

ORGANIZACIÓN ESPACIAL Y DOMINANCIA SOCIAL EN MACHOS *Alouatta palliata* EN LA ISLA AGALTEPEC, VERACRUZ, MÉXICO

Spatial organisation and social dominance of male *Alouatta palliata* on Agaltepec Island, Veracruz, Mexico

PAD Dias , E Rodríguez-Luna

(PADD) Primats (CERP), Universitat de Barcelona.
Calixtro R Maldonado 37, Sabancuy 24370 Campeche, México.
(PADD y ERL) Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana.
padias@netc.pt

Artículo recibido: 27 de mayo de 2005

Artículo aceptado: 15 de agosto de 2005

RESUMEN. La proximidad espacial entre machos de la especie *Alouatta palliata* se ha relacionado frecuentemente con el estatus de los individuos. Las relaciones entre esta y otras variables de organización espacial (la frecuencia de asociación de los machos en los subgrupos y el número medio de machos presente en los subgrupos cuando cada día se reunió) y la dominancia social fue estudiada en los 13 machos adultos de una sociedad de tipo fisión-fusión que vive en condiciones de semilibertad en la Isla Agaltepec, Veracruz. El trabajo se basó en métodos de muestreo conductual, con los cuales se obtuvieron datos relativos a las interacciones sociales, relaciones de proximidad y asociación de los machos en los subgrupos. La frecuencia de asociación a otros machos se correlacionó negativamente con el rango de los individuos. Por otro lado, la distancia jerárquica se relacionó negativamente con el número de machos presente en el subgrupo cuando los individuos se juntaron, y positivamente con la frecuencia de asociación. Los resultados confirman la existencia de una dependencia de la organización espacial de los machos de sus relaciones de dominancia, y sugieren que en sociedades con el sistema fisión-fusión la proximidad espacial entre individuos no será la medida más adecuada para estudiar esta relación. Las tendencias encontradas en la organización espacial de los machos podrán estar asociadas a estrategias de afrontamiento desarrolladas para enfrentar las condiciones de saturación del hábitat que existen en Agaltepec.

Palabras clave: *Alouatta palliata*, conducta de machos, organización espacial, dominancia social, estrategias de afrontamiento, saturación del hábitat.

ABSTRACT. Spatial proximity among *Alouatta palliata* males has been frequently related to individual status. The relationships among this and other spatial organisation variables (the frequency of association of the males in the subgroups and the mean number of males in the subgroups at the time a dyad groups) and social dominance were studied for the 13 adult males of a fission-fusion society living in semi free-ranging conditions on Agaltepec Island, Veracruz. Behavioural sampling methods were used to gather data on the social interactions, proximity relationships and association of the males in the subgroups. The frequency of association with other males correlated negatively with the rank of the individuals. On the other hand, rank distance correlated negatively with the number of males present in the subgroup when individuals grouped, and positively with the frequency of association. The results confirm the dependency of the spatial organisation of the males on their dominance relationships, and suggest that spatial proximity among individuals is not the most suitable measure to study this relationship in societies with a fission-fusion system. The trends recorded for the spatial organisation of the males may be associated with the coping strategies they develop to face the saturation conditions of the habitat in Agaltepec.

Key words: *Alouatta palliata*, male behaviour, spatial organisation, social dominance, coping strategies, habitat saturation.

INTRODUCCIÓN

Los modelos ecológicos que explican la evolución de la sociabilidad en los primates consideran que las relaciones sociales que se establecen entre in-

dividuos son respuestas adaptativas a la distribución espaciotemporal de los recursos y riesgos en el ambiente (van Schaik 1989; van Hooft & van Schaik 1994; Sterck *et al.* 1997). Las características de estos factores determinarán tanto el tipo de

régimen de competencia como el grado de cohesión espacial entre los individuos (Sterck *et al.* 1997). De este modo, la existencia de una relación entre la estructura espacial y los patrones de interacciones sociales es asumida en estos modelos.

