

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



FACULTAD DE PSICOLOGÍA
Departamento Psicología Biológica y de la Salud
Programa de Doctorado.- Comportamiento animal y humano: Una perspectiva etológica

TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO BIOENERGÉTICO DE LOS COSTOS
ASOCIADOS A LA COOPERACIÓN EN EL
TRANSPORTE DE CRÍAS EN EL TITÍ DE CABEZA
BLANCA (*Saguinus oedipus*; *Callitrichinae*)**



Ana Morcillo Pimentel

Madrid, 2008

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID



FACULTAD DE PSICOLOGÍA
Departamento Psicología Biológica y de la Salud
Programa de Doctorado.- Comportamiento animal y humano: Una perspectiva etológica

TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO BIOENERGÉTICO DE LOS COSTOS
ASOCIADOS A LA COOPERACIÓN EN EL
TRANSPORTE DE CRÍAS EN EL TITÍ DE CABEZA
BLANCA (*Saguinus oedipus*; *Callitrichinae*)**

Presentada en el DEPARTAMENTO DE PSICOLOGÍA BIOLÓGICA Y DE LA SALUD de la
FACULTAD DE PSICOLOGÍA de la UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID para la
obtención del Grado de Doctor por:

Ana Morcillo Pimentel

Directores de la Tesis: **Dra. Susana M^a Sánchez Rodríguez**

Dr. Fernando Peláez del Hierro

Madrid, 2008

La Dra. Susana M^a Sánchez Rodríguez, Profesora Contratado Doctor, y el Dr. Fernando Peláez del Hierro, Profesor Titular, ambos del Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid

CERTIFICAN: que el trabajo titulado “*Estudio bioenergético de los costos asociados a la cooperación en el transporte de crías en el Tití de Cabeza Blanca (Saguinus oedipus; Callitrichinae)*”, que presenta Dña. Ana Morcillo Pimentel para obtener el título de Doctor, ha sido realizado bajo su dirección, y se encuentra en condiciones para su presentación y defensa ante el Tribunal Calificador.

Madrid, a 1 de Octubre de 2008

V^oB^o Los Codirectores

Fdo. Dra. Susana M^a Sánchez Rodríguez

Fdo. Dr. Fernando Peláez del Hierro

A mi madre, por tanto

Agradecimientos

Llegado el momento de la presentación de mi trabajo doctoral quiero aprovechar para agradecer a las instituciones y numerosas personas que me han apoyado a lo largo de estos años para que este manuscrito se haya podido llevar a cabo y concluir.

En primer lugar quiero agradecerle a la Universidad Autónoma de Madrid, y en particular a la Facultad de Psicología, las becas concedidas desde mis tempranos años en esta casa (beca de Ayuda al Tercer Ciclo, y Beca FPU-UAM adscrita al proyecto del MCyT BSO2002-02611). Además de reforzar mi esfuerzo, me permitieron seguir el camino de la ciencia, disfrutando de los estudios en los que he participado trabajando, principalmente en el campo de la Primatología.

Gracias a mis directores de Tesis, Susana Sánchez y Fernando Peláez por su apoyo y paciencia. Durante todos estos años me han enseñado mucho, y de su profesionalidad creo haber aprendido. Su confianza, en mi trabajo y mi persona, incluso en las bajadas, ha sido fundamental.

Sin la financiación del MEG-DGI y la UAM-CM, proyecto SEJ2005-00016 y proyecto CCG06-UAM/SAL-0438, respectivamente, además del proyecto citado anteriormente, no se podría haber mantenido el funcionamiento de la colonia de titís de cabeza blanca en la que se ha realizado este trabajo. Gracias a M^a Carmen Fernández, directora del Gabinete Veterinario de la UAM, y a la plantilla de técnicos de dicho Gabinete (Santi, David, Manolo, Marta, Miguel y Jos; y numerosas becarias *finnova*), que durante todos estos años se han encargado del mantenimiento y cuidado de los animales, y con los que he compartido muchos tristes y alegres momentos.

Quiero dar las gracias al departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la UAM, y especialmente a mis compañeros del área de Psicobiología que me han acogido con cordialidad, y con los que me ha gustado trabajar y aprender; a Sandra Rubio, con la que he compartido espacio y buenos momentos. Agradezco a Ángela Loeches y Samuel Fernández su apoyo en mis primeros años en la Primatología junto a los chimpancés del Zoo de Madrid. A Samuel también por su linda amistad y por creer. También agradecer a Juan Botella, Julio Olea y Antonio Pardo, profesores del Área de Metodología de la Facultad de Psicología de la UAM, su ayuda en relación a las dudas estadísticas que han ido surgiendo.

Dentro del grupo de Primatología de la UAM no puedo pasar sin nombrar a Ana María Fidalgo, María Suárez y Laura Peñate, compañeras con las que he compartido muchos momentos de observación y estudio, y también lágrimas y risas; especialmente agradezco a Ana su ayuda y amistad, imprescindibles. Agradezco también a José Manuel Caperos, de los últimos en llegar al grupo, el aire fresco que casi siempre supone la iniciación científica, su creatividad y su amistad.

Fuera del ámbito profesional, siempre agradecida por haber contado con mis amigos/as y compañeros/as, que me han apoyado en el tiempo, desde que empecé hasta ahora, y han hecho un mundo menos raro a mis ojos y más dulce con su cariño. Muchos siempre se han interesado por mi trabajo, preguntándome qué tal los monitos. A Viki, Noe, Maras, Elenas, Sole, Miki, Alberto, Carlos, Mónica.... nombrar sin dejar a nadie fuera suele ser imposible, por lo que entiendo que ellos/as saben el importante espacio que ocupan en mi corazón, con el peso del camino. Quiero agradecer a Israel su apoyo y cariño, el andar juntos con una gran sonrisa, el respeto a mi trabajo y su comprensión con lo imprevisible de trabajar con animales.

Agradecer a toda mi familia su amor y apoyo, a mi hermana Sandra, y en especial a mi madre. Sin su apoyo económico habría resultado casi imposible haber realizado este trabajo, pero mucho más importante, sin su amor, y su valor ante la vida y el cambio, no sería la persona que he alcanzado a ser.

Por último, quiero nombrar, pues a ellos no se si les importará mucho mi agradecimiento, a los titís con los que he trabajado y con los que he compartido mucho tiempo. Dejarme ser para ellos como una parte más de la instalación, permitiéndome conocerles desde cerca, ha sido una gran experiencia en mi vida; espero que este trabajo ayude a conocer su sistema de crianza.

Este trabajo ha sido realizado en las instalaciones del Gabinete Veterinario de la Universidad Autónoma de Madrid. Ha contado para su mantenimiento con las siguientes fuentes de financiación: del MCyT, proyecto BSO2002-02611, del MEC-DGI, proyecto SEJ2005-00016, y de la UAM-CM, proyecto CCG06-UAM/SAL-0438. La colonia de titís de cabeza blanca se encuentra bajo la supervisión veterinaria de la directora del Gabinete Veterinario de la UAM, Dña. M^a Carmen Fernández Criado. Las investigaciones realizadas han recibido la autorización del Comité de Ética de la Investigación de la UAM (CEIUAM-2-23; CEIUAM 11-188; CEIUAM 16-362) y satisfacen las especificaciones de la normativa vigente (*R.D. 1201-2005 de 10 de octubre, sobre protección de los animales utilizados para experimentación y otros fines científicos*).

ÍNDICE

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Características generales de los calitrícidos.....	1
1.1.1. Taxonomía y morfología.....	1
1.1.2. Características ecológicas.....	3
1.1.3. Características reproductoras.....	7
1.1.4. Sistema de apareamiento.....	11
1.1.5. Sistemas de crianza cooperativa.....	14
1.2. Características del tití de cabeza blanca.....	23
1.3. Costos asociados al transporte de las crías en el tití de cabeza blanca.....	29
1.4. Objetivos e hipótesis.....	33

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Sujetos e instalaciones.....	35
2.2. Periodo de estudio.....	41
2.3. Diseño observacional.....	45
2.4. Condiciones ambientales durante el estudio.....	53
2.5. Variables y medidas.....	55
2.6. Análisis estadísticos.....	61

3. RESULTADOS	
3.1. Pérdidas de peso y transporte de crías.....	65
3.1.1. Pesos y pérdidas de peso.....	65
3.1.2. Tiempo transportando a las crías.....	69
3.2. Transporte y alimentación.....	71
3.2.1. Transporte en sesiones de alimentación vs. no alimentación.....	71
3.2.2. Ingesta energética.....	74
3.3. Transporte y gasto energético.....	77
3.3.1. Locomoción.....	77
3.3.1.1. Tiempo en movimiento.....	77
3.3.1.2. Distancia recorrida.....	83
3.3.2. Gasto energético del transporte.....	88
3.3.3. Gasto energético total.....	89
4. DISCUSIÓN	103
5. CONCLUSIONES	143
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	145

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Composición de los grupos de tití de cabeza blanca estudiados en la colonia de la UAM.....	35
Tabla 2. Ingredientes y contenido energético de la papilla por individuo y día.....	39
Tabla 3. Composición de la mezcla de minerales añadidos a la papilla.....	39
Tabla 4. Ingredientes y contenido energético de la mezcla de alimentos sólidos por individuo y día.....	40
Tabla 5. Estimación de la tasa de consumo de papilla por individuo (g/s).....	48
Tabla 6. Condiciones metereológicas en la colonia de titís de cabeza blanca de la UAM durante los periodos de estudio en cada nacimiento.....	53
Tabla 7. Descripción de los diferentes componentes del gasto energético total (GE).....	58-60
Tabla 8. Variables, medidas, comparaciones y análisis estadísticos.....	63-64
Tabla 9. Pesos parto y durante el periodo con crías dependientes (g; media \pm DT), y porcentaje medio de cambio con respecto al peso parto (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.....	67
Tabla 10. Porcentaje de tiempo observado transportando a las crías (Media \pm DT; Mín-Máx) durante las fases y el conjunto del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....	70
Tabla 11. Ingesta diaria en cada periodo y fase del estudio ($\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{día}^{-1}$; Media \pm DT), y porcentaje medio de cambio de ingesta durante el periodo con crías dependientes respecto al periodo sin crías dependientes (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.....	75
Tabla 12. Porcentaje de tiempo en movimiento (Media \pm DT), y rango (Mín-Máx), en relación al tiempo total en cada periodo y en cada condición del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....	79

Tabla 13. Porcentaje de tiempo en movimiento en cada periodo y fase del estudio (Media \pm DT), y porcentaje medio de cambio en el tiempo en movimiento durante el periodo con crías dependientes respecto al periodo sin crías dependientes (%; Min-Máx), por categoría de individuo.....81

Tabla 14. Distancia recorrida (m/min. de observación; Media \pm DT), y rango (Mín-Máx), en los periodos del estudio, y en las condiciones del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....84

Tabla 15. Distancia recorrida en cada periodo y fase del estudio (m/min. de observación; Media \pm DT), y porcentaje medio de cambio durante el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.....86

Tabla 16. Distribución del gasto energético total en cada periodo ($J \cdot kg^{-0.75} \cdot 10 \text{ min}^{-1}$; Media \pm DT), y porcentaje de cambio, por categoría de individuo.....90

Tabla 17. Gasto energético total en cada periodo y fase del estudio ($J \cdot kg^{-0.75} \cdot 10 \text{ min}^{-1}$; Media \pm DT), y porcentaje medio de cambio durante el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.....92

Tabla Resumen 1: Pérdidas de peso y transporte de crías.....94

Tabla Resumen 2: Transporte y alimentación.....95

Tabla Resumen 3: Transporte y gasto energético.....96-98

Cuadro Resumen 1: Resumen de los principales resultados en relación a las hipótesis del trabajo.....99

Cuadro Resumen 2: Resumen de los principales resultados en relación a las distintas categorías de individuo.....100-101

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de la instalación de un grupo familiar de tití de cabeza blanca.....	36
Figura 2. Instalación exterior de un grupo familiar de tití de cabeza blanca.....	37
Figura 3. Distribución de los periodos de observación.....	42
Figura 4. Comedero de metacrilato utilizado en las sesiones de alimentación.....	46
Figura 5. Método no invasivo de pesado de animales.....	50
Figura 6. Peso preparto y en el periodo con crías dependientes (g; media \pm DT), por categoría de individuo.....	66
Figura 7. Peso preparto y durante las fases del periodo con crías dependientes (g; Media \pm DT), por categoría de individuo.....	67
Figura 8. Porcentaje de tiempo transportando a las crías (Media \pm DT), por categoría de individuo.....	69
Figura 9. Porcentaje de tiempo de transporte en las sesiones de no alimentación y mientras comen en las sesiones de alimentación (Media \pm DT), por categoría de individuo.....	72
Figura 10. Porcentaje de tiempo de transporte mientras comen en las sesiones de alimentación (Media \pm DT) durante las fases del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....	73
Figura 11. Ingesta energética ($\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-0.75}\cdot\text{día}^{-1}$; Media \pm DT) en el periodo sin crías dependientes y durante las fases del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....	75
Figura 12. Porcentaje de tiempo en movimiento observado (Media \pm DT) durante las condiciones del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....	78
Figura 13. Porcentaje de tiempo en movimiento en cada periodo (Media \pm DT), por categoría de individuo.....	80

Figura 14. Porcentaje de tiempo en movimiento ($Media \pm DT$) en el periodo sin crías dependientes y durante las fases del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....81

Figura 15. Distancia recorrida ($Media \pm DT$) durante las condiciones del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....83

Figura 16. Distancia recorrida en cada periodo (m; $Media \pm DT$), por categoría de individuo.....85

Figura 17. Distribución del gasto energético total en cada periodo ($J \cdot kg^{-0,75} \cdot 10 \text{ min}^{-1}$; $Media \pm DT$), por categoría de individuo.....90

Figura 18. Gasto energético total ($J \cdot kg^{-0,75} \cdot 10 \text{ min}^{-1}$; $Media \pm DT$) en el periodo sin crías dependientes y durante las fases del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.....91

FE DE ERRATAS

En la **página 35**: En la Tabla 1 de la composición de los grupos

A es A1; B es A2; C es B1; D es B2; E es C1; y F es C2

En la **página 77-78**: En la comparación entre categorías en el tiempo total que pasaron moviéndose durante el periodo sin crías dependientes y durante el periodo con crías dependientes (Test de Kruskal-Wallis), donde pone $N = 21$ debe poner $N = 24$.

En la **página 85**: En el apartado de *Comparación entre el periodo sin crías dependientes y las fases*”, donde pone “Al comparar para cada categoría la velocidad de desplazamiento...” debe decir “Al comparar para cada categoría la distancia media recorrida...”.

