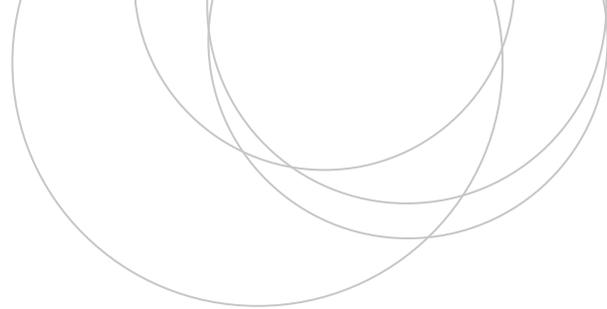




Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

ZIENTZIA
ETA TEKNOLOGIA
FAKULTATEA
FACULTAD
DE CIENCIA
Y TECNOLOGÍA



Trabajo Fin de Grado
Grado en Biología

AGRESIVIDAD Y ESTRATEGIAS DE RESOLUCIÓN DE CONFLICTOS EN EL CHIMPANCÉ COMÚN (*Pan troglodytes*) Y EN EL BONOBO (*Pan paniscus*)

Autora:

ANA MAX RUIZ

Directoras:

ESTHER MATILDE REBATO OCHOA

ALINE JELENKOVIC MORENO

© 2022, Ana Max Ruiz

Leioa, 22 de JUNIO de 2022

ÍNDICE	pg.
Resumen.....	1
Abstract.....	2
1. INTRODUCCIÓN	
1.1. Sobre el linaje del género Pan: <i>Pan troglodytes</i> (chimpancé) y <i>Pan paniscus</i> (bonobo)	4
1.2. Similitudes y diferencias entre el chimpancé común y los bonobos.....	5
2. HIPÓTESIS, OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN DEL TRABAJO	7
3. METODOLOGÍA	8
4. RESULTADOS	9
5. DISCUSIÓN.....	13
5.1. Agresividad en primates y sus causas	
5.1.1. <i>Modelo relacional de la agresión</i>	14
5.1.2. <i>Causas de los conflictos</i>	15
5.2. Conductas sociales y agresividad en chimpancés y bonobos	
5.2.1. <i>Dominancia y agresividad</i>	16
5.2.2. <i>Alimentación y agresividad</i>	17
5.2.3. <i>Apareamiento y agresividad</i>	17
5.3. Estrategias de resolución de conflictos	
5.3.1. <i>Hipótesis de la dispersión o centrífuga</i>	19
5.3.2. <i>Hipótesis de la reunión o centrípeta</i>	
i. <i>Reconciliación</i>	19
ii. <i>Tolerancia</i>	20
6. Conclusiones	21
7. Bibliografía	22

Resumen

El estudio del comportamiento de los primates más próximos a los humanos ha sido siempre de gran interés en bioantropología y ciencias relacionadas, ya que, entre otras razones, permite hacer deducciones sobre nuestras propias conductas y profundizar en el conocimiento de nuestra naturaleza. Los chimpancés (*Pan troglodytes*) y los bonobos (*Pan paniscus*), aunque muy cercanos filogenéticamente a *Homo sapiens*, se alejan bastante de nuestra especie a nivel morfológico y etológico, debido a factores ligados a su biología, su comportamiento trófico, sus conductas territoriales, y su comportamiento sexual y social, entre otros. Sin embargo, también existen diferencias de conducta entre ambas especies primates de forma que, los chimpancés, especialmente los machos, tienden a mostrar comportamientos agresivos entre los que se incluyen el infanticidio, los asesinatos y las agresiones físicas, mientras que los bonobos muestran conductas más tolerantes, relajadas y cooperativas. El objetivo del presente trabajo ha sido comparar diversas conductas relacionadas con la agresividad y la posterior resolución de conflictos en ambas especies del género *Pan*. Los resultados muestran que hay notables diferencias tanto en los patrones de dominancia, en las pautas de apareamiento y en la obtención de alimentos, como en la forma de resolver los conflictos. Los chimpancés tienden a solucionar los enfrentamientos mediante el acercamiento y la reconciliación, mientras que los bonobos optan por evitar las disputas mediante conductas tolerantes y, en su caso, resolverlas mediante una mayor frecuencia de acicalamiento (*grooming*), o los frecuentes contactos sexuales.

Palabras clave: *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, chimpancé, bonobo, comportamiento, conflicto, agresión, tolerancia, reconciliación, resolución de conflictos

Abstract

The study of the behaviour of the primates closest to humans has always been of great interest in bioanthropology and related sciences, since among other reasons, it allows us to make deductions about our own behaviours and to deepen our knowledge of our nature. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) and bonobos (*Pan paniscus*), although phylogenetically very close to *Homo sapiens*, are quite different from our species at a morphological and ethological level, due to factors linked to their biology, their trophic behaviour, their territorial behaviours, and their sexual and social behaviour, among others. However, there are also behavioural differences between the two primate species in such a way that chimpanzees, especially males, tend to show aggressive behaviours including infanticide, murder and physical aggression, while bonobos show more tolerant, relaxed and cooperative behaviours. The aim of the present study was to compare various behaviours related to aggression and subsequent conflict resolution in both species of the genus *Pan*. The results show that there are notable differences in dominance patterns, mating patterns and the obtaining of food, as well as in the way of resolving conflicts. Chimpanzees tend to resolve confrontations through rapprochement and reconciliation, while bonobos choose to avoid disputes through tolerant behaviour and, if necessary, resolve them through more frequent grooming or frequent sexual contact.

Key words: *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, chimpanzee, bonobo, behaviour, conflict, aggression, tolerance, reconciliation, conflict resolution

1. INTRODUCCIÓN

Son diversos los animales (mamíferos, aves e insectos) que viven en grupos creando complejas estructuras y jerarquías sociales (entre los mamíferos puede señalarse a los lobos y perros, a los leones, elefantes, suricatas, y diversos mamíferos marinos, entre otros), siendo esta una característica especialmente común en los primates no-humanos – sobre todo en los monos del viejo mundo (monkeys) y en los simios (apes) –, además de en los humanos, que muestran complejos niveles de organización social. Puede decirse que los primates son sociales por naturaleza, aunque las comunidades en las que viven, su estructura demográfica (tamaño del grupo, proporción según el sexo y la edad, grados de parentesco, etc.), y los comportamientos que se generan son muy variables entre las diferentes especies (Llorente Espino, 2019). La vida en grupos sociales de los primates tiene sus ventajas, como por ejemplo una mayor seguridad ante los depredadores, la protección del territorio y la de sus integrantes (incluida la evitación del infanticidio), así como la defensa conjunta de alimentos valiosos y nutritivos, siempre que estos estén agrupados en el tiempo y en el espacio, y que haya suficientes como para cubrir las necesidades de todos los individuos que forman el grupo. Sin embargo, esta forma de vida también genera conflictos entre los miembros del grupo, siendo la competencia por los recursos limitantes (alimentos) y el acceso a las parejas reproductoras el desencadenante principal de las disputas y peleas entre los individuos de un mismo grupo (Nolte & Call, 2021); como consecuencia de dicha competencia intragrupal, se produce en ocasiones una disminución en la tasa reproductiva (Zaragoza, 1999), ya que el individuo “ganador” del conflicto aumenta su *fitness* respecto a los que mueren o salen heridos.

No obstante, parece que la vida en sociedad de los primates y todo lo que ello implica: a) **diferentes estructuras sociales**: desde grupos simples a complejos; b) **variadas dinámicas sociales**: prosocialidad, altruismo, cooperación y reciprocidad; c) **conflictos sociales**: competencia, agresión y conciliación (Llorente Espino, 2019), ha sido favorecida por la selección natural, ya que existen mecanismos para superar los efectos perjudiciales de los conflictos (Silk, 2002). Así, cabe destacar que los llamados “conflictos sociales” no son necesariamente acontecimientos negativos para el grupo. Tal y como planteó de Waal (1993), existen dos hipótesis sobre lo que puede ocurrir entre dos individuos tras un conflicto, siendo una de ellas “desfavorable”, (1) **hipótesis de la dispersión o centrífuga**, y la otra totalmente contraria o “favorable”, (2) **hipótesis de la reunión o centrípeta**. La primera implica que los individuos se alejen entre sí después del conflicto (normalmente una agresión), es decir, que tenderán a evitarse y a no coincidir, lo que disminuirá la probabilidad de un nuevo conflicto. La segunda considera que los individuos optarán por atenuar los efectos del conflicto mediante el acercamiento y comportamientos de “pacificación”.

