

# DOMINÀNCIA I OCUPACIÓ DE L'ESPAI EN GRUPS DE PRIMATS NO HUMANS: UN MODEL BASAT EN CONDUCTA ADAPTATIVA

*Ignasi Cifre León, Mireia Olivé Obradors,  
Francesc Salvador Beltran\**

---

## Resum

L'estructura jeràrquica és una de les característiques fonamentals de les societats de primats, que condiciona en gran mesura el comportament dels individus que conviuen al grup. Quines lleis regeixen la formació i l'estructura d'aquestes jerarquies? Per què en determinats grups els subjectes més dominants se situen al centre del grup i en uns altres de la mateixa espècie no? En el camp de la conducta animal s'han proposat múltiples hipòtesis, però no n'hi ha cap que siga totalment satisfactòria, ja que a causa de les múltiples variables que hi influeixen, és difícil desplegar una teoria que expliqui tota la complexitat que s'observa empíricament. La nostra proposta d'estudi es basa en l'enfocament de la modelització de la conducta adaptativa, la qual ens permet, mitjançant la simulació informàtica, implementar moltes de les variables que autors com Taste (1995), Koenig (2001) i Barta i Giraldeau (1998) han considerat importants per a l'estructura de formacions jeràrquiques en primats. Seguint el model proposat per Hemelrijk (1998), hem programat un simulador basat en agents, en el qual les regles de conducta implementades fan emergir estructures jeràrquiques complexes. En una primera fase de la investigació, que es desenvolupa en aquest article, hem replicat els estudis de Hemelrijk (1996). Els nostres resultats coincideixen amb els obtinguts per Hemelrijk, cosa que, en posteriors treballs, ens permetrà implementar noves variables al nostre model.

*Paraules clau: jerarquia, conducta espacial, primats no humans, conducta adaptativa, simulació.*

\* Grup de Conducta Adaptativa i Interacció, Universitat de Barcelona.

NOTA: Aquest projecte ha estat finançat per la Direcció General de Recerca del Govern de Catalunya (2005SGR-00098).

### *Abstract*

*Hierarchical structure is a fundamental trait of primate societies and largely conditions the behavior of individuals living together in the group. But which laws are implied in the formation and structure of these hierarchies? Why do the most dominant subjects in certain groups stand in the center of the group, whereas in other groups of the same species they do not? In the field of animal behavior research, many different hypotheses have been proposed, but none has been entirely satisfactory, given the many variables in the set. A theory that fully explains all the empirically observed complexity has not been developed. Based on the adaptive-behavior modeling approach, we have used computer programming to implement many of the variables that authors such as Taste (1995), Koenig (2001) and Barta & Giraldeau (1998) consider important when structuring hierarchical formations in primates. Following the model proposed by Hemelrijk (1998), we have programmed an agent-based simulator in which the rules of behavior prescribed allow complex hierarchical structures to emerge. In the first phase of this research project, which is discussed in this article, we replicated the studies of Hemelrijk (1996). Because our results coincided with hers, we will be able to introduce new variables in our model in subsequent work.*

Key-words: hierarchy, spatial behavior, non-human primates, adaptive behavior, simulation.

## **DOMINÀNCIA I OCUPACIÓ DE L'ESPAI EN GRUPS DE PRIMATS NO HUMANS: UN MODEL BASAT EN CONDUCTA ADAPTATIVA**

Els primats són animals gregaris, la major part dels quals viuen en grups socials estables on tots els membres es reconeixen els uns als altres. S'han realitzat nombrosos estudis per tal d'identificar els factors que intervenen en l'organització de les societats de primats (Wrangham, 1986; Hemelrijk, 1996; Koenig, 2001), però si bé s'han desenvolupat múltiples teories i s'han identificat diverses variables que influeixen en l'estructura d'aquestes societats, com la distribució de l'aliment, la distribució espacial o el tipus de conductes socials, encara es manté el dubte de quins són els factors determinants i com influeixen en l'estructura del grup i en l'establiment de la jerarquia.

La jerarquia no es pot explicar sense parlar de dominància, terme aplicat per primera vegada al món animal per Schjelderup-Ebbe el 1922, i als primats per Zuckerman, el 1932. Bernstein i Gordon (1980) van definir la relació de dominància com aquella en què hi ha una regularitat en la direccionalitat d'uns encontres agonístics, no explicable ni per la relació en si mateixa ni per restric-

cions espacials. Des de llavors, l'agressió ha estat l'indicador més utilitzat per descriure jerarquies, malgrat que n'hi ha d'altres<sup>1</sup> i l'agressió no sempre es dona d'una manera explícita en un sistema jeràrquic.