En la **página 86**: En la Tabla 15 (sobre distancia recorrida)

Se marcan en negrita los valores correctos que han de sustituirse

	Periodo sin crías dependientes	Periodo con crías dependientes			
		FASE 1	FASE 2	FASE 3	TOTAL
Padres	2,87 ± 1,15	3,67 ± 1,89	3,66 ± 1,95	3,92 ± 2,01	3,74 ± 1,83
		+36,01% (-44,08 +116,14)	+39,09% (-53,06 +124,60)	+44,15% (-45,74 +116,36)	+39,38% (-37,90 +112,52)
Coop. ♂	3,77 ± 1,45	5,66 ± 2,66	5,84 ± 3,26	4,74 ± 2,35	5,44 ± 2,54
		+53,71% (-12,69 +119,09)	+64,93% (-37,59 +186,44)	+30,90% (-44,35 +96,17)	+50,21% (-28,79 +125,89)
Coop. ♀	4,30 ± 1,84	4,59 ± 1,63	4,24 ± 2,45	3,11 ± 0,88	4,04 ± 1,56
		+26,74% (-35,42 +184,95)	+22,52% (-59,69 +259,21)	-15,02% (-60,39 +43,14)	+12,94% (-48,06 +164,69)

1. INTRODUCCIÓN



1. INTRODUCCIÓN

1.1. Características generales de los calitrícidos

1.1.1. Taxonomía y morfología

Los calitrícidos (Orden: *Primates*; Infraorden: *Platyrrhini*; Hershkovitz, 1977), son los primates antropoides de menor tamaño. Las últimas revisiones en relación a la taxonomía de este grupo lo consideran como una subfamilia *Callitrichinae*, dentro de la familia *Cebidae* (Digby, Ferrari & Saltzman, 2007; Rylands y cols., 2000; Schneider & Rosenberger, 1996; véase también Groves, 2001). Esta subfamilia estaría compuesta por seis géneros *Saguinus* y *Leontopithecus* (tamarines), *Cebuella*, *Callithrix* y *Mico* (marmosetes), y *Callimico*, con un total de 60 especies y subespecies. Algunos autores han sugerido un nuevo género adicional, llamado *Callibella*, para una especie del género *Mico* (*Callibella humilis*; van Roosmalen & van Roosmalen, 2003). Tradicionalmente las especies del género *Mico* se incluían en el género *Callithrix* (Hershkovitz, 1977), sin embargo, debido a las diferencias que presentan en relación a su fórmula dentaria y a su distribución alopatrica, se les suele clasificar en un género aparte, denominándose como marmosetes atlánticos y amazónicos, respectivamente (Digby y cols., 2007; Groves, 2001; Rylands y cols., 2000). El género *Callimico*, con una única especie, *Callimico goeldii*, si bien ha supuesto siempre un conflicto a la hora de clasificarlo taxonómicamente (Ford, 1986; Groves, 2001; Hershkovitz, 1977; Martin, 1990; Porter & Garber, 2004; Rosenberger, 1981; Rylands y cols. 2000), en la actualidad es considerado como un género más dentro de los calitrícidos (Groves, 2001; Rylands y cols. 2000), lo que viene apoyado por los recientes trabajos moleculares, y morfológicos, que lo sitúan claramente como un género hermano de los marmosetes (Canavez, Moreira, Simon, Parham & Seuánez, 1999; Hofmann, Schradin & Geissmann, 2007; Schneider & Rosenberger, 1996; Tagliario, Schneider, Schneider, Sampaio & Stanhope, 1997; von Dornum & Ruvolo, 1999).

En el presente trabajo no se incluirá a *Callimico* en la descripción de las características generales de los calitrícidos, utilizándose la clasificación más antigua en dos subfamilias, *Callimicominae* y *Callitrichinae* (Hershkovitz, 1977; Groves, 1989; Martin, 1992; Sussman & Kinzey, 1984), que considera sólo dos géneros de tamarines (*Saguinus* y *Leontopithecus*) y dos géneros de marmosetes (*Callithrix* y *Cebuella*), y que es más frecuentemente utilizada en la literatura de estos primates. La exclusión del género *Callimico* viene justificada por sus características peculiares, no compartidas con el resto, como son, por ejemplo, la ausencia de supresión en los subordinados y el hecho de parir solo una cría (Dettling & Pryce, 1999; Garber & Leigh, 1997; Schradin & Anzenberger, 2001b; Tardif, 1994).

Los marmosetes y tamarines no presentan dimorfismo sexual en el tamaño corporal, ni en relación a otras características físicas (Araújo y cols., 2000; Ford, 1994; Hershkovitz, 1977; Stevenson & Rylands, 1988; Sussman & Garber, 1987); los sexos tampoco difieren en las medidas en relación a la composición corporal (*Callithrix jacchus*: Power y cols., 2001). Tienen una longitud que oscila entre los 17,5-19 cm y un peso de 120-190 g en el tití pigmeo (*Cebuella pygmaea*) a los 34-40 cm y 630-710 g del tití león dorado (*Leontopithecus rosalia*). El color del pelaje, los mechones de las orejas y los “bigotes” muestran una gran diversidad interespecífica, siendo característicos de las distintas especies y grupos (Eisenberg & Redford, 1999). Su fórmula dentaria, con la pérdida del tercer molar maxilar y mandibular típico de los platirrinos (fórmula dentaria 2.1.3.2.), y la presencia de garras en vez de uñas, excepto en el pulgar del pie, son características morfológicas que también distinguen a estos primates del resto de antropoides (Hershkovitz, 1977; Martin, 1992). Sus garras especializadas tienen una función importante en la alimentación, al permitirles colgarse y desplazarse cuadrúpedamente por los troncos de los árboles y otras superficies verticales mientras se alimentan de exudados de plantas e insectos (Garber, 1992; 1993a). Si bien estas características peculiares, pequeño tamaño, presencia de garras, y fórmula dentaria, así como que de forma regular paran gemelos, se consideraron

inicialmente rasgos primitivos (Hershkovitz, 1977), pronto se planteó que fuesen características modernas relacionados con una adaptación secundaria a los nichos ecológicos que han ocupado a lo largo de su evolución (Caine, 1993; Ford, 1980; Leutenegger, 1980; Martin, 1992; Sussman & Kinzey, 1984).

1.1.2. Características ecológicas

Los calitrícidos son primates arbóreos y diurnos que ocupan una amplia variedad de hábitats neotropicales (Digby y cols., 2007; Rylands, 1996), principalmente en los estratos superiores de bosques primarios y secundarios de las selvas tropicales sudamericanas, tanto amazónicas como atlánticas. El tamaño de los grupos varía de 2-20 individuos (Digby y cols., 2007; Ferrari & Lopes Ferrari, 1989; Goldizen, 1987b; Neyman, 1977; Savage, Snowdon, Giraldo & Soto, 1996; Sussman & Garber, 1987), siendo mayor en las especies del género *Callithrix* (2-20 individuos) que en los *Saguinus* o *Leontopithecus* (2-13 individuos). *Cebuella* tiene los grupos más pequeños (2-9 individuos; de la Torre, Snowdon & Bejarana, 2000; Soini, 1988). El género *Saguinus* ocupa las tierras bajas de la selva lluviosa neotropical, desde Panamá a Bolivia al noreste de Brasil. El *Leontopithecus* se distribuye en el bosque tropical estacional en 3 áreas separadas de la costa de Brasil. Los *Callithrix* se distribuyen por todo Brasil, sobre todo en los hábitats de sabana y de bosque-sabana. *Cebuella* ocupa las zonas inundadas estacionalmente del oeste de la amazonía (en partes de Perú, Ecuador y Brasil). Aproximadamente la mitad de las especies de calitrícidos están clasificadas como *vulnerables*, *amenazadas* o *en peligro* en la Lista Roja de Especies Amenazadas del UICN (2007), y un gran número forman parte de programas de investigación o reproducción en cautividad (Jacobsen & Hamel, 1996). La presión demográfica y ecológica por el hombre en sus hábitats, junto a la imposibilidad en algunas zonas conflictivas de llevar a cabo programas de recuperación, han

hecho a estas especies más vulnerables, desconociéndose en muchas zonas el número y tamaño de las poblaciones (Rylands, Mittermeier & Rodríguez-Luna, 1997).

Se desplazan en grupo no separándose mucha distancia entre sí y siempre manteniendo el contacto auditivo (Caine, 1993; Garber, 1992, 2000; Peres, 2000; Porter, 2004). Defienden amplios territorios, de 10-100 ha (Ferrari & Lopes Ferrari, 1989; Garber, 1993a; Goldizen, 1987b; Peres, 2000), a excepción de las especies del género *Cebuella* cuyos territorios son más pequeños, cerca de 1 ha (de la Torre y cols., 2000; Soini, 1988, 1993). Sin embargo, también nos encontramos territorios solapados en un elevado porcentaje (Goldizen, 1987b; Peres, 2000; véase revisión en Digby y cols., 2007). Sus recorridos diarios son de 0,5 a 3 km/d dependiendo de la especie y el lugar (Ferrari & Lopes Ferrari, 1989; Goldizen, 1987b; revisión Digby y cols., 2007). Entre un 10-30% del tiempo que pasan activos lo dedican a desplazarse (*L. rosalia*: Dietz, Peres & Pinder, 1997; *L. chrysomelas*: Raboy & Dietz, 2004; *S. fuscicollis* y *S. imperator*, Terborgh, 1983; *S. fuscicollis* y *S. labiatus*: Porter, 2004), de forma cuadrúpeda a lo largo de ramas horizontales y angulosas medias y largas, y con pequeños saltos entre las ramas terminales en la periferia de las copas de los árboles (Garber, 1992). Las diferencias en las características del hábitat en términos de los recursos alimenticios, y la predación, parecen ser importantes a la hora de entender las diferencias demográficas y de tamaño de territorio entre poblaciones, tanto de una misma especie (Rylands, 1996), como de distintas especies (Digby y cols., 2007). En algunos casos se dan asociaciones entre distintas especies (hasta la fecha *Saguinus fuscicollis* con otras especies; véase revisión en Heymann & Buchanan-Smith, 2000), lo que se ha relacionado con potenciales beneficios en la eficacia de forrajeo y en la defensa de recursos, así como una mejora en la detección y defensa ante predadores (Garber & Teaford, 1986; Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Peres, 1993), habiéndose encontrado una reducción en la tasa individual de vigilancia al aumentar el número de individuos (Hardie & Buchanan-

Smith, 1997). Sin embargo, parece que la competencia esperable en tropas mixtas se minimiza al usar distintos estratos del bosque y distintas técnicas de forrajeo (Heymann, 1997; Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Terborgh, 1983), reduciéndose la frecuencia de asociación entre especies al aumentar los costos ecológicos por competencia por el alimento, como durante la época seca en algunas localizaciones (Rehg, 2006).

Los calitricidos son primates omnívoros de pequeño tamaño, con una elevada tasa metabólica y una dieta de alto valor nutricional y energético (Garber, 1993a; King, 1978; Power, 1999). Según la especie y los diferentes estudios pasan entre un 10% y un 50% del tiempo diario de actividad forrajeando y alimentándose (Garber, 1988; Goldizen, 1987a; Porter, 2004; Terborgh, 1983; Revisión en Digby y cols., 2007). En libertad, se alimentan de una amplia variedad de tipos de alimento, como exudados (gomas y savia), frutos, néctar, hongos, insectos y pequeños vertebrados, evitando solamente las partes no reproductivas de las plantas, como son las hojas y la corteza (Digby & Barreto, 1996; Ferrari, 1993; Garber, 1993a,b; Goldizen, 1987b; Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Kierulff y cols., 2002; Neyman, 1977; Porter 2001; Smith, 2000; Sussman & Kinzey, 1984; Rylands & de Faria, 1993).

Hay diferencias entre géneros y especies en la importancia que cada tipo de alimento tiene en su dieta (Digby y cols., 2007; Ferrari & Lopes Ferrari, 1989; Garber, 1992; Sussman & Kinzey, 1984). Los marmosetes de los géneros *Callithrix* y *Cebuella* son considerados como altamente gómívoros, al constituir los exudados su principal fuente de alimentación (Corrêa, Coutinho & Ferrari, 2000; Nash, 1986; Rylands & de Faria, 1993; Soini, 1993), dedicándole un 30-75% de su tiempo de alimentación (revisión en Digby y cols., 2007; Garber, 1992). Estas especies han desarrollado adaptaciones dentales y digestivas asociadas con el consumo de exudados (Garber, 1992; Ferrari, 1993). Así, tienen unos incisivos inferiores largos que les

permite realizar agujeros profundos en los troncos y ramas para conseguir las gomas de los exudados, y un intestino alto más largo y con una estructura más compleja que les ayuda a digerir los carbohidratos complejos que contienen las gomas de algunas plantas (Garber, 1992; Ferrari, 1993).

Por su parte, los tamarines se alimentan de exudados ocasionalmente, de forma más oportunista, siendo la fruta y los insectos sus principales fuentes de alimento (Digby y cols., 2007; Garber, 1993a; Goldizen, 1987b). Entre un 40-85% del tiempo de alimentación lo pasan comiendo material vegetal, y entre un 10-45% forrajeando insectos o presas (Digby y cols., 2007; Rylands, 1982; Snowdon & Soini, 1988; Terborgh, 1983). Las especies más típicas de artrópodos que suelen cazar son de gran tamaño y crípticos, por lo que el forrajeo de estas presas suele consistir en una técnica sigilosa en la que los individuos las buscan visualmente y se abalanzan sobre ellos (Ferrari, 1993; Porter, 2001; Soini, 1988). Sin embargo, las especies del géneroo *Leontopithecus*, y *Saguinus fuscicollis*, muestran un forrajeo de extracción de presas más manual que visual, adoptando para ello una característica postura vertical (*S. fuscicollis*: Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Terborgh, 1983). Dado que los tamarines no pueden compensar siempre con gomas la escasez de frutas e insectos que se da en las épocas secas del año (Digby y cols., 2007), están más determinados que los marmosetes por los cambios estacionales en la disponibilidad de alimento (Dietz, Baker & Miglioretti, 1994; Digby y cols., 2007; Goldizen, Terborgh, Cornejo, Porras & Evans, 1988). Así, en *S. fuscicollis* se han encontrado pérdidas medias de peso de un 5% en la época seca del año (Goldizen y cols., 1988), y en *Leontopithecus* los machos pesan un 7% más al final de la época húmeda en relación al resto del año (Dietz y cols., 1994).

Debido a su pequeño tamaño, sufren una elevada presión depredadora, siendo atacados frecuentemente por predadores terrestres y aéreos, como son algunos félidos, serpientes, tairas y

águilas (Caine, 1993; Cheney & Wrangham, 1987; Ferrari & Ferrari, 1990; Garber & Bicca-Marques, 2002; Goldizen 1987b; Heymann, 1987, 1990b; Stafford & Ferreira, 1995; Terborgh, 1983). En libertad, y también en cautividad, los individuos están en alerta continuamente, pasando gran parte del día escaneando el ambiente y emitiendo frecuentes llamadas de alarma ante potenciales peligros (Caine, 1984; Goldizen, 1987b; Heymann, 1990a, 1990b; Kleiman, Hoage & Green, 1988; Koenig, 1998; Searcy & Caine, 2003). Cuando descansan lo hacen en zonas escondidas y mantienen un comportamiento críptico sin casi movimientos, ni vocalizaciones (Goldizen, 1987b). Siempre hay al menos algún adulto vigilando, comiendo raramente todos los miembros del grupo a la vez (Caine, 1993; Hardie & Buchanan-Smith, 1997). En este sentido, cabe destacar que se ha observado que algunos de los miembros del grupo actúan a modo de centinelas bajo distintas circunstancias, tanto en libertad como en cautividad (*C. jacchus*: Koenig, 1994; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; *S. geoffroyi*: Caine, 1998; Dawson, 1979; *S. labiatus*: Zullo & Caine, 1988; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996). En libertad, igualmente ha sido descrito que cuando los individuos se dirigen al nido a pasar la noche seleccionan cuidadosamente el lugar, se muestran más vigilantes y reducen la frecuencia de vocalizaciones (*S. labiatus*: Caine, 1987, 1993), aumentando la velocidad de desplazamiento (Frankling, Hankerson, Baker & Dietz, 2007). A pesar de la dificultad de obtener datos directos sobre la presión depredadora, distintos autores han registrado la frecuencia de ataques de depredadores aéreos como una vez cada una o dos semanas (Goldizen, 1987b; Peres, 1993).