De entre las conductas sociales de los primates, las relacionadas con los comportamientos agresivos, los conflictos sociales y las formas de resolverlos han sido unas de las más estudiadas, sobre todo en los primates superiores (monkeys y apes), en particular en los más cercanos filogenéticamente a nuestra especie, como las dos especies del género Pan (*P. troglodytes* y *P. paniscus*). Parte del interés de estos estudios radica en que permiten hacer deducciones sobre nuestro comportamiento en el pasado y el de nuestros ancestros, y nos permite conocer aspectos convergentes de algunos de nuestros comportamientos actuales y los de los primates, así como profundizar en el origen de los mismos.

1.1. Sobre el linaje del género Pan: *Pan troglodytes* (chimpancé) y *Pan paniscus* (bonobo)

El linaje de los Pan se separó de los humanos hace aproximadamente 6 millones de años, convirtiéndose así en nuestros parientes vivos más cercanos (Gruber & Clay, 2016). Las especies que forman este linaje son el chimpancé común (*Pan troglodytes*) y el bonobo (*Pan paniscus*). A su vez, ambas especies se diferenciaron hace aproximadamente 1,7 millones de años cuando los ancestros de los bonobos actuales quedaron aislados al sur del río Congo. Este río es el límite geográfico que a día de hoy mantiene a ambas especies separadas en África (Kovalaskas et al., 2021). Los chimpancés habitan múltiples lugares a lo largo de África ecuatorial mientras que los bonobos, siendo un número de individuos mucho menor, solo se encuentran en el Congo (Stumpf, 2017) (**Figura 1**).

En muchos contextos en los que se estudian conjuntamente el flujo genético y la divergencia de los primates, las poblaciones investigadas son simpátricas o parapátricas. En el caso de los chimpancés, las fronteras entre poblaciones son principalmente grandes ríos y es posible, dado que los chimpancés son malos nadadores (Angus, 1971 citado por Hey, 2010) y a pesar de sus geografías adyacentes, que las poblaciones de chimpancés hayan divergido como poblaciones esencialmente alopátricas. Sin embargo, diversos estudios han demostrado recientemente que el flujo de genes se produjo desde de los bonobos hacia los ancestros de los chimpancés centrales y orientales hace unos 200.000-550.000 años, y que hubo un contacto aún más reciente (después de los 200.000 años), de forma que los bonobos contribuyeron con al menos un 1% a los genomas de los chimpancés centrales (de Manuel et al., 2016). Las diferencias taxonómicas entre ambas especies se basan en datos tanto morfológicos como genéticos (Hey, 2010).

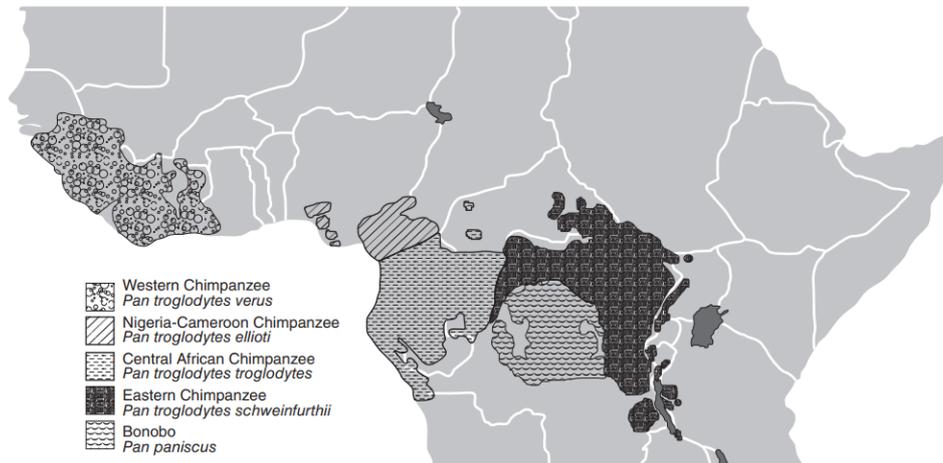


Figura 1. Mapa de África ecuatorial que muestra la distribución actual de las dos especies del género *Pan* (se incluyen también las cuatro subespecies de chimpancés y bonobos) (Stumpf, 2017).

1.2. Similitudes y diferencias entre el chimpancé común y los bonobos

Tal y como indica Stumpf (2017), ambas especies han sido objeto de numerosos estudios debido a que, a pesar de su proximidad filogenética, presentan notables diferencias morfológicas, genéticas y, sobre todo, de comportamiento. En cuanto a sus semejanzas, tanto los bonobos – reconocidos como especie independiente de la de los chimpancés en 1929 – como los chimpancés poseen adaptaciones parecidas para la escalada, la vida en los árboles y la locomoción. Las dos son especies diurnas, con comunidades multimacho/multiembra y filopatria masculina. Además, utilizan los árboles para alimentarse y el suelo para desplazarse. Sin embargo, a pesar de estas similitudes, muestran numerosas diferencias (evidentemente de tipo biológico/genético, puesto que son especies distintas), algunas de ellas fácilmente reconocibles como son i) las morfológicas y ii) las etológicas.

i) **A nivel morfológico** los bonobos (**Figura 2**) muestran un aspecto más grácil tanto a nivel corporal – incluida la pilosidad – como facial (por ejemplo, no tienen grandes “torus supraorbitarios” como el chimpancé y sus frentes son más amplias), rostros muy oscuros, de color negro (los chimpancés tienen una pigmentación más variada), orejas más pequeñas y extremidades inferiores más alargadas, que les permiten adoptar la postura bípeda para los desplazamientos de forma mucho más frecuente que los chimpancés. Además, las mamas de las hembras son más prominentes que las de las chimpancés. A veces se ha pensado que esta mayor gracilidad de los bonobos, así como algunas de sus pautas de comportamiento, los acercaban más a los humanos; sin embargo, algunos estudios de anatomía comparada, por ejemplo sobre el músculo risorio, cuya contracción nos permite sonreír, no está presente en los bonobos, pero sí en gorilas y chimpancés (Diogo, 2018) (**Figura 3**).



Figura 2. Bonobo (*Pan paniscus*).
(Fotografía de: United States Agency for International Development, 2005).



Figura 3. Chimpancé (*Pan troglodytes*).
(Fotografía de: Zwowe, 2007).

ii) **A nivel etológico** ambas especies muestran bastantes diferencias. Numerosos estudios confirman el uso de herramientas en los chimpancés, quienes además cazan todo tipo de monos de forma habitual, mientras que esto es algo muy raro y puntual en las comunidades de bonobos. También existen diferencias en las relaciones de dominancia, siendo las hembras las dominantes o codominantes con los machos en los bonobos (Kano, 1992 citado por Stumpf, 2017) y los machos en los chimpancés. Otras diferencias observadas se refieren al tamaño y composición de los grupos (suelen ser mayores y menos variables en los bonobos), a los comportamientos sexuales, la prevalencia del infanticidio y las agresiones inter e intracomunitarias (Stumpf, 2017). Por lo general, los bonobos adultos tienden a mostrar una serie de características juveniles como jugar y elevados niveles de comportamientos socio-sexuales, así como una mayor tolerancia para las tareas cognitivas, de cooperación o de resolución de conflictos. Los chimpancés, en cambio, son socialmente más independientes y tienen un desarrollo sexual más tardío (Gruber & Clay, 2016).

Puede decirse que los chimpances han sido caracterizados por sus frecuentes “guerras intercomunitarias”, su carnivorismo frecuente, por practicar infanticidios, su canibalismo, por la búsqueda de estatus por parte de los machos y su dominancia sobre las hembras. Los bonobos en cambio, han sido descritos como “apes o simios tolerantes”, caracterizados por el reparto de poder entre las hembras, ausencia o evitación de agresiones inter e intracomunitarias, y un comportamiento sexual con finalidad no únicamente reproductiva (Stanford, 1998).

El tema central de este trabajo es el comportamiento social relacionado con la agresividad, sus desencadenantes y las estrategias que emplean ambas especies primates para la resolución de conflictos.