En este sentido, los trabajos dedicados a la descripción de la conducta de los machos adultos de la especie *Alouatta palliata* (monos aulladores de manto) han destacado la importancia del estudio de los patrones de organización espacial para la comprensión de las relaciones sociales entre los individuos (Jones 1980, 1982; Zucker & Clarke 1986; Wang & Milton 2003). De acuerdo con estos autores, esta información es esencial para conocer aspectos sutiles de la dinámica intragrupal, como es el caso de las relaciones de dominancia, una vez que los machos presentan bajas tasas de interacciones (Crockett & Eisenberg 1987, Wang & Milton 2003).

Si el estatus influye en el ordenamiento espacial de los miembros de un grupo, entonces el análisis de variables representativas de ese orden permitirá determinar las relaciones de dominancia dentro de un grupo. El objetivo del presente trabajo fue analizar esta relación en los machos de un grupo de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata*) con una organización social del tipo fisión-fusión en la Isla Agaltepec, Catemaco, Veracruz. Específicamente, se esperó que diferentes medidas de las relaciones espaciales permitieran predecir las diferencias en términos de posición jerárquica de los machos. Las variables espaciales consideradas (proximidad, frecuencia de asociación de los machos en los subgrupos, y número de machos con que cada día se reunió en los subgrupos) han sido utilizadas en estudios anteriores con esta especie (Jones 1982; Zucker & Clarke 1986; Wang & Milton 2003), con otras especies de primates, como en chimpancés (*Pan troglodytes*, Newton-Fisher *et al.* 2000) o muriquis (*Brachyteles arachnoides*, Strier *et al.* 2002), y con otros animales, como en búfalos africanos (*Syncerus caffer*, Cross *et al.* 2005).

Es importante destacar que el grupo de Agaltepec vive en condiciones de semilibertad y enfrenta unas circunstancias socioecológicas marcadamente distintas a las observadas en otras poblaciones (Días & Rodríguez-Luna 2003). Por

ejemplo, en este grupo existen más machos (13) que los normalmente registrados para otras poblaciones de esta especie en la región 3, Estrada 1982), y todos los individuos permanecen en su grupo de nacimiento, ya que los patrones de dispersión y reclutamiento están limitados por la insularidad del lugar (Días 2002). De este modo, las características demográficas, ecológicas, y asociadas a la historia del grupo determinan que este sea particularmente indicado para el estudio de respuestas adaptativas que surgen asociadas a la saturación de los hábitats.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del lugar y sujetos de estudio

El estudio se realizó en la Isla Agaltepec que se localiza en la Laguna de Catemaco, Veracruz (18°27' y 18°28' N, 95°02' y 95°03' O). Con un área de 8.3 ha presenta cuatro tipos de vegetación: selva mediana subcaducifolia, vegetación riparia, vegetación secundaria y algunas áreas de pastizal en zonas contiguas a la laguna. La información detallada sobre la composición florística y la climatología de este lugar se puede consultar en Soto (1976) y López-Galindo & Acosta-Pérez (1998).

El grupo de monos aulladores presente en la isla fue introducido en el ámbito de un proyecto de translocación (Rodríguez-Luna *et al.* 1993). Los individuos desarrollan sus actividades sin cualquier intervención humana, exceptuando la presencia de los investigadores, desde el momento de la translocación (1988) y dependen de los recursos existentes de modo natural en la isla. Cuando se realizó este estudio en el año de 1999 existían 59 individuos en el grupo (13 machos, 21 hembras, 10 subadultos, nueve juveniles y seis infantes; densidad poblacional de 7.1 ind/ha). Todos los machos podían ser fácilmente reconocidos a través de las características que presentaban variación interindividual: fisonomía, pelos dorados en las patas y cola, patrones de despigmentación en la parte ventral de las patas y en el dermatoglifo, cicatrices faciales (dos individuos), ausencia de dedos (dos individuos), y otros rasgos físicos como el tamaño y la coloración del manto dorsal.