Si bé les relacions de dominància en un grup ordenen els individus per rangs, la manera com s'organitza aquest no és única: podem trobar des d'una completa linealitat en l'ordenació dels rangs, on es pot observar clarament quin subjecte domina l'altre, i generar una llista clara de rangs, fins a grups en què aquest ordre és difús, i hi ha una mobilitat freqüent de rangs. També es poden donar situacions en què no hi ha una ordenació de rangs, o situacions en què un únic subjecte deté tot el poder. A més, Barton, Byrne i Whiten (1996) demostraren que grups diferents de la mateixa espècie de primats, sotmesos a diferents condicions d'agrupament i ambientals presenten diferent estructuració jeràrquica. Això fa suposar que l'espècie no serà un factor exclusiu en el tipus d'estructuració social, sempre que l'espècie convisca en grups d'una mida determinada. Però, si no és una característica determinant d'espècie, cal preguntar-se quines variables incideixen en el tipus de distribució jeràrquica que es forma en un grup de primats.

Un problema dels estudis de comportament de primats és que aquests es basen en l'aïllament de variables, mentre que és l'acció de diverses variables en paral·lel allò que condiciona la jerarquia. Una possible solució és abordar l'estudi i l'explicació dels comportaments complexos basant-se en la simulació informàtica. L'enfocament de la conducta adaptativa (*adaptive behavior*)<sup>2</sup> suposa que les conductes complexes provenen de l'acció massiva, paral·lela i no lineal de regles basades en conductes més simples, produint processos autoorganitzats i emergents (Beer, 1990; Holland, 1995; Meyer i Guillot, 1991). Els estudis des d'aquest enfocament solen especificar un micromón (*microworld*) on habiten una sèrie d'entitats virtuals o agents. Durant la simulació, els agents interactuen amb un entorn complex i dinàmic en el qual intenten assolir una fita. Cada agent disposa de la capacitat de percebre les característiques del seu entorn i respondre-hi aplicant unes normes de conducta programades prèviament (Maes, 1997). En cada unitat de temps, cada agent decideix quina acció ha de fer, amb independència d'allò que faça la resta d'agents que viuen al micromón, per la qual cosa els

1. Per exemple, la prioritat d'accés a les femelles (Popp i Dune, 1979; Cowlshaw, 1991) o el *grooming* (Parr, Matheson, Bernstein i de Wall, 1997; o Payne, Lawes i Henzi, 2003).

2. La perspectiva de recerca denominada conducta adaptativa es basa en els principis de la vida artificial, terme que va ser utilitzat per primera vegada per Langton (1988), i fa referència a la disciplina que estudia l'aparició, el desenvolupament i l'evolució dels organismes vius mitjançant sistemes creats per humans que exhibeixen característiques dels sistemes vius naturals (per exemple, Adami, 1998).

agents no actuen sota les ordres de cap agent líder, malgrat que produeixen una conducta que, a nivell global, pot ser percebuda per un observador extern com un conjunt organitzat. L'autoorganització que sorgeix de la interacció en paral·lel de les regles de conducta és essencial en els models de conducta adaptativa, perquè qualsevol comportament complex s'explica per les normes simples que el fan emergir.<sup>3</sup> Aquest enfocament s'ha aplicat tant a l'estudi de societats humanes com a la conducta de primats no humans (Kohler i Gummerman, 2000).

Els individus que formen un grup de primats poden ocupar diferents posicions espacials, segons el seu rang en la jerarquia. Els subjectes més dominants poden situar-se al centre, a la perifèria o en posicions aleatòries depenent de moltes variables, com el tipus d'aliment, la distribució geogràfica del terreny i el tipus de relacions de dominància que hi ha entre els subjectes del grup. Hemelrijk (1996, 1998), utilitzant simulació basada en agents, va demostrar que els individus de rang jeràrquic més alt ocupen posicions més centrals o més perifèriques en funció de l'estratègia de dominància que facen servir en les seues interaccions agonístiques diàdiques. Aquests resultats qüestionen el supòsit que per a la formació de la jerarquia fa falta que els subjectes tinguen una consciència de grup, i que la posició d'un individu estiga determinada pel coneixement de la posició de la resta d'individus del grup respecte d'ell mateix (Hamilton, 1971).

