

**Ensayo
(Essay)**

RESOLUCIÓN DE CONFLICTOS SOCIALES EN PRIMATES: 35 AÑOS DE INVESTIGACIÓN

CLAUDIO DE LA O^{1,*} Y RICARDO MONDRAGÓN-CEBALLOS²

¹Facultad de Psicología, Universidad Nacional Autónoma de México y Departamento de Etología,
Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz.

*Autor correspondiente: Calzada México Xochimilco, No. 101, Col. San Lorenzo Huipulco, Del. Tlalpan,
México, Distrito Federal. C.P. 14370; <clavdivsimeprator@gmail.com>

²Departamento de Etología, Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz. <rmc@imp.
edu.mx>

de la O, C. y Mondragón-Ceballos, R. 2014. Resolución de conflictos sociales en primates: 35 años de investigación. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 30(3): 662-687.

RESUMEN. El conflicto social, especialmente aquél que involucra interacciones agresivas entre los actores, ha sido un tema de interés para las disciplinas dedicadas al estudio de la conducta. Los biólogos de la conducta postulan que las afiliaciones postconflicto entre los oponentes previos, también conocidas como “reconciliación”, constituyen una estrategia para amortiguar los costos resultantes de la agresión. El año de 1979 marca el inicio de los estudios metodológicamente rigurosos en este tópico. Desde entonces, el tema ha sido investigado principalmente por primatólogos, lo cual se refleja en la escasa información sobre el fenómeno en otros órdenes. A la fecha, las afiliaciones postconflicto han sido reportadas en casi 40 especies, la mayoría de ellas primates. Aun cuando existe un consenso en la función socialmente homeostática de las afiliaciones postconflicto, numerosas preguntas permanecen sin respuesta. Estas incluyen la importancia de tales interacciones para las especies no-primates, la importancia relativa de las diversas fuentes de ocurrencia y variación del fenómeno, así como las funciones y procesos involucrados en su evolución. En este escrito ofrecemos una revisión sobre el estado del arte y señalamos algunos temas que ameritan mayor investigación, en aras de obtener un mejor entendimiento de las dinámicas de resolución del conflicto social e incluso, de los principios organizativos que subyacen a las sociedades animales.

Palabras clave: Conflicto, Agresión, Afiliación, Relaciones sociales, Reconciliación.

de la O, C. & Mondragón-Ceballos, R. 2014. The resolution of social conflicts in primates: 35 years of research. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 30(3): 662-687.

Recibido: 06/12/2013; aceptado: 10/04/2014.

ABSTRACT. Social conflict, especially that involving aggressive interactions, for years has attracted the interest of the disciplines devoted to the study of behavior. Behavioral biologists claim that peaceful postconflict contacts involving former opponents, also known as “reconciliation”, are a strategy for buffering the costs resulting from aggressive interactions. The start of carefully controlled research on this topic can be set in 1979. Thenceforth, this issue has been addressed mostly by primatologists, leaving a gap in the information for other orders. To date, peaceful postconflict affiliations have been reported to occur in almost 40 species, most of them primates. Even though all studies agree about the homeostatic social function of peaceful postconflict contacts, several questions remain unanswered. These include investigating the importance of these interactions for non-primate species, the relative importance of diverse sources of occurrence and variation as well as functions and processes involved in their evolution. In this paper we summarize the current knowledge on the topic, and state some issues that should be addressed in future research in order to get a better understanding of conflict resolution dynamics, and even the organization principles underlying animal societies.

Key words: Conflict, Aggression, Affiliation, Social relationships, Reconciliation.

INTRODUCCIÓN

Las sociedades animales: cooperación y conflicto

Uno de los temas más controvertidos en las ciencias del comportamiento ha sido el estudio de la agresión, la cual históricamente ha sido considerada como un fenómeno antisocial o característico de alguna patología (ver Ardrey 1969; Morris 1969; Bandura 1973; Fromm 1986; Anderson & Bushman 2002). En el caso particular de la etología, esta concepción se fundamentaba en estudios sobre el comportamiento agresivo en peces y aves altamente territoriales, en los cuales el ejercicio de la agresión conduce al distanciamiento de los individuos (de Waal 2000). A partir de los años setenta del siglo XX los estudiosos de la conducta animal, en particular quienes estudiaban animales gregarios, notaron que la agresión era ante todo un fenómeno social. Este se inscribe en el contexto de la competencia y el conflicto por el acceso a recursos de diversa índole (Colmenares 1996). No obstante, la existencia de un conflicto social no conduce inevitablemente a la agresión, la cual es sólo una de entre varias formas de resolver el conflicto (Kappeler & van Schaik 1992; de Waal 1996; Silk 2002). Desde un punto de vista adaptativo, es de esperar que el balance entre los beneficios obtenidos por el uso de la agresión (en términos de un incremento del éxito reproductivo) y los costos resultantes, influyan en su ocurrencia e intensidad (Parker 1974; Maynard-Smith & Parker 1976; Parker & Rubenstein 1981; Archer & Huntingford 1994).

La mayor parte de nuestro escrito se basa en hallazgos reportados en las especies pertenecientes al orden Primate, lo cual es un reflejo del estado del arte. No obstante, la discusión puede ser generalizada a otras especies que presenten sistemas sociales semejantes.

El modelo relacional de la agresión

Un cambio sustancial en la manera de entender el papel de la agresión y el conflicto en el comportamiento animal, se dio cuando ambos comenzaron a concebirse como elementos implicados en la construcción y moldeamiento de las relaciones sociales (Kummer 1967). Así, se dejó atrás un modelo enfocado exclusivamente en el individuo, para dar paso a lo que de Waal (1996) denominó el “modelo relacional de la agresión” (ver Fig. 1). Este postula que la agresión constituye una de entre varias alternativas de resolución del conflicto e interviene significativamente en la modulación de las relaciones sociales (de Waal 1996). El modelo reconoce que la agresión involucra usualmente a individuos con un historial de interacciones e integra el fenómeno de la agresión a la vida social de los animales gregarios, caracterizada por la ocurrencia habitual de situaciones de conflicto.

Los animales gregarios son particularmente sensibles a las consecuencias negativas de los conflictos agresivos, pues la vida grupal es una adaptación (Bertrand 1978; Wrangham 1980; Rubinstein & Wrangham 1986; Krause & Ruxton 2002; Silk 2007) ante diversas presiones selectivas (e.g., depredación, búsqueda de parejas reproductivas, forrajeo eficiente). Las modificaciones a las características estructurales o dinámicas del grupo, aproximan o alejan a sus miembros de las condiciones óptimas para vivir en él. En el caso de los primates gregarios y de otros animales que viven en sociedades similares, los efectos negativos de la agresión ponen en riesgo la inversión efectuada en el desarrollo de las relaciones sociales y afectan la posición social de los individuos involucrados, los cuales se encuentran inmersos en una compleja red de alianzas (de Waal & Aureli 1997). Dicha situación puede ser considerada una presión

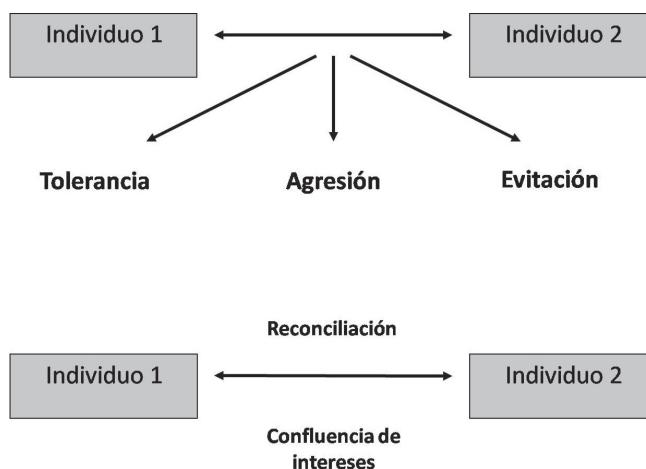


Figura 1. El modelo relacional de la agresión. Tomado y traducido de: de Waal (1996).

de selección para la aparición de mecanismos que permitan contrarrestar los efectos negativos de los conflictos agresivos. Tal es el caso de las afiliaciones postconflicto.

Las afiliaciones postconflicto: una visión general

El comportamiento afiliativo es aquel que promueve la proximidad no agonística entre los individuos involucrados y, en el caso de los animales gregarios, la cohesión del grupo (Cords 1997). En primates, más del 80% de las interacciones sociales son de tipo afiliativo (Sussman *et al.* 2005). Lo anterior ilustra la importancia de tales conductas en la vida cotidiana de los primates gregarios.

Una de las funciones postuladas para el comportamiento afiliativo, es el amortiguamiento de los costos sociales asociados a la resolución de situaciones de conflicto a través de la agresión; i.e. aumento de la probabilidad de nuevas agresiones (e.g., Aureli 1992; Kutsukake & Castles 2001; McFarland & Majolo 2011), disminución de la tolerancia entre los oponentes (e.g., Cords 1992; Cords & Thurnheer 1993), aumento de la distancia interindividual (e.g., Sommer *et al.* 2002). Este sería el caso de las afiliaciones entre los oponentes previos en las postrimerías de un conflicto agresivo (en lo sucesivo APC), también conocidas como “reconciliación” (de Waal & van Rosemalen 1979), las cuales representan el tipo de interacción postconflicto más estudiada. La figura 2 ilustra este proceso. Aunque existen reportes anecdotáticos sobre las APC en varias especies al menos desde finales de los años sesenta del siglo XX, el primer estudio sistemático sobre el tema fue efectuado por de Waal & van Rosemalen (1979), quienes documentaron su ocurrencia en un grupo de chimpancés en cautiverio y los patrones conductuales característicos de estos eventos.