Procedimiento

En este trabajo se presentan datos relativos a siete

meses de registro (enero a julio de 1999) durante los cuales se estudió la conducta de los 13 machos adultos (78 díadas) del grupo. Para recolectar los datos de interacciones sociales se utilizó el muestreo focal animal con un registro continuo (Altmann 1974) durante períodos de cinco horas; durante cada periodo focal se anotaron todas las ocurrencias de conductas emitidas y recibidas (frecuencias) por el animal focal (etograma definido en Dias 2002) y el nombre del otro individuo. Simultáneamente, y con un muestreo de barridos repetido a cada 15 minutos (con un registro instantáneo), se registró la identidad de todos los machos presentes en el subgrupo y las distancias mantenidas por estos respecto al animal focal de acuerdo con diferentes categorías. Tres de estas – (X1) contacto; (X2) menos de 1 m; (X3) 1 a 5 m – ya han sido utilizadas para estudiar patrones de proximidad en monos aulladores de manto (Wang & Milton 2003). Respecto a las categorías de mayor distanciamiento – (X4) 6 a 10 m; (X5) 11 a 15 m; (X6) más de 15 m – estas se utilizaron con el objetivo de ampliar el intervalo de distancias consideradas, una vez que durante las observaciones preliminares se vio que la dispersión espacial máxima de los individuos presentes en un subgrupo era habitualmente mayor de 15 m.

En las ocasiones en que los focales se mantuvieron fuera de observación el registro se interrumpía y solamente era reactivado si estos se volvían a encontrar en un período inferior a 15 min; de no ser así el focal se suspendía y se iniciaba un nuevo focal ($N = 2$). Los focales cuya suma de los periodos no observados excedió 1h 40 min fueron eliminados de los análisis ($N = 2$). La definición de este criterio se basó en la propuesta de Lehner (1979) quien indicó que para un dado periodo muestral el tiempo no observado no debe ser mayor a un tercio de la duración total de la muestra.

Organización de los datos y variables

El tiempo medio de observaciones focales por macho fue de $35.2h \pm 10.5$. Respecto a los registros de barridos, y para asegurar la representatividad de la muestra, se consideró como referencia el macho con menos registros ($N = 126$) y se seleccionó aleatoriamente el mismo número de barridos para los demás machos. Los resultados presentados corresponden a aproximadamente 400

horas de registros focales y a 1 638 barridos.

Para analizar las relaciones espaciales se organizaron los datos de los barridos de tres formas. En la primera, un índice de proximidad se calculó con base en las frecuencias de observación de los machos en cada categoría de distancia:

$$I_p = \frac{(X1*1) + (X2*0.5) + (X3*0.25) + (X4*0.125) + (X5*0.0625) + (X6*0.031)}{\bar{X} I_p}$$

Las frecuencias de registro por categoría de distancia (X1 a X6) de cada díada se multiplicaron por un factor de ponderación, y la suma de estos valores se dividió por el índice de proximidad medio de todas las díadas. La atribución de los valores de ponderación a cada categoría de distancia se realizó considerando que mayor proximidad implica mayor tolerancia, por lo que éstos fueron decrecientes de la categoría de mayor proximidad a la de mayor distancia (1, 0.5, 0.25, etc.).

En la segunda, la asociación diádica fue definida en función de la frecuencia con que los machos se observaron juntos o por separado en los subgrupos, y fue estudiada a través del índice 'Twice-Weight' (Cairns & Schwager 1987):

$$I_{ij} = \frac{\#_{ij}}{\#_i \#_j + \#_{ij}}$$

donde $\#_{ij}$ es el número de veces en que los individuos i y j fueron observados en el mismo subgrupo; $\#_i$ es el número de veces en que i fue observado sin j ; y $\#_j$ es el número de veces en que j fue observado sin i . Este índice puede variar entre 0 (los dos individuos nunca fueron observados juntos) y 1 (los individuos estuvieron siempre juntos). Los valores de este índice fueron transformados en una medida relativa de asociación de acuerdo con la fórmula sugerida por Newton-Fisher (1999):

$$Z_{ij} = \frac{I_{ij} - I}{s}$$

en que: I_{ij} es el índice de asociación entre los individuos i y j ; I es el índice de asociación medio de todas las díadas; s es la desviación estándar de la muestra. Esta medida expresa la fuerza de la asociación de cada díada como su desviación respecto a los índices de todas las díadas y se refiere en los análisis como índice de asociación. Las díadas con

valores negativos para este índice estuvieron juntas en el mismo subgrupo en una proporción menor que la media entre todos los machos, mientras que a los valores positivos se aplica la interpretación inversa.

En la tercera, para cada individuo se calculó el número medio de machos con que se asoció en los subgrupos y, para cada diada, el número medio de machos presente en los subgrupos en las ocasiones en que los dos individuos se reunieron (media machos subgrupo, MdMSb).