2. HIPÓTESIS, OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN DEL TRABAJO

En base a los conocimientos que desde diversas disciplinas se tienen sobre ambas especies de primates africanos, nuestra **hipótesis** es que los factores ecológicos, biológicos y genéticos que las caracterizan juegan un papel importante en sus comportamientos a nivel de agresividad, así como en la resolución social de los conflictos generados. Además, y como se ha señalado en párrafos anteriores, tendremos en cuenta que las diferencias etológicas más llamativas entre ambas especies se refieren a que los chimpancés se comportan de forma agresiva tanto con los congéneres desconocidos como con los individuos de su propio grupo, mientras que los bonobos muestran habitualmente una gran tolerancia inter e intragrupal (Lee et al., 2019).

Con el fin de comprobar la hipótesis, el **objetivo general** de este trabajo ha sido realizar una comparación de diversas conductas relacionadas con la agresividad (dominancia, alimentación y apareamiento) y la posterior resolución de conflictos entre el *P. troglodytes* y el *P. paniscus*. Además, se ha tratado de analizar y discutir estos comportamientos a la luz de la biología y comprobar si existen patrones diferenciales (es decir, variabilidad) en este tipo de conductas, no sólo en función de la especie, sino del sexo de los individuos, así como definir los distintos factores que las desencadenan.

Los **objetivos específicos** del trabajo han sido los siguientes:

1. Analizar los diversos desencadenantes (causas) que conducen hacia conductas agresivas en cada una de las especies del género Pan y analizar el llamado modelo relacional de agresividad.
2. Describir las relaciones existentes entre las conductas agresivas y los patrones de dominancia, la competencia por los recursos (alimentación) y el acceso a la reproducción (apareamiento).
3. Conocer los distintos tipos de respuesta (estrategias) para la resolución de los conflictos sociales en ambas especies de primates y las hipótesis que existen al respecto.

Los estudios de las conductas y estrategias que usan los primates para resolver conflictos sociales son parte de la ciencia etológica, que trata del estudio científico del comportamiento humano y animal. En el caso de los primates en general, su conocimiento es de gran importancia para poder extrapolar (siempre con mucha precaución) resultados a las poblaciones humanas del pasado e incluso a las actuales, tal y como ya se ha señalado. Debido a la estrecha relación genética con los humanos, tanto *Pan troglodytes* como *Pan paniscus*, concretamente, representan modelos vivos ideales para reconstruir nuestro último ancestro común o “*Last Common Ancestor*” (LCA) e identificar algunos rasgos que nos caracterizan como humanos. La comparación de las similitudes y diferencias de estas especies, por tanto, **es esencial para construir modelos de evolución humana** (Gruber & Clay, 2016).

3. METODOLOGÍA

Para alcanzar los objetivos propuestos, este trabajo se ha basado en distintas fuentes bibliográficas (artículos de investigación, de divulgación y textos científicos) que recogen estudios de autores de distintas disciplinas (por ejemplo, bioantropología, etología, primatología y zoología) sobre el comportamiento primate, en particular de las dos especies de grandes simios africanos que aquí se consideran, tanto en estado salvaje como en cautividad.

Para ello se ha llevado a cabo una **revisión bibliográfica sistemática** utilizando la base de datos Google Scholar, ya que es la base en la que más resultados se han obtenido. La búsqueda de los artículos incluyó los siguientes términos: *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, **chimpanzee**, **bonobo**, **conflict**, **agresion**, **tolerance**, **reconciliation**, **resolución de conflictos**. Y dicha búsqueda se llevó a cabo realizando dos combinaciones de palabras: por un lado, los nombres científicos y comunes de las especies junto con “conflict”, “agresion”, “tolerance” y “reconciliation”; por otro lado, se buscaron los nombres comunes de las especies junto con “resolución de conflictos”.

Los artículos resultantes de las búsquedas se seleccionaron tras la aplicación de varios filtros (especificados en la **figura 4**) y considerar que sus títulos y/o resúmenes encajaban en el contexto de la búsqueda inicial. El diagrama de flujo, que representa cómo se realizó la búsqueda bibliográfica inicial que llevó a los 10 artículos principales en los que se basa este trabajo, puede verse en la **figura 4**.

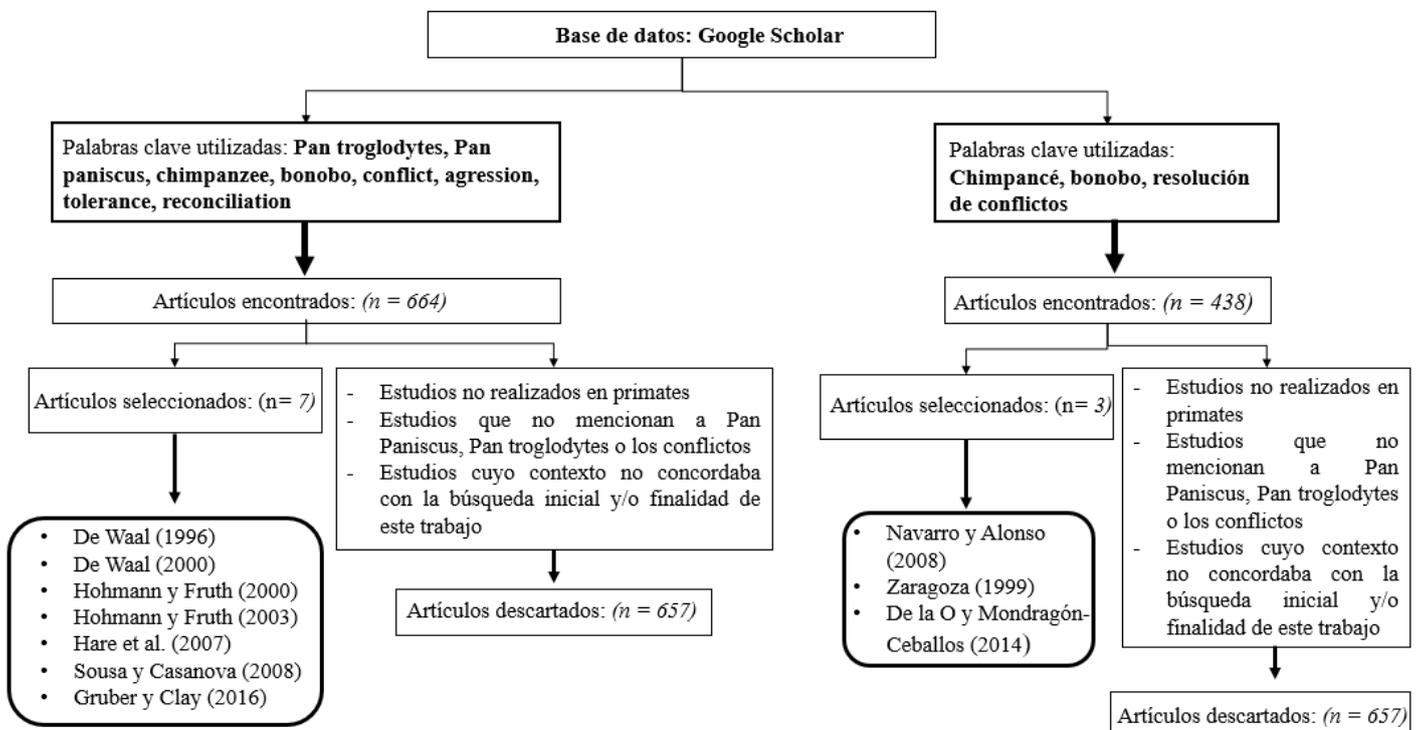


Figura 4. Diagrama de flujo de la búsqueda bibliográfica principal

4. RESULTADOS

Los resultados de este trabajo de revisión han sido obtenidos mediante 10 artículos que analizan, entre otros aspectos, la agresividad, los conflictos y las conductas más comunes de los primates en general, y del chimpancé (*Pan troglodytes*) y el bonobo (*Pan paniscus*) en particular. Uno de los artículos utilizados ha sido el ya clásico de de Waal (1996), biólogo holandés y reconocido especialista en etología, psicología y primatología, en el que se aborda el conflicto como una negociación y se explica detalladamente el “modelo relacional de la agresión”, un modelo sobre las consecuencias o vías que toman los primates tras un conflicto. Este modelo es explicado también en el trabajo de de la O & Mondragón-Ceballos (2014), donde se abordan los conflictos sociales y la resolución de éstos en los primates. Respecto a Gruber & Clay (2016), se trata de una revisión en la que comparan diferentes comportamientos de *Pan troglodytes* y *Pan paniscus*. También se ha utilizado el artículo de Navarro & Alonso (2008), donde se realiza un estudio exhaustivo de los bonobos, sus conductas más comunes y las soluciones que encuentran para resolver los conflictos. En Sousa & Casanova (2008) se analizan los comportamientos agresivos de los apes (simios) en general, y se comparan diferentes especies, entre ellas *Pan troglodytes* y *Pan paniscus*.