1.1.3. Características reproductoras

Una de las características reproductoras más llamativas de los calitricidos es que habitualmente la reproducción está restringida a una única hembra dominante en cada grupo social, aún habiendo otras hembras potencialmente reproductivas en el grupo (Abbot, Barrett & George,

1993; French, 1997; Garber, 1997; Tardif, 1997). Por otro lado, las hembras reproductoras de los calitricidos tienen un periodo de gestación largo en relación con su tamaño corporal (Hartwig, 1996; Martin, 1992), que dura de 130 días en *Leontopithecus rosalia* (Sussman & Kinzey, 1984) a 184 en *Saguinus oedipus* (Hartwig, 1996), teniendo habitualmente gemelos dizigóticos, aunque en ocasiones tienen hijos únicos o tripletes, y menos frecuentemente cuatripletos (Digby y cols., 2007; Goldizen, 1990). El desarrollo temprano de una placenta monocoriónica (Missler y cols., 1992), permite que los gemelos sean genéticamente quiméricos, con tejidos derivados de los linajes de células embrionarias propias y de su hermano, mostrando no sólo quimerismo hematopoyético (Benirschke, Anderson & Brohill, 1962; Gengozian, Bastón & Eide, 1964; Haig, 1999), sino también de tejidos somáticos y de líneas germinales (Ross, French & Ortí, 2007). Sin embargo, el esfuerzo reproductivo asociado a la preñez de gemelos de las hembras de calitricidos no parece ser sustancialmente mayor al resto de los platirinos con una única cría, siendo incluso las tasas de crecimiento prenatal menores que en otros primates (Garber & Leight, 1997). De hecho la ingesta energética no se incrementa de manera significativa durante la preñez (Kirwood & Underwood, 1984; Nievergelt & Martin, 1999), observándose solamente una ganancia de peso en la última fase (Kirwood & Underwood, 1984; Sánchez, Peláez, Fidalgo, Morcillo & Caperos, 2008; Ziegler, Prudom, Schultz-Darken, Kurgan & Snowdon, 2006).

Otra peculiar característica reproductora es que a los 12-32 días del parto tiene lugar habitualmente la ovulación posparto (*C. jacchus*: Lunn & Mc Neilly, 1982; Tardif y cols., 2003; *Leontopithecus*: French, de Vleeschouwer, Bales & Heistermann, 2002; *S. fuscicollis*: Heistermann & Hodges, 1995; *S. oedipus*: Ziegler, Snowdon & Uno, 1990), siendo posible una nueva fecundación cuando todavía las crías son totalmente dependientes tanto en su transporte como en la lactancia. Si bien, el momento de la ovulación posparto parece verse ligeramente pospuesto en aquellas hembras que amamantan a más de una cría por camada (*S. imperator*: Baker

& Woods, 1992; *S. oedipus*: Ziegler, Widowski, Larson & Snowdon, 1990), y en las hembras de grupos en libertad frente a las de cautividad (*S. mystax*: Löttker, Huck, Heymann & Heistermann, 2004; *S. oedipus*: Savage y cols., 1997).

Esta característica reproductora, junto al hecho de parir habitualmente gemelos, les da un elevado potencial reproductivo (Tardif, Harrison & Simek, 1993), pudiendo llegar a tener la mayoría de las especies dos camadas por año, tanto en cautividad (Garber, 1994; Garber & Leigh, 1997; Savage y cols., 1997; Snowdon, 1996), como en libertad (Garber, 1994; *C. pygmaea*: Goldizen, 1987b; Soini, 1988, 1993; *C. jacchus*: Digby & Ferrari, 1994; *C. flaviceps*: Ferrari, Corrêa & Countinho, 1996). Sin embargo, en libertad, las especies de los géneros *Leontopithecus* y *Saguinus* tienen habitualmente sólo una camada al año (Di Bitetti & Janson, 2000; Goldizen, 1987b; *L. rosalia*: Dietz y cols., 1994; *S. imperator*: Terborgh, 1983; *S. fuscicollis*: Goldizen y cols., 1988; *S. geoffroyi*: Dawson, 1979; *S. oedipus*: Savage, Giraldo, Soto & Snowdon, 1996), siguiendo en algunos lugares un patrón bimodal (*L. rosalia*: de Vleeschouwer, Leus & Van Elsacker, 2003; Dietz y cols., 1994; French, Pissinatti & Coimbra-Filho, 1996; *S. bicolor*: Egler, 1992; *S. nigricollis*: de la Torre, Campos & de Vries, 1995). Los nacimientos son más frecuentes en la primera mitad de la estación húmeda, cuando la abundancia y concentración de alimentos es mayor, y el tamaño del territorio y los recorridos diarios tienden a ser menores (Ferrari & Lopes Ferrari, 1989; Garber, 1997; Goldizen y cols., 1988; Snowdon & Soini, 1988; Terborgh, 1983; *L. rosalia*: Dietz y cols., 1994; Miller, Bales, Ramos & Dietz, 2006; *S. nigricollis*: de la Torre y cols., 1995; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996). Por otra parte, en libertad se ha observado que en la estación seca es más probable que tengan sólo una cría en vez de gemelos (*S. nigricollis*: de la Torre y cols., 1995), siendo la tasa de crecimiento menor en aquellas crías nacidas al final de la estación de reproducción o en la época seca (*L. rosalia*: Dietz y cols., 1994; French y cols., 1996).

En ambos sexos se da una rápida maduración sexual: las hembras son capaces de ovular y concebir alrededor de los 12-17 meses (revisión en Digby y cols., 2007), mientras que los machos pueden ser padres a los 15-25 meses (Abbott & Hearn, 1978; Epple & Katz, 1980, Ginther, Carlson, Ziegler & Snowdon, 2002). Las hembras no reproductoras, o subordinadas, sufren distintos grados de supresión en su reproducción e inhibición en su comportamiento sexual, mediada por la hembra reproductora y otros miembros del grupo a través de distintos mecanismos fisiológicos y/o conductuales, que varían según los géneros, y según estén en libertad o cautividad (French, 1997). Los patrones endocrinos de las hembras subordinadas de los grupos de *Leontopithecus* indican una función ovárica normal (French y cols., 2002; Cautividad: *L. chrysomelas*: de Vleeschouwer, Van Elsacker & Leus, 2001; Libertad: *L. rosalia*: Dietz & Baker, 1993; French, Bales, Baker & Dietz, 2003), si bien están inhibidas reproductivamente a través de la conducta de la hembra dominante (Chaoui & Hasler-Gallusser, 1999; French, Inglett & Dethlefs, 1989). Sin embargo, en libertad se ha visto que hay periodos en los que las hijas mayores no ovulan mientras están en sus grupos natales (*L. rosalia*: French y cols., 2003). Las subordinadas del género *Saguinus* mientras se mantienen en su grupo sufren un marcado retraso de la pubertad (French, 1997; *S. oedipus*: Savage, Ziegler & Snowdon, 1988; Tardif, 1984; Ziegler, Savage, Scheffler & Snowdon, 1987) y una supresión ovulatoria, encontrándose el ciclo ovárico detenido y no produciéndose la ovulación (Abbott, 1989; French, 1997; *S. fuscicollis*: Epple & Katz, 1984; *S. labiatus*: Kuederling, Evans, Abbott, Pryce & Epple, 1995; *S. oedipus*: French, Abbott & Snowdon, 1984; Savage y cols., 1988; Snowdon, Ziegler & Widowski, 1993; Tardif, 1984; Ziegler, Savage, y cols., 1987), sin embargo, se ha observado a hijas con cierta actividad ovárica en cautividad (*S. oedipus*: Widowski, Ziegler, Elowson & Snowdon, 1990; Ziegler, Savage, y cols., 1987), e hijas que llegan a ovular en grupos en libertad de *S. oedipus* (Savage y cols., 1997) y *S. mystax* (Löttker y cols., 2004; Smith, Tirado Herrera, Buchanam-Smith & Heyman, 2001). En *Callithrix*, si bien

también se da un retraso en la llegada de la pubertad (French, 1997), muchas de las hembras adultas llegan a ovular estando en su grupo natal (Cautividad: *C. jacchus*: Saltzman, Liedl, Salper, Pick & Abbott, 2008; Saltzman, Schultz-Darken & Abbott, 1997; Ziegler & Sousa, 2002; *Callithrix kuhli*: Buffer y cols., 2004; Smith, Schaffner & French, 1997; Libertad: *C. jacchus*: Albuquerque, Sousa, Santos & Ziegler, 2001; Digby, 1995; Sousa y cols., 2005).

Aunque son menos comunes, también se dan en los calitrícidos mecanismos postconcepción para limitar por parte de la hembra reproductora los intentos de reproducción de otras hembras en el grupo (French, 1997). Así, se ha observado infanticidio en marmosetes comunes, tanto en cautividad (*C. jacchus*: Kirkpatrick-Tanner, Aeschlimann & Anzenberger, 1996; Saltzman & Abbott, 2005; Saltzman y cols., 2008), como en libertad (*C. jacchus*: Bezerra, Souto & Schiel, 2007; Roda & Mendes-Pontes, 1998), cuando en los grupos había más de una hembra reproductora.

1.1.4. Sistema de apareamiento

Los calitrícidos viven en grupos sociales compuestos al menos por una pareja adulta, si bien suelen contener más de un adulto de cada sexo (Sussman & Garber, 1987; Tardif, 1997). Tradicionalmente se les ha considerado primates monógamos, constituidos en unidades familiares extendidas (Kleiman, 1977), sin embargo su sistema de apareamiento parece ser muy variable, tanto entre géneros, como entre poblaciones de la misma especie (Baker, Bales & Dietz, 2002; Garber, 1997; Goldizen, 2007; Heymann, 2000; Rylands, 1996; Saltzman, 2003; Tardif, 1997; Terborgh & Goldizen, 1985). Es frecuente que en los grupos haya individuos adultos y subadultos no emparentados procedentes de migraciones de grupos vecinos o distantes (Sussman & Garber, 1987; *C. jacchus*: Faulkes, Arruda & Monteiro da Cruz, 2003; Ferrari &

Digby, 1996; Nievergelt, Digby, Ramakrishnan & Woodruff, 2000; *L. chrysomelas*: Raboy & Dietz, 2004; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; *S. mystax*: Garber, Encarnación, Moya & Pruetz, 1993; Huck, Roos & Heymann, 2007; *S. oedipus*: Neyman, 1977; Savage, Giraldo, y cols., 1996).

La monogamia y la poliandria son las formas más comunes en libertad (*C. humeralifer*: Rylands, 1982; *C. jacchus*: Ferrari & Digby, 1996; Stevenson & Rylands, 1988; *C. pygmaea*: Carlson, Ginther, Scheffler & Snowdon, 1996; Soini, 1988; *L. rosalia*: Baker y cols., 2002; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; Terborgh & Goldizen, 1985; *S. mystax*: Garber y cols., 1993). Los estudios sobre relaciones genéticas han puesto de manifiesto que en los grupos con sistema de apareamiento poliándrico uno de los machos suele ser el padre de la mayoría de las crías (*C. jacchus*: Nievergelt y cols., 2000; *S. mystax*: Huck, Löttker & Heymann, 2004a; Huck, Löttker, Böehle & Heymann, 2005). Posiblemente uno de los machos acapare a la hembra en su momento más fértil, manteniendo el contacto continuo con la hembra (Heymann, 2000; *mate-guarding*: *C. pygmaea*: Soini, 1988; *C. intermedia*: Rylands, 1982; *C. jacchus*: Lazaro-Perea y cols., 2000; *L. rosalia*: Baker, Dietz & Kleiman, 1993; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1989; Terborgh & Goldizen, 1985; *S. mystax*: Huck y cols., 2004a). Por otro lado, se han observado casos en libertad de hembras que copulan con machos de fuera del grupo, a menudo durante o después de encuentros agresivos entre grupos diferentes (*C. jacchus*: Digby, 1999; Lazaro-Perea y cols., 2000; *S. mystax*: Huck y cols., 2005).

También existe en las poblaciones grupos poligínicos, habiendo sido registrado en libertad la presencia de varias hembras preñadas en un mismo grupo en casi todos los géneros (*C. jacchus*: Digby, 1995; Digby & Ferrari, 1994; Ferrari & Digby, 1996; Koenig & Rothe, 1991; Lazaro-Perea y cols., 2000; Saltzman y cols., 2008; Sousa y cols., 2005; *C. pygmaea*: de la Torre y cols., 2000; Soini, 1988; *L. rosalia*: Baker y cols., 1993, 2002; Dietz & Baker, 1993; *S.*

fuscicollis: Goldizen, 1987b; Goldizen, Medelson, van Vlaardingen & Terborgh, 1996; *S. mystax*: Garber y cols., 1993; Smith y cols., 2001; *S. oedipus*: Savage, Giraldo, y cols., 1996). Sin embargo, parece que este sistema es poco estable, ya que es raro que más de una hembra saque adelante a sus crías a la vez en un grupo, teniendo en todo caso las hembras subordinadas menos crías y menores tasas de supervivencia (*C. jacchus*: Digby, 1995; Lazaro-Perea y cols., 2000; *L. rosalia*: Baker y cols., 1993; Dietz & Baker, 1993; *S. fuscicollis*: Goldizen y cols., 1996; *S. mystax*: Smith y cols., 2001; *S. oedipus*: Savage y cols., 1997). Grupos con territorios pequeños, con una densidad de población relativa alta, y abundancia de recursos alimenticios, parecen estar asociados a la presencia de múltiples hembras reproductoras en los grupos de *Callithrix* en libertad (Ferrari, 1993; Ferrari & Lopes Ferrari, 1989). En *Leontopithecus* las hembras que se reproducen a la vez suelen estar relacionadas genéticamente (Dietz & Baker, 1993).

Tanto machos como hembras emigran desde sus grupos natales, siendo en general las migraciones más frecuentes entre los tamarines que entre los marmosetes (Caine, 1993; Ferrari & Lopes Ferrari, 1989; Garber, 1994; Huck y cols., 2007; Snowdon & Soini, 1988; Stevenson & Rylands, 1988). Las hembras de calitricidos se dispersan solas desde el grupo natal (Garber, 1994; Sussman & Garber, 1987; *L. rosalia*: Baker & Dietz, 1996; Baker y cols., 2002; *S. fuscicollis*: Goldizen y cols., 1996). Los machos también pueden migrar a otros grupos solos, pero tienden a hacerlo más en parejas de hermanos (Garber, 1994). Las migraciones de machos en parejas también parecen ser más frecuentes entre los tamarines que entre los marmosetes (*L. rosalia*: Baker y cols., 2002; *S. fuscicollis*: Goldizen & Terborgh, 1989; Terborgh & Goldizen, 1985; *S. mystax*: Garber y cols., 1993; *S. oedipus*: Neyman, 1977). A pesar de las migraciones, los estudios basados en el seguimiento de animales indican que mayoritariamente los grupos pueden considerarse familias extendidas (Baker y cols., 2002; Ferrari & Digby, 1996; Goldizen

y cols., 1996; Nievergelt y cols., 2000). Los trabajos recientes con análisis moleculares en relación al parentesco entre los individuos de un grupo, y entre los grupos de una población, también parecen señalar que la relación es bastante elevada (*C. jacchus*: Faulkes y cols., 2003; Nievergelt y cols., 2000; *S. mystax*: Huck y cols., 2005).