A partir de regles de conducta simples, el model proposat per Hemelrijk (1996) permet l'emergència de formacions espacials i jeràrquiques similars a les observades empíricament. En el model es defineix la dominància com una relació diàdica en la qual el guanyador d'un enfrontament avança i ix reforçat de l'encontre, tot augmentant el nivell de la seua dominància individual, mentre que el perdedor retrocedeix i el seu nivell de dominància disminueix. En la simulació es defineix un micromón on vuit primats virtuals es mouen en un tor de 200x200 caselles, amb una sèrie de característiques individuals (l'angle i rang de visió o el nivell de dominància). A cada agent del grup de primats virtuals se li assigna un valor aleatori de dominància (DOM) a l'inici de la simulació. Aquest varia en el decurs de les interaccions, en funció de si l'agent guanya o perd les interaccions agonístiques. Els agents només es relacionen amb el seu veí més proper en cada moment temporal i no reben informació de l'estat global del grup.

Cada agent té un espai personal. Quan aquest és envaït per un altre agent, es dona una interacció diàdica entre els dos agents implicats. Segons una deter-

3. Hi ha múltiples aplicacions informàtiques que actuen de plataformes per programar micromons d'agents virtuals, com Starlogo (Colella, Klopfer & Resnick, 2001), Netlogo, MadKit o MASS. Generalment és programari de lliure distribució, com per exemple: <<http://education.mit.edu/starlogo>, <http://ccl.northwestern.edu/netlogo>, [www.madkit.org](http://www.madkit.org), o bé [www.multiagent.com](http://www.multiagent.com)>.

minada estratègia que es defineix a l'inici de cada simulació, l'agent decideix si atacarà o no l'altre. En el cas que es done una interacció de dominància, els dos agents s'encaren i calculen la funció de dominància

$$w_i = \begin{cases} 1 & \frac{DOM_i}{DOM_i + DOM_j} > RND(0,1) \\ 0 & \text{else} \end{cases}$$

$w_i$  indica la dominància entre dos agents  $i$  i  $j$ , on  $DOM_i$  es la dominància de l'agent  $i$  i  $DOM_j$  la dominància de l'agent  $j$ . El quocient es comparat amb un número aleatori de 0 a 1, que determinarà el guanyador de la confrontació. L'agent guanyador avança una posició mentre que el perdedor gira 180 graus i retrocedeix dues posicions. Una vegada fet això, es calculen els nous valors de dominància de cada agent

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

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

A l'agent guanyador, se li afegeix el resultat de  $w_i$ , mentre que, a l'agent perdedor, se li resta. STEPDOM és un factor d'escalament, amb valors de 0 a 1, i indica la *força de la interacció*.

Segons el model, es poden definir tres estratègies de dominància d'un agent sobre l'altre: *reducció de l'ambigüitat de rangs*, on els agents s'enfrontaran amb els agents amb el rang mes semblant al seu; la *reducció del risc*, on els agents s'enfrontaran amb aquells contra els quals tenen més possibilitats de guanyar; i una estratègia de control, en la qual els agents sempre opten per enfrontar-se als altres. Els resultats mostren que, segons que siga el tipus d'estratègia adoptada, la centralitat espacial dels subjectes amb un rang més alt varia de manera molt similar al que podem observar en estudis de camp (per exemple, Yamada, 1966).

Koenig (2001) relaciona la distribució de l'aliment amb el tipus de jerarquia del grup. El fet que els recursos es troben repartits o agrupats comporta estratègies diferents per intentar aconseguir-los: una estratègia de *competència extensiva dins el grup (within group scramble)* està determinada per un tipus d'aliment molt dispers i no monopolitzable, mentre que una estratègia de *competència de contesa dins el grup (within group competition)* es dona fonamentalment amb recursos molt agrupats i molt monopolitzables per un petit grup (Boyd, 2001). En la primera d'aquestes estratègies no es dona una diferenciació jeràrquica dels

subjectes, mentre que en la segona es formen clares xarxes jeràrquiques. Així, per exemple, els grups de femelles en espècies de babuïns (gènere *Papio*) tendeixen a afiliar-se en contra de les altres si les condicions del terreny promouen la competència de contesa (Barton, Byrne i Whiten, 1996), generant disputes que poden alterar la jerarquia del grup.

