming*. Però aquestes funcions no són prou explícites ni contenen prou factors per poder ser aplicades en qualsevol espècie. A partir d'unes dades obtingudes, per exemple, mitjançant observacions en un entorn natural, s'haurien de poder extreure paràmetres que permetessin la comprovació empírica del model i, al mateix temps, generar noves hipòtesis de treball a partir d'aquest.

En aquesta tesi proposem l'estudi del *grooming*, prenent el model de Seyfarth com a punt de partida i incorporant altres factors basats en les parts del cos implicades en aquesta conducta afiliativa.

Paral·lelament, per determinar si, tal com planteja el model de Seyfarth, a partir de les conductes de *grooming* es pot explicar l'estructura social d'un grup, s'estudiarà la dominància i els sistemes jeràrquics basats en l'agressió. Així, s'aprofundirà en el coneixement dels factors que determinen els rangs jeràrquics sense vincular-los a les conductes afiliatives.

Un cop avaluat el marc teòric, caldrà incloure-hi un estudi empíric perquè les observacions naturals donin suport empíric, en el cas que siguin coincidents, al model de Seyfarth.

1.2 Objectius

Amb la realització d'aquesta tesi es pretenen assolir diversos objectius:

1. Aprofundir en el coneixement de les funcions del *grooming*,
2. Avançar en el coneixement dels factors que determinen la jerarquia (com per exemple, l'edat dels individus, la mida del grup, la pertinença a un determinat llinatge, el nombre i tipus d'interaccions agonístiques) i la funcionalitat de cadascun d'aquests factors,
3. Determinar el rol del *grooming* en l'establiment de l'estructura jeràrquica,

Per estudiar el model de Seyfarth i, posteriorment, verificar les diverses hipòtesis que es deriven del model en societats de primats reals, la tesi s'ha estructurat en dues vessants: una primera part basada en el recull de les aportacions teòriques prèvies, i una segona part empírica, consistent en la recollida de dades, a partir de l'observació d'un grup de macacos de Barbaria (*Macaca sylvanus*) en semilibertat (a *La Vallée des Singes*, a Romagne, França).

Dins la subfamília Cercopithecinae, els individus del gènere *Macaca* viuen en grups de diversos mascles i femelles, filopàtria d'aquestes i dispersió dels mascles, i amb jerarquies de dominància lineals (Silk et al., 2004). Els macacos de Barbaria es caracteritzen, a més, per una alta cohesió de grup (segons Deag, 1980; citat a Machairas et al., 2003). Aquestes particularitats comporten que l'espècie en qüestió sigui una bona candidata per a la contrastació del model de Seyfarth, en relació als patrons de *grooming*, la funcionalitat d'aquest i el rol que desenvolupa en l'establiment de la jerarquia del grup.

La realització d'aquesta tesi permetrà contrastar diverses hipòtesis, que s'agrupen en tres àrees temàtiques segons els objectius:

1.2.1 Funcions del *grooming*

- Funció higiènica

Els comportaments d'*autogrooming* i d'*al·logrooming* fan referència a les mateixes accions. No obstant això, en el cas de l'*al·logrooming*, la participació d'altres individus permet als animals netejar parts del cos que els són inaccessibles per sí mateixos (cara, cap, esquena, espatlla, zona anogenital) (Hutchins i Barash, 1976; Barton, 1985; Borries, 1992).

Les zones corporals superiors són més probables de ser infestades per paràsits i de presentar altres residus (restes de matèria orgànica resultant de l'alimentació, per exemple) (Hutchins i Barash, 1976). Així, si l'*al·logrooming* respon a una funció eminentment higiènica, aquestes regions haurien de rebre relativament més atenció per part dels companys de *grooming*, i, alhora, aquelles àrees més accessibles pel mateix individu i més fàcils de netejar per l'*autogrooming* haurien de rebre menys

al·logrooming, com s'ha observat en diverses espècies (Hutchins i Barash, 1976; Barton, 1985; Borries, 1992; Boccia, 1983; Reichard i Sommer, 1994).

Per altra banda, si l'*al·logrooming* té una funció social i no higiènica, mantenint els lligams entre els individus, hauria d'estar més o menys repartit per tot el cos del company de *grooming*.

- Funció social

Generalment, les interaccions d'*al·logrooming* es produeixen més freqüentment entre individus del sexe filopàtric (Walters i Seyfarth, 1987; Franz, 1999). Segons la noció de lligam social de Wrangham (1980), aquests individus també duen a terme més *grooming* recíproc que els del sexe migrador (Hemelrijk i Luteijn, 1998).

Si l'*al·logrooming* té una funció de lligam social, tenint en compte que l'espècie *Macaca sylvanus* es caracteritza per societats matrifocals, s'espera que les femelles estiguin més involucrades en interaccions d'*al·logrooming* i, alhora, que aquestes siguin més recíproques que en les interaccions dels mascles.

1.2.2 El rol del *grooming* en l'establiment de la jerarquia - Model de Seyfarth

L'autor proposa que els individus són atractius en relació directa als seus rangs. S'espera, doncs, que els individus dominants rebin més *al·logrooming* que els individus submisos.

Segons Seyfarth, qualsevol model que expliqui les relacions de *grooming* entre femelles ha d'incloure els següents factors:

- una correlació altament positiva entre el rang d'una femella i el temps total que aquesta està involucrada en interaccions de *grooming*,
- una correlació positiva entre el rang d'una femella i el nombre de femelles a qui fa o de qui rep *grooming*,
- cap relació entre el rang i la quantitat de *grooming* (en termes de freqüència) que una femella dona a la resta,

- les femelles de rangs adjacents sempre tenen més relacions de *grooming* del que s'esperaria si aquest es distribuís a l'atzar entre tots els individus.

I, a més, també hi incorpora altres paràmetres que afecten la distribució de *grooming* entre individus, com per exemple la preferència entre parentius genètics propers.

Així, s'esperarà que:

- les femelles amb rang més alt dediquin més temps a les interaccions d'*al·logrooming*,
- la diversitat de companys de *grooming* d'una femella sigui més gran com més alt sigui el seu rang,
- no hi hagi cap relació entre el rang d'una femella i la freqüència de *grooming* que aquesta dóna a la resta,
- les femelles amb rangs adjacents duguin a terme més interaccions de *grooming* del que s'esperaria per atzar.
- les femelles dediquin més temps a realitzar més interaccions de *grooming* amb femelles emparentades.

1.2.3 Distribució del *grooming*

Malgrat el model de Seyfarth no contempla les parts del cos que reben *grooming*, s'ha cregut oportú realitzar-ne una breu anàlisi amb la intenció d'aclarir l'associació entre el rang jeràrquic i l'*al·logrooming*.

Es considera que la distribució general de l'*al·logrooming* a les diverses parts del cos reflecteix la funció originària higiènica d'aquest comportament, ja que l'*al·logrooming* és dirigit a parts del cos que són inaccessibles durant l'*autogrooming*. No obstant això, s'ha observat que quan els individus de rang baix reben *grooming* d'individus de rang més alt, els primers s'orienten allunyant la cara dels segons, per evitar el contacte visual i per protegir parts del cos vulnerables com la cara, el pit i el ventre (Boccia et al., 1982; Boccia, 1983, 1989; Moser et al., 1991; Borries, 1992). Així, els individus reben *grooming* a parts del cos diferents segons el rang del company que el duu a terme. Quan els companys de *grooming* tinguin rangs allunyats les parts del cos que es netegin seran les menys vulnerables (esquena, cap,

cuixa). Si es tracta d'individus amb rangs adjacents, no s'hauran de distingir preferències corporals pel que fa a la localització del *grooming*.

1.3 Hipòtesis

Així doncs, l'acompliment dels diversos objectius mencionats permetrà sotmetre a prova empírica les hipòtesis que se'n deriven i que es fan constar, com a síntesi, a continuació:

1. Com més rang tingui una femella, més temps estarà involucrada en interaccions de *grooming*.
2. Com més alta sigui la posició d'una femella en l'estructura jeràrquica, més àmplia serà la seva xarxa de companys de *grooming*.
3. No hi ha cap relació entre el rang i la freqüència en que dona *grooming* a les altres.
4. Les femelles de rangs adjacents es faran més *grooming* que la resta de femelles entre elles.
5. Les interaccions de *grooming* entre femelles emparentades seran més llargues que amb les femelles amb qui no tenen parentiu.
6. Les interaccions de *grooming* entre femelles de rangs allunyats es localitzaran en parts del cos no vulnerables. No hi haurà preferències corporals en la localització del *grooming* entre femelles de rangs adjacents.

2 GROOMING³

L'empolainament o *grooming* és un comportament molt observat a la natura. El fet que sigui present en molts taxons diferents i que es produeixi en diversos contextos ha suscitat diverses hipòtesis en relació a la seva funció i conseqüents propostes i models per a la seva comprovació. En aquest capítol es presenta una síntesi de les diverses funcions suggerides, així com dels models que pretenen explicar els motius i les funcions de la conducta de *grooming*.

2.1 Definició

El *grooming* és un comportament de neteja de la superfície corporal, així com en l'extracció dels ectoparàsits, afavorint el condicionament d'aquesta i l'eliminació de la brutícia i oli excessiu, i el manteniment dels òrgans sensorials (Lefebvre, 1981; Patenaude & Bovet, 1984; Tanaka & Takefushi, 1993; Sumana & Starks, 2004; Vincent & Bertram, 2010). Es tracta d'un comportament molt observat en diverses espècies animals, sobretot en vertebrats terrestres; per exemple, serps (Cunningham & Burghardt, 1999), ocells (Clayton & Cotgreave, 1994; Lenouvel et al., 2009), rosegadors (Halloran & Bekoff, 1995; Ferkin et al., 1996), suricates (Kutsukake & Clutton-Brock, 2010), cavalls (Feh & de Mazières, 2003), ungulats (Müller-Schwarze, 1971; Mooring et al., 2004; Hart et al., 1992), ratpenats (Wilkinson, 1986), i primats (Terry, 1970; Seyfarth, 1980; Dunbar, 1991; Schino, 2001; Manson et al., 2004). No obstant això, també és present en altres taxons, per exemple, en els insectes: mosques (Szebenyi, 1969; Dawkins, 1976), vespes (Sumana & Starks, 2004), mantis (Zack, 1978) i grills (Lefebvre, 1981; Vincent & Bertram, 2010).

El manteniment de les superfícies corporals juga un paper important en la supervivència i el benestar dels animals ja que, a més, també permet el manteniment de l'aïllament tèrmic, la termoregulació i evita la deshidratació (Thiessen et al., 1977; McKenna, 1978; Patenaude & Bovet, 1984; Eckstein & Hart, 2000; Mooring et al., 2004). Sembla, doncs, que el comportament de *grooming* té una funció, originalment i bàsicament, higiènica, però, com veurem més endavant, en pot tenir d'altres.

³ Malgrat la paraula *grooming* té la seva equivalent en català ("empolainament"), s'ha decidit fer ús del terme anglosaxó per tal d'uniformitzar el lèxic de la present redacció amb el de l'argot científic biològic (i, més precisament, de l'etològic) que ens ocupa.

El *grooming* pot ser dut a terme per l'individu sobre el propi cos o bé sobre el cos d'un altre. Així es distingeixen l'*al·logrooming* (en mamífers, rèptils i insectes) o *al·lopreening* (en aus), és a dir, el *grooming* a coespecífics, i l'*autogrooming* o *autopreening* (segons si es tracta de taxons de mamífers, rèptils i insectes, o aus) que l'individu realitza sobre ell mateix. Si bé és veritat que ambdós conceptes fan referència a les mateixes accions, cal destacar que l'*al·logrooming* o *al·lopreening* permet als individus poder netejar parts del cos que els són inaccessibles per sí mateixos i, per la qual cosa, requereixen la participació activa d'altres membres del grup. Així doncs, els dos tipus de *grooming* serien variacions complementàries d'un mateix patró de conducta (Henzi & Barret, 1999).

Dur a terme accions de *grooming* comporta una inversió de temps i energia (Giorgi et al., 2001). Mentre té lloc la neteja, l'individu no pot vigilar als seus coespecífics ni controlar l'accés d'aquests als recursos (aliments, parelles sexuals, etc.), així com tampoc pot prestar atenció al possible atac dels depredadors (per exemple, Baker & Smith, 1997; FitzGibbon, 1989). El *grooming*, a més, també pot representar una *pèrdua* d'energia (encara que mínima) a causa de la postura forçada que, de vegades, adopten els individus a l'hora de dur-lo a terme (Hart et al., 1992). I, en el cas del *grooming* oral, comporta un desgast dels elements dentals (com en gaseles i impales, McKenzie, 1990) i una *pèrdua* d'aigua corporal per evaporació (Bolles, 1960; Ritter & Epstein, 1974) que, per exemple, pot arribar a representar una despesa important durant les estacions de sequera per als antílops de l'est d'Àfrica (per exemple, Hart et al., 1992).

El temps i l'energia que els individus inverteixen en aquest comportament de neteja (hi ha espècies de primats que hi dediquen fins al 20% del temps; Dunbar, 1991; Lehmann et al., 2007) excedeix els mínims per al manteniment higiènic de la superfície corporal. Així, si bé hi ha unanimitat pel que fa a l'objectiu primari d'aquest comportament, diversos autors proposen altres funcions addicionals i alternatives sense que s'hagi establert cap criteri clar.

D'ara endavant, ens centrarem en el comportament de *grooming* a coespecífics o *al·logrooming*, sobre el que s'han dut a terme més estudis pel que fa a les diverses funcions. Així mateix, s'utilitzarà la paraula general "*grooming*" per fer referència a totes les conductes de neteja realitzades sobre altres individus, ja siguin en mamífers, rèptils, insectes o aus.

2.2 Funcions del *grooming*

En primer lloc, el *grooming* podria tenir una funció social de reducció de tensió entre individus. En cavalls de la Camargue, el *grooming* realitzat en determinats punts corporals comporta una reducció de tensió arterial. Aquestes *ubicacions preferides* sembla que estan relacionades amb el sistema parasimpàtic, són més properes a vies cardíaques eferents i són les utilitzades pels veterinaris per a calmar els animals nerviosos (Fe & De Mazières, 1993). Pocs estudis, però, han intentat establir un lligam entre aquest comportament i paràmetres fisiològics.

En el ratpenat comú (*Desmodus rotundus*), el *grooming* afavoreix el reconeixement individual mutu entre les mares i els seus descendents. A més, durant aquestes interaccions, tant les mares com les cries emeten unes vocalitzacions de contacte que són diferents per a cada individu i que faciliten la identificació de cadascun d'ells (Wilkinson, 1986). I és que els individus ofereixen més *grooming* a aquells amb qui mantenen relacions valuoses, aquelles que maximitzen la possibilitat de supervivència i/o reproducció, especialment dels qui comparteixen els mateixos gens (selecció de parentiu; Hamilton, 1964).

Hi ha autors que han proposat que el *grooming* podria tenir funcions diferents segons la part del cos que el rep. Així, el *grooming* que la puput verda dels arbres (*Phoeniculus purpureus*) dirigeix al cap i al coll dels seus coespecífics (àrees corporals inaccessibles per a un mateix) té una funció eminentment higiènica, mentre que quan el realitza a altres parts del cos (que també poden ser netejades pels mateixos individus) sembla que compleix, a més, una funció social, ja que és utilitzat com una moneda de canvi i podrà ser *intercanviat* per altres beneficis, segons el tipus i la demanda del benefici sol·licitat (Radford & Du Plessis, 2006), de manera anàloga al funcionament d'un mercat (teoria de mercats biològics; Noë & Hammerstein, 1995).

En primats, fins i tot s'ha plantejat que la varietat de les funcions podria donar-se en diferents espècies d'un mateix gènere. El *grooming* dels macacos de cua de porc meridional i els macacos rhesus (*Macaca nemestrina* i *Macaca mulatta*, respectivament) sembla que serviria com un mecanisme de reducció de la tensió grupal, mentre que en els macacos de capell (*Macaca radiata*) hauria mantingut la seva funció higiènica original (Boccia, 1989). La diversitat de funcions es troba, àdhuc, en una mateixa espècie. És el cas del *grooming* que realitza l'espècie de caputxí *Cebus olivaceus* que té funcions diferents segons la distància de rangs que

hi ha entre els individus que interaccionen, essent d'apaivagament entre femelles de rangs molt allunyats o per estrènyer lligams socials entre les femelles emparentades o de rangs similars (O'Brien, 1993).

I és, precisament, en l'ordre dels primats que el *grooming* ha estat àmpliament estudiat (per exemple: Falk, 1958; Mitchell & Tokunaga, 1976; Schino et al., 1988; Takahashi & Furuichi, 1998; Vervaecke, de Vries & van Elsacker, 2000c; Fruteau, 2011b) i on centrarem l'atenció d'ara endavant.

Funcions del *grooming* en primats

Altres funcions proposades per al *grooming* en primats fan referència a la regulació de la mida del grup i a l'ajut en les tasques de cura maternal dels infants del grup. Les femelles reproductores dels tamarins de bigotis (*Saguinus mystax*) i del tití comú (*Callithrix jacchus*) duen a terme interaccions de *grooming* amb les femelles no reproductores, de manera que aquestes romanen al grup i col·laboren amb la cura dels infants (Lázaro-Perea et al., 2004; Löttker et al., 2007).

Com succeeix amb la puput verda dels arbres (*Phoeniculus purpureus*), els primats també fan *grooming* als seus coespecífics per tal d'obtenir beneficis diversos. Així, els ximpanzés (*Pan troglodytes*) fan *grooming* als companys que posseeixen menjar perquè aquests últims el comparteixin amb ells (De Waal, 1997). Un altre exemple és l'ús del *grooming* a mares per part de femelles joves per tal d'acostar-se a les cries i poder-les tocar, com és el cas de la mona verda comuna (*Cercopithecus aethiops*) (Struhsaker, 1971), afavorint l'aprenentatge de cures maternals de les joves inexpertes, com en el cas de la mona vermella (*Erithrocebus patas*) (Muroyama, 1994), els macacos de capell (*Macaca radiata*) (Silk, 1999), i els macacos menjacrancs (*Macaca fascicularis*) (Gumert, 2007).

Sovint els individus intercanvien *grooming* per suport agonístic, és a dir, fan *grooming* a aquells individus que els donaran (o han donat) suport en interaccions agonístiques (Seyfarth, 1977, 1980; Vervaecke, de Vries, van Elsacker, 2000c; Schino et al., 2003; Koyama et al., 2006). Moltes vegades, aquesta conducta es realitza cap amunt en la jerarquia, fent més *grooming*, preferentment, als individus de rang alt (Schino, 2001). Aquest patró també s'observa quan individus subordinats tracten d'evitar agressions dels animals dominants (per exemple, els macacos menjacrancs (*Macaca fascicularis*); Aureli et al., 1989). Aquest fet també

s'associa a conductes de reconciliació, que sovint es produeixen en forma de *grooming*, per reparar possibles danys a la relació establerta entre dos individus arran d'una agressió, restaurant, així, la cohesió social. De fet, Sade (1965) va identificar un tipus particular de *grooming* ("exaggerated movements and at a rapid rate") que duien a terme macacos rhesus (*M. mulatta*) en aquests contextos.

En els primats, originalment el *grooming* va ser considerat un tipus de conducta sexual. Es va suggerir que els mascles l'utilitzaven per apaivagar les femelles i poder acostar-s'hi, mentre que aquestes feien *grooming* als mascles per acceptar o atreure'ls a la còpula⁴. No obstant això, i malgrat que el *grooming* juga un paper important en el comportament de parelles, la sexual no és la principal motivació del *grooming* (Sparks, 1967; citat a Aspen, 2007).

Un altre benefici que s'obté de les interaccions de *grooming* és la reducció de tensió. En primats, com en altres espècies, a aquesta conducta afiliativa també se li atribueix una funció de reducció de l'ansietat i de l'estrès, i un conseqüent augment del benestar (Boccia et al., 1989; Leinfelder et al., 2001; Shutt et al., 2007). Aquests efectes van ser observats en una femella de macaco de cua de porc (*Macaca nemestrina*) (Boccia, 1989) i en talapoins (*Miopithecus talapoin*) (Keverne et al., 1989), on un augment del comportament de *grooming* estava correlacionat positivament amb una disminució de la tensió arterial i un augment de betaendorfines. Sembla, doncs, que el *grooming* juga un paper important en les relacions socials que s'estableixen entre els diversos membres del grup, tot proveint un entorn psicofisiològic que reforça el compromís de les relacions, fent possible aquesta conducta (Dunbar, 2010).

2.3 Factors que influeixen en el *grooming*

Malgrat el *grooming* és una conducta àmpliament observada en els diversos grups de primats, no s'observa sempre en les mateixes circumstàncies, ni seguint uns patrons similars a totes les espècies. De fet, hi ha diversos factors que en condicionen l'aparició, la implicació d'uns determinats individus i no d'altres, els moments en què les interaccions es duen a terme, etc. Així, per exemple, variacions en el rang jeràrquic i en el grau de parentiu poden produir variacions en el "valor" dels altres individus com a companys de *grooming* (De Waal & Luttrell,

⁴ En algunes espècies de macacos, les femelles poden comunicar l'inici de l'estrus amb un augment del *grooming* (Rosenblum et al., 1966).

1989; Thierry et al., 1990; Rowell et al., 1991; Call et al., 1996; Henzi et al., 1997; Watts, 2000a), afavorint les relacions de *grooming* amb uns individus determinats.

En el cas del rang jeràrquic, diversos autors han proposat que la distribució del *grooming* varia segons la distància de rang entre els individus. Tanmateix, mentre uns suggereixen que la tendència dels individus és establir lligams amb co-específics de rangs similars als seus (per exemple, De Waal & Luttrell, 1986; Parr et al., 1997), d'altres proposen que els individus estableixen interaccions afiliatives amb aquells que els poden proporcionar beneficis (O'Brien, 1991; Nakagawa, 1998, entre d'altres) i que, habitualment, tenen un rang superior al seu (Seyfarth, 1977; Silk, 1982; De Waal, 1991, per exemple).

El llinatge és un altre factor que condiciona les relacions de *grooming* (per exemple, Dunbar, 1979; Silk, 1982; Nakamichi & Shizawa, 2003; Nakamichi & Yamada, 2007). En algunes espècies de micos del Vell Món, com els macacos i els babuïns, les femelles romanen al seu grup natal, de manera que, contínuament, han de mantenir relacions afiliatives amb les seves parentes. Les femelles emparentades passen bona part del temps a prop o en contacte les unes amb les altres i duen a terme activitats de *grooming* mutu. Aquestes afiliacions també es troben en femelles no emparentades, tot i que les interaccions no es produeixen tant sovint i les relacions entre elles poden no ser tant fortes com les de les femelles emparentades. És el cas de les femelles de macacos japonesos (*Macaca fuscata*), en què el *grooming* entre femelles adultes s'observa més freqüentment entre mares i filles (Nakamichi & Yamada, 2007).

En aquests grups de femelles emparentades (Wrangham, 1980), altres autors han proposat la presència d'infants com un aspecte a tenir en compte a l'hora de predir les interaccions de *grooming* entre els individus. Les femelles de babuïns grocs (*Papio hamadryas cynocephalus*) (Bentley-Condit & Smith, 1999), de papions gelada (*Theropithecus gelada*) (Dunbar, 1979), de macacos japonesos (*Macaca fuscata*) (Koyama, 1967) i de macacos de capell (*Macaca radiata*) (Silk, 1999), per exemple, busquen la proximitat d'altres femelles amb infants, per poder-los tocar, fet que comporta que les femelles amb infants esdevinguin companyes de *grooming* populars.

El context també pot ser un factor important a l'hora d'establir les xarxes de *grooming*. Silk (1982) va proposar la hipòtesi de l'extorsió després d'observar que les femelles dels macacos de capell (*Macaca radiata*) feien més *grooming* a aquelles

de rang alt que les agredien més sovint, i Ventura et al. (2006), van mostrar que en un grup de macacos japonesos (*Macaca fuscata*), les femelles de rang alt extorquien el *grooming* per l'amenaça de la força. A més a més, segons O'Brien (1993), el tipus de context determina els patrons de les interaccions. Així, en circumstàncies afiliatives les sessions de *grooming* entre individus són més llargues, recíproques i equilibrades per a cada participant que les interaccions que es duen a terme en contextos d'apaivagament.

La mida i les característiques del grup també són factors que determinen les xarxes de *grooming* (Sambrook et al., 1995; Henzi et al., 1997; Bentley-Condit & Smith, 1999; Silk et al., 1999; Nakamichi & Shizawa, 2003). En grups grans la distribució de les interaccions pot estar condicionada per la disponibilitat de temps que tenen els individus per fer *grooming* a la resta de membres del grup, la qual cosa podria explicar el perquè de l'existència d'un límit màxim de companys de *grooming* (Henzi et al., 1997; Nakamichi & Yamada, 2007). La proporció de mascles i femelles (SSR, en anglès: *Sociometric Sex Ratio*) determina, també, els patrons de *grooming* (Takahashi & Furuichi, 1998). Així, en espècies del gènere *Macaca*, grups de mascles i femelles amb una baixa proporció de mascles (una ràtio SSR baixa) poden observar-se altes freqüències de *grooming* entre mascles, a causa de la manca de femelles com a companyes socials (Hill, 1994).

Per últim, la disponibilitat de recursos i la manera com aquests estan distribuïts també determina la quantitat de temps que els individus poden dedicar al *grooming* (Henzi et al., 1997). En èpoques amb escassetat de menjar (o en què aquest es troba més dispers) i com a conseqüència de les demandes d'inversió de temps i energia en la localització d'aquest, els individus redueixen el temps de *grooming* amb els altres, especialment en el cas de les femelles, que minimitzen les interaccions de *grooming* amb els mascles i els joves i mantenen el temps de *grooming* amb les altres femelles (Watts, 2000; Henzi et al., 2000).

2.4 Localització del *grooming*

Per a convidar els coespecífics a fer *grooming*, els primats presenten una part del cos (Boccia et al., 1982; Boccia, 1983, 1989; Moser et al., 1991; Borries, 1992). L'individu que decideix la ubicació de la conducta de *grooming* pot variar segons l'espècie considerada. Així, en els bonobos (*Pan paniscus*), l'individu que fa *grooming* és el que determina quina part del cos neteja (Franz, 1999), a diferència

d'alguns macacos (*Macaca mulatta*, *Macaca nemestrina* i *Macaca radiata*), on és l'individu que rep *grooming* el que fa determinades presentacions socials i orientacions del cos per a dirigir la conducta cap a àrees específiques (Boccia, 1982, 1989). Aquestes són, habitualment, les parts del cos que comporten dificultats d'accessibilitat per a un mateix⁵ (Goodall, 1968; Boccia, 1983; Reichard & Sommer, 1994; Pérez i Veà, 2000).

En general, l'orientació dels individus que duen a terme conductes de *grooming* s'explica per l'exposició de les parts menys vulnerables del cos (esquena i cua) i per evitar el contacte visual amb els companys que poden ser perillosos (Moser et al, 1991; Borries, 1992). Els individus que reben *grooming* dirigeixen les interaccions cap a parts del cos on el risc de rebre una agressió és mínima, allunyant, per exemple, la part ventral (més vulnerable) dels individus que els fan *grooming* i que temen i/o els que poden ser més agressius (Moser et al., 1991). De totes maneres, les parts del cos preferides per rebre *grooming* varien segons l'espècie considerada. Així, els gibons de mans blanques (*Hylobates lar*) reben *grooming* a la cara, el cap i als braços a més de la meitat de les interaccions (60%) (Reichard & Sommer, 1994); el *grooming* dels macacos menjacrancs (*Macaca fascicularis*) es localitza, en un 70% de les ocasions, a l'esquena i la cua (Moser et al., 1991). En canvi els bonobos prefereixen rebre *grooming* a la cara (Franz, 1999); els macacos de capell (*Macaca radiata*), als braços, la cara i les natges; i els macacos de cua de porc (*Macaca nemestrina*), a la cua i al coll.

Mentre que alguns autors emfasitzen els atributs individuals com a factors que determinen la ubicació de l'*al·logrooming* en el cos, d'altres ho vinculen als factors socials. Així, Boccia et al. (1982) van mostrar que el sexe de l'animal que rep *grooming* influeix en la localització d'aquest. Tanmateix, McKenna (1978) i Barton (1983) ho van vincular a la conducta que precedia la interacció afiliativa, Moser et al. (1991) a la freqüència de *grooming*, i Boccia et al. (1982), Franz (1999) i Pérez i Veà (2000) al rang jeràrquic de l'individu que rep *grooming*.

⁵ Goodall (1968) i Reichard & Sommer (1994) van confirmar que les parts del cos que comporten dificultats d'accessibilitat reben moltes més sol·licituds de *grooming* que aquelles parts del cos fàcilment accessibles. Boccia (1983), per altra banda, afirmava que la freqüència de sol·licituds de les parts del cos accessibles era nul·la.

2.5 El model de Seyfarth

S'han generat diverses hipòtesis sobre els factors que determinen les interaccions de *grooming* i hi ha hagut intents de modelatge per part de diversos autors, que han estudiat àmpliament els intercanvis de *grooming*. Seyfarth va ser un dels primers en plantejar un model per explicar els motius i la funció del comportament de *grooming* entre femelles.

Seyfarth (1977) va proposar un model per explicar l'estructura social observada en Cercopitècs, basant-se en principis relativament simples, com l'atracció i la competició interindividual. Proposava que els intercanvis de *grooming* entre femelles permeten explicar aspectes més complexos de l'estructura social dels primats, com la jerarquia.

Els aspectes ambientals, específics i de nombre de parents d'un grup poden condicionar la xarxa de relacions de *grooming* establerta en una població. No obstant això, Seyfarth va observar que les xarxes de les diverses espècies de primats mostren unes característiques comunes:

- Una correlació altament positiva entre el rang d'una femella i el temps total que aquesta està involucrada en interaccions de *grooming*.
- Una correlació entre el rang d'una femella i el nombre de femelles a qui fa o de qui rep *grooming*.
- L'absència de relació entre el rang i la quantitat de *grooming* (en termes de freqüència) que una femella dóna a la resta.
- Les femelles de rangs adjacents sempre tenen més interaccions de *grooming* entre elles del que s'esperaria si aquest es distribuís a l'atzar entre tots els individus.

Segons aquest autor, qualsevol model que expliqui les relacions de *grooming* entre femelles ha d'incloure, a més d'aquests factors anteriors, altres paràmetres que s'ha demostrat que afecten la distribució de *grooming* entre individus, concretament la dominància, les preferències individuals en l'atracció, el temps disponible per al *grooming* i la distribució temporal dels temps de *grooming* individual, la preferència entre parentius genètics propers, i els canvis en l'estat reproductiu.

D'acord amb el model, la selecció natural tendirà a afavorir femelles que maximitzen la "quantitat" total de benefici rebut dels altres en un període finit. Això comportarà la tria de companys, tenint en compte que:

- 1) L'atracció d'un individu ve donada pel benefici potencial que pot oferir; això fa les femelles atractives en relació directa amb els seus rangs.
- 2) La selecció natural afavorirà femelles que maximitzen el temps que passen interactuant amb individus de rang alt.
- 3) Com que totes les femelles tenen el mateix objectiu (maximitzar el benefici, aconseguint la quantitat de *grooming* que voldrien rebre considerant la quantitat de *grooming* que necessiten donar), la competició forçarà a alguns individus a comprometre's (donant més *grooming* en un inici, esperant un benefici futur). Les característiques d'aquests compromisos seran un factor important que determini la distribució de companys de *grooming* entre les femelles.

Amb el seu model, Seyfarth va intentar predir els comportaments que tenen lloc en moments determinats, en concret:

1. La competició limita l'habilitat dels individus d'aconseguir els seus objectius de maximitzar els beneficis.
2. Les femelles de rang alt sempre seran més capaces d'assolir els objectius que les femelles de rang baix.
3. Les xarxes de *grooming* seran molt properes a les xarxes observades quan els objectius individuals de la ràtio *grooming* rebut/ *grooming* ofert (Gr/Go) s'aproximen a 1.

Els intents de maximitzar el benefici comporten que els individus siguin atractius en relació directa als seus rangs, i aquestes característiques individuals d'atracció, combinades amb la competició, produirien la distribució de *grooming* observada.

Per explicar les relacions de *grooming* de femelles en una varietat de situacions socials més àmplia, Seyfarth va introduir alguns canvis en les propietats dels paràmetres anteriorment mencionats. Així, va considerar el temps un factor limitant, entenent que el temps invertit en la recol·lecció de menjar i el nombre de descendents (a qui cal dedicar atencions) estableixen un límit del temps en què els individus poden interactuar amb els altres. A aquest temps caldrà afegir-hi la competició, ja que també limitarà l'ús que les femelles, sobretot de rang baix, podran dedicar al *grooming*.

També va considerar la preferència de relacions de *grooming* entre parentius genètics propers, malgrat que aquesta no era suficient per a explicar totes les característiques de les xarxes de *grooming* observades.

Un darrer factor que va tenir en compte va ser l'arribada d'infants al grup, ja que en aquestes circumstàncies les mares reben més *grooming* per part de més individus i tenen companys de *grooming* diferents que en altres etapes del seu cicle reproductiu. No obstant això, i malgrat que el naixement pot produir canvis en les relacions de *grooming*, aquestes no alterarien (segons el model) la xarxa d'interaccions original.

Valoracions del model de Seyfarth

Des de la seva formulació, el model de Seyfarth ha estat sotmès a avaluacions empíriques i s'han proposat modificacions i noves hipòtesis per a la seva comprovació empírica.

Els estudis de Silk (1982) realitzats amb el macaco de capell (*Macaca radiata*) van suggerir, anàlogament al model de Seyfarth (1977), que tant el llinatge com el rang de dominància influeixen en la distribució i la taxa dels comportaments altruístics. En aquest estudi les femelles feien *grooming* més sovint a femelles de rang més alt i donaven suport a femelles no emparentades quan aquestes s'enfrontaven a femelles de rang més baix. En grups de babuins (*Papio cynocephalus ursinus*) (Silk et al., 1999), les femelles feien *grooming* més sovint a aquelles femelles que els havien fet més *grooming*. En aquests grups, els matrillinatges de rang alt eren més cohesius que els de rang baix, tal com es prediria si l'atracció als parents materns coexistís amb l'atracció als individus de rang alt, però els rangs de les femelles no influeixen en els patrons de *grooming*, i no s'observava que les femelles competissin per l'accés a les companyes de rang alt.

Altres estudis amb macacos rhesus (De Waal & Luttrell, 1986; De Waal, 1991) confirmen que en grups de femelles emparentades, el parentiu matrilineal comporta distàncies de rang curtes i lligams afiliatius propers entre les femelles adultes⁶. A més a més, també s'observa una quantitat desproporcionada de

⁶ Els individus amb posicions de rang properes tenen tendència a associar-se més freqüentment (i també a involucrar-se en agressions més sovint).

grooming dirigida cap amunt en la jerarquia, i intercanvis recíprocs entre dominants i subordinats (De Waal & Luttrell, 1986).

En altres espècies, com per exemple els bonobos (*Pan paniscus*), es confirmen algunes de les hipòtesis del model però no totes. Així, a l'estudi de Franz (1999) les femelles de rang alt rebien més interaccions de *grooming*, però no eren les companyes més atractives pel que fa al *grooming*.

Schino (2001) va utilitzar la meta-anàlisi⁷ per analitzar el comportament de *grooming* en vint-i-set grups de primats socials de catorze espècies diferents. Els resultats del seu estudi donaven suport quantitatiu al model de Seyfarth de la distribució de *grooming*, pel que fa als diversos principis: atracció cap al rang alt, atracció cap als parents, i competència per fer *grooming* als companys. Tot i això, l'autor suggeria que l'atracció cap als parents influïa més fortament en les preferències de *grooming* que l'atracció cap al rang alt, i afegia que aquests dos factors no tenien efectes additius. A més a més, incloïa la mida del grup com un factor que juga un paper especial en la modulació de la relació entre els dos altres factors.

Altres autors que també han analitzat les interaccions de *grooming* en primats no han trobat resultats coincidents amb les hipòtesis de Seyfarth (1977). És el cas dels estudis de Henzi et al. (2003), realitzats amb papions sagrats (*Papio hamadryas ursinus*), els quals no donen suport a la competència de femelles per fer *grooming* a femelles de rang més alt. Els autors van considerar que l'augment de la distància de rangs entre els individus quan la competició pels recursos era més elevada, i que l'absència d'efectes de rang en les relacions a llarg termini, eren aspectes que s'explicaven millor per l'aproximació que ofereix la teoria biològica de mercats (Noë & Hammerstein, 1995) a les interaccions socials que pel model de Seyfarth.

El model també ha estat examinat en famílies d'altres espècies, com és el cas dels caputxins bruns (*Cebus apella*). Parr et al. (1997) mostrava resultats contraris a les assumpcions de Seyfarth, ja que els individus no només no dirigien el *grooming* cap amunt en la jerarquia sinó que eren les femelles dominants les úniques que realitzaven més interaccions de *grooming* de les que rebien. Aquest fet, va portar-lo a suggerir que el *grooming* podria tenir funcions diferents en els

⁷ La meta-anàlisi és un conjunt d'eines estadístiques que permeten sintetitzar els resultats d'altres estudis apareguts en la bibliografia. Aquest tipus d'avaluació permet comparacions quantitatives de la força dels diferents efectes de cada estudi (Schino, 2001).

cèbids (Parr et al., 1997), assumpció que no ha estat completament ratificada (Schino et al., 2001).

2.6 Models d'altruisme recíproc

Probablement arran del seu efecte reductor de tensió i d'estrès, el *grooming* és un comportament molt valuós per sí mateix (Leinfelder et al., 2001; Shutt et al., 2007; Gumert & Ho, 2008). Així, el fet de dur a terme una interacció de *grooming* es pot considerar un acte altruista per part de l'actor. Sovint, aquestes interaccions són recíproques, com per exemple, en el cercopitec blau (*Cercopithecus mitis*) (Cords, 2002), en els macacos de capell (*Macaca radiata*) i els caputxins de cara blanca (*Cebus capucinus*) (Manson et al., 2004). És a dir, que els actors esdevenen receptors i aquests, actors. Aquest intercanvi d'actes beneficiosos entre individus, en què no hi ha un benefici immediat per a l'actor, però espera obtenir-lo del receptor en el futur, s'anomena altruisme recíproc (Seyfarth & Cheney, 1984). En aquest mecanisme d'intercanvi recíproc de beneficis (Trivers, 1971) cal distingir entre reciprocitat, que és el canvi d'un recurs per un altre del mateix tipus, i l'intercanvi pròpiament dit, on es canvien recursos de diferents tipus.

Basant-se en aquest concepte d'altruisme recíproc i en les interaccions de *grooming* observades entre ximpanzés, Hemelrijk (1990) va proposar dos models per descriure l'intercanvi/reciprocitat: el model actor-reactor i el model actor-receptor. Així, segons el model actor-reactor, els actors donen relativament més sovint a aquells individus (reactors) que els han donat més, comparat amb el que han donat als altres. Per contra, el model actor-receptor implica que els individus donen més sovint a aquells de qui reben més freqüentment. Malgrat els dos models puguin semblar idèntics, el segon model permet elaborar una matriu d'interaccions de reciprocitat completa amb un grup de mida senar i el primer no, ja que no s'intercanvien valors recíprocs (Taula 2.6.1 i 2.6.2).

Segons la magnitud i l'escala dels valors intercanviats, Hemelrijk va distingir tres tipus diferents de reciprocitat/intercanvi:

- Reciprocitat relativa: l'intercanvi entre individus que no retornen la freqüència exacta del que han rebut sinó en una escala ordinal (Taula 2.6.1.a).

Aquest tipus de reciprocitat s'observa en mascles de ximpanzés en llibertat, on cadascú es caracteritza per oferir una durada de *grooming* determinada,

que pot ser causada per diferències en la posició social, rol, etc. (Simpson, 1973).

- Reciprocitat absoluta: cada individu retorna la freqüència (o durada) absoluta que ha rebut. Aquest tipus de reciprocitat s'espera en grups on els individus no presentin diferències considerables en les seves tendències (Taula 2.6.1.b).
- Reciprocitat qualitativa: els individus només retornen a aquells de qui han rebut, independentment de la quantitat que s'hagin intercanviat. És a dir, és una reciprocitat del tipus presència/absència: si he rebut, dono; si no he rebut, no dono (Taula 2.6.1.c).

Taula 2.6.1. Matrius d'intercanvi d'interaccions segons el model actor-receptor.

a)	<u>Receptor</u>				<u>Actor</u>				
	A	B	C		A	B	C		
<u>Actor</u>	A	-	3	5	<u>Receptor</u>	A	-	13	23
	B	13	-	15		B	3	-	25
	C	23	25	-		C	5	15	-
b)	<u>Receptor</u>				<u>Actor</u>				
	A	B	C		A	B	C		
<u>Actor</u>	A	-	3	5	<u>Receptor</u>	A	-	3	5
	B	3	-	7		B	3	-	7
	C	5	7	-		C	5	7	-
c)	<u>Receptor</u>				<u>Actor</u>				
	A	B	C		A	B	C		
<u>Actor</u>	A	-	1	0	<u>Receptor</u>	A	-	1	0
	B	1	-	1		B	1	-	1
	C	0	1	-		C	0	1	-

Font: Elaboració pròpia a partir de Hemelrijk (1990).