En cuanto a los artículos de de Waal (2000) y Hare et al. (2007), ambos son estudios realizados con chimpancés y bonobos en cautividad que analizan el comportamiento tras un conflicto y la cooperación primate mediante el hecho de compartir comida, respectivamente. Por último, se han utilizado los artículos de Hohmann & Fruth de 2000 y 2003, dos estudios realizados con bonobos en libertad, en los que se analizan el uso y las funciones de los contactos genitales y las agresiones intra e intersexuales en el contexto del apareamiento.

La **figura 5** muestra el modelo relacional de la agresión descrito por de Waal (1996). En ella se indican las distintas soluciones que dan los primates a los conflictos: la tolerancia, la agresión y la evitación. También muestra la posibilidad de una reconciliación según los intereses de los implicados.

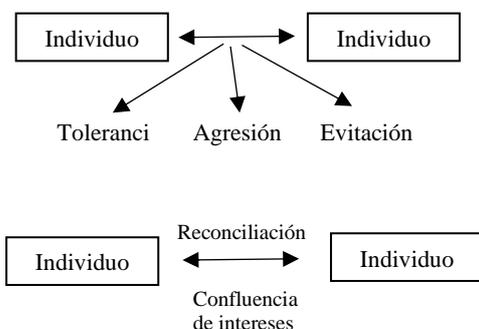


Figura 5. Modelo relacional de la agresión. Modificado de de Waal, (1996) y de de la O & Mondragón-Ceballos (2014).

A pesar de ser dos especies muy cercanas filogenéticamente, los chimpancés (*Pan troglodytes*) y bonobos (*Pan paniscus*) tienen grandes diferencias en sus patrones de comportamiento. La **tabla 1** muestra una comparación de los patrones sociales y de comportamiento entre dos subespecies de chimpancé y los bonobos. Por un lado, se muestra el tamaño relativo de las tres comunidades primates, que son más grandes y con un mayor número de hembras en los bonobos respecto a los chimpancés, siendo el sexo dominante en estos últimos los machos (M), que muestran además fuertes vínculos sociales; en los bonobos los vínculos son más estrechos entre las hembras (H) y no hay una dominancia tan clara según el sexo (en su caso, serían las hembras). Respecto a los comportamientos relacionados con la agresividad (como la frecuencia de agresiones físicas, el asesinato intergrupar y el infanticidio) son bastante más habituales en los chimpancés, y más numerosos aún los ejercidos por los machos (M). En cuanto a la frecuencia de comportamientos socio-sexuales, esta conducta es significativamente más común en el caso de los bonobos.

Tabla 1. Comparación de las diferencias de comportamiento más destacables en bonobos y chimpancés. Modificada de Gruber & Clay (2016).

Comportamiento	Sexo	Especies y subespecies del género <i>Pan</i>		
		<i>P. troglodytes schweinfurthii</i>	<i>P. troglodytes verus</i>	<i>P. paniscus</i>
Vínculos sociales	M-M	++++	++++	+
	H-H	++	+++	++++
	M-H	++	+++	++++
Composición de grupo		MMM	MMH	HHM
Tamaño relativo del grupo (% del tamaño total del grupo)		9-30	12-20	27-51
Sexo dominante		M	MH	HM
Caza		++++	++++	+++
Consumidores primarios de carne		M	MH	H
Uso de herramientas		+++,++++	++++	+
Frecuencia y riesgo de agresiones físicas graves	M-M	+++++,++++	+++++,+++++	+++,++
	H-H	++,++	++,++	++,+
	H-M	+,+	+,+	++,+
	M-H	+++++,++++	+++++,++++	+,+
Asesinato intergrupar		+++	+	X
Edad de dispersión de las hembras (años)		11-13	11	6-10
Edad del primer hinchamiento genital (años)		10,8	8,5	8,2
Intervalo entre partos (años)		5.2-6.6	5,3-5,8	4,8
Amenorrea postparto (años)		4,1	2,0	1,0
Frecuencia de agresiones durante el estado de máximo hinchamiento genital de las hembras	M-M	++++	++++	+++
	H-H	+++	+++	++
	M-H	+	+	+
	H-M	+	+	+
Infanticidio		+++	+	?/X
Frecuencia de comportamiento socio-sexual	M-M	++	++	+++
	H-H	++	++	++++
	M-H	++	++	+++

++++: fuerte o muy frecuente; +++: moderado o frecuente; ++: débil o infrecuente; +: muy débil o raro; X: ausente; M: macho; H: hembra

En un estudio reciente realizado por Leveda et al. (2021) se demuestra mediante marcadores de conducta (la agresión) y fisiológicos (niveles de cortisol urinario), que los encuentros intergrupales de las comunidades de bonobos son prolongados y que las agresiones letales no tienen lugar. Además, las interacciones competitivas entre los grupos no ocurren únicamente ante la ausencia de alimento o ante la presencia de parejas. Sin embargo, pueden surgir conflictos entre los grupos con el fin de establecer y ejercer dominancia sobre otros grupos o sobre individuos concretos, lo que mejoraría el acceso futuro a alimento y a parejas. A pesar de que los resultados de reactividad fisiológica (los niveles de cortisol) son similares en bonobos y chimpances, las interacciones entre grupos son menos variadas y menos pacíficas en estos últimos.

Hohmann & Fruth (2000) realizaron un estudio con bonobos en libertad donde se analizaron los contactos genitales entre ellos. Los resultados indicaron que la mayoría de contactos se producían de forma independiente en los encuentros agonísticos (en etología se denomina comportamiento agonístico al *comportamiento social relacionado con la lucha o rivalidad*) y no como consecuencia de un postconflicto. También se reveló una reducción del comportamiento agresivo como consecuencia de los contactos genitales. Esta conclusión ha sido obtenida tras evidenciar casos en los que los solicitantes mostraban rabietas y agresiones dirigidas a terceros individuos cuando sus objetivos ignoraban una presentación ventral (solicitud de encuentro socio-sexual).

Otro estudio realizado por los mismos autores (Hohmann & Fruth, 2003) con bonobos en libertad, ha evidenciado la existencia de una relación entre las agresiones y el apareamiento. La **tabla 2** muestra un resumen de las predicciones y resultados de dicho estudio. En ella se describe cada una de las predicciones relacionadas con las agresiones (agresor-objetivo) para todas las combinaciones de sexos posibles.

El estudio concluye a partir de los resultados obtenidos que aproximadamente el 25% de todos los casos de agresión entre machos (M-M) y entre hembras (H-H), cumple el criterio de relación temporal entre la agresión y el apareamiento. Además, la tabla demuestra predicciones como que cuanto mayor es el número de machos mayor es la tasa de agresividad o que el acoso por parte de los machos aumenta con el número de hembras en celo. Sin embargo, también se indica que otras predicciones, como que seguido de la agresión a un objetivo se da el apareamiento o que la agresión del macho disminuye con el número de hembras, no han sido apoyadas por los resultados del estudio. Otras predicciones (marcadas en la tabla con *) no han podido ser comprobadas debido a la falta de significación estadística en los resultados.

Tabla 2. Resumen de las predicciones y resultados del estudio de Hohmann & Fruth (2003).
Modificada de Hohmann & Fruth (2003).

Agresor-Objetivo	Predicción	R.
Macho-Macho	P-1 Relación temporal entre la agresión y el apareamiento	+
	P-2 Tasa de apareamiento del agresor > tasa de apareamiento del objetivo	+
	P-3 La agresividad aumenta con el número de machos	+
Hembra-Hembra	P-1 La agresión de la hembra perturba el apareamiento o los intentos de apareamiento	+
	P-2 El acoso está inversamente relacionado con el número de machos	-
	P-3 Tasa de apareamiento del agresor > tasa de apareamiento del objetivo	+
	P-4 El acoso aumenta con el número de hembras en celo	+
	P-5 Los agresores se aparean con la pareja del objetivo	*
Macho-Hembra	P-1 A la agresión le sigue el apareamiento con el objetivo	-
	P-2 Las hembras en celo son los objetivos preferidos de la agresión masculina	+
	P-3 Las hembras jóvenes son el objetivo preferido de la agresión masculina	+
	P-4 Los machos no dirigen la agresión contra sus compañeras	*
	P-5 La agresión del macho disminuye con el número de hembras	-
Hembra-Macho	P-1 La agresión de la hembra sigue a los intentos de apareamiento del objetivo	-
	P-2 Las hembras no cargan contra los machos de la asociación	*

R: resultado; +: apoyo a la predicción; -: no apoyo a la predicción; *: No son resultados significativos

La **tabla 3** muestra los datos sobre la distribución de la agresión intra e intersexual en los bonobos (Lomako) y en dos poblaciones de chimpancés (Gombe y Kanyawara). En las tres poblaciones fueron los machos los responsables de una gran proporción de las interacciones agresivas. Además, la tasa de agresión macho-macho de los bonobos fue similar a la de los chimpancés de Kanyawara. Las agresiones entre hembras fueron frecuentes en Lomako (bonobo) y en Gombe (chimpancé), pero no en Kanyawara (chimpancé). Respecto a la agresión intersexual, se observaron tendencias opuestas.