Un objectiu interessant de recerca pot ser determinar l'efecte de les característiques dels aliments en l'estructura jeràrquica en funció de si l'aliment està més o menys agrupat, si és més o menys nutritiu, o bé si és o no durador. Pensem que un bon punt de partida és el model proposat per Hemelrijk. Ara bé, prèviament a contrastar qualsevol hipòtesi que incloga noves variables, cal assegurar-se que la plataforma de simulació que emprem en la nostra recerca reproduceix correctament el model de Hemelrijk. Nosaltres hem incorporat aquest model a un programa de simulació que hem elaborat en la plataforma Starlogo 2.1, mentre que Hemelrijk va implementar-ho amb un programa elaborat amb Object Pascal. Per tant, en el present treball ens plantejem fer una rèplica de la recerca de Hemelrijk amb el programa de simulació que hem elaborat. En conseqüència, hipotetitzem que els resultats que assolirem amb el nostre programa coincidiran amb els obtinguts per Hemelrijk (1998).

## MÈTODE

Per a aquest estudi, s'ha desenvolupat un simulador programat amb la plataforma Starlogo 2.1, creada per a la simulació informàtica multiagent de sistemes no centralitzats i que ha demostrat la seua eficàcia per simular altres models de conducta adaptativa (per exemple, Colella, Klopfer i Resnick, 2001). La plataforma permet la creació d'un micromón amb grups d'agents que interactuen segons unes regles de conducta. En el simulador que hem elaborat, i d'acord amb les simulacions desenvolupades per Hemelrijk (1996), vuit agents habiten un micromón bidimensional de 200x200 caselles en forma de tor, en els qual es poden moure lliurement relacionant-se amb els altres de manera diàdica. Cada agent disposa de característiques individuals: el camp de visió (50 caselles), l'angle màxim de visió (120°) i el nivell de dominància (valor inicial 100). Els agents es relacionen mitjançant alguna de les tres estratègies de dominància, les quals poden ser manipulades per l'investigador. El simulador replica el model de Hemelrijk, incloent les formules de càlcul de variació de la dominància en el temps. El simulador (vegeu la figura 1) mostra per pantalla el micromón on habiten els agents, una sèrie de barres d'opció on es podem modificar les variables dels agents, el temps, els punts de registre, etc., i una sèrie de monitors on es visualitzen variables de l'agent (com la dominància, l'orientació, etc.).

Les variables que hem manipulat en aquest estudi són el tipus d'estratègia de dominància que utilitzen els agents (control, reducció del risc i reducció de l'ambigüitat) i el factor numèric que modifica el càlcul de la dominància en el moment de cada interacció (STEPDOM), als quals assignem els valors 0,1, 0,5 o 1.