Comparant cada matriu i la seva inversa, s'observa que en el cas a) la reciprocitat no és absoluta però sí que ho és en el b). En el cas c) es tracta de reciprocitat qualitativa. En el cas a) els individus no retornen la quantitat exacta que ells han rebut, sinó que ofereixen més sovint a aquells individus de qui també reben més sovint, per això aquesta reciprocitat rep el nom de reciprocitat relativa, perquè la comparació es fa en una escala ordinal. En canvi, en el cas b) els individus retornen exactament la freqüència o el temps que han rebut, cosa que vol dir que tots valoren els actes de la mateixa manera. La reciprocitat és absoluta. Per últim, en el cas c) els individus fan una valoració qualitativa dels actes, és a dir, que només interactuen amb aquells que han interactuat amb ells, independentment del número exacte intercanviat.

Taula 2.6.2. Matrius d'intercanvi d'interaccions segons el model actor-reactor.

		<u>Receptor</u>			<u>Actor</u>			
		A	B	C	<u>Receptor</u>			
<u>Actor</u>	A	-	1	2	A	-	1	2
	B	1	-	2	B	1	-	1
	C	2	1	-	C	2	2	-

Font: Elaboració pròpia a partir de Hemelrijk (1990).

S'identifiquen els rangs sense reciprocitat (en negreta), tant en la matriu inicial com en la inversa. En aquesta ocasió s'observa que no hi ha opció de reciprocitat absoluta, ja que si un individu (A) dona menys a un altre (B) i més sovint a un tercer (C), per tenir una reciprocitat completa caldria que B donés menys a A, però al mateix temps C hauria de donar més a A. Conseqüentment, com que B hauria donat menys a A, hauria de donar més a C, però llavors B i C no es reciprocarien.

Els intercanvis de *grooming* i suport es van confirmar en els estudis realitzats per Hemelrijk (Hemelrijk, 1990b; Hemelrijk & Ek, 1991) amb ximpanzés (*Pan troglodytes*), en què les interaccions de *grooming* eren recíproques i associades al suport rebut (Hemelrijk & Ek, 1991). També van mostrar que en condicions en què no hi ha competència pels companys de *grooming*, les femelles de babuins (*Papio cynocephalus ursinus*) i de mones verdes comunes (*Cercopithecus aethiops*) feien *grooming* més sovint a les companyes com més alt era el rang d'aquestes últimes.

També prenent com a base l'altruisme recíproc, Henzi i Barrett (Henzi & Barrett, 1999; Barret et al., 1999) van proposar un model diferent per a descriure les relacions de *grooming* de les femelles de primats, que s'allunya de l'assumpció que el *grooming* es produeix per obtenir el favor de companys de coalició potents. Segons els autors, les interaccions de *grooming* entre femelles es produeixen en episodis recíprocs per evitar l'engany, i la distribució del *grooming* està afectada per les asimetries de poder a les díades. Així, el *grooming* és una moneda de canvi només quan la diferència de poder entre dues femelles (entesa com la distància de rangs entre aquestes) és prou àmplia com perquè el benefici no pugui ser aconseguit per la femella de menys rang per sí sola.

Quan la major part de *grooming* es produeix entre femelles de rang de dominància similar, es prediu que les interaccions de *grooming* seran proporcionals pel que fa al temps, és a dir, que la quantitat de temps que el primer individu, A, fa *grooming* al segon individu, B, estarà positivament correlacionada amb la quantitat de temps que B ha fet *grooming* a A en aquesta interacció. Quan la competició entre femelles és suau, el *grooming* es canvia, bàsicament, per *grooming*, de

manera que el *grooming* està força equilibrat en les interaccions. Quan la competició entre femelles és intensa i les relacions de dominància afecten considerablement l'accés als recursos, el *grooming* es canvia per suport en les coalicions, fent que l'equilibri de *grooming* estigui inversament relacionat amb la distància de rangs i les femelles subordinades facin més *grooming* a les dominants que viceversa. En aquestes circumstàncies, el *grooming* s'usa per a incrementar els nivells de tolerància entre individus dominants i subordinats, fet que comporta una disminució dels nivells d'agressió, o bé un augment de l'accés als recursos limitants per part dels individus subordinats.

Els estudis realitzats amb macacos de capell (*Macaca radiata*) i caputxins de cara blanca (*Cebus capucinus*) (Manson et al., 2004) van confirmar que les diferències temporals en la distribució de les interaccions de *grooming* augmentaven amb la distància entre rangs. No obstant això, els autors afirmaven que la dominància de rang no era un factor prou consistent del valor de mercat del *grooming*, ja que aquest pot variar segons les circumstàncies de competició pels recursos.

2.7 Síntesi dels diferents models i troballes empíriques

En l'estudi de les interaccions socials dels primats, el *grooming* ha estat considerat un dels factors claus, donades la seva freqüència i presència generalitzada en les diverses espècies de l'ordre. A més a més, els beneficis associats a aquesta conducta i la distribució irregular de les interaccions de *grooming* entre els diversos individus del grup ha generat diverses hipòtesis per a la creació de models d'estructura social.

Seyfarth va proposar que el resultat de la interacció de tres principis simples (l'atracció pel parentiu, l'atracció per la dominància i la competició dels individus entre ells) permetria explicar l'organització social observada en grups de micos del Vell Món. El seu model, pioner pel que fa a la proposta de *grooming* vinculat al rang jeràrquic, ha estat sotmès a diverses anàlisis que, si bé en alguns casos han confirmat algunes de les seves assumpcions, no han permès extreure conclusions consolidades pel que fa als diversos factors que influeixen en la jerarquia dels grups de primats analitzats. A més a més, sembla que la importància dels diversos factors no està del tot ponderada i n'hi manquen d'altres, com la mida del grup.

Altres autors, com Hemelrijk i Henzi i Barret, han basat els seus models en la reciprocitat de les interaccions de *grooming*, associant els intercanvis d'aquesta conducta afiliativa als beneficis del *grooming* per sí mateix. Les diverses propostes, però, només inclouen un o dos factors determinants de les interaccions de *grooming*, i no han estat aplicades a grups com per poder generalitzar les diferents assumpcions i hipòtesis sobre el *grooming* a l'ordre dels primats.

Per últim i malgrat hi ha diversos estudis que proposen que la localització del *grooming* és un factor més a tenir en compte a l'hora de valorar factors que influeixen en l'estructura social, per exemple, no s'han proposat models que integrin les parts del cos i/o els patrons de *grooming* amb l'atracció interindividual o l'estructura del grup.

3 JERARQUIA

La vida en grup comporta una sèrie de despeses (competició per recursos limitats, com l'aliment i la parella sexual, sacrifici de les necessitats individuals, etc.), però també suposa una sèrie d'avantatges (defensa vers els depredadors, cura al·loparental, eficiència en la caça i recerca de menjar localitzat, etc.). Els individus de les espècies socials mantenen unes relacions entre ells que resulten de l'equilibri entre la competició i la cooperació. De fet, la vida en grup està influenciada per múltiples pressions selectives i condicions ecològiques específiques que també determinen l'organització de les unitats socials (Bernstein, 2007).

En aquest apartat es tracta el concepte de dominància i els diversos tipus de sistemes jeràrquics que es poden observar a les societats no-humanes, així com les diverses propostes d'índexs d'anàlisi de la dominància. Aquest capítol també s'ocupa de factors ecològics i socials que poden incidir en l'estructura jeràrquica d'un grup. I, finalment, tracta el sistema jeràrquic social de la subfamília Cercopithecinae.

3.1 Dominància i sistemes jeràrquics

Els animals que viuen en grup es troben més repetidament que els que són solitaris, perquè comparteixen la societat, l'espai i el temps. Segons Bernstein i Gordon (1980), quan dos individus coincideixen es poden produir diverses situacions, que varien segons el tipus d'interacció entre ells. Pot succeir que s'ignorin, que iniciïn una activitat comuna o que es produeixi una disputa. En aquest últim cas, si cada vegada que la interacció es repeteix la direcció de l'agressió ve determinada per l'efecte de la propietat del territori es parla de territorialitat. En canvi, si la ubicació no és important caldrà considerar altres aspectes (atributs físics dels participants o circumstàncies de les trobades prèvies, per exemple) com a factors influents en el desenllaç de la trobada.

Quan es detecta una regularitat en la direccionalitat de les disputes o encontres agonístics, i aquesta regularitat no pot ser explicada pel desenvolupament de la trobada per sí mateix, per determinants espacials o

conductes prèviament apreses⁸, es defineix aquesta relació com una relació de dominància, en què els individus participants tenen assignats uns rangs que condicionen el resultat dels encontres. Aquestes relacions poden estar afectades per l'habilitat lluitadora de l'individu (*Resource Holding Potential*⁹, *RHP*, Parker, 1974) o pel seu comportament, però també estan fortament influenciades pel context social, per exemple a través del suport agonístic rebut per part de tercers (Preuschoft & van Schaik, 2000).

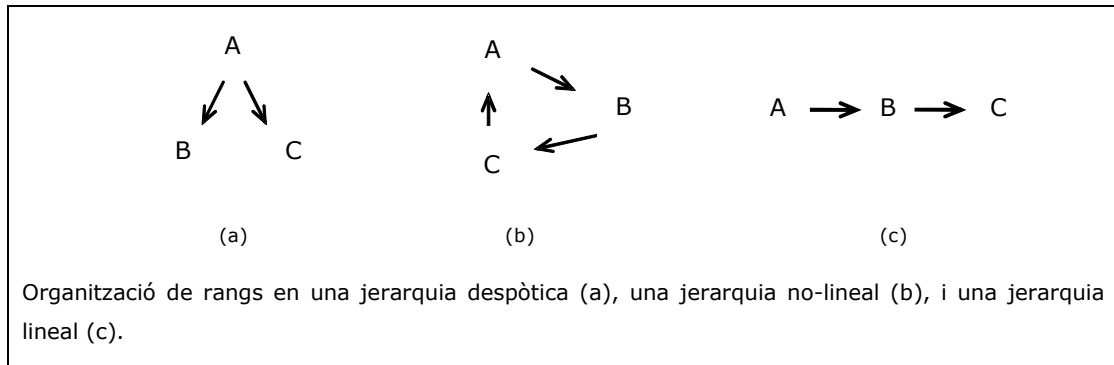
Els membres d'un grup social poden ser, doncs, classificats en una jerarquia, de manera que els individus s'ubiquen en rangs d'una escala ordinal. L'organització dels individus, però, variarà segons el sistema jeràrquic considerat. Se'n distingeixen tres grans tipus: el despòtic, l'igualitari i el de linealitat completa (Singh et al., 2003), malgrat que sovint, i de manera general, es fa referència a les jerarquies lineals (el sistema despòtic i el de linealitat completa) i les no-lineals (el sistema jeràrquic igualitari). En una jerarquia despòtica un individu domina a tota la resta, sense que hi hagi diferències de rang entre els altres membres subordinats del grup (Figura 3.1.a). El sistema igualitari, en canvi, es caracteritza perquè qualsevol individu del grup té les mateixes possibilitats de guanyar o perdre una trobada amb qualsevol altre individu. Podríem dir, doncs, que hi ha una estructura més o menys circular. Així, per a tres individus determinats A, B i C (tríada), A domina a B, B domina a C i C domina a A (Figura 3.1.b).

Per últim, quan els rangs de dominància són completament lineals, es defineix la linealitat completa. En aquest cas, un individu domina tots els altres, un segon els domina a tots menys el primer, i així successivament fins l'últim individu, que és dominat per tot el grup. Les relacions de dominància en una jerarquia d'aquest tipus són sempre transitives, és a dir, que per als tres individus A, B i C, si A domina B i B domina C, llavors A dominarà C (Fig. 3.1.c). Aquestes jerarquies lineals perfectes són molt comunes en grups petits (de menys de 10 membres) d'algunes espècies de peixos, per exemple, però comencen a aparèixer irregularitats a mesura que el grup s'amplia (Chase et al., 2002, citant Jameson et al., 1999); i quan, en grups petits, un o més individus del grup tenen el mateix rang (Nelissen, 1986).

⁸ Com en el cas dels *perdedors entrenats*, que sempre se sotmeten per a reduir els riscos d'un enfrontament, evitant, des d'un inici, l'acció del contrincant (Bernstein & Gordon, 1980).

⁹ L'edat, el sexe, la mida del cos, la presència de defenses (ullals, per exemple), la condició física o el nivell d'agressivitat són indicadors que els individus implicats comparen i que permeten l'avaluació del contrincant, el reconeixement d'una asimetria de poder i poden evitar una despesa innecessària, de temps i d'energia, en una disputa (Setchell & Wickings, 2005). A més a més, sembla que es correlacionen amb el rang dels individus a la jerarquia (Clutton-Brock et al., 1984; Beacham, 1988; Holekamp & Smale, 1993; Chase et al., 2002; Cervo et al., 2008).

Figura 3.1. Organització de rangs segons tipus de jerarquia.



Font: Elaboració pròpia a partir de Chase et al. (2002).

3.2 Models i índexs de dominància

Des que el 1922 el zoòleg norueg Schjelderup-Ebbe (1922) va observar i descriure la dominància social i un sistema jeràrquic en una societat animal, concretament en gallines, diversos autors han considerat que l'extrema linealitat observada en la jerarquia de dominància d'aquestes aus es dóna, també, en moltes altres espècies (Jackson & Winnegrad, 1988). De fet, des de llavors, s'han identificat jerarquies en totes les espècies que viuen en grups, però hi ha força controvèrsia en la demostració d'aquesta linealitat. Per això, diversos autors han proposat models per a *quantificar* el grau de dominància dels sistemes jeràrquics.

Segons Singh et al. (2003), Murchison (1935) va ser el primer en analitzar la dominància, tot mesurant les interaccions socials de galls que, després d'un període de temps, feien emergir una jerarquia lineal. Landau (1951), però, va ser el primer en quantificar el grau d'una jerarquia de dominància. Va elaborar un índex (h) basant-se en els atributs individuals que comporten que un animal i domini a un cert nombre d'individus (V_i).

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

on h és la fortalesa de la jerarquia, n és el nombre d'individus del grup, i V_i el nombre de membres del grup que l'individu i domina.

L'índex de jerarquia h adquireix valors entre 0 i 1, de manera que un valor d' $h = 0$ indica una absència total de jerarquia i $h = 1$ una linealitat perfecta.

Clutton-Brock et al. (1979) van dissenyar un índex d'èxit de lluita (*FS: fighting success*, en anglès) per al cèrvol comú *Cervus elaphus*, que valora el rang d'un individu segons els rangs dels seus oponents i es basa en el nombre de mascles que venç un individu o pels quals ell és vençut ($B + \sum b$) i el nombre de mascles que vencen l'oponent o els que aquest oponent venç ($L + \sum l$)¹⁰. En aquest sistema, el rang dels individus vençuts és un determinant important del rang de dominància.

$$FS = \frac{B + \sum b + 1}{L + \sum l + 1} \quad [2]$$

on *FS* és l'índex d'èxit de lluita, *B* el nombre d'individus que venç, $\sum b$ la suma dels individus que l'han vençut, *L* el nombre d'individus que l'altre contrincant venç, i $\sum l$ el nombre d'individus que han vençut l'altre contrincant.

Aquest índex de dominància té en compte el grau relatiu de les relacions entre individus més que un sistema d'ordenació de rangs. A més a més, també reflecteix les diferències entre els mascles dominants, i, conseqüentment, la relació entre la dominància, l'èxit reproductiu i altres variables conductuals entre grups, per la qual cosa esdevé un índex força potent (Bayly et al., 2006) i molt utilitzat¹¹, especialment per a espècies de vertebrats (Bang et al., 2010).

Appleby (1983) va proposar un índex que mesura si la linealitat d'una jerarquia és significativa (si el grau de jerarquia que proporciona és diferent estadísticament del que s'obtingria si no hi hagués jerarquia), basant-se en un càlcul de correlacions per rang de Kendall i un índex del nivell de jerarquia. Appleby va considerar les interaccions entre un grup de cèrvols, elaborant una matriu d'1 (dominant), 0 (subordinat) i ½ (relació desconeguda) per a cada interacció entre els diversos individus. A partir de la matriu s'obtenia l'índex de linealitat de la jerarquia mitjançant la següent fórmula:

¹⁰ L'addició d'un 1 a ambdós costats de la proporció redueix la probabilitat de resultats anòmals en els casos en què no s'hagués observat els individus vèncer altres individus o ser vençuts per ells (Clutton-Brock et al., 1979).

¹¹ Sovint s'usa l'índex de David (*David Score*, David, 1987) que és una versió de l'índex de Clutton-Brock et al. (1979), ja que corregeix el fet que les victòries i les derrotes siguin considerades una decisió qualitativa binària, tot tenint en compte la proporció d'interaccions que resulten en victòria o derrota per a cada individu (Gammell et al., 2003; Bang et al., 2010).

$$h = \frac{[n(n-1)(2n-1)]}{12} - \frac{1}{2} \sum (s_i)^2 \quad [3]$$

on n és el nombre d'individus del grup, i s_i és la puntuació de l'individu i (suma de tots els valors de la seva fila).

La principal objecció a aquest índex és que s'assumeix que el resultat esperat d'una interacció agonística és equiprobable per als dos individus¹², que no és el cas en la majoria d'espècies (Singh et al., 2003).

Posteriorment, Zumpe i Michael (1986) van elaborar un mètode per calcular rangs en un grup de macacos rhesus (*Macaca mulatta*), tenint en compte els comportaments agressius i submisos dels individus, individualment i per díades. Però tot i que l'índex permet l'ordenació dels individus en rangs, no considera l'absència d'interaccions entre alguns individus i tampoc calcula el grau de jerarquia.

Barroso et al. (2000) van establir el rang individual d'un grup de femelles de cabres (*Capra sp.*), basant-se en el mètode de Lamprecht (1986), de manera que la dominància (DI_{dom}) d'un individu està relacionada amb el número de membres de grup que són dominats per aquest. Es pot calcular com la proporció d'animals que són dominats per un individu en relació a tots els animals amb qui aquest ha interactuat.

$$DI_{dom} = \frac{\text{núm.indiv. subordinats}}{(\text{núm.indiv.dominants} + \text{núm.indiv.subordinats})} * 100 \quad [4]$$

Barroso et al. (2000) van agrupar les femelles en tres categories de dominància segons els valors de DI_{dom} obtinguts (en un marge entre 0, absolutament submís, i 1, absolutament dominant). Així, es van considerar individus de rang alt les femelles amb valors de dominància superiors a 0,66, de rang mitjà, aquelles amb valors entre 0,33 i 0,66, i de rang baix les femelles amb valors de dominància inferiors a 0,33.

Aquest índex considera l'actuació d'un individu en totes les disputes en què participa en comptes de centrar-se únicament en el nombre absolut d'interaccions diàdiques i proporciona equivalents cardinals dels rangs, de manera que s'obté informació sobre les distàncies entre rangs ordinals adjacents (Langbein & Puppe,

¹² Si en un grup de 10 animals, l'individu A (de rang 1) i l'individu B (de rang 9) no s'han trobat mai abans, el resultat de les interaccions entre A i B no es pot esperar que sigui del 50% per a cada individu.

2004). No obstant això, aquest mètode es limita a la descripció de la dominància social a nivell diàdic i no té en compte el context grupal.

Hi ha molts altres models que proposen índexs i mètodes estadístics per analitzar les estructures socials (per exemple Barlow & Ballin, 1976; Baker & Fox, 1978; Jameson et al., 1999). Fins i tot, hi ha programes com el *Peck Order v.1.03* (Hailman, 1994; citat a Bayly et al., 2006) que assigna rangs als individus, calcula la linealitat utilitzant l'índex de Landau i identifica reversions de rang i intransitivitats. En aquest cas, però, no té en compte informació sobre l'estructura del grup social i ignora la variació en la distribució dels mascles en l'escala de dominància.

Els resultats obtinguts per un índex determinat poden estar influenciats per la mida del grup estudiat (Bang et al., 2010). Per aquesta raó, de vegades, els investigadors escullen dos o tres índexs i calculen les correlacions entre ells, mentre que d'altres, com hem vist, creen índex únics.

Singh et al. (2003) van crear un mètode que combinava els procediments de Landau (1951), Appleby (1983) i Zumpe i Michael (1986), corregint llurs punts febles i prenent dades d'interaccions agonístiques observades en un grup de macacos japonesos (*Macaca fuscata*). Basant-se en l'índex h de Landau (1951), els autors van proposar la següent fórmula per a calcular el grau de jerarquia:

$$h = \left(\frac{12}{n^3 - n} \right) \sum_{i=1}^n \left[d_i - \frac{(n-1)}{2} \right]^2 \quad [5]$$

on h és la fortalesa de la jerarquia, n és el nombre d'individus del grup, i on a $d_i = \sum_{j=1}^n P_j$

P_j és la proporció de disputes guanyades per un individu en un encontre diàdic. En aquesta fórmula d_i equival a la suma de la proporció d'encontres guanyats, i no al nombre d'individus dominats per un animal, com succeïa a V_i de l'equació de Landau. Singh et al. també corregeixen el fet que els valors d'interaccions agonístiques entre individus que no es troben mai siguin nuls. A partir de l'estandardització dels valors de dominància dels individus, aquest mètode permet construir una escala de rangs, de manera que es determinen les diferències quantitatives entre els valors de dominància dels individus. S'estableix, així, una relació entre el valor de dominància i el rang d'un individu.

3.3 Factors que determinen la dominància

Com hem vist, la major part dels autors s'inclinen per les interaccions agonístiques com el factor determinant en l'establiment de les jerarquies de dominància, i es basen en les dades de les agressions observades en les díades per a quantificar les diferències de rang entre els individus. Tanmateix, altres autors han mostrat que els resultats observats o esperats de les interaccions dominant-subordinat estan relacionats amb altres aspectes del comportament social.

I és que l'assignació dels rangs dels animals per part dels investigadors és una tasca complexa, sobretot en el cas de les jerarquies no lineals (Bayly et al., 2006). L'estatus alfa tendeix a ser fàcilment identificable perquè els individus dominants exhibeixen comportaments despòtics, però els estatus dels individus subordinats són més difícils de definir (Barlow & Ballin, 1976; Oliveira & Almada, 1996a). Per això, els investigadors es basen en altres paràmetres, a més de les interaccions agonístiques, per a determinar els rangs dels individus. Cal tenir en compte que aquests paràmetres poden ser diferents segons l'espècie i el grup a considerar, ja que hi haurà poblacions on els individus interactuen contínuament i d'altres on els individus proven el seu estatus de dominància menys freqüentment (Bayly et al., 2006). Així, alguns autors consideren aspectes com la prioritat d'accés a recursos limitats o la presència d'un determinats atributs. Aquest és el cas de les cabres (*Capra sp.*) (Barroso et al., 2000), les vaques (*Bos taurus*) (Val-Laillet et al., 2008) o les hienes de taques (*Crocuta crocuta*) (Frank, 1986), on els dominants accedeixen al menjar abans que la resta d'individus del grup, o el fet que les vespes papereres (*Polistes dominulus*) de rang més alt presenten unes coloracions facials característiques (Zanette & Field, 2009).

La dominància en primats

En primats, els investigadors sovint assignen la dominància segons la direcció de les aproximacions o les retirades. És el cas dels mascles de papions sagrats (*Papio hamadryas ursinus*) (Cheney, 1977; Kitchen et al., 2005), els ximpanzés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) (Murray, 2007), els caputxins bruns (*Cebus apella*) (Parr et al., 1997) i els lèmurs de cua anellada (*Lemur catta*) (Koyama et al., 2005).

Hi ha estudis que han descrit els sistemes de dominància basant-se en l'edat, per exemple, l'aluata de mantell (*Alouatta palliata*) (Jones, 1980) i el langur comú (*Presbytis entellus*) (Hrdy & Hrdy, 1976). En el cas del langur comú, s'hipotetitzava que a les femelles més joves (amb més valor reproductiu) se'ls assigna els rangs més alts, de manera que s'afavoreix una supervivència i fertilitat més altes associades a la prioritat d'accés als recursos per part dels individus dominants (Hrdy & Hrdy, 1976).

En les jerarquies de dominància dels sistemes matrilineals, els individus s'organitzen segons el rang del matrillinatge al qual pertanyen, de manera que tots els membres d'un mateix llinatge són dominants o subordinats a tots els membres d'un altre llinatge de rang més baix o més alt, respectivament. En aquests grups el rang de dominància depèn del rang matern, com és el cas del papió groc (*Papio cynocephalus*) (Hausfater, 1975), el macaco japonès (*Macaca fuscata*) (Kawai, 1958, Kawamura, 1958) i el macaco rhesus (*Macaca mulatta*) (de Waal, 1991).

Altres autors també han tingut en compte la posició espacial que ocupen els individus. Les femelles de ximpanzé de Gombe (*Pan troglodytes schweinfurthii*) (Murray et al., 2007) i els caputxins de cara blanca (*Cebus capucinus*) (Hall & Fedigan, 1997) passen més temps al centre del grup com més alt és el seu rang de dominància. Aquestes ubicacions particulars s'observen en circumstàncies d'escassetat d'aliments, perquè l'abundància i la distribució del menjar també constitueixen un factor ecològic determinant en l'organització social d'un grup (Barta & Giraldeau, 1998; Koenig, 2002; Cifre, 2009).

Per últim, el *grooming*, conducta originalment de neteja, és considerat, per molts autors un bon indicador de la jerarquia d'un grup (entre d'altres: Terry, 1970; Seyfarth, 1977; Hemelrijk & Ek, 1991; O'Brien, 1993a; Vervaecke et al., 2000c; Watts, 2000b; Schino et al., 2005). Si bé l'estructura de dominància pot estar generada per l'agressió, fet que genera tensions dins del grup, el *grooming* reforça els vincles socials entre individus i en restaura les relacions. Especialment en espècies de femelles emparentades (Wrangham, 1980), com els macacos o els papions, el *grooming* és dirigit cap als individus dominants (O'Brien, 1993a), per la qual cosa les diverses interaccions de neteja observades entre els individus poden resultar bones predictores de les diferències de rang establertes entre aquests.

3.4 Jerarquia de dominància en Cercopithecinae

Malgrat la diversitat específica de la subfamília, el grup es caracteritza per la filopàtria de les femelles i una estructura jeràrquica de dominància lineal, que es basa en l'herència del rang matern i que comporta l'organització dels individus en matrillinatges (Cheney, 1977; Chapais, 1996; Bentley-Condit & Smith, 1999; Silk et al., 2004).

Dins d'aquest sistema jeràrquic lineal general, les relacions de dominància entre els mascles són estables i és entre les femelles on s'observa una certa variabilitat. Les relacions entre femelles inclouen diferències observables en preferències pel que fa a la interacció amb altres femelles i en l'accés preferent a recursos de menjar (Isbell et al., 1999). I és que, en comparació amb els mascles, les femelles són particularment més sensibles als canvis en les variables ecològiques, degut a la seva gran inversió en la cura parental i a unes taxes de reproducció més lentes (segons Bradbury & Vehrencamp, 1977, citats per Stokes, 2004). De fet, quan les femelles viuen juntes i competeixen pels recursos, el tipus de competició que s'estableix entre elles en determina les relacions socials que s'hi estableixen (Sterck et al., 1997). Això ha comportat que molts estudis sobre les relacions socials s'hagin centrat en les femelles.

En els macacos de Barbaria (*Macaca sylvanus*), les filles sovint superen el rang de les seves mares i les femelles són subordinades a les seves germanes més grans (Paul & Kuester, 1987; Prud'Homme & Chapais, 1993). Aquesta relació de rangs entre mares i filles també s'observa en el mangabei gris (*Cercocebus torquatus atys*). En aquest cas, però, les filles tenen un rang just per sota al de les seves mares fins que tenen 3 anys. A partir d'aquest moment, les femelles superen, típicament i amb escreix, la posició jeràrquica de la seva mare i, quan les primeres són adultes, unes i altres no tenen rangs adjacents (Gust & Gordon, 1994).

La proximitat de rangs entre mares i filles determina el grau de nepotisme¹³ d'aquestes espècies. Mentre que la societat roman basada en el suport mutu entre parents, en algunes espècies els matrillinatges són més oberts i el gradient de dominància és més feble, cosa que afavoreix la tolerància social i el desenvolupament d'aliances, fins i tot entre no parents; és el cas del macaco de

¹³ En jerarquies nepotístiques les femelles emparentades tendeixen a col·locar-se molt properes en el rànquing com a resultat del suport de coalició (Sterck et al., 1997).

Barbaria (*M. sylvanus*), el macaco ursí (*M. arctoides*), el macaco de capell (*M. radiata*), el macaco moro de Sulawesi (*M. maurus*), i el macaco de Tonkean (*M. tonkeana*) (per exemple: De Waal & Luttrell, 1989; Thierry, 2004; Chapais, 1996). Variacions en aquest grau de tolerància i en la direccionalitat de les agressions caracteritzen els sistemes de dominància, de manera que es poden categoritzar en quatre estils de dominància (Thierry, 2000) (veure Taula 3.4). Espècies com el macaco japonès (*M. fuscata*) i el macaco rhesus (*M. mulatta*), on la major part dels conflictes són unidireccionals, l'intensitat d'agressió alta és comuna, les reconciliacions no són freqüents i l'estatus de dominància dels individus depèn, principalment, del suport dels parents (per exemple: Kawai, 1958; Kawamura, 1958), es consideren espècies despòtiques. Per altra banda, les espècies es defineixen com a igualitàries quan l'agressió és generalment de baixa intensitat, la majoria de conflictes són bidireccionals i les taxes de reconciliació són altes. Aquest és el cas dels macacos de Tonkean (*M. tonkeana*) i dels macacos negres de Sulawesi (*M. nigra*). Aquestes espècies corresponen a aquelles que mostren els estils socials més extrems entre macacos¹⁴. Variacions en la rigidesa de la jerarquia social comporten relacions socials més o menys cohesives entre tots els individus del grup. Així, en les jerarquies més rígides les tendències cohesives estan àmpliament concentrades en la direcció dels individus emparentats, mentre que en aquells grups socials més relaxats les relacions socials es produeixen entre totes les categories socials (Butovskaya, 1993).

Taula 3.4. Organització social del gènere Macaca (Thierry, 2000).

<u>Nivell 0</u>	<u>Nivell 1</u>	<u>Nivell 2</u>	<u>Nivell 3</u>
<i>M. mulatta</i>	<i>M. fascicularis</i>	<i>M. arctoides</i>	<i>M. maura</i>
<i>M. fuscata</i>	<i>M. nemestrina</i>	<i>M. assamensis</i>	<i>M. nigra</i>
<i>M. cyclops</i>		<i>M. radiata</i>	<i>M. ochreata</i>
		<i>M. silenus</i>	<i>M. tonkeana</i>
		<i>M. sinica</i>	
		<i>M. sylvanus</i>	
		<i>M. thibetana</i>	

Font: Elaboració pròpia a partir de Thierry (2000).

Thierry (2000) va classificar diverses espècies del gènere en una escala de quatre nivells. En el nivell 0 es troben aquelles amb un estil de dominància més despòtic, mentre que les espècies del nivell 3 presenten un estil de dominància igualitari. Els nivells intermitjos (1 i 2) mostren estils de dominància més heterogenis, essent les espècies del nivell 1 més despòtiques que igualitàries, i les del nivell 2 més igualitàries que despòtiques.

¹⁴ El macaco japonès (*Macaca fuscata*) i el macaco rhesus (*Macaca mulatta*) presenten un estil de dominància despòtic, mentre que el macaco de Tonkean (*Macaca tonkeana*) i el macaco (*Macaca nigra*) són espècies amb un estil de dominància igualitari.

3.5 Síntesi dels diversos models de jerarquia i factors de dominància

L'estudi de l'organització dels grups i dels diversos sistemes jeràrquics mitjançant els quals els individus s'interrelacionen ha generat diverses propostes per a la mesura de la dominància.

A l'hora de definir la linealitat del sistema jeràrquic, i, consegüentment, la distribució en rangs dels individus del grup, la major part d'autors es basen en les interaccions agonístiques. Així, el nombre de congèneres que un individu domina, el rang dels individus que un d'ells ha vençut, i els comportaments agressius o de submissió que un individu realitza vers la resta del grup, són paràmetres que han estat utilitzats a l'hora d'establir un indicador de la dominància en un grup. Cadascuna de les propostes considera uns factors o altres segons les característiques dels individus, i això comporta que en alguns estudis es combinin diversos procediments per tal d'obtenir un índex únic de dominància. Alguns autors, però, han creat índexs únics de dominància que permeten determinar el grau de linealitat d'una societat, és el cas de Landau (1951), Barroso et al. (2000) i Singh et al. (2003). En el cas de Singh et al. (2003), una combinació de les propostes de Landau (1951) i Appleby (1986), el valor de l'índex (entre 0 i 1) determina l'absència o presència de linealitat jeràrquica, i, en aquest últim cas, quin tipus de sistema jeràrquic estructura el grup en qüestió.

A més a més de les interaccions agonístiques, hi ha autors que proposen altres factors a partir dels quals es poden formar els sistemes jeràrquics. Així, l'edat, les aproximacions o retirades, la ubicació en l'espai i les interaccions de *grooming* serien factors que condicionarien l'organització dels grups socials, com per exemple en l'ordre dels primats. En el cas de la subfamília Cercopithecinae, i més concretament del gènere *Macaca* que ens ocupa, els grups es caracteritzen per una estructura jeràrquica de dominància lineal, on les posicions jeràrquiques s'hereten segons el rang matern, i és la proximitat de rangs entre mares i filles el que determina les relacions de dominància entre elles i la resta de femelles i el que comporta la varietat d'estructures socials, característica del gènere.

4 ESTUDI NATURALISTA

La present investigació requeria l'obtenció de dades empíriques de les interaccions de *grooming* en un grup de primats, amb l'objectiu de contrastar-les amb les assumpcions del model de Seyfarth.

El gènere *Macaca* presenta una alta variació intraespecífica en els tipus de relacions socials i amb diversos patrons de conductes agonístiques, afiliatives, etc. (Duboscq et al., 2013). Una de les característiques del gènere és l'estructura en grups multimascler-multifemella, amb migració de mascles en la seva etapa adulta. Aquest fet determina que s'estableixin societats matrifocals, on les femelles romanen habitualment al seu grup natal, i en condiciona les relacions que s'estableixen entre elles (més àmplies, estables i més duradores), que, per tant, poden fer més evidents les conductes que les mantenen.

La major part d'estudis de dominància en macacos s'han realitzat amb espècies com el macaco japonès (*M. fuscata*), el macaco rhesus (*M. mulatta*), el macaco d'Assam (*M. assamensis*) i el macaco de capell (*M. radiata*). Els estudis de macaco de Barbaria (*M. sylvanus*) se centren, sobretot, en la seva ecologia i biologia però no hi ha gaire bibliografia específica de la seva estructura i organització social. Aquesta espècie té un estil de dominància més tolerant que despòtic, segons la classificació de Thierry (2004). Al continent europeu es mantenen diversos grups en condicions de semi-llibertat. La possibilitat de realitzar l'estudi naturalista en circumstàncies semblants a les naturals pel que fa a la biologia i a l'ecologia de l'espècie, però en una situació més controlada que la que es podria generar a la natura, va ser un dels factors pels quals es va seleccionar l'espècie d'estudi.

Les observacions van tenir lloc a *La Vallée des Singes*, a França. La mida del grup, la diversitat dels seus membres, l'accessibilitat i l'estat del territori van ser uns factors determinants a l'hora de triar el grup.

Els diversos apartats que segueixen presenten, de manera més àmplia, l'espècie, el grup, el territori i les condicions d'estudi.

4.1 L'espècie: el macaco de Barbaria (*M. sylvanus*)

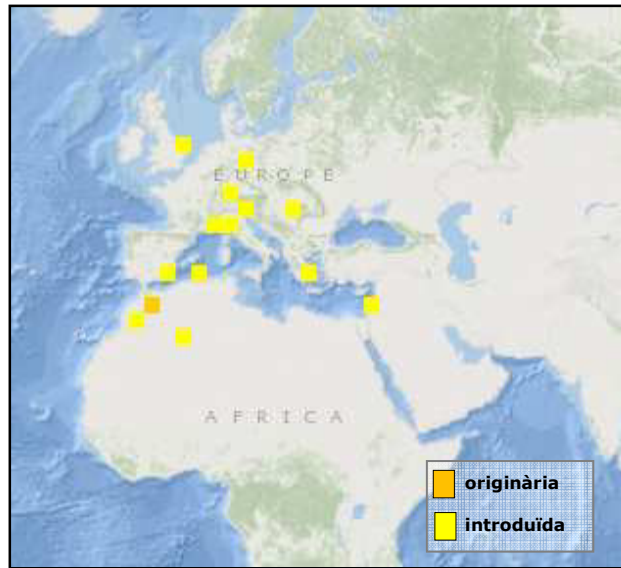
Els macacos de Barbaria (*Macaca sylvanus* L.1758), juntament amb altres espècies com els babuïns, els cercopitecs verds i els cercopitecs de nas blanc formen part de la subfamília *Cercopithecinae*, que pertany a la Família *Cercopithecidae* (Mones del Vell Món). La subfamília de Cercopitecins es caracteritza per una organització social en grups multimascler-multifemella amb filopàtria de femelles i dispersió de mascles (Kuester & Paul 1999), fet que comporta grups de femelles emparentades (Wrangham, 1980). Alguns dels trets distintius de l'espècie són la presència de caràcters morfoanatòmics primitius (Fa, 1984a), les intenses interaccions afiliatives entre mascles i infants (Lahiri & Southwick, 1966; Deag & Crook, 1971; Burton, 1972; Small, 1990; Henkel et al., 2010) i una alta cohesió de grup (segons Deag, 1980; citat a Machairas et al., 2003).

Dins del gènere *Macaca*, el macaco de Barbaria està considerada una de les espècies menys agressives (De Waal, 1989) i categoritzada com a relativament "tolerant" segons el sistema de graduació de Thierry (Thierry, 2000) (veure Taula 3.4), amb moltes conductes afiliatives post-conflicte (per exemple, en forma d'interaccions de *grooming*, abraçades, aproximacions o còpules).

Actualment aquesta espècie de macaco és l'única del gènere que viu a fora del continent asiàtic. De fet, de les 20 espècies de macacos reconegudes, els macacos de Barbaria són el tàxon més vell del gènere i, per això, l'últim representant africà (Thierry et al., 2000). Actualment tot el que resta d'una vasta població del Pleio-Pleistocè (segons Delson, 1980; citat a Machairas et al., 2003) és aproximadament uns 15.000 animals salvatges al Marroc i a Algèria, incloent petites poblacions a Tunísia i la península de Gibraltar i grups semi-lliures a Europa (Butynski et al., 2008) (veure mapa 4.1).

Està considerada una espècie en perill, segons el Conveni sobre el Comerç Internacional d'Espècies Amenaçades de Fauna i Flora Silvestres (IUCN Red List 2002, Ap.II CITES) (Butynski et al., 2008). Les principals amenaces dels macacos de Barbaria són la destrucció del seu hàbitat, el sobrepasturatge del bestiar que causa la degradació de l'hàbitat, i la captura il·legal de les cries pel tràfic d'animals de companyia (Camperio et al., 2005).

Mapa 4.1. Distribució de l'espècie *Macaca sylvanus* al món.



Font: <http://eol.org/pages/323959/maps>.

És una espècie coneguda per la seva gran adaptabilitat, ja que ocupa diversos habitats amb condicions meteorològiques extremes que varien des dels -10°C a l'hivern fins als 40°C a l'estiu. Habita en boscos de roure i cedre (d'altituds mitjanes i altes), matollars, penya-segats, on hi governa una climatologia amb una àmplia variació estacional, que condiciona la seva alimentació. És una espècie herbívora generalista, molt flexible, que es nodreix de fruites, fulles joves, flors, escorça, arrels i petits invertebrats (Drucker, 1984; Mehlman, 1984; Ménard, 1985; Ménard & Vallet, 1986; Fa, 1994; MacDonald, 2001; Menard, 2002; El Alami et al., 2012).

Són animals robustos (els adults tenen una amplada d'espatlles d'uns 40 cm, i una alçada d'uns 60 cm) amb un dimorfisme sexual manifest, els mascles pesen uns 18 kg. aproximadament, i les femelles uns 13 kg. El pelatge és marró-grisós i varia al llarg de l'any, essent més gruixut a l'hivern. Presenten mandíbules poderoses, amb llargs canins i bosses a sota les dents inferiors que s'estenen per sota el coll. Aquests receptacles s'utilitzen per emmagatzemar menjar quan estan recol·lectant i necessiten recollir un volum d'aliments comparable al de l'estómac.