Tabla 3. Distribución y frecuencia relativa de las agresiones intrasexuales e intersexuales de los bonobos en Lomako y de los chimpancés en Gombe y Kanyawara. Modificada de Hohmann & Fruth (2003).

Agresor: Objetivo	Lomako	Gombe	Kanyawara
m:m	38%	34%	49%
f:f	23%	33%	0%
m:f	11%	48%	24%
f:m	26%	4%	12%

m: macho; f: hembra

En 1993, de Waal planteó dos hipótesis sobre lo que puede ocurrir tras un conflicto entre primates: 1) la denominada “**hipótesis de dispersión o centrífuga**”, que tiende a la evitación por parte de los individuos implicados en el conflicto y 2) “**la hipótesis de reunión o centrípeta**”, que puede desencadenar un comportamiento de reconciliación (mediante conductas de acercamiento) o de

tolerancia (mediante conductas de cooperación). La **figura 6** (de Waal, 2000), muestra un estudio realizado a finales de los años 80 (de Waal, 1988), mediante el seguimiento a los participantes de una pelea en un zoo. Si bien no se trata de las dos especies objeto de estudio en el presente trabajo, sino de una especie de macaco, ilustra muy bien la hipótesis de reunión o centrípeta. Así, se observa un aumento significativo en el contacto corporal entre antiguas parejas de adversarios durante el postconflicto (PC), en comparación con las observaciones en el grupo control (MC).

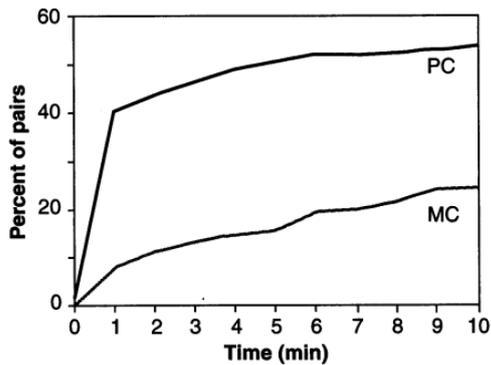


Figura 6. PC: Post Conflicto; MC: Control. El gráfico muestra el porcentaje acumulativo de parejas de oponentes que buscan un contacto amistoso durante un periodo de 10 minutos después de 60 incidentes espontáneos de agresión en un grupo de *Macaca arctoides* (de Waal, 1988), citado en de Waal, 2000).

Por último, un estudio relacionado con la cooperación primate realizado por Hare et al. (2007), muestra un ensayo en el que se alimentaron conjuntamente diez parejas de bonobos y 16 parejas de chimpancés con el fin de observar los comportamientos tolerantes y sociales (incluidos los altruistas, como el hecho de compartir los alimentos y sus contrarios, los egoistas, como las agresiones) por parte de ambas especies. La **figura 7** muestra el resultado de dicho estudio, en el que se observa una diferencia significativa entre ambas especies, siendo los bonobos los que muestran mayores comportamientos de cooperación, así como de juego y de tipo socio-sexual (es decir, no con finalidad reproductiva).

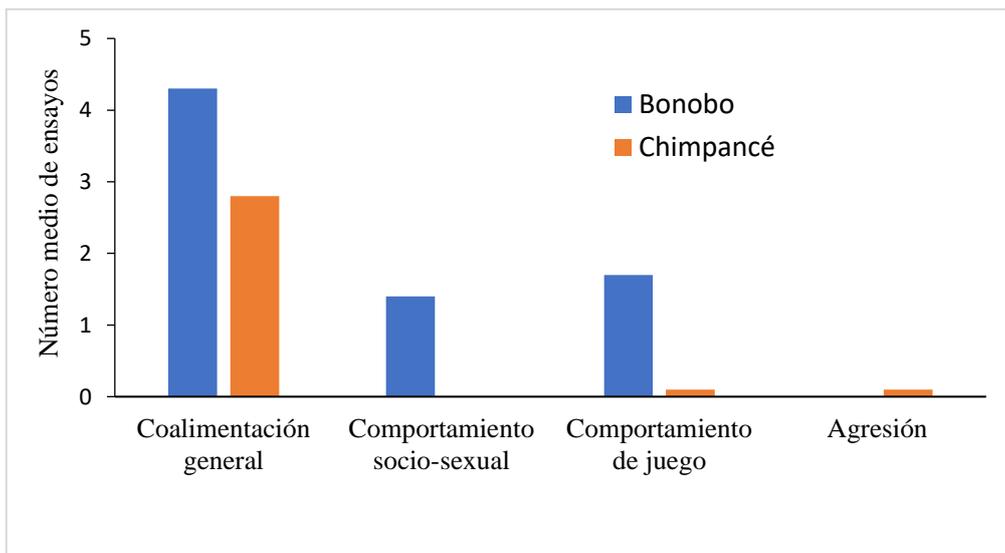


Figura 7. Número medio de ensayos en los que diez parejas de bonobos y 16 parejas de chimpancés se alimentaron conjuntamente y tuvieron un comportamiento socio-sexual, de juego y agresivo en la prueba de alimentación conjunta. (Modificado de Hare et al., 2007).

5. DISCUSIÓN

5.1. Agresividad en primates y sus causas

5.1.1. Modelo relacional de la agresión

La agresividad, definida por Hinde & Groebel (1989) como “*el comportamiento dirigido a causar un daño físico a otro individuo*” es un comportamiento natural de todos los seres vivos. Sin embargo, cuando se habla de conflictos entre primates es común su asociación directa con las agresiones que, como se ha señalado anteriormente, son sólo una parte de la vida en sociedad. Es decir, un conflicto no conduce o implica siempre una agresión. A partir de los años setenta los estudios sobre etología – *rama de la biología que estudia el comportamiento animal* – comenzaron a describir la agresividad como un fenómeno social, y no como una conducta antisocial como se había hecho hasta el momento (de la O & Mondragón-Ceballos, 2014). Debido a esta forma de considerarla, muchos especialistas se sumaron a lo que podría llamarse un “modelo individual de agresión”, en el cual la agresividad se trata de una expresión individual en la que las relaciones sociales no ocupan lugar (ver de Waal, 1996).

Sin embargo, fué de Waal (1996) el que postuló el “modelo relacional de la agresión” (ver **Figura 5**), donde la agresividad no es más que una entre las muchas posibles resoluciones que dan los primates a los conflictos y disputas. Según este modelo, tanto las agresiones como los conflictos pueden ocurrir sin que se den necesariamente ambos a la vez. Por un lado, la violencia – uso de fuerza o intensidad física – puede deberse a una motivación agresiva, pero también puede ocurrir como una acción intrínsecamente gratificante para ambos individuos (Sousa & Casanova, 2008). Por otro lado, un conflicto o competición entre primates puede darse sin que ocurra una agresión (Walters & Seyfarth, 1987 citado por Sousa & Casanova, 2008). De hecho, hay autores como Hinde & Groebel (1989) que hacen una distinción entre conflicto, resolución de conflicto, agresión, ataque, violencia, competencia e incluso guerra.

El modelo relacional se diferencia del llamado modelo individual en que el primero se centra en la forma en que el comportamiento agresivo funciona dentro de las relaciones sociales y el segundo, como ya se ha señalado, solo se centra en el individuo. Uno de los descubrimientos en los que se basa el modelo relacional es que, en determinadas ocasiones, los primates participan en reuniones no agresivas entre antiguos oponentes poco después de un incidente agresivo. Dependiendo de la especie, dichos reencuentros incluyen el contacto boca a boca, el abrazo, el contacto sexual, el acicalamiento (*grooming*), la toma de manos, el agarre de las caderas del otro, etc. Así pues, numerosos estudios muestran que antiguos adversarios mantienen formas de contacto físico bastante intensas tras el conflicto. Por lo tanto, podría decirse que a corto plazo la dispersión sería el efecto más llamativo de la agresión, pero que, a largo plazo, existe una tendencia a la reunión tras un conflicto agresivo (de Waal, 1996).