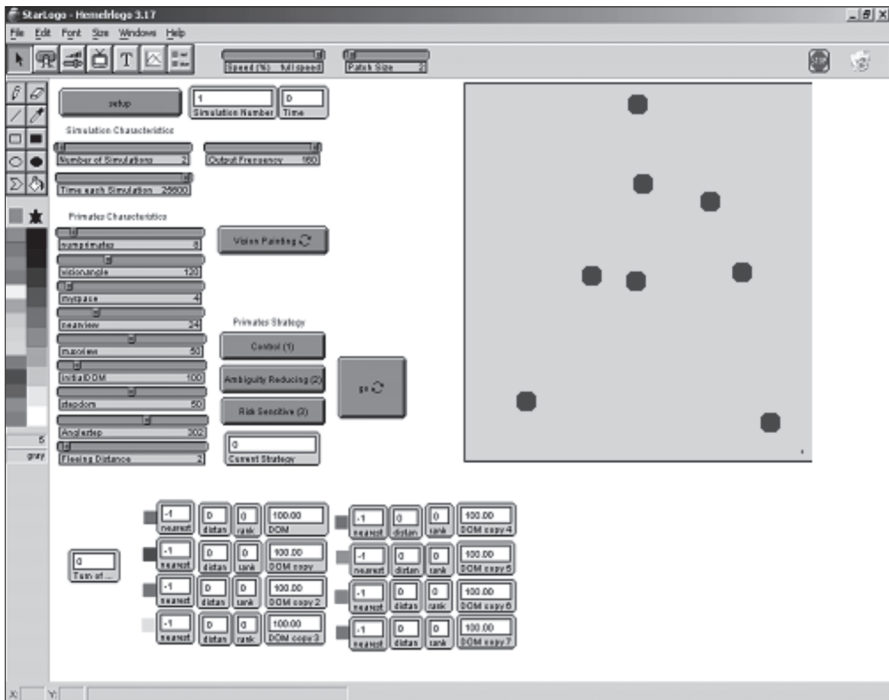


Figura 1. Finestra del simulador on s'observa les barres d'opció amb què es modifiquen les variables per la simulació (dalt a l'esquerra), la visualització del micromón (dalt a la dreta) i monitors de variable de cada agent (baix).

Es van fer 10 simulacions per a cadascuna de les 9 condicions (3 estratègies x 3 STEPDOM). Cada simulació tenia una durada de 25.600 unitats de temps. Les dades per cada agent es registren cada 160 unitats de temps i consisteixen en la posició espacial en forma de coordenades  $x$  i  $y$  amb centre al punt mig del micromón i de la dominància.

## RESULTATS

El nivell de centralitat es calcula mitjançant les posicions espacials de cada agent. Es calcula el vector que es projecta a cadascun dels altres agents i el vector mitjà indica el grau en què estan propers cadascun dels altres agents respecte de l'agent de referència (Mardia, 1972) (vegeu la figura 2). Així, un agent amb un vector mitjà petit ocuparà una posició central al grup, mentre que un altre amb un vector llarg ocuparà una posició perifèrica.

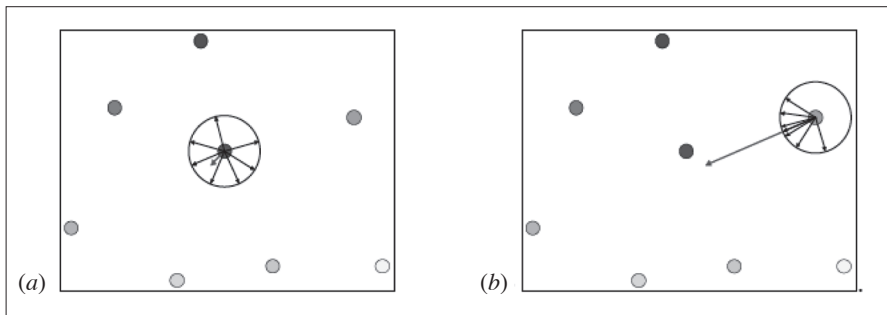


Figura 2. Vector mitjà d'un agent clarament en una posició central del grup (a) i un altre amb una posició perifèrica (b).

Es va obtenir la correlació de Kendall del vector mitjà amb el rang dels agents per a cada estratègia de dominància i per a cada STEPDOM en el transcurs de les 25.600 unitats de temps que dura cada simulació de les dades registrades cada 160 unitats de temps (1.280 registres per simulació). Si esperem que els agents amb el rang més alt ocupen les posicions més centrals del grup, aquests agents haurien de presentar un vector mitjà inferior al que presenten els de rang inferior, per tant la correlació entre rang i vector hauria de ser negativa. S'observen valors de correlació nuls per a totes les estratègies quan els valors de STEPDOM són baixos, però quan el valor de STEPDOM augmenta, les estratègies de control i reducció del risc proporcionen correlacions negatives altes, arribant a un valor de  $-0,35$  per STEPDOM 1 a l'estratègia de control. Aquesta correlació negativa ens mostra com els agents amb rangs més alts se situen en posicions centrals del grup per aquesta combinació de condicions.

Els resultats coincideixen amb els obtinguts per Hemelrijk (1996) (vegeu la figura 3). Tant l'estratègia de control com la de reducció del risc, amb valors de STEPDOM alts, fan que els individus dominants ocupen les posicions més centrals del grup, atès que tenen el vector mitjà més petit que els agents amb el rang inferior.