1.1.5. Sistemas de crianza cooperativa

Los calitricidos se organizan en *sistemas de crianza cooperativa*, en los que todos los individuos tanto padres como individuos no reproductores (*cooperantes, ayudantes o helpers*) de ambos sexos, muestran un alto grado de participación en distintas actividades relacionadas con el cuidado de las crías, entre las que cabe destacar el transporte. Durante el primer mes de vida, las crías tienen un estado poiquilotermo y necesitan el continuo contacto corporal con los individuos del grupo, que les proporcionan asistencia termorreguladora (Kirkwood & Stathatos, 1992; Miller y cols., 2006; Snowdon, 1996; Snowdon & Soini, 1988). Las crías desde que nacen tienen un fuerte reflejo de agarre que les permite aferrarse al pelaje de la madre y de los cooperantes mientras que son transportadas, evitando caerse (Tardif, 1997). Ya al nacer las crías tienen un peso elevado, representando un par de gemelos un 15-25% en relación al peso del adulto (Goldizen, 1987b; Garber & Leigh, 1997; Hartwig, 1996; Leutenegger, 1979; Ross, 1991; Tardif, 1994; Tardif y cols., 1993), y presentan hasta el destete una elevada tasa de crecimiento, en comparación con otras especies de primates (Gaber & Leigh, 1997; Kleiman, 1977; Leutenegger, 1979; Tardif y cols., 1993).

Las crías son transportadas de forma continuada durante las primeras cuatro semanas de vida en todas las especies, siendo cargadas durante más tiempo en los tamarines que en los marmosetes (Tardif, 1994; Tardif y cols., 1993). Mientras que las crías de los géneros *Callithrix*

y *Cebuella* ya son casi independientes en la semana 8, las de los géneros *Saguinus* y *Leontopithecus* todavía son transportadas una proporción importante de tiempo con esa edad (Garber & Leigh, 1997; Tardif y cols., 1993; *C. jacchus*: Mills, Windle, Baker & Ridley, 2004; *C. pygmaea*: Heymann & Soini, 1999; Soini, 1988; *Callithrix* y *Leontopithecus*: Santos, French & Otta, 1997; *Callithrix* y *Saguinus*: Tardif, Carson & Gangaware, 1986; *Leontopithecus*: Souza de Oliveira, Araujo Lopes, Alonso & Yamamoto, 1999). Estas diferencias en relación al desarrollo más tardío de la independencia locomotora en las crías de los tamarines se han relacionado con los mayores territorios y desplazamientos diarios de los tamarines (Tardif, 1994; Tardif y cols., 1993), más que con diferencias entre géneros en el ratio de peso de la cría en relación a la madre o en las curvas de crecimiento (Garber & Leigh, 1997; Tardif y cols., 1993). Por otro lado, cabe destacar los datos comparativos entre las poblaciones en libertad y en cautividad (Snowdon, 1996), que muestran que la independencia motora de las crías se produce aproximadamente con dos semanas de retraso en libertad (*C. jacchus*: Yamamoto, Box, Albuquerque & Arruda, 1996; *S. oedipus*: Cleveland & Snowdon, 1984; Savage, Snowdon, y cols., 1996). El mayor transporte de las crías en libertad respecto a cautividad es asumido por los cooperantes, que transportan más, mientras que los individuos reproductores transportan la misma proporción de tiempo (Snowdon, 1996; Yamamoto y cols., 1996).

Existe una gran variabilidad entre las especies en la distribución del transporte de las crías entre los distintos miembros del grupo. Mientras que en *L. rosalia* en cautividad, la madre es la única que transporta durante la primera semana de vida de las crías (Hoage, 1982), en los otros géneros de calitrícidos, y en el *L. chrysomelas*, los padres y los cooperantes ya transportan durante la primera semana de vida, incluso en el primer día posterior al parto (Cautividad: *C. jacchus*: Box, 1975; Ingram, 1977; *L. chrysomelas*: Souza de Oliveira y cols., 1999; *S. oedipus*: Cleveland & Snowdon, 1984; Tardif, Carson & Gangaware, 1990; Libertad: *S. fuscicollis*:

Goldizen, 1987a; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996). Sin embargo, hay una tendencia a que en los *Saguinus* el padre y los machos adultos transporten más que la madre, mientras que en *Callithrix* y *Leontopithecus* la contribución sea similar o mayor en las madres (Heymann, 2003). De forma general, la participación de los cooperantes en el transporte de crías incrementa con la edad de aquellos (Cautividad: *C. jacchus*: Tardif y cols., 1986; Yamamoto & Box, 1997; *Leontopithecus*: Santos y cols., 1997; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1988; Libertad: *C. humeralifer*: Rylands, 1986; *S. mystax*: Heymann, 1990c). Los machos adultos transportan más que las hembras adultas, y éstas lo hacen más que los subadultos (Goldizen, 1987b; Cautividad: *C. jacchus*: Yamamoto & Box, 1997; *S. oedipus*: Cleveland & Snowdon, 1984; Price, 1992c; Libertad: *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987b; Terborgh & Goldizen, 1985; *S. mystax*: Heymann, 1990c). La escasa participación de los individuos jóvenes se ha relacionado con su pequeño tamaño, que les imposibilitaría poder transportar el peso de las crías durante largos periodos de tiempo (Da Silva, Rodríguez & Cordeiro, 2006).

La participación de los cooperantes en el transporte también se ve afectada por el tamaño del grupo. Así, los miembros del grupo transportan menos a mayor número de cooperantes en el grupo, siendo este efecto más pronunciado en el caso de los individuos de menor edad (*C. jacchus*: Mills y cols., 2004; Yamamoto & Box, 1997; *S. oedipus*: Achenbach & Snowdon, 1998; Savage, Snowdon, y cols., 1996). El tiempo que los machos reproductores transportan a las crías se reduce a mayor número de individuos en el grupo, sobre todo en las 4 primeras semanas de vida de las crías, mientras que la contribución de la madre no se ve afectada más allá de la presencia de un sólo cooperante adicional al padre (Snowdon, 1996; *C. jacchus*: Rothe, Darms, Koenig, Radespiel & Juenemann., 1993; Yamamoto & Box, 1997; *C. kuhlii*: Fite y cols., 2005; *Callithrix* y *Leontopithecus*: Santos y cols., 1997; *L. rosalia*: Bales, Dietz, Baker, Miller & Tardif, 2000; *S. oedipus*: Cleveland & Snowdon, 1984; McGrew, 1988; Price, 1991, 1992b,

1992e; Savage, Giraldo, y cols., 1996; Tardif y cols., 1990; Ziegler, Widowski, y cols., 1990). Tanto en libertad como en cautividad, el tamaño de grupo se ha relacionado con el número de crías que sobreviven a la edad juvenil (Bales y cols., 2000; Snowdon, 1996; Tardif, 1997; Cautividad: *C. jacchus*: Rothe, Koenig & Darms, 1993; *S. oedipus*: Johnson, Petto & Sehgal, 1991; Price & McGrew, 1990; Snowdon, 1996; Libertad: *C. pygmaea*: Heymann & Soini, 1999; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1988; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996), relacionándose más concretamente en algunos trabajos con el número de machos adultos en el grupo (Garber, 1997; Heymann, 2000; *C. jacchus*: Koenig, 1995; *L. rosalia*: Baker y cols., 1993; Bales, French & Dietz, 2002; *S. mystax*: Garber, Moya & Malaga, 1984; Sussman & Garber, 1987).

Parece existir cierta competición entre los individuos por transportar a las crías. Los animales mientras transportan reciben más atención de los otros miembros del grupo, y retienen más a las crías (Cleveland & Snowdon, 1984; Price, 1991, 1992f; Pryce, 1988), persiguiéndose mientras transportan para conseguir a las crías (Caine, 1993). En grupos grandes la competición por el transporte se ha visto que es aún mayor (Cleveland & Snowdon, 1984; Price, 1990, 1991). En grupos de gran tamaño se dan un mayor número de transferencias, los intervalos de transporte son de corta duración, y hay un menor número de rechazos a transportar las crías por parte de los cooperantes (Price, 1991), mientras que los individuos reproductores, sobre todo las madres, aumentan el número de rechazos al incrementarse el número de individuos en el grupo (Fite y cols., 2005). Además, en los nacimientos de una sola cría, comparados con los de gemelos, también hay un mayor número de transferencias y las crías son menos rechazadas (Price, 1991), siendo transportadas más tiempo que los gemelos (Yamamoto & Box, 1997).

Otra forma de participación de los cooperantes es mediante el compartimento de alimento con las crías. Las crías dependen exclusivamente de la leche materna hasta la semana 5-6, en la

que comienzan a tomar alimentos sólidos que les transfieren otros miembros del grupo (Cleveland & Snowdon, 1984; Feistner & Price, 1991; Ferrari, 1987; Roush & Snowdon, 2001; Yamamoto, 1993). El destete se inicia en la semana 8, teniendo lugar de forma completa entre las semanas 10-14 de vida, y siendo anterior en *Callithrix* que en *Leontopithecus* (HersHKovitz, 1977, Kirwood & Stathatos, 1992; Tardif, 1994; Tardif y cols., 1993; Yamamoto, 1993). Si bien las transferencias activas de alimento de un individuo a otro no son muy usuales entre los primates no humanos (Brown, Almond & van Bergen, 2004; Feistner & McGrew, 1989), en los calitricidos es una conducta habitual que juega un papel importante a lo largo del proceso de independencia nutricional (Brown y cols., 2004; Cleveland & Snowdon, 1984; Feistner & Price, 1990, 1991; Rapaport, 2006; Terborgh & Goldizen, 1985). El mayor número de transferencias de alimento se da entre las semanas 10-12 (Roush y Snowdon, 2001; Yamamoto, 1993), aunque se pueden observar hasta los 7-9 meses de edad (Ferrari, 1992; Garber & Leigh, 1997; Goldizen, 1987b; Snowdon & Soini, 1988).

La frecuencia de las transferencias activas por parte de los individuos del grupo hacia las crías varía entre las especies, siendo menor en *Callithrix*, y mayor en *Saguinus* y *Leontopithecus*. Mientras que a los 2 meses las crías de *Callithrix* ya toman la mayor parte del alimento de forma independiente, las crías de los tamarines a esa edad sólo toman por si solas la mitad de su ingesta (Tardif y cols., 1993). En relación a la participación de las diferentes clases de individuos en el compartimento de alimento con las crías algunos trabajos encuentran que los de más edad (Feistner & Price, 1990; Roush & Snowdon, 2001) y las hembras (Cleveland & Snowdon, 1984), ofrecen y transfieren más comida, sin embargo, otros no encuentran diferencias entre sexos (Feistner & Price, 1990; Price, 1992c). El tamaño de grupo también parece influir en la cantidad de alimento que los individuos comparten con las crías. Así, mientras los cooperantes en grupos pequeños comparten más alimento con las crías, en grupos grandes éstas reciben en total más

cantidad de comida (Feistner & Price, 1990; Price 1992e). Finalmente, las crías de partos de gemelos comienzan a pedir y a recibir antes alimentos, y comienzan a comer independientemente antes y más cantidad (Joyce & Snowdon, 2007). Sin embargo, las crías únicas reciben en conjunto más transferencias de alimentos por parte de los miembros del grupo (Hoage, 1982), llegando a pesar más que los gemelos a los 5 meses (Washabaugh, Snowdon & Ziegler, 2002), si bien otros estudios no encuentran diferencias en este sentido entre las crías únicas y los gemelos (Feistner & Price, 1990). Además, parece existir una preferencia por compartir alimentos preferidos, o ricos energéticamente (Joyce & Snowdon, 2007; Rapaport, 2006).

Por último, los individuos del grupo cooperan en la vigilancia y defensa ante los depredadores (Caine, 1984, 1993; Snowdon, 1996). Parece que el comportamiento de vigilancia se incrementa alrededor de los partos y cuando las crías empiezan a desplazarse de forma independiente (Moura & Alonso, 2000), produciéndose más llamadas de alarma cuando hay crías en el grupo (Heymann, 1990b). Además, mientras transportan los individuos se mantienen más críticos (Price, 1992d). Los machos vigilan más que las hembras (Snowdon, 1996; Terborgh, 1983; *C. jacchus*: Koenig, 1998; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1989; *S. labiatus*: Caine, 1986; *S. fuscicollis* y *S. labiatus*: Buchanan-Smith, 1999; *S. midas*: Moura & Alonso, 2000; *S. oedipus*: Price, McGivern & Ashmore, 1991; Savage, Snowdon, y cols., 1996), y los adultos más que los jóvenes (*L. rosalia*: Olivera, Ruiz-Miranda, Kleiman & Beck, 2003; *S. midas*: Moura & Alonso, 2000; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996), si bien algunos estudios no ven diferencias entre sexos (Moura & Alonso, 2000; Oliveira y cols., 2003).

Evolución del sistema de crianza cooperativa de los calitrícidos

El comportamiento de cooperación en la crianza ocurre en numerosas especies de insectos, pájaros, y mamíferos (Snowdon, 1996; Woodroffe & Vicent, 1994). En los calitrícidos el alto riesgo asociado a la dispersión, con una menor disponibilidad de alimento y refugio, y un mayor riesgo de predación, y la saturación del hábitat, con pocos territorios libres de buena calidad para establecerse con una pareja, se han sugerido como los factores más importantes que podrían explicar el que los individuos decidan quedarse en el grupo natal, posponiendo su propia reproducción (Abbott y cols., 1993; Baker, 1991; Emlen, 1982; Goldizen, 1987b; Sussman & Garber, 1987). Sin embargo, una vez que un individuo opta por no dispersarse, cabe preguntarse por qué decide cooperar en la crianza de unas crías que no son propias.

Los grupos de calitrícidos, al igual que en la mayor parte de especies con crianza cooperativa, suelen ser familias extendidas, en las que los individuos están emparentados con la pareja reproductora, por lo que el aumento de la eficacia inclusiva, a través de la selección de parentesco, ha sido tradicionalmente considerado de gran importancia para la comprensión de la evolución de este sistema (Baker, 1991; Goldizen, 1988; Huck y cols., 2004a; Tardif, 1997; Terborgh & Goldizen, 1985). Desde esta perspectiva sociobiológica cabe destacar los recientes hallazgos de paternidad múltiple en una misma camada (*S. mystax*: Huck y cols., 2005) y de quimerismo en las líneas germinales (*C. kuhlii*: Ross, French & Ortí, 2007). Por otro lado, si bien en algunos trabajos se ha encontrado un mayor cuidado por parte de los individuos de las crías más relacionadas (*C. jacchus*: Ross y cols., 2007; *L. rosalia*: Baker, 1991; *S. oedipus*: Savage, Giraldo, y cols., 1996), hay pocos datos consistentes en relación a este tema.