La maduresa arriba a edats diferents als mascles i a les femelles. Als primers, se'ls considera adults quan tenen 7 anys d'edat. Tenen cares estretes, i una esperança de vida d'entre els 15 i els 17 anys (que es pot allargar en condicions de captivitat i semi-captivitat). Les femelles són fèrtils cap als 4 anys. Són més petites que els mascles i presenten unes "barbes" característiques, a les galtes, de color negre-gris, i les inflors de caràcter sexual (*sexual swellings*)

inconfusibles de les femelles que menstruen. La seva esperança de vida és una mica més llarga, 18-22 anys.

Les cries de *M. sylvanus* són els individus més vulnerables del grup i, per això, reben les atencions de tots els seus membres, especialment dels mascles que, en aquesta espècie, interaccionen fortament i àmpliament amb les cries immediatament després del seu naixement (Burton, 1972; Paul et al., 1996; Ménard et al., 2001; Henkel et al., 2010).

L'època d'aparellament es concentra a la tardor i els naixements se situen a la primavera, des de l'abril al juliol, amb un pic al maig-juny (Ménard & Vallet, 1993). Les mares deslleten a les seves cries els mesos de setembre i octubre, a l'inici de l'estació d'aparellament. Les femelles donen a llum a una única cria cada any o cada dos anys, després d'una gestació d'uns 5 mesos, aproximadament, i els bessons són força rars.

Les relacions de dominància de les femelles són estrictes, fortament unidireccionals i estables al llarg de la vida (Paul & Kuester, 1987). En canvi, les relacions entre els mascles adults canvien freqüentment i són força menys clares (Paul, 1989; Kuester & Paul, 1992). El rang de les femelles és altament dependent del rang matern, per la qual cosa les posicions jeràrquiques són fàcilment predictibles en el moment del naixement. Les relacions de dominància entre membres de famílies diferents depèn tant del rang matern com de l'edat relativa dels oponents. Per això, el procés d'adquisició de rang també està afectat per les diferències d'edat/mida entre els membres de les diferents famílies. Aquest fet, però, no es produeix entre les femelles de la mateixa família.

Les femelles menopàusiques mantenen el seu estatus, resultat d'una jerarquia femenina altament estable, però són progressivament superades en el rang per part de les seves filles adultes i altres femelles més joves. I aquestes, normalment, no aconsegueixen superar el rang de les seves germanes més grans, a diferència del que succeeix en altres espècies del gènere *Macaca* (*M. fuscata*: Koyama, 1967; *M. mulatta*: Missakian, 1972; *M. radiata*: Silk et al., 1981; *M. nemestrina*: Bernstein, 1969).

4.2 El grup

En el moment en què es va dur a terme l'estudi, el grup estava format per 23 individus¹⁵ (12 mascles adults, 9 femelles adultes i 2 femelles subadultes) d'edats¹⁶ (veure Taula 4.2) i orígens coneguts (veure Annex III i Annex IV).

Taula 4.2. Individus del grup de *M. sylvanus* de La Vallée des Singes.

	Classe d'edat	Any de naixement		Classe d'edat	Any de naixement
Sammie	Masclle adult	1998	Piggy	femella adulta	1995
Nador	Masclle adult	1999	Manga	femella adulta	1998
Menfi	Masclle adult	1999	Baïda	femella adulta	1999
Tamann	Masclle adult	1999	Rabbat	femella adulta	2000
Kébir	Masclle adult	1999	Tizi	femella adulta	2003
Sidi	Masclle adult	2000	Ouria	femella adulta	2004
Kali	Masclle adult	2000	Batnah	femella adulta	2006
Rekkam	Masclle adult	2000	Mira	femella adulta	2007
Tarik	Masclle adult	2002	Lunja	femella adulta	2007
Nephys	Masclle adult	2004	Safy	femella subadulta	2008
Malek	Masclle adult	2004	Zahria	femella subadulta	2009
Salim	Masclle adult	2004			

Font: Elaboració pròpia a partir de les dades proporcionades per La Vallée des Singes.

En aquell període només hi havia un individu amb capacitat reproductora: una femella (Manga –MN–), ja que el mascle reproductor havia mort l'any 2009, la resta de mascles estaven esterilitzats i a les femelles se'ls havia implantat un dispositiu anticonceptiu. Tanmateix, no es va observar que els mascles diferenciessin entre femelles implantades i femelles no implantades (a falta d'un estudi que ho confirmi, semblava que s'aparellaven amb totes elles amb la mateixa taxa). Fa 3 anys que els responsables del parc cerquen un mascle reproductor per incorporar-lo al grup.

4.3 El territori

Les dades per a aquest estudi es van obtenir de l'observació d'un grup de macacos¹⁵ en condicions de semi-libertat del parc *La Vallée des Singes*, a Romagne (França) (veure mapa a l'Annex II).

¹⁵ Cinc dies abans de l'inici de l'estudi el personal del parc va trobar mort un dels mascles submisos del grup. Es desconeixen les causes de la mort.

¹⁶ Per a la denominació de les diverses classes d'edat (adult, subadult) s'ha utilitzat la categorització de Burton (1972).

La regió on es troba el parc es caracteritza per un clima continental, d'hiverns relativament suaus (0°C-8°C) i plujosos i d'estius frescos i relativament humits. Al llarg de l'any les temperatures oscil·len, de mitjana, entre els 8°C i els 16°C, malgrat que a l'estiu es poden produir onades de calor. Aquest clima afavoreix formacions vegetals de boscos temperats de fulla caduca (faigs, roures, castanyers, i freixes, per exemple, i una clara estratificació arbustiva i herbàcia).

El grup habita un territori de 3,3 hectàrees sense depredadors naturals, que inclou una zona de bosc amb matollar (roures, castanyers, esbarzers...) (veure espècies vegetals del territori a l'Annex V), una zona de prat, i un rierol i una bassa que proporcionen l'accés a l'aigua. Un sender, delimitat per tanques de fusta de 40 cm d'alçada, travessa el territori i permet l'accés dels visitants a l'indret (veure plànol del territori a l'Annex II).

Els animals són alimentats pel personal del parc, que distribueix l'aliment (llavors, fruites i verdures) 6 cops als dia a la zona central (i propera a les tanques¹⁷) del territori. A més a més, els macacos també es nodreixen de petits insectes, plantes, fulles, escorça i altres llavors, de manera anàloga a com ho farien en el seu hàbitat natural.

El contacte del personal del parc amb els animals és pràcticament nul. Els cuidadors del sector es limiten a distribuir el menjar i només interaccionen amb els animals per espantar-los, en cas que calgui allunyar-los (aproximació a un visitant, per exemple).

Durant els mesos que el parc és obert (abril-novembre), el públic pot visitar el territori dels macacos recorrent el sender que el travessa. Els animals estan habituats a la presència humana i romanen passius, per la qual cosa les interaccions entre uns i altres es limiten a l'aproximació i a alguna amenaça per part dels macacos si els visitants s'hi acosten excessivament. Només en alguna ocasió es va observar la femella més jove del grup que saltava sobre un visitant o intentava pessigar-li les cames. En aquestes situacions, el personal del parc, que roman vigilant al territori, va procedir a espantar l'animal per evitar posteriors accions d'aquest sobre el visitant.

¹⁷ Els aprovisionaments es concentren en aquestes zones perquè els visitants puguin veure els animals de més a prop.

4.4 El registre

4.4.1 El procediment de registre

Les observacions es van dur a terme durant 4 mesos (abril-juliol 2012). A l'inici de l'estudi es va destinar un breu període (40 hores aproximadament) per a la identificació de tots els individus del grup (a partir de característiques naturals, com pigues i/o taques, color del pelatge, etc.), així com per a l'habitució d'aquests a l'observadora i per a l'elaboració de l'etograma del grup (veure Annex I), que es va realitzar mitjançant registres *ad libitum* (Altmann, 1974).

Les dades van ser recollides durant 1.840 sessions focals individuals de 15 minuts amb registres activats per transicions (R.A.T), dutes a terme entre les 8h i les 17h. Per evitar biaixos i possibles preferències de seguiment d'individus per part de l'observadora, durant tot el període de recollida de dades es va seguir un ordre diferent cada dia, establert de manera aleatòria en una llista. Si un individu no podia ser localitzat, se seguia el següent individu de la llista i el primer individu s'observava quan se'n tenia l'oportunitat.

Per localitzar i seguir els macacos, la investigadora recorria tot el territori, i les úniques restriccions d'accés eren degudes a la ubicació dels animals (als arbres) i/o a les característiques del terreny (bassa) o vegetació (matollar molt dens). La distància d'observació entre la investigadora i l'individu seguit variava entre els 50 centímetres¹⁸ i els 70 metres. En les circumstàncies en què la distància i/o les condicions del terreny dificultaven l'observació clara dels individus, es van utilitzar binocles (Starblitz, 10x50m; 122m a 1000m).

En total, el grup va ser observat durant 460 hores, distribuïdes en 10 sessions per cada franja horària i individu; de manera que tots els individus van ser estudiats el mateix temps i en els mateixos moments del dia (veure Taula a l'Annex VI).

Durant les sessions d'observació sistemàtica, es van registrar totes les conductes (definides amb anterioritat en un etograma per al grup en qüestió) que l'individu seguit duia a terme, així com la durada d'aquestes (sempre que la durada mínima d'aquestes fos d'1 segon), els individus amb qui interaccionava i, en el cas d'una conducta de *grooming*, a quina part del cos tenia lloc.

¹⁸ Distància mínima registrada arran d'aproximacions dels animals a la investigadora i no a la inversa.

Per una qüestió de pragmatisme no es va elaborar cap Taula de registres per a les observacions (amb els individus del grup i les possibles conductes establertes en files i columnes), ja que en l'etograma s'havien definit moltes variables i es feia difícil l'anotació ràpida i acurada de les conductes, la durada d'aquestes i els possibles actors/receptors de cada una d'elles¹⁹. Per aquesta raó, el sistema de registre va consistir en la presa de dades (conductes, hora d'inici i hora de finalització d'aquestes, i possibles individus participants en cada una d'elles) amb llapis en una llibreta. En finalitzar la jornada, es transcrivien els registres en una Taula Excel, on s'hi calculava, directament, el temps invertit en cada conducta (veure mostra a l'Annex VII).

Arran de les condicions del terreny (sotabosc molt abundant) i de la curiositat i capacitat de sostracció i manipulació dels objectes per part dels animals, es va descartar l'ús del vídeo com a sistema de registre de les sessions. Aquesta metodologia només va ser utilitzada en alguns casos i amb la intenció de tenir registres que es poguessin tornar a visualitzar per a l'obtenció de la fiabilitat. L'observació de les sessions grabades en vídeo es va realitzar de la mateixa manera que les efectuades *in vivo*, és a dir, que el visionat no s'aturava en cap moment i la presa de dades s'efectuava amb llapis en una llibreta.

4.4.2 Fiabilitat de l'observadora

L'estudi de la fiabilitat de l'observadora es va estructurar en dues anàlisis: la concordança de l'observadora amb ella mateixa (intraobservador) i la concordança entre l'observadora i un altre observador extern (interobservador).

Per valorar la concordança intraobservador, un any després de la recollida de dades es va visualitzar de nou la totalitat dels vídeos enregistrats durant les sessions al parc. Les conductes observades es van registrar com s'havia fet originalment, de manera que la metodologia utilitzada en els primers registres en vídeo i els segons fos la mateixa, i es va procedir a la seva comparació (veure Annex XII).

¹⁹ Durant el període inicial de familiarització al grup i al territori per part de l'observadora, es van realitzar diversos intents de registre amb suports diferents (tauleta digital, vídeo, registre amb plantilla de conductes, etc.) però es van anar descartant per les dificultats que la seva aplicació comportava.

Per a la concordança interobservador es va contactar amb una observadora externa amb experiència en l'etologia de primats. Per a l'anàlisi en qüestió, la seva formació va consistir en una breu contextualització del grup de macacos de Barbaria de *La Vallée des Singes*, una identificació dels individus mitjançant diverses fotografies i vídeos, i una habituació a la metodologia de registre de dades amb el visionat d'altres sessions en vídeo. L'estudi de la fiabilitat en sí es va realitzar amb l'anàlisi del 10% de les sessions registrades en vídeo, escollides aleatòriament per evitar biaixos. Per tal d'obtenir el valor de la fiabilitat, els registres de l'observadora externa es van comparar amb els primers registres de l'observadora inicial (veure Annex XII).

La comparació dels registres de conductes de les dues anàlisis de concordança es va realitzar amb el programa GSEQ (Generalized Sequential Querier) en la seva versió 5.1.15. Aquest programa analitza seqüències de dades d'observacions, fet que permet calcular el coeficient Kappa d'alineament per a esdeveniments (Bakeman & Quera, 2011). A diferència d'altres càlculs comparatius entre la concordança esperada i l'observada, aquest coeficient té en compte que alguns dels acords entre observadors es puguin produir per atzar, de manera que la proporció entre acords reals i acords possibles es corregeix mitjançant la resta dels acords fortuïts.

Taula 4.4.2. Coeficients Kappa per a les concordances intra- i interobservador.

	<u>Promig</u>	<u>Valor màxim</u>
Concordança intraobservador	0,98	0,98
Concordança interobservador	0,92	0,93

Nota: El valor màxim fa referència al valor màxim possible, donades les freqüències totals de les conductes, obtingudes a partir de l'observadora.

Font: Elaboració pròpia a partir de les dades proporcionades pel programa GSEQ5.

Tot i que els valors dels coeficients Kappa (veure Taula 4.4.2) de les anàlisis efectuades indiquen una bona fiabilitat, es van comparar els registres ocularment. Aquesta comparació va evidenciar un coneixement desigual dels individus per part de les dues observadores, així com la dificultat de la metodologia utilitzada, que no permetia rectificacions ni verificacions en no poder aturar el visionat de les sessions. A més a més, en el cas de la

concordança intraobservador, es creu que el temps transcorregut entre visualitzacions va comportar una pèrdua de pràctica en el sistema de registre i la conseqüent disminució de la fiabilitat.

4.5 Mesures de dominància

Segons Drews (1993), la dominància és un atribut d'interaccions repetides entre dos individus, caracteritzat per un resultat consistent a favor dels mateixos membres de la díada. Així, per exemple, quan un individu cedeix el seu lloc perquè n'hi ha un altre que s'hi acosta, es considera que el segon individu és dominant sobre el primer (Franz, 1999).

Per a la determinació dels rangs jeràrquics es va elaborar una matriu sociomètrica a partir dels resultats dels encontres entre díades d'individus, seguint el mètode Singh et al. (2003). Aquest mètode combina els procediments de Landau (1951), Appleby (1983) i Zumpe i Michael (1986), i consisteix en l'elaboració d'una matriu sociomètrica, on tant en files com en columnes hi ha els individus del grup (files: quan actuen com a dominants, columnes: quan actuen com a submisos), i en les interseccions hi consten els resultats de les interaccions.

Es calculen els valors d_i per a cada individu, xifra que resulta del sumatori de tots els encontres guanyats per cada un d'ells quan s'enfronten amb un altre (P_i).

$$d_i = \sum_{j=1}^n P_j \quad [5]$$

La fórmula utilitzada en el present estudi és la versió de Singh et al. (2003), que també té en compte les situacions en què dos individus no interaccionen, és a dir, que no coincideixen en l'espai i el temps (de manera voluntària o no). En aquests casos es calcula un valor addicional (anomenat d_{ij}) a partir dels valors esperats (veure Annex IX). El total d'encontres guanyats (d_i o d_{ij} , segons l'individu) es divideix per n (el nombre d'individus del grup) i s'obtenen unes puntuacions z . Amb la intenció de ponderar els valors de z i poder elaborar una escala d'interval on hi constin les diferències de dominància entre els individus i el seu rang, es pren el valor z més baix i se'l considera un zero arbitrari i se suma la resta de valors z . Els "nous" valors de z (valor d'escala), ordenats, permeten classificar els individus, de més rang a menys rang en la jerarquia (veure Taula 4.5).

Taula 4.5. Ordenació en rangs del grup d'estudi.

	<i>d_{ii}</i>	<i>z</i>	Valor d'escala	rang
SM	5,35	0,23	0	KB 1
ND	4,30	0,19	0,12	ND 2
PG	9,15	0,40	0,13	TM 3
BT	16,15	0,70	0,16	SD 4
MF	5,68	0,25	0,17	SM 5
TM	4,40	0,19	0,18	RK 6
MN	11,35	0,49	0,18	MF 7
MR	19,24	0,84	0,33	PG 8
KB	1,49	0,06	0,34	KL 9
SD	5,12	0,22	0,35	NP 10
BD	14,52	0,63	0,36	TK 11
LJ	16,43	0,71	0,41	MK 12
KL	9,29	0,40	0,43	MN 13
RK	5,66	0,25	0,57	BD 14
RB	16,72	0,73	0,57	SL 15
SF	16,75	0,73	0,58	TZ 16
TK	9,88	0,43	0,64	BT 17
NP	9,59	0,42	0,65	LJ 18
TZ	14,84	0,65	0,66	ZR 19
ZR	16,57	0,72	0,66	OU 20
MK	10,83	0,47	0,66	RB 21
SL	14,68	0,64	0,66	SF 22
OU	16,64	0,72	0,77	MR 23

Font: Elaboració pròpia a partir de la matriu sociomètrica.

La primera columna de la Taula de l'esquerra (*d_{ii}*) mostra el resultat de la suma d'interaccions de cada un dels individus amb la resta; la segona recull els valors *z* obtinguts per a cada un d'ells. Aquests valors *z* han estat ponderats a la Taula de la dreta, prenent el valor de *z* més baix com a zero (0), ordenant la resta i obtenint el valor d'escala que establirà els diferents rangs dins del grup.

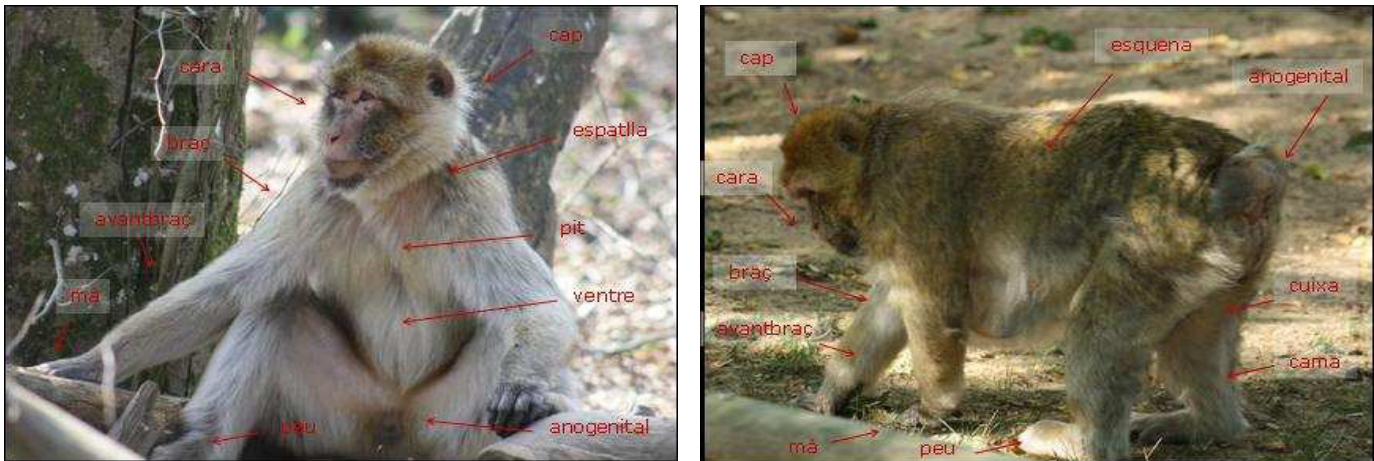
Per elaborar la matriu sociomètrica del grup de macacos de Barbaria de *La Vallée des Singes* es van prendre les dades de les interaccions de submissió, ja que el nombre de conductes indicadores de dominància (atacar, inspeccionar, i perseguir, en són exemples) registrades durant el període d'estudi era força baix i no constituïa una mostra per extreure resultats consistents. Es van comptabilitzar, doncs, totes les conductes de submissió que els individus havien realitzat entre ells, com per exemple ser inspeccionat per un altre individu, mostrar la zona anogenital, ser muntat per un altre, ser perseguit, etc., i es van fer constar les freqüències de cada una d'elles segons l'individu que n'havia estat l'actor i el receptor. La matriu es va estructurar de manera que a les columnes hi consten els valors de les trobades quan els individus actuen com a submissos i a les files quan són dominants (veure Annex VIII). Un cop obtinguts els valors finals (equivalents al final del sumatori de les puntuacions de les diverses interaccions agonístiques entre els individus del grup), es va determinar l'ordenació dels individus en una escala de dominància, a partir de l'ordre invers dels rangs obtinguts a la matriu pel fet que les conductes considerades no eren les habituals de dominància sinó les de submissió (veure Annex IX).

4.6 Mesures de *grooming*

Per registrar les interaccions de *grooming* (tant l'autogrooming com l'al·logrooming), i a diferència de les altres conductes, les accions es van subdividir en episodis. Així doncs, una acció de *grooming* podia estar formada per diversos episodis, segons si l'individu havia canviat d'orientació, la part del cos on efectuava el *grooming* o l'individu sobre el qui s'efectuava el *grooming*. Un nou episodi s'iniciava sempre i quan la durada d'aquest fos, com a mínim, d'1 segon²⁰.

Per registrar la part del cos que rep *grooming*, es van diferenciar 13 regions: cara (c), cap (p), espatlla (t), esquena (e), zona anogenital (ag), peu (u), cama (x), cuixa (xx), ventre (vv), pit (v), braç (b), avantbraç (bb) i mà (m) (Esquema 4.6).

Esquema 4.6. Regions corporals receptores de *grooming*.



Font: Elaboració pròpia a partir de fotografies realitzades durant les observacions.

²⁰ Gairebé la totalitat de les interaccions de *grooming* registrades van tenir una durada superior a 1 segon. Aquest valor mínim feia més referència al temps necessari per a la seva detecció que a la durada de la conducta pròpiament dita.

5 RESULTATS

El present capítol recull els resultats obtinguts a partir de les dades registrades durant el període d'observació del grup de macacos de Barbaria estudiat.

Els diversos apartats mostren els resultats agrupats segons les hipòtesis plantejades inicialment, i s'hi inclou un apartat previ que permet la contextualització general de les dades, considerant uns paràmetres bàsics de caracterització del grup.

La contrastació de les hipòtesis es va realitzar aplicant proves estadístiques no paramètriques i amb dues cues, que s'expliciten en cada cas. Així, es va utilitzar el quocient de Yule en les anàlisis de dades dicotòmiques (taules de 2x2), el test U-Mann Withney, el coeficient de correlació d'Spearman, el test Kruskal Wallis i el test "Khi-quadrat". En cada cas s'especifiquen la prova aplicada i els valors obtinguts, tant per a l'estadístic com per a la significació.

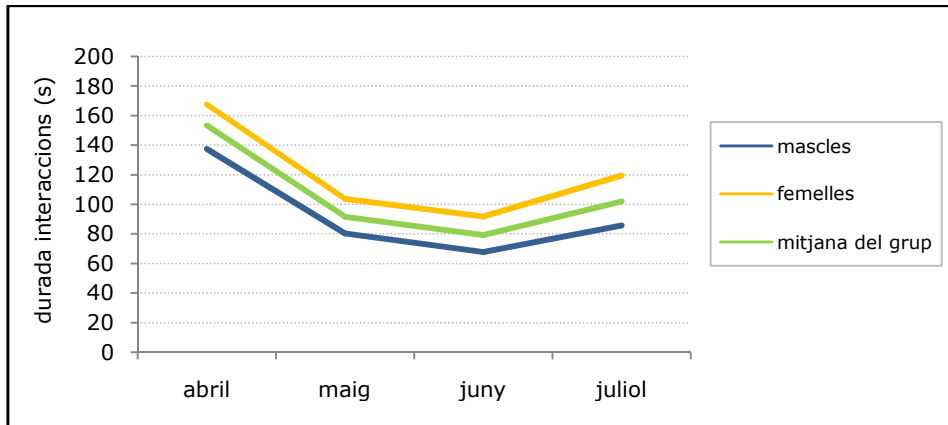
5.1 Resultats generals

L'anàlisi de les dades obtingudes mitjançant l'observació dels 23 macacos va aportar diverses informacions sobre les característiques del grup i en relació a l'espècie a la qual pertanyen.

Durant els registres, els macacos de Barbaria de *La Vallée des Singes* van dedicar un 13,73% del temps a les conductes de *grooming* (2,39% *autogrooming* i 11,35% *al·logrooming*)²¹. Aquesta inversió global de temps en el *grooming* es va mantenir més o menys estable durant tot el període d'observacions, però pel que fa a l'*al·logrooming* es van observar variacions significatives (Kruskal Wallis=103, p=0,0004) entre el primer mes d'estudi i la resta del període. Així, en el mes d'abril, els individus dedicaven uns 153 segons de mitjana a l'*al·logrooming* en cada sessió (15 minuts d'observació), mentre que al mes de juny la inversió de temps en *al·logrooming* era de 79 segons per sessió de mitjana (veure Figura 5.1.1).

²¹ Les observacions es duen a terme de 8h a 18h, per la qual cosa els percentatges que s'indiquen no fan referència a la dedicació total diària, sinó a la inversió de *grooming* (*autogrooming* i *al·logrooming*) durant les hores d'observació.

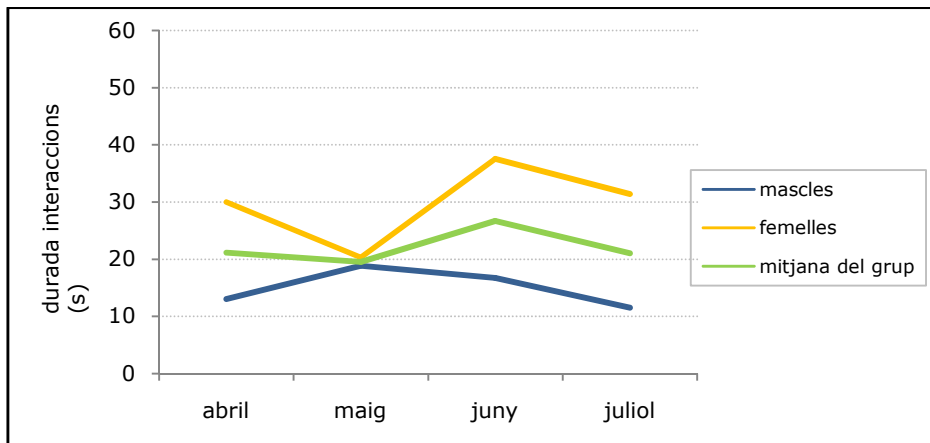
Figura 5.1.1. Evolució de la durada mitjana de les interaccions d'al·logrooming, abril-juliol 2012.



Font: Elaboració pròpia.

Pel que fa a l'autogrooming, el temps que hi van dedicar es va mantenir aproximadament constant durant tot el període, tant en mascles com en femelles, i no es van detectar diferències significatives (Kruskal Wallis = 3, n.s.) en la durada de les interaccions d'autoneteja, ni tampoc quan es van tenir en compte les inversions de temps de cada gènere per separat (mascles: Kruskal Wallis = 3, n.s.; femelles: Kruskal Wallis = 3, n.s.) (veure Figura 5.1.2).

Figura 5.1.2. Evolució de la durada mitjana de les accions d'autogrooming, abril-juliol 2012.



Font: Elaboració pròpia.

Entre d'altres conductes, també es va tenir en compte el temps dedicat al menjar, durant les hores de registre, que representava el 23% del temps.

5.2 Funcions del *grooming*

L'anàlisi de la funcionalitat del *grooming* es va realitzar amb la intenció de conèixer si la distribució de les interaccions de *grooming* observada en el grup d'estudi era coincident amb les informacions d'altres autors que ja havien estat obtingudes en diversos estudis anteriors.

5.2.1 Funció higiènica

Per tal de clarificar si el *grooming* responia a una funció principalment higiènica es va calcular l'índex Q Yule per a les variables accessibilitat de les parts del cos (parts del cos no accessibles i parts del cos accessibles) i conducta de *grooming* (*al·logrooming* i *autogrooming*).

Aquest índex permet calcular el grau d'associació entre dues variables dicotòmiques, establertes en una Taula de contingència 2x2. Es tracta d'un coeficient limitat en una escala entre -1 i +1, on el valor 0 indica una independència de les dues variables, i els valors més propers a -1 i +1 fan referència a una associació més intensa d'aquestes (el signe del valor designa si l'associació és positiva o negativa).

El valor obtingut (Q Yule = 0,98) mostrava una forta associació de les variables estudiades, de manera que l'*al·logrooming* es relacionava amb les parts del cos no accessibles per a un mateix i l'*autogrooming* es vinculava a les parts del cos de fàcil accés pel propi individu (veure Taula 5.2.1). El resultat obtingut confirmava la distribució de *grooming* esperada, tenint en compte la circumstància física manifesta de la dificultat d'accés per a un mateix que comporten determinades parts del cos (com l'esquena, per exemple). Aquest patró específic de *grooming* era indicatiu de la funció higiènica i feia palès el rol complementari de les dues variacions de la mateixa conducta de neteja.

Taula 5.2.1. Accessibilitat de les regions corporals i tipus de *grooming*.

	<i>Al·logrooming</i>	<i>Autogrooming</i>	
Parts del cos no accessibles	110902	1383	Q Yule=0,98
Parts del cos accessibles	20008	30003	

Nota: Els valors de la taula representen el temps total (en segons) de dedicació a cada conducta.

Font: Elaboració pròpia.

5.2.2 Funció social

Per poder avaluar si la distribució de l'*al·logrooming* responia a un patró específic de neteja, proporcional a la superfície de les diverses parts del cos, o bé seguia un altre patró de distribució, es va analitzar la dedicació de temps que rebia cada part del cos.

La segmentació establerta a l'inici dels registres d'observació determinava 13 regions corporals (veure apartat 4.6). Tanmateix, per a la realització d'aquestes anàlisis es va optar per la unificació de les 13 regions anteriorment definides en 6 noves categories, establertes a partir de les zones corporals determinades per Zamma (2002) i corresponents a la classificació amb dades específiques sobre la superfície de les diverses parts del cos dels macacos de Barbaria. Les 13 regions corporals definides anteriorment (cap, cara, espatlla, pit, panxa, esquena, braç, avantbraç, mà, cuixa, cama, peu i zona anogenital) es van reestructurar en les 6 categories següents: cap (cara i cap), pit (pit i espatlla), panxa (panxa i zona anogenital), esquena, braç (braç, avantbraç, mà) i cama (cuixa, cama, peu).

Els resultats de la comparació entre la superfície corporal de cada part del cos i l'*al·logrooming* rebut en cada una d'elles (veure Taula 5.2.2.1) evidenciaven una distribució desigual significativa ($\chi^2=75,34$, $p=0,0001$) que no era proporcional als percentatges de les diverses regions del cos.

Taula 5.2.2.1. Distribució del percentatge d'*al·logrooming* a les diverses parts del cos.

<u>Part del cos</u>	<u>% superfície sobre el total</u>	<u>% <i>al·logrooming</i> rebut</u>
Cap	11,22%	16,18%
Esquena	21,96%	52,44%
Pit	9,60%	14,31%
Braç	19,74%	3,76%
Cama	27,88%	10,21%
Panxa	9,60%	3,10%

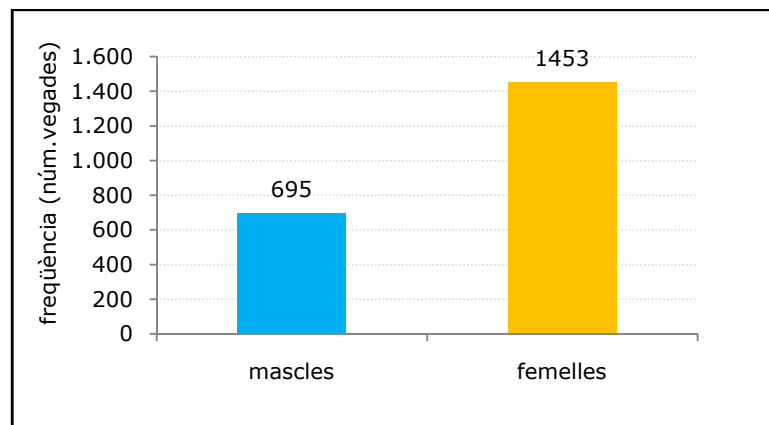
Font: Elaboració pròpia.

Es va observar que l'esquena rebia més de la meitat de totes les interaccions d'*al·logrooming*, tot i que només representava una cinquena part de la superfície total del cos. De la mateixa manera, a les extremitats (tant les

superiors com les inferiors) i a la panxa l'*al·logrooming* rebut era molt menor al que s'esperaria en una distribució de la conducta afiliativa proporcional a la superfície disponible.

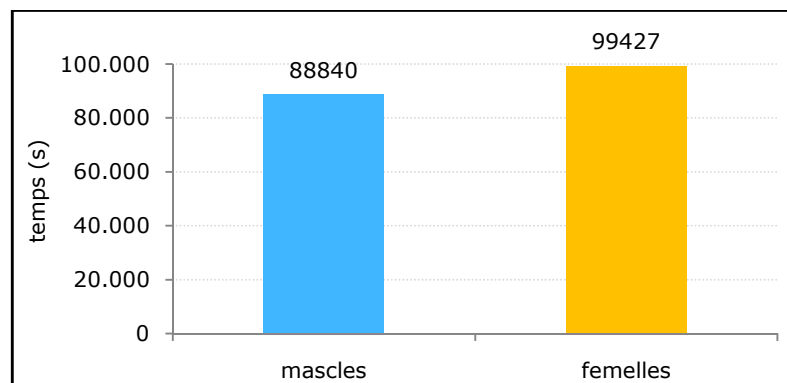
Pel que fa a la implicació dels mascles i les femelles del grup, les anàlisis U-Mann Whitney realitzades pels paràmetres durada i freqüència de les interaccions d'*al·logrooming* indicaven diferències significatives entre els dos gèneres ($U=8$, $p=0,0001$) només quan es tenia en compte el número d'interaccions: les femelles realitzaven més interaccions que els mascles (Figura 5.2.2.2). Quan es va considerar la durada d'aquestes no es van detectar diferències significatives entre mascles i femelles, és a dir, que la dedicació de temps general era semblant per als dos gèneres (Figura 5.2.2.3).

Figura 5.2.2.2. Freqüència de les interaccions d'*al·logrooming* de mascles i femelles.



Font: Elaboració pròpia.

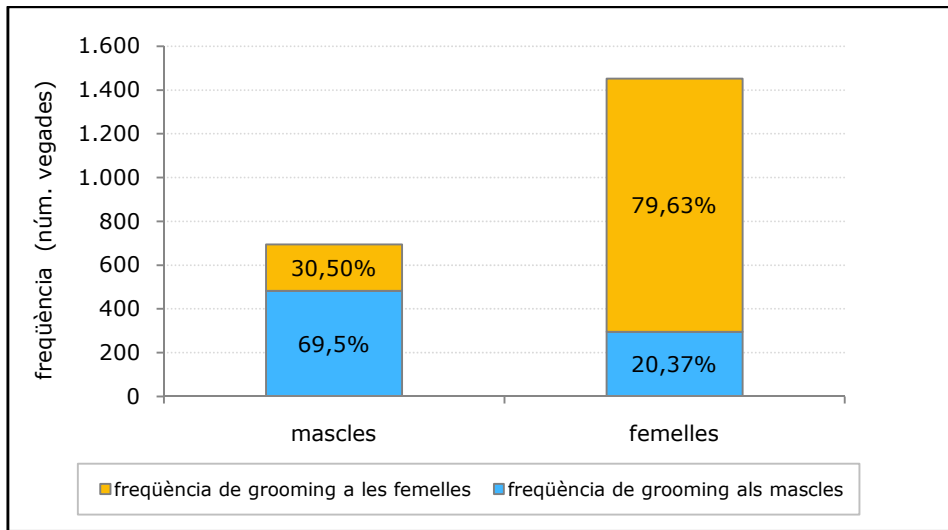
Figura 5.2.2.3. Temps de les interaccions d'*al·logrooming* de mascles i femelles.



Font: Elaboració pròpia.

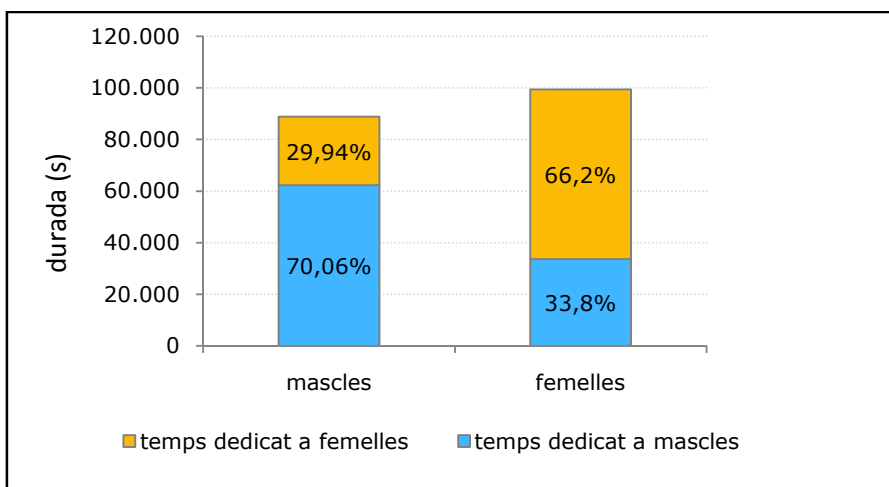
Pel que fa a la reciprocitat d'aquestes interaccions, aquesta estava clarament vinculada al gènere dels individus. Els mascles inverteixen més temps en les conductes d'*al-logrooming* amb altres mascles que amb femelles ($U=130$, $p=0,0004$), i aquest patró es repetia a la inversa ($U=98$, $p=0,0128$). De manera anàloga, la freqüència d'interaccions de *grooming* entre individus del mateix gènere era més alta ($U_{\text{mascles}}=18$, $p=0,0008$; $U_{\text{femelles}}=117$, $p=0,0001$) (Figures 5.2.2.4 i 5.2.2.5).

Figura 5.2.2.4. Freqüència de la reciprocitat de les interaccions d'*al-logrooming* de mascles i femelles.



Font: Elaboració pròpia.

Figura 5.2.2.5. Durada de la reciprocitat de les interaccions d'*al-logrooming* de mascles i femelles.



Font: Elaboració pròpia.

Cap al final del període d'observació (a mitjans de juny) es va detectar un augment de les tensions entre els diversos individus del grup, que es va traduir en un augment de les agressions, especialment entre els mascles. Aquestes tenien lloc en absència de personal del parc i de la mateixa observadora, i es van mantenir fins el final del període de registres. Les conseqüències d'aquest augment en la freqüència i la gravetat de les agressions s'observaven el dia següent en forma de greus ferides en els individus i en l'observació de persecucions i baralles (que no havien estat observades durant el període de registres fins aquell moment). Malgrat que la premissa bàsica i general del personal del parc és la no-intervenció en la dinàmica dels grups de primats, la importància d'algunes de les ferides va comportar un tractament i un seguiment mèdics dels individus afectats.

Es va voler analitzar si l'augment d'agressions es corresponia amb variacions en les interaccions de *grooming* entre els mascles. Les anàlisis U-Mann Whitney de les dades obtingudes mostraven resultats significatius pel que fa a la durada: les interaccions d'*al-logrooming* entre mascles eren més curtes ($U=13$; $p=0,00072$). La freqüència d'aquestes, però, no indicava variacions significatives ($U=70$; n.s.).

5.3 Model de Seyfarth

Si el plantejament de Seyfarth sobre les interaccions de *grooming* i llur relació amb el rang jeràrquic és un model adequat per a l'espècie del macaco de Barbaria, les diverses assumpcions de l'autor haurien de ser confirmades amb la contrastació de les hipòtesis proposades.

Càlcul de l'índex jeràrquic i dels rangs

A partir de les dades de les interaccions agonístiques observades durant els registres es va calcular l'índex jeràrquic h , segons l'adaptació de Singh et al. (2003). Els càlculs es van realitzar a partir de les conductes agonístiques de submissió. Durant les observacions es van registrar més clarament les interaccions de submissió (mostra, rep *poutface*, perseguit per...) que de dominància (atacs, persecucions...). Aquestes últimes es produïen, sobretot, al capvespre, en absència del personal del parc i de l'observadora.