El re-descubrimiento de las APC influyó significativamente en los estudios posteriores sobre la función de la agresión y su relación con otros fenómenos sociales, ubicándola en un contexto de conflicto de intereses y de negociación de las relaciones sociales. Durante las últimas tres décadas, numerosos estudios han arrojado una vasta cantidad de información sobre las condiciones que conducen a la ocurrencia, variación y posibles funciones de las APC entre los oponentes. Dicha información es resumida y analizada a continuación.

La función de las APC entre los oponentes

El término “reconciliación” implica la función propuesta para este tipo de APC. No obstante, no todos los autores concuerdan en que la función de estas interacciones consista en reparar los daños causados a la relación entre los oponentes como consecuencia de la agresión previa (e.g., Silk 1997, 2002). Sólo una fracción de los estudios ha investigado el efecto de las APC sobre la dinámica de las relaciones sociales a mediano y largo plazo (e.g., Koyama 2001, Silk *et al.* 1996). Al respecto, Cords (1993) y Silk (1997) señalan que es una práctica común dar por hecho que la fun-

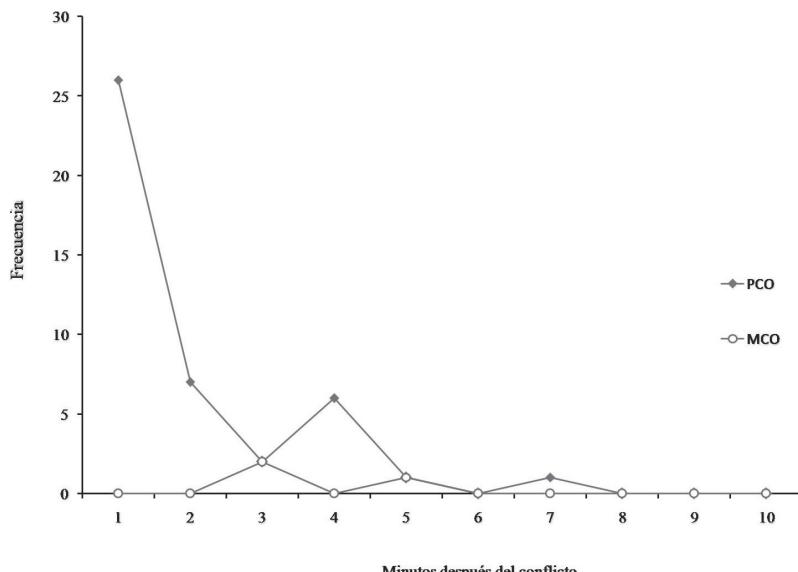


Figura 2. Despues de protagonizar un conflicto agresivo, los oponentes pueden interactuar amistosamente entre sí. La figura ilustra los resultados de un estudio sobre APC en *Macaca arctoides* (de la O, sin publicar). En la gráfica se observan la frecuencia por minuto de la primera afiliación entre los actores, durante las observaciones postconflicto (rombos cerrados) y durante las observaciones de control (círculos abiertos). El procedimiento denominado “time rule” (Aureli et al. 1989) permite definir operacionalmente las APC con base en las diferencias estadísticamente significativas entre ambas distribuciones de frecuencia. En este caso, la frecuencia de las afiliaciones registradas durante el primer minuto de las observaciones postconflicto, difiere con respecto a la frecuencia registrada durante el mismo periodo en las observaciones de control y permite establecer una definición operacional de la “reconciliación”. PCO= Observación postconflicto. MCO= Observación de control.

ción reparadora de la “reconciliación” se alcanza si los criterios operacionales de su definición se cumplen. En este escrito preferimos el uso del término APC, dado que presenta menores implicaciones funcionales.

Dos hipótesis han orientado el grueso de los estudios sobre la función de las APC entre los oponentes: a) la APC como medio de restauración de la relación social ante los efectos negativos de la agresión (*i.e.*, hipótesis restauradora/hipótesis de la relación valiosa: de Waal & Aureli 1997), y b) la APC como señal para comunicar la finalización del conflicto agresivo y la disposición de los oponentes para interactuar pacíficamente (*i.e.*, hipótesis de las buenas intenciones: Silk 2002).

La hipótesis de la relación valiosa

La función restauradora de las APC entre los oponentes ha orientado la mayoría de las discusiones sobre el tópico desde la publicación de de Waal & van Rosemalen

(1979) y se incorpora explícitamente en la hipótesis de la relación valiosa (de Waal & Aureli 1997). Esta predice que las APC serán más probables entre aquellos animales que mantienen un vínculo valioso (*i.e.*, que influye positivamente en la adecuación biológica de los actores, Kumer 1978), pues su ocurrencia permite proteger los beneficios derivados de la relación ante los efectos negativos de la agresión.

La forma en que se determina el valor del vínculo está sujeta a controversias, pues mientras numerosos autores lo han inferido a partir de la frecuencia de conductas como el aseo social y la proximidad entre los actores de una diáada (Watts 2006), Cords & Aureli (2000) señalan que los niveles de afiliación entre los actores pudiesen ser un mero reflejo de su compatibilidad, mas no del valor de su relación. A pesar de ello, el inferir el valor de la relación con base en la frecuencia de las conductas afiliativas entre los actores es una práctica común en los estudios sobre APC.

Diversos estudios justifican la inferencia del valor de la relación a partir de la frecuencia de las interacciones afiliativas. La fortaleza de los vínculos afiliativos se relaciona con beneficios individuales en términos de higiene (Hutchins & Barash 1976; Tanaka & Takefushi 1993; Zamma 2002), reducción del estrés (Schino *et al.* 1988; Aureli *et al.* 1999; Engh *et al.* 2005; Wittig *et al.* 2008), tolerancia (Ventura *et al.* 2006; Richter *et al.* 2009; Tiddi *et al.* 2011), apoyo agonista (Schino 2007), mejora del rango (Schülke *et al.* 2010), sobrevivencia (Yee *et al.* 2008; Beehner *et al.* 2010; Holt-Lunstad *et al.* 2010; Silk 2010), oportunidades de apareamiento (Gumert 2007) y éxito reproductivo (Silk *et al.* 2003; Cameron *et al.* 2009; Frère *et al.* 2010; Schülke *et al.* 2010; Massen *et al.* 2012). Adicionalmente, los conflictos entre animales que mantienen fuertes vínculos afiliativos se relacionan con un incremento de mayor magnitud en los indicadores de ansiedad (Aureli *et al.* 1989; Aureli 1997; Romero *et al.* 2009), lo cual sugiere que el principal costo social de la agresión es la perturbación del vínculo entre los actores (Aureli *et al.* 1989; Aureli 1997).

Watts (2006) sugiere cuatro criterios que los estudios basados en la hipótesis de la relación valiosa deberían perseguir para dar mayor solidez a sus conclusiones: 1) bases de datos de un tamaño que permita la comparación entre las distintas clases de diáadas e individuos que se presume varían en el valor otorgado a sus relaciones sociales. 2) Datos acerca de la frecuencia, duración y dirección de las interacciones empleadas para inferir el valor del vínculo entre los actores (*i.e.* aseo social, formación de coaliciones contra terceros, tolerancia para compartir recursos). 3) Evidencia de que la ocurrencia de las APC amortigua o nulifica los costos de la agresión. 4) Evidencia de que las interacciones consideradas en el segundo inciso se traducen en efectos positivos sobre el éxito reproductivo de los actores. Esto último es de particular importancia para demostrar que la función de las APC consiste en preservar los beneficios de las relaciones valiosas.

La hipótesis de las buenas intenciones

La propuesta alternativa está dada por la hipótesis de las buenas intenciones (Silk 1997, 2002), la cual plantea que las APC constituyen señales honestas que comunican al adversario la finalización del conflicto y la intención del emisor de no actuar más de manera agresiva, lo cual conduce al restablecimiento de la tolerancia entre los oponentes, permitiendo coordinar acciones mutuamente benéficas. Este planteamiento contrasta con los beneficios a largo plazo que sustentan a la hipótesis de la relación valiosa (de Waal & Aureli 1997).

La evolución de las APC como señales supone un contexto de interacciones frecuentes entre los actores y la ausencia de una situación de conflicto de intereses (i.e. los actores experimentarían beneficios mutuos e inmediatos). Dicha situación hace innecesaria la evolución de señales costosas y conspicuas que garanticen la veracidad de la información contenida en ellas (Krebs & Dawkins 1984; Silk 1997). Incluso en el caso de que los actores se beneficiasen asimétricamente de la interacción (i.e. existiese conflicto de intereses), las interacciones frecuentes entre ambos posibilitarían la evolución de señales de bajo costo (Silk 1997) a través de un mecanismo de altruismo recíproco (Trivers 1971) o, en el caso de los parientes cercanos, de selección de parentesco (Hamilton 1964a,b).

Una de las críticas más controvertidas de Silk (1997) a la hipótesis de la relación valiosa, es que si la función de las afiliaciones entre los oponentes consiste en reparar los daños causados a su relación social por la agresión previa, la ocurrencia de dichas interacciones debería dar lugar a niveles de afiliación por encima de la línea base en los días posteriores al conflicto. La evidencia al respecto es mixta. En babuinos chama (*Papio ursinus*), Silk *et al.* (1996) no encontraron diferencias en la frecuencia de afiliación con respecto a sus niveles basales, entre las diadas que afilian después de un conflicto agresivo y las que no, durante los 10 días posteriores al conflicto. En contraste, en macacos japoneses (*Macaca fuscata*) se reportó que la APC entre los oponentes mantiene sus niveles basales de afiliación y agresión en los 10 días posteriores al conflicto, en tanto que la ausencia de la afiliación conduce a un incremento de la agresión y una disminución de la afiliación entre ambos con respecto a los niveles basales (Koyama 2001).