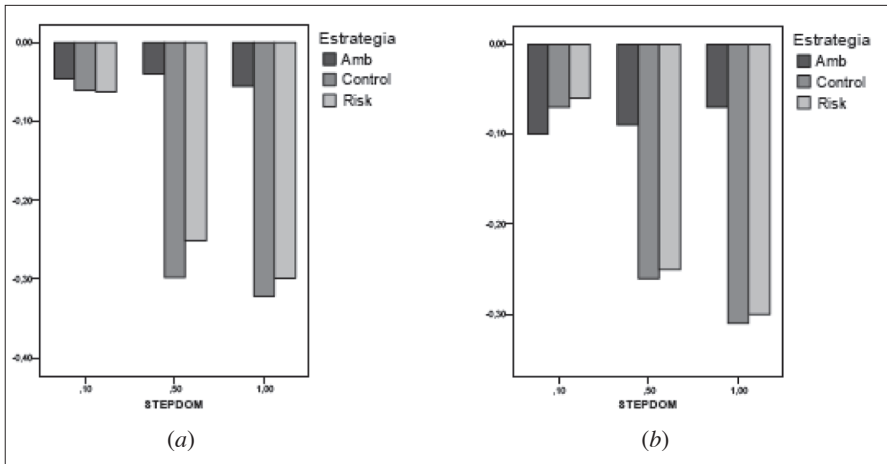


Figura 3. Correlació de Kendall ( $p < 0,05$ ) de les mesures de centralitat i rang dels agents per a cada estratègia d'interacció, obtinguda al nostre simulador (a) i Hemelrijk (1996) (b) de les mesures de centralitat.

## DISCUSSIÓ

Els resultats mostren que les distribucions espacials obtingudes per les simulacions de Hemelrijk (1998) i les nostres simulacions coincideixen. No obstant, en una sèrie de condicions es donen diferències respecte al model de Hemelrijk (reducció de l'ambigüitat i STEPDOM 0,1, reducció de l'ambigüitat i STEPDOM 0,5, i control i STEPDOM 0,5). Atribuïm aquestes diferències al fet que, en els seus primers treballs, Hemelrijk no especifica els valors inicials de variables de l'agent (com la dominància inicial i l'angle màxim de visió) i la interacció (distàncies entre els agents...), per això en la nostra simulació vam escollir alguns dels valors inicials (com l'índex de DOM inicial i el mostreig de les simulacions) a partir de treballs posteriors d'aquesta autora (2000, 2003). Els resultats que obté Hemelrijk en aquests darrers treballs apunten, precisament, a una reducció de la correlació en l'estratègia de reducció de l'ambigüitat i un augment en l'estratègia control i la reducció del risc, tal com vam trobar nosaltres en el present treball.

La centralitat dels dominants, com es predeïa, emergeix en diverses condicions de la simulació. Cal remarcar, a més, que no hi ha cap regla que mane als agents situar-se al centre del grup, sinó que aquest comportament emergeix, tant en la condició control, com en la de reducció del risc, de les regles simples de conducta implementades. Això, entre altres conclusions, permet qüestionar la proposta de Hamilton (1971), tal com hem indicat prèviament.

La manera d'implementar el model de Hemelrijk (1996, 1998) en el nostre simulador s'adequa bé al de l'autora, amb la qual cosa disposem d'una base necessària per implementar les variables d'entorn que es proposen a la introducció d'aquest treball, com per exemple la distribució de l'aliment, que hem comentat abans (Koenig, 2001). De la mateixa manera, és necessari complementar els resultats de les simulacions amb els resultats de la recerca empírica, perquè només la combinació de treball de camp i de simulació ens permet avançar en el coneixement de determinats processos complexos (Boekhorst i Hogeweg, 1994).<sup>4</sup>

L'estudi de la distribució jeràrquica en grups de primats no humans aporta un gran volum de literatura en el camp de l'etologia, però alhora trobem que no hi ha un acord entre investigadors sobre quines són realment les variables que regulen aquesta conducta. Amb el nostre estudi, fem un primer pas per crear una base a partir de la qual introduïrem i comprovarem l'efecte de noves variables en aquest tema. Posteriorment, a partir dels resultats observats en les simulacions, ens trobarem en una millor situació per comprendre els fenòmens de jerarquia que s'observen en àmbits naturals.