El valor obtingut ($h=0,60$) confirmava una linealitat moderada de la jerarquia de tot el grup i coincidia amb les dades relatives de l'espècie en qüestió (Chalmeau, 1997) i amb la classificació de Thierry (2000), i va permetre ordenar els diversos individus segons el seu rang jeràrquic (veure Annex IX). En relació a aquest ordre, cal tenir en compte que si bé el grup es manté en condicions molt semblants a les que ocorren en llibertat, també es pot veure alterat puntualment per la realització de certes accions més o menys invasives que poden comportar canvis en l'estructura jeràrquica del grup i modificar l'estructura jeràrquica habitual de l'espècie. En el cas del grup que ens ocupa, l'any 2006 arran d'una greu afecció mèdica es va haver de retirar l'única femella reproductora del grup que hi havia en aquell moment (Piggy -PG-). Aquest fet va comportar que la seva filla Manga (MN) passés a ser la femella reproductora i que ocupés el més alt lloc jeràrquic de les femelles. Un cop la Piggy (PG) va haver tornat al grup no va recuperar la seva posició jeràrquica inicial i, a hores d'ara, encara es manté així, segons considera el personal del parc. Tanmateix, segons la ordenació de rangs obtinguda a partir de la matriu d'interaccions de submissió, la Piggy (PG) és la femella de rang més alt.

Anàlogament, també es va calcular l'índex jeràrquic del grup considerant, en aquest cas, les interaccions d'*al·logrooming* que s'havien produït entre els individus (veure Annex XI). A més a més, l'elaboració de la matriu sociomètrica d'aquestes interaccions afiliatives (veure Annex X) també va permetre obtenir una ordenació en rangs, segons el número d'interaccions de *grooming* que havia rebut cadascun dels membres del grup. L'objectiu era determinar si hi havia coincidències entre ambdues ordenacions.

Els resultats obtinguts a partir de la matriu d'interaccions d'*al·logrooming* no mostraven un índex jeràrquic tant elevat ($h = 0,20$). A més a més, la classificació dels individus, en concret les femelles, no era coincident. De fet, no hi havia cap coincidència pel que fa a l'ordenació en rangs de la resta de femelles, tal com s'observa a la Taula següent (Taula 5.3).

En tots els casos, l'ordenació dels individus en rangs va seguir el mateix criteri. Així, aquells que ocupaven posicions més altes en l'estructura jeràrquica tenien els primers rang, i aquells que tenien els rangs més baixos, els números més alts, més allunyats de les primeres posicions.

Taula 5.3. Comparació de l'ordenació de rangs de les femelles, segons el tipus d'interaccions considerades.

Ordenació segons int.agonístiques			Ordenació segons <i>al·logrooming</i>		
Valor d'escala		Rangs	Valor d'escala		Rangs
0,33	PG	1	0,40	ZR	1
0,43	MN	2	0,39	BT	2
0,57	BD	3	0,35	MN	3
0,58	TZ	4	0,31	MR	4
0,64	BT	5	0,29	TZ	5
0,65	LJ	6	0,26	PG	6
0,66	ZR	7	0,25	RB	7
0,66	OU	8	0,25	SF	8
0,66	RB	9	0,17	BD	9
0,66	SF	10	0,15	LJ	10
0,77	MR	11	0,00	OU	11

Font: Elaboració pròpia.

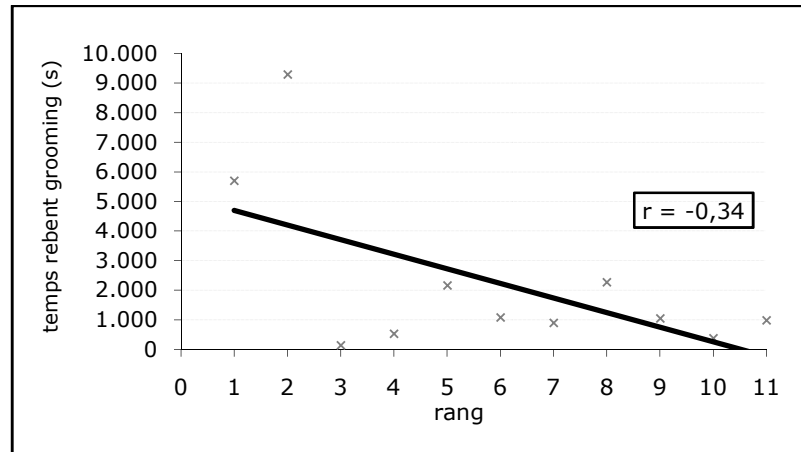
Un cop determinat el rang de les femelles del grup, es van comprovar les diverses hipòtesis del model, tal com havien estat plantejades per Seyfarth.

5.3.1 Com més rang tingui una femella, més temps estarà involucrada en interaccions de *grooming*.

El coeficient de correlació de les variables rang i temps invertit en *al·logrooming* va mostrar un valor feble (ρ Spearman=-0,15). Aquest resultat no permetia establir cap associació entre les variables en qüestió. Tanmateix es va voler esbrinar si hi havia relació entre el rang i alguna de les dues accions de l'*al·logrooming* (realitzar i rebre) per separat, perquè l'anterior anàlisi les havia considerades conjuntament.

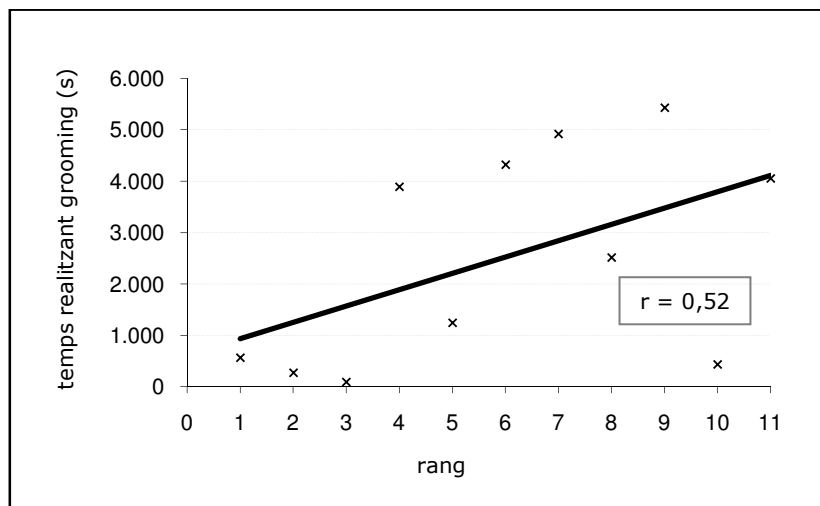
El valor obtingut en l'anàlisi de l'associació entre el rang i la recepció de *grooming* (ρ Spearman=-0,34) indicava que com més alt era el rang de la femella més *grooming* tendia a rebre (veure Figura 5.3.1). Aquest resultat tampoc va permetre acceptar cap subhipòtesi. En canvi, es va observar una correlació positiva moderada entre el rang i la realització de *grooming* (ρ Spearman=0,52). Com que els valors baixos indiquen un major rang de l'individu, observem que com més rang tenia una femella menys temps dedicava a fer *grooming* a la resta (veure Figura 5.3.2).

Figura 5.3.1. Correlació entre el rang i la inversió de temps en la recepció de grooming.



Font: Elaboració pròpia.

Figura 5.3.2. Correlació entre el rang i la inversió de temps en la realització de grooming.



Font: Elaboració pròpia.

L'ordre de rangs s'ha establert de manera que les femelles situades a la part alta de l'estructura jeràrquica tenen els números més baixos, i les femelles amb menys rang –més allunyades– tenen un número més alt.

Els resultats obtinguts inicialment no permetien mantenir la hipòtesi proposada, ja que les femelles de més rang no dedicaven més temps a les interaccions de *grooming* que la resta de femelles. No obstant això, les dades mostren una relació entre la posició de les femelles en la jerarquia i la realització de *grooming*, considerant aquesta conducta per separat. En general, les femelles de rang més alt no inverteixen més temps rebent *grooming*, però passen menys temps realitzant-lo que la resta de les femelles.

En el seu model, Seyfarth assumia que les xarxes de distribució de *grooming* de les femelles serien molt semblants a les hipotètiques quan el quocient Gr/Go (*grooming* rebut/*grooming* ofert) s'aproximés a 1. Tenint en compte que les femelles de rang alt són més atractives que la resta de femelles, que competeixen per l'accés a les primeres, caldria esperar que els quocients Gr/Go de les femelles situades a la part alta de l'estructura jeràrquica tinguessin valors superiors a 1 i que, anàlogament, els quocients de les femelles de la part baixa de la jerarquia tinguessin valors inferiors a 1.

El càlcul de la ràtio entre el total de *grooming* rebut i el total de *grooming* ofert entre les femelles del nostre grup, no mostrava unes coincidències tant ajustades al model com havia plantejat Seyfarth. De fet, només les primeres posicions mostraven un quocient amb xifres superiors a 1, i algunes de les femelles amb rangs més baixos tenien quocients inferiors a 1. Els valors de la resta de les femelles eren més oscil·lants, fet que suggeria que al nostre grup hi havia altres factors (per exemple l'edat, les preferències individuals, el context, la distribució dels recursos locals...) que també condicionaven la distribució de *grooming* (veure Taula 5.3.1).

Taula 5.3.1. Classificació de les femelles del grup, segons el quocient Gr/Go.

rang	individu	Gr / Go
1	PG	10,07
2	MN	34,04
3	BD	1,56
4	TZ	0,14
5	BT	1,73
6	LJ	0,25
7	ZR	0,18
8	OU	0,90
9	RB	0,19
10	SF	0,86
11	MR	0,24

	Gr/Go > 1
	Gr/Go ~ 1
	Gr/Go < 1

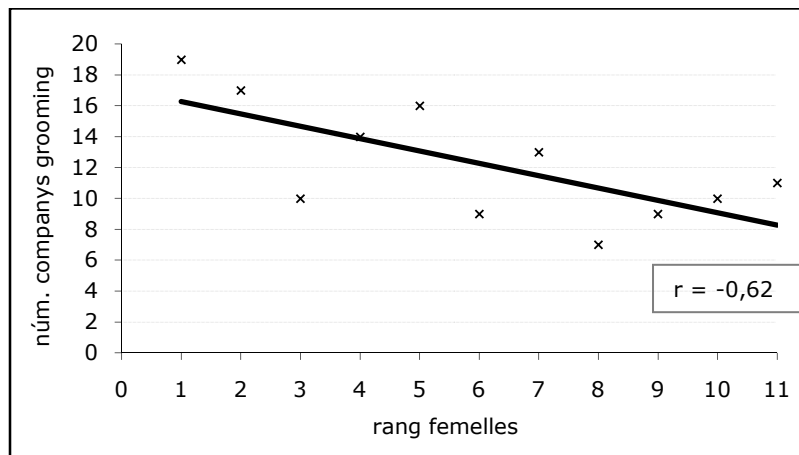
Font: Elaboració pròpia.

5.3.2 Com més alta sigui la posició d'una femella en l'estructura jeràrquica, més àmplia serà la seva xarxa de companys de grooming.

Es van realitzar dues anàlisis per tal d'establir si hi havia cap associació entre la posició de les femelles en la jerarquia i el número de companys de grooming que aquestes tenien.

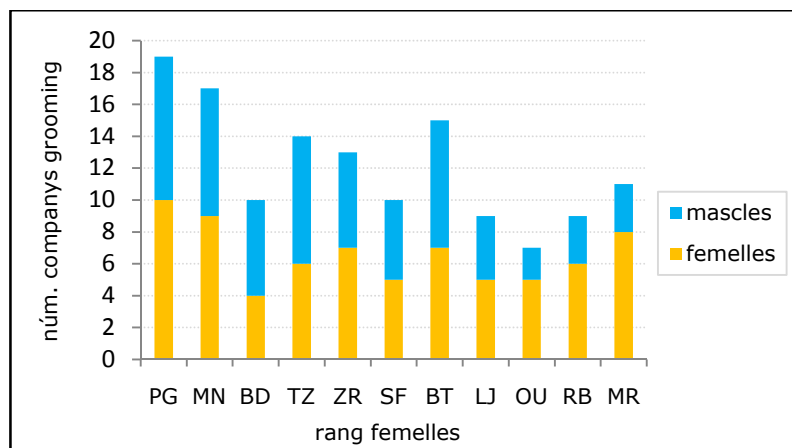
La primera de les dues anàlisis es va realitzar prenent com a variables tots els companys de grooming possibles, és a dir, mascles i femelles, i el rang. El coeficient de correlació entre el rang i el número de companys va mostrar una associació negativa moderada (ρ Spearman=-0,62). Aquest resultat indicava que com més alt era el rang de la femella dins la jerarquia general (mascles i femelles) més diversitat de companys (també mascles i femelles) tenia en les interaccions d'al·logrooming (veure figures 5.3.2.1 i 5.3.2.2).

Figura 5.3.2.1. Correlació entre el rang i la diversitat de companys de grooming.



Font: Elaboració pròpia.

Figura 5.3.2.2. Diversitat de companys de grooming.



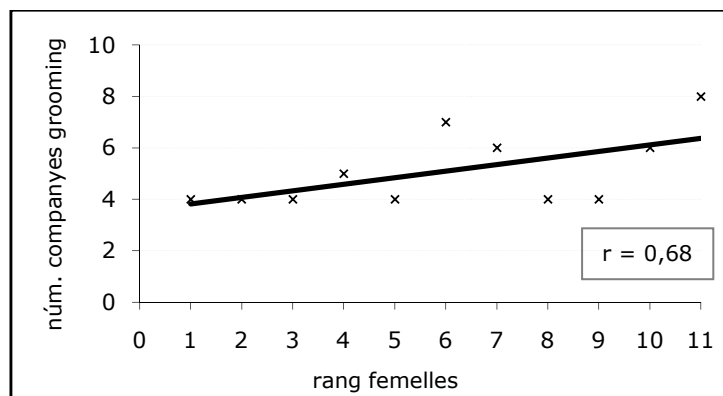
Font: Elaboració pròpia.

En general, com més alt era el rang de la femella més mascles tenia com a companys de grooming. Les posicions jeràrquiques més allunyades de les femelles duïen associades una xarxa poc diversa (essent les femelles la major part dels companys de grooming).

De manera anàloga a com s'havia fet en l'estudi del temps dedicat a l'*al·logrooming*, també es van voler obtenir els coeficients de correlació per a les variables direccionalitat de la conducta (realitzar i rebre) i diversitat de companys de grooming. En aquesta ocasió els resultats mostraven unes associacions febles i negatives (ρ Spearman_{recepció de grooming} = -0,28; ρ Spearman_{realització de grooming} = -0,18).

Quan es va analitzar la diversitat de companys de grooming considerant únicament la jerarquia de les femelles, les dades només van indicar valors alts (ρ Spearman_{realització de grooming} = 0,68) quan es va estudiar l'associació entre la realització de grooming i el rang de la femella que el duia a terme (veure Figura 5.3.2.3). Aquests resultats indicaven que les femelles de rangs més baixos realitzaven grooming amb més companyes que les femelles que ocupaven posicions més altes en la jerarquia.

Figura 5.3.2.3. Correlació entre el rang i la diversitat de companyes en la realització de grooming.



Font: Elaboració pròpia.

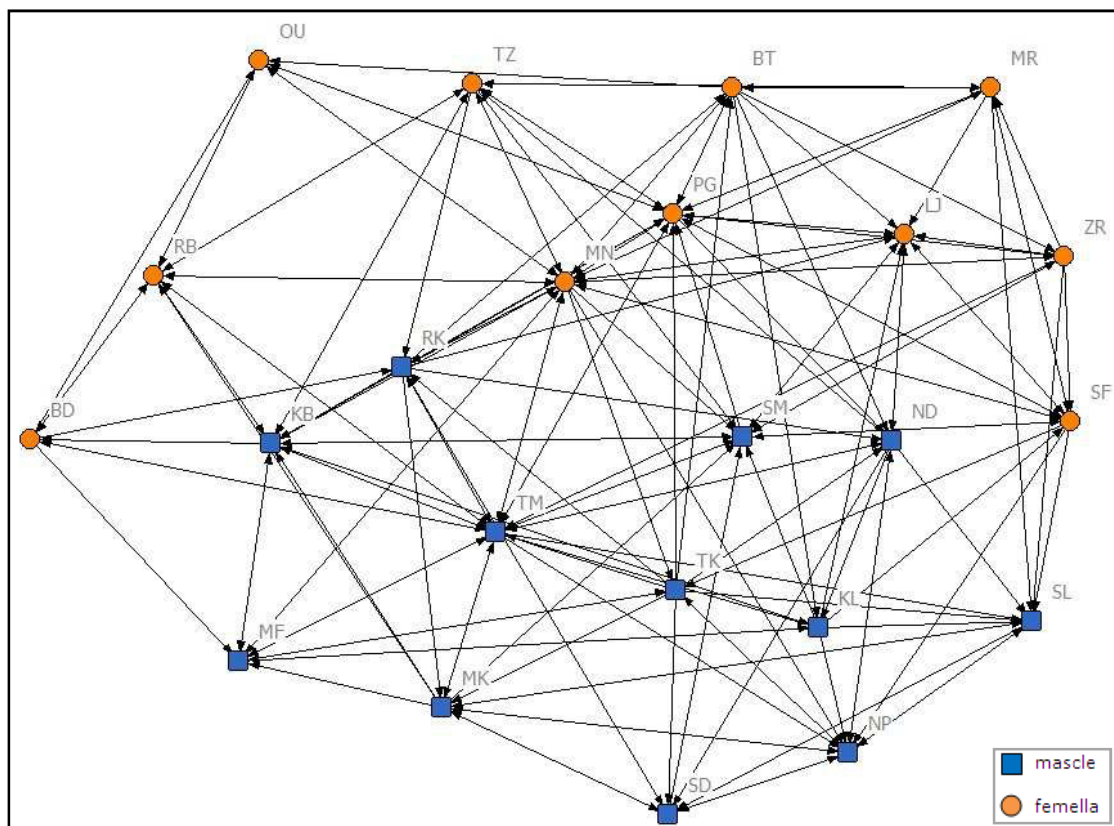
Els coeficients de correlació per a l'*al·logrooming* en general i per a la recepció d'aquest mostraven valors febles d'associació: ρ Spearman_{al·logrooming} = -0,13; ρ Spearman_{recepció de grooming} = -0,03).

Les dades permetien, doncs, acceptar la hipòtesi plantejada només quan es tenia en compte tot el grup de macacos de Barbaria estudiat, i quan es

valorava la conducta d'*al·logrooming* en general: com més rang tenia una femella més companys i companyes de *grooming* tenia. Pel que fa a la diversitat de companyes, aquesta s'associava al rang només per a la realització de *grooming*.

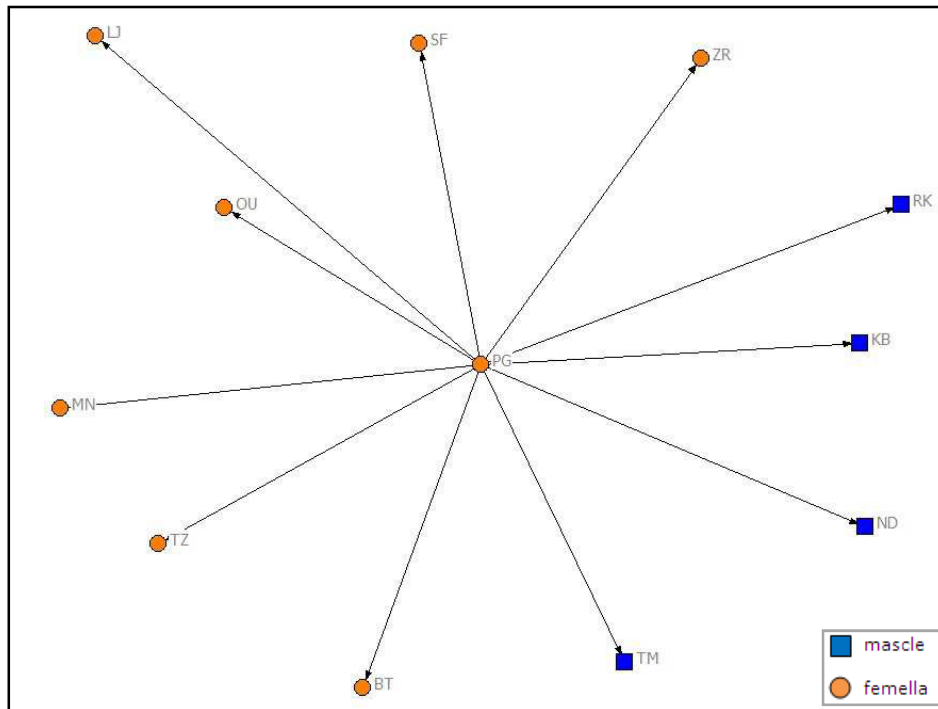
Amb la intenció de visualitzar més fàcilment aquesta distribució de companys associada al rang de les femelles es van elaborar unes xarxes de relacions d'*al·logrooming* mitjançant el programa Ucinet (Borgatti, Everett & Freeman, 2002). A continuació es mostra l'esquema general de relacions per a tot el grup, i un exemple de xarxa per a una femella de rang alt (PG) i una femella de rang baix (MR), que evidencien la diferència en número de companys de *grooming* dels resultats obtinguts. (Veure a l'Annex XIII la resta de xarxes de femelles del grup.)

Imatge 5.3.2.4. Xarxa d'interaccions de *grooming* del grup.



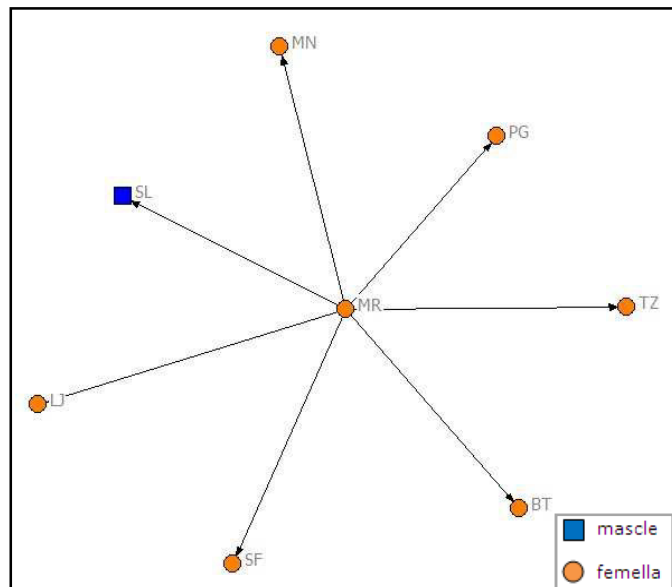
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Imatge 5.3.2.5. Xarxa d'accions de grooming d'una femella de rang alt (PG).



Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Imatge 5.3.2.6. Xarxa d'accions de grooming d'una femella de rang baix (MR).

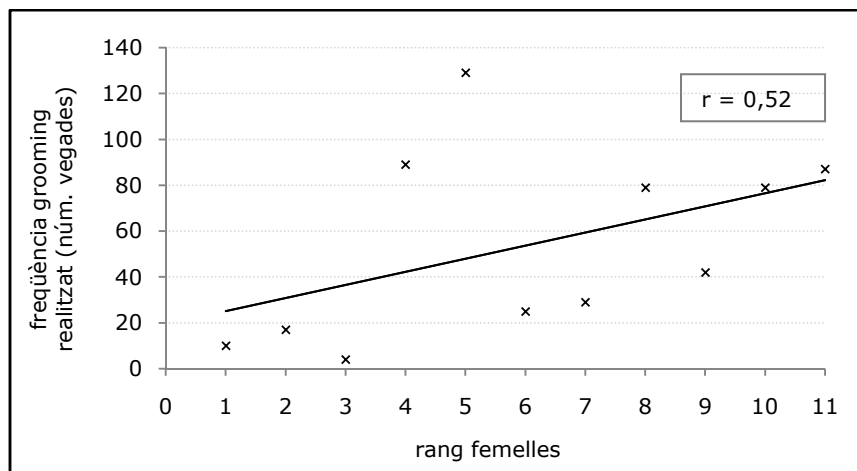


Font: Elaboració a partir de les dades pròpies mitjançant el programa Ucinet (2002).

5.3.3 No hi ha cap relació entre el rang i la freqüència en què una femella dóna *grooming* a les altres.

Per tal d'esbrinar si el número d'interaccions d'*al·logrooming* que les femelles duien a terme estava relacionat amb el seu rang, es va calcular el coeficient de correlació entre les variables rang i freqüència de realització de *grooming*. El valor obtingut (ρ Spearman_{realització de grooming}=0,52) indicava una associació moderada i positiva de les variables (veure Figura 5.3.3).

Figura 5.3.3. Correlació entre el rang i freqüència de realització de *grooming*.



Font: Elaboració pròpia.

Amb la intenció de valorar si hi havia relació entre la freqüència de *grooming* rebut i el rang, es va calcular també la correlació. Tanmateix, el valor obtingut va ésser feble i negatiu (ρ Spearman_{recepció de grooming}=-0,3), fet que suggeria que una posició més alta de la femella comportava més recepció de *grooming*.

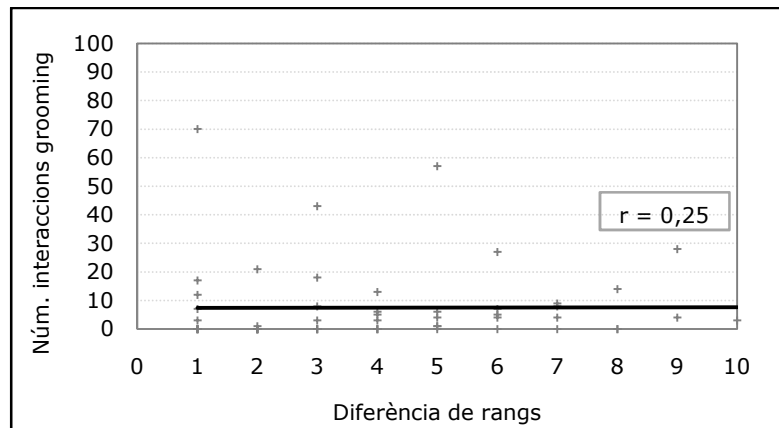
En aquesta ocasió no es va poder acceptar la hipòtesi proposada. S'esperava una associació nul·la de les variables freqüència de realització de *grooming* i rang, però les dades indicaven una associació moderada i positiva, contrària al que prediu el model de Seyfarth: les femelles amb menys rang realitzaven més interaccions de *grooming*.

5.3.4 Les femelles de rangs adjacents es faran més *grooming* que la resta de femelles entre elles.

Es van analitzar les freqüències de les interaccions de *grooming* que les femelles realitzaven a aquelles que tenien rangs adjacents als seus.

Per tal de poder comparar les femelles entre elles segons els rangs més propers, es va calcular la diferència de rangs entre totes les combinacions possibles de les femelles del grup i es va calcular la correlació amb el número d'interaccions de *grooming* de cada una de les parelles. Els resultats mostraven una correlació feble i positiva (ρ Spearman=0,25), que indicava que a menys diferència de rangs entre les femelles (rangs adjacents) menys interaccions es realitzaven (veure Figura 5.3.4). Així, les femelles de rangs adjacents no realitzaven més interaccions del que s'esperava, i, per tant, no es podia validar la hipòtesi proposada.

Figura 5.3.4. Correlació entre les interaccions de *grooming* i la diferència de rangs.



Font: Elaboració propia.

Tanmateix, i tenint en compte que la major part d'interaccions de *grooming* es produïen entre les femelles més joves, es va voler estudiar si el fet de considerar només les diferències de rang entre les femelles més adultes (obviant el subgrup de femelles més joves²²) comportava algun canvi en els resultats. Les anàlisis, però, no van mostrar cap canvi de tendència, la correlació seguia essent feble i positiva (ρ Spearman=0,12).

5.3.5 Les interaccions de *grooming* entre femelles emparentades seran més llargues que amb les femelles amb qui no tenen parentiu.

Per tal de valorar si la inversió de temps en la conducta d'*al·logrooming* era més alta entre les femelles emparentades que amb les altres femelles, es va calcular la ràtio de temps de *grooming* dedicat a femelles del mateix llinatge

²² El subgrup de femelles més joves estava format per les dues femelles subadultes -SF, ZR- i les dues adultes de menys edat -MR, LJ-.

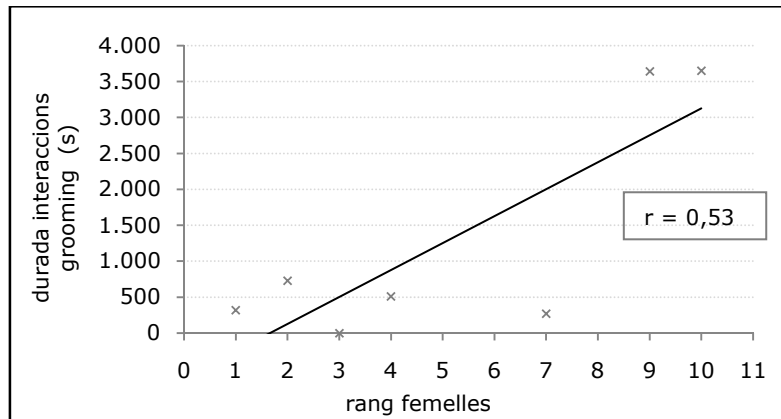
i la ràtio per a femelles d'altres llinatges. L'anàlisi va efectuar-se tenint en compte els diversos clans familiars i comparant el temps de *grooming* que cada femella havia realitzat a les altres, segons si formaven part del seu grup familiar o no.

Els resultats indicaven que la dedicació de temps de *grooming* entre femelles emparentades no era superior a la de les femelles no emparentades entre elles (U=38; n.s.).

Tenint en compte la consideració sobre les preferències individuals i la conseqüent agrupació de les femelles més joves, es van realitzar anàlisis obviant les femelles juvenils (amb una alta freqüència d'interaccions malgrat no tenir lligams genètics propers) per tal de conèixer si el fet d'haver-les considerat en les proves estadístiques inicials del parentiu i el temps de *grooming* havia pogut fer variar els resultats obtinguts. En aquesta ocasió, però, tampoc es van detectar diferències en la durada de les interaccions que es duïen a terme entre femelles emparentades i les que s'establien entre femelles de llinatges diferents (U = 21; n.s.).

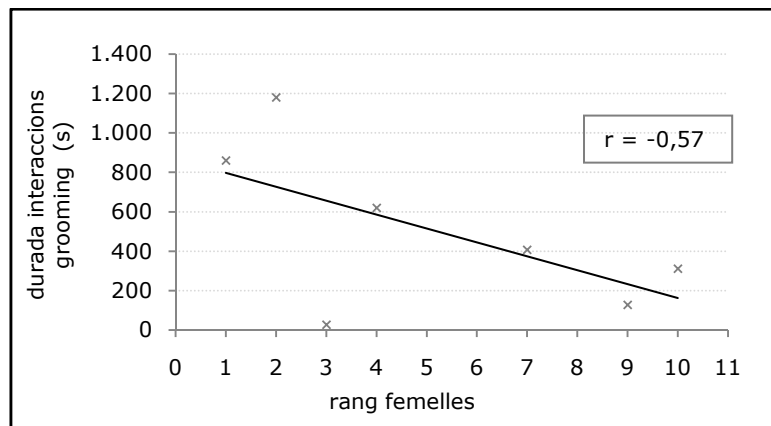
Es va voler aprofundir una mica més en aquest resultat, per conèixer si la dedicació de temps entre femelles podia estar relacionada amb el rang. Els coeficients de correlació, calculats tant per a les femelles emparentades com per a les femelles no emparentades, indicaven associacions moderades. Així, per a les variables rang i temps de dedicació a femelles emparentades (ρ Spearman=0,53) (veure Figura 5.3.5a), l'associació suggeria que les femelles de rangs més baixos invertien més temps amb les femelles emparentades que amb aquelles que no formaven part del seu mateix llinatge. En canvi, els resultats de la relació entre el rang i la durada de les interaccions entre femelles no-emparentades indicaven una associació moderada i negativa (ρ Spearman=-0,57) (veure Figura 5.3.5b): les femelles de rangs més alts dedicaven més temps a les interaccions amb les femelles que no pertanyien al seu mateix llinatge.

Figura 5.3.5a. Correlació entre el rang i la inversió en temps de *grooming* per a femelles emparentades.



Font: Elaboració pròpia.

Figura 5.3.5b. Correlació entre el rang i la inversió en temps de *grooming* per a femelles no-emparentades.



Font: Elaboració pròpia.

5.4 Distribució del *grooming* i rang

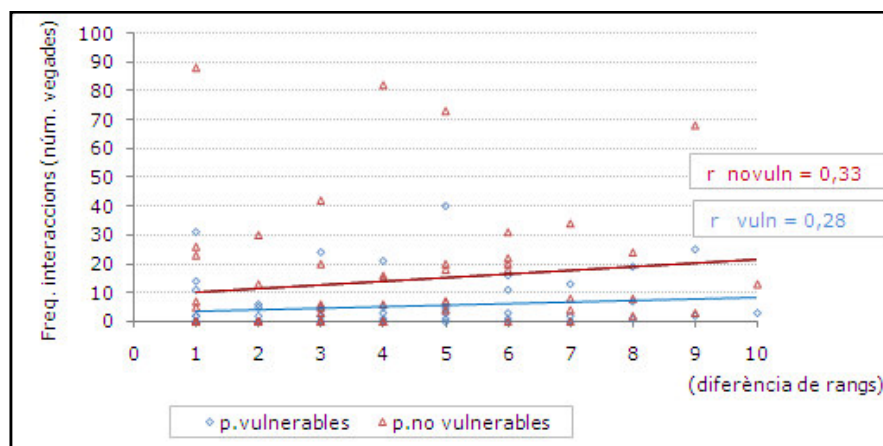
L'última part de l'estudi es va centrar en la ubicació corporal de les interaccions de *grooming*. Es volia conèixer si les dades recollides durant el període d'observació del grup de macacos de Barbaria eren coincidents amb la proposta d'alguns autors sobre una distribució desigual de l'*al·logrooming* a la superfície corporal segons la diferència de rangs dels individus participants (veure apartat 2.4).

5.4.1 Les interaccions de *grooming* entre femelles de rangs allunyats es localitzen en parts del cos no vulnerables, i no hi ha preferències corporals en les interaccions de *grooming* entre femelles de rangs adjacents.

Es van categoritzar les diverses parts del cos segons la seva vulnerabilitat, segons si aquestes contenien òrgans especialment sensibles, com la cara i la zona del pit i del ventre. Així, les 13 parts del cos van classificar-se en dues categories: parts del cos vulnerables (cara, pit i ventre) i parts del cos no vulnerables (esquena, cap, braços, cames i zona anogenital).

Per esbrinar si les femelles de rangs allunyats duïen a terme les interaccions de *grooming* a les parts del cos menys vulnerables i les femelles de rangs adjacents ho feien a les parts del cos més vulnerables, es va calcular la diferència de rangs entre totes les combinacions possibles de les femelles del grup (de manera anàloga a com s'havia fet en l'apartat 5.3.4), i es va comparar amb el número d'interaccions que entre elles s'havien realitzat a les diverses parts del cos. Els resultats obtinguts eren febles i positius en ambdós casos ($\rho_{\text{Spearman}}^{\text{parts vulnerables}}=0,28$; $\rho_{\text{Spearman}}^{\text{parts no vulnerables}}=0,33$), fet que suggeria que com més allunyades en la jerarquia es trobaven dues femelles més interaccions realitzaven, tant a les parts més sensibles com aquelles que no sensibles (veure Figura 5.4.1).

Figura 5.4.1. Correlació de les interaccions segons diferència de rangs de les femelles participants i parts del cos implicades.



Font: Elaboració pròpia.

Els resultats obtinguts donaven suport a la hipòtesi inicialment proposada per als rangs adjacents, ja que no es distingien preferències corporals.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

Tanmateix, pel que fa als rangs allunyats, les dades no indicaven una localització de les interaccions a les zones menys vulnerables del cos.

6 DISCUSSIÓ

Les proves estadístiques realitzades van permetre prendre decisions sobre les diverses hipòtesis inicialment proposades. A més van permetre caracteritzar el nostre grup d'estudi i conèixer quins resultats eren coincidents amb el model de Seyfarth, que vam prendre de referència, i quins coincidien amb les propostes d'altres autors.

En aquest capítol, en base als resultats obtinguts, proposem els motius pels quals el nostre grup d'estudi presentava unes característiques determinades en relació als diversos paràmetres analitzats, així com les implicacions pel model de Seyfarth.

6.1 *Grooming*: funcions i dedicació

Funcions del *grooming*

El *grooming* es defineix com una conducta de neteja (Hutchins i Barash, 1976; Pérez i Veà, 1999; Akinyi et al., 2013) que permet mantenir les superfícies corporals lliures de brutícia, restes de matèria orgànica i possibles ectoparàsits. L'accés a les diverses parts del cos, però, no sempre és possible per part del propi individu, fet que requereix la participació de congèneres per garantir la neteja de tota la superfície corporal. Sembla que aquesta és la funció original de la implicació d'altres individus en la higiene d'un mateix, raó per la qual cosa s'ha destacat l'important rol higiènic que també juga l'*al·logrooming* (Akinyi et al., 2013). Diversos autors han proposat que l'*al·logrooming* està dirigit a parts inaccessibles del cos i que l'*autogrooming* es dirigeix a les parts accessibles, de manera que aquests dos tipus de *grooming* són complementaris (Pérez & Veà, 2000; Aspen, 2007).

Els resultats obtinguts en l'estudi de la funcionalitat del *grooming* en el grup de macacos de Barbaria de *La Vallée des Singes* van confirmar la funció original i bàsica d'aquesta conducta de neteja, posant de relleu la complementarietat d'ambdós tipus de *grooming*. Les dades confirmaven que les conductes de neteja autodirigides (*autogrooming*) només es localitzen a les parts del cos accessibles per al propi individu, aquelles que ell mateix pot veure bé i són fàcilment abastables

amb les mans i/o la boca (i, en algun cas, també amb els peus). En canvi, hi havia una concentració significativament superior de les interaccions d'*al·logrooming* a les parts del cos més inaccessibles. En aquest sentit, i contràriament al que suggeria Boccia (1983) sobre una freqüència nul·la de sol·licituds a les zones corporals on el mateix individu podia accedir fàcilment, els nostres resultats eren coincidents amb els estudis de Goodall (1968) i Reichard & Sommer (1994): les parts del cos més inabastables per a un mateix rebien més interaccions que aquelles que li eren fàcilment accessibles. Aquest patró de localització (accessibilitat-autogrooming / inaccessibilitat-*al·logrooming*) ens indicava la funcionalitat higiènica de l'*al·logrooming* (Perez & Veà Baró, 1999).

La inversió de temps en les conductes de *grooming* observada en el grup de macacos de Barbaria mostrava una dedicació semblant a la reportada per a altres espècies de primats (Dunbar, 1991; Cords, 1993; Martins, 1993; Shutt et al., 2007; Grueter et al., 2013). Tanmateix, el fet que el temps que els primats hi dediquen es mantingui, fins i tot, a càrrec d'un augment en el temps d'alimentació (Cords, 1997; DiBitetti, 1997; Dunbar, 1988; 1991) indicaria que el *grooming* no només té una funció higiènica sinó que en compleix una altra (Henzi & Barrett, 1999; Machanda et al., 2014).

El nostre estudi va considerar diversos paràmetres (basant-nos en el model de Seyfarth) que feien referència a una possible funció social del *grooming*, la qual sembla haver derivat de la higiènica (Saunders, 1988, citat a Grueter et al., 2013; Dunbar, 1991), tot i que no són funcions mútuament excloents. Per exemple, vam tenir en compte la diversitat de la xarxa de *grooming*, el parentiu o la distància de rangs dels individus implicats en les interaccions.

L'espècie *Macaca sylvanus* es caracteritza per establir societats matrifocals, per la qual cosa una reciprocitat més alta en conductes d'*al·logrooming* permet a les femelles establir relacions més estables entre elles (Wrangham, 1980; Nakamichi & Yamada, 2007; Shutt et al., 2007), indicant la seva funció social. Nosaltres vam detectar que les interaccions de *grooming* de les femelles eren més freqüents que les interaccions dels mascles, fet que indicava una inversió superior en interaccions de *grooming* de les femelles, entre elles i en relació a la resta del grup.

Els nostres resultats concorden amb els d'altres estudis, com per exemple Terry (1970), Mitchell & Tokunaga (1976), o bé Cooper & Bernstein (2000). De fet,

el *grooming* entre femelles s'ha citat com el comportament que millor defineix quins animals són membres d'un grup (Missakian, 1973, citat a Mitchell & Tokunaga, 1976). En aquesta mateixa línia alguns autors també han considerat la freqüència com un paràmetre que hauria de ser més alt en les interaccions de *grooming* de les femelles (Terry, 1970; Cooper & Bernstein, 2000). Malgrat alguns autors han observat que els mascles ocasionalment poden fer tant *grooming* com les femelles, tant en espècies del Vell Món com del Nou Món, el patró general concorda amb el del sexe resident (Cooper & Bernstein, 2000); com també s'esdevé amb el que hem observat en el nostre grup d'estudi. No obstant això, els resultats també mostraven que, pel que fa a la durada de les interaccions, els mascles duen a terme interaccions més llargues, que es podrien explicar pel tipus de relacions que s'estableixen entre ells (vinculades a les migracions).