Cords & Aureli (2000) argumentan que la hipótesis de las buenas intenciones no contradice el supuesto de que la APC restaura la relación entre los oponentes, limitándose a señalar los mecanismos que permiten preservar la relación. Adicionalmente, se ha hecho notar que la hipótesis de la relación valiosa no predice el fortalecimiento de la relación entre los actores como consecuencia de la APC, sino simplemente la minimización de los daños ocasionados a esta por la agresión previa (Aureli *et al.* 2002). No obstante, Silk (1997, 2002) hace énfasis en que los razonamientos que subyacen a estas hipótesis conducen a distintas predicciones, no siempre excluyentes, sobre sus patrones de ocurrencia (Cuadro 1).

Cuadro 1. Predicciones sobre la forma y función de las APC, con base en las ideas que subyacen a la hipótesis de la relación valiosa y de las buenas intenciones.

Hipótesis de la relación valiosa		Hipótesis de las buenas intenciones	
Hipótesis particular	Predicción	Hipótesis particular	Predicción
La APC equivalen a pedir/ofrecer perdón, señalando el compromiso de que la agresión no se repetirá en el futuro	Las APC serán infrecuentes	Las APC señalan el final del episodio agresivo y el cambio en la motivación del emisor (i.e. de la agresión a la tolerancia)	Las APC serán frecuentes
La agresión deteriora el vínculo entre los oponentes y la APC lo restaura	La ocurrencia de la APC mantiene o aumenta los niveles de afiliación entre la diáada y su ausencia los disminuye	La agresión genera incertidumbre sobre el curso subsiguiente de las interacciones entre los oponentes y la APC disminuye esta incertidumbre	La ocurrencia de la APC reducirá la ansiedad postconflicto y su ausencia no afectará la calidad del vínculo
Los beneficios de preservar la relación social compensan los costos inmediatos de renunciar a la agresión	Las APC serán más frecuentes entre las diáadas con vínculos estrechos y bajas tasas de agresión	Las APC permiten coordinar acciones benéficas para los actores y reflejan su motivación para interactuar	La ocurrencia de la APC restablecerá la proximidad pacífica entre los actores y se relacionará positivamente con sus niveles basales de afiliación
La evolución de las APC involucra un mecanismo de altruismo recíproco para prevenir el engaño	Las APC serán más frecuentes entre individuos no emparentados, los cuales mostrarán reciprocidad en sus interacciones	Las APC evolucionaron por mutualismo o selección de parentesco	Las APC involucrarán tanto a parientes como a individuos no emparentados y no se relacionarán con la reciprocidad de sus interacciones

La hipótesis integrada

Aureli (1997) propone la llamada hipótesis integrada para conjuntar las principales propuestas sobre la función de la APC entre los oponentes. Esta postula que la ansiedad experimentada por los adversarios es consecuencia de la incertidumbre acerca del futuro de su relación (Aureli *et al.* 1989; Aureli & van Schaik 1991b) y que la intensidad de la ansiedad refleja el valor que otorgan al vínculo. Con base en ello, predice que la APC será más probable entre individuos que mantienen un vínculo estrecho, disminuyendo así tanto la incertidumbre sobre el futuro de este, como la ansiedad resultante y permitiendo la preservación de la relación social. Así, se integra

la evidencia de que la APC ocurre con mayor frecuencia entre diadas con vínculos estrechos, con la evidencia de que la ocurrencia de la APC disminuye los niveles de ansiedad postconflicto experimentada por los oponentes. Numerosos estudios documentan estos efectos (revisiones en Arnold & Aureli 2007; Aureli & Schino 2004; Aureli *et al.* 2002).

No obstante, ni la hipótesis de la relación valiosa (de Waal & Aureli 1997), ni la hipótesis integrada (Aureli 1997) ofrecen una respuesta los señalamientos efectuados por Silk (1997, 2002) con respecto a los mecanismos que posibilitaron la evolución de las APC. Adicionalmente, es necesario señalar que la evidencia presentada por la mayoría de los estudios sobre los efectos de las APC entre los oponentes, se limita a eventos que tienen lugar en los minutos posteriores al conflicto (*e.g.*, disminución de la ansiedad, variación en los niveles de afiliación y agresión entre los oponentes), dificultando la elaboración de conclusiones sobre sus efectos a largo plazo.

La ocurrencia de las APC entre los oponentes

Más allá de las controversias acerca de su función, la ocurrencia de las APC entre los oponentes es un hecho bien comprobado. Esta se ha documentado en casi 40 especies de vertebrados, principalmente en primates (Aureli *et al.* 2002; Das 2000; Schino 2000; ver Cuadro 2). Los estudios han sido conducidos tanto en condiciones de libertad como de cautiverio y en ambos contextos se ha obtenido evidencia positiva. Dicha situación reduce la posibilidad de que las APC sean un artefacto resultante de las restricciones impuestas por el cautiverio (revisión en Colmenares 2006).

Fuentes de variación en la ocurrencia de las APC entre los oponentes

Diversas variables han sido asociadas a la probabilidad de que los oponentes interactúen amistosamente en las postrimerías de un episodio agresivo (revisiones en Arnold & Aureli 2007; Aureli *et al.* 2002). Simplificando el esquema propuesto por Arnold & Aureli (2007), la mayoría de las variables pueden ser resumidas en dos categorías: contextuales y relacionales.

I. Variables contextuales

A. Intensidad del conflicto y distancia interindividual

La intensidad del conflicto podría influir en la ocurrencia de la APC a través de la ansiedad generada en los oponentes y los efectos relajantes de la afiliación (ver sección previa sobre la hipótesis integrada), o como resultado de la distancia interindividual al finalizar el conflicto. No obstante, la evidencia al respecto es escasa (revisión en Arnold & Aureli 2007).

Algunos modelos computacionales (*i.e.* modelos de auto-organización) sugieren que patrones sociales considerados complejos, como la “reconciliación”, pueden ser producto de variables como la mera distancia interindividual (*e.g.*, Hemelrijck 2011).

Cuadro 2. Especies en las que se ha comprobado la ocurrencia de las APC entre los oponentes . Sólo se presenta una referencia por cada especie y situación experimental.

Espece	Nombre común	Situación experimental	Autores
Prosimios			
<i>Eulemur fulvus rufus</i>	Lemur de frente roja	Cautiverio	Kappeler, 1993
<i>Propithecus verreauxi</i>	Sifaca de Verreaux	Libertad	Palagi, Antonacci y Norscia, 2008
Monos del nuevo mundo			
<i>Cebus apella</i>	Capuchino café	Cautiverio	Verbeek y de Waal, 1997
<i>Cebus capucinus</i>	Capuchino de cara blanca	Cautiverio	Leca, Fornasieri y Petit, 2002
<i>Callithrix jacchus</i>	Marmoseta común	Cautiverio	Westlund <i>et al.</i> 2000
<i>Sanguinus oedipus</i>	Tamarino cabeza de algodón	Cautiverio	Peñate, Peláez y Sánchez, 2009
<i>Saimiri sciureus</i>	Mono ardilla	Cautiverio	Pereira <i>et al.</i> , 2000
Monos del viejo mundo			
<i>Erythrocebus patas</i>	Mono patas	Cautiverio	York y Rowell, 1988
<i>Trachypithecus obscura</i>	Langur de anteojos	Cautiverio	Arnold y Barton, 2001
<i>Semnopithecus spp.</i>	Langur Hanuman	Libertad	Sommer, Denham y Little, 2002
<i>Rhinopithecus bieti</i>	Langur negro de nariz chata	Cautiverio	Grüter, 2004
<i>Rhinopithecus roxellanae</i>	Langur chato dorado	Cautiverio	Ren <i>et al.</i> 1991
<i>Colobus guereza</i>	Colobo negro y blanco	Cautiverio	Björnsdotter, Larsson y Ljungberg, 2000
<i>Papio anubis</i>	Babuino olivo	Libertad	Castles y Whiten, 1998
<i>Papio papio</i>	Babuino de Guinea	Cautiverio	Petit y Thierry, 1994
<i>Papio ursinus</i>	Babuino chacma	Libertad	Silk, Cheney y Seyfarth, 1996
<i>Theropithecus gelada</i>	Babuino gelada	Cautiverio	Swedell, 1997
<i>Macaca assamensis</i>	Macaco de Assam	Libertad	Cooper y Bernstein, 2002
<i>Macaca sylvanus</i>	Macaco de Berbería	Cautiverio	Aureli <i>et al.</i> 1994
<i>Macaca nemestrina</i>	Macaco cola de cerdo	Cautiverio	Judge, 1991
<i>Macaca silenus</i>	Macaco cola de león	Cautiverio	Abegg, Thierry y Kaumanns, 1996

Cuadro 2. Continúa.