Además, es habitual en los grupos de calitrícidos la presencia de cooperantes no emparentados que participan en el cuidado de las crías, por lo que, asumiéndose que es una conducta adaptativa, adicionalmente se han propuesto distintos tipos de beneficios inmediatos y

futuros, que repercutirían en la supervivencia y éxito reproductor de los individuos. Así, los individuos que cooperan en la crianza podrían ganar experiencia en el cuidado parental a través del contacto con la crías, mejorando sus habilidades para una reproducción propia posterior, y así incrementando su éxito reproductivo (Abbott y cols., 1993; Baker, 1991; Epple, 1975; Goldizen, 1988; Johnson y cols., 1991; Savage, Snowdon, y cols., 1996; Tardif, Ritchter & Carson, 1984). Pero además, podrían favorecer el ganar acceso a la hembra reproductora como una estrategia de cortejo, aumentando las oportunidades de reproducirse, puesto que los machos tienen más probabilidad de copular con la hembra si están transportando a las crías (Baker y cols., 1993; Price, 1990, 1992d; Rylands, 1982; Tardif, 1994; aunque véase también Tardif & Bales, 1997). Incrementar la tolerancia paternal para poder permanecer en el grupo, y/o heredar el territorio y la posición reproductora (Baker y cols., 1993; Ferrari & Diego, 1992; Goldizen & Terrborgh, 1989; Sánchez, Peláez & Gil-Bürmann, 2002; Tardif, 1997), también parecen ser potenciales beneficios. Además, se ha planteado que para los machos podría ser ventajoso la posibilidad de poder co-emigrar con crías que ellos han ayudado a criar (Baker, 1991).

Cabe mencionar, que algunos autores han señalado la posibilidad de que la cooperación en la crianza no implique costos importantes para los individuos y haya sido un efecto colateral de la vida en grupo y de la selección del “cuidado parental” (Jamieson, 1989; Jamieson & Craig, 1987). Sin embargo, la hipótesis en relación a la no adaptabilidad de la cooperación, que sea un rasgo neutro, parece no sustentarse en la mayoría de los casos documentados de aves y mamíferos (Emlen y cols., 1991; Mumme, 1997), viéndose que es un comportamiento flexible que varía de acuerdo a las necesidades (i.e. tamaño del grupo) y que conlleva costos asociados (Achenbach & Snowdon, 2002; Cockburn, 1998; Heinsohn & Legge, 1999; Huck, Löttker & Heymann, 2004b; Ross & MacLarnon, 2000; Tardif, 1997; Sánchez, Peláez, Gil-Bürmann & Kaumanns, 1999).

1.2. Características del tití de cabeza blanca

El tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) es endémico del noroeste de Colombia, y como consecuencia de la pérdida del hábitat, la caza y la captura ilegal para el comercio de mascotas es una especie clasificada como vulnerable-amenazada en la Lista Roja de Especies Amenazadas (UICN, 2007). La extensión de su distribución está limitada hacia el norte por el mar del Caribe y el río Magdalena, y por el sur se cree que el límite es la altitud de 1500 m al pie de los andes (Defler, 2004; Mast, Rodríguez & Mittermeier, 1993; Miller, Savage & Giraldo, 2004). El tamaño de los grupos de tití de cabeza blanca va de 2 a 13 individuos (Neyman, 1977; Savage, 1990; Savage, Snowdon, y cols., 1996) y defienden territorios grandes de 8-10 Ha (Garber, 1993a; Neyman, 1977; Terborgh, 1983), recorriendo diariamente largas distancias, entre 1,5 y 2 km, en busca de alimento (Garber, 1993a; Neyman, 1977; Savage, Giraldo, y cols., 1996).

En cautividad, los grupos suelen mantenerse como grupos familiares monogámicos, con una pareja reproductora y los hijos de varias camadas previas con distintas edades y de ambos sexos (French y cols., 1984; Price & McGrew, 1991). En libertad además, se ha descrito que también puede haber individuos de ambos sexos no relacionados con los reproductores del grupo procedentes de migraciones de grupos vecinos, migrando más los individuos adultos que los jóvenes (Savage; Snowdon, y cols., 1996). Sin embargo, en libertad los grupos parecen permanecer relativamente constantes en su composición bajo condiciones ambientales estables (Savage, Snowdon, y cols., 1996). Han sido observados grupos poliándricos en cautividad (Price & McGrew, 1991), sin embargo, en libertad sólo se supone su existencia, pues no se han visto cópulas por parte de más de un macho en un mismo grupo (Savage, Snowdon, y cols. 1996). Si bien, habitualmente sólo una hembra se reproduce, estando las otras hembras suprimidas (French y cols., 1984; Savage y cols., 1988; Savage, Snowdon, y cols., 1996; Ziegler, Savage, y cols.,

1987), se ha descrito la existencia de dos hembras preñadas en un mismo grupo, tanto en cautividad (Price, 1990; Price & McGrew, 1991), como en libertad (Savage, Snowdon, y cols., 1996). Sin embargo, en ningún caso dos hembras han sacado adelante con éxito a sus crías en el mismo periodo (Price, 1990; Price & McGrew, 1991; Savage, Snowdon, y cols. 1996). La presencia en libertad de dos hembras preñadas en un mismo grupo está asociada habitualmente con la incorporación de un macho nuevo en el grupo (Price & McGrew, 1991; Savage, Snowdon, y cols. 1996). En cautividad, la aparición de ciclos ovulatorios en las hembras subordinadas también ocurre tras la exposición o el emparejamiento con un nuevo macho (Savage y cols., 1988; Widowski y cols., 1990; Ziegler, Savage, y cols., 1987), así como tras la muerte de la hembra reproductora (Heistermann, Kleis, Próve & Wolters, 1989). El descenso en los niveles hormonales observado en las hembras subordinadas tras el nacimiento de las crías de la hembra dominante, se ha propuesto que puede ser una forma de prevenir la competición de estas hembras con la hembra reproductora durante su periodo postparto (Cautividad: Snowdon y cols., 1993; Ziegler, Savage, y cols., 1987; Libertad: Savage y cols., 1997).

La hembra reproductora del tití de cabeza blanca tiene un periodo de gestación largo en relación a su tamaño, alrededor de 184 días (Hartwig, 1996; Snowdon, 1996; Ziegler, Bridson, Snowdon & Eman, 1987), tras los cuáles suele tener gemelos dizigóticos (Goldizen, 1990). El periodo de amenorrea postparto es muy corto, ya que a los $27,3 \pm 4,1$ días del parto vuelven a ser fértiles (Ziegler, Snowdon & Uno, 1990; Ziegler, Widowski, y cols., 1990; Ziegler, Widowski & Snowdon, 1990). En los grupos en libertad parece que sólo tiene lugar un nacimiento al año, coincidiendo con la época de máxima disponibilidad de alimentos al inicio de la estación lluviosa (Savage y cols., 1997: $332,9 \pm 53,6$ días; Neyman, 1977; Savage, Snowdon, y cols., 1996). Aunque se han descritos casos de partos cada 28 semanas si se les suministra alimento adicional o si hay abundancia de alimento (Savage, 1990; Savage, Giraldo, y cols., 1996, Savage

y cols., 1997), los abortos son más numerosos en épocas de gran sequía (Savage, Snowdon, y cols., 1996). Las diferencias en relación a la disponibilidad de alimento se ha planteado que puede actuar como causa de la estacionalidad de los partos (Savage, Snowdon, y cols., 1996), dado que en libertad son dependientes de recursos alimenticios que parecen ser muy estacionales (Savage, 1990). En cautividad pueden tener dos camadas por año, aproximadamente cada 28 semanas (French, 1983: $208,5 \pm 16,3$ días; Price & McGrew, 1990; Snowdon, Savage & McConell, 1985), acortándose el periodo entre partos si las crías no han sobrevivido al parto (Kirkwood & Stathatos, 1992; Price & McGrew, 1990), mientras que el periodo de la ovulación postparto se retrasa en las madres que amamantan a gemelos (Ziegler, Widowski, y cols., 1990).

Las dos crías de tití de cabeza blanca al nacer pesan unos 90-100 g, lo que supone aproximadamente un 15% del peso corporal de la madre (Leutenegger, 1979; McGrew & Webster, 1995; Ross, 1991; Tardif y cols., 1993). Alrededor de la séptima semana de vida cada cría ha doblado su peso con respecto al día del nacimiento (French, 1983). La independencia motora de las crías en libertad parece producirse de forma similar al de aquellas nacidas en cautividad, si bien en libertad se alcanza con unas semanas de retraso en relación a las crías de grupos en cautividad. Así, en la 4ª semana las crías de tití de cabeza blanca comienzan a independizarse, pasando alrededor del 50% del tiempo moviéndose de forma independiente en la semana 7-8 en cautividad (Achenbach & Snowdon, 2002; Cleveland & Snowdon, 1984; Kirkwood & Stathatos, 1992; Price, 1992b; Tardif y cols., 1990; Washabaugh y cols., 2002), y en la semana 9-10 en libertad (Savage, Snowdon, y cols., 1996). A partir de la semana 14-16 raramente son transportadas (Yamamoto, 1993; Cautividad: Achenbach & Snowdon, 2002; Washabaugh y cols., 2002; Libertad: Savage, Giraldo, y cols., 1996), aunque en cautividad el transporte puede seguir dándose esporádicamente durante cortos intervalos (menos del 5% del periodo de observación), incluso hasta la semana 20 (Cleveland & Snowdon, 1984). Por otro lado, las crías comienzan a tomar alimentos sólidos en la semana 4-6 (Cleveland & Snowdon,

1984; Kirwood & Stathatos, 1992; Roush & Snowdon, 2001), mientras el destete tiene lugar en las semanas 8-15 (Joyce & Snowdon, 2007; Yamamoto, 1993). Alrededor de las semanas 5-6 los miembros del grupo comienzan a transferir activamente comida hacia las crías, dándose el mayor número de transferencias entre las semanas 10-12 (Feistner & Price, 1990; Joyce & Snowdon, 2007; Roush & Snowdon, 2001), si bien todavía pueden observarse hasta la semana 18 (Kostan & Snowdon, 2002; Roush & Snowdon, 2001).

En los grupos de tití de cabeza blanca todos los miembros del grupo cooperan en el cuidado de las crías, sin embargo, hay diferencias según la edad y el sexo en relación al grado de participación de cada uno de los individuos (Cleveland & Snowdon, 1984; Feistner & Price, 1990; Price, 1990, 1992c; Pryce, 1988). Las madres son las que más transportan a las crías durante la primera semana, reduciendo el transporte gradualmente en las siguientes semanas, sobre todo a partir de la cuarta semana (Sánchez y cols., 1999; Savage, Giraldo, y cols., 1996; Tardif & Bales, 1997). La participación de los padres en el transporte se produce ya el primer día postparto (Ziegler, Wegner, Carlson, Lazaro-Perea & Snowdon, 2000) y aumenta hasta la semana 6, según disminuye la de las madres, reduciéndose a partir de ese momento progresivamente (Sánchez y cols., 1999; Savage, Giraldo, y cols., 1996; Tardif & Bales, 1997). Los cooperantes, sin embargo, no parecen modificar significativamente su participación en el transporte de las crías dentro de las primeras 8 semanas de vida de éstas (Savage, Giraldo y cols., 1996; Sánchez y cols., 1999). Los padres y los cooperantes machos adultos suelen ser los principales transportadores, mientras que las cooperantes adultas y los cooperantes de menor edad transportan menos (Cleveland & Snowdon, 1984; Kostan & Snowdon, 2002; Price, 1990, 1992c; Tardif, Carson & Gangaware, 1992), si bien la participación de estos se incrementa en los grupos pequeños (Washabaugh y cols., 2002). Además, los individuos juveniles y las cooperantes adultas cuando buscan contacto con las crías reciben más agresiones por parte de los individuos que las están transportando (Achenbach & Snowdon, 1998; Price, 1991; Snowdon y

cols., 1993; Snowdon & Pickhard, 1999).

La presencia de cooperantes parece afectar de forma desigual a la madre y al padre; mientras que las madres reducen su participación en el transporte a partir de la presencia de un único cooperante, en el caso de los padres su participación se reduce de forma progresiva según aumenta el tamaño de grupo (Cautividad: Cleveland & Snowdon, 1984; McGrew, 1988; Price, 1992e; Tardif y cols., 1990,1993; Washabaugh y cols., 2002; Ziegler, Widowski, y cols., 1990; Libertad: Savage, Snowdon, y cols., 1996). El número de crías también afecta al transporte de madres y padres. Así, por ejemplo, se ha visto que en parejas reproductoras sin cooperantes y con una cría las madres no difieren en su participación del transporte de los padres durante las 4 primeras semanas, sin embargo con gemelos las madres transportan menos que los padres. Durante las semanas 5-8 los padres transportan más que las madres, independientemente del número de crías (Tardif y cols., 1990). Por otro lado, si bien madres y padres parecen rechazar y coger a las crías con la misma frecuencia, los padres recuperan más a las crías que son rechazadas por otros individuos (Tardif y cols., 1990).

En relación al compartimento de alimento los individuos adultos transfieren más comida a las crías (Cleveland & Snowdon, 1989; Feistner & Price, 1990; Kostan & Snowdon, 2002; Roush & Snowdon, 2001). Algunos trabajos observan un mayor número de transferencias por parte de los machos (Kostan & Snowdon, 2002; Roush & Snowdon, 2001), otros por parte de las hembras (Cleveland & Snowdon, 1989), y otros no encuentran diferencias significativas entre los miembros del grupo en relación al sexo (Feistner & Price, 1990). Las crías en conjunto obtienen más alimento de forma independiente que de los miembros del grupo, sin embargo, en los grupos grandes con experiencia previa las crías aumentan las peticiones de comida hacia los cooperantes (Washabaugh y cols., 2002).

El aumento en el tamaño grupal se ha relacionado con la supervivencia de las crías en el tití de cabeza blanca (Cautividad: Johnson y cols., 1991; Snowdon, 1996; Libertad: Savage, Giraldo, y cols., 1996, Savage y cols., 1997). Sin embargo, también es cierto que en los grupos grandes la experiencia de los cooperantes suele ser mayor (Johnson y cols., 1991; Savage, Snowdon, y cols., 1996; Snowdon y cols., 1985; Tardif y cols., 1984). Por otro lado, al aumentar el tamaño del grupo los individuos reducen el tiempo que dedican a la vigilancia, y se da una mayor división de tareas, vigilando unos individuos mientras que otros transportan (Savage, Snowdon, y cols., 1996). Así mismo varios estudios han encontrado que las crías en grupos grandes son transportadas más y reciben más comida por transferencia que en los grupos pequeños (Feistner & Price, 1991; Price, 1990, 1992e). Sin embargo, otros trabajos no encuentran diferencias según la experiencia o el tamaño del grupo en la cantidad de cuidado que reciben las crías (Washabaugh y cols., 2002). Mientras a las madres no parece influirles la experiencia previa, los padres transportan menos y comparten menos alimento con las crías a mayor experiencia en el grupo, siendo en este caso asumidas estas tareas por los cooperantes (Washabaugh y cols., 2002). Por otro lado, en los grupos con padres inexpertos las crías se quedan solas antes y durante más tiempo, y comen solas antes, que las crías en grupos con padres expertos (Washabaugh y cols., 2002).