Els macacos de Barbaria viuen en grups multimascler-multifemella, amb una proporció de mascles inferior a la proporció de femelles, una ràtio que, segons alguns autors (per exemple, Burton, 1972), pot arribar a ser 1:5. Els mascles adults realitzen migracions cap a altres grups amb menys mascles que en el seu grup natal, la qual cosa tendeix a evitar l'endogàmia, i en aquests altres grups s'estableixen formacions regulars de coalició entre els individus més vells, fet que determina uns lligams socials forts i unes relacions complexes entre ells (Kuester & Paul, 1997, 1999).

El grup de macacos de Barbaria de *La Vallée des Singes* està format per vint-i-tres individus: onze femelles i dotze mascles, sis dels quals són nascuts en el grup actual i els altres sis, no. Tenint en compte l'alta proporció de mascles del grup i l'origen d'aquests, així com les circumstàncies de semi-llibertat del grup en qüestió, que no permeten una migració natural dels mascles, la llarga durada de les interaccions de *grooming* entre ells podria estar relacionada amb la necessitat d'establir uns vincles socials més o menys estables (Butovskaya & Kozintsev, 1996). Els resultats corresponents a la reciprocitat d'interaccions entre mascles així ho confirmaven.

En condicions en què els recursos són escassos i els individus de rang alt poden monopolitzar-los fàcilment, la competència dins del grup és alta i sovint augmenten les agressions entre mascles. En aquestes circumstàncies, els mascles de rangs més baixos realitzen més interaccions de *grooming* perquè siguin tolerats en l'accés als recursos com el menjar, la parella sexual o per aconseguir suport agonístic (Grueter et al., 2013). Aquest fet acostuma també a succeir en espècies

caracteritzades per una estació d'aparellament curta i per un baix número de femelles reproductores (Xia et al., 2013), que és el que succeïa en el grup de macacos de *La Vallées des Singes*²³. En aquest sentit, alguns autors suggereixen que el context és un factor important que pot modificar el patró de *grooming*, de manera que, durant els períodes de menys tensió social, els mascles macacos adults utilitzen el *grooming* per mantenir i millorar les relacions socials afiliatives (Xia et al., 2013), formant coalicions que poden ser útils *a posteriori*, durant l'època d'aparellament (Paul et al., 1996, 2000; Berghänel et al., 2011). En canvi, quan la taxa d'agressions intrasexuals de mascles augmenta hi ha una tendència o bé a devaluar el *grooming* o bé a augmentar el valor de l'intercanvi de *grooming* per tolerància social (Xia et al., 2013). Se suggeriria, així, una funcionalitat diferent del *grooming* segons les circumstàncies: interaccions llargues i més recíproques per enfortir els lligams socials, i interaccions més curtes en situacions d'apaivagament com a intercanvi per tolerància social (Wang et al., 2009; Berghänel et al., 2011).

L'augment d'agressions que vam observar al final del període de registres comportava variacions en el patró de *grooming* entre els mascles: mostrava una disminució de la durada de les interaccions. No obstant això, les nostres dades fan referència a un període molt curt i no permeten l'extrapolació a nivell general. Per poder establir una relació més consistent entre el context i la funció del *grooming* caldria tenir en compte un cicle anual, i realitzar registres durant l'estació d'aparellament (amb més tensió social) i en l'època de no-aparellament; període que no abastava les nostres observacions.

En el nostre grup d'estudi les interaccions d'*al·logrooming* entre femelles presentaven freqüències més altes que les dels mascles i, en canvi, aquests últims realitzaven interaccions més llargues. Aquest fet podria suggerir que els paràmetres freqüència i durada proporcionen informació diferent sobre les interaccions de *grooming* (Cooper & Bernstein, 2000). En grups d'espècies matrifocals, on les femelles romanen al seu grup natal i llurs xarxes d'interaccions es mantenen estables i duradores gràcies a les constants trobades entre elles, la durada de les interaccions no seria un paràmetre rellevant, ja que les interaccions entre elles es produeixen amb més o menys periodicitat, però sense discontinuïtat. En canvi, per al sexe migrador que, habitualment, estableix unes xarxes més flexibles i on les trobades es minimitzen considerablement amb la migració quan assoleixen la

²³ L'espècie *Macaca sylvanus* té un període d'aparellament curt, que comença a l'octubre i acaba al gener. Pel que fa al número de femelles reproductores, al grup estudiat només n'hi havia una (Manga, MN), tot i que els mascles no semblava que en detectessin la diferència i copulaven amb totes les femelles del grup.

maduresa sexual, la durada de les interaccions podria determinar la xarxa de relacions entre els individus (per exemple, afavorint interaccions llargues a l'hora d'enfortir els lligams entre ells).

6.2 *Grooming* i jerarquia

Els resultats que hem obtingut indiquen, doncs, que el *grooming* té una altra funció, més enllà de la higiència, que podia estar relacionada amb l'intercanvi del *grooming* per beneficis, immediats o a més llarg termini.

Diversos autors han proposat que el *grooming* és una conducta vinculada a uns beneficis associats a una posició elevada dins l'estructura jeràrquica (suport en coalicions, augment de la tolerància, disminució de les agressions, apaivagament, etc.). Tenint en compte que el valor del *grooming* s'associa als potencials beneficis que l'individu que el rep pot aportar, tal com estableix Seyfarth (1977), les femelles més atractives en relació als seus rangs, les més sol·licitades per interaccionar-hi realitzant-los *grooming*, haurien de ser les femelles de rang alt. Aquest patró d'intercanvi, també condicionaria la distribució del *grooming* entre la resta de membres del grup (Tiddi et al., 2012).

6.2.1 Rang i temps de dedicació a les interaccions de *grooming*

Els nostres resultats van mostrar que les femelles de rang més alt no dedicaven més temps a l'*al·logrooming* en general que la resta de femelles. En aquest sentit, altres estudis, com el de Manson et al. (2004) per exemple, consideren que el rang és una mesura pobre del *valor del company social* i que, per tant, cal tenir en compte altres factors com l'abundància i la distribució dels recursos locals que poden fer variar el temps que les femelles dediquen al *grooming*. L'aprovisionament d'aliments als macacos del nostre grup comportava situacions de monopolització per part d'alguns d'ells (no sempre els de rang més alt) i, per tant, les interaccions de *grooming* que es generaven abans, durant o després d'aquesta provisió podrien estar relacionades amb la tolerància durant aquests moments.

Altres autors (De Waal & Luttrell, 1986; MacDonald et al., 2013) proposen que la distribució de les interaccions de *grooming* resulta d'una influència

més global, basada en l'atracció mútua, i no tant en el rang o la competició. Quan en els diversos estudis que hem realitzat obviàvem el grup de femelles més joves (que interaccionaven molt entre elles tot i no compartir lligams familiars, ni ocupar llocs adjacents en l'estructura jeràrquica), els resultats havien mostrat una tendència més clara que quan s'havia tingut en compte el grup sencer. Aquestes dades indicaven, doncs, que el patró de *grooming* d'algunes de les interaccions entre femelles, en aquest cas les més joves, estava determinat per una atracció interindividual associada, bé a preferències individuals (Butovskaya & Kozintsev, 1996), o bé a l'edat (De Waal & Luttrell, 1986).

Considerant exclusivament els resultats obtinguts en la realització de l'*al·logrooming* i no de la conducta afiliativa en general, els nostres resultats indiquen que com més amunt en la jerarquia estava situada un femella menys temps invertia en la realització de *grooming*. Tot i les interpretacions d'alguns autors sobre els beneficis hedonístics de la realització del *grooming* (Shutt et al., 2007), la major part d'estudis han destacat que és la recepció del *grooming* la que els proporciona. Basant-nos en el fet que les femelles ofereixen el *grooming* com una moneda d'intercanvi per obtenir beneficis com la tolerància o el suport en situacions agonístiques proporcionats per femelles de rang alt, una major dedicació de les femelles de rang baix en la realització del *grooming* podria estar relacionada amb aquest accés a les femelles de la part alta de l'estructura jeràrquica.

6.2.2 Diversitat de companys de *grooming*

Segons el model de Seyfarth, les femelles competeixen per l'accés a aquelles de rang més alt per tal d'obtenir un potencial benefici associat a la posició jeràrquica.

La diversitat de companys de *grooming* fa referència a l'extensió de la xarxa formada pels individus amb qui es mantenen interaccions de *grooming*. Les femelles de rang més alt són aquelles que tenen més individus (especialment femelles) per sota seu, de qui podrien rebre interaccions de *grooming* (a més a més, d'aquelles femelles de rangs adjacents als seus). Pel que fa a la realització de *grooming*, la seva diversitat de companyes de *grooming* hauria de ser més baixa que per a aquelles situades a la part

baixa de la jerarquia. Aquestes últimes tenen més femelles amb rangs superiors als seus que podrien proporcionar-los beneficis associats al rang, tanmateix la competència entre elles podria restringir l'accés a les femelles de rang alt. Per a la contrastació d'aquesta hipòtesi es van realitzar dos estudis diferents, segons si es considerava la totalitat del grup (mascles i femelles) o bé només es tenien en compte les femelles. Quan es va analitzar la diversitat de companys de *grooming* de les femelles en la totalitat del grup, els resultats obtinguts van donar suport a la hipòtesi inicial. Així, les femelles amb rang més alt tenien significativament més companys i companyes de *grooming* que les femelles amb rangs més baixos. En canvi, quan es va estudiar la diversitat de companyes només en el subgrup de les femelles, les femelles de rang baix eren aquelles amb una xarxa més àmplia de realització d'interaccions de *grooming*.

Tenint en compte que en els macacos de Barbaria, com en la majoria de jerarquies de primats, els mascles són dominants sobre les femelles (Lehmann et al., 2003), i que el *grooming* es realitza cap amunt en la jerarquia, l'organització en rangs de les femelles quedaria inclosa dins de l'organització jeràrquica general del grup sencer. Així, les femelles que s'ubicaven a la part alta de l'estructura jeràrquica de les femelles tenien mascles de rang més alt que elles per sobre seu i femelles de rangs més baixos per sota seu; les femelles de rang més baix, però, representaven les últimes posicions de l'organització jeràrquica general. Els resultats obtinguts en el nostre estudi indicaven, doncs, que les femelles de rang alt interactuaven amb més individus, en aquest cas mascles, que les femelles de rang baix. Les primeres podien intercanviar interaccions de *grooming* amb ells possiblement per obtenir un potencial suport en interaccions agonístiques amb altres individus o bé per tolerància en recursos com el menjar. Per contra, les femelles de rang més baix no presentaven un augment significatiu de companys de *grooming* mascles quan es tenia en compte tot el grup (amb prou feines interaccionaven amb ells).

Els resultats també havien mostrat una relació inversa entre el rang i la diversitat de companys en la recepció de *grooming* quan es considerava tot el grup: les femelles de rang alt tenien més companys i companyes de qui rebien *grooming* que les femelles de rang baix. Aquest resultat suggereix que les femelles de rang alt intercanvien la recepció de *grooming* per proporcionar potencials beneficis a la resta d'individus: beneficis sexuals als

mascles amb rang més alt que elles (els mascles competeixen per l'oportunitat d'aparellar-se amb femelles de rang alt; Soltis, 2004), i beneficis de tolerància o suport a les femelles de rang més baix que el seu.

En l'anàlisi de la diversitat de companyes de *grooming* avaluada únicament per a les femelles, els resultats van permetre establir un vincle directe entre el número de companyes de *grooming* i les interaccions de realització de la conducta afiliativa. De manera anàloga a com havien indicat altres autors (Shutt et al., 2007), semblava que les femelles de rang més baix del nostre grup tenien una xarxa de suport més forta i àmplia, ja que distribuïen el *grooming* entre més individus. En aquest sentit, altres estudis havien mostrat que com més pronunciada era la jerarquia més femelles dirigien el seu *grooming* cap als individus de rang més alt (Schino & Aureli, 2008), fet que també succeïa amb les femelles del nostre grup.

Aquests resultats mostraven unes xarxes de distribució de *grooming* prou fortes i estables en les femelles, característiques de l'organització matrifocal de l'espècie. Tot i la possible competició entre femelles i la conseqüent distribució de les interaccions també entre rangs adjacents, les dades indicaven unes xarxes de relacions diversificades per a la realització del *grooming* en les femelles de rang baix, i, paral·lelament, una àmplia distribució de les accions de recepció de *grooming* en les femelles de rang alt. Aquest fet podria ésser un indicador que proporcionés el rang d'una femella a partir de l'observació de les seves xarxes de *grooming*, considerant les dues accions (realització i recepció) per separat, i sempre i quan els grups analitzats tinguessin uns índexs jeràrquics significatius d'una organització social estructurada en rangs.

6.2.3 Rang i freqüència de les interaccions de *grooming*

En el grup estudiat es va detectar una associació moderada entre les variables rang i freqüència de realització de *grooming*: les femelles de rangs més baixos realitzaven més interaccions de *grooming* que les femelles de rangs alts.

L'índex jeràrquic del nostre grup era moderat, fet que indicava una jerarquia linial més o menys pronunciada: la femella de rang més alt dominava tota la

resta, la segona les dominava a totes menys a la primera, i així successivament fins a la femella de rang més baix, que estaria dominada per tot el grup. Semblava, doncs, que els resultats obtinguts eren més o menys coincidents amb la classificació que Thierry (2000) havia fet de l'espècie, considerant-la en el tercer nivell, amb un estil de dominància més o menys intermig entre el despòtic i l'igualitari.

Segons els nostres resultats, i assumint l'atracció per als rangs alts, la freqüència d'interaccions d'una femella seria inversament proporcional al rang que ocupa, és a dir, que com més femelles tingui per sobre seu (o el que és el mateix, com més baix sigui el seu rang), més interaccions de *grooming* realitzaria. Assumint que totes les femelles acabarien ajustant les interaccions també amb aquelles de rangs adjacents, el patró de distribució plantejat comportaria que les femelles situades més avall en l'estructura jeràrquica duguessin a terme més interaccions de *grooming*.

Aquests resultats eren coincidents amb els d'altres estudis que han mostrat una correlació entre el rang i la freqüència de realització de *grooming* per part de les femelles. En el cas dels macacos barbuts (*Macaca silenus*), per exemple, la femella més dominant no fa *grooming* a cap altra, i les altres femelles de rang alt fan poc *grooming* a la resta (Singh et al., 2006). En el gènere *Cebus*, també s'ha detectat una associació entre rang i realització de *grooming*. És el cas de les femelles de caputxins bruns (*Cebus apella*), amb una estructura social semblant als macacos barbuts, on aquelles amb rang més alt fan més *grooming* que les femelles de rang més baix, probablement perquè l'accés a les altres femelles per part d'aquestes últimes està condicionat per les relacions de dominància (Tiddi et al., 2012).

6.2.4 Rangs adjacents i *grooming*

Les consideracions de Seyfarth sobre la competició de les femelles per interaccionar amb d'altres de rang elevat, i el fet que totes les femelles tinguessin el mateix objectiu i un temps finit per assolir-lo, duien l'autor a suggerir que la major part de les interaccions es realitza entre femelles de rangs propers.

En el nostre estudi els resultats de les anàlisis del grup observat pel que fa als paràmetres proximitat de rangs i freqüència d'interaccions no donen suport a la hipòtesi plantejada, perquè les femelles de rangs adjacents no interaccionen més sovint que la resta.

Els resultats obtinguts en altres estudis donen suport a l'assumpció de Seyfarth per a l'associació de les interaccions de *grooming* i la distància entre rangs. Així, en el cercopitec blau (*Cercopithecus mitis*) les parelles de femelles de rang adjacents són les que desenvolupen més interaccions de *grooming* (Rowell et al., 1991), i les femelles de rang alt i mitjà de macaco barbuts (*Macaca silenus*) també intercanvien més interaccions de *grooming* amb els rangs adjacents. No obstant això, sembla que aquesta relació entre la diferència de rangs i la freqüència de *grooming* no es produeix a tots els rangs, sinó que les femelles de rang baix, per exemple, dirigeixen més *grooming* a les femelles de rang alt que a les seves companyes de rang (Singh et al., 2006). En aquest sentit, en el nostre grup també s'ha detectat que les femelles de rangs baixos realitzen més interaccions a les femelles de rangs alts que a les femelles de rangs adjacents.

Podria semblar, doncs, que el *grooming* només és vist com a "moneda de canvi" quan la diferència de rangs és tan àmplia que el benefici no pot ser obtingut per l'individu de rang més baix sense realitzar la interacció de *grooming* (Henzi & Barrett, 1999; Akinyi et al., 2013). Els nostres resultats també van en aquest sentit, ja que les freqüències més altes es produeixen entre les femelles de rangs més allunyats per part de femelles de rang baix.

6.2.5 Parentiu i *grooming*

La incorporació al model de la preferència per als parentius genètics propers podia determinar, segons Seyfarth, que el rang no fos l'únic factor responsable de l'atracció diferencial d'unes femelles vers les altres. Així, s'incloïa al model l'assumpció que relacionava una dedicació més alta en les interaccions de *grooming* entre femelles del mateix llinatge.

Les femelles de l'espècie *Macaca sylvanus* es caracteritzen per una adquisició del rang segons el rang matern, per la qual cosa les femelles d'un mateix llinatge solen tenir rangs adjacents. Quan es va analitzar la relació de

les interaccions amb el parentiu i el rang, es va observar que les femelles de rangs baixos dedicaven més temps a les interaccions amb les femelles emparentades, i les femelles de rang alt invertien més temps amb les femelles de llinatges diferents al seu. Les dades indicaven, doncs, que les femelles de rang alt dedicaven lleugerament més temps a les interaccions amb femelles probablement de rangs allunyats, aquelles de qui rebien beneficis plaents associats al *grooming* i que, a posteriori, podrien intercanviar-se per suport, per exemple.

Aquests resultats corresponents als individus de rang alt coincideixen amb alguns autors com Chapais (2001) o Silk (2002) que havien considerat l'altruisme recíproc com el motiu pel qual els individus podien dirigir interaccions de *grooming* més preferentment als individus no emparentats que vers els emparentats (selecció de parentiu). O, fins i tot, amb la proposta de Nakamichi (1996), que feia referència a les tendències igualitàries de determinats individus, especialment si aquests tenien edats semblants i havien mantingut relacions afiliatives durant la infantesa, que podien arribar a establir lligams més endavant en el temps encara que els individus fossin de rangs diferents.

Alguns autors (Watts, 2000; Schino, 2001) afirmen que la mida del grup és un factor que regula tant l'atracció per al rang alt com per als individus emparentats. Així, pel que fa a les femelles de macaco de Barbaria de *La Vallée des Singes*, la mida del grup estudiat i, conseqüentment la dels llinatges, no hauria estat suficientment gran perquè la diferència de temps que les femelles invertien en la seva matrilinea i el temps que dedicaven a la resta fos prou significativa²⁴. Aquest motiu permetria explicar perquè les femelles de rangs baixos dedicaven més temps als seus parents, de rangs adjacents, que a les femelles de rangs allunyats que podrien proporcionar-los beneficis.

6.2.6 Localitzacions del *grooming*

Com hem vist, el fet que l'*autogrooming* es concentrés a les parts del cos accessibles, i que aquelles regions corporals inabastables per al mateix

²⁴ Al nostre grup hi havia tres llinatges. El de la femella de rang més alt englobava més de la meitat de la població de femelles (sis femelles), i les altres femelles es repartien entre els dos llinatges restants (un llinatge amb tres femelles, i l'altre amb dues).

individu rebessin *grooming* exclusivament per part dels congèneres i companys de *grooming*, indicava la funcionalitat higiènica i original del *grooming*.

Tot i que ja havíem avaluat la funció social basant-nos en el model de Seyfarth, també es van analitzar altres paràmetres que podien condicionar la distribució de *grooming* tenint en compte aportacions d'altres autors (Boccia 1982, 1989; Moser et al., 1991; Borries, 1992), que consideraven que hi ha una associació entre les variables rang i localització de les interaccions de *grooming*. Així, les preferències per a unes regions corporals o unes altres vindrien determinades per la diferència de rangs jeràrquics dels individus que interaccionaven.

Els resultats de les anàlisis realitzades a partir de les dades recollides al grup de femelles estudiat no van mostrar diferències de localització per a les interaccions de *grooming* de les femelles que ocupaven llocs adjacents a la jerarquia. Aquest fet indicaria que, en aquests casos, la possible vulnerabilitat de les diverses parts del cos no és rellevant.

Pel que fa a les femelles de rangs allunyats esperàvem una localització de les interaccions més concentrada a les parts del cos menys vulnerables. En aquest tipus d'interaccions la femella de rang més baix evitaria col·locar-se de manera que hagués de fer *grooming* a les parts més vulnerables de la femella de rang alt. Tenint en compte que les parts més vulnerables són la cara, el pit i el ventre (Franz, 1999), i que el *grooming* requereix una inspecció i manipulació atenta de la zona que es neteja, la realització de la conducta comportaria un contacte visual entre les femelles que podria interpretar-se com un signe de desafiament per part de la femella de rang més baix, contrari al significat de submissió que suposaria la realització del *grooming* en sí mateixa. Els resultats obtinguts, però, no eren prou concloents.

En les interaccions on les femelles participants ocupessin llocs allunyats a la jerarquia, i la ubicació del *grooming* fos sempre escollida per la femella de rang més alt, les femelles de rang més baix haurien d'assumir el risc que els suposaria l'exposició de certes parts del cos més vulnerables. En aquestes situacions l'assumpció del risc per part de la femella de rang més baix seria proporcional al valor del *grooming* en aquell moment. Així, en períodes de

més tolerància social les femelles de rang baix estarien menys disposades a exposar les seves regions més sensibles en la interacció amb les femelles de rang alt (ja fos en situacions de realització de *grooming*, principalment, o de recepció d'aquest). En canvi, en períodes de més tensió, les femelles de rang baix exposarien més fàcilment llurs zones corporals vulnerables a canvi d'un potencial benefici en situacions agonístiques. Així, els valors obtinguts en el nostre estudi suggeririen, doncs, que durant l'estudi d'observació realitzat no hi havia grans tensions entre femelles. Un estudi futur sobre la localització de les interaccions de *grooming* segons el rang de la femella que duu a terme el *grooming* podria suggerir el context del grup analitzat.

7 CONCLUSIONS

L'objectiu de la present tesi era realitzar un estudi sobre el *grooming* i la jerarquia, que permetés ampliar el coneixement de les funcions d'aquesta conducta afiliativa i, basant-nos en el model de Seyfarth (1977), determinar si l'estructura jeràrquica podia estar vinculada amb alguns factors de la distribució del *grooming*.

Els resultats obtinguts en l'estudi de camp dels *Macaca sylvanus* van permetre arribar a les següents conclusions:

1. El *grooming* compleix una funció primigènia i bàsica de neteja.
2. La distribució de l'*al·logrooming* també suggereix una funció social d'aquesta conducta.
3. El gènere resident inverteix més en *grooming*, la qual cosa afavoreix uns lligams socials forts i duradors.
4. El *grooming* actua com una moneda de canvi, amb un valor que depèn de la distància de rangs dels individus que participen en la interacció.
5. La xarxa de relacions de *grooming* de cada individu és indicativa de la seva posició jeràrquica, i cal considerar no només la quantitat de companys, sinó també la diversitat d'aquests i el tipus d'interacció que s'hi estableix (realització o recepció de *grooming*).
6. Les femelles de rang més alt són més atractives per a la resta, per la potencialitat de proporcionar beneficis en forma de tolerància o suport en encontres agonístics. Aquesta atracció per les femelles de rang alt determina unes freqüències de realització de *grooming* més altes en les femelles situades a la part baixa de l'estructura jeràrquica.
7. En grups amb una forta jerarquia lineal la major part d'interaccions s'estableix entre femelles de rangs allunyats.
8. Les femelles de rang baix dediquen més temps a les interaccions de *grooming* dins del seu propi llinatge, mentre que les de rang alt inverteixen més en les interaccions amb femelles no emparentades.
9. Pel que fa a la ubicació de les interaccions de *grooming*, les que s'estableixen entre femelles de rangs allunyats es localitzen, principalment, a parts del cos no vulnerables. No es detecten preferències corporals en les interaccions de *grooming* entre femelles de rangs adjacents.
10. Hi ha altres factors que condicionen la distribució del *grooming* dins d'un grup, com poden ser la mida d'aquest, llurs circumstàncies ecològiques (condicions de llibertat, disponibilitat de recursos, possibilitats de migració

natural, etc.) i l'atracció per determinats individus, independentment del parentiu o del rang.

Conclusió final

Des de l'aparició del model de Seyfarth (1977), diversos autors han suggerit altres paràmetres que, conjuntament, amb els proposats per Seyfarth, determinen la distribució de les interaccions de *grooming* dins d'un grup de primats. Així, a més a més de l'atracció pel rang, de la pertinença a un llinatge determinat, el parentiu o la presència d'infants, altres estudis han mostrat que factors com la mida del grup, les preferències individuals, el context, o la disponibilitat de temps (associada a l'estacionalitat) poden fer variar el patró de *grooming*.

La mida del grup influeix el rang dels individus i, conseqüentment, la distància de rang entre ells (Watts, 2000). En el gènere *Macaca*, en grups petits amb una alta proporció de mascles, per exemple, les interaccions de *grooming* entre mascles són més habituals que en grups grans amb més femelles que mascles, perquè els facilita la coexistència en situacions d'alta intensitat de competició arran de la falta de femelles adultes (Hill, 1994). El fet que el nostre grup es caracteritzés per ser petit i amb una ràtio SSR baixa hauria condicionat la distribució general del patró de *grooming*, especialment entre els mascles, on el rang no s'hereta i, per tant, el seu comportament actiu, tant agonístic com afiliatiu, els ajudaria a millorar i mantenir llur posició.

Els nostres resultats també indicaven que les preferències individuals poden modificar la xarxa de relacions dels individus. Suggerim que l'atracció pel rang proposada per Seyfarth (1977) seria un paràmetre que determina la direccionalitat en el cas de les femelles adultes, mentre que l'edat (De Waal & Luttrell, 1986) ho seria en el cas de les femelles més joves, i, en certes ocasions, fins i tot el fet d'haver compartit la infantesa podria condicionar determinades tendències igualitàries entre individus de rangs allunyats (Nakamichi, 1996).

La qualitat, l'abundància i la distribució dels recursos locals, associats en part a l'estacionalitat, determinen les relacions socials de les femelles, com suggereixen els models socioecològics. El repartiment del menjar i la possible concentració d'aquest en determinades ubicacions pot originar situacions de competició pels recursos i tensió social que serien resoltes mitjançant mecanismes

conductuals com el *grooming* (Judge & de Waal, 1997), fent variar així el patró de distribució establert. Aquestes variacions modificarien, consegüentment, les xarxes individuals d'interaccions de *grooming*. Com hem proposat anteriorment, l'observació i identificació d'aquestes xarxes permetria, en grups amb un índex jeràrquic elevat, la creació d'un indicador de rang, tot comparant la xarxa de realització i de recepció de *grooming* per a cada un dels individus.

Un altre indicador que també proporcionaria informació sobre la situació del grup s'obtindria a partir de la localització de les interaccions, especialment, en aquelles en què els individus participants fossin de rangs allunyats. Així, basant-nos en el valor de *grooming* en el moment de la interacció (Teoria de Mercats Biològics, Noë & Hammerstein, 1995), i observant la ubicació de les interaccions es podria deduir el context general del grup, tot discernint entre situacions de tensió social i situacions en què els individus enfortirien les seves relacions, establint nous vincles i millorant els vigents.

Per últim, el context en què es produeix la conducta afiliativa condicionarà, per exemple, la durada de les interaccions. Alhora, aquesta podria estar relacionada amb una funcionalitat o una altra segons la situació. En el cas dels mascles, per exemple, les interaccions curtes es realitzarien en contextos d'apaivagament, mentre que les interaccions de més durada s'utilitzarien per enfortir els lligams socials en moments de menys tensió. Aquest context també podria estar associat a situacions d'estrès o de massificació (*crowding*), que podrien estar generats per circumstàncies intrínseques del grup (augment de població, migracions, manca de recursos, etc.) o per circumstàncies alienes (per exemple, en el cas de grups en captivitat: presència de públic).

Els nostres resultats, que, com hem vist, són coincidents amb els d'estudis d'altres autors, suggereixen la necessitat d'incorporar altres paràmetres al model de Seyfarth, que ampliarien la caracterització del grup en qüestió i permetrien una millor descripció del patró de distribució de *grooming*.

El model de Seyfarth considerava uns factors bàsics que havien de determinar les xarxes de *grooming* d'un grup de femelles de primats, de la família dels Cercopitècids especialment. Les seves propostes feien referència a grups *naturals*, en condicions de llibertat que no alteraven llur comportament. En canvi, el present estudi s'ha realitzat amb un grup de macacos en semi-llibertat. En aquestes circumstàncies les característiques del grup no són anàlogues a les d'un altre grup

de la mateixa espècie en llibertat, fet que explicaria les discrepàncies obtingudes respecte a algunes de les hipòtesis proposades per Seyfarth. La limitació d'espai i conseqüentment de desplaçaments per part dels diversos individus en situacions de tensió, el condicionament en la distribució de recursos en l'aprovisionament, i el control de la reproducció dins del grup són algunes de les característiques dels grups mantinguts en captivitat o semi-llibertat que comporten, invariablement, modificacions en el patró de *grooming*, ja que alteren paràmetres com el rang, el llinatge, la presència d'infants (bàsics en el model de Seyfarth), i d'altres com el context i la mida del grup.

No obstant això, el manteniment de grups de primats en aquestes condicions permet l'obtenció d'unes dades que, altrament, podrien resultar força difícils de conèixer. Així, informacions com l'organització dels individus del grup en els diversos llinatges i classes d'edat; la repetició dels cicles naturals (època d'aparellament i resta de l'any) en un entorn conegut i més o menys constant (variacions mínimes pel que fa a la disponibilitat, qualitat i distribució d'aliment); l'optimització de recursos investigadors (observacions en franges horàries fixes i de durada determinada i regular); i la possibilitat de modificació d'alguns paràmetres (mida del grup, per exemple) fan de l'estudi empíric en condicions de captivitat una opció adient per a la comprensió del funcionament del *sistema* i, a més a més, de la determinació de la influència o no d'un factor en concret. La formulació de les assumpcions i, fins i tot, la proposta de models, és més acurada (perquè es controlen més els diversos paràmetres) i proporciona un nivell de precisió més ampli quan es comproven les hipòtesis plantejades. La comprovació podria realitzar-se, per exemple, en condicions de llibertat, fet que permetria una definició i control de les variables a diversos nivells i l'assumpció, o no, d'unes determinades regularitats que permetria l'aprofundiment en els coneixements estructuradors de les hipòtesis, ja que haurien estat comprovats en situacions diferents (llibertat i captivitat).

Els grups mantinguts en captivitat haurien de garantir unes condicions que afavoreixin el correcte desenvolupament dels individus i dels grups, de manera que les condicions biològiques, socials i ecològiques dels animals reflecteixin al màxim aquelles de l'estat en llibertat original. Així, per exemple, caldria mantenir la ràtio de mascles i femelles tal com s'observa a la natura; un número d'animals reproductors que assegurí un equilibri entre els diversos llinatges; i un repartiment de l'aliment ampli i estès que afavoreixi una distribució equitativa dins del grup (compensant així les dificultats de cerca de menjar –*foraging*, en anglès– en altres

ubicacions per part dels individus de rang baix). El control d'aquests paràmetres bàsics afavoriria unes relacions interindividuals (afiliatives, agonístiques, etc.) més semblants a les observades en llibertat, fet que donaria més robustesa als resultats dels estudis que es realitzessin (i que potencialment, a posteriori, es podrien comparar amb els resultats dels estudis realitzats en llibertat). Així, les investigacions realitzades en grups de primats en captivitat no només permetrien la recollida de dades i l'aprofundiment en el coneixement dels paràmetres objecte d'estudi, sinó que també esdevindrien una eina d'avaluació de l'estat dels grups que podria tenir implicacions directes en l'espècie, tant en els exemplars en captivitat com en llibertat: a) l'aplicació de plans de millora en llibertat després d'haver-los provat en captivitat; b) una reintroducció d'exemplars a la natura més efectiva; i c) la implementació de mesures correctores en captivitat a partir de les observacions a la natura.

Tal com s'ha comentat anteriorment, la inclusió d'alguns paràmetres més en el model de Seyfarth (1977), a partir d'un estudi més exhaustiu dels factors d'influència en la distribució de les interaccions de *grooming* (modelant-los i integrant-los en una nova versió del model), permetria l'ampliació del coneixement de la conducta de *grooming*, de la jerarquia i dels efectes de l'un en l'altra. Tenint en compte que el *grooming* és un comportament freqüent i fàcilment observable (Schino et al., 2003, per exemple) tant en captivitat com a la natura, el patró de distribució que presenta a un determinat grup d'individus podria arribar a establir-se com un indicador de l'estat del grup, tant pel que fa al conjunt, com a nivell individual i de les diverses interrelacions.

8 REFERÈNCIES

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49 (3-4), 227-267.

Appleby, M. C. (1983). The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31, 600-608.

Aspen, R. E. (2007). An investigation into the hygienic function of allogrooming in capuchin monkeys (*Cebus apella*): grooming of different body regions in relation to surface area. Durham theses, Durham University. Available at Durham E-Theses Online: <http://etheses.dur.ac.uk/2144>.

Aureli, F., Van Schaik, C. P. & Van Hoof, J. A. R. A. M. (1989). Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 1989, 19 (1), 39-51.

Bakeman, R. & Quera, V. (2001-2013). GSEQ 5, general purpose sequential analyzer. [Software i manual]. Disponible a <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.

Baker, M. C. & Fox, S. F. (1978). Dominance, survival, and enzyme polymorphism in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Evolution*, 32, 697-711.

Baker, R. L. & Smith, B. P. (1997). Conflict between antipredator and antiparasite behaviour in larval damselflies. *Oecologia*, 109, 622-628.

Bang, A., Deshpande, S., Sumana, A. & Gadagkar, R. (2010). Choosing an appropriate index to construct dominante hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. *Animal Behaviour*, 79 (3), 631-636.

Barlow, G. W. & Ballin, P. J. (1976). Predicting and assessing dominance from size and coloration in the polychromatic midas cichlid. *Animal Behaviour*, 24, 793-813.

Barroso, F. G., Alados, C. L. & Boza, J. (2000). Social hierarchy in the domestic goat: effect on food habits and production. *Applied Animal Behaviour Science*, 69, 35-53.

Barta, Z. & Giraldeau, L. (1998). The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, 217-223.

Bayly, K. L., Evans, C. S. & Taylor, A. (2006). Measuring social structure: A comparison of eight dominance indices. *Behavioural Processes*, 73, 1-12.

Beacham, J. L. (1988). The relative importance of body size and aggressive experience as determinants of dominance in pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Animal Behaviour*, 36 (2), 621-623.

Bentley-Condit, V. K. & Smith, E. O. (1999). Female dominance and female social relationships among yellow baboons (*Papio hamadryas cynocephalus*). *American Journal of Primatology*, 47, 321-334.

Bernstein, I. S. (1968). The lutong of Kuala Selangor. *Behaviour*, 32, 1-16.

Bernstein, I. S. (1969). Stability of the status hierarchy in a pigtail monkey group (*Macaca nemestrina*). *Animal Behaviour*, 17, 452-458.

Bernstein, I. S. & Gordon, T. P. (1980). The social component of dominance relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Behavior*, 28, 1033-1039.

Bernstein, I. S. (2007). Social mechanisms in the control of primate aggression. A: Campbell, C. J., Fuentes, A., MacKinnon, K. C., Panger, M., Bearder, S. K. (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 562-571). Oxford University Press, Inc. New York.

Blaffer Hrdy, S. & Hrdy, D. B. (1976). Hierarchical Relations Among Female Hanuman Langurs (Primates: Colobinae, *Presbytis entellus*). *Science*, 193, 913-915.

Blanchard, R. J., Hori, K., Tom, P. & Blanchard, D. C. (1988). Social dominance and individual aggressiveness. *Aggressive Behavior*, 14 (3), 195-203.

Boccia, M. L., Rockwood, B. & Novak, M. A. (1982). The influence of behavioral context and social characteristics on the physical aspects of social grooming in rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 3 (1), 91-108.

Boccia, M. L. (1983). A functional analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 4 (4), 399-418.

Boccia, M. L. (1989). Comparison of the physical characteristics of grooming in two species of macaques (*Macaca nemestrina* and *M. radiata*). *Journal of Comparative Psychology*, 103 (2), 177-183.

Boccia, M. L., Reite, M. & Laudenslager, M. (1989). On the physiology of grooming in a pigtail macaque. *Physiology & Behavior*, 45 (3), 667-670.

Bolles, R. C. (1960). Grooming behavior in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 53 (3), 306-310.

Borgatti, S.P., Everett, M.G. & Freeman, L.C. (2002). *Ucinet for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies.

Borries, C. (1992). Grooming site preferences in female langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology*, 13 (1), 19-32.

Brockie, R. (1976). Self-anointing by wild hedgehogs, *Erinaceus europaeus*, in New Zealand. *Animal Behaviour*, 24, 68-71.

Burton, F. D. (1972). The integration of biology and behavior in the socialization of *Macaca sylvana* of Gibraltar. A: Poirier, F. E. (Eds.), *Primate Socialization* (pp. 29-62). Random House, N.Y.

Buston, P. (2003). Size and growth modification in clownfish. *Nature*, 424, 145-146.

Butovskaya, M. L. (1993). Kinship and different dominance styles in groups of three species of the genus *Macaca* (*M. arctoides*, *M. mulatta*, *M. fascicularis*). *Folia Primatologica*, 60, 210-224.

Butovskaya, M. L. & Kozintsev, A. G. (1996). Gender-related factors affecting primate social behavior: grooming, rank, age, and kinship in heterosexual and all-male groups of Stumptail macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, 101, 39-54.

Butynski, T. M., Cortes, J., Waters, S., Fa, J., Hobbelink, M. E., van Lavieren, E., Belbachir, F., Cuzin, F., de Smet, K., Mouna, M., de Iongh, H., Menard, N. & Camperio-Ciani, A. (2008). *Macaca sylvanus*. A: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>.

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, 35-45.

Camperio Ciani, A., Palentini, L., Arahou, M., Martinoli, L., Capiluppi, C. & Mouna, M. (2005). Population decline of *Macaca sylvanus* in the middle atlas of Morocco. *Biological Conservation*, 121, 635-641.

Cervo, R., Dapporto, L., Beani, J., Strassmann, J. E. & Turillazzi, S. (2008). On status badges and quality signals in the paper wasp: body size, facial colour patterns and hierarchical rank. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 1189-1196.

Chapais, B., Girard, M. & Primi, G. (1991). Non-kin alliances, and the stability of matrilineal dominance relations in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, 41, 481-491.

Chapais, B. (1996). Competing through co-operation in nonhuman primates: Developmental aspects of matrilineal dominance. *International Journal of Behavioral Development*, 19 (1), 7-23.

Chase, I. D. (1974). Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science*, 19 (6) 374-382.

Chase, I. D., Tovey, C., Spangler-Martin, D. & Manfredonia, M. (2002). Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *PNAS*, 99 (8), 5744-5749.

Cheney, D. L. (1977). The acquisition of rank and the development of reciprocal alliances among free-ranging immature baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2, 303-318.

Cifre, I. (2009). Estructura jeràrquica en primates: un modelo de conducta adaptativa. (Tesi doctoral). Universitat de Barcelona. Barcelona.

Clayton, D. L. & Cotgreave, P. (1994). Relationship of bill morphology to grooming behaviour in birds. *Animal Behaviour*, 47, 195-201.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M. & Guinness, F. E. (1979). The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour*, 27, 211-225.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. (1984). Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature*, 308, 358-360.

Cohen, J. E. (1972a). Markov population processes as models of primate social and population dynamics. *Theoretical Population Biology*, 3, 119-134.

Colmenares, F. (1990). Greeting behaviour in male baboons, I: communication, reciprocity, and symmetry. *Behaviour*, 113 (1-2), 81-116.

Colmenares, F. (1991a). Greeting behaviour between male baboons: oestrous females, rivalry and negotiation. *Animal Behaviour*, 41 (1), 49-60.

Colmenares, F. (1991b). Greeting, aggression, and coalitions between male baboons: demographic correlates. *Primates*, 32 (4), 453-463.

Cords, M. (2002). Friendship among adult female bluemonkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour*, 139, 291-314.

Cunningham, D. S. & Burghardt, G. M. (1999). A comparative study of facial grooming after prey ingestion in colubrid snakes. *Ethology*, 105, 913-936.