Espece	Nombre común	Situación experimental	Autores
<i>Macaca fascicularis</i>	Macaco cola larga	Cautiverio y libertad	Cords, 1988; Aureli, 1992
<i>Macaca arctoides</i>	Macaco cola de muñón	Cautiverio	de Waal y Ren, 1988
<i>Macaca fuscata</i>	Macaco japonés	Cautiverio y libertad	Aureli <i>et al.</i> 1993; Koyama, 2001
<i>Macaca nigra</i>	Macaco negro crestado	Cautiverio	Petit, Abegg y Thierry, 1997
<i>Macaca mulatta</i>	Macaco Rhesus	Cautiverio	de Waal y Yoshihara, 1983
<i>Macaca thibetana</i>	Macaco tibetano	Libertad	Berman <i>et al.</i> 2006
		Simios	
<i>Gorilla gorilla beringei</i>	Gorila de la montaña	Libertad	Watts, 1995
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	Gorila de tierras bajas	Cautiverio	Cordoni, Palagi y Borgognini Tarli, 2006
<i>Pan paniscus</i>	Bonobo	Cautiverio y libertad	de Waal, 1987; Hohmann y Fruth, 2000
<i>Pan troglodytes</i>	Chimpancé	Cautiverio y libertad	de Waal y van Rosemalen, 1979; Arnold y Whiten, 2001
<i>Homo sapiens</i>	Humanos (niños)	Contexto escolar	Butovskaya, 2001
		Otros mamíferos	
<i>Equus caballus</i>	Caballo	Cautiverio	Cozzi <i>et al.</i> 2010
<i>Crocuta crocuta</i>	Hiena manchada	Libertad	Wahaj, Guse y Holekamp, 2001
<i>Tursiops truncatus</i>	Delfín nariz de botella	Cautiverio	Weaver, 2003
<i>Canis lupus</i>	Lobo (incluyendo al perro doméstico)	Cautiverio	Cordoni y Palagi, 2008; Cools, Van Hout y Nelissen, 2008
<i>Capra hircus</i>	Cabra doméstica	Cautiverio	Schino, 1998
		Aves	
<i>Corvus corax</i>	Cuervos	Cautiverio	Fraser y Bugnyar, 2011

En el macaco cola de muñón (*M. arctoides*) y en el macaco rhesus (*M. mulatta*), la distancia interindividual al finalizar los conflictos parece relacionarse con el estilo de dominancia de cada especie (i.e. tolerante vs. intolerante) y la tendencia conciliatoria

observada (Call 1999; Call *et al.* 1999). Resultados similares han sido reportados en chimpancés (Arnold & Whitten 2001). Más allá de estos reportes, el efecto de la distancia postconflicto sobre la ocurrencia de la APC ha sido escasamente estudiado y representa una línea de investigación de gran parsimonia para explicar la variación observada a nivel intra- e interespecífico.

B. Claridad del resultado

Se ha postulado que la claridad en el resultado del encuentro agonista, expresada en la ausencia de contra-agresiones o en la emisión de señales de sumisión por uno de los oponentes, se relaciona con la incertidumbre sobre el curso de la relación después de la agresión y la ansiedad resultante (Aureli *et al.* 1989), afectando la motivación de los oponentes para llevar a cabo la APC. No obstante, la mayoría de los estudios que han considerado esta variable, reportan la ausencia de algún tipo de efecto (Arnold & Aureli 2007). De las escasas investigaciones que han encontrado evidencia sobre la relación entre la claridad del resultado y la ocurrencia de las APC, algunas reportan un efecto positivo (Aureli *et al.* 1989; Petit & Thierry 1994) y en otros casos negativo (Cooper *et al.* 2007). En general, la importancia de dicha variable en la ocurrencia de las APC pareciera ser baja.

C. Estacionalidad y temporada reproductiva

Pocos estudios han explorado los efectos de estas variables, aun cuando es de esperar que ambas afecten la intensidad de la competencia por el acceso a los recursos físicos y sociales, la tolerancia interindividual y la tendencia conciliatoria (*i.e.*, porcentaje de conflictos seguidos de una APC; ver Veenema *et al.* 1994).

La temporada reproductiva ha sido investigada como una variable que podría incrementar la competencia y el conflicto intersexual. En especies con reproducción estacional, la sincronización reproductiva de las hembras afectaría el potencial de los machos para monopolizar el acceso sexual a estas (Kappeler, 2000), aumentando en algunos casos (*e.g.*, grupos altamente cohesivos) la competencia intrasexual en la forma de contienda (*contest competition*) y afectando los niveles de afiliación y agresión (Horiuchi 2005; Lin *et al.* 2008). Al menos dos estudios han encontrado evidencia de que la temporada reproductiva afecta la ocurrencia de las APC.

Schino *et al.* (1998) reportan una disminución de la ocurrencia de las APC y de los niveles de afiliación en general, entre macacos japoneses durante la temporada de apareamiento. Del mismo modo, Majolo & Koyama (2006) reportan que en esta especie las APC entre hembras disminuyen durante la temporada reproductiva y cuando una o ambas rivales se encuentran en estro. Otros estudios sugieren que no existen diferencias en la ocurrencia de las APC asociadas a la temporada reproductiva o al ciclo ovulatorio de las hembras en primates (revisión en Arnold & Aureli 2007) y posiblemente tampoco en otras especies (*e.g.*, *Suricata suricata*: Kutsukake & Clutton-Brock 2008). Es posible que en aquellos casos en donde la sincronización reproductiva y una amplia distribución espacial de las hembras disminuyen el potencial de

los machos para monopolizar el apareamiento, la competencia intrasexual adquiera la forma de “rebatinga” (i.e. *scramble competition*) y los efectos de la temporada reproductiva sobre la ocurrencia de la APC sean mínimos o nulos.

Con respecto a la estacionalidad, sólo el estudio de Majolo & Koyama (2006) ha explorado los efectos de esta variable sobre la ocurrencia de las APC, sin encontrar evidencia al respecto. El supuesto que subyace a su estudio es que la variación en la abundancia y distribución de los recursos alimentarios se relaciona con la intensidad de la competencia en la forma de contienda. Es posible que la ausencia de efectos reportada en esta investigación obedezca a que las interacciones de interés se dan en el contexto del forrajeo, situación que se analiza en el siguiente apartado.

D. Competencia por alimento

Los estudios que han considerado esta variable coinciden en señalar que las agresiones ocurridas en el contexto de la disputa por recursos alimentarios raras veces conducen a la ocurrencia de las APC (Aureli 1992; Aureli & van Schaik 1991a; Castles & Whiten 1998; Verbeek & de Waal 1997). Al parecer, los animales asignan este tipo de eventos a una categoría especial que no implica el deterioro de sus relaciones sociales o la incertidumbre sobre el curso de los eventos posteriores al conflicto agresivo y hace innecesaria la APC. Es posible que los beneficios obtenidos de manera inmediata (i.e. alimento) superen a los costos resultantes de la agresión (e.g., deterioro mínimo de la relación social), haciendo infructuoso cualquier intento de negociación entre los oponentes.

II. Variables relacionales

A. Parentesco

Los efectos del parentesco sobre la ocurrencia de las APC han sido investigados en el marco de la hipótesis de la relación valiosa (de Waal & Aureli 1997). El supuesto que subyace a estos estudios es que las relaciones entre parientes cercanos poseen un alto valor intrínseco, debido a sus efectos sobre el éxito reproductivo del individuo (i.e., adecuación inclusiva, Hamilton 1964a, b). Con base en lo anterior, se espera que los beneficios de las APC sean mayores para las diáadas conformadas por parientes cercanos y que estas se caractericen por una mayor tendencia conciliatoria. Los resultados de numerosos estudios indican que el parentesco generalmente ejerce un efecto positivo en la ocurrencia de las APC (revisiones en Aureli *et al.* 2002; Arnold & Aureli 2007).

B. Fortaleza del vínculo

La relación entre la ocurrencia de la APC y la fortaleza del vínculo entre los oponentes ha sido ampliamente investigada. Las diáadas con vínculos estrechos se caracterizan por una alta frecuencia de interacciones que involucran aseo social, proximidad pacífica y apoyo agonista (Cords 1997; Silk 2002). Numerosos estudios señalan que la fortaleza del vínculo se relaciona positivamente con la ocurrencia de la APC (e.g., Castles *et al.* 1996; Berman *et al.* 2006; Koski *et al.* 2007; Patzelt *et al.* 2009; de la

O *et al.* 2013). Con base en ello, algunos autores han considerado esta variable como un proxy al valor de la relación entre los adversarios y discutido los resultados de sus estudios en el marco de la hipótesis de la relación valiosa (revisión en Watts 2006).

C. Sexo de los oponentes

Según diferentes características de la especie estudiada (i.e. patrones de dispersión y relaciones de parentesco entre los miembros del grupo, intensidad del conflicto intra- e intersexual), es de esperar que el valor de la relación social entre las diferentes clases de diáadas varíe en función del sexo y los intereses de los actores involucrados, e influya en la ocurrencia de las APC.

Por ejemplo, en gorilas de la montaña (*Gorilla beringei beringei*), la mayoría de los grupos están constituidos por un macho adulto claramente dominante sobre un número reducido de machos y varias hembras con su descendencia (Stewart & Harcourt 1987). El macho dominante interviene en los conflictos sociales entre hembras y ofrece protección a estas y a sus crías en contra de depredadores, grupos rivales y machos ajenos al grupo. Las hembras por su parte, interactúan frecuentemente con el macho dominante y tienen escasas interacciones afiliativas y cooperativas entre ellas (Stewart & Harcourt 1987). En esta especie las APC ocurren entre el macho dominante y las hembras, pero no entre las hembras (Watts 1995). Resultados similares han sido reportados en los gorilas de tierras bajas (*Gorilla gorilla gorilla*: Mallavarapu *et al.* 2006).

En contraste, en las especies estructuradas por las relaciones entre las hembras (*female bonded societies*: Wrangham 1980), como es el caso de los cercopitecinos (subfamilia cercopithecinae, *e.g.*, langures, macacos, babuinos), las hembras generalmente mantienen fuertes relaciones afiliativas sesgadas por el parentesco (Melnick & Pearl 1987), lo cual se refleja en la ocurrencia y distribución de las APC. En los langures Hanumán (*Semnopithecus entellus*), los grupos generalmente están conformados por un solo macho adulto y varias hembras con sus crías. Cada cierto tiempo (45 meses aproximadamente), conflictos con bandas de machos foráneos por la posesión del grupo de hembras conducen a la sustitución del macho residente (Newton 1987; Farid Ahsan & Reza Khan 2006). Cuando un nuevo macho se apodera del grupo, el riesgo de infanticidio es grande y las hembras intentan cooperar para resistir los intentos infanticidas del nuevo macho. El valor de las relaciones entre hembras parece ser alto y, en apoyo de este supuesto, las APC ocurren exclusivamente en las diáadas conformadas por hembras (Sommer *et al.* 2002).