## REFERÈNCIES

- ADAMI, C. (1998). *Introduction to artificial life*. Nova York, Springer-Verlag.
- BARTON, R. A., R. W. BYRNE i A. WHITEN (1996): «Ecology, feeding competition and social structure in baboons», *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 321-329.
- BEER, R. D. (1990): *Intelligence as adaptive behavior: An experiment in computational neuroethology*. San Diego, CA, Academic Press.
- BERNSTEIN, I. S. & T. P. GORDON (1980): «The social component of dominance relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*)». *Animal Behavior*, 28, 1033-1039.
- BOEKHORST, I. & P. HOGEWEG (1994): «Effects of tree size on travelband formation in Orang-utans: Data analysis suggested by a model study», en R. Brooks & P. Maes (eds.), *Artificial life IV* (p. 119-129). Cambridge, MA, The MIT Press.
- BOYD, R. & J. B. SILK (2001): *Cómo evolucionaron los humanos*. Barcelona, Editorial Ariel.

4. Actualment, al parc zoològic de Barcelona es treballa, amb un grup de set *Cercocebus torquatus lunulatus*, replicant els experiments que s'han realitzat amb el simulador.

- COLELLA, V., E. KLOPFER & M. RESNICK (2001): *Adventures in modeling: Exploring complex, dynamic systems with StarLogo*. Nova York, Teachers College Press.
- COWLISHAW, G. & R. DUNBAR (1991): «Dominance rank and mating success in male primates», *Animal Behaviour*, 41, 1045-1056.
- HAMILTON, W. D. (1971): «Geometry for the selfish herd», *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295-311.
- HEMELRIJK, C. K. (1996): «Dominance interactions, spatial dynamics and emergent reciprocity in a virtual world», en P. Maes, M. J. Mataric, J.-A. Meyer, J Pollack & S. W. Wilson (eds.), *From animals to animats IV* (p. 545-552). Cambridge, MA, The MIT Press.
- (1998): «Risk sensitive and ambiguity reducing dominance interactions in a virtual laboratory», en R. Pfeifer, B. Blunberg, J.-A. Meyer & S. W. Wilson (eds.), *From animals to animats V* (p. 255-262). Cambridge, MA, MIT Press.
- (2000): «Towards the integration of social dominance and spatial structure», *Animal Behaviour*, 59, 1035-1048.
- (2003): «Female co-dominance in a virtual world: ecological, cognitive, social and sexual causes», *Behaviour*, 140, 1247-1273.
- HOLLAND, J. H. (1995): *Hidden order: How adaptation builds complexity*. Reading, MA, Perseus Books.
- KOENIG, A. (2001): «Competition for resources and its behavioral consequences among female primates», *International Journal of Primatology*, 23 (4), 759-783.
- KOHLER, T. A. & G. J. GUMERMAN (2000): *Dynamics in human and primate societies: Agent-based modeling of social and spatial processes*. Oxford, University Press.
- LANGTON, C. G. (1988): «Artificial life», en C.G. Langton (ed.), *Artificial life VI* (p.1-47), Reading, MA: Addison-Wesley.
- MAES, P. (1997): «Modeling adaptive autonomous agents», en C.G. Langton (ed.), *Artificial life: An overview* (p. 135-162). Cambridge, MA, The MIT Press.
- MARDIA, M. K. (1972): *Statistics of directional data*. Londres, Academic Press.
- MEYER, J. A. & A. Guillot (1991): «Simulation of adaptive behavior in animats: Review and prospect», en J. A. Meyer & S. W. Wilson (eds.), *From animals to animats I* (pp. 2-14). Cambridge, MA, MIT Press.
- PARR, L., M. MATHESON, I. BERNSTEIN & F. DE WALL (1997): «Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys», *Cebus paella. Animal Behaviour*, 54, 361-367.
- PAYNE, H., M. LAWES & P. HENZI (2003). Competition and the exchange of grooming among female samango monkeys (*Cercopithecus mitis erythrarchus*). *Animal Behaviour*, 140, 453-471.

- POPP, J. & I. DEVORE (1979): «Aggressive competition and social dominance theory: Synopsis», en D.A. Hamburg & E.R McCown (eds.), *The great apes* (p. 317-338). Menlo Park, CA, Benjamin-Cummings.
- RESNICK, M. (1994): *Turtles, termites and traffic jams: Explorations in massively parallel microworlds*. Cambridge, MA, The MIT Press.
- WRANGHAM, R. W. (1986): «Ecology and social relationships in two species of chimpanzee», en D. I. Rubenstein and R. W. Wrangham (eds.), *Ecological aspects of social evolution* (p. 352-378). Princeton, NJ, Princeton University Press.
- YAMADA, M. (1966): «Five natural troops of Japanese monkeys of Shodoshima Island (I): distribution and social organization», *Primates*, 7, 315-362.