1.3. Costos asociados al transporte de crías en el tití de cabeza blanca

El estudio de los *sistemas de crianza cooperativa* en vertebrados se ha abordado desde el análisis de los beneficios y los costos que la conducta de “cooperación” (*alloparenting*) tiene para los individuos que integran un grupo, asumiéndose que es una conducta adaptativa (Emlen, 1993; Hatchwell & Komdeur, 2000; Heisohn & Legge, 1999; Jennions & Macdonald, 1994; Jönsson & Tuomi, 1994; Ross & MacLarnon, 2000). En el estudio de los calitrícidos también se han formulado numerosas hipótesis sobre los posibles beneficios y costos que la conducta de cooperación podría tener en los individuos que se implican en el cuidado de las crías (Garber, 1997; Goldizen, 1987a, 1990; Snowdon, 1996; Tardif, 1997). Si bien los beneficios de la cooperación han sido ampliamente estudiados (véase más arriba, apartado 1.1.5), los costos de la cooperación han sido bastante ignorados en general (Cockburn, 1998; Heisohn & Legge, 1999), no siendo una excepción en los calitrícidos (pero véase: Achenbach & Snowdon, 2002; Sánchez y cols., 1999; Tardif, 1997). Conocer las consecuencias de un comportamiento sobre la eficacia (*fitness*) es importante para determinar su función adaptativa, sin embargo, la valoración o análisis de sus costos inmediatos también es importante para poder determinar la probabilidad de que un comportamiento represente un producto de la selección (Mumme, 1997; Stearns, 1992; Tardif, 1997).

En los primates en general, tras la lactancia, el transporte de las crías es la actividad más costosa de la crianza (Altmann & Samuels, 1992; Garber & Leigh, 1997; Snowdon, 1996; Tardif, 1994), sobre todo en aquellas especies no sedentarias que tienen que transportarlas (Altmann & Samuels, 1992; Garber & Leigh, 1997). En los calitrícidos las demandas energéticas asociadas a la lactancia y el transporte parecen ser especialmente elevadas, debido al gran peso de las crías y a las largas distancias que diariamente recorren (French, 1983; Garber, 1993; Goldizen, 1987b; Kirkwood & Underwood, 1984; Tardif, 1994). De hecho, las madres parecen ser incapaces de sacar adelante a sus crías sin más ayuda que la del padre (*S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; *S.*

mystax: Garber y cols., 1984; *S. oedipus*: Tardif y cols., 1990). La cooperación en el transporte de las crías se ha considerado como una de las actividades de mayor importancia en la que los miembros del grupo participan en el cuidado de las crías (Fite y cols., 2005; French, 1983; Garber, 1997; Garber & Leigh, 1997; Goldizen, 1987a, 1987b; Price, 1991, 1992f; Savage, Giraldo, y cols., 1996; Sussman & Garber, 1987; Tardif, 1994, 1997; Tardif y cols., 1993).

Los tamarines mientras transportan a las crías se ven afectados en las actividades que realizan. Así, mientras transportan realizan menos conductas sociales (*S. oedipus*: Price, 1992d), vigilan menos (*C. geoffroyi*: Searcy & Caine, 2003; *S. midas*: Moura & Alonso, 2000; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996), y tienen un comportamiento más críptico, pasando más tiempo en zonas escondidas (*S. oedipus*: Price, 1992d), lo que se ha interpretado como una forma de reducir el aumento de la vulnerabilidad predatoria (Caine, 1987; Harrison & Tardif, 1994; Price, 1992d). Además, mientras están transportando a las crías se mueven menos tiempo y/o descansan más (*C. jacchus*: Digby y Barreto, 1996; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; *S. oedipus*: Price, 1992d; Sánchez, 1998), y reducen la distancia recorrida (*C. jacchus*: Digby & Barreto, 1996), aunque hay que señalar que algunos estudios no han encontrado una reducción en el tiempo en movimiento mientras transportan a las crías (*C. jacchus*: Digby & Barreto, 1996; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; *S. mystax* Huck y cols., 2004b; *S. oedipus*: Price, 1992f). Se ha visto también que la capacidad de salto, conducta habitual en los desplazamientos diarios de estos animales arbóreos, se ve reducida como consecuencia de transportar a las crías (*C. jacchus*: Schradin & Anzerberger, 2001a).

Por otro lado, tanto en libertad como en cautividad se ha descrito que los individuos mientras transportan a las crías tienen menor acceso a la comida y mayores dificultades a la hora de capturar insectos, viéndose reducidos el tiempo de forrajeo y el de alimentación (Tardif, 1994, 1997; Cautividad: *S. oedipus*: Price, 1992d; Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999; Libertad: *C.*

jacchus: Digby & Barreto, 1996; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a ; Terborgh & Goldizen, 1985), así como su ingesta energética con respecto a cuando no las transportan (Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999). En varios trabajos con calitricidos en libertad también se ha registrado un menor tiempo de alimentación en los individuos durante periodos de crianza frente a periodos de no reproducción (*L. rosalia*: Miller y cols., 2006; *S. mystax*: Huck y cols., 2004b).

Finalmente, el transporte se ha relacionado con el incremento de gasto energético que debe suponer el transporte de dos crías de gran tamaño. Las crías de tití de cabeza blanca al nacer suponen un 15% del peso de la madre (Leutenegger, 1979; McGrew & Webster, 1995; Ross, 1991; Tardif y cols., 1993). Este valor es el triple de lo que supone a otras hembras de primates transportar a sus crías, por ejemplo el 7% en el caso de los papiones (*Papio cynocephalus*; Altmann & Samuels, 1992). Tardif (1997) estimó, tomando datos de la literatura sobre los patrones de locomoción en poblaciones en libertad (*Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1987b) y el peso relativo de las crías en relación con el de los adultos, que un individuo transportando a dos crías de 30 días de edad vería incrementado en aproximadamente un 21% su gasto calórico por minuto de desplazamiento (Taylor, Heglund & Maloiy, 1982; Taylor, Heglund, McMahan, LoMcMahon & Looney, 1980). Además, dicho gasto debería aumentar al incrementarse el peso de las crías y la distancia diaria recorrida (Heymann, 2000).

Varios estudios han intentado evaluar las potenciales consecuencias energéticas del transporte sobre los individuos en forma de pérdidas de peso. Así, se ha encontrado que, incluso en cautividad, padres y cooperantes macho de tití de cabeza blanca pierden peso durante la quinta semana tras el nacimiento de las crías, con una media del 7% y del 2,5%, respectivamente, y con un valor máximo de pérdida en torno al 10% (Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999). El porcentaje de pérdida de peso de los padres y los cooperantes macho se relacionó con la participación en el transporte, no así en las cooperantes hembra, que tampoco mostraron

cambios significativos en su peso (Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999). Los mismos autores encontraron en otro estudio llevado a cabo con grupos grandes en cautividad, pero en instalaciones de mayor tamaño y con acceso a recintos exteriores, pérdidas de peso en los padres y cooperantes adultos de ambos sexos de mayor magnitud que en recintos exclusivamente interiores y más pequeños, con pérdidas máximas en este caso que alcanzaron el 15-20% en algunos individuos (Sánchez, Peláez, Morcillo & Gil-Bürmann, 2005). Achenbach y Snowdon (2002) también han registrado una media de pérdida máxima de peso del 6% en los machos adultos tras el nacimiento de crías en grupos de tití de cabeza blanca en cautividad, yendo el rango de variación del 1,3% al 10,8%. Si bien no hallaron una relación directa entre pérdidas de peso y tiempo que cada individuo transportaba a las crías, las mayores pérdidas de peso coincidían con el periodo de dependencia total de las crías, siendo mayores también a menor número de cooperantes en el grupo. De hecho, las pérdidas de peso más pronunciadas (10-10,8%) se dieron en aquellos padres que lo fueron por primera vez y no tenían cooperantes en el grupo aparte de sus parejas reproductoras, manteniendo más tiempo un bajo peso (Achenbach & Snowdon, 2002).

Hay que señalar que, en contraste con estos dos trabajos y en otra especie diferente, Nievergelt y Martin (1999) en parejas sin cooperantes de marmosete común no encontraron pérdidas de peso en 7 padres durante las 10 semanas posteriores al nacimiento de las crías, a pesar de no incrementar su ingesta y transportar más que las hembras, que sin embargo sí aumentaron su ingesta pero perdieron peso. Schradin y Anzenberger (2001a) tampoco encontraron pérdidas de peso durante las 3 semanas tras el nacimiento de las crías en 11 cooperantes de 5 grupos de marmosete común. El único trabajo que ha estudiado en libertad cambios de peso ha sido con el tití león dorado, viéndose que los individuos no perdían peso tras el nacimiento de las crías, lo que se relacionó con que los nacimientos se producían en la época de mayor abundancia de alimentos (Dietz y cols., 1994).

1.4. Objetivos e hipótesis

El presente trabajo forma parte de una serie de investigaciones sobre los costos asociados al transporte de las crías y de la reproducción en el contexto del estudio de la cooperación, llevadas a cabo en la colonia de titís de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) de la Facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid (UAM). El objetivo concreto de esta investigación ha sido realizar un estudio bioenergético de los costos inmediatos asociados a la cooperación en el transporte de crías en el tití de cabeza blanca, que han sido medidos en forma de pérdidas de peso en estudios previos (Sánchez y cols., 1999, 2005; Achenbach & Snowdon, 2002). En última instancia, se pretende contribuir al conocimiento de la evolución de los sistemas sociales en primates, y en particular de los sistemas de crianza cooperativa, característicos de los calitricidos.

En el caso del tití de cabeza blanca el transporte de las crías se ha relacionado con una pérdida de peso de los individuos implicados (Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999, 2005), aunque no todos los estudios muestran una relación entre tiempo de transporte y pérdida de peso (Achenbach & Snowdon, 2002). Las pérdidas de peso se asocian a un balance energético negativo entre la entrada de energía, a través de la ingesta de alimentos, y el gasto de energía por mantenimiento y actividad (Hambly & Speakman, 2005; Moore, 2002). Tradicionalmente se han planteado dos hipótesis que relacionan el transporte de las crías con consecuencias energéticas. En primer lugar parece que los individuos mientras transportan reducen su tiempo de alimentación y forrajeo (Digby & Barreto, 1996; Goldizen, 1987a; Price, 1992d; Sánchez y cols., 1999; Tardif, 1997). Por otro lado, el desplazarse cargando a unas crías de gran peso relativo puede provocar un aumento del gasto energético (Tardif, 1997; Tardif y cols., 1993). Cabría esperar por tanto, una reducción en la ingesta de los individuos y/o un aumento en su gasto energético por locomoción durante el periodo con crías dependientes en comparación a un

periodo de no crianza, y que dichos cambios se relacionasen con las pérdidas de peso de los individuos. En este estudio se pretende contrastar estas dos hipótesis, y en su caso evaluar la importancia relativa de cada una de ellas sobre los cambios de peso tras el parto.

Puesto que los individuos mientras transportan a las crías comen y forrajean menos, esperamos encontrar una reducción en la ingesta total relacionada con el transporte. Por otro lado, puesto que moverse transportando un peso incrementa el gasto de los desplazamientos, esperamos encontrar un aumento del gasto energético relacionado con el transporte. No obstante, los individuos pueden ajustar su conducta de forma que se mitiguen estos costos, como se ha visto que ocurre en otras especies (Cockburn, 1998; Heinsohn & Legge, 1999), por ejemplo, comiendo más mientras no transportan, o reduciendo el movimiento cuando transportan, por lo que se tendrán en cuenta las diferentes condiciones de transporte o no transporte durante el periodo de crianza.

Este estudio se ha llevado a cabo en los individuos adultos, dado que ellos son los que más participan en el transporte de las crías (Cleveland & Snowdon, 1984; Price, 1992c), y los que al haber finalizado el crecimiento han alcanzado un peso estable, a pesar de las diferencias interindividuales (Garber & Leigh, 1996). Sin embargo, puesto que las diferentes categorías de individuos difieren en cuanto a su implicación en el transporte (Goldizen, 1987b; Price, 1990, 1992d; Savage, Giraldo, y cols., 1996; Tardif, 1997; Tardif y cols., 1992), se analizará cada una de ellas de forma independiente (padres, cooperantes macho adultos y cooperantes hembra adultas). Las madres se han excluido para el presente trabajo debido a la demanda energética adicional de la lactancia (Garber & Leigh, 1996). Debido a la especial importancia que parece tener los cooperantes adultos machos en la crianza y supervivencia de las crías (Cleveland & Snowdon, 1984; Goldizen, 1987b; Heymann, 2000), se explorará cómo afecta su presencia a los costos energéticos que asume cada categoría de individuo en el grupo.

2. MATERIAL Y MÉTODO



2. MATERIAL Y MÉTODO

2.1. Sujetos e instalaciones

En este estudio fueron observados los padres ($n = 6$; Edad, Media \pm Desviación típica; Media \pm DT = 107,92 \pm 6,80 meses), y los cooperantes adultos macho ($n = 10$; 47,01 \pm 17,22 meses) y hembra ($n = 8$; 41,46 \pm 11,36 meses) de tres grupos familiares pertenecientes a la colonia de tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*), ubicados en el Gabinete Veterinario de la Universidad Autónoma de Madrid (UAM). Cada grupo estaba compuesto por una pareja reproductora y sus hijos anteriores, y cada uno de ellos fue observado en relación a dos partos. El tamaño y la composición de los grupos pueden verse en la Tabla 1. Se consideraron *adultos* a los individuos de más de 2 años de edad, *subadultos* a los de 1-2 años de edad y *juveniles* entre 6 meses y 1 año de edad (Price, 1991, 1992c). En todas las ocasiones las hembras parieron gemelos, pero en el nacimiento B1 una de las crías nació muerta y en el nacimiento C2 una de las crías no superó los tres días de vida.

Tabla 1.

Composición de los grupos de tití de cabeza blanca estudiados en la colonia de la UAM.

Grupo	Tamaño grupal ^b	Adultos ^c		Subadultos		Juveniles		Crías	
		♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
A	6	1	1	1	2	-	1	1	1
B	7	1	2	1	1	1	1	1	1
C	8	3	2	-	2	-	1	-	1
D ^a	8	3	3	-	2	-	-	1	1
E	8	3	4	1	-	-	-	1	1
F	10	4	4	-	-	1	1	-	1

^a Una hembra adulta y un macho subadulto, que están incluidos en la tabla, fueron expulsados del grupo antes del final del periodo del estudio

^b Número de individuos adultos, subadultos y juveniles

^c Los individuos reproductores están incluidos como adultos

Cada familia ocupaba un amplio recinto exterior (Figura 1), con una superficie total de 43 m² (9,87 m x 4,35 m) y 3,3 m de altura; además del recinto exterior, disponían de un cobijo de madera de 3,5 m² (2,23 m x 1,59 m) y 2,2 m de altura, con temperatura constante de 26 °C y luz artificial durante 12 horas al día (de 7:30 a.m. a 7.30 p.m.). Los animales pueden acceder libremente al recinto exterior a través de unos tubos de 12 cm de diámetro. Los grupos están separados entre sí cuatro metros de distancia, aislados uno de otro visualmente mediante unas mamparas de metal. Sin embargo, no existe aislamiento auditivo entre ellos. El gran tamaño de las instalaciones exteriores de esta colonia las hace únicas en comparación con otros estudios en cautividad, en los que los grupos ocupan instalaciones interiores y de menor tamaño (Achenbach & Snowdon, 2002; Nievergelt & Martin, 1999; Sánchez y cols., 2002).