D. Asimetría de rango

La accesibilidad del oponente como compañero social podría afectar la ocurrencia y frecuencia de las APC. Según el modelo de Seyfarth (1977), los individuos de rango similar constituyen opciones más accesibles para interactuar, dada la competencia por el acceso a los compañeros de alto rango, por lo que la distribución de las afiliaciones debería reflejar dicha accesibilidad. La predicción ha sido confirmada por

Schino (2001) a través de un meta-análisis de la distribución del aseo social en 14 especies de primates. Con base en este patrón general de afiliación, es posible predecir que los animales de rango similar tendrán mayores posibilidades de reconciliar (Silk *et al.* 1996).

Algunos estudios en cercopitecinos han encontrado evidencia a favor de dicha predicción (Castles & Whiten 1998; Judge 1991; Silk *et al.* 1996). No obstante, en el caso del estudio efectuado por Silk *et al.* (1996) en babuinos de la sabana (*Papio cynocephalus ursinus*), al controlar estadísticamente los efectos del parentesco (las hembras estrechamente emparentadas suelen tener rangos similares en numerosas especies de cercopitecinos: Melnick & Pearl 1987) el efecto de la asimetría del rango desapareció. Por su parte, Palagi *et al.* (2008) reportan que en sifacas de Verreaux (*Propithecus verreauxi*), las diáadas conformadas por animales con mayor diferencia en el rango reconcilian una mayor proporción de sus conflictos agresivos.

En general, la evidencia acerca de la relación entre la asimetría del rango y la ocurrencia de las APC es escasa e inconsistente. No obstante, es posible que otro tipo de asimetrías entre los oponentes influyan en la ocurrencia de las APC (*e.g.*, la asimetría en los costos de la agresión: McFarland & Majolo 2011).

III. Otras fuentes de variación

A. Señales filogenéticas

La ocurrencia de las APC podría depender de factores distintos a las características de la diada y de la situación en la cual ha tenido lugar el conflicto agresivo, como la existencia de diferencias interespecíficas en la disposición para llevarla a cabo. De manera más general, los patrones de comportamiento postconflicto podrían formar parte de un conjunto más amplio de rasgos sociales que caracterizan a la especie. En apoyo de esta idea, algunos estudios en primates (Di Fiore & Rendall 1994; Thierry *et al.* 2000) han demostrado la covariación de ciertas características sociales entre especies. Balasubramiam *et al.* (2012) sugieren que algunas características sociales se encuentran interrelacionadas y son altamente heredables (*i.e.*, síndromes conductuales), constituyendo estrategias evolutivamente estables adoptadas en respuesta a las condiciones ecológicas encaradas por los ancestros de las especies estudiadas. Así, es de esperar que las relaciones evolutivas entre las especies comparadas afecten la variabilidad de los caracteres investigados, *i.e.*, que aquellas especies que evolucionaron más recientemente a partir de un ancestro común sean más parecidas entre sí (Nunn & Barton 2001; Blomberg *et al.* 2003).

En especies del género *Macaca*, la variabilidad interespecífica de diversas características sociales, incluyendo la tendencia conciliatoria, ha sido relacionada con la cercanía filogenética de las especies comparadas (Matsumara 1999; Thierry 2000; Balasubramiam *et al.* 2012). Thierry *et al.* (2008) reportan que la variación observada en la tendencia conciliatoria entre individuos no emparentados de nueve especies de macacos, refleja el grado de cercanía filogenética entre estas especies. La variación

entre especies resultó varias veces mayor a la observada entre grupos de la misma especie (Thierry *et al.* 2008), tal como lo predice el modelo filogenético (Balasubramiam *et al.* 2012). El resultado no descarta la posibilidad de que parte de la variación observada represente una adaptación a las condiciones ecológicas experimentadas en el presente por las especies y grupos comparados (*e.g.*, de Waal & Johanowicz 1993), pero indica que la capacidad de respuesta a estas se encuentra restringida por disposiciones innatas que reflejan la historia evolutiva de la especie.

Perspectivas en el estudio de las APC

La amplia discusión sobre la forma y función de las APC entre los oponentes, en primates y en menor medida en otros animales, resalta la importancia de tales interacciones en la resolución de los conflictos sociales, ilustrando cuán compleja y dinámica es la vida social de los animales gregarios. Treinta años de investigación no han agotado el interés por el tema. En esta última parte de nuestro escrito señalamos algunos temas que son motivo de controversia, o que consideramos han sido insuficientemente investigados y ameritan ser abordados en investigaciones futuras.

¿Los beneficios de las APC se experimentan en el largo plazo en la forma de la preservación del vínculo entre los oponentes o en el corto plazo en la minimización de los costos del conflicto? Tal como Silk (1997, 2002) ha hecho notar, la función atribuida a la APC entre los oponentes y el momento en que se experimentan sus efectos, conducen a diferentes predicciones sobre sus patrones de ocurrencia y los mecanismos que hicieron posible su evolución. Aunque formuladas explícitamente (ver Silk 1997), estas predicciones han recibido escasa atención.

Por ejemplo, Silk (1997) predice que las APC deberán ser infrecuentes, si estas constituyen señales honestas que anuncian al oponente la intención de no volver a actuar agresivamente en el futuro. Contrario a esta predicción, la ocurrencia de las APC se encuentra lejos de ser un evento infrecuente. La tendencia conciliatoria en las especies en las cuales se ha reportado la ocurrencia de las APC varía entre un 6 y 77% (Arnold & Aureli 2007). La alta frecuencia de APC entre los oponentes representa dificultades en términos de los efectos a largo plazo asociados a su presunta función restauradora (*i.e.*, prevenir el deterioro de la relación a través de la promesa de no agresión) y requiere clarificar tanto los beneficios, como los mecanismos que dieron lugar a su evolución (*i.e.* altruismo recíproco, mutualismo, selección por parentesco).

La relativa frecuencia de las APC no descarta la posibilidad de que su función consista en restaurar la relación entre los oponentes, aún bajo el supuesto de que las APC constituyan una señal que comunica al receptor las intenciones a largo plazo del emisor. El mensaje contenido en la APC pudo ser distinto a una promesa de no agresión, por lo cual la honestidad del mismo no estaría comprometida por la frecuencia de su emisión. Las APC podrían representar una señal que comunica el interés de los

oponentes en mantener la relación y minimiza la importancia de la agresión previa. De ser así, la emisión de tales señales puede ser frecuente y la ausencia ellas debería traducirse en alteraciones a largo plazo en la calidad del vínculo entre los oponentes. Aunque consistente con la hipótesis de la relación valiosa, esta posibilidad presenta escasa relación con la acepción habitual del término “reconciliación” e invita al uso de una terminología estructural que evite anticipar conclusiones sobre la función del comportamiento.

Alternativamente, si las APC no anuncian el comportamiento a largo plazo entre los actores, beneficios mutuos en el corto plazo pueden ser postulados. Estos podrían consistir en la protección de los actores en contra de los efectos negativos asociados a la agresión, como la ansiedad postconflicto (e.g., Schino *et al.* 2007) y la escalada de la agresión (e.g., Aureli 1992). En el caso de las interacciones entre parientes cercanos, tales beneficios pueden ser experimentados incluso de forma unilateral (*i.e.*, sólo la víctima de la agresión se beneficia de la APC) si el beneficio otorgado al receptor de la conducta, degradado por el coeficiente de parentesco entre los actores, sobre pasa el costo asumido el por el emisor (selección por parentesco: Hamilton 1964a,b).

Pocos estudios han explorado el costo-beneficio de la agresión entre parientes y su relación con la ocurrencia de las APC. Las relaciones entre parientes involucran intereses compartidos, dados los efectos que ejerce el parentesco sobre la adecuación inclusiva de los individuos (Hamilton 1964a, b). Con base en ello, los beneficios obtenidos por el ejercicio de la agresión hacia la parentela deben ser lo suficientemente grandes para sobrepasar los costos asociados a ella, tanto los experimentados directamente por el individuo, como los experimentados por el pariente. Cords & Aureli (2000) han señalado que las relaciones sociales entre parientes cercanos pueden ser caracterizadas como “seguras” (*i.e.*, los individuos asignan una escasa probabilidad a que el tenor de la relación se vea modificado), lo cual tiene sentido en un contexto de interdependencia. Por ello, es de esperar que las interacciones agresivas entre parientes difícilmente conduzcan a acciones encaminadas a preservar su relación. La evidencia sobre los patrones de ocurrencia de las APC contradice la predicción: en la mayoría de los estudios, el parentesco se relaciona positivamente con la ocurrencia de las APC (revisiones en Aureli *et al.* 2002; Arnold & Aureli 2007). Tal situación sugiere una función distinta a la preservación del vínculo entre los actores.

Con base en lo anterior ofrecemos algunas predicciones: 1) Dado el contexto de intereses compartidos entre parientes, la escalada de la agresión aumentaría los costos resultantes, por lo cual la ausencia de la APC entre parientes no dará lugar a agresiones recurrentes en los minutos posteriores a la finalización del conflicto, ni modificará en el largo plazo el tenor de la relación. 2) Por lo anterior, es de esperar que la seguridad del vínculo entre parientes cercanos (*sensu* Cords & Aureli 2000) se vea reflejada en bajos niveles de ansiedad postconflicto. Niveles de ansiedad postconflicto por encima de la línea base sugerirían una fuente distinta a la incertidumbre sobre el

futuro de la relación. 3) El principal costo de la agresión entre parientes será el riesgo de atraer agresiones por parte de terceros (e.g., Aureli & van Schaik 1991a; Aureli 1992) y la ocurrencia de la APC protegerá a los actores ante dicha posibilidad. 4) A mayor probabilidad de que uno de los oponentes (e.g., los animales subordinados en especies con un estilo social despótico-intolerante) sufra agresiones subsiguientes por terceros, mayor será la tendencia conciliatoria entre parientes.