En la determinación de la jerarquía de dominancia se consideraron las interacciones agonísticas vencidas (cuando uno de los machos se somete). Este criterio es frecuentemente utilizado para cuantificar asimetrías en las relaciones sociales (Radespiel & Zimmermann 2001; Alberts *et al.* 2003; Muller & Wrangham 2004). Con base en estas interacciones se calculó un valor cardinal de dominancia para cada macho a través del índice de David (de Vries 1998; Gammell *et al.* 2003). Este método permite cuantificar y analizar estadísticamente las diferencias de rango entre individuos. Para un determinado macho i la proporción de interacciones vencidas respecto a un individuo j (P_{ij}) es el número de veces que i vence j (w_{ij}) entre el número total de interacciones agonísticas que ocurrieron entre los dos individuos (n_{ij}); entonces $P_{ij} = w_{ij} / n_{ij}$. La proporción de interacciones perdidas por i frente a j es $P_{ji} = 1 - P_{ij}$. El índice de dominancia para el individuo i calcula utilizando la siguiente fórmula:

$$ID_i = \frac{w_i}{\sum w_i} \frac{1}{\sum P_{ij}}$$

en que w representa la suma de los valores P_{ij} del individuo i , w_2 representa la suma de los valores w de los individuos con quien i interactuó, I representa la suma de los valores P_{ij} del individuo i y I_2 representa la suma de los valores I de los machos con quien i interactuó (de Vries 1998; Gammell *et al.* 2003). Una vez que este resultado puede ser influido por diferencias en las frecuencias de interacción entre las diferentes diadas de un grupo, de Vries (1998) propuso una corrección de la fórmula contra el azar de la fórmula. Esta corrección toma en cuenta la posibilidad de que la asimetría registrada en las interacciones vencidas y perdidas

de dos individuos no sea diferente de la que ocurriría si los individuos estuvieron empatados. La corrección sería entonces:

$$d_{ij} = P_{ij} - \frac{1}{2} \text{Prob}[P_{ij} \leq 0.5]$$

en que $\text{Prob}[P_{ij} - 0.5]$ es la probabilidad que la desviación de la proporción observada frente a la proporción esperada ocurra al azar. En este trabajo se utilizó una simplificación de esta corrección sugerida por de Vries (comunicación personal): $d_{ij} = (P_{ij} + 0.5) / (n_{ij} + 1)$. Con base en este resultado se ordenaron jerárquicamente los machos (linealidad jerárquica: $h' = 0.3$). La distancia jerárquica en las diadas se calculó restando los índices de dominancia de cada macho.

Análisis de los datos

Con el objetivo de verificar cual o cuales de las variables espaciales más se relacionan con las variables de dominancia se realizaron dos regresiones múltiples con un método por pasos (nivel de tolerancia = 0.0001). En el primer análisis se verificó la relación entre los índices de dominancia de los machos y las siguientes variables espaciales: índices de proximidad, índices de asociación, y MdMSb. En el segundo se estimó la relación entre la distancia jerárquica de las diadas y las mismas variables espaciales. También, para facilitar la interpretación de los efectos de cada una de las variables se realizaron correlaciones de Pearson. Todos los análisis se efectuaron con el paquete estadístico Statistica (StatSoft, Inc.) y el valor de significancia considerado fue de 0.05.

RESULTADOS

El modelo más robusto definido por la regresión por pasos entre las variables de organización espacial y los índices de dominancia por individuo excluyó la variable MdMSb. Este modelo no fue significativo ($R^2_{\text{ajust.}} = 0.42$; $p = 0.064$) y ninguna de las variables incluidas (índices de asociación e índices de proximidad) resultó significativa (Tabla 1). Sin embargo, los índices de asociación se correlacionaron negativamente con los índices de dominancia ($r = -0.57$; $p < 0.05$) (Figura 1). La exclusión del macho alfa del análisis de esta relación provocó que la correlación no fuera significativa ($r = -0.27$; $p > 0.05$).