5.1.2. *Causas de los conflictos*

Las **razones o causas** para dar comienzo a un conflicto entre primates son diversas, y son varias las clasificaciones propuestas por distintos autores. En este trabajo hemos elegido el planteamiento de Colmenares (1996), que divide dichas causas en 7 categorías (obtenido de Zaragoza, 1999), que se describen brevemente a continuación:

1. Establecimiento de una relación social entre extraños. El contacto entre dos individuos que no se han relacionado con anterioridad suele conducir a conflictos sociales como protección ante algo desconocido.
2. Dinámica de una relación social ya establecida. A pesar de que los roles entre dos individuos que se conocen ya estén establecidos (por ejemplo, la relación de dominancia), las relaciones se caracterizan por su estabilidad dinámica, de forma que dichos roles pueden cambiar y provocar un conflicto ante la disconformidad de alguno de los participantes, que quiere cambiar su papel en la relación ya establecida.
3. Desacuerdo en los papeles adoptados en una interacción social. Aunque parecida a la categoría anterior, esta se basa en el hecho de que alguno de los sujetos no cumple con su papel o su rol en la relación previamente establecida.
4. Competición por un nicho social (recursos sociales). Esta categoría plantea interactuar con algún individuo con el fin de obtener algún servicio de tipo social (como el apareamiento). Al igual que con los recursos físicos (siguiente categoría), los sociales son limitados y valiosos, por lo que su obtención puede conllevar conflictos.
5. Competición por un nicho no social (recursos físicos). La razón más común para la generación de conflictos suele ser la lucha por la obtención de recursos limitantes como pueden ser la comida o el espacio (territorio).
6. Respuesta a una agresión recibida. Cuando un individuo es agredido por otro, surge una situación de conflicto que puede ser resuelta de diversas formas (agresión, sumisión, ignorancia, evitación...), lo que a su vez va a depender de factores tales como el sexo, la edad, el rango o estatus, etc.
7. Respuesta a una agresión dirigida a otros. Los espectadores de una agresión pueden intervenir en ella generando un conflicto que involucrará a más individuos que los implicados inicialmente.

5.2. Conductas sociales y agresividad en chimpancés y bonobos

Tal y como puede observarse en la **tabla 1**, existen grandes diferencias en los patrones sociales de *Pan troglodytes* y *Pan paniscus*, especialmente en aquellos comportamientos relacionados con

la agresividad donde, apoyando la hipótesis de este trabajo, los bonobos tienden a mostrar un comportamiento más tolerante y amistoso con conductas socio-sexuales de apaciguamiento, mientras que los chimpancés se caracterizan por un temperamento más agresivo llegando a tener conductas que provocan la muerte de sus congéneres e incluso se han observado conductas infanticidas (muerte intencional de las crías).

5.2.1. Dominancia y agresividad

La principal diferencia en cuanto a los patrones de dominancia entre ambas especies es que los chimpances forman grupos dominados por los machos, mientras que son las hembras las que dominan en los bonobos. En las comunidades de *Pan troglodytes* los machos adultos dominan sobre las hembras y los individuos más jóvenes, creando una jerarquía dominada por un macho alfa y sus aliados machos de rango inferior (Gruber & Clay, 2016). Los chimpancés macho compiten mucho más agresivamente por el estatus que las hembras, con el fin de conseguir un rango dominante. Sin embargo, tal y como se indica en Sousa & Casanova (2008), las hembras, a pesar de ser capaces de agredirse entre sí, actúan como si su estatus “no les importara” tanto como a los machos. Así, debido a los costes reproductivos, puede ser mejor para las hembras no involucrarse en una confrontación directa, especialmente si viven en sociedades en las que otras hembras emparentadas no están disponibles para ayudar, ya que las hembras de chimpancé viven en sociedades filopátricas masculinas y, por tanto, con falta de apoyo matrilineal.

La supervivencia de las hembras de chimpancé aumenta directamente el éxito reproductivo del grupo y, por tanto, siguen una estrategia de mínimo riesgo. Por ello, en *Pan troglodytes* existen notables diferencias de comportamiento según el sexo, sobre todo en la frecuencia del comportamiento agonístico (un concepto ya mencionado y más amplio que la “agresividad”, que no solo incluye conductas agresivas, sino de oposición a otros individuos, como por ejemplo la desobediencia, la competición o el enfrentamiento) (Bygott, 1979), lo que tiene implicaciones directas en las estrategias de dominancia y estatus. Sin embargo, esto no significa que las hembras de chimpancé sean pasivas ni que estén destinadas a someterse a las decisiones y ventajas biológicas de los machos, ya que el resultado de las estrategias reproductivas también puede verse influido por la elección de pareja de las hembras (selección o preferencia intersexual). En definitiva, el sistema social de los chimpancés se basa principalmente en una rivalidad por el estatus (del cual dependerá también el acceso al territorio, alimento y reproducción) y depende de disposiciones específicas de dominación y sumisión, pero se refiere sobre todo a los machos, que muestran una hostilidad intergrupala, con ataques de acoso hacia las hembras (Sousa & Casanova, 2008).

Las relaciones de los bonobos se caracterizan por ser más relajadas que las de los chimpancés, y los miembros de la comunidad, especialmente las hembras adultas, mantienen vínculos más

persistentes de alianzas o amistades. En estas comunidades también existen relaciones de dominancia jerárquica entre los machos, pero generalmente se trata de relaciones débiles. En este caso la posición alfa se encuentra tomada por una hembra adulta acompañada por su hijo macho adulto. En *Pan paniscus* las madres apoyan a sus hijos en los conflictos agresivos, especialmente en aquellos que involucran a otros machos, ya que esto beneficia a su propio *fitness* (Gruber & Clay, 2016). Este sistema socio-sexual más relajado que caracteriza a los bonobos se ha atribuido, al menos en parte, a una dieta más diversa que la de los chimpancés y a su ambiente rico en recursos. El acicalamiento (o *grooming*) entre individuos del sexo opuesto es frecuente y prolongado, una característica que refuerza los vínculos sociales y también contribuye a un sistema social relajado.

5.2.2. Alimentación y agresividad

Otra de las conductas que puede llegar a generar conflictos es la obtención de comida. Una vez más, los bonobos macho tienden a mostrar comportamientos de sumisión ante las hembras, compartiendo o cediendo su alimento. Es más, en estas comunidades los machos esperan a que las hembras se alimenten para poder hacerlo ellos posteriormente. Los chimpancés en cambio, buscan su propio beneficio a la hora de obtener alimento. Por lo general, se generan numerosos combates entre machos para la obtención de comida. En este caso, puesto que su dieta incluye otros simios (como los colobos y los gálagos), forman habitualmente grupos de caza (Navarro & Alonso, 2008), e incluso pueden utilizar herramientas (palos que modifican en forma de lanzas, etc.)

5.2.3. Apareamiento y agresividad

El apareamiento es sin duda la característica más distintiva entre *Pan troglodytes* y *Pan paniscus*. Tal y como se indica en Navarro & Alonso (2008), dicha diferencia radica en que los bonobos mantienen relaciones sexuales durante todo el año – independientemente del periodo fértil – y que la cópula no se efectúa hasta que se haya indicado disposición mediante sonidos vocales y señas. Además, los machos pueden llegar a ofrecer obsequios para la cópula, que podrán ser aceptados o no por la hembra. Los chimpancés macho, en cambio, generan una conducta agresiva para someter a las hembras llegando incluso al infanticidio.

Las abundantes y diversas relaciones socio-sexuales en los bonobos son un rasgo que los caracteriza como especie, y suele asociarse con el comportamiento tolerante y pacífico que les es atribuido. El contacto genital es común entre los individuos, pero es especialmente frecuente tras episodios de agresión (poco habituales) tal y como demuestra el estudio de Hohmann & Fruth (2000). Los contactos genitales entre bonobos parecen cumplir diversas funciones; un ejemplo de las mismas es la reconciliación. Sin embargo, los resultados de estos autores indican un elevado porcentaje de contactos independientes (no relacionados con ningún conflicto), lo que sugiere que

los comportamientos socio-sexuales tienen otras funciones aparte de la resolución de conflictos. Una de estas funciones es la reducción del comportamiento agresivo, ya que, al aceptar la invitación de contacto en momentos de tensión, disminuye la posibilidad de que el solicitante actúe de forma agresiva.