La mayoría de los estudios efectuados a la fecha han adoptado la hipótesis de la relación valiosa como guía (revisões en Aureli *et al.* 2002; Watts 2006). No obstante, y aún a la luz de la evidencia sobre el efecto positivo de los vínculos afiliativos sobre el éxito reproductivo, la discusión sobre la función de las APC permanece abierta. En este contexto, destaca la escasez de estudios acerca de los efectos a largo plazo de estas interacciones sobre la calidad del vínculo entre los oponentes, o sobre la extensión y fortaleza de sus redes sociales. Dichos estudios son indispensables para determinar la validez de los postulados de la hipótesis de la relación valiosa (Silk 2002).

¿Es suficiente un acto aislado para modificar el tenor de la relación entre los actores? Pocos estudios han tomado en cuenta en su diseño el efecto acumulativo de las interacciones previas sobre las subsecuentes (e.g., Cords & Thurnheer 1993). Como Hinde (1976) ha señalado, las relaciones sociales son abstracciones efectuadas por el observador y los individuos involucrados, a partir de una serie de interacciones delimitadas en una ventana temporal. Las APC forman parte de este conjunto de interacciones, cuyo patrón permite establecer el tenor de la relación entre los actores (i.e. asignar un rótulo a la relación). Por lo anterior, resulta poco probable que la ocurrencia (o no) de una interacción aislada se traduzca en efectos a largo plazo sobre la relación entre los oponentes.

Aunque Silk (1997) considera que dicha situación imposibilita someter a prueba la hipótesis de la relación valiosa, nosotros consideramos que solamente hace necesaria la incorporación de diseños de investigación apropiados. Así, podemos predecir que la modificación sistemática de la frecuencia de APC (e.g., impedir su ocurrencia durante un periodo de tiempo), afectará a largo plazo el tenor de la relación. Dado que los estudios observacionales sólo permiten establecer correlaciones entre la frecuencia de las APC y la variación a largo plazo en la calidad del vínculo entre los oponentes, la implementación de protocolos experimentales ofrece la oportunidad de obtener evidencia acerca de las relaciones de causalidad presumidas (e.g., Cords & Thurnheer 1993).

Una alternativa a la dicotomía entre la reparación del vínculo y la comunicación del fin de las hostilidades, ha sido sugerida recientemente por McFarland y Majolo (2011). Los autores proponen que las APC representarían un caso de coerción hacia la víctima por parte del agresor, para que la primera brinde aseo social bajo la amenaza de nuevas agresiones en caso de responder con una negativa. Nuevamente, el parentesco resulta crítico para dicha propuesta, pues la ocurrencia de las APC es más

frecuente entre parientes, los cuales se espera tiendan a minimizar los costos de las interacciones agresivas entre ellos. No obstante, es posible que en el caso de individuos no emparentados, las APC se ajusten a lo propuesto por McFarland y Majolo (2011).

Los patrones de comportamiento postconflicto forman parte de un conjunto más amplio de características sociales que han permitido clasificar algunas especies de primates en un continuo imaginario de estilos sociales (ver Thierry 2000, 2007), con los sistemas sociales “intolerantes” en un extremo (*i.e.*, jerarquías de dominancia escarpadas, fuertes sesgos de parentesco en el comportamiento social, baja tolerancia interindividual, agresiones unidireccionales e intensas, baja tendencia conciliatoria) y los sistemas “tolerantes” en el otro. ¿Representan este conjunto de características sociales y en particular las APC, una disposición innata y relativamente inflexible, tal como sugieren algunos autores (*e.g.*, Di Fiore & Rendall 1994; Thierry 2008; Thierry *et al.* 2008)? ¿O puede la alteración de algunas variables sociales y ambientales dar lugar a modificaciones significativas en los patrones de ocurrencia de las APC (*e.g.*, de Waal & Johanowitz 1983)? Una vez más, consideramos que la implementación de arreglos experimentales que modifiquen aspectos clave de la estructura social (*e.g.*, el parentesco) representa una vía para establecer el grado de flexibilidad de diversas características sociales y en particular, de los patrones de APC. Adicionalmente, las variaciones naturales en la estructura de los grupos ofrecen la oportunidad de realizar estudios con mayor validez externa, que documenten la capacidad de los organismos para modificar sus estrategias conductuales en respuesta a los desafíos ecológicos.

Nuestra revisión revela la preponderancia de los estudios efectuados con primates catarrinos (familias Cercopithecidae, Hylobatidae y Hominidae). En particular, numerosos estudios han sido efectuados en especies de la familia Cercopithecidae, la mayoría de las cuales comparten un modelo de organización social basada en las relaciones de parentesco entre hembras (*i.e.*, *female bonded societies*: Wrangham 1980). La menor proporción de estudios efectuados en monos del Nuevo Mundo (familias Callitrichidae, Cebidae, Aotidae, Pitheciidae y Atelidae) y estrepsirrinos (infraórdenes Lemuriformes, Chiromyiformes y Lorisiformes) ofrece la oportunidad de someter a prueba las hipótesis propuestas, en modelos de organización social distintos a los que caracterizan a las especies empleadas en la mayoría de las investigaciones. En este mismo sentido, los estudios en animales gregarios distintos a los primates permitirán evaluar la generalidad e importancia de las APC entre los oponentes, el uso y frecuencia de estrategias alternativas para enfrentar las situaciones de conflicto (*e.g.*, interacciones que prevengan la escalada del conflicto: Mayagoitia *et al.* 1993; APC con terceros: de Waal & van Rosemalen 1979), la relación de los mecanismos de resolución del conflicto con respecto a otros fenómenos sociales (*e.g.*, negociación de servicios) y en un sentido más amplio, identificar las dinámicas que estructuran las diversas sociedades animales.

AGRADECIMIENTOS. El presente trabajo fue financiado por la beca 3000000,1 otorgada el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) al primer autor para la realización de sus estudios doctorales y es resultado de las investigaciones realizadas para la elaboración de su tesis doctoral. Agradecemos a Javier Nieto y a Pilar Chiappa, los valiosos comentarios ofrecidos en la elaboración del documento.

LITERATURA CITADA

Abegg, C., Thierry, B. & Kaumanns, W. 1996. Reconciliation in three groups of lion-tailed macaques. *International Journal of Primatology*, 17: 803-816.

Anderson, C. A. & Bushman, B. J. 2002. Human aggression. *Annual Review of Psychology*, 53: 27-51.

Archer, J. & Hutingford, F. 1994. Game theory models and escalation of animal fights, pp. 3-32. In: M. Poteagal & J.F. Knutson (Eds.). *The Dynamics of aggression: biological and social processes in dyads and groups*. Lawrence Erlbaum Associates, USA

Ardrey, R. 1969. *Genesis en África: La evolución y el origen del hombre*. Hispano europea, Barcelona, España.

Arnold, K. & Barton, R. A. 2001. Postconflict Behavior of Spectacled Leaf Monkeys (*Trachypithecus obscurus*). I. Reconciliation. *International Journal of Primatology*, 22: 243-266.

Arnold, K. & Whiten, A. 2001. Post-conflict behaviour of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *Behaviour*, 138: 649-690.

Arnold, K. & Aureli, F. 2007. Postconflict reconciliation, pp. 592-608. In: C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Bearder (Eds.). *Primates in Perspective*, Oxford University Press, NY, USA.

Aureli, F. 1992. Post-conflict behaviour among wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 31: 329-337.

Aureli, F. 1997. Post-conflict anxiety in nonhuman primates: the mediating role of emotion in conflict resolution. *Aggressive Behavior*, 23: 315-328.

Aureli, F. & van Schaik, C. P. 1991a. Post-conflict behaviour in log-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): I. The social events. *Ethology*, 89: 89-100.

Aureli, F. & van Schaik, C. P. 1991b. Post-conflict behaviour in log-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): II. Coping with the uncertainty. *Ethology*, 89: 191-114.

Aureli, F. & Schino, G. 2004. The role of emotions in social relationships, pp. 38-55. In: B. Thierry, M. Singh & W. Kaumanns (Eds.). *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

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

Aureli, F., Preston, S. D. & de Waal, F. B. M. 1999. Heart rate responses to social interactions in free-moving Rhesus macaques (*Macaca mulatta*): A pilot study. *Journal of Comparative Psychology*, 113: 59-65.

Aureli, F., Cords, M. & van Schaik, C. P. 2002. Conflict resolution following aggression in gregarious animal: a predictive framework. *Animal Behaviour*, 64: 325-343.

Aureli, F., Veenema, H.C., van Panthaleon van Eck, C.J. & van Hooff, J.A.R.A.M. 1993. Reconciliation, consolation, and redirection in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behaviour*, 124: 1-21

Aureli, F., Das, M., Verleur, D. & van Hooff, J.A.R.A.M. (1994). Posconflict social interactions among Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*, 15: 471-485.

Balasubramaniam K.N., Dittmar K., Berman C.M., Butovskaya M., Cooper M.A., Majolo B., Ogawa H., Schino G., Thierry B. & de Waal F.B.M. 2012. Hierarchical steepness and phylogenetic models: phylogenetic signals in Macaca. *Animal Behaviour*, 83: 1207-1218.

Bandura, A. 1973. *Aggression: a social learning analysis*. Prentice Hall, Englewood cliffs, USA.

Beehner, J.C., Bergman, T.J., Crockford, C., Engh, A.L., Moscovice, L.R., Wittig, R.M. & Seyfarth, R.M. 2010. Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20: 1359-1361.