En el análisis de la distancia jerárquica de todas las díadas ($N = 78$) el modelo más explicativo incluyó todas las variables predictivas espaciales, y el resultado de la regresión fue altamente significativo, aunque su capacidad explicativa fue reducida ($R^2_{\text{ajust.}} = 0.24$; $p < 0.0001$) (Tabla 2). De las variables consideradas la que más contribuyó al modelo fue la MdMSb, el número medio de machos presente en los subgrupos cuando cada díada se reunió ($p < 0.001$), y en menor medida los índices de asociación ($p < 0.05$). Los índices de proximidad no alcanzaron el nivel de significancia ($p > 0.05$).

Tabla 1. Resultados del análisis de regresión entre los índices de dominancia y las variables espaciales.

Table 1. Results of the regression analysis between the spatial variables and the dominance indices.

	$R^2_{\text{ajust.}}$	g.l.	Cuadrados Medios	F	p
Modelo general	0.42	2	10.624	3.656	<0.064
Residuales		10	2.906		
Variables Predictivas	β		B	t	p
Índices de asociación	-0.51		-2.378	-2.084	0.0640
Índices de proximidad	-0.32		-7.689	-1.310	0.220

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio confirman la reciprocidad entre la organización espacial y las relaciones de dominancia en los machos de Agaltepec. Sin embargo, ésta no se verificó para todas las variables espaciales consideradas. En contraste con lo que ha sido registrado en estudios anteriores (Jones 1982; Zucker & Clarke 1986; Wang & Milton 2003), en este grupo la proximidad entre los machos no se relacionó con las relaciones de dominancia. Es posible que en sociedades de tipo fisión-fusión las diferencias de rango se manifiesten más claramente en decisiones de tipo 'con quien asociarse' y 'con cuántos machos' en lugar de 'a qué distancia'. En estos grupos los individuos presentan cambios en sus patrones de asociación de acuerdo con variaciones en las condiciones socio-ambientales (Chapman 1988; Alves & Guix 1992; Newton-Fisher *et al.* 2000; Dias & Strier 2003), por lo que medidas espaciales que reflejen esta mayor

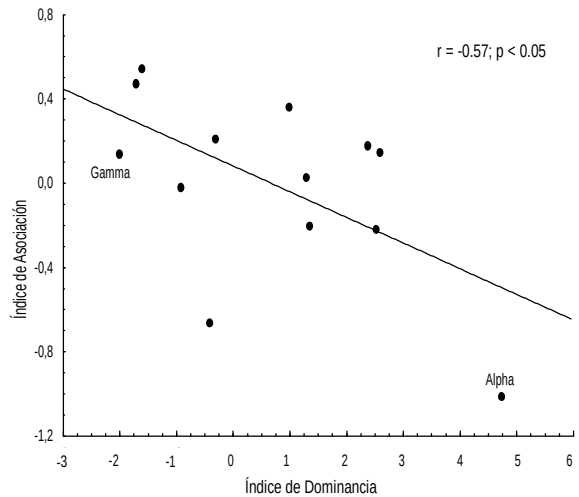


Figura 1. Relación entre los índices cardinales de dominancia y los índices de asociación media por individuo ($r = -0.57$; $p < 0.05$). Se indica la posición del macho alfa (el primero en la jerarquía) y del macho gamma (el último).

Figure 1. Relationship between the cardinal dominance indices and the mean association indices per individual ($r = -0.57$; $p < 0.05$). The positions of the alpha male (the first in the hierarchy) and the gamma male (the last) are shown.

Tabla 2. Resultados del análisis de regresión entre la distancia jerárquica y las variables espaciales.

Table 2. Results of the regression analysis between the spatial variables and the rank distance.

	$R^2_{\text{ajust.}}$	g.l.	Cuadrados Medios	F	p
Modelo general	0.24	3	15.985	7.579	<0.0001
Residuales		74	2.109		
Variables Predictivas	β		B	t	p
MdMSb	-0.48		-1.699	-4.466	<0.0001
Índices de asociación	0.23		0.379	2.264	0.027
Índices de proximidad	0.14		1.927	1.251	0.215

fluidez de agrupamiento podrán ser más representativas de las pautas de interacción social. Se justifica así que las variables con mayor capacidad predictiva sobre las relaciones de dominancia de los machos hayan sido la frecuencia de asociación y el número medio de machos presente en los subgrupos cuando cada díada se reunió.