David, H. A. (1987). Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika*, 74 (2), 432-436.

Dawkins, R. & Dawkins, M. (1976). Hierarchical organization and postural facilitation: rules for grooming in flies. *Animal Behaviour*, 24, 739-755.

Deag, J. M. & Crook, J. H. (1971). Social behaviour and 'agonistic buffering' in the wild Barbary macaque *Macaca sylvana* L. *Folia Primatologica*, 15 (3-4), 183-200.

De Waal, F. B. M. (1986b). The integration of dominance and social bondings in primates. *Quarterly Review of Biology*, 61, 459-470

De Waal, F. B. M. & Luttrell, L. M. (1986). The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys. *Folia Primatologica*, 46, 215-234.

De Waal, F. B. M. & Luttrell, L. M. (1989). Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: Different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *American Journal of Primatology*, 1989, 19 (2), 83-109.

De Waal, F. B. M. (1991). Rank distance as a central feature of rhesus monkey social organization: a sociometric analysis. *Animal Behavior*, 41, 383-395.

De Waal, F. B. M. (1993). La política de los chimpancés. Alianza Editorial, Madrid.

De Waal, F. B. M. (1997). The chimpanzee's service economy: food for grooming. *Evolution and Human Behavior*, 18, 375-386.

Digby, L. J., Ferrari S. F. & Saltzman, W. (2007). Callitrichines. The role of competition in cooperatively breeding species. A: Campbell, C. J., Fuentes, A., MacKinnon, K. C., Panger, M., Bearder, S. K. (Eds.), *Primates in Perspective* (pp.85-106). Oxford University Press.

Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125 (3-4), 283-313.

Dugatkin, L. E. & Earley, R. L. (2004). Individual recognition, dominance hierarchies and winner and loser effects. *Proceedings of the Royal Society of London B.*, 271, 1537-1540.

Dunbar, R. I. M. (1979). Structure of Gelada baboon reproductive units: I. Stability of social relationships. *Behaviour*, 69 (1-2), 72-87.

Dunbar, R. I. M. & Sharman, M. (1984). Is Social Grooming Altruistic? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 64 (2), 163-173.

Dunbar, R. I. M. (1980). Determinants and evolutionary consequences of dominance among female gelada baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7, 253-265.

Dunbar, R. I. M. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57 (3), 121-131.

Dunbar, R. I. M. (2010). The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 34, 260-268.

Eckstein, R. A. & Hart, B. L. (2000). The organization and control of grooming in cats. *Applied Animal Behaviour Science*, 68, 131-140.

El Alami, A., Van Lavieren, E., Rachida, A. & Chait, A. (2012). Differences in activity budgets and diet between semiprovisioned and wild-feeding groups of the endangered Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) in the central high Atlas Mountains, Morocco. *American Journal of Primatology*, 74, 210-216.

Ellis, L. (1995). Dominance and reproductive success among nonhuman animals: a cross-species comparison. *Ethology and Sociobiology*, 16, 257-333.

Estrada, A., Estrada, R. & Ervin, F. (1977). Establishment of a free-ranging colony of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): Social relations I. *Primates*, 18 (3), 647-676.

Fa, J. E. (1984a). Habitat distribution and habitat preference in Barbary macaques (*Macaca sylvanus* L.). *International Journal of Primatology*, 5, 347-355.

Fairbanks, L. A. (1980). Relationships among adult females in captive vervet monkeys: testing a model of rank-related attractiveness. *Animal Behaviour*, 28, 853-859.

Falk, J. L. (1958). The grooming behavior of the chimpanzee as a reinforcer. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1 (1), 83-85.

Fe, C. & De Mazières, J. (1993). Grooming at a preferred site reduces heart rate in horses. *Animal Behaviour*, 46, 1191-1194.

Ferkin, M. H., Sorokin, E. S. & Johnston, R. E. (1996). Self-grooming as a sexually dimorphic communicative behaviour in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Animal Behaviour*, 51, 801-810.

FitzGibbon, C. D. (1989). A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomson's gazelles hunted by cheetahs. *Animal Behaviour*, 37 (3), 508-510.

Flack, J. C. & de Waal, F. B. M. (2004). Dominance style, social power, and conflict management in macaque societies: A conceptual framework. A: Thierry, B., Singh, M. & Kaumanns, W. (Eds.), *Macaque Societies: A model for the study of social organization* (pp. 157-181). Cambridge University Press, Cambridge.

Forkman, B. & Haskell, M. J. (2004). The maintenance of stable dominance hierarchies and the pattern of aggression: Support for the Suppression hypothesis. *Ethology*, 110, 737-744.

Fossey, D. (1988). *Gorilas en la niebla*. Barcelona: Salvat Editores.

Frank, L. G. (1986). Social organization of the spotted hyaena *Crocuta crocuta*. II. Dominance and reproduction. *Animal Behaviour*, 34, 1510-1527.

Franz, C. (1999). Allogrooming behavior and grooming site preferences in captive bonobos (*Pan paniscus*): Association with female dominante. *International Journal of Primatology*, 20 (4), 525-546.

Fruteau, C., Lemoine, S., Hellard, E., Van Damme, E. & Noë, R. (2011b). When females trade grooming for grooming: testing partner control and partner choice models of cooperation in two primate species. *Animal Behaviour*, 81, 1223-1230.

Gammell, M. P., De Vries, H., Jennings, D. J., Carlin, C. M. & Hayden, T. J (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal Behaviour*, 66, 601-605.

Giorgi, M. S., Arlettaz, R., Christe, P. & Vogel, P. (2001). The energetic grooming costs imposed by a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) upon its bat host (*Myotis myotis*). *Proceedings of the Royal Society of London B.*, 268, 2071-2075.

Goessmann, C., Hemelrijk, C. & Huber, R. (2000). The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 418-428.

Gumert, M. D. (2007). Grooming and infant handling interchange in *Macaca fascicularis*: The relationship between infant supply and grooming payment. *International Journal of Primatology*, 28, 1059-1074.

Gumert, M. D. & Ho, M. R. (2008). The trade balance of grooming and its coordination of reciprocation and tolerance in Indonesian long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 49, 176-185.

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

Hall, C. L. & Fedigan, L. M. (1997). Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. *Animal Behaviour*, 53, 1069-1082.

Halloran, M. E. & Bekoff, M. (1995). Cheek rubbing as grooming by Abert squirrels. *Animal Behaviour*, 50, 987-993.

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

Harcourt, A. H. (1989). Environment, competition and reproductive performance of female monkeys. *Trends in Ecology and Evolution*, 4, 101-105.

Hart, B. J., Hart, L. A., Mooring, M. S. & Olubayo, R. (1992). Biological basis of grooming behaviour in antelope: the body-size, vigilance and habitat principles. *Animal Behaviour*, 44, 615-631.

Hausfater, G. (1975). Dominance and reproduction in Baboons (*Papio cynocephalus*). *Contributions to Primatology*, 7, 1-150.

Hemelrijk, C. K. (1990). Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour*, 39 (6), 1013-1029.

Hemelrijk, C. K. & Ek, A. (1991). Reciprocity and interchange of grooming and 'support' in captive chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41, 923-935.

Henkel, S., Heistermann, M. & Fischer, J. (2010). Infants as costly social tools in male Barbary macaque networks. *Animal Behaviour*, 79 (6), 1199-1204.

Henzi, S. P., Lycett, J. E. & Weingrill, T. (1997). Cohort size and the allocation of social effort by female mountain baboons. *Animal Behaviour*, 54, 1235-1243.

Henzi, S. P. & Barret, L. (1999). The value of grooming to female primates. *Primates*, 40 (1), 47-59.

Henzi, S. P., Lycett, J. E., Weingrill, A. & Piper, S. E. (2000). Social bonds and the coherence of mountain baboon troops. *Behaviour*, 137, 663-680.

Henzi, S. P., Barrett, L., Gaynor, D., Greeff, J., Weingrill, T. & Hill, R. A. (2003). Effect of resource competition on the long-term allocation of grooming by female baboons: evaluating Seyfarth's model. *Animal Behaviour*, 66, 931-938.

Hill, D. A. (1994). Affiliative behaviour between adult males of the genus *Macaca*. *Behaviour*, 130 (3-4), 293-308.

Hock, H. & Huber, R. (2006). Modeling the acquisition of social rank in crayfish: winner and loser effects and self-structuring properties. *Behaviour*, 143, 325-346.

Holekamp, K. E. & Smale, L. (1993). Ontogeny of dominance in free-living spotted hyaenas. Juvenile rank relations with other immature individuals. *Animal Behaviour*, 46 (3), 451-466.

Hrdy, S. F. & Hrdy, D. B. (1976). Hierarchical relations among female Hanuman langurs (Primates: Colobinae, *Presbytis entellus*). *Science*, 193, 913-915.

Isbell, L. A., Pruett, J. D., Lewis, M. & Young, T. P. (1999). Rank differences in ecological behavior: A comparative study of Patas Monkeys (*Erythrocebus patas*)

and Vervets (*Cercopithecus aethiops*). *International Journal of Primatology*, 20 (2), 257-272.

Jackson, W. M. & Winnegrad, R. L. (1988). Linearity in dominance hierarchies: a second look at the individual attributes model. *Animal Behaviour*, 36 (3), 1237-1240.

Jameson, K. A., Appleby, M. C. & Freeman, L. C. (1999). Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance. *Animal Behaviour*, 57, 991-998.

Jones, C. B. (1980). The functions of status in the Mantled Howler Monkey, *Alouatta palliata* GRAY: Intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates*, 21 (3), 389-405.

Kawai, M. (1958). On the rank system in a natural group of Japanese Monkey (I): The basic and dependent rank. *Primates*, 1 (2), 111-130.

Kawamura, S. (1958). The matriarchal social order in the Minoo-B Group. A study on the rank system of Japanese Macaque. *Primates*, 1 (2), 149-156.

Keeverne, E. B., Martensz, N. D. & Tuite, B. (1989). Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology*, 14 (1-2), 155-161.

Kitchen, D. M., Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. (2005). Male chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*) discriminate loud call contests between rivals of different relative ranks. *Animal Cognition*, 8, 1-6.

Koenig, A. (2002). Competition for Resources and Its Behavioral Consequences Among Female Primates. *International Journal of Primatology*, 23 (4), 759-783.

Koyama, N. (1967). On dominance rank and kinship of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates*, 8, 189-216.

Koyama, N., Ichino, S., Nakamichi, N. & Takahata, Y. (2005). Long-term changes in dominance ranks among ring-tailed lemurs at Berenty Reserve, Madagascar. *Primates*, 46, 225-234.

Koyama, N. F., Caws, C. & Aureli, F. (2006). Interchange of grooming and agonistic support in chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 72, 1293–1309.

Kuester, J. & Paul, A. (1992). Influence of male competition and female mate choice on male mating success in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behaviour*, 120 (3-4), 192-217.

Kuester, J. & Paul, A. (1999). Male migration in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem. *International Journal of Primatology*, 20 (1), 85-106.

Kutsukake, N. (2000). Matrilineal rank inheritance varies with absolute rank in Japanese macaques. *Primates*, 41 (3), 321-335.

Kutsukake, N. & Clutton-Brock, T. H. (2010). Grooming and the value of social relationships in cooperatively breeding meerkats. *Animal Behaviour*, 79, 271–279.

Lahiri, R. K. & Southwick, C. H. (1966). Parental care in *Macaca sylvana*. *Folia Primatologica*, 4, 257–264.

Lamprecht, J. (1986). Social dominance and reproductive success in a goose flock (*Anser indicus*). *Behaviour*, 97 (1-2), 50-65.

Landau, H. G. (1951a). On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. *Bulletin of Mathematical Biology*, 13 (1), 1-19.

Landau, H. G. (1951b). On dominance relations and the structure of animal societies: II. Some effects of possible social factors. *Bulletin of Mathematical Biology*, 13 (4), 245-262.

Langbein, J. & Puppe, B. (2004). Analysing dominance relationships by sociometric methods—a plea for a more standardised and precise approach in farm animals. *Applied Animal Behaviour Science*, 87, 293–315.

Lázaro-Perea, C., Arruda, M. F. & Snowdon, C. T. (2004). Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*, 67, 627-636.

Lefebvre, L. (1981). Grooming in crickets: timing and hierarchical organization. *Animal Behaviour*, 29, 973-984.

Lehmann, J., Korstjens, A. H., Dunbar, R. I. M. (2007). Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour*, 74, 1617-1629.

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

Lenouvel, P., Gomez, D., Théry, M. & Kreutzer, M. (2009). Do grooming behaviours affect visual properties of feathers in male domestic canaries, *Serinus canaria*?. *Animal Behaviour*, 77, 1253-1260.

Lincoln, G. A. (1972). The role of antlers in the behaviour of red deer. *Journal of Experimental Zoology*, 182 (2), 233-249.

Löttker, P., Huck, M., Zinner, D. P. & Heymann, E. W. (2007). Grooming relationships between breeding females and adult group members in cooperatively breeding Moustached Tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology*, 69, 1159-1172.

Machairas, I., Camperio Ciani, A. & Sgardelis, S. (2003). Interpopulation differences in activity patterns of *Macaca sylvanus* in the Moroccan Middle Atlas. *Human Evolution*, 18 (3-4), 185-202.

MacDonald, D. W. (2006). *Macaca sylvanus*. A: MacDonald, D. W. (Eds.), *The New Encyclopedia of Mammals* (pp. 292, 358, 362, 375). Oxford University Press.

MacKinnon, J. (1974). The behaviour and ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behaviour*, 22 (1), 3-12.

Maestriperieri, D. (2005). Gestural communication in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*). Use of signals in relation to dominance and social context. *Gesture* (5), 1/2, 57-73.

Manson, J. H., Navarrete, C. D., Silk, J. B. & Perry, S. (2004). Time-matched grooming in female primates? New analyses from two species. *Animal Behaviour*, 67, 493-500.

Mazur, A. (1985). A biosocial model of status in face-to-face primate groups. *Social Forces*, 64 (2), 377-402.

McKenna, J. J. (1978). Biosocial functions of grooming behavior among the common Indian langur monkey (*Presbytis entellus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 48 (4), 503-509.

McKenzie, A. A. (1990). The ruminant dental grooming apparatus. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 99 (2), 117-128.

Meese, G. B. & Ewbank, R. (1973). The establishment and nature of the dominance hierarchy in the domesticated pig. *Animal Behaviour*, 21, 326-334.

Mehlman, P. T. (1984). Aspects of the ecology and conservation of the Barbary macaque in the Fir forest habitat of the Moroccan Rif Mountains. A: Fa, J. E. (Eds.), *The Barbary Macaque. A case study in conservation* (pp. 165-199). Springer-Verlag, US.

Ménard, N. (1985). Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie. I: Régime en chênaie décidue. *Revue d'écologie*, 40 (4) 451-466.

Ménard, N. (2002). Ecological plasticity of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Evolutionary Anthropology: Issues, News and Reviews*, 11 (1), 95-100.

Ménard, N. & Vallet, D. (1986). Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie: II: Régime en forêt sempervirente et sur les sommets rocheux. *Revue d'écologie*, 41 (2-3), 173-192.

Ménard, N. & Vallet, D. (1993). Population dynamics of *Macaca sylvanus* in Algeria: An 8-year study. *American Journal of Primatology*, 30 (2), 101-118.

Ménard, N., von Segesser, F., Scheffrahn, W., Pastorini, J., Vallet, D., Gaci, B., Martin, R. D. & Gautier-Hion, A. (2001). Is male-infant caretaking related to paternity and/or mating activities in wild Barbary macaques? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Series III. Sciences de la Vie*, 324 (7), 601-610.

Missakian, E. A. (1972). Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Primates*, 13, 169-180.

Mitchell, G. & Tokunaga, D. H. (1976). Sex differences in nonhuman primate grooming. *Behavioural Processes*, 1 (4), 335-345.

Mooring, M. S., Blumstein, D. T. & Stoner, C. J. (2004). The evolution of parasite-defence grooming in ungulates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81, 17-37.

Moser, R., Cords, M. & Kummer, H. (1991). Social influences on grooming site preferences among captive long-tailed macaques. *International Journal of Primatology*, 12 (3), 217- 230.

Müller-Schwarze, D. (1971). Pheromones in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). *Animal Behaviour*, 19, 141-152.

Murchison, C. (1935). The experimental measurement of a social hierarchy in *Gallus domesticus*: II. The identification and inferential measurement of social reflex no. 1 and social reflex No. 2 by means of social discrimination. *The Journal of Social Psychology*, 6 (1), 3-30.

Muroyama, Y. (1994). Exchange of grooming for allomothering in female patas monkeys. *Behaviour*, 128 (1-2), 103-119.

Murray, C. M. (2007). Method for assigning categorical rank in female *Pan troglodytes schweinfurthii* via the frequency of approaches. *International Journal of Primatology*, 28, 853-864.

Murray, C. M., Sandeep, V. M. & Pusey, A. E. (2007). Dominance rank influences female space use in wild chimpanzees, *Pan troglodytes*: towards an ideal despotic distribution. *Animal Behaviour*, 74, 1795-1804.

Nakagawa, N. (1998). Ecological determinants of the behavior and social structure of japanese monkeys: A synthesis. *Primates*, 39 (3), 375-383.

Nakamichi, M. & Shizawa, Y. (2003). Distribution of grooming among adult females in a large, free-ranging group of Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, 24 (3), 607-625.

Nakamichi, M. & Yamada, K. (2007). Long-term grooming partnerships between unrelated adult females in a free-ranging group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 69, 652-663.

Nelissen, M. H. J. (1985). Structure of the dominance hierarchy and dominance determining "group factors" in *Melanochromis auratus* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour*, 94 (1-2), 85-107.

Nelissen, M. H. J. (1986). The effect of tied rank on the linearity of dominance hierarchies. *Behavioural Processes*, 12, 159-168.

Noë, R. & Hammerstein, P. (1995). Biological Markets. *TREE*, 10 (8), 336-339.

O'Brien, T. G. (1991). Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Animal Behaviour*, 41, 555-567.

O'Brien, T. G. (1993). Asymmetries in grooming interactions between juvenile and adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 46 (5), 929-938.

O'Brien, T. G. (1993a). Allogrooming behaviour among adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 46, 499-510.

Oliveira, R. F. & Almada, V. C. (1996a). Dominance hierarchies and social structure in captive groups of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* (Teleostei Cichlidae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 8 (1), 39-55.

Orient, E. (2010). Variabilidad de la dieta y del presupuesto de tiempo de un grupo de Macacos de Berbería (*Macaca sylvanus*) en semilibertad. Implicación en la conservación. (Tesi DEA). Universidad Complutense de Madrid. Madrid.

Parker, G. A. (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47, 223-243.

Parr, L. A., Matheson, M. D., Bernstein, I. S. & de Waal, F. B. M. (1997). Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 54, 361–367.

Patenaude, F. & Bovet, J. (1984). Self-grooming and social grooming in the North American beaver, *Castor canadensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 62(9), 1872-1878.

Paul, A. (1989). Determinants of male mating success in a large group of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem. *Primates*, 30 (4), 461-476.

Paul, A. & Kuester, J. (1987). Dominance, kinship and reproductive value in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21, 323-331.

Paul, A., Kuester, J. & Arnemann, J. (1996). The sociobiology of male–infant interactions in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*, 51 (1), 155-170.

Preuschoft, S. & van Schaik, C. (2000). Dominance and Communication. Conflict management in various social settings. A: Aureli, F. & de Waal, F. B. M. (Eds.), *Natural conflict resolution* (pp. 77-105). The Regents of the University of California. University of California Press, LTD.

Prud'Homme, J. & Chapais, B. (1993). Aggressive interventions and matrilineal dominance relations in semifree-ranging barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates*, 34 (3), 271-283.

Radford, A. N. & Du Plessis, M. A. (2006). Dual function of allopreening in the cooperatively breeding green woodhoopoe, *Phoeniculus purpureus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 61, 221–230.

Ritter, R. C. & Epstein, A. N. (1974). Saliva lost by grooming: A major item in the rat's water economy. *Behavioral Biology*, 11 (4), 581-585.

Rodriguez-Llanes, J. M., Verbeke, G. & Finlayson, C. (2009). Reproductive benefits of high social status in male macaques (*Macaca*). *Animal Behaviour*, 78, 643-649.

Rowell, T. E., Wilson, C. & Cords, M. (1991). Reciprocity and partner preference in grooming of female blue monkeys. *International Journal of Primatology*, 12 (4), 319-336.

Sambrook, T. D., Whiten, A. & Strum, S. C. (2005). Priority of access and grooming patterns of females in a large and a small group of olive baboons. *Animal Behaviour*, 50, 1667-1682.

Schino, G., Scucchi, S., Maestriperi, D. & Turillazzi, P. G. (1988). Allogrooming as a tension-reduction mechanism: A behavioral approach. *American Journal of Primatology*, 16 (1), 43-50.

Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 62, 265-271.

Schino, G., Ventura, R. & Troisi, A. (2003). Grooming among female Japanese macaques: distinguishing between reciprocation and interchange. *Behavioral Ecology*, 14 (6): 887-891.

Schino, G., Ventura, R. & Troisi, A. (2005). Grooming and aggression in captive Japanese macaques. *Primates*, 46, 207-209.

Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, 18, 115-120.

Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beitrage zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, 88, 225-252.

Scott, J. & Lockard, J. S. (1999). Competition coalitions and conflict interventions among captive female gorillas. *International Journal of Primatology*, 28, 761-781.

Setchell, J. M. & Wickings, E. J. (2005). Dominance, status signals and coloration in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Ethology*, 111, 25-50.

Seyfarth, R. M (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65, 671-698.

Seyfarth, R. M. (1980). The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 28, 798-813.

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

Shutt, K., MacLarnon, A., Heistermann, M. & Semple, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive?. *Biology Letters*, 3, 231-233.

Silk, J. B., Clark-Wheatley, C. B., Rodman, P.S. & Samuels, A. (1981). Differential reproductive success and facultative adjustment of sex ratios among captive female bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Animal Behavior*, 29, 1106-1120.

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.

Silk, J. B. (1999). Why are infants so attractive to others? The form and function of infant handling in bonnet macaques. *Animal Behaviour*, 57, 1021-1032.

Silk, J. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1999). The structure of social relationships among female savanna baboons in Moremi Reserve, Botswana. *Behaviour*, 136, 679-703.

Silk, J. B., Alberts, S. C. & Altmann, J. (2004). Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour*, 67, 573-582.

Simpson, M. J. A. (1973). The social grooming of male chimpanzees. A: Michael, R. P. & Crook, J. H. (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, 369-377.

Small, M. F. (1990). Alloparental behaviour in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*, 39, 297-306.

Snyder, P. A. (1972). Behavior of *Leontopithecus rosalia* and related species: a review. *Journal of Human Evolution*, 3 (2), 109-122.

Soltis, J. (2004). Mating systems. A: Thierry, B., Singh, M. & Kaumanns, W. (Eds.), *Macaque Societies: A model for the study of social organization* (pp. 135-150). Cambridge University Press, Cambridge.

Steiner, A. L. (1973). Self- and allo-grooming behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. *Canadian Journal of Zoology*, 51(2), 151-161.

Sterck, E. H. M., Watts, D. P. & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 291-309.

Stokes, E. J. (2004). Within-group social relationships among females and adult males in wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *American Journal of Primatology*. 64, 233-246.

Struhsaker, T. T. (1971). Social behaviour of mother and infant vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Animal Behaviour*, 19, 233-250.

Sumana, A. & Starks, P. T. (2004). Grooming Patterns in the Primitively Eusocial Wasp *Polistes dominulus*. *Ethology*, 110, 825-833.

Szebenyi, A. L. (1969). Cleaning behaviour in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 17, 641-651.

Takahashi, H. & Furuichi, T. (1998). Comparative Study of Grooming Relationships among Wild Japanese Macaques in Kinkazan A Troop and Yakushima M Troop. *Primates*, 39 (3), 365-374.

Tanaka, I. & Takefushi, H. (1993). Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques. *Anthropological Science*, 101 (2), 187-193.

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

Thiessen, D. D., Graham, M., Perkins, J. & Marcks, S. (1977). Temperature regulation and social grooming in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Behavioral Biology*, 19 (3), 279-288.

Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaques species. A: Aureli, F. & de Waal, F. B. M. (Eds.), *Natural conflict resolution* (pp. 106-128). The Regents of the University of California. University of California Press, LTD.

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

Thierry, B., Gauthier, C. & Peignot, P. (1990). Social grooming in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *International Journal of Primatology*, 11 (4), 357-375.

Thierry, B., Iwaniuk, A. N. & Pellis, S. M. (2000). The influence of phylogeny on the social behaviour of macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). *Ethology*, 106, 713-728.

Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46 (1), 35-57.

Val-Laillet, D., de Passillé, A. M., Rushen, J. & von Keyserlingk, M. A. G. (2008). The concept of social dominance and the social distribution of feeding-related displacements between cows. *Applied Animal Behaviour Science*, 111, 158-172.

Ventura, R., Majolo, B., Koyama, N. F., Hardie, S. & Schino, G. (2006). Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: Grooming, cofeeding, and agonistic support. *American Journal of Primatology*, 68 (12), 1138-1149.

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

Vervaecke, H., Stevens, J. M. G., Vandemoortele, H., Sigurjónsdóttir, H. & de Vries, H. (2007). Aggression and dominance in matched groups of subadult icelandic horses. *Journal of Ethology*, 25, 239-248.

Vincent, C. M. & Bertram, S. M. (2010). Crickets groom to avoid lethal parasitoids. *Animal Behaviour*, 79, 51-56.

Watts, D. P. (2000a). Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. I. Partner number and diversity and grooming reciprocity. *International Journal of Primatology*, 21 (2), 211- 238.

Watts, D. P. (2000b). Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. II. Influence of male rank and possible competition for partners. *International Journal of Primatology*, 21 (2), 211- 238.

Wilkinson, G. S. (1986). Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 34, 1880-1889.

Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

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

Zabel, C. J., Glickman, S. E., Frank, L. G., Woodmansee, K. B. & Keppel, G. (1992). Coalition formation in a colony of prepubertal spotted hyenas. A: Harcourt, A. H. & de Waal, F. B. M. (Eds.), *Coalitions and alliances in humans and... other animals*. (pp.113-135). Oxford University Press.

Zack, S. (1978). Head grooming behaviour in the praying mantis. *Animal Behaviour*, 26, 1107-1119.

Zanette, L. & Field, J. (2009). Cues, concessions, and inheritance: dominance hierarchies in the paper wasp *Polistes dominulus*. *Behavioral Ecology*, 20, 773-780.

Zumpe, D. & Michael, R. P. (1986). Dominance index: A simple measure of relative dominance status in primates. *American Journal of Primatology*, 10 (4), 291-300.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

9 ANNEX I. Etograma del grup de *Macaca sylvanus* del parc *La Vallée des Singes*.

CONDUCTES AFILIATIVES	
Nom de la conducta	Descripció
Abraça (aç)	L'individu estén les extremitats superiors al voltant d'un altre individu, de manera que l'envolta i hi ha un contacte total. Aquesta conducta s'observa, sobretot, en circumstàncies de distensió, i quan els individus estan asseguts i amb els ulls oberts (de vegades es produeix abans que els individus s'adormin junts).
Fa <i>Al·logrooming</i> (fG)	<p>L'individu realitza una acció de grooming sobre un altre, ja sigui amb els dits de les mans i/o la boca.</p> <p>Aquesta conducta pot ser duta a terme en qualsevol zona de la superfície corporal: cara (c), cap (p), esquena (e), zona anogenital (ag), pit (v), ventre (vv), espatlla (t), braç (b), avantbraç (bb), mà (m), cuixa (x), cama (xx) i peu (u). S'han diferenciat diferents subcategories segons la part del cos implicada:</p> <ul style="list-style-type: none"> - fa <i>al·logrooming</i> a la cara (fGc) - fa <i>al·logrooming</i> al cap (fGp) - fa <i>al·logrooming</i> a l'esquena (fGe) - fa <i>al·logrooming</i> a la zona anogenital (fGag) - fa <i>al·logrooming</i> al pit (fGv) - fa <i>al·logrooming</i> al ventre (fGvv) - fa <i>al·logrooming</i> a l'espatlla (fGp) - fa <i>al·logrooming</i> al braç (fGb) - fa <i>al·logrooming</i> a l'avantbraç (fGbb) - fa <i>al·logrooming</i> a la mà (fGm) - fa <i>al·logrooming</i> a la cuixa (fGx) - fa <i>al·logrooming</i> a la cama (fGxx) - fa <i>al·logrooming</i> al peu (fGu)
Juga (jg)	Aquest comportament recull diverses accions de caràcter lúdic, dutes a terme pels individus més joves. Habitualment es tracta de breus persecucions, salts, falses mossegades, i algunes cabrioles, ja siguin al terra o als arbres.
<i>Reciprocal face to bottom</i> (btf)	Abraçada recíproca entre individus, en què es col·loquen horitzontalment, ubicant el cap a la regió inferior ventral de l'altre individu (estirat) i amb un dels individus en contacte amb el substrat. Es pot donar entre dos

	<p>individus o més.</p> <p>Comportament observat en mascles.</p>
Rep Al·logrooming (rG)	<p>L'individu rep una acció de grooming per part d'un altre. Habitualment, l'individu receptor orienta la part del cos on vol rebre grooming cap a l'individu que l'efectua. Aquesta conducta pot ser duta a terme en qualsevol zona de la superfície corporal: cara (c), cap (p), esquena (e), zona anogenital (ag), pit (v), ventre (vv), espatlla (t), braç (b), avantbraç (bb), mà (m), cuixa (x), cama (xx) i peu (u). S'han diferenciat diferents subcategories segons la part del cos implicada:</p> <ul style="list-style-type: none"> - rep <i>al·logrooming</i> a la cara (rGc) - rep <i>al·logrooming</i> al cap (rGp) - rep <i>al·logrooming</i> a l'esquena (rGe) - rep <i>al·logrooming</i> a la zona anogenital (rGag) - rep <i>al·logrooming</i> al pit (rGv) - rep <i>al·logrooming</i> al ventre (rGvv) - rep <i>al·logrooming</i> a l'espatlla (rGp) - rep <i>al·logrooming</i> al braç (rGb) - rep <i>al·logrooming</i> a l'avantbraç (rGbb) - rep <i>al·logrooming</i> a la mà (rGm) - rep <i>al·logrooming</i> a la cuixa (rGx) - rep <i>al·logrooming</i> a la cama (rGxx) - rep <i>al·logrooming</i> al peu (rGu)

CONDUCTES AGONÍSTIQUES	
Nom de la conducta	Descripció
Ataca (atc)	L'individu surt a l'encontre d'un altre i el mossega i/o l'esgarrapa.
Badalla (bd)	<p>L'individu obre molt la boca amb un moviment d'inspiració i seguit d'una expiració prolongada.</p> <p>Aquest comportament es pot observar en dos contextos diferents. Quan es produeix en circumstàncies agonístiques, l'obertura de la boca va acompanyada de la retracció dels llavis, cosa que comporta que es mostrin les dents (amença). Tot i que es dirigeix a un individu concret, sovint es realitza dirigint la mirada cap a un punt</p>

	diferent del que ocupa el suposat receptor. També s'observa en circumstàncies de son, gana o cansament. En aquest cas, però, no es mostren les dents.
Baralla (br)	Situació en què dos o més individus s'intenten mossegar i/o esgarrapar. Pot ser que els individus s'hagin atacat mútuament o que només ho hagi fet un d'ells (l'altre es defensa). Comportament acompanyat de crits o roncs.
Copula (cp)	L'individu, en posició bípeda i recolzant-se (o agafant-se) amb les extremitats superiors sobre el dors de l'altre individu en posició quadrúpeda, es col·loca a la zona anogenital de l'altre i realitza moviments repetitius de la pelvis endavant i endarrere. Pot estar acompanyat de "claqueteig" de dents (codi <i>chat</i>). Aquest comportament s'ha observat entre mascles (mascle-mascle) i entre mascles i femelles (mascle-femella).
Inspecciona (i)	L'individu inspecciona la zona anogenital d'un altre individu. Aquest comportament s'ha observat entre mascles, entre mascles i femelles (en alguna ocasió, després de la inspecció hi ha hagut una còpula), i entre femelles.
Inspeccionat per (ix)	La zona anogenital de l'individu és inspeccionada per un altre. Aquest comportament s'ha observat entre mascles, entre mascles i femelles (en alguna ocasió, després de la inspecció hi ha hagut una còpula), i entre femelles.
Mostra (mstr)	L'individu presenta les seves natges (zona anogenital) a un altre individu. Sovint es produeix en contextos de tensió (un individu submís o agredit es <i>mostra</i> a un individu dominant o agressor), o quan un individu intenta aproximar-se a un altre. En moltes ocasions aquest comportament s'acompanya de "claqueteig" de dents (codi <i>chat</i>).
Persegueix (psg)	L'individu corre darrere d'un altre, seguint-lo i provocant la fugida del segon.
Perseguit per (psgx)	L'individu fuig, ja que és empaitat per un altre.
S'allunya de (all)	L'aproximació d'un individu implica que un altre es

	desplaci, essent substituït pel primer. Sovint l'individu desplaçat dirigeix diverses mirades a l'individu substituït, per controlar-lo. ²⁵
Ser muntat per (pc)	L'individu, en posició quadrúpeda, és muntat per un altre individu. Aquest comportament s'ha observat entre mascles (mascle-mascle) i entre mascles i femelles (mascle-femella).

CONDUCTES D'ALIMENTACIÓ	
Nom de la conducta	Descripció
Arrenca escorça (ae)	L'individu mossega un tros d'escorça (sobresortint) i l'estira, de manera que l'escorça es desprèn del tronc. A continuació l'individu passa la llengua per la superfície del tronc, ara descoberta. Tot i que és menys habitual, també pot agafar amb els dits els insectes que la recorren.
Arrenca escorça amb els dits (aed)	L'individu estira amb els dits una part sobresortint de l'escorça, de manera que va pelant la branca de l'arbre. De manera anàloga al codi anterior, a continuació l'individu també pot menjar-se els insectes que ara queden descoberts.
Beu (be)	L'individu s'ajup, acostant la boca a la bassa del territori i s'empassa aigua.
Busca per terra (bxt)	L'individu remou el terra amb les extremitats superiors (una o dues, segons si està assegut o en posició quadrúpeda) per a trobar aliment (llavors o petits insectes). En alguna ocasió s'ha utilitzat el mateix codi per a registrar una acció de cerca a sobre d'un substrat diferent (arbre amb forats).
Forage (fo)	Comportament de cerca d'aliment, acompanyat de desplaçament. L'individu marxa lentament mentre busca menjar (aixeca pedres, fulles mortes...). Quan en troba s'atura breument per dur-lo a la boca i continua la cerca. El comportament està associat a la cerca i ingestió de

²⁵ Aquest codi no s'ha registrat massa sovint, ja que la definició en sí suposa la interpretació de l'acció.

	llavors, ja que es tracta d'un aliment de mida molt reduïda i que no està distribuït localment sinó repartit pel territori (l'àrea de <i>nourrissage</i>).
Menja (mj)	El codi fa referència a totes les accions que comportaran la ingesta d'aliment, encara que no estiguin directament associades a l'activitat de l'aparell digestiu (masticació o deglució, per exemple), sempre i quan l'individu no es desplaci. Així, quan l'individu subjecta una branca per arrancar-ne les fulles i menjar-les, o quan agafa menjar (amb qualsevol de les extremitats) i el neteja, també es registren amb el codi <i>menja</i> .

CONDUCTES AUTODIRIGIDES	
Nom de la conducta	Descripció
Autogrooming (g)	<p>L'individu es neteja la superfície corporal, tot separant-ne els pèls, buscant petites restes de menjar, pell morta o insectes, agafant-los i menjant-los o llençant-los. Aquest comportament es pot dur a terme amb els dits de les mans i/o la boca.</p> <p>Les parts del cos que reben <i>autogrooming</i> són aquelles fàcilment accessibles pel mateix individu: pit (v), ventre (vv), braç (b), avantbraç (bb), mà (m), cuixa (x), cama (xx) i peu (u). S'han diferenciat diferents subcategories segons la part del cos implicada:</p> <ul style="list-style-type: none"> - autogrooming al pit (gv) - autogrooming al ventre (gvv) - autogrooming al braç (gb) - autogrooming a l'avantbraç (gbb) - autogrooming a la mà (gm) - autogrooming a la cuixa (gx) - autogrooming a la cama (gxx) - autogrooming al peu (gu)
Autoinspecció dels genitals (aiag)	En un parell o tres d'ocasions s'ha registrat un comportament semblant al grooming de la zona anogenital. Aquest comportament es diferencia del grooming perquè no hi ha retirada de pell morta, ni d'altres elements de brutícia, sinó que es tracta d'una

	revisió i/o tocaments de la zona en qüestió, en circumstàncies d'excitació.
Rascar-se (rsc)	L'individu es grata. Aquesta conducta pot donar-se a qualsevol part del cos, i pot ser realitzada tant amb les extremitats superiors com amb les inferiors. No s'ha observat duent-se a terme contra cap objecte.
S'espolsa (sesp)	L'individu sacseja el cos per alliberar-se d'alguna cosa, netejar-se o gratar-se.

CONDUCTES COMUNICATIVES	
Nom de la conducta	Descripció
"Claqueteig" de dents (ch, de l'anglès <i>chattering</i>)	L'individu obre i tanca la mandíbula inferior (i pot mostrar les dents, si es contrauen els llavis), de manera que el contacte de les dents a l'interior de la boca i el moviment de la llengua produeixen un so de "claqueteig". Aquest comportament s'observa en l'aproximació cap a altres individus, i pot estar acompanyat d'abraçades.
"Claqueteig" de dents + <i>mocked bite</i> (chmb)	Combinació del comportament "claqueteig" de dents amb falses mossegades a un altre individu en un context afiliatiu. Acompanyat d'abraçades.
Crida (cr)	L'individu emet un so penetrant i agut, arran d'una situació agonística. Pot anar seguit o acompanyat d'una persecució.
Fa chat (fch)	L'individu "dirigeix" un "claqueteig" de dents cap a un altre individu proper.
Falsa mossegada o <i>mocked bite</i> (mb)	L'individu mossega un altre individu sense clavar-li les dents, en un context afiliatiu.
Fa ronc (rnc)	L'individu emet un so gutural. Pot anar dirigit a un altre individu o un altre element (rapinyaire o avió que sobrevola el territori). Malgrat que es podrien arribar a diferenciar el tipus de so segons si el destinatari és un co-específic o no, no s'han establert diferenciacions de codi segons el receptor.
Pout face (pf)	L'individu té la boca parcialment oberta i els llavis, protuberants, formen una "o". Fixa la mirada cap a un altre individu, mentre eleva les celles i projecta el cap

	endavant. Aquest comportament d'amenaça s'observa en contextos agonístics.
Sacseja branques (scsbr)	L'individu se subjecta sobre una branca o tronc d'arbre mentre salta sobre una branca gran o el mateix tronc, de manera que els sacseja. L'acció produeix un so de copejament.
Silent bared teeth (sbt)	L'individu retrau els llavis, tanca la boca i mostra les dents. Expressió facial observada en contextos agonístics.

CONDUCTES DE CONTACTE	
Nom de la conducta	Descripció
Agafa (ag)	L'individu allarga una o dues extremitats (superiors o inferiors) per recollir aliment o retenir un altre individu.
Agafat per (agx)	L'individu és subjectat per un altre individu. Aquest comportament es pot observar en circumstàncies de joc, per sol·licitar grooming, abans d'una còpula o de <i>bottom-to-face</i> , o per evitar que l'altre individu se'n vagi.
Li puguen a l'esquena (ep)	L'individu rep un altre individu sobre la seva esquena. Aquest comportament només s'ha observat en el cas dels individus més joves.
Puja a l'esquena de (pe)	L'individu munta sobre l'esquena d'un altre. Aquest comportament només s'ha observat en el cas dels individus més joves, i en poques ocasions. Sovint aquest comportament va seguit d'un desplaçament del primer individu pel segon i/o d'una conducta de joc.
Toca a (tc)	L'individu allarga una o les dues extremitats superiors per entrar en contacte amb un altre individu. El comportament pot ser l'inici de joc entre joves o una sol·licitud de grooming, per exemple.
Toca ferida (tcf)	L'individu estén un o més dits de la mà, de manera que entren en contacte amb la ferida (mirant-la o sense mirar), però sense fer-hi grooming. ²⁶
Tocat per (tcx)	L'individu és tocat per un altre individu. El comportament pot ser l'inici de joc entre joves o una sol·licitud de

²⁶ Aquest comportament només es va registrar en un dels individus (RB) que havia estat ferit.

	grooming, per exemple.
--	------------------------

CONDUCTES FISIOLÒGIQUES	
Nom de la conducta	Descripció
Badalla (bd)	L'individu obre molt la boca amb un moviment d'inspiració i seguit d'una expiració prolongada. Aquest comportament es pot observar en dos contextos diferents. Quan es produeix en circumstàncies agonístiques, l'obertura de la boca va acompanyada de la retracció dels llavis, cosa que comporta que es mostrin les dents (amença). Tot i que es dirigeix a un individu concret, sovint es realitza dirigint la mirada cap a un punt diferent del que ocupa el suposat receptor. També s'observa en circumstàncies de son, gana o cansament. En aquest cas, però, no es mostren les dents.
Defeca (de)	L'individu expel·leix els excrements. El temps de l'acció és subjectiu, ja que per calcular la durada del comportament s'ha tingut en compte el moment en què s'ha <i>observat</i> caure el primer excrement (normalment quan aquest ha caigut cau des d'un arbre o un altre suport alçat) i el moment en què s'ha <i>observat</i> caure l'últim excrement (també quan ha caigut des de l'arbre o suport alçat).
Orina (or)	L'individu expel·leix orina. Aquesta conducta només s'ha registrat quan l'individu es trobava en un suport alçat, ja que les percepcions sonora i/o visual n'han facilitat la detecció. La durada de la conducta s'ha calculat a partir del moment en què aquesta s'ha començat a detectar i fins que s'ha deixat de detectar.
Tus/ esternuda (te)	L'individu expel·leix violentament l'aire dels pulmons (tus) o fa una inspiració brusca pel nas, seguida d'una expiració violenta, espasmòdica i oïble (esternuda).