Berman, C.M., Ionica, C.S., Dorner, M. & Li, J. 2006. Postconflict affiliation between former opponents in *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China. *International Journal of Primatology*, 27: 827-854.

Bertram, B. C. R. 1978. Living in groups: Predators and prey, pp. 64-96. In: J.R. Krebs & N. Davies (Eds.). *Behavioural Ecology: An evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, UK.

Björnsdotter, M., Larsson, L. & Ljungberg, T. 2000. Post-conflict affiliation in two captive groups of black-and-white guereza *Colobus guereza*. *Ethology*, 106: 289-300.

Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioural traits are more labile. *Evolution*, 57: 717-745.

Butovskaya, M. 2001. Reconciliation after conflict: Ethological analysis of post-conflict interactions in Kalmyk children, pp. 167-190. In: J.M. Ramírez & D.S. Richardson (Eds.). *Cross-Cultural approaches to aggression and reconciliation*. Nova Science Publishers, NY, USA.

Call, J. 1999. The effect of inter-opponent distance in the assessment of reconciliation in stump-tail (*Macaca arctoides*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, 40: 515-523.

Call, J., Aureli, F. & de Waal, F.B.M. 1999. Reconciliation patterns in among stump-tail macaques: a multivariate approach. *Animal Behaviour*, 58: 165-172.

Cameron, E.Z., Setsaas, T.H. & Linklater, W.L. 2009. Social bonds between unrelated females increase reproductive success in feral horses. *PNAS*, 106: 13850-13853.

Castles, D.I. & Whiten, A. 1998. Postconflict behaviour of wild olive baboons. I. Reconciliation, redirection and consolation. *Ethology*, 104: 126-147.

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

Colmenares, F. 1996. Conflictos sociales y estrategias de interacción en los primates. I: Esquema conceptual y tipología basada en criterios estructurales, pp. 341-398. In: Colmenares, F. (Ed.). *Etología, psicología comparada y comportamiento animal*. Síntesis, Madrid, España.

Colmenares, F. 2006. Is post-conflict affiliation in captive nonhumans primates an artifact of captivity? *International Journal of Primatology*, 27: 1311-1336.

Cools, A.K.A., Van Hout, A.J.-M. & Nelissen, M.H.J. 2008. Canine reconciliation and third-party-initiated postconflict affiliation: Do peacemaking social mechanisms in dogs rival those of higher primates? *Ethology*, 114: 53-63.

Cooper, M.A. & Bernstein, I.S. 2002. Counter aggression and reconciliation in Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *American Journal of Primatology*, 56: 215-230.

Cooper, M.A., Aureli, F. & Singh, M. 2007. Sex differences in reconciliation and post-conflict anxiety in bonnet macaques. *Ethology*, 113: 26-38.

Cordoni, G. & Palagi, E. 2008. Reconciliation in wolves (*Canis lupus*): new evidence for a comparative perspective. *Ethology*, 114: 298-308.

Cordoni, G., Palagi, E. & Borgognini-Tarli, S. 2006. Reconciliation and consolation in captive western gorillas. *International Journal of Primatology*, 27: 1365-1382.

Cords, M. 1988. Resolution of aggressive conflicts by immature male long-tailed macaques. *Animal Behaviour*, 36: 1124-1135.

Cords, M. 1992. Post-conflict reunions and reconciliation in long-tailed macaques. *Animal Behaviour*, 44: 57-61.

Cords, M. 1993. On operationally defining reconciliation. *American Journal of Primatology*, 29: 255-267.

Cords, M. 1997. Friendship, alliances, reciprocity and repair, pp. 24-49. In: A. Whiten & R.W. Byrne (Eds.). *Machiavellian Intelligence II. Extensions and Evaluations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Cords, M. & Thurnheer, S. 1993. Reconciling with valuable partners by long-tailed macaques. *Ethology*, 93: 315-325.

Cords, M. & Aureli, F. 2000. Reconciliation and relationship qualities, pp. 177-198. In: F. Aureli & F.B.M. de Waal (Eds.). *Natural Conflict Resolution*. University of California Press, Canada.

Cozzi, A., Sighieri, C., Gazzano, A., Nicol, C.J. & Baragli, P. 2010. Post-conflict friendly reunion in a permanent group of horses (*Equus caballus*). *Behavioural Processes*, 85: 185-90.

Das, M. 2000. Conflict management via third parties: Post-conflict affiliation of the aggressor, pp. 263-280. In: F. Aureli & F.B.M. de Waal (Eds.). *Natural Conflict Resolution*. University of California Press, Canada.

de la O, C., Mevis, L., Richter, C., Malaivijitnond, S., Ostner, J. & Schülke, O. 2013. Reconciliation in male stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*): Intolerant males care for their social relationships. *Ethology*, 119: 39-51.

de Waal, F.B.M. 1987. Tension regulation and nonreproductive functions of sex in captive bonobos (*Pan paniscus*). *National Geographic Research*, 3: 318-335.

de Waal, F.B.M. 1996. Conflict as negociation, pp. 159-172. In: W.C. McGrew, L.F. Marchant & T. Nishida (Eds.). *Great Apes Societies*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

de Waal, F.B.M. 2000. The first kiss: foundations of conflict resolution research in animals, pp. 15-33. In: F. Aureli & F.B.M. de Waal (Eds.). *Natural conflict resolution*. University of California Press, Canada.

de Waal, F.B.M. & van Rosemalen, A. 1979. Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5: 55-66.

de Waal, F. B. M. d. & Ren, R. 1988. Comparison of the reconciliation behavior of stump-tail and Rhesus macaques. *Ethology*, 78: 129-142.

de Waal, F.B.M. & Johanowicz, D.L. 1993. Modification of reconciliation behavior through social experience: an experiment with two macaque species. *Child Development*, 64: 897-908.

de Waal, F. B. M. & Aureli, F. 1997. Conflict resolution and distress alleviation in monkeys and apes, pp. 317-328. In: C.S. Carter, B. Kirkpatrick & I. Lenderhendler (Eds.). *The Integrative Neurobiology of the Affiliation*. Annals of the New York Academy of Sciences, NY, USA.

Di Fiore, A. & Rendall, D. 1994. Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *PNAS*, 91: 9941-9945.

Engh, A. L., Siebert, E. R., Greenberg, D. A. & Holekamp, K. E. 2005. Patterns of alliance formation and postconflict aggression indicate spotted hyenas recognize third-party relationships. *Animal Behaviour*, 69: 209-217.

Farid Ahsan, M. & Reza Khan, M.A. 2006. Eco-ethology of the common langur *Semnopithecus entellus* (Dufresne) in Bangladesh. *University Journal of Zoology Rajshahi University*, 25: 3-10.

Fraser, O.N. & Bugnyar, T. 2011. Ravens reconcile after aggressive conflicts with valuable partners. *PLoS ONE*, 6: e18118.

Frère, C.H., Krützen, M., Mann, J., Connor, R.C., Bejder, L. & Sherwin, W.B. 2010. Social and genetic interactions drive fitness variation in a free-living dolphin population. *PNAS*, 107: 19949-19954.

Fromm, E. 1986. *Anatomía de la destructividad humana*. Siglo XXI, México.

Grüter, C. 2004. Conflict and postconflict behaviour in captive black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*). *Primates*, 45: 197-200.

Gumert, M.D. 2007. Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour*, 74: 1655-1667.

Hamilton, W.D. 1964a. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-16.

Hamilton, W.D. 1964b. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 17-52.

Helmerijk, C.K. 2011. Simple reactions to nearby neighbors and complex social behavior in primates, pp. 223-238. In: R. Menzel & J. Fischer (Eds.). *Animal thinking: contemporary issues in comparative cognition*. MIT Press, Cambridge, MA, USA.

Hinde, R. A. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11: 1-17.

Holt-Lunstad, J., Smith, T.B. & Layton, J.B. 2010. Social relationships and mortality risk: a meta-analytic review. *PLOS Medicine*, 7: e1000316.

Hohmann, G. & Fruth, B. 2000. Use and function of genital contacts among female baboons. *Animal Behaviour*, 60: 107-120.

Horiuchi, S. 2005. Affiliative relations among male Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*) within and outside a troop on Yakushima Island. *Primates*, 46: 191-197.

Hutchins, M. & Barash, D. P. 1976. Grooming in primates: Implications for its utilitarian functions. *Primates*, 17: 145-150.

Judge, P. G. 1991. Dyadic y triadic reconciliation in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *American Journal of Primatology*, 23: 225-237.

Kappeler, P.M. 1993. Reconciliation and post-conflict behaviour in ringtailed lemurs, *Lemur catta* and redfronted lemur, *Eulemur fulvus rufus*. *Animal Behaviour*, 45: 901-915.

Kappeler, P.M. 2000. Primate males: history and theory, pp. 3-7. In: P.M. Kappeler (Ed.). *Primate Males: causes and consequences of variation in group composition*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Kappeler, P. M. & van Schaik, C. P. 1992. Methodological and evolutionary aspects of reconciliation among primates. *Ethology*, 92: 51-69.

Koski, S.E., Koops, K. & Sterck, E.H.M. 2007. Reconciliation, relationship quality, and postconflict anxiety: testing the integrated hypothesis in captive chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 69: 158-172.

Koyama, N.F. 2001. The long-term effects of reconciliation in Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Ethology*, 107: 975-987.

Krause, J. & Ruxton, G.D. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press, UK.

Krebs, J.R. & Dawkins, R. 1984. Animal signals: mind-reading and manipulation, pp. 380-402. In: J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.). *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.

Kummer, H. 1967. Tripartite relations in hamadryas baboons, pp. 63-71. In: S.A. Altmann (Ed.). *Social communication among primates*. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Kummer, H. 1978. On the value of social relationships to nonhumans primates: a heuristic scheme. *Social Science Information*, 17: 687-705.