Sin embargo, en la interpretación de estos resultados hay que considerar las características peculiares del grupo de estudio. Cuando se realizó este trabajo, la densidad poblacional en Agaltepec era más de 25 veces superior a la registrada para

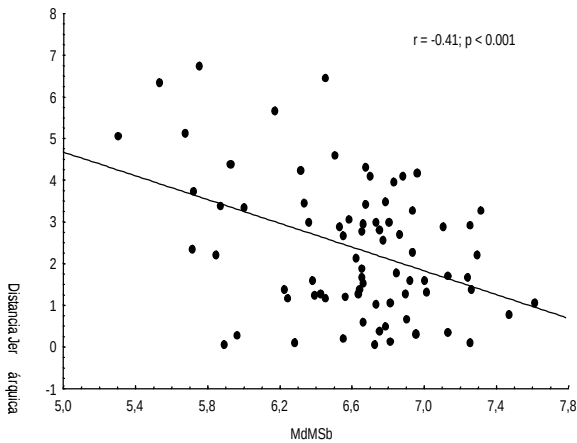


Figura 2. Relación entre la distancia jerárquica de las díadas y la MdMSb ($r=-0.41$; $p<0.001$).

Figure 2. Relationship between the dyad rank distance and the MdMSb ($r=-0.41$; $p<0.001$).

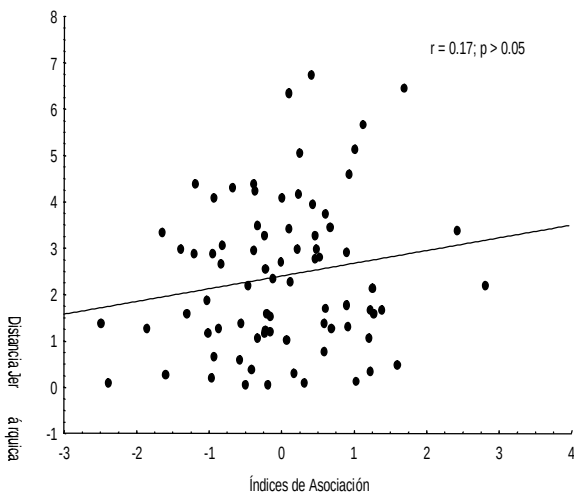


Figura 3. Relación entre la distancia jerárquica de las díadas y los índices de asociación ($r=0.17$; $p>0.05$).

Figure 3. Relationship between the dyadic rank distance and the association indices ($r=0.17$; $p>0.05$).

hábitat continuo y aproximadamente cinco veces más alta que la observada para fragmentos en la misma región (Estrada 1982; Cristóbal-Azkarate 2003). Considerando que la saturación de los hábitats está asociada a cambios en la conducta (Sterck *et al.* 1997), y que las densidades poblacionales altas aumentan las probabilidades de surgimiento de conflictos sociales (Judge 2000), los resultados podrán estar asociados a estrategias de afrontamiento (coping strategies, según de Waal 1989) desarrolladas en el contexto del crecimiento

demográfico notable que ocurrió en Agaltepec. Dos tipos principales de respuestas a condiciones de sobrepoblación han sido identificados en primates: inhibición de la conducta social, como en *Pan troglodytes* (Aureli & de Waal 1997) y aumento en la frecuencia de todas o de algunas pautas de interacción social, como en macacos rhesus (*Macaca mulata*, Judge & de Waal 1997). En un estudio anterior se registró que las tasas de interacción por macho por hora de observación en Agaltepec no difirieron de las registradas en condiciones de libertad (Días 2002). Este resultado concuerda con los datos disponibles de la ecología de la conducta de esta especie (Jones 1980; Milton 1980). La dieta de los monos aulladores de manto incluye cantidades importantes de materia vegetal de bajo contenido energético (Milton 1980), lo que limita la energía disponible para invertir en actividades sociales. La dinámica social se basa en la utilización de mecanismos de regulación indirecta de las relaciones intragrupalas, como conductas ritualizadas (Jones 1980), e intergrupales, como vocalizaciones (Whitehead 1989). Así, las estrategias de afrontamiento de los monos aulladores en Agaltepec podrán estar relacionadas con otros aspectos conductuales.