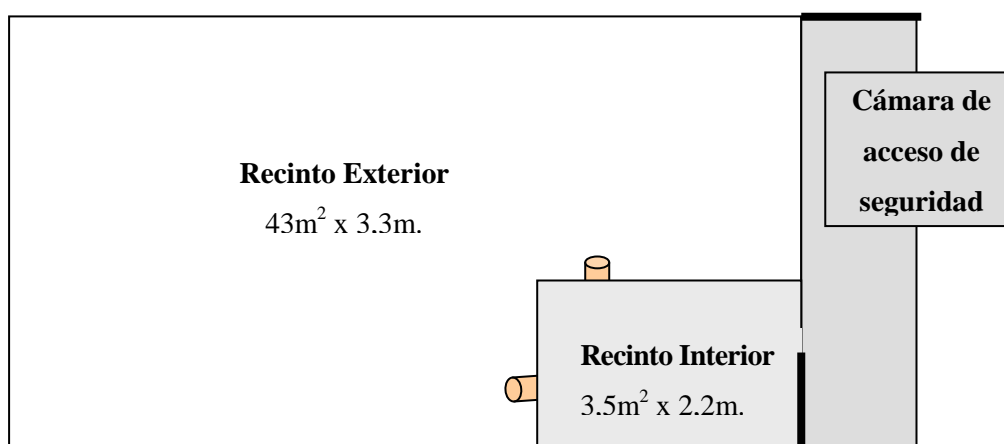


Figura 1. Esquema de la instalación de un grupo familiar de tití de cabeza blanca.

En el cobijo interior, a 1,98 m de altura, se encuentran dos cajas “nido” de madera de 34 cm x 22 cm x 23 cm, con suelo de rejilla y una abertura de 12,5 cm, donde los individuos duermen por la noche. El suelo del cobijo interior está cubierto por una capa de virutas de madera y hay ventanas que permiten pasar la luz natural durante el día. En el recinto exterior hay zonas de sol, y zonas cubiertas como protección de la lluvia y el sol intenso. Asimismo, en las épocas calurosas y secas del verano la existencia de aspersores automáticos en la parte superior

de los jaulones exteriores permite humedecer el ambiente activándose tres veces a lo largo del día. Tanto en el recinto interior como en el exterior los animales cuentan con varios bebederos automáticos, en los que pueden obtener agua *ad libitum*, y varios anclajes donde se colocan los recipientes para la comida, estando situados a más de 1,70 m del suelo. En ambos recintos disponen de numerosas ramas naturales y otras formas de enriquecimiento ambiental, como tubos y cuerdas (Figura 2). Las ramas varían de tamaño (de 1 m a 4 m) y están dispuestas mayoritariamente horizontalmente al suelo, si bien hay también algunas dispuestas verticalmente y oblicuas al suelo. La mayor parte de las ramas y cuerdas están colocadas en la parte superior de la instalación, tanto en la interior como en la exterior, a más de 1 metro de altura del nivel del suelo, ya que los tamarines suelen evitar mantenerse cerca del suelo, pasando poco tiempo en las zonas bajas de las jaulas (Snowdon y cols., 1985). Aun así, disponen también de ramas que conectan el suelo con las superiores.



Figura 2. Instalación exterior de un grupo familiar de tití de cabeza blanca.

Alimentación

El protocolo de alimentación realizado en la colonia sigue las indicaciones propuestas por el Deutsches Primatezentrum (DPZ; Göttingen, Alemania), siendo el tipo y la cantidad de alimento proporcionado a los animales básicamente el mismo que en el centro alemán (Sánchez, 1998). Diariamente se suministraba $500 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-3/4}$ por sujeto, cantidad adecuada para el mantenimiento de un individuo adulto (Kirkwood & Underwood, 1984). Dado que el peso medio de los individuos de la colonia era de 560 g, el contenido energético medio de los alimentos proporcionados diariamente por individuo fue de 324,5 kJ. El suministro energético diario se repartía en $262 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-3/4}$ proporcionados en dos tomas de *papilla*, a las 8:00 a.m. y 10:30 a.m., y $238 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-3/4}$ proporcionados en una toma de *alimentos sólidos* a las 13:30 p.m.

La papilla estaba compuesta de plátano, yogur natural, harina de arroz, miel, zumo de limón, zumo de zanahoria, levadura de cerveza y aceite de germen de trigo, así como varios complejos proteínicos, vitamínicos y minerales, en las cantidades que se indican por individuo en la Tabla 2. En esta tabla también se puede ver el valor energético de cada uno de los componentes de la papilla (kJ/g), así como el contenido energético total de la papilla suministrada por individuo (2,89 kJ/g). En la Tabla 3 se señala de forma detallada la composición de la mezcla de minerales que se añade al resto de ingredientes de la papilla. Los complejos proteínicos, vitamínicos y minerales que se utilizaron fueron GEVRAL[®] 10 ml de la casa comercial Whitehall Division OTC Wyeth-Orfi S.A. y VITAMINA D3 de la casa comercial Berenguer-Infale.

Tabla 2.

Ingredientes y contenido energético de la papilla por individuo y día.

Ingredientes	cantidad/indiv	kJ/g o kJ/ml	kJ/indiv
Yogur	7,50 g	1,74	13,06
Plátano	42,00 g	2,88	120,00
Harina arroz	1,20 g	15,72	18,86
GEVRAL	0,93 g	15,88	14,76
Aceite germen trigo	0,4 ml	2,1	0,84
Miel	2,00 g	1,42	2,84
Levadura de cerveza	0,12 g	0,06	0,007
Zumo limón	1,88 ml	0,11	0,24
Zumo zanahoria	2,18 ml	0,11	0,24
Calcio 20	2 ml	-	-
Mezcla de minerales	0,08 g	-	-
Vit D3	0,03 ml	-	-
		2,89	170,84

Tabla 3.

Composición de la mezcla de minerales añadidos a la papilla.

Mineral	Por cada 100g	Mineral	Por cada 100g
Fósforo	11,5 g	Cobalto	60 mg
Sodio	5,6 g	Yodo	400 mg
Magnesio	6 g	Fluor	650 mg
Carbonato cálcico	3 g	Molibdeno	15 mg
Zinc	1000 mg	Potasio	5000 mg
Hierro	5000 mg	Selenio	10 mg
Manganeso	1160 mg	Cromo	110 mg
Cobre	500 mg	Bolus alba	105 mg

La toma de *alimentos sólidos* estaba constituida por una mezcla de trocitos de frutas frescas y verduras variadas, pan, pipas de girasol, frutos secos, jamón cocido y gusanos de la harina. Se suministraban siempre los mismos alimentos, y los ítems de cada tipo de alimento eran cortados con precisión de forma que tuvieran el mismo tamaño y peso a lo largo del estudio (g/unidad), y por tanto un contenido energético conocido (kJ/unidad), no siendo demasiado grandes para evitar que los tirasen sin haberlos consumido completamente (véase más adelante *Sesiones de alimentación*). En la Tabla 4 se especifican el valor energético (kJ/g) de cada uno de los alimentos, los gramos de cada tipo de alimento suministrados por individuo, y los gramos y contenido energético de cada *ítem* de alimento.

Tabla 4.

Ingredientes y contenido energético de la mezcla de alimentos sólidos por individuo y día.

Ingrediente	g/individ.	kJ/g	kJ/ individ.	g/unidad	kJ/unidad
Plátano	7,00	2,88	20,16	3,50	10,08
Manzana	8,00	2,46	19,68	2,00	4,92
Fruta	8,00	2,33	18,64	2,00	4,66
Pasas	1,50	13,00	19,50	0,38	4,94
Pipas	1,00	22,00	22,00	0,20	4,40
Verduras	11,00	1,00	11,00	1,00	1,00
Pan	2,00	12,50	25,00	1,00	12,50
Gusanos	0,40	4,28	1,71	0,10	0,43
Jamón	3,20	6,00	19,20	1,60	9,60
			156,89		

Cuando se producía un nuevo nacimiento en un grupo se incrementaba una ración de alimento por cada individuo nacido vivo. Los alimentos siempre eran pesados, tanto para las papillas como para la mezcla de alimentos sólidos, con el fin de asegurar que a cada grupo se les proporcionaba diariamente la misma cantidad (Balanza de precisión: 0,1 g; Jadever LPW3015), y de esta forma un mismo contenido calórico y nutricional.

2.2. Periodo de estudio

Las observaciones fueron realizadas durante dos periodos (Figura 3): 1) ***Periodo con crías dependientes***: las diez semanas posteriores al nacimiento de las crías (semanas 1-10); y 2) ***Periodo sin crías dependientes***: tres semanas en las cuáles no había crías dependientes en el grupo (semanas 17-19). Este periodo sin crías dependientes fue utilizado para comparar a los mismos sujetos en dos situaciones diferenciadas por la presencia o no de crías dependientes en el grupo. Todas las hembras reproductoras, a excepción de la hembra del grupo C2, estaban preñadas durante los periodos sin crías dependientes quedando a su fin entre 9 y 15 semanas para el siguiente parto. Restando al periodo entre nacimientos sucesivos la duración del periodo de gestación en el tití de cabeza blanca (184 días; Ziegler, Bridson, y cols., 1987), se ha podido estimar que las hembras reproductoras en los nacimientos A1, A2, y B1 se habrían quedado preñadas en la primera ovulación postparto, lo que habría tenido lugar durante los días 11-15 tras el parto, mientras que en los nacimientos B2 y C1 se quedaron en torno al día 58 postparto. La hembra reproductora del nacimiento C2 no tuvo un parto posterior.

Se consideró que las 10 primeras semanas de vida era un periodo adecuado para los objetivos de este estudio, puesto que cubre el periodo de máxima dependencia y el comienzo de la independencia de las crías de *S. oedipus*. El periodo con crías dependientes fue dividido en tres fases (Figura 3): Fase 1 o ***fase de máxima dependencia***, Fase 2 o ***fase de inicio del proceso de independencia***, y Fase 3 o ***fase de independencia avanzada***. A lo largo de estas fases las crías se van haciendo progresivamente más independientes locomotora y nutricionalmente, además de ir creciendo en tamaño y peso corporal.

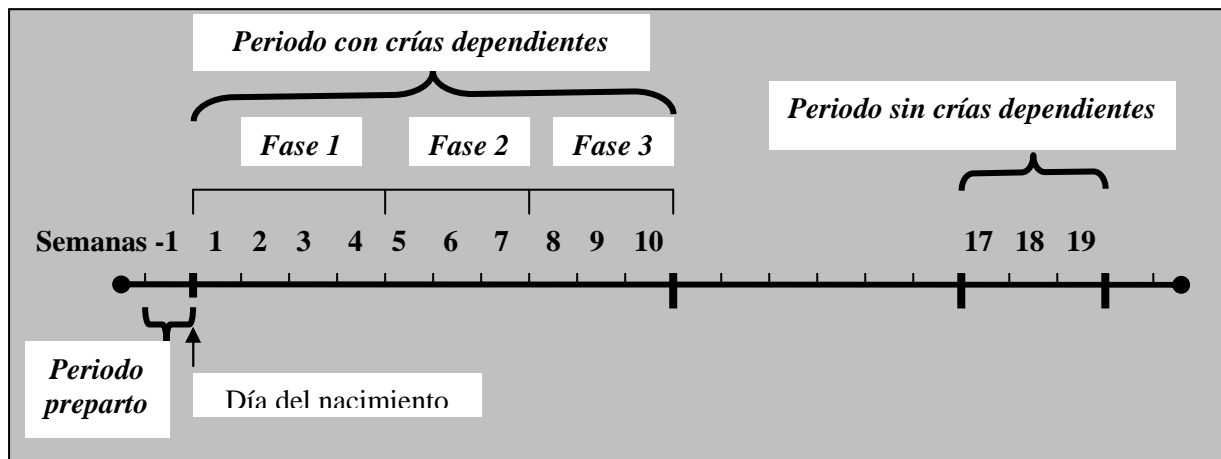


Figura 3. Distribución de los periodos de observación.

La *Fase 1* comprende las cuatro primeras semanas de vida de las crías, y ha sido considerada la *fase de máxima dependencia*, puesto que durante este periodo son transportadas de forma continuada (Cautividad: Cleveland & Snowdon, 1984; Kirkwood & Stathatos, 1992; Tardif y cols., 1990; Washabaugh y cols., 2002; Libertad: Savage, Snowdon, y cols., 1996) y su alimentación depende exclusivamente de la leche materna (Kirkwood & Stathatos, 1992; Tardif, 1994; Yamamoto, 1993); la competición entre los miembros del grupo por transportar a las crías parece ser especialmente importante durante este periodo (Pryce, 1988). Al nacer una camada pesa un 15% del peso de un adulto (Leutenegger, 1979; McGrew & Webster, 1995; Ross, 1991; Tardif y cols., 1993), llegando a suponer un 20-25% al final de la cuarta semana (Kirkwood & Stathatos, 1992).

La *Fase 2* comprende las semanas 5-7, y ha sido considerada la *fase del inicio del proceso de independencia* ya que al principio del segundo mes de vida las crías comienzan a moverse independientemente de manera espontánea (Cautividad: Cleveland & Snowdon, 1984; Tardif y cols., 1990; Washabaugh y cols., 2002; Libertad: Savage, Snowdon, y cols., 1996) y muestran un mayor interés por su ambiente físico, tocando, oliendo, lamiendo y mordisqueando

objetos (Yamamoto, 1993); en esta fase también comienzan a comer alimentos sólidos sin ayuda (Kirkwood & Stathatos, 1992; Tardif, 1994; Yamamoto, 1993). A partir de la quinta semana parece decrecer la atracción que sienten hacia ellas los cooperantes (Cleveland & Snowdon, 1984). Alrededor de la séptima semana de vida cada cría pesa el doble que en el momento del nacimiento, pudiendo llegar a suponer la camada el 30-40% del peso corporal de la madre (French, 1983).

Por último, la *Fase 3* comprende las tres últimas semanas del estudio, que se corresponden con las semanas 8-10 de vida de las crías, en las que éstas han alcanzado un considerable grado de independencia (*Fase de independencia avanzada*), ya que durante este periodo las crías ya son transportadas menos tiempo, pudiendo llegar a pasar el 50-60% del tiempo moviéndose de forma independiente (Tardif, 1994; Cautividad: Price, 1992b; Libertad: Savage, Snowdon, y cols., 1996); en esta fase las crías ya son capaces de comer por sí mismas (Yamamoto, 1993), y las transferencias de alimento, tanto activas como pasivas, por parte de los individuos del grupo a las crías se hacen más frecuentes (Kostan & Snowdon, 2002; Price 1992e). Al final de esta fase 3, entre las semanas 10-15, tiene lugar el proceso de destete (Cleveland & Snowdon, 1984; Hershkovitz, 1977; Tardif, 1994; Yamamoto, 1993). En la semana 10 de vida cada cría llega a pesar un 25-30% del peso corporal de un adulto (Tardif y cols., 1986).

2.3. Diseño observacional

En relación con los objetivos de este estudio se requería obtener información de carácter energético relacionada con la ingesta energética, así como del gasto energético por movimiento y transporte de las crías, que nos permitiera conocer las posibles relaciones con los cambios de peso tras el nacimiento de las crías. Para obtener esta información los individuos fueron observados durante cinco días por semana, tanto en el periodo con crías dependientes como en el periodo sin crías dependientes, en dos tipos de sesiones diferentes. Durante las *sesiones de alimentación* se realizaron observaciones en las que se registraba la ingesta diaria. Durante las *sesiones de no alimentación*, por un lado, se pesaba a los animales antes de la primera toma de papilla y, por otro, se recogían datos conductuales de transporte y movimiento.