En *Pan paniscus* la agresión intrasexual se produce en el contexto del apareamiento, los resultados muestran una relación temporal entre los casos de agresión y los apareamientos tanto por parte de los machos como por parte de las hembras (ver **tabla 2**). Esta relación podría deberse a que los machos más agresivos se aparean más a menudo que sus otros rivales masculinos. Esta competencia sexual entre machos suele ser mucho menor en los bonobos que en los chimpancés, sin embargo, algunos datos (ver **tabla 3**) muestran unos comportamientos similares en ambas especies. Respecto al comportamiento agresivo entre hembras, también puede darse en el contexto del apareamiento, ya que pueden competir por el acceso a determinados machos: las hembras pueden acosar a otras hembras y así evitar que éstas se apareen. Existen por el momento escasas pruebas de agresión intersexual entre los bonobos, y una de las principales razones parece deberse a la relación 1:1 de sexos (Hohmann & Fruth, 2003), o a un mayor número de hembras por grupo comparado con el número de machos. Finalmente, otra de las conclusiones del mencionado estudio es que en el contexto de los conflictos sociales predominan las interacciones diádicas (entre dos individuos), mientras que las agresiones grupales son poco frecuentes o raras, aunque no ausentes.

Como ya se ha señalado anteriormente, en los chimpancés comunes, la dominancia es ejercida por los machos, quienes compiten por las hembras o por recursos como el alimento. En el caso de la lucha por las hembras, llegan a cometer infanticidio para obtener a las madres y aparearse con ellas. En los bonobos, en cambio, los machos no despliegan actitudes agresivas hacia las hembras, y para aparearse con ellas pueden incluso ofrecer obsequios, que pueden ser aceptados o no para la cópula. Además, no matan a las crías para obtener a las madres, y la dominancia es ejercida por las hembras debido a que, durante toda su vida, los machos viven al lado de sus madres. En general, los diferentes estudios realizados indican que, en esta especie, cualquier conflicto entre individuos de igual o de diferente sexo, se resuelve a través de conductas como el acicalamiento (*grooming*) o el contacto sexual (Navarro & Alonso, 2008).

Finalmente, para explicar la variabilidad del comportamiento entre especies tan cercanas a nivel evolutivo, como las que aquí se han considerado, los investigadores han comenzado a buscar las posibles bases moleculares que subyacen en estas diferencias etológicas. Así, se ha reconocido el llamado “gen Darwin” (The International Alt/Self Map Consortium, 2007), un gen que se encuentra en el cromosoma X y que parece estar relacionado con el comportamiento social altruista y egoísta en los primates, incluidos los humanos. Al parecer, este gen está relacionado con comportamientos egoístas o, por el contrario, de tipo altruista y cooperativo según se

encuentre sub-expresado o sobre-expresado. En el caso de los humanos y chimpancés, este gen se encuentra en un dominio estable y solo existe una copia, mientras que, en el caso de los bonobos, se encuentra en regiones variables y se expresan varias copias. Las diferencias a nivel de expresión del gen podrían influir en la conducta más pacífica de los bonobos, y más agresiva tanto de los chimpancés como de los humanos.

5.3. Estrategias de resolución

Como se ha mencionado en apartados anteriores, de Waal (1993) planteó dos hipótesis sobre lo que puede ocurrir entre dos individuos tras un conflicto:

5.3.1. Hipótesis de dispersión o centrífuga

La hipótesis “desfavorable” o de la dispersión/centrífuga implica que los individuos se alejen entre sí después de un conflicto (normalmente una agresión), es decir, que tenderán a evitarse y a no coincidir, lo que disminuirá la probabilidad de que surja un nuevo conflicto.

5.3.2. Hipótesis de reunión o centrípeta

Totalmente contraria a la anterior o “favorable”, es la denominada hipótesis de la reunión o centrípeta, que considera que los individuos tenderán a atenuar los efectos del conflicto mediante el acercamiento y comportamientos de “pacificación”. Esta estrategia de resolución de conflictos puede a su vez ocurrir de dos formas:

i. Reconciliación

La reconciliación tiene como objetivo la resolución de conflictos mediante conductas como el acercamiento. Como ya se ha mencionado, la agresión ha sido considerada como un comportamiento cuya función es el distanciamiento y la disminución del contacto entre los individuos implicados en un conflicto. Sin embargo, la “hipótesis de la reconciliación” postula lo contrario, es decir, que los individuos intentan “deshacer” el daño social generado tras una agresión buscando activamente el contacto con sus antiguos oponentes (de Waal, 2000). Estudios como el que se muestra en la **figura 6**, dan como resultado un aumento en el contacto corporal tras un conflicto, lo que apoya la hipótesis de la reunión o centrípeta. Esto es algo completamente contrario a lo que se esperaría con las nociones anteriores sobre la agresión, es decir, se esperaría el distanciamiento entre los antagonistas. Además, los reencuentros posteriores a las agresiones dependen de la especie, y varios estudios han demostrado que estas conductas reducen la posibilidad de una nueva agresión (de Waal, 2000).

Como demostración de la eficacia de la hipótesis de la reconciliación, la agresión puede llegar a ser bastante común en las relaciones cercanas sin ponerlas en peligro. Un ejemplo claro es el que expone de Waal (2000), un caso de reconciliación en chimpancés que se produjo en el zoológico de Arnhem (Países Bajos) (**Figura 8**). En este caso el macho alfa atacó a una hembra, quien fue

defendida por otros simios del grupo generando gritos y largas persecuciones. Tras un breve tiempo, tuvo lugar un tenso silencio que dio paso a un estallido de gritos por parte de todos los individuos del grupo. En medio de toda la revuelta, los mismos chimpancés macho y hembra que habían comenzado la pelea se besaron con los brazos envueltos rodeándose mutuamente.



Figura 8. Reconciliación de hembra (derecha) y macho dominante de chimpancé mediante un beso boca a boca (Fotografía de: de Waal, 2000).

Respecto a los estudios con bonobos, se ha demostrado que ante la ocurrencia de un conflicto esta especie tiende a mostrar comportamientos de consolación y reconciliación. La consolación reduce la tensión originada por el conflicto no resuelto y lo hacen mediante patrones socio-sexuales. La reconciliación, por otro lado, marca el final del conflicto, y se realiza mediante una afiliación selectiva, es decir, mediante la unión específica de los protagonistas del conflicto (Navarro & Alonso, 2008). Según estas observaciones podría decirse que, en estos los primates la agresión es una parte bien integrada de la vida social, ya que se produce cuando las relaciones son más estrechas, y su impacto potencialmente negativo se contrarresta seguidamente mediante interacciones cercanas. Por ello, el modelo individual ha sido completamente sustituido por el modelo relacional, que sitúa el conflicto en un contexto social (de Waal, 1996), y que en lugar de contemplar la agresión como una respuesta generada por la frustración, como se ha mencionado anteriormente, la considera como una de las varias opciones para la resolución de conflictos.

ii. Tolerancia

Otra de las formas en las que los primates pueden resolver un conflicto es la tolerancia, un comportamiento que aumenta la cooperación y disminuye las tensiones. Este es un comportamiento característico de las especies más tolerantes como *Pan paniscus*, aunque también ha sido observado en *Pan troglodytes*, que según las observaciones etológicas es la especie más agresiva. Entre las diversas conductas de cooperación, una de las más características es la de compartir los recursos, en particular los alimentos.

El estudio de Hare et al. (2007) relacionado con la cooperación primate, plantea dos hipótesis relacionadas con esto. Por un lado, la denominada "hipótesis de la reactividad emocional", que predice que los bonobos cooperan con más éxito debido a que sus niveles de tolerancia son

mayores. Por otro lado, la "hipótesis de la caza" que indica que los chimpancés son los que cooperan con más éxito ya que cazan de forma cooperativa en la naturaleza. Tal y como se describió en los resultados (ver la **Figura 7**) existen algunas diferencias significativas de conducta entre ambas especies, siendo más habituales los comportamientos tolerantes y sociales por parte de los bonobos, lo que apoyaría la hipótesis de la reactividad emocional. Esta hipótesis no solo indica que los bonobos tienen una mayor capacidad de cooperación debido a un mayor nivel de tolerancia, sino que sugiere una selección de las emociones (por ejemplo, expresar miedo o agresividad) como forma de explicar la variabilidad de las conductas de cooperación observadas entre especies, y como forma de resolución de conflictos (Hare et al., 2007).