Es así posible que en este grupo los machos varíen sus patrones de agrupamiento en función de las relaciones de estatus como una táctica de prevención de conflictos frente a las condiciones de saturación del hábitat de Agaltepec. Este marco interpretativo explicaría la relación encontrada entre distancia jerárquica y las variables MdMSb e índices de asociación. La proximidad jerárquica puede conducir a la indefinición de las relaciones de estatus (Jameson *et al.* 1999) e incrementar la probabilidad de ocurrencia de conductas competitivas y/o de escalada de los conflictos. El sistema de fisión-fusión permite que los machos de rangos similares permanezcan separados, y los índices de asociación más bajos encontrados para estas díadas demuestran que lo hacen en Agaltepec. Además estos individuos parecen reunirse solamente cuando varios machos están presentes, lo cual sugiere que este agrupamiento estará relacionado con un efecto de concentración generalizada de individuos.

En cuanto a la relación encontrada entre

los índices de asociación y los índices de dominancia, esta parece ser determinada sobretudo por la baja asociación del macho alfa con los demás machos. Aunque sería esencial disponer de una medida de iniciativa de asociación para interpretar esta tendencia, es posible que el resultado se relacione con la conducta de los otros individuos para evitar al macho alfa. En el análisis de las relaciones de dominancia de este grupo, el macho alfa sobresalió claramente por el número de interacciones agonísticas que venció (Dias 2002), lo que provocó su aislamiento en la cúspide de la jerarquía. Este éxito se podrá reflejar en un mayor potencial de monopolización de recursos (resource-holding potential), según Jones (1995), por lo que para los otros machos la asociación continuada con el alfa implicaría costos muy altos.

En conclusión, la existencia de una relación directa entre la dominancia y la organización espacial se confirmó en los machos de la Isla Agaltepec. Esta relación se manifestó en la frecuencia de asociación y en el número de machos en los subgrupos,

variables asociadas al sistema social fisión-fusión. Aunque en la interpretación de los resultados se destacó la importancia de las características demográficas de este grupo para la comprensión de las funciones últimas de las relaciones encontradas, otros factores causales proximales, como el parentesco y las estrategias socio-sexuales de las hembras, juegan un papel importante en las relaciones sociales de los machos en Agaltepec (Dias & Rodríguez-Luna 2003).

AGRADECIMIENTOS

Se agradecen las facilidades concedidas por el Instituto de Neuroetología de la Universidad Veracruzana y por todo su personal para la realización de este estudio. El manuscrito fue significativamente mejorado por las sugerencias de Cristina Domingo, del Dr. Alejandro Estrada, y de la M. en C. Sarie Van Belle. La 'Fundação para a Ciência e Tecnologia' del 'Ministerio da Ciência e Tecnologia' de Portugal financió parte del trabajo.

LITERATURA CITADA

- Alberts SC, Watts HE, Altmann J (2003) Queuing and queue-jumping: Long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Animal Behaviour* 65:821-840.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Alves IMSC, Guix JC (1992) Feeding habits of *Alouatta caraya* in a semi-natural area (SE Brazil). *Mammalia* 56:469-472.
- Aureli F, de Waal FBM (1997) Inhibition of social behavior in chimpanzees under high-density conditions. *American Journal of Primatology* 41:213-228.
- Cairns SJ, Schawger SJ (1987) A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35:1454-1469.
- Chapman CA (1988) Patterns of foraging and range use by three species of Neotropical primates. *Primates* 29:177-194.
- Cristóbal-Azcarate J (2003) Determinación de la capacidad de carga de un hábitat y evaluación de la capacidad de adaptación conductual y social de los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*). Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona. 169 pp.
- Crockett CM, Eisenberg JF (1987) Howlers: Variations in group size and demography. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds) *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago: 54-68.
- Cross PC, Lloyd-Smith JO, Getz WM (2005) Disentangling association patterns in fission-fusion societies using African buffalo as an example. *Animal Behaviour* 69:499-506.
- de Vries H (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: A new procedure and review. *Animal Behaviour* 55:827-843.
- de Waal FBM (1989) The myth of a simple relation between space and aggression in captive primates. *Zoo Biology Supplement* 1:141-148.