CONDUCTES DE LOCOMOCIÓ	
Nom de la conducta	Descripció
Camina (cm)	<p>L'individu es desplaça horitzontalment, avançant les extremitats (tres o quatre) sincronitzadament, en posició quadrúpeda. La velocitat de la marxa és lenta. Les extremitats toquen el terra en tot moment.</p> <p>Aquest codi també s'utilitza quan l'individu es desplaça sobre una branca d'un arbre, sempre i quan no hi hagi desnivells que li comportin una variació de la sincronia de la marxa i que alguna de les extremitats se serveixi d'un suport no paral·lel al terra (tronc, branca) per prosseguir el desplaçament.</p>
Camina dret (cm (dr))	<p>L'individu es desplaça bípede, avançant sobre les extremitats inferiors i amb el tronc i el cap erectes. Les extremitats superiors es balancegen lleugerament durant la marxa, per facilitar l'equilibri.</p>
Corre (cr)	<p>L'individu es desplaça horitzontalment en posició quadrúpeda, a una velocitat més ràpida que el codi <i>camina</i>, fet que comporta que les extremitats no toquin el terra durant algun moment del comportament.</p>
Grimpa (gmp)	<p>L'individu es desplaça sobre un eix no paral·lel al terra, ja sigui totalment vertical (tronc dels arbres) o horitzontal (branques). En aquest últim cas, l'individu marxa quadrúpede però requereix més flexió i/o extensió de braços i/o cames per poder arribar, per exemple, a branques més llunyanes.</p> <p>Quan el comportament es produeix sobre un eix vertical, el desplaçament pot ser ascendent (cap a la copa dels arbres) o descendent (cap al terra). En el cas d'un descens, sovint l'individu es deixa lliscar pel tronc, tot utilitzant les extremitats superiors per orientar la direcció del descens i les extremitats inferiors per a controlar-ne la velocitat.</p>
Salta (slt)	<p>L'individu flexiona les extremitats inferiors i es projecta cap a una direcció. Durant el salt, l'individu no està en contacte amb cap substrat o suport, sinó a l'aire, i manté esteses les extremitats superiors (ja sigui com a prolongació del cos o de manera perpendicular al tronc), mentre que les extremitats inferiors solen estar una mica més flexionades.</p>

	La finalització del salt es produeix com a resultat del contacte de les extremitats (superiors o inferiors) amb un suport/substrat.
--	---

CONDUCTES D'OBSERVACIÓ / INSPECCIÓ DE L'ENTORN	
Nom de la conducta	Descripció
Atrapa insecte (ai)	L'individu realitza un moviment ràpid (amb una o les dues extremitats superiors) amb la intenció de capturar un insecte que vola a prop seu. A l'inici del comportament, l'individu té la mà (o les mans) oberta i al final la té tancada, ja que conté l'insecte capturat (o ho sembla -de vegades, l'insecte s'escapa o l'intent ha estat fallit-). A posteriori, l'individu pot procedir a menjar l'insecte o a agafar-ne les restes, desprendre-se'n i fer <i>autogrooming</i> sobre la mà (o mans).
Espanta insecte (ei)	L'individu utilitza una o les dues extremitats superiors (habitualment amb la mà més o menys estesa) per allunyar un insecte que vola a prop seu. És un moviment (o conjunt de moviments) ràpid i bruscat.
Mira (mr)	L'individu fixa la seva atenció en un individu/punt. Sovint manté una posició erecta (normalment està assegut), acompanyada de moviments del cap (i també del cos) per veure millor allò que crida la seva atenció. Atura l'activitat que duia a terme.
Mira dret (mrd)	L'individu es col·loca sobre les extremitats inferiors per veure millor allò que crida la seva atenció. ²⁷
Mira en direcció d'un crit-baralla (mrcr)	L'individu dirigeix la mirada cap a la direcció del crit. Sovint l'individu manté una posició erecta, i acompanyada de moviments del cap (i també del cos) per a veure millor allò que crida la seva atenció. Atura l'activitat que duia a terme (en alguna ocasió, a inferiori, l'individu surt corrent en direcció del crit-baralla).

²⁷ Aquest és un comportament que dura pocs segons (1-2) i que s'ha observat en molt poques ocasions.

CONDUCTES POSTURALS²⁸	
Nom de la conducta	Descripció
Dorm (dm)	L'individu té els ulls tancats i no realitza cap moviment (si canvia de posició sense obrir els ulls no es considera un canvi de comportament). Aquest comportament pot tenir lloc tant si l'individu està estirat com si està assegut.
Estirat (est)	L'individu pren una posició horitzontal, reposant sobre una part del tronc, ja sigui l'esquena, el ventre o un dels laterals. Les extremitats poden estar més o menys flexionades, i el cap pot reposar sobre el terra, els braços, o una branca. Manté els ulls oberts.
Penja (pj)	L'individu es manté agafat a un suport amb només una o dues de les quatre extremitats, de manera que les altres dues o tres (juntament amb el tronc) romanen suspeses a l'aire. Aquest comportament, doncs, descriu dues posicions: aquella en què les extremitats superiors se subjecten al suport, de manera que són les extremitats inferiors les que pengen; i aquella en què les cames (flexionades a nivell del genoll, i <i>embolicant</i> el suport amb les extremitats) subjecten l'individu, i el tronc, les extremitats superiors i el cap romanen penjant. ²⁹
Quiet (q)	L'individu roman estàtic, amb les quatre extremitats tocant el terra. Aquesta postura es pot observar en diverses circumstàncies i sovint està associada a una acció d'observació de l'entorn (localització d'un crit, cerca de menjar al terra, observació d'un individu més o menys proper...). La postura pot suposar la interrupció de la marxa, o comportar l'inici d'aquesta després d'una posició <i>seu</i> o <i>estirat</i> .
S'estira (sest)	L'individu adopta una postura quadrúpeda i flexiona unes extremitats per estirar les altres. Tot i que en l'estirament, habitualment, les quatre extremitats toquen el terra, també s'ha observat que l'individu eleva una de les

²⁸ L'apreciació de les distàncies és a ull (en cap moment s'ha procedit a la seva mesura). Tot sovint la distància entre individus s'ha realitzat des d'un punt allunyat (més de 5 metres), i a un nivell diferent al de l'observadora (els individus es trobaven als arbres).

²⁹ Aquesta postura s'ha observat durant el joc als arbres dels individus més joves, o en algun cas, per a l'adquisició de menjar d'un individu adult.

	<p>extremitats per estendre-la encara més. Pot aclucar una mica els ulls, mentre s'estira.</p> <p>La postura de l'individu és força rígida.</p>
Seu (s)	<p>L'individu roman estàtic, amb les natges en contacte amb un substrat (el terra o una branca). Les extremitats inferiors poden estar més o menys esteses, és a dir, amb els genolls totalment arronsats o lleugerament flexionats, i poden reposar sobre un substrat o poden estar més o menys suspeses a l'aire. La posició dels peus també pot variar: poden reposar totalment sobre un substrat o només la part exterior del peu (la posició de les cames és més oberta i menys rígida).</p> <p>L'esquena de l'individu també pot estar més o menys erecta (associant, habitualment, una posició més rígida quan l'individu centra la seva atenció en alguna cosa o fet allunyat de la seva localització).</p> <p>Les extremitats superiors poden estar situades al costat del cos (actuant com a punts de suport per a l'equilibri de l'individu), reposant sobre les extremitats inferiors, o bé poden estar recolzades sobre un altre suport (branca o tanca). En aquest últim cas, sovint l'individu reposa el cap sobre els braços (essent el mentó o la galta el punt de contacte amb els braços).</p>
Seu en contacte amb (ss)	<p>La posició de l'individu és la mateixa que en el comportament <i>seu</i>, l'única diferència és que hi ha un contacte amb un altre individu (un o més d'un), també assegut(s).³⁰</p>
Seu al sol (ps)	<p>L'individu roman assegut en una ubicació assolellada (ja sigui al terra o als arbres) i de cara al sol, amb el tronc erecte i les extremitats esteses als laterals, de manera que es maximitza la superfície del cos que rep radiació solar. L'individu pot aclucar els ulls en algun moment però no dorm.</p>

³⁰ Per considerar que té lloc aquesta postura, l'/els individu/s estan en contacte o a una distància màxima de 15-20 cm.

CONDUCTES REPRODUCTORES	
Nom de la conducta	Descripció
Copula (cp)	<p>L'individu, en posició bípeda i recolzant-se (o agafant-se) amb les extremitats superiors sobre el dors de l'altre individu en posició quadrúpeda, es col·loca a la zona anogenital de l'altre i realitza moviments repetitius de la pelvis endavant i endarrere. Pot estar acompanyat de "claqueteig" de dents (codi <i>chat</i>).</p> <p>Aquest comportament s'ha observat entre mascles (mascle-mascle) i entre mascles i femelles (mascle-femella).</p>
Inspecciona (i)	<p>L'individu examina la zona anogenital d'un altre individu. Aquest comportament s'ha observat entre mascles, entre mascles i femelles (en alguna ocasió, després de la inspecció hi ha hagut una còpula), i entre femelles.</p>
Inspeccionat per (ix)	<p>La zona anogenital de l'individu és examinada per un altre. Aquest comportament s'ha observat entre mascles, entre mascles i femelles (en alguna ocasió, després de la inspecció hi ha hagut una còpula), i entre femelles.</p>
Mostra (mstr)	<p>L'individu presenta les seves natges (zona anogenital) a un altre individu. Sovint es produeix en contextos de tensió (un individu submís o agredit es <i>mostra</i> a un individu dominant o agressor), o quan un individu intenta aproximar-se a un altre.</p> <p>En moltes ocasions aquest comportament s'acompanya de "claqueteig" de dents (codi <i>chat</i>).</p>
Ser muntat per (pc)	<p>L'individu, en posició quadrúpeda, és muntat per un altre individu.</p> <p>Aquest comportament s'ha observat entre mascles (mascle-mascle) i entre mascles i femelles (mascle-femella).</p>

Nota: L'apreciació de les distàncies és a ull (en cap moment s'ha procedit a la seva mesura). Tot sovint la distància entre individus s'ha realitzat des d'un punt allunyat (més de 5 metres), i a un nivell diferent al de l'observadora (els individus es trobaven als arbres).

Observacions

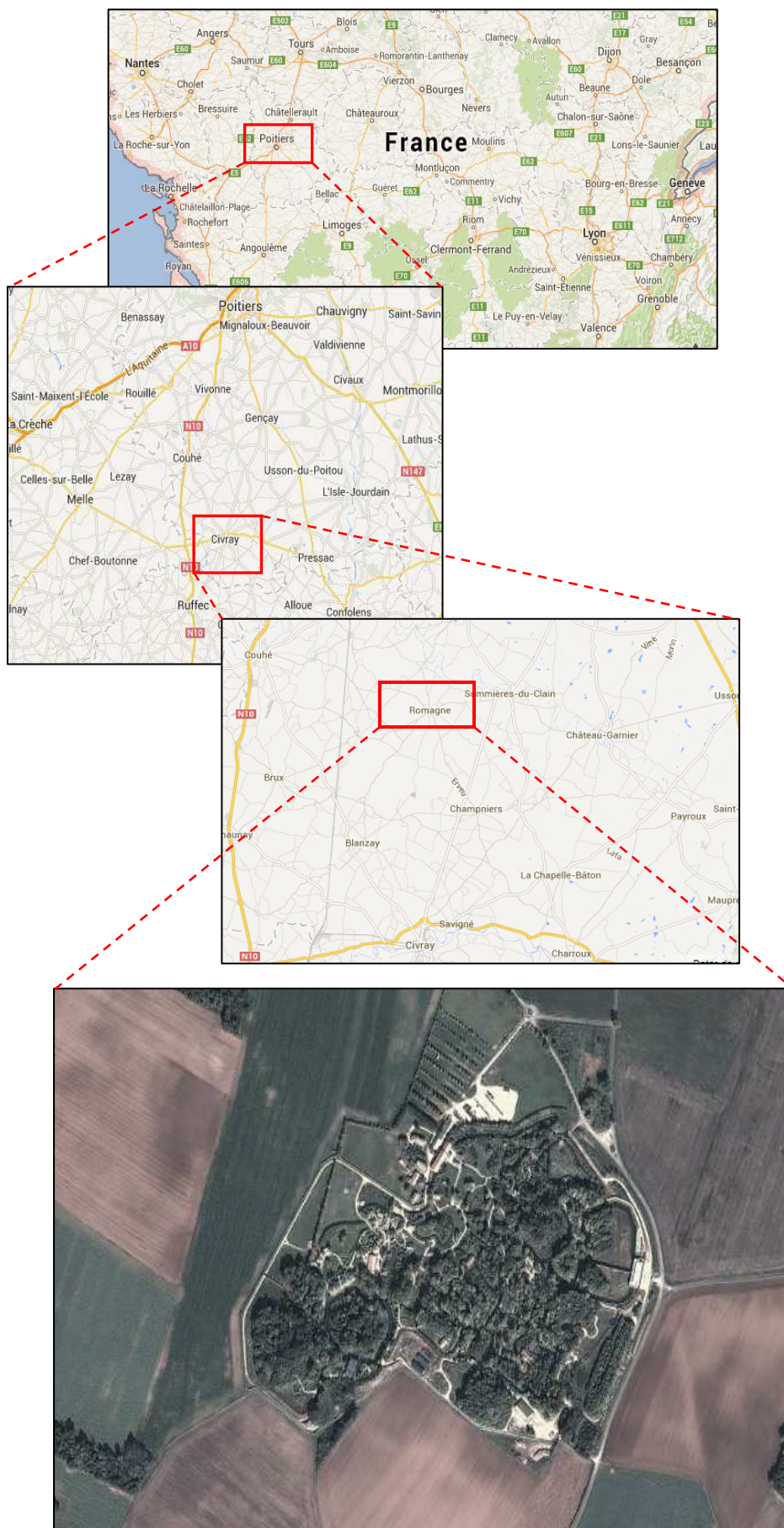
Durant tot el període en què va durar l'estudi naturalista, es van registrar altres conductes que no han estat incloses dins l'etograma perquè es van produir només en una o dues ocasions. De totes maneres, s'expliciten a continuació:

- Manipular (jugar amb?) un escarabat: l'individu va estar tocant el coleòpter, el girava, l'observava i, quan l'artròpode no es movia, el tocava perquè tornés a fer-ho.
- Intentar obrir la porta d'accés al territori: quan alguns dels membres eren a fora del territori (s'havien escapat), l'individu es col·locava a prop de la porta d'accés i tocava el pany, o colpejava la porta per mirar d'obrir-la.
- Treure el menjar de la boca d'un altre individu: en una ocasió, una femella va obrir la boca d'una altra femella i li va treure el menjar que hi tenia. A continuació se'l va ficar a la seva boca i se'l va menjar.
- Intentar atrapar un ratolí: l'individu, al terra estant, havia detectat un ratolí al seu cau. Sense aixecar-se del terra (estava assegut), va intentar atrapar-lo, tot allargant els braços i mirant fixament cap on estava el ratolí.
- Mossegar una branca: la femella més jove va col·locar la seva boca al voltant d'una branca, però no la va mastegar ni en va treure l'escorça. El comportament va durar molt pocs segons però el va repetir un parell de vegades.
- Basques: en dues ocasions, dos individus van patir basques, contraient les vies digestives altes (estant asseguts, se'ls contreia la panxa, corbaven l'esquena i realitzaven moviments del cap cap endavant, obrint la boca). Posteriorment van vomitar.
- Vomitar: en dues ocasions, dos individus van expulsar el contingut de l'estómac després d'haver ingerit fruits (probablement encara no prou madurs).
- Espantar-se (spt): l'individu pateix un sobresalt produït per alguna sensació sobtada.

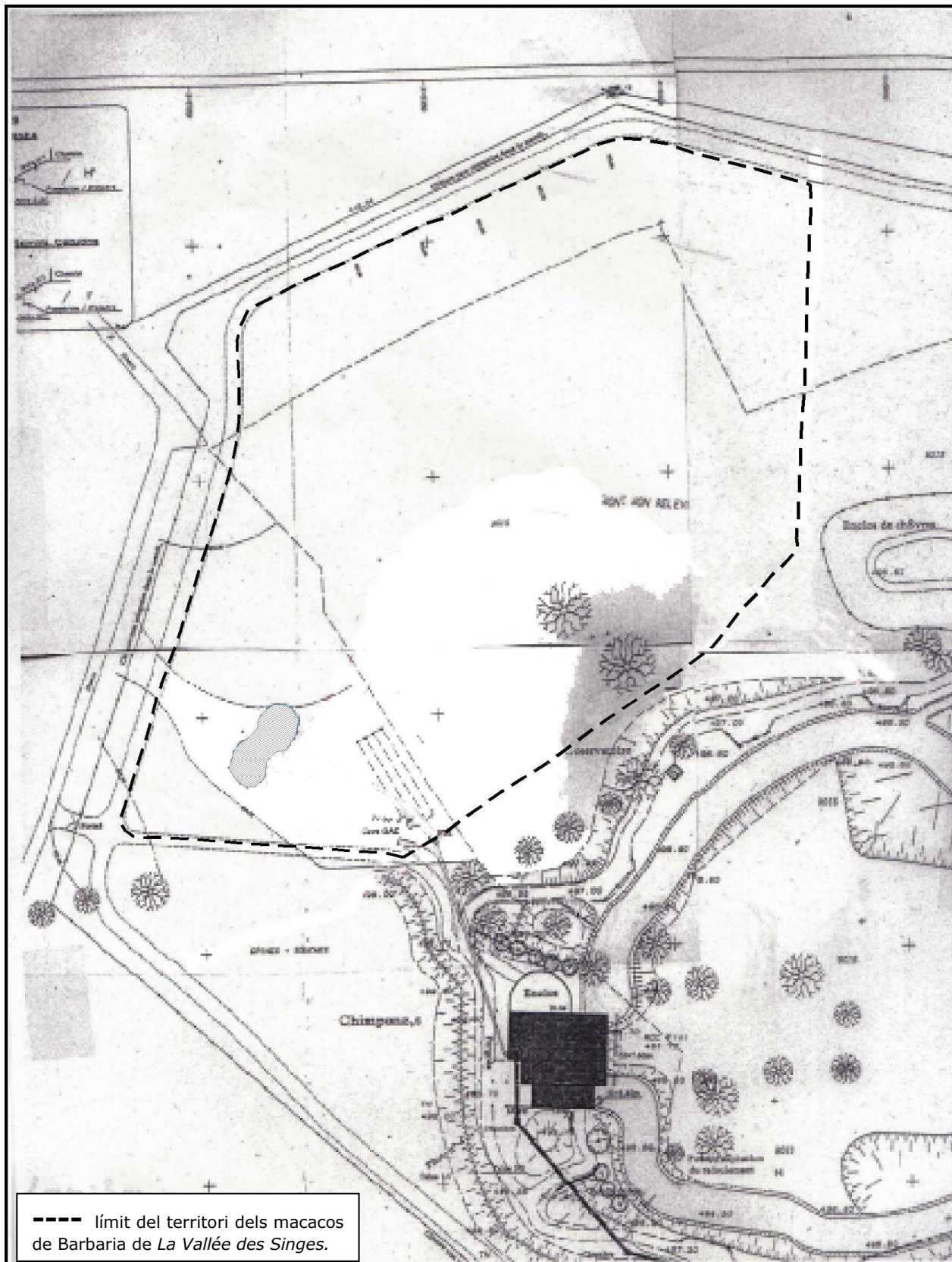
Quan durant una sessió l'observadora perd de vista l'individu focalitzat al registre s'hi fa constar el codi "z", de manera que es comptabilitza l'estona que no es pot veure l'individu (bé perquè ha sortit corrents, bé perquè s'ha amagat entre la vegetació en una zona inaccessible per a la observadora...). Quan es torna a visualitzar l'individu focalitzat, el registre segueix de manera habitual.

**10ANNEX II. El territori del grup de *Macaca sylvanus* del parc
La Vallée des Singes.**

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.



Font: Google Maps. <https://www.google.es/maps/@46.2628734,0.3032075,13z> (agost 2012).



Font: *La Vallée des Singes*.



Fotografia presa el mes de març de 2012.

El territori a l'hivern



Fotografia presa el mes de març de 2012.

El territori a la primavera i a l'estiu



Fotografia presa el mes d'abril de 2012.



Fotografia presa el mes de maig de 2012.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.



Fotografia presa el mes de maig de 2012.



Fotografia presa el mes de maig de 2012.

11 ANNEX III. El grup de *Macaca sylvanus* del parc *La Vallée des Singes*.



Baïda (BD)



Batnah (BT)



Kébir (KB)



Kali (KL)



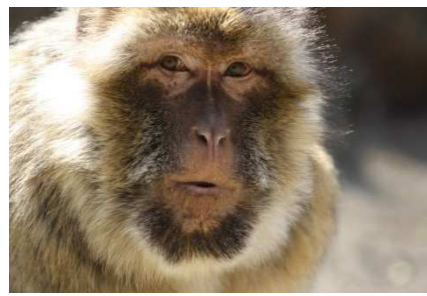
Lunja (LJ)



Malek (MK)



Manga (MN)



Menfi (MF)



Mira (MR)



Nador (ND)



Nephys (NP)



Ouria (OU)



Piggy (PG)



Rabbat (RB)



Rekkam (RK)



Safy (SF)



Salim (SL)



Sammie (SM)



Sidi (SD)



Tarik (TK)



Tamann (TM)



Tizi (TZ)



Zahria (ZR)

**12 ANNEX IV. Arbre genealògic del grup de *Macaca sylvanus*
del parc *La Vallée des Singes*.**

**13 ANNEX V. Espècies vegetals al territori de *Macaca sylvanus*
del parc *La Vallée des Singes*.**

El territori dels macacos de Barbaria de *La Vallée des Singes* es caracteritza per presentar un espai arbrat i un espai de plana, que reproduïxen les característiques de les zones boscoses de l'hàbitat original de l'espècie.

A continuació se citen algunes de les espècies vegetals i micològiques que es poden observar al territori en qüestió.

Taula 13.1. Espècies vegetals i fongs del territori de *M.sylvanus* a *La Vallée des Singes*.

NOM CIENTÍFIC	NOM COMÚ
<i>Castanea sativa</i>	castanyer
<i>Corylus avellana</i>	avellaner comú
<i>Prunus avium</i>	cirerer
<i>Quercus robur</i>	roure pèrol
<i>Populus tremula</i>	trèmol
<i>Carpinus betulus</i>	carpí
<i>Acer campestre</i>	auró blanc
<i>Crataegus monogyna</i>	arç blanc
<i>Ulmus minor</i>	om
<i>Salix caprea</i>	gatsaule
<i>Ruscus aculeatus</i>	galzeran
<i>Rubus sp</i>	esbarzer
<i>Cytisus purgans</i>	piorno serrà
<i>Urtica sp</i>	ortiga
<i>Ranunculus bullatus</i>	ranuncle botó d'or
<i>Hedera helix</i>	heura
<i>Collybia fusipes</i>	flota de roure
<i>Coprinus disseminatus</i>	bolet de tinta
<i>Exidia glandulosa</i>	exidia glandulosa
<i>Sarcoscypha coccinea</i>	cassoleta vermella
<i>Russula claroflava</i>	-
<i>Tremella mesenterica</i>	tremella mesenterica

	Arbre
	Arbust
	Fong

Font: Elaboració pròpia a partir d'Orient (2010).

14 ANNEX VI. Registre d'observacions del grup de *Macaca sylvanus* del parc *La Vallée des Singes*.

Les sessions van ser distribuïdes al llarg del període de registres (abril - juliol 2012), de manera que tots els individus del grup van ser observats el mateix nombre d'hores, repartides equitativament en les diverses franges horàries. L'observadora va dur un control de les sessions durant tot el període, per tal de garantir que tots els individus eren seguits en les mateixes condicions³¹ i en els mateixos moments.

A continuació es presenta la distribució de les 1.840 sessions totals, per a cadascun dels individus segons franja horària i mes d'observació.

³¹ No obstant això, algunes de les observacions van tenir lloc en condicions atmosfèriques diferents (pluja, vent, temperatures baixes...), que no es van repetir en les observacions amb la resta d'individus.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

SAMMIE	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	3	2	2	2	1	2	2	2	16
MAIG	3	3	3	4	6	3	3	4	29
JUNY	2	3	3	2	1	3	3	2	19
JULIOL	2	2	2	2	2	2	2	2	16

80

PIGGY	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	2	2	2	2	2	16
MAIG	4	4	3	3	3	3	4	3	27
JUNY	4	2	3	3	2	3	2	3	22
JULIOL	0	2	2	2	3	2	2	2	15

80

NADOR	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	3	2	2	1	2	1	2	15
MAIG	3	2	3	4	4	3	5	4	28
JUNY	3	4	3	2	3	3	2	2	22
JULIOL	2	1	2	2	2	2	2	2	15

80

MANGA	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	2	2	1	2	2	15
MAIG	3	4	3	5	3	4	4	4	30
JUNY	5	2	3	1	3	2	2	2	20
JULIOL	0	2	2	2	2	3	2	2	15

80

MENFI	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	3	3	2	2	1	2	1	2	16
MAIG	2	3	3	3	4	3	4	3	25
JUNY	3	3	3	3	3	3	2	3	23
JULIOL	2	1	2	2	3	2	2	2	16

80

BAIDA	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	3	2	3	1	2	2	2	17
MAIG	3	4	4	3	3	3	3	3	26
JUNY	3	1	2	2	4	3	2	3	20
JULIOL	2	2	2	2	2	2	3	2	17

80

TAMANN	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	4	2	1	2	2	2	17
MAIG	4	3	2	3	4	4	3	3	26
JUNY	3	3	2	3	1	2	3	2	19
JULIOL	1	2	2	2	2	4	2	3	18

80

RABBAT	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	3	2	3	1	2	2	2	17
MAIG	3	4	4	3	3	3	3	3	26
JUNY	3	1	2	2	4	3	2	3	20
JULIOL	2	2	2	2	2	2	3	2	17

80

KÉBIR	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	4	3	2	2	2	2	2	2	19
MAIG	3	2	4	4	3	3	4	3	26
JUNY	3	4	2	2	3	3	1	3	21
JULIOL	0	1	2	2	2	2	3	2	14

80

TIZI	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	3	1	2	4	2	18
MAIG	4	4	3	2	3	3	2	3	24
JUNY	2	2	3	3	4	3	1	2	20
JULIOL	2	2	2	2	2	2	3	3	18

80

SIDI	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	3	2	2	2	1	2	2	2	16
MAIG	2	5	4	3	5	3	4	3	29
JUNY	4	2	2	3	2	2	1	3	19
JULIOL	1	1	2	2	2	3	3	2	16

80

OURIA	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	2	1	1	2	1	13
MAIG	3	5	3	4	4	4	4	4	31
JUNY	3	1	4	2	1	3	2	2	18
JULIOL	2	2	1	2	4	2	2	3	18

80

KALI	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	3	1	1	2	2	15
MAIG	4	3	3	2	4	4	4	3	27
JUNY	2	3	3	3	3	3	2	3	22
JULIOL	2	2	2	2	2	2	2	2	16

80

BATNAH	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	3	1	1	1	1	1	1	11
MAIG	3	4	4	6	5	5	3	3	33
JUNY	3	1	3	1	2	1	3	3	17
JULIOL	2	2	2	2	2	3	3	3	19

80

REKKAM	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	3	2	2	1	2	2	16
MAIG	3	3	3	4	5	4	3	3	28
JUNY	3	3	2	2	2	2	1	3	18
JULIOL	2	2	2	2	1	3	4	2	18

80

MIRA	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	2	1	2	2	3	16
MAIG	5	4	3	3	4	3	3	3	28
JUNY	1	3	3	3	2	2	3	3	20
JULIOL	2	1	2	2	3	3	2	1	16

80

TARIK	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	2	1	2	2	2	15
MAIG	3	4	4	3	4	3	4	3	28
JUNY	3	3	2	3	2	2	0	3	18
JULIOL	2	1	2	2	3	3	4	2	19

80

LUNJA	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	2	2	1	2	0	13
MAIG	4	4	4	3	3	3	3	3	27
JUNY	1	2	2	3	3	3	2	5	21
JULIOL	3	2	2	2	2	3	3	2	19

80

NEPHYS	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	4	2	2	1	1	2	2	16
MAIG	4	2	4	3	3	4	3	3	26
JUNY	2	3	2	3	4	3	2	1	20
JULIOL	2	1	2	2	2	2	3	4	18

80

SAFY	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	3	2	2	3	2	1	4	1	18
MAIG	2	3	3	2	2	4	2	2	20
JUNY	3	4	2	3	4	3	1	3	23
JULIOL	2	1	3	2	2	2	3	4	19

80

MALEK	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	2	2	0	1	2	13
MAIG	3	4	4	3	3	6	4	4	31
JUNY	4	3	2	3	2	0	2	1	17
JULIOL	1	1	2	2	3	4	3	3	19

80

ZAHRIA	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	1	2	2	2	1	0	2	1	11
MAIG	5	3	3	3	5	4	3	3	29
JUNY	2	4	3	2	2	4	3	5	25
JULIOL	2	1	2	3	2	2	2	1	15

80

SALIM	8h	9h	10h	11h	12h	14h	15h	16h	TOTAL
ABRIL	2	2	2	2	2	1	3	2	16
MAIG	3	3	4	4	4	4	3	3	28
JUNY	3	3	2	2	2	3	2	5	22
JULIOL	2	2	2	2	2	2	2	0	14

80

15 ANNEX VII. Mostra dels registres utilitzats.

Les observacions (tant les realitzades *in vivo* com les efectuades amb videogravacions) es van dur a terme mitjançant mostrejos focals (*focal sampling*), que garantien l'atenció constant a un únic individu durant tota la sessió per part de l'observadora.

Les conductes es van anotar amb un registre activat per transicions (R.A.T), que consisteix en l'anotació dels codis de conducta en els moments en què es produeixen les transicions dels mateixos (en finalitzar un codi i iniciar-se el següent). A més a més, es va anotar el temps en què s'iniciava cada codi, de manera que, *a posteriori*, es poguessin calcular les freqüències i les durades de les conductes.

A les pàgines següents es mostren uns exemples dels registres.

Imatge VII.3. Registres efectuats el 12 de juliol de 2012, a la franja horària 16-17h.

Handwritten notes on a grid background, recording grooming events. The notes are organized into sections labeled with initials: T2, T3, T4, T5, T6, T7, T8, T9, T10, T11, T12, T13, T14, T15, T16, T17, T18, T19, T20, T21, T22, T23, T24, T25, T26, T27, T28, T29, T30, T31, T32, T33, T34, T35, T36, T37, T38, T39, T40, T41, T42, T43, T44, T45, T46, T47, T48, T49, T50, T51, T52, T53, T54, T55, T56, T57, T58, T59, T60, T61, T62, T63, T64, T65, T66, T67, T68, T69, T70, T71, T72, T73, T74, T75, T76, T77, T78, T79, T80, T81, T82, T83, T84, T85, T86, T87, T88, T89, T90, T91, T92, T93, T94, T95, T96, T97, T98, T99, T100.

Imatge VII.4. Buidat dels registres efectuats el 12 de juliol de 2012, a la franja horària 16-17h.

Piggs 16h		Batnab 16h		Tamann 16h		Sidi 16h					
s	7	mj	66	s	1	q	6	mr	3		
cm	2	cm	77	rsc	3	cm	14	mr	9		
est	126	mj	77	s	60	q	4	mr	1		
cm	4	cm	17	mj	26	s	54	mr	5		
pc	2	s	10	rsc	2	cm	6	s	7		
rGe	18	cm	1	s	14	mj	32	mr	2		
cm	1	mj	48	fo	15	cm	10	s	17		
rGe	31	TM	12	NP	mr	1	MK	q	6		
rGt	17	TM	mr	1	fo	5	s	11	cm	3	
rGv	21	TM	mj	28	s	15	mj	2	mr	4	
rGo	99	TM	mj	15	fo	6	cm	2	mj	10	
rGt	5	TM	cm	2	mr	1	MK	q	6		
rGe	2	TM	s	16	fo	14	cm	12	cm	2	
cm	5	TM	gmp	22	s	17	s	18	gmp	3	
rGe	44	TM	s	9	fo	20	mr	1	cm	2	
cm	10	TM	gmp	8	q	2	s	4	s	23	
s	5	TM	s	64	mr	2	MJR	mr	1		
rGe	134	TM	gmp	9	q	4	s	5	s	19	
cm	12	TM	s	42	fo	12	cm	2	mr	3	
s	7	TM	gmp	4	s	48	mj	17	s	14	
gbb	4	TM	s	25	pf	1	MJR	s	10		
rsc	2	TM	gmp	2	s	2	mr	1	TM	s	14
gu	3	TM	rGe	18	MJR	rsc	3	s	7	mr	2
rsc	1	TM	s	57	s	9	psg	3	TK		
s	24	TM	rsc	3	cm	3	s	1	TK		
rsc	2	TM	s	14	s	64	s	30			
gbb	10	TM	gmp	3	cm	5	cm	5			
gu	8	TM	st	1	q	2	s	1			
s	38	TM	gmp	3	mj	15	mr	1			
ei	1	TM	s	84	s	14	s	45			
s	12	TM	est	27	mj	13	cm	2			
ei	1	TM	s	33	gmp	2	mj	12			
s	14	TM	mj	1	cm	26	s	3			
mj	1	TM	s	18	cm	11	cm	3			
s	1	TM	est	43	mj	66	q	15			
cm	15	TM	s	78	mr	10	cm	3			
s	21	TM	est	9	s	2	q	18			

16 ANNEX VIII. Matriu sociomètrica de les interaccions agonístiques del grup de *Macaca sylvanus* del parc *La Vallé des Singes*.

La matriu sociomètrica es va elaborar a partir de les interaccions de submissió que els individus del grup van realitzar durant el període d'observacions del present estudi.

Els valors en vermell (veure pàgina següent) corresponen a aquelles situacions en què els individus no es van trobar i, per tant, es va calcular el valor resultant de la interacció, segons el mètode Singh et al. (2003). Aquest mètode es basa en el fet que no totes les jerarquies de dominància són *perfectament* lineals, per la qual cosa en aquelles ocasions en què els individus no s'han trobat no es pot assignar el mateix valor resultant de la potencial interacció (0,5 a cadascun dels individus). Així, un individu que habitualment guanya moltes interaccions (i que, per tant, és considerat dominant) és més probable que guanyi una interacció que no ha ocorregut amb un individu que normalment perd en totes les trobades (i que és considerat submís).

En el nostre grup de macacos, per exemple, per tal de calcular el valor resultant de la trobada entre en Sammie (SM) i en Nador (ND) (que no es va registrar durant el període d'observacions), es prendrien les puntuacions d_i de cada un d'ells sense comptabilitzar els valors de les trobades no produïdes. Si ambdós individus es trobessin, la probabilitat que SM guanyés l'encontre correspondria a 0,48 [$2/(2+2,17)=0,48$], i a 0,52 [$2,17/(2,17+2)=0,52$] si fos en ND qui el guanyés. La suma de totes les puntuacions dels encontres no realitzats s'afegeix al valor d_i de cada un d'ells, de la qual cosa en resulta d_{ij} .

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

		Submissos																									
		SM	ND	PG	BT	MF	TM	MN	MR	KB	SD	BD	LJ	KL	RK	RB	SF	TK	NP	TZ	ZR	MK	SL	OU		di	dii
Dominants	SM	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	SM	2,00	5,35
	Pa	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	ND	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1/2	0	0	0	2/3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	2,17	4,30
	Pa	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0,50	0	0	0	0,67	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	PG	0	0	-	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	3/5	0	0	0	0	2/5	0	0	PG	4,00	9,15
	Pa	0	0	-	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0,60	0	0	0	0	0,40	0	0			
	BT	0	1	0	-	1	1	3/5	1/12	1	1	0	1/2	1	1	0	1/3	1	1	0	2/5	1	0	2/7	BT	12,20	16,15
	Pa	0	1	0	-	1	1	0,60	0,08	1	1	0	1	1	1	0	0,33	1	1	0	0,40	1	0	0,29			
	MF	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MF	2,00	5,68
	Pa	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	TM	1	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	TM	2,00	4,40
	Pa	1	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	MN	1	1	0	2/5	0	1	-	0	1	0	0	0	0	1	0	1/11	1	1	0	1/14	0	0	0	MN	7,56	11,35
	Pa	1	1	0	0,40	0	1	-	0	1	0	0	0	0	1	0	0,09	1	1	0	0,07	0	0	0			
	MR	1	0	1	11/12	0	0	1	-	0	0	1	1	0	0	0	9/11	1	1	1	1	0	1	0	MR	11,73	19,24
	Pa	1	0	1	0,92	0	0	1	-	0	0	1,00	1,00	0	0	0	0,82	1	1	1	1	0	1	0			
	KB	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	KB	0,50	1,49
	Pa	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	SD	0	1/2	0	0	0	1	0	0	1/2	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	SD	3,00	5,12
	Pa	0	0,50	0	0	0	1	0	0	0,50	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0,00	0	0			
BD	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	-	0	1	1	0	0	1	1	0	1/6	0	0	0	BD	8,17	14,52	
Pa	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	-	0	1	1	0	0	1	1	0	0,17	0	0	0				
LJ	1	1	1	1/2	1	0	1	0	1	0	0	-	1	1	0	1/13	1	1	0	1/3	1	0	0	LJ	11,91	16,43	
Pa	1	1	1	0,50	1	0	1	0	1	0	0	-	1	1	0	0,08	1	1	0	0,33	1	0	0				
KL	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	0	0	1/2	0	0	0	0	KL	4,50	9,29	
Pa	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	0	0,50	0	0	0	0	0				
RK	0	1/3	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0	RK	4,33	5,66	
Pa	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0				
RB	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	-	0	1	0	1	0	0	1	0	RB	9,00	16,72	
Pa	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	-	0	1	0	1	0	0	1	0				
SF	1	0	2/5	2/3	0	1	10/11	2/11	0	0	0	12/13	1	0	0	-	1	0	0	6/7	1	1	0	SF	9,94	16,75	
Pa	1	0	0,40	0,67	0	1	0,91	0,18	0	0	0	0,92	1	0	0	-	1	0	0	0,86	1	1	0				
TK	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	1/7	1/3	0	0	TK	5,48	9,88	
Pa	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0,14	0,33	0	0				
NP	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1/2	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0	NP	5,50	9,59	
Pa	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0,50	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0				
TZ	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	-	0	1	0	0	TZ	9,00	14,84	
Pa	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	-	0	1	0	0				
ZR	0	0	3/5	3/5	1	1	13/14	0	0	1	5/6	2/3	0	0	0	1/7	6/7	1	1	-	1	1/2	3/4	ZR	11,88	16,57	
Pa	0	0	0,60	0,60	1	1	0,93	0	0	1,00	0,83	0,67	0	0	0	0,14	0,86	1	1	-	1	0,50	0,75				
MK	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2/3	0	0	0	-	0	0	MK	6,67	10,83	
Pa	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0,67	0	0	0	-	0	0				
SL	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1/2	1	-	0	SL	8,50	14,68	
Pa	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0,50	1	-	0				
OU	1	1	1	5/7	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1/4	1	0	-	OU	9,96	16,64	
Pa	1	1	1	0,71	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0,25	1	0	-				

CÀLCULS DE LES "NOVES" d'II DELS INDIVIDUS QUE NO HAN INTERACIONAT

		Submissos																				
Dominants	SM	ND	PG	BT	MF				KB	BD	KL	RB	TK	ZR				3,35	SM			
		0,48	0,33	0,14	0,50			0,80	0,20	0,31	0,18	0,27	0,14									
	ND	SM	PG				MR		BD		RB	SF		TZ	ZR		OU		2,14	ND		
		0,52	0,35				0,16		0,21		0,19	0,18		0,19	0,15		0,18					
	PG	SM	ND	BT	MF		MN		SD		KL		TK	NP		MK	SL		5,15	PG		
		0,67	0,65	0,25	0,67		0,35		0,57		0,47		0,42	0,42		0,38	0,32					
	BT	SM		PG					BD			RB			TZ		SL		3,95	BT		
		0,86		0,75					0,60			0,58			0,58		0,59					
	MF	SM		PG			TM	MN	MR	KB		KL		RB	SF	TK	NP		3,68	MF		
		0,50		0,33			0,50	0,21	0,15	0,80		0,31		0,18	0,17	0,27	0,27					
	TM				MF				MR	KB	BD	LJ			NP	TZ		OU		2,40	TM	
					0,50				0,15	0,80	0,20	0,14			0,27	0,18		0,17				
	MN			PG		MF					SD		KL				MK	SL		3,79	MN	
				0,65		0,79					0,72		0,63				0,53	0,47				
	MR		ND		MF	TM				KB	SD		KL	RK	RB		MK		OU	7,51	MR	
			0,84		0,85	0,85				0,96	0,80		0,72	0,73	0,57		0,64		0,54			
	KB	SM			MF	TM			MR					SF	TK		ZR	MK	SL	OU	0,99	KB
		0,20			0,20	0,20			0,04					0,05	0,08		0,04	0,07	0,06	0,05		
	SD			PG				MN	MR		BD	LJ		RB	SF		TZ				2,12	SD
				0,43				0,28	0,20		0,27	0,20		0,25	0,23		0,25					
BD	SM	ND		BT		TM				SD		LJ		SF		TZ		MK	SL	OU	6,35	BD
	0,80	0,79		0,40		0,80				0,73		0,41		0,45		0,48		0,55	0,49	0,45		
LJ						TM				SD	BD			RB		TZ			SL	OU	4,52	LJ
						0,86				0,80	0,59			0,57		0,57			0,58	0,54		
KL	SM		PG		MF		MN	MR				RK	RB		TK		ZR		SL	OU	4,79	KL
	0,69		0,53		0,69		0,37	0,28				0,51	0,33		0,45		0,27		0,35	0,31		
RK								MR			KL			SF		ZR					1,33	RK
								0,27			0,49			0,30		0,27						
RB	SM	ND		BT	MF			MR		SD		LJ	KL		SF		NP	ZR	MK	OU	7,72	RB
	0,82	0,81		0,42	0,82			0,43		0,75		0,43	0,67		0,48		0,62	0,43	0,57	0,47		
SF		ND			MF					KB	SD	BD		RK	RB		NP	TZ		OU	6,81	SF
		0,82			0,83					0,95	0,77	0,55		0,70	0,52		0,64	0,52		0,50		
TK	SM		PG							KB			KL			NP	TZ		SL	OU	4,40	TK
	0,73		0,58							0,92			0,55			0,50	0,38		0,39	0,35		
NP			PG		MF	TM							RB	SF	TK				MK	OU	4,09	NP
			0,58		0,73	0,73							0,38	0,36	0,50				0,45	0,36		
TZ		ND		BT		TM				SD	BD	LJ			SF	TK			SL	OU	5,84	TZ
		0,81		0,42		0,82				0,75	0,52	0,43			0,48	0,62			0,51	0,47		
ZR	SM	ND								KB			KL	RK	RB						4,69	ZR
	0,86	0,85								0,96			0,73	0,73	0,57							
MK			PG	BT			MN	MR		KB		BD			RB		NP				4,16	MK
			0,63	0,35			0,47	0,36	0,93		0,45				0,43		0,55					
SL			PG	BT			MN		KB		BD	LJ	KL		RB		TK		TZ		6,18	SL
			0,68	0,41			0,53		0,94		0,51	0,42	0,65		0,49		0,61		0,49			
OU						TM		MR	KB		BD	LJ	KL		RB	SF	TK		TZ		6,67	OU
						0,83		0,46	0,95		0,55	0,46	0,69		0,53	0,50	0,65		0,53			

17 ANNEX IX. Estructura jeràrquica del grup de *Macaca sylvanus* de *La Vallée des Singes*, a partir de la matriu sociomètrica d'interaccions agonístiques.