8. CONCLUSIONES

1. Las evidencias discutidas en este trabajo parecen apoyar la hipótesis de que los chimpancés y los bonobos muestran comportamientos muy diferentes debido a los factores ecológicos, biológicos y genéticos de cada especie.
2. Los chimpancés basan sus relaciones sociales en la rivalidad por el estatus, con fuertes relaciones de dominancia y sumisión que conllevan a menudo conflictos, entre otras razones, para la obtención de hembras con fines reproductivos o de recursos, principalmente comida.
3. Los bonobos en cambio, tienen un sistema social relajado, que podría deberse a la variada dieta y abundancia de recursos del hábitat, pero también a los comportamientos que reducen la agresividad como el *grooming* o los contactos socio-sexuales.
4. La existencia del denominado "gen Darwin", sobreexpresado en los bonobos y subexpresado en los chimpancés es otro factor que sin duda contribuye a las diferencias de comportamiento entre ambas especies.
5. Los distintos patrones sociales y comportamentales de cada especie podrían ser la razón de que los conflictos se resuelvan de forma distinta. Aunque ambas especies suelen optar por atenuar los efectos del conflicto, los chimpancés tienden a hacerlo mediante la agresión seguida de una reconciliación, mientras que los bonobos optan por la tolerancia, mediante comportamientos que aumentan la cooperación y disminuyen las tensiones sin necesidad de llegar a comportamientos agresivos.
6. Son necesarios más estudios etológicos, en particular en los bonobos, para conocer las pautas de su comportamiento social. La secuenciación de los genomas de ambas especies (ya realizada), puede ayudar a conocer las bases genéticas de sus diferencias conductuales, y también algunos de los patrones de la conducta humana.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Angus, S. (1971). Water-contact behavior of chimpanzees. *Folia Primatologica*, 14(1-2), 51–58. doi: <https://doi.org/10.1159/000155333>
- Bygott, J. D. (1979). Agonistic behavior, dominance, and social structure in wild chimpanzees of the Gombe National Park. In D. A. Hamburg & E. R. McCown (Eds.), *The Great Apes* (pp. 405-428). Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company.
- Colmenares, F. (1996). Conflictos sociales y Estrategias de Interacción en los primates: Esquema conceptual y tipología basada en criterios estructurales. In F. Colmenares (Ed.), *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento animal* (pp. 399-441). Madrid: Síntesis.
- de la O, C. & Mondragón-Ceballos, R. (2014). Resolución de conflictos sociales en primates: 35 años de investigación. *Acta Zoológica Mexicana*, 30(3), 662–687. <https://doi.org/10.21829/azm.2014.30385>
- de Manuel, M., Kuhlwilm, M., Frandsen, P., Sousa, V. C., Desai, T., Prado-Martinez, J., ... Marques-Bonet, T. (2016). Chimpanzee genomic diversity reveals ancient admixture with bonobos. *Science*, 354(6311), 477–481. <https://doi.org/10.1126/science.aag2602>
- de Waal, F. B. M. (1993). Reconciliation among primates: a review of empirical evidence and unresolved issues. In W. A. Mason & P. Mendoza (Eds.), *Primate Social Conflict* (pp. 111- 144). Albany: State University of New York Press.
- de Waal, F. B. M. (1996). Conflict as negotiation. In W. C. McGrew, L. F. Marchant, & T. Nishida (Eds.), *Great ape societies* (pp. 159-172). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511752414.014>
- de Waal, F. B. M. (2000). Primates-A Natural Heritage of Conflict Resolution. *Science*, 289(5479), 586–590. <https://doi.org/10.1126/science.289.5479.586>
- de Waal, F. B. M. & Ren, R. M. (1988). Comparison of the reconciliation behavior of stump-tail and rhesus macaques. *Ethology: International Journal of Behavioural Biology*, 78, 129–142. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1988.tb00224.x>
- Diogo, R., Molnar, J.L., Rolian, C., & Esteve-Altava, B. (2018). First anatomical network analysis of fore-and hindlimb musculoskeletal modularity in bonobos, common chimpanzees, and humans. *Scientific Reports*, 8, 6885. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25262-6>
- Gruber, T., & Clay, Z. (2016). A Comparison Between Bonobos and Chimpanzees: A Review and Update. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 25(5), 239–252. <https://doi.org/10.1002/evan.21501>

- Hare, B., Melis, A. P., Woods, V., Hastings, S., & Wrangham, R. (2007b). Tolerance Allows Bonobos to Outperform Chimpanzees on a Cooperative Task. *Current Biology*, *17*(7), 619–623. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.02.040>
- Hey, J. (2010). The divergence of chimpanzee species and subspecies as revealed in multipopulation isolation-with-migration analyses. *Molecular Biology and Evolution*, *27*(4), 921–933. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp298>
- Hinde, R. A. & Groebel, J. (1989). The problem of aggression. In R. A. Hinde, & J. Groebel, (Eds.). *Aggression and war: their biological and social basis* (pp. 403-405). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hohmann, G., & Fruth, B. (2000). Use and function of genital contacts among female bonobos. *Animal Behaviour*, *60*(1), 107–120. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1451>
- Hohmann, G., & Fruth, B. (2003). Intra- and inter-sexual aggression by bonobos in the context of mating. *Behaviour*, *140*(11-12), 1389–1413. <https://doi.org/10.1163/156853903771980648>
- Kano, T. (1992). *The Last Ape: Pygmy Chimpanzee Behavior and Ecology*. California: Stanford University Press.
- Kovalaskas, S., Rilling, J. K., & Lindo, J. (2021). Comparative analyses of the Pan lineage reveal selection on gene pathways associated with diet and sociality in bonobos. *Genes, Brain and Behavior*, *20*(3), e12715. <https://doi.org/10.1111/gbb.12715>
- Lee, S. M., Murray, C. M., Lonsdorf, E. V., Fruth, B., Stanton, M. A., Nichols, J., & Hohmann, G. (2019). Wild bonobo and chimpanzee females exhibit broadly similar patterns of behavioral maturation but some evidence for divergence. *American Journal of Physical Anthropology*, *171*(1), 100–109. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23935>
- Llorente Espino, M. (2019). *Primates: biología, comportamiento y evolución*. Bellaterra, Barcelona: Lynx Edicions.
- Navarro M. C. & Alonso, D. (2008). Solución de conflictos en los chimpancés bonobos (*Pan paniscus*). Una lección para el ser humano “racional”. *ContactoS*, *70*, 5-11.
- Nolte, S., & Call, J. (2021). Targeted helping and cooperation in zoo-living chimpanzees and bonobos. *Royal Society Open Science*, *8*(3), 201688. <https://doi.org/10.1098/rsos.201688>
- Silk, J. B. (2002). The form and function of reconciliation in primates. *Annual Review of Anthropology*, *31*(1), 21–44. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.31.032902.101743>
- Sousa, C. & Casanova, C. (2008). Are great apes aggressive? A cross-species comparison. *Antropologia Portuguesa*, *22/23*, 17-118.

Stanford, C. (1998). The social behavior of chimpanzees and bonobos: Empirical evidence and shifting assumptions. *Current Anthropology*, 39(4), 399–420. <https://doi.org/10.1086/204757>

Stumpf, R. M. (2017). Chimpanzee and Bonobo (Pan). *The International Encyclopedia of Primatology*, 1–3. <https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0147>

The International Alt/Self Map Consortium (2007). A same gene for altruism and selfishness in Primates. *Médecine/Sciences*, 23(4), 440–444. <https://doi.org/10.1051/medsci/2007234440>

United States Agency for International Development. (2005, 5 junio). *Bonobo.jpg* [Fotografía].

Wikipedia, la enciclopedia libre. <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b9/Bonobo.jpg>

Walters, J. R. & Seyfarth, R. M. (1987). Conflict and cooperation. In B.B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T.T. Struhsaker (Eds.). *Primate societies* (pp. 306-317). Chicago: University of Chicago Press.

Zaragoza, F. (1999). Estrategias de resolución de conflictos sociales en primates no humanos [Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid]. Repositorio institucional de la UCM.

Zwowe, W. (2007, 13 diciembre). *Chimp.jpg* [Fotografía]. Wikipedia la enciclopedia libre. <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3b/Chimp.jpg>