Kutsukake, N. & Castles, D.L. 2001. Reconciliation and variation in post-conflict stress in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): testing the integrated hypothesis. *Animal Cognition*, 4: 259-268.

Kutsukake, N. & Clutton-Brock, T.H. 2008. Do meerkats engage in conflict management following aggression? Reconciliation, submission and avoidance. *Animal Behaviour*, 75: 1441-1453.

Leca, J.B., Fornasieri, I. & Petit, O. 2002. Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology*, 23: 979-998.

Lin, T-J., Agoramoorthy, G., Huang, C-C. & Hsu, M.J. 2008. Effects of troop size on social relationships among male Formosan macaques, *Macaca cyclopis*. *Zoological Studies*, 47: 237-246.

Majolo, B. & Koyama, N. 2006. Seasonal effects on reconciliation in *Macaca fuscata yakui*. *International Journal of Primatology*, 27: 1383-1397.

Mallavarapu, S., Stoinski, T.S., Bloomsmith, M.A. & Maple, T.L. 2006. Postconflict behavior in captive western lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *American Journal of Primatology*, 68: 789-801.

Massen, J.J.M., Overduin-de Vries, A.M., de Vos-Rouweler, A.J.M., Spruijt, B.M., Doxiadis, G.G.M. & Sterck, E.H.M. 2012. Male mating tactics in captive Rhesus macaques (*Macaca mulatta*): the influence of dominance, markets, and relationship quality. *International Journal of Primatology*, 33: 75-92.

Matsumara, S. 1999. The evolution of “egalitarian” and “despotic” social systems among macaques. *Primates*, 40: 23-31.

Mayagoitia, L., Santillan-Doherty, A.M., López-Vergara, L. & Mondragón-Ceballos, R. 1993. Affiliation tactics prior to a period of competition in captive groups of stump-tail macaques. *Ethology, ecology & evolution*, 5: 436-446.

Maynard Smith, J. & Parker, G.A. 1976. The logic of asymmetric contest. *Animal Behaviour*, 24: 159-175.

McFarland, R. & Majolo, V. 2011. Grooming coercion and the post-conflict trading of social services in wild Barbary macaques. *PLOS ONE*, 6: e26893

Melnick, D.J. & Pearl, M.C. 1987. Cercopithecines in multimale groups: genetic diversity and population structure, pp. 121-134. In: B. Smuts, D. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds.). *Primate Societies*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Morris, D. 1969. *El Zoo Humano*. Plaza y Janes, Barcelona, España.

Newton, P.N. 1987. The social organization of forest hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology*, 8: 199-232.

Palagi, E., Antonacci, D. & Norscia, I. 2008. Peacemaking on treetops: first evidence of reconciliation from a wild prosimian (*Propithecus verreauxi*). *Animal Behaviour*, 76: 737-747.

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

Parker, G.A. & Rubenstein, D.I. 1981. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour*, 29: 221-240.

Patzelt, A., Pirow, R. & Fischer, J. 2009. Post-conflict affiliation in Barbary macaques is influenced by conflict characteristics and relationship quality, but does not diminish short-term renewed aggression. *Ethology*, 115: 658-670.

Peñate, L., Peláez, F. & Sánchez, S. 2009. Reconciliation in captive cotton-top tamarins (*Sanguinus oedipus*), a cooperative breeding primate. *American Journal of Primatology*, 71: 895-900.

Pereira, M.E., Schill, J.L. & Charles, E.P. 2000. Reconciliation in captive Guyanese squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *American Journal of Primatology*, 50: 159-67.

Petit, O. & Thierry, B. 1994. Reconciliation in a group of Guinea baboons, pp. 137-146. In: J.J. Roeder, B. Thierry, J.R. Anderson y N. Herrenschmidt (Eds.). *Current Primatology, Vol. II: Social Development, Learning and Behaviour*. Presses de l' Université Louis Pasteur, Strasbourg, Francia.

Petit, O., Abegg, C. & Thierry, B. 1997. A comparative study of aggression and conciliation in three cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *Macaca nigra*, *Papio papio*). *Behaviour*, 134: 415-432

Ren, R., Yan, K., Su, Y., Qi, H., Liang, B., Bao, W. & de Waal, F.B.M. 1991. The reconciliation behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellanae roxellanae*) in small breeding groups. *Primates*, 32: 321-327.

Richter, C., Mevis, L., Malaivijitnond, S., Schülke, O. & Ostner, J. 2009. Social relationships in free-ranging male *Macaca arctoides*. *International Journal of Primatology*, 30: 625-642.

Romero, T., Colmenares, F. & Aureli, F. 2009. Testing the function of reconciliation and third-party affiliation for aggressors in hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). *International Journal of Primatology*, 31: 60-69.

Rubinstein, D.I. & Wrangham, R.W. 1986. *Ecological aspects of social evolution. Birds and mammals*. Princeton University Press Princeton, NJ, USA.

Schino, G. 1998. Reconciliation in domestic goats. *Behaviour*, 135: 343-356.

Schino, G. 2000. Beyond the Primates: Expanding the Reconciliation Horizon, pp. 225-242. In: F. Aureli & F.B.M. de Waal (Eds.). *Natural Conflict Resolution*. University of California Press, Canada.

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

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

Schino, G., Rosati, L. & Aureli, F. 1998. Intragroup variation in conciliatory tendencies in captive Japanese macaques. *Behaviour*, 135: 897-912.

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

Schino, G., Rosati, L., Geminiani, S. & Aureli, F. 2007. Post-conflict anxiety in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): aggressor's and victim's perspectives. *Ethology*, 113: 1081-1088.

Schülke, O., Bhagavatula, J., Vigilant, L. & Ostner, J. 2010. Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Current Biology*, 20: 2207-2210.

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

Silk, J.B. 1997. The function of peaceful post-conflict contacts among primates. *Primates*, 38: 265-279.

Silk, J. B. 2002. The Form and Function of Reconciliation in Primates. *Annual Review of Anthropology*, 31: 21-44.

Silk, J.B. 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, 362: 539-559.

Silk, J.B., Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. 1996. The form and function of post-conflict interactions between female baboons. *Animal Behaviour*, 52: 259-268.

Silk, J.B., Alberts, S.C. & Altmann, J. 2003. Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, 302: 1231-1234.

Silk, J.B., Beehner, J.C., Bergman, T.J., Crockford, C., Engh, A.L., Moscovice, L.R., Wittig, R.M., Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. 2010. Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20: 1359-1361.

Sommer, V., Denham, A. & Little, K. 2002. Post-conflict behaviour in wild Indian langur monkeys: Avoidance of opponents but rarely affinity. *Animal Behaviour*, 63: 637-648.

Stewart, K. & Harcourt, A.H. 1987. Gorillas: Variation in Female Relationships, pp. 155-164. In: B. Smuts, D. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds.). *Primate Societies*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Sussman, R.W., Garber, P.A. & Cheverud, J.M. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology*, 128: 84-97.

Swedell, L. 1997. Patterns of Reconciliation Among Captive Gelada Baboons (*Theropithecus gelada*): A Brief Report. *Primates*, 38: 325-330.

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

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

Thierry, B. 2007. Unity in diversity: lessons from macaque societies. *Evolutionary Anthropology*, 16: 224-238.

Thierry, B. 2008. Primate socioecology, the lost dream of ecological determinism. *Evolutionary Anthropology*, 17: 93-96.

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.

Thierry, B., Aureli, F., Nunn, C.L., Petit, O., Abegg, C. & de Waal, F.B.M. 2008. A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour*, 75: 847-860.

Tiddi, B., Aureli, F., Polizzi di Sorrentino, E., Hanzon, C.H. & Schino, G. 2011. Grooming for tolerance? Two mechanisms of exchange in wild tufted capuchin monkeys. *Behavioural Ecology*, 22: 663-669.

Trivers, R. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46: 35-57.

Veenema, H.C., Das, M. & Aureli, F. 1994. Methodological improvements in the study of reconciliation. *Behavioral Processes*, 31: 29-38.

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: 1138-1149.

Verbeek, P. & de Waal, F.B.M. 1997. Postconflict behavior in captive brown capuchins in the presence and absence of attractive food. *International Journal of Primatology*, 18: 703-725.

Wahaj, S.A., Guse, K.R. & Holekamp, K.E. 2001. Reconciliation in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Ethology*, 107: 1057-1074.

Watts, D.P. 1995. Post-conflict social events in wild mountain gorillas (*Mammalia, Hominoidea*). I. Social Interactions between Opponents. *Ethology*, 100: 139-157.

Watts, D.P. 2006. Conflict resolution in chimpanzees and the valuable-relationships hypothesis. *International Journal of Primatology*, 27: 1337-1364.

Weaver, A. 2003. Conflict and reconciliation in captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Marine Mammal Science*, 19: 836-846.

Westlund, K., Ljungberg, T., Borefelt, U. & Abrahamsson, C. 2000. Post-conflict affiliation in common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*). *American Journal of Primatology*, 52: 31-46.

Wittig, R.M., Crockford, C., Lehmann, J., Whitten, P.L., Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. 2008. Focused grooming networks and stress alleviation in wild female baboons. *Hormones and Behavior*, 54: 170-177.

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

Yee, J.R., Cavigelli, S.A., Delgado, B. & McClintock, M.K. 2008. Reciprocal affiliation among adolescent rats during a mild group stressor predicts mammary tumors and lifespan. *Psychosomatic Medicine*, 70: 1050-1059.

York, A. & Rowell, T.E. 1988. Reconciliation following aggression in patas monkeys, *Erythrocebus patas*. *Animal Behaviour*, 36: 502-509.

Zamma, K. 2002. Grooming site preferences determined by lice Infection among Japanese macaques in Arashiyama. *Primates*, 43: 41-49.