Càlcul dels rangs jeràrquics segons les interaccions agonístiques

A partir de la suma de les puntuacions resultants de les interaccions agonístiques (d_{ij}) s'obtenen els valors z , dels quals s'extrapolen els rangs.

	d_i	d_{ii}	z	<u>Valor d'escala</u>	<u>Ordenació del grup en rangs</u>	<u>Ordenació de les femelles en rangs</u>
SM	2,00	5,35	0,23	0,17	KB 0,00 1	PG 0,33 1
ND	2,17	4,30	0,19	0,12	ND 0,12 2	MN 0,43 2
PG	4,00	9,15	0,40	0,33	TM 0,13 3	BD 0,57 3
BT	12,20	16,15	0,70	0,64	SD 0,16 4	TZ 0,58 4
MF	2,00	5,68	0,25	0,19	SM 0,17 5	BT 0,64 5
TM	2,00	4,40	0,19	0,13	RK 0,18 6	LJ 0,65 6
MN	7,56	11,35	0,49	0,43	MF 0,18 7	ZR 0,66 7
MR	11,73	19,24	0,84	0,78	PG 0,33 8	OU 0,66 8
KB	0,50	1,49	0,06	0	KL 0,34 9	RB 0,66 9
SD	3,00	5,12	0,22	0,16	NP 0,35 10	SF 0,66 10
BD	8,17	14,52	0,63	0,57	TK 0,36 11	MR 0,77 11
LJ	11,91	16,43	0,71	0,65	MK 0,41 12	
KL	4,50	9,29	0,40	0,34	MN 0,43 13	
RK	4,33	5,66	0,25	0,18	BD 0,57 14	
RB	9,00	16,72	0,73	0,66	SL 0,57 15	
SF	9,94	16,75	0,73	0,66	TZ 0,58 16	
TK	5,48	9,88	0,43	0,36	BT 0,64 17	
NP	5,50	9,59	0,42	0,35	LJ 0,65 18	
TZ	9,00	14,84	0,65	0,58	ZR 0,66 19	
ZR	11,88	16,57	0,72	0,66	OU 0,66 20	
MK	6,67	10,83	0,47	0,41	RB 0,66 21	
SL	8,50	14,68	0,64	0,57	SF 0,66 22	
OU	9,96	16,64	0,72	0,66	MR 0,77 23	

Càlcul de l'índex de linealitat segons les interaccions agonístiques

Per al càlcul de l'índex de linealitat es va utilitzar la fórmula proposada per Singh et al. (2003).

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

on $d_i = \sum_{j=1}^n P_{ij}$ i P_{ij} és la proporció de disputes guanyades per un individu en un

encontre diàdic, i d_i (o d_{ii} , quan s'inclouen les puntuacions dels "no-encontres") equival a la suma de la proporció d'encontres guanyats.

$h = 0,60$

El valor de l'índex obtingut indica una jerarquia amb una linealitat moderada, que s'emmarca dins d'una organització social basada en els matrillinatges.

18 ANNEX X. Matriu sociomètrica de les interaccions d'al·logrooming del grup de *Macaca sylvanus* de *La Vallée des Singes*.

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

		Receptor																								di	dii
		SM	ND	PG	BT	MF	TM	MIN	MR	KB	SD	BD	LJ	KL	RK	RB	SF	TK	NP	TZ	ZR	MK	SL	OU			
SM	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0,33	0	0	0,93	0	0	0	0,17	0	0	0	0,20	0	0	0	SM	2,63	7,15
	Pa	-	0	1	0	0	0	0	0	1/3	0	0	13/14	0	0	0	1/6	0	0	0	1/5	0	0	0			
ND	0	-	0	0	0	0,33	0	0	0	0	1	0	0,33	1	0	0	0	0	0,04	1	0	0	1	0	ND	4,71	10,62
	Pa	0	-	0	0	0	1/3	0	0	0	1	0	1/3	1	0	0	0	0	1/23	1	0	0	1	0			
PG	0	1	-	0,17	0	0,30	0,86	0	0,92	0	0	0	0,17	0	1	0	0,75	0	0	0,28	0,50	0	0	0,50	PG	6,44	11,63
	Pa	0	1	-	1/6	0	3/10	6/7	0	12/13	0	0	1/6	0	1	0	3/4	0	0	12/43	1/2	0	0	1/2			
BT	0	1	0,83	-	0	0	0,88	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	BT	6,71	14,48
	Pa	0	1	5/6	-	0	0	7/8	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1			
MF	0	0	0	0	-	0,50	0,22	0	0,71	0	0	0	0	1	0	0	0	0,25	0	0	0	0	0	0	MF	2,69	8,88
	Pa	0	0	0	0	-	1/2	2/9	0	5/7	0	0	0	1	0	0	0	1/4	0	0	0	0	0	0			
TM	1	0,67	0,70	0	0,50	-	0,20	0	0,75	0	0,80	0	0	0,36	0,50	0	0	0	1	0	0	0,36	1	0	TM	7,84	12,56
	Pa	1	2/3	7/10	0	1/2	-	1/5	0	3/4	0	4/5	0	0	4/11	1/2	0	0	1	0	0	4/11	1	0			
MIN	1	0	0,14	0,13	0,78	0,80	-	0,68	0,86	0	0	0,46	0	0	0,38	0,86	1	1	0,43	0,25	0	0	0,74	MIN	9,49	13,69	
	Pa	1	0	1/7	1/8	7/9	4/5	-	19/28	6/7	0	0	6/13	0	0	3/8	6/7	1	1	3/7	14/57	0	0	20/27			
MR	0	0	1	1	0	0	0,32	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0,59	0	0	0,11	0	0	1	0	MR	5,02	12,77
	Pa	0	0	1	1	0	0	9/28	-	0	0	0	1	0	0	0	10/17	0	0	1/9	0	0	1	0			
KB	0,67	0	0,08	0	0,29	0,25	0,14	0	-	0	1	0	0,30	0	0	0	0	0	0	0,67	0	0	0	0	KB	3,39	8,57
	Pa	2/3	0	1/13	0	2/7	1/4	1/7	0	-	0	1	0	3/10	0	0	0	0	0	2/3	0	0	0	0			
SD	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0,08	0	0	0	0	0,79	0	0	0,57	0	0	SD	2,44	7,72
	Pa	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	1/12	0	0	0	11/14	0	0	4/7	0	0			
BD	0	0	0	0	1	0,20	0	0	0	0	-	0	0	1	0,14	0	0	0	0	0	0	0	0	1	BD	3,34	9,45
	Pa	0	0	0	0	1	1/5	0	0	0	0	-	0	0	1	1/7	0	0	0	0	0	0	0	1			
LJ	0,07	0,67	0,83	0	0	0	0,54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,80	0	0	0	0,33	0	0	0	LJ	3,24	8,97
	Pa	1/14	2/3	5/6	0	0	0	7/13	0	0	0	0	-	0	0	0	4/5	0	0	0	1/3	0	0	0			
KL	1	0	0	0	0	1	0	0	0,70	0	0	1	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	KL	6,70	13,54
	Pa	1	0	0	0	0	1	0	0	7/10	0	0	1	-	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0			
RK	0	1	0	1	0	0,64	1	0	1	0,92	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	RK	7,55	14,34
	Pa	0	1	0	1	0	7/11	1	0	1	11/12	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0			
RB	0	0	0	0	0	0,50	0,63	0	1	0	0,86	0	0	0	0	-	0	0	0	0,75	0	0	0	0,40	RB	4,13	11,41
	Pa	0	0	0	0	0	1/2	5/8	0	1	0	6/7	0	0	0	-	0	0	0	3/4	0	0	0	2/5			
SF	0,83	0	0,25	0	0	0	0,14	0,41	0	0	0	0,20	0	0	0	-	1	1	0	0	0	1	0	0	SF	4,84	11,29
	Pa	5/6	0	1/4	0	0	0	1/7	7/17	0	0	1/5	0	0	0	-	1	1	0	0	0	0	1	0			
TK	0	1	1	1	0,75	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0,70	0	0	0	1	1	0	TK	9,45	16,51
	Pa	0	1	1	1	3/4	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	7/10	0	0	1	1	0			
NP	0	0,96	0	0	0	0	0	0	0	0,21	0	0	0	0	0	0	0	0,30	-	0	0	0,50	0,20	0	NP	2,17	6,79
	Pa	0	22/23	0	0	0	0	0	0	0	3/14	0	0	0	0	0	0	0	3/10	-	0	1/2	1/5	0			
TZ	1	0	0,72	0	0	0	0,57	0,89	0,33	0	0	0	0	1	0,25	0	0	0	0	-	0	0	0	0	TZ	4,76	12,28
	Pa	1	0	31/43	0	0	0	4/7	8/9	1/3	0	0	0	0	1	1/4	0	0	0	-	0	0	0	0			
ZR	0,80	0	0,50	0	0	1	0,75	1	0	0	0	0,67	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	1	0	ZR	6,72	14,79
	Pa	4/5	0	1/2	0	0	1	43/57	1	0	0	2/3	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	1	0			
MK	1	0	0	0	1	0,64	0	0	1	0,43	0	0	0	0	1	0	0	0	0,50	0	0	-	0,50	0	MK	6,06	12,70
	Pa	1	0	0	0	1	7/11	0	0	1	3/7	0	0	0	1	0	0	0	1/2	0	0	-	1/2	0			
SL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,80	0	0	0,50	-	0	SL	2,30	6,31
	Pa	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4/5	0	0	1/2	-	0			
OU	0	0	0,50	0	0	0	0,26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	OU	1,36	5,56
	Pa	0	0	1/2	0	0	0	7/27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-			

CÀLCULS DE LES "HIOVES" DA, TENINT EN COMPTE ELS QUE NO HAN INTERACCIIONAT

		Receptor																						
		ND	BT	MF		MR	BD		RK	RB	TK	NP		SL	OU									
Actor	SM	0,36	0,28	0,49		0,34	0,44		0,26	0,39	0,22	0,55		0,53	0,66	4,52	SM							
	ND	0,64		0,64		0,33	0,48	0,58		0,53	0,49			0,41	0,44	0,78	5,91	ND						
	PG			0,71			0,73	0,66		0,49	0,61		0,75	0,52	0,74		5,19	PG						
	BT	0,72		0,71	0,46		0,66	0,73	0,67		0,62	0,58		0,76	0,58	0,53	0,74	7,77	BT					
	MF	0,51	0,36	0,29	0,29		0,35	0,52	0,45	0,26	0,39	0,36		0,55	0,36	0,29	0,54	0,66	6,19	MF				
	TM			0,54			0,61	0,76	0,71			0,62		0,62				0,85	4,71	TM				
	MN		0,67					0,80	0,74		0,59				0,61	0,80		4,20	MN					
	MR	0,66	0,52		0,65	0,39		0,60	0,67	0,60	0,43	0,40	0,55		0,35	0,70		0,45	0,79	7,75	MR			
	KB		0,42		0,34			0,40	0,58	0,51				0,41	0,26	0,61	0,34	0,60	0,71	5,18	KB			
	SD			0,27	0,27	0,48	0,24	0,20	0,33	0,42		0,42	0,43	0,27		0,37	0,34		0,34	0,27	0,64	5,28	SD	
	BD	0,56	0,42	0,34	0,33		0,26	0,40		0,58		0,51	0,33		0,41	0,26	0,61	0,41	0,33	0,36	0,00	6,10	BD	
	LI				0,55	0,29			0,49	0,57	0,49			0,44	0,26	0,60	0,41		0,35	0,59	0,70	5,73	LI	
	KL			0,51			0,41	0,57		0,73	0,67			0,47	0,62	0,41		0,58	0,50	0,52		0,83	6,84	KL
	RK	0,74			0,74			0,60			0,53				0,65	0,61		0,78	0,53	0,77	0,85	6,79	RK	
	RB	0,61	0,47	0,39	0,38	0,61		0,45		0,63		0,56	0,38	0,35		0,46	0,30	0,66		0,38	0,64	7,28	RB	
	SF		0,51		0,42	0,64	0,38		0,59	0,66	0,59			0,39	0,54			0,50		0,44	0,78	6,45	SF	
	TK	0,78						0,65	0,74		0,74	0,74	0,59		0,70			0,66	0,58		0,87	7,06	TK	
	NP	0,45		0,25	0,24	0,45		0,30	0,39		0,39	0,40		0,22	0,34			0,31	0,24		0,61	4,62	NP	
	TZ				0,42	0,64	0,38		0,66	0,59	0,59				0,50	0,34	0,69		0,41	0,44	0,67	0,78	7,52	TZ
	ZR		0,59		0,71			0,66	0,73	0,67		0,50	0,47	0,62		0,42	0,76	0,59		0,53	0,83	8,07	ZR	
MK		0,56	0,48	0,47		0,39	0,55		0,64	0,65	0,48			0,56			0,56	0,47		0,82	6,64	MK		
SL	0,47		0,26	0,26	0,46		0,20	0,40		0,00	0,41		0,23	0,36			0,33			0,63	4,01	SL		
OU	0,34	0,22		0,34	0,15		0,21	0,29	0,36		0,30	0,17	0,15		0,22	0,13	0,39	0,22	0,17	0,18	0,37	4,20	OU	

19 ANNEX XI. Estructura jeràrquica del grup de *Macaca sylvanus* de *La Vallée des Singes*, a partir de la matriu sociomètrica d'interaccions d'*al·logrooming*.

Càlcul dels rangs jeràrquics segons les interaccions d'al·logrooming

	d_i	d_{ii}	z	<u>Ordenació del grup en rangs</u>		<u>Ordenació de les femelles en rangs</u>			
SM	2,63	7,15	0,31	TK	0,48	1	ZR	0,40	1
ND	4,71	10,62	0,46	ZR	0,40	2	BT	0,39	2
PG	6,44	11,63	0,51	BT	0,39	3	MN	0,35	3
BT	6,71	14,48	0,63	RK	0,38	4	MR	0,31	4
MF	2,69	8,88	0,39	MN	0,35	5	TZ	0,29	5
TM	7,84	12,56	0,55	KL	0,35	6	PG	0,26	6
MN	9,49	13,69	0,60	MR	0,31	7	RB	0,25	7
MR	5,02	12,77	0,56	MK	0,31	8	SF	0,25	8
KB	3,39	8,57	0,37	TM	0,30	9	BD	0,17	9
SD	2,44	7,72	0,34	TZ	0,29	10	LJ	0,15	10
BD	3,34	9,45	0,41	PG	0,26	11	OU	0,00	11
LJ	3,24	8,97	0,39	RB	0,25	12			
KL	6,70	13,54	0,59	SF	0,25	13			
RK	7,55	14,34	0,62	ND	0,22	14			
RB	4,13	11,41	0,50	BD	0,17	15			
SF	4,84	11,29	0,49	LJ	0,15	16			
TK	9,45	16,51	0,72	MF	0,14	17			
NP	2,17	6,79	0,30	KB	0,13	18			
TZ	4,76	12,28	0,53	SD	0,09	19			
ZR	6,72	14,79	0,64	SM	0,07	20			
MK	6,06	12,70	0,55	NP	0,05	21			
SL	2,30	6,31	0,27	SL	0,03	22			
OU	1,36	5,56	0,24	OU	0,00	23			

Càlcul de l'índex de linealitat segons les interaccions d'al·logrooming

Per al càlcul de l'índex de linealitat es va utilitzar la fórmula proposada per Singh et al. (2003).

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

on $d_i = \sum_{j=1}^n P_{ij}$ i P_{ij} és la proporció de disputes guanyades per un individu en un

encontre diàdic, i d_i (o d_{ii} , quan s'inclouen les puntuacions dels "no-encontres") equival a la suma de la proporció d'encontres guanyats.

$h = 0,20$

El valor de l'índex obtingut indica una jerarquia amb una linealitat molt feble.

20 ANNEX XII. Taules per obtenir la concordança inter- i intraobservador.

Sessió 120719PG (1)

Observadora 1		Observadora 2	
CODI	CONDUCTA	CODI	CONDUCTA
CM	camina	CM	camina
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu
MJ	menja	MJ	menja
S	seu	CM	camina
CM	camina	Q	quiet
Q	quiet	CM	camina
CM	camina	S	seu
S	seu	BXT	busca per terra
BXT	busca per terra	MJ	menja
S	seu	S	seu
BXT	busca per terra	RSC	rasca
MJ	menja	S	seu
EI	espanta insecte	RSC	estirat
S	seu	EST	estirat
MR	mira	BXT	busca per terra
S	seu	EST	estirat
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	EST	estirat
SESP	s'espolsa	RSC	rasca
S	seu	EST	estirat
EST	estirat	RSC	rasca
BXT	busca per terra	CM	camina
EST	estirat	RSC	rasca
RSC	rasca	S	seu
EST	estirat	RSC	rasca
RSC	rasca	S	seu
EST	estirat	FGE	fa grooming a esquena
RSC	rasca	S	seu
CM	camina	RSC	rasca
RSC	rasca	S	seu
S	seu	CM	camina
RSC	rasca	S	seu
S	seu	MR	mira
RGP	rep grooming al cap	CM	camina
RGT	rep grooming a espatlla	S	seu
S	seu	MJ	menja
RSC	rasca	CM	camina
S	seu	S	seu
RSC	rasca	MJ	menja
S	seu	CM	camina
RSC	rasca	FO	forage
S	seu	S	seu
CM	camina	CM	camina
S	seu	S	seu
CM	camina	FO	forage
MJ	menja	CM	camina
Q	quiet	S	seu
S	seu	GMP	grimpa

MJ	menja	Z	no es veu
S	seu	Q	quiet
CM	camina	GB	autogrooming al braç
MJ	menja	S	seu
S	seu		
MJ	menja		
S	seu		
CM	camina		
Z	no es veu		
CM	camina		
Q	quiet		
CM	camina		
Q	quiet		
CM	camina		
MJ	menja		
CM	camina		
S	seu		
CM	camina		
S	seu		
FO	forage		
Z	no es veu		
CM	camina		
S	seu		
GMP	grimpa		
Z	quiet		
S	seu		
GBB	autogrooming a l'avantbraç		
S	seu		
RSC	rasca		
S	seu		

Sessió 120722TK (2)

Observadora 1		Observadora 2	
CODI	CONDUCTA	CODI	CONDUCTA
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
GXX	autogrooming a cama	GXX	autogrooming a cama
S	seu	S	seu
MR	mira	MR	mira
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu
MR	mira	MR	mira
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu
GBB	autogrooming a l'avantbraç	GBB	autogrooming a l'avantbraç
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu
MJ	menja	MJ	menja
S	seu	S	seu
BD	badalla	BD	badalla
GAG	autogrooming anogenital	GAG	autogrooming anogenital
S	seu	S	seu
GAG	autogrooming anogenital	GAG	autogrooming anogenital
S	seu	S	seu
MR	mira	MR	mira
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu
GB	autogrooming al braç	GB	autogrooming al braç
GU	autogrooming al peu	GU	autogrooming al peu
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
GXX	autogrooming a cama	GXX	autogrooming a cama
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu
MR	mira	MR	mira
S	seu	S	seu

Nota: En aquests exemples no s'ha indicat el company amb qui s'interactua sinó que només s'ha fet constar la conducta. És per aquesta raó que es poden donar dos codis iguals seguits, ja que es tracta de la mateixa conducta realitzada consecutivament amb dos individus diferents. Tanmateix, aquesta informació va ser registrada i ha estat utilitzada per calcular altres paràmetres analitzats en aquesta tesi.

Sessió 120725MK (37)

Observadora 1		Observadora 1'	
CODI	CONDUCTA	CODI	CONDUCTA
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
S	seu	S	seu
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
MJ	menja	MJ	menja
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
MJ	menja	MJ	menja
S	seu	S	seu
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
MJ	menja	MJ	menja
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
MJ	menja	MJ	menja
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
S	seu	S	seu
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
MJ	menja	MJ	menja
S	seu	S	seu
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
MJ	menja	MJ	menja
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
MJ	menja	MJ	menja
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
MJ	menja	MJ	menja
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
S	seu	S	seu
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
MR	mira	MR	mira
S	seu	S	seu
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
GMP	grimpa	GMP	grimpa
Q	quiet	Q	quiet
GMP	grimpa	GMP	grimpa
S	seu	S	seu
CM	camina	CM	camina
S	seu	S	seu
GMP	grimpa	GMP	grimpa
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
S	seu	S	seu
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu
MJ	menja	MJ	menja
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
MR	mira	MR	mira
GMP	grimpa	GMP	grimpa
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
S	seu	S	seu

MJ	menja	MJ	menja
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
S	seu	S	seu
MR	mira	MR	mira
S	seu	S	seu
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
MJ	menja	MJ	menja
RSC	rasca	RSC	rasca
MJ	menja	MJ	menja
S	seu	S	seu
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
AE	arrenca escorça	AE	arrenca escorça
S	seu	S	seu
CM	camina	CM	camina
S	seu	S	seu
MR	mira	MR	mira
CM	camina	CM	camina
S	seu	S	seu
MR	mira	MR	mira
S	seu	S	seu
CM	camina	CM	camina
AED	arrenca escorça amb els dits	AED	arrenca escorça amb els dits
MJ	menja	MJ	menja
S	seu	S	seu
RSC	rasca	RSC	rasca
MJ	menja	MJ	menja
OR	orina	OR	orina

Sessió 120724TZ (40)

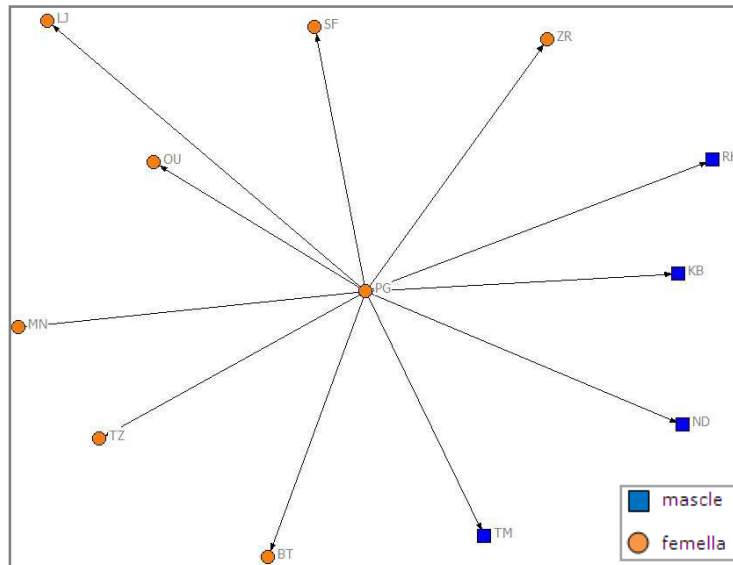
Observadora 1		Observadora 1'	
CODI	CONDUCTA	CODI	CONDUCTA
EST	estirat	EST	estirat
S	seu	S	seu
EST	estirat	EST	estirat
S	seu	S	seu
GMP	grimpa	GMP	grimpa
Z	no es veu	S	seu
S	seu	MR	mira
MR	mira	S	seu
S	seu	MR	mira
MR	mira	S	seu
S	seu	MR	mira
GXX	autogrooming a cuixa	S	seu
S	seu	MR	mira
MR	mira	S	seu
S	seu	MR	mira
MR	mira	S	seu
S	seu	MR	mira
MR	mira	S	seu
S	seu	MR	mira
GM	autogrooming a la mà	S	seu
S	seu	MR	mira
GMP	grimpa	S	seu
EST	estirat	MR	mira
RSC	rasca	S	seu
EST	estirat	MR	mira
RSC	rasca	S	seu
GM	autogrooming a la mà	MR	mira
		Z	no es veu
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		MR	mira
		S	seu
		GXX	autogrooming a cuixa
		S	seu
		MR	mira

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.

S	seu
MR	mira
S	seu
MR	mira
S	seu
GM	autogrooming a la mà
S	seu
GMP	grimpa
EST	estirat
RSC	rasca
EST	estirat
RSC	rasca
GM	autogrooming a la mà

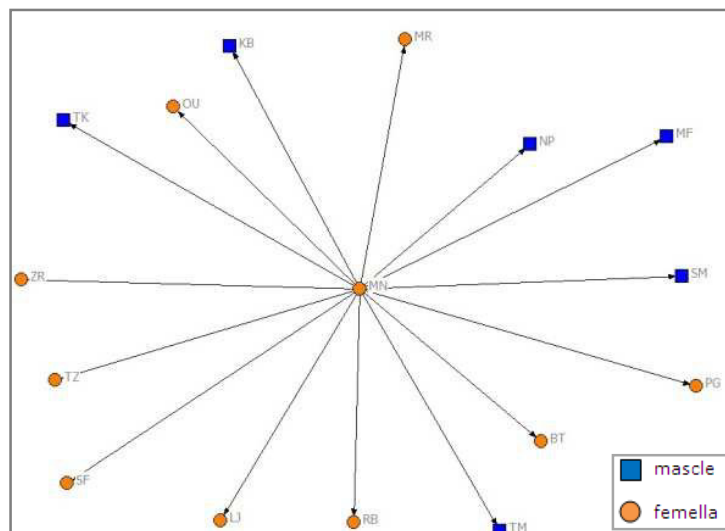
21 ANNEX XIII. Xarxes de grooming de les femelles de *Macaca sylvanus* del parc *La Vallée des Singes*.

Xarxa de companys de grooming de la Piggy (PG)



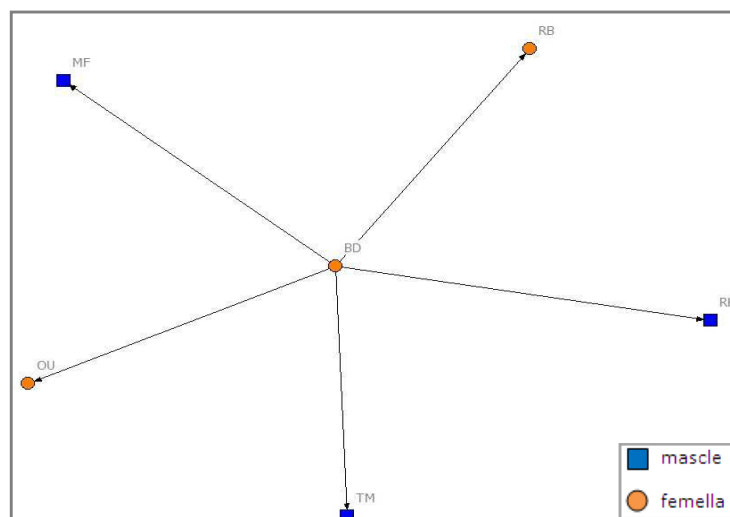
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Manga (MN)



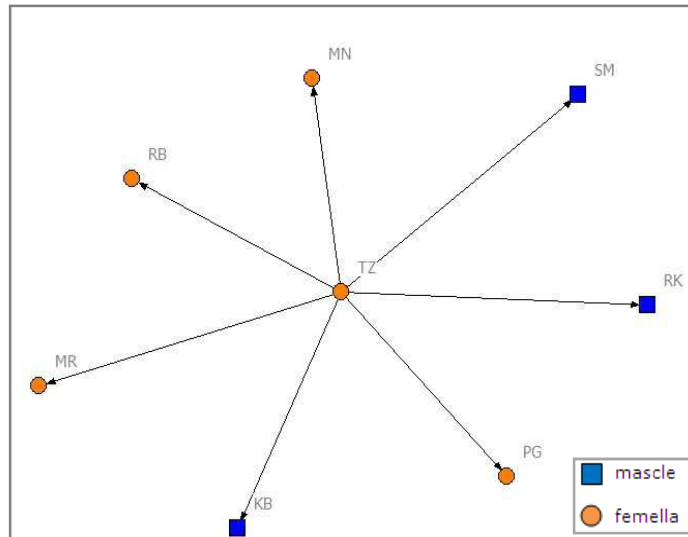
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Baïda (BD)



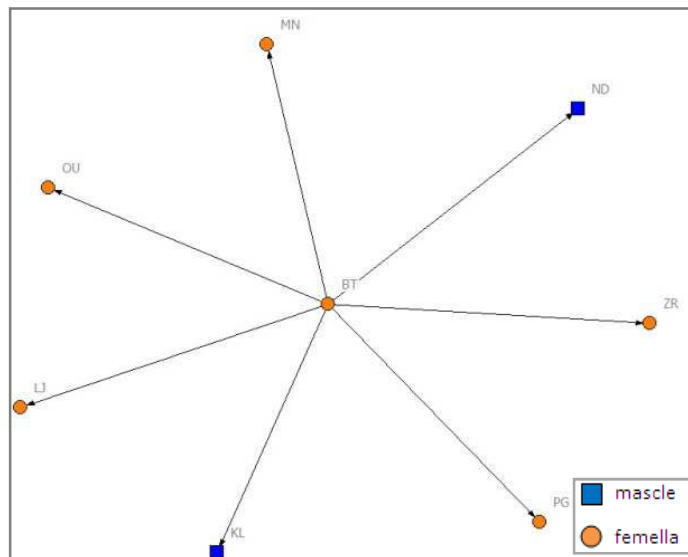
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Tizi (TZ)



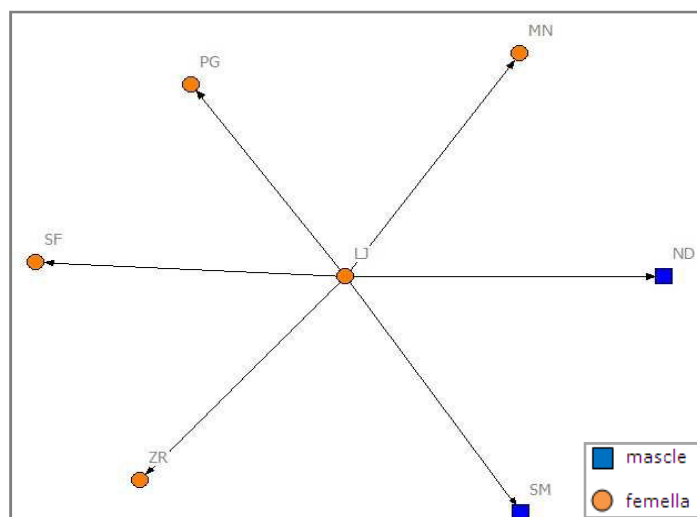
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Batnah (BT)



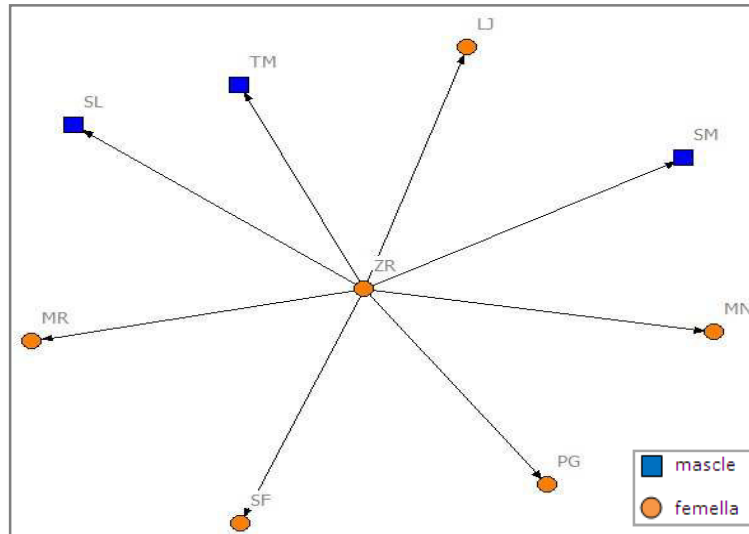
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Lunja (LJ)



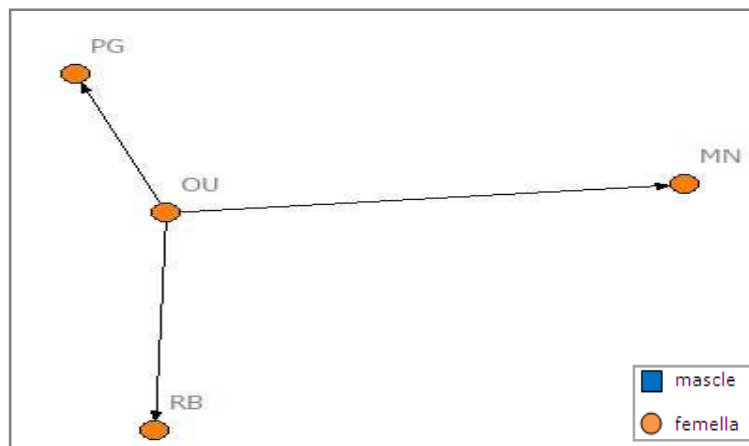
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Zahria (ZR)



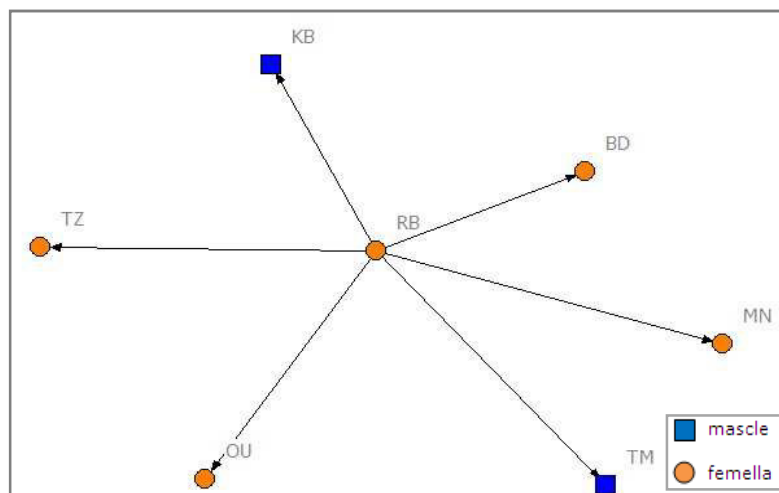
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de l'Ouria (OU)



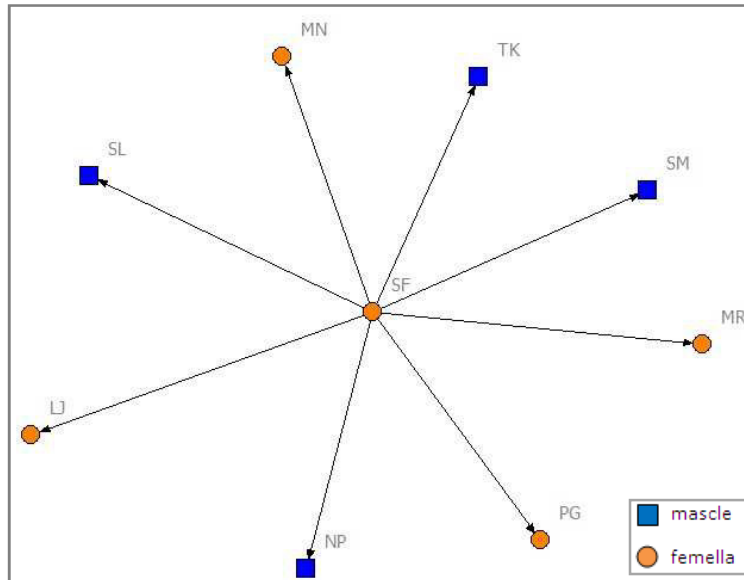
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Rabbat (RB)



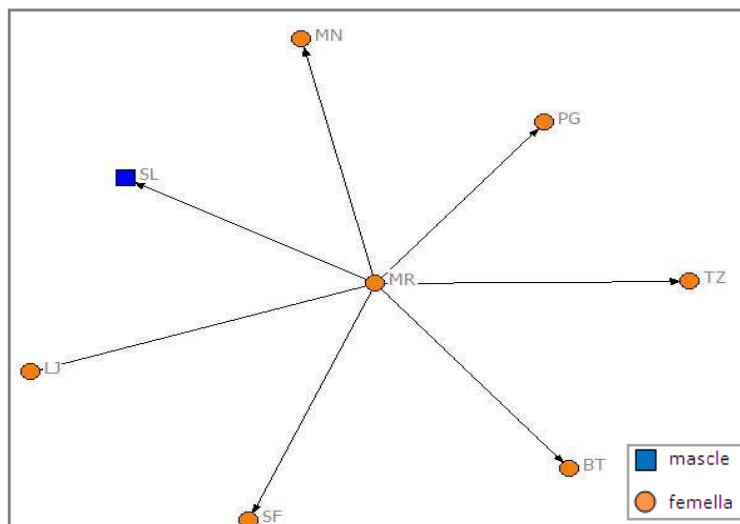
Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Safy (SF)



Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Xarxa de companys de grooming de la Mira (MR)



Font: Elaboració a partir de les pròpies dades mitjançant el programa Ucinet (2002).

Grooming i jerarquia en macacos de Barbaria (*M. sylvanus*). Una aplicació del model de Seyfarth.