- Dias PAD (2002) Alterações na estrutura das relações sociais num grupo de macacos uivadores de manto (*Alouatta palliata mexicana*): Estudo dos machos de uma comunidade na Ilha de Agaltepec, Município de Catemaco, Veracruz, México. Masters Thesis. ISCSP, Universidade Técnica de Lisboa. Portugal. 220 pp.
- Dias PAD, Rodríguez-Luna E (2003) Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata mexicana* (Isla Agaltepec, Veracruz, México). Neotropical Primates 11:161-164.
- Dias LG, Strier KB (2003) Effects of group size on ranging patterns in *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. International Journal of Primatology 24:209-221.
- Estrada A (1982) Survey and census of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. American Journal of Primatology 2:363-372.
- Gammell MP, de Vries H, Jennings DJ, Carlin CM, Hayden TJ (2003) David's score: A more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. Animal behaviour 66:601-605.
- Jameson KA, Appleby MC, Freeman LC (1999) Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance. Animal Behaviour 57:991-998.
- Jones CB (1980) The functions of status in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* GRAY: Intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. Primates 21:389-405.
- Jones CB (1982) A field manipulation of spatial relations among mantled howler monkeys. Primates 23:130-134.
- Jones CB (1995) Alternative reproductive behaviors in the mantled howler monkey (*Alouatta palliata* Gray): Testing Carpenter's hypothesis. Boletín Primatológico Latinoamericano 5:1-55.
- Judge PG (2000) Coping with crowded conditions. En: Aureli F, de Waal FBM (eds) Natural Conflict Resolution. University of California Press, Berkeley: 129-154.
- Judge PG, de Waal FBM (1997) Rhesus monkey behaviour under diverse population densities: Coping with long-term crowding. Animal Behaviour 54:643-662.
- Lehner PN (1979) Handbook of Ethological Methods. Garland Press. New York. 234 pp.
- López-Galindo A, Acosta-Pérez R (1998) Listado florístico de la Isla Agaltepec, Lago de Catemaco, Veracruz. Floresta Veracruzana 1:1-4.
- Milton K (1980) The foraging strategy of howler monkeys; A study of primate economics. Columbia University Press. New York. 165 pp.
- Muller MN, Wrangham RW (2004) Dominance, cortisol and stress in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). Behavioural Ecology and Sociobiology 55:332-340.
- Newton-Fisher NE (1999) Association by male chimpanzees: A social tactic? Behaviour 136:705-730.
- Newton-Fisher NE, Reynolds V, Plumpton AJ (2000) Food supply and chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) party size in the Budongo Forest Reserve, Uganda. International Journal of Primatology 21:613-628.
- Radespiel U, Zimmermann E (2001) Female dominance in captive gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). American Journal of Primatology 54:181-192.
- Rodríguez-Luna E, García-Orduña F, Canales-Espinosa D (1993) Translocación del mono aullador *Alouatta palliata*: Una alternativa conservacionista. En: Estrada A, Rodríguez-Luna E, Wilchis RL, Coates-Estrada R (eds) Estudios Primatológicos en México, Vol. I. Universidad Veracruzana. Xalapa: 129-177.
- Soto ME (1976) Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtlas. En: Gómez-Pompa A, del Amo S, Vázquez-Yañez M, Butanda R (eds) Regeneración de las Selvas. INIREB Consejo Nacional para la enseñanza de la Biología. México. 56-72 pp.
- Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. Behavioural Ecology and Sociobiology 41:291-309.
- Strier KB, Dib LT, Figueira JEC (2002) Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*).

- Behaviour 139:315-342.
- van Hooff JARAM, van Schaik CP (1994) Male bonds: Affiliative relationships among nonhuman primate males. Behaviour 130:309-337.
- van Schaik CP (1989) The ecology of social relationships amongst female primates. En: Standen V, Foley RA (eds) Comparative Socioecology of Mammals and Humans. Blackwell, Oxford. 195-218 pp.
- Wang E, Milton K (2003) Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. International Journal of Primatology 24:1227-1243.
- Whitehead JM (1989) The effect of the location of a simulated intruder on responses to long-distance vocalizations of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. Behaviour 11:73-103.
- Zucker EL, Clarke MR (1986) Male-male interactions in a group of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Ninth Annual Meeting of the American Society of Primatologists 1-13.