Sesiones de alimentación

Como se describió anteriormente el alimento se les proporcionaba mediante dos tomas de *papilla*, a las 8:00 a.m. y 10:30 a.m., y una mezcla de *alimentos sólidos* a las 13:30 p.m. En el momento en que se les proporcionaba el alimento comenzaba una sesión de observación. Las sesiones de papilla tenían una duración de 30 minutos cada una y la de alimentos sólidos de 1 hora y media. La duración de las sesiones se fijó tras un estudio preliminar, en el que se comprobó que era tiempo suficiente para que los individuos pudiesen comer todo el alimento proporcionado. Cuando finalizaba las sesiones de observación se retiraban los comederos, que habitualmente ya se encontraban vacíos.

Durante las sesiones de alimentación se realizaron muestreos de la conducta de alimentación mediante un registro continuo (Martin & Bateson, 1993), registrando el tiempo que cada uno de los individuos estaban tomando papilla, o el tipo y cantidad de ítems que cogían de

la mezcla de alimentos sólidos. Si el animal tiraba el ítem, o consumía solo una parte de este, también se anotaba. Además, se registraba si el individuo estaba transportando o no mientras comía, y el número de crías que transportaba. Para facilitar el registro, el alimento era proporcionado en un único comedero de metacrilato transparente con acceso restringido a un máximo de dos individuos de forma simultánea. Este comedero de metacrilato permitía ver sin dificultades a los individuos mientras se alimentaban (Figura 4). Existen varios trabajos que han registrado un mayor acceso prioritario de las hembras al alimento, sobre todo de las hembras reproductoras (Box, 1997; revisión en Bicca-Marques, 2003). Sin embargo, hay poca evidencia de competición abierta por el alimento en los calitricidos, siendo raras en todas las especies las agresiones en momentos de alimentación (Box, 1997; Garber, 1993a; Tardif & Richter, 1981).



Figura 4. Comedero de metacrilato utilizado en las sesiones de alimentación.

Para estimar el contenido energético de la papilla ingerida por cada animal mediante el registro del tiempo de ingestión de papilla, se calculó para cada individuo, de forma previa a cada nacimiento, y no coincidiendo con los periodos de estudio, una *tasa de consumo de papilla* (g/s: cantidad de papilla ingerida por unidad de tiempo). Esto se realizó durante dos semanas con las dos tomas diarias de papilla, manteniéndose la hora de administración y la duración de las sesiones igual que en el periodo de estudio. Para ello se colocaba el recipiente con la papilla en la báscula del cobijo interior, en la que habitualmente se pesaba a los individuos, y se iban anotando los gramos que cada individuo ingería y el tiempo empleado en ello. A veces varios individuos se subían o permanecían en la balanza juntos, por lo que en esas ocasiones no se podían registrar los gramos consumidos por cada uno de ellos. Sin embargo, el periodo de dos semanas permitió contar con múltiples valores por individuo y toma. No había diferencias significativas entre las estimaciones obtenidas durante la primera y la segunda toma de papilla (Wilcoxon; $N = 24$; $z = 1,371$; $p = ,170$), por lo que los valores de ambas tomas se sumaron para cada individuo obteniendo un valor medio individual de tasa de consumo de papilla (g/s). Así, registrando el tiempo que cada individuo ingería papilla durante los periodos de estudio, y conocido el valor energético de la papilla suministrada (2,89 kJ/g), las tasas de consumo de papilla (g/s) permitieron estimar la cantidad total ingerida por cada individuo de forma muy aproximada y sin perturbar la conducta de alimentación de los animales en sus grupos.

En la Tabla 5 se muestran los valores obtenidos de tasa de consumo de papilla para los padres y los cooperantes adultos de ambos sexos en cada nacimiento.

Tabla 5.

Estimación de la tasa de consumo de papilla por individuo (g/s).

Nacimiento	Indiv.	Tasa de consumo	Categoría		Nacimiento	Indiv.	Tasa de consumo	Categoría
A1	A2	0,255	Padre		A2	A2	0,263	Padre
B1	B2	0,237	Padre	B2	B2	0,191	Padre	
	B3	0,257	Adulta		B4	0,330	Adulta	
	B4	0,336	Adulta		B5	0,428	Adulto	
	B5	0,54	Adulto		B6	0,351	Adulto	
C1	C1	0,362	Madre	C2	C1	0,402	Madre	
	C2	0,238	Padre		C2	0,353	Padre	
	C3	0,144	Adulta		C3	0,258	Adulta	
	C4	0,297	Adulta		C4	0,336	Adulta	
	C6	0,302	Adulto		C5	0,432	Adulta	
	C7	0,364	Adulto		C6	0,316	Adulto	
	C8	0,287	Adulto		C7	0,440	Adulto	
						C8	0,386	Adulto

Si bien no se encontraron diferencias significativas entre las categorías de individuos en la tasa de consumo de papilla [Kruskall-Wallis; $H(2, N = 24) = 5,73$; $p = ,056$], las diferencias estaban próximas a la significación (g/s; *Media* \pm *DT*; Padres = $0,25 \pm 0,05$; Cooperantes macho = $0,35 \pm 0,09$; Cooperantes hembra = $0,29 \pm 0,08$); los cooperantes macho adultos tendieron a ingerir más gramos por segundo que los machos reproductores. Los índices obtenidos para los mismos individuos en dos nacimientos distintos no difirieron de forma significativa (Wilcoxon: $z = 1,37$; $N = 10$; $p = ,16$).

Por último, para estimar el contenido energético diario de los alimentos sólidos consumidos por cada animal, sólo hubo que multiplicar el número de ítems ingeridos de cada tipo de alimento por el valor energético de cada ítem, ya que eran cortados con un tamaño y peso

concreto, y por tanto tenían un mismo valor energético conocido (Ver *Alimentación*; Tabla 4). Así, sumando la ingesta diaria de cada uno de los individuos durante las tomas de papillas y durante la toma de alimentos sólidos se pudo obtener un valor total de ingesta energética diaria (kJ/día).

Se ha calculado para cada individuo el *cociente entre la ingesta energética media diaria y el gasto energético diario por mantenimiento* (TMB^1 ; *Tasa metabólica basal*). Este índice ($IE:TMB$) tiene que ser superior a 1,35 ($1,35 \times TMB$) para poder considerar la ingesta medida como adecuada en relación a las necesidades básicas de mantenimiento (Black y cols., 1991; Cunningham, 1991; Dasilva, 1992; FAO/WHO/UNU, 1985; Goldberg y cols., 1991; Hammond & Diamond, 1997; Johnson, 2002). Para las tres categorías de individuos estudiadas, los valores medios de $IE:TMB$, tanto en el conjunto del periodo sin crías dependientes (padres: $1,59 \times TMB$; coop. macho: $1,63 \times TMB$; coop. hembra: $1,41 \times TMB$), como en el periodo con crías dependientes (padres: $1,58 \times TMB$; coop. macho: $1,63 \times TMB$; coop. hembra: $1,59 \times TMB$), estuvieron por encima del valor mínimo, lo que garantiza que nuestros animales estaban suficientemente alimentados.

¹ En este estudio el gasto energético por mantenimiento (TMB ; *Tasa metabólica basal*: Garland, 1983; Kleiber, 1932; McNab, 1988; Stahl, 1967; Thompson, Power, Rutledge & Kleiman, 1994) ha sido definido como la suma de la energía diaria necesaria para mantener la actividad metabólica durante la fase inactiva mientras el individuo duerme (*Tasa metabólica en reposo durante la fase inactiva*; TMR en fase inactiva), y durante la fase activa, estando despierto en reposo y sin estar haciendo la digestión (TMR en fase activa). Se ha asumido que los tamarines pasan inactivos 12 horas al día (Miller y cols., 2006; Snowdon & Soini, 1988; Sri Kantha & Suzuki, 2006). Se ha utilizado la ecuación general para el grupo de los calitricidos dada por Power, Tardif, Power y Layne (2003). En J/h.: TMR en fase inactiva = $23,91 * M_b^{0.792}$, y TMR en fase activa = $54,67 * M_b^{0.792}$; donde M_b es la masa corporal del individuo expresada en gramos. En los calitricidos, la TMR en la fase inactiva parece estar por debajo de los valores dados por la fórmula general de tasa metabólica basal para mamíferos (Power, 1999; Power y cols., 2003).

Sesiones de no alimentación

Diariamente se realizaban dos sesiones de observación en contextos de no alimentación. En la primera sesión se obtenían los pesos de los animales. En nuestra colonia de titís de cabeza blanca diariamente y de forma rutinaria todos los individuos, incluidas las crías, son pesados por la mañana mediante un método no invasivo, antes de la primera toma de papilla, cuando habitualmente los animales ya han orinado y defecado (Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999). De esta forma se evitan los posibles efectos del estrés que los individuos pudieran sufrir durante su captura y las posibles consecuencias sobre su peso. Para el pesado de los animales se cuenta con balanzas electrónicas de precisión (1 g; Sartorius Universal Type SBA62) que se encuentran de forma permanente en los cobijos interiores, de manera que los tamarines están habituados a ellas y se suben de forma espontánea. Las balanzas tienen una plataforma de 25 cm x 35 cm, suficientemente amplia para que varios individuos adultos estén subidos simultáneamente (Figura 5).



Figura 5. Método no invasivo de pesado de animales.

Dado que frecuentemente los miembros del grupo accedían a la balanza mientras transportaban a las crías, pudimos conocer el peso de éstas, restando el peso del transportador obtenido cuando no transportaba a las crías. En los nacimientos con gemelos se asumió el valor medio obtenido para el peso de las crías de una camada como el peso de una cría hasta el momento en que se podían identificar individualmente como sujetos diferentes.

En una segunda sesión de observación en contexto de no alimentación se obtuvieron datos sobre la locomoción y el transporte de los individuos. Estas sesiones se realizaban por la mañana, después de la segunda toma de papilla y antes de la toma de alimentos sólidos de las 13:30 p.m. Las observaciones se realizaron en el recinto exterior, excepto cuando las condiciones climatológicas lo impedían. Cuando la temperatura bajaba de 10 °C o llovía los animales permanecían en los cobijos interiores. Diariamente se realizaban dos focales individuales (Martin & Bateson, 1993) de cinco minutos de los padres y cooperantes adultos de ambos sexos. Se registró de forma continua el tiempo que se movían y el espacio recorrido, indicando en cada momento si se encontraban transportando (*Condición de transporte*) o no (*Condición de no transporte*), y en su caso el número de crías transportadas. Cada individuo fue observado un total de 50 minutos semanales, tanto en el periodo con crías dependientes, como en el periodo sin crías dependientes, con un total por individuo y periodo de 8 horas y 20 minutos, y 1 hora y media, respectivamente. Se consideró que el sujeto estaba en *reposo* cuando permanecía inmóvil o realizaba cualquier actividad que no implicara ningún tipo de desplazamiento. Se consideró que el sujeto estaba en *movimiento* cuando se producía cualquier forma de desplazamiento, incluido andar, saltar, correr, trepar y colgarse (Price, 1992d, 1992f). *Transportar*, fue definida como cualquier situación en la cual la cría estaba adherida o sujeta con al menos dos extremidades al pelo o cuerpo del transportador, manteniendo este la mayor parte del peso de la cría (Tardif y cols., 1990).

Todos los datos conductuales, tanto los relativos a la alimentación como los referidos al movimiento, fueron registrados mediante un hardware portátil de registro (Hand-held computer Psion Workabout Mx), utilizando el programa informático de registro observacional The Observer[®], versión 5.0, de Noldus (Noldus Information Technology, 2003). Las observaciones fueron realizadas por parte de dos investigadoras entrenadas previamente y no se inició el registro de datos hasta que se alcanzó un valor aceptable en la fiabilidad interobservador (Martin & Bateson, 1991). La fiabilidad se analizó en relación a las observaciones realizadas sobre 4 individuos. Para las sesiones de alimentación se observó a los individuos durante una semana, con un total de 10 sesiones de papilla y 5 de comida de alimentos sólidos por grupo, siendo la fiabilidad para ambos tipos de registros de alimentación alta y significativa (Correlación de Pearson; $r > ,98$; $p < ,05$; para ambos casos). En relación a las sesiones de no alimentación en las que se recogía información sobre locomoción y transporte, las observadoras contaban con puntos de referencia dentro de las instalaciones con los que ayudarse para estimar las distancias recorridas por los animales durante los intervalos de movimiento; se analizó la fiabilidad interobservador sobre las observaciones de los individuos durante 5 días, con un total de 50 minutos por individuo, siendo alta y significativa, tanto para el registro del tiempo en movimiento (Correlación de Pearson; $r = ,97$; $p < ,05$), como para la distancia recorrida (Correlación de Pearson; $r = ,99$; $p < ,05$).

2.4. Condiciones ambientales durante el estudio

Puesto que la colonia en la que se ha llevado a cabo esta investigación dispone de amplios recintos exteriores a los que tienen acceso libre los animales, a continuación se describen y analizan cuáles fueron las condiciones climáticas en los periodos de estudio, que se presentan de forma esquemática en la Tabla 6. El nacimiento A1 tuvo lugar durante el verano, los nacimientos B2 y C1 en primavera, los nacimientos B1 y C2 a finales del otoño y principios del invierno, y el nacimiento A2 entre el invierno y el principio de la primavera.

Tabla 6.

Condiciones meteorológicas en la colonia de titís de cabeza blanca de la UAM durante los periodos de estudio en cada nacimiento.

Grupo	Periodo	Estación	M.mín	M.máx	M.diaria	H	M-luz solar
A1	Con crías	V-V(O)	15,2	30,7	22,9	44,2	13:09
	Sin crías	O-O	3,5	11,5	7,5	69,6	9:42
A2	Con crías	I-P	4,8	16,4	10,6	61,0	11:58
	Sin crías	(P)V-V	17,3	32,4	24,8	41,0	14:57
B1	Con crías	O-O	5,1	14,,2	9,7	70,5	10:15
	Sin crías	I-I	2,7	17,7	10,2	59,6	10:54
B2	Con crías	P-P(V)	12,3	25,5	18,9	55,1	14:32
	Sin crías	V-V(O)	13,1	30,4	21,7	51,0	12:31
C1	Con crías	P-P	8,0	19,0	13,5	62,2	13:43
	Sin crías	V-V	16,5	33,2	24,8	44,8	14:29
C2	Con crías	O-I	4,5	11,1	7,8	76,1	9:31
	Sin crías	P-P	7,8	19,2	13,5	65,90	12:39

Nota: Estación: inicio-final del periodo del estudio (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno).

Temperatura: M, media (°C); Humedad: H, media diaria (%); M-luz solar, media diaria de horas de luz (hh:mm). Color: Periodo FRÍO (gris) y CÁLIDO (blanco). Fuente: Información elaborada utilizando, entre otras, la suministrada por el Instituto Nacional de Meteorología. Ministerior de Medio Ambiente.

Los periodos de estudio fueron clasificados como fríos o cálidos, según si la temperatura media diaria era menor o mayor a 10 °C, respectivamente (Tabla 6). Como cabría esperar, en los periodos fríos la temperatura media diaria fue menor que en los periodos cálidos, tanto durante los periodos sin crías dependientes (Test U de Mann-Whitney: $U = 0$; $n_1 = 6$; $n_2 = 12$; $p < ,001$; Media $\pm DT$; Frío = 8,84 °C \pm 1,58 °C; Calor = 21,35 °C \pm 5,31 °C), como durante los periodos con crías dependientes ($U = 44$; $n_1 = 30$; $n_2 = 29$; $p < ,001$; Frío = 9,64 °C \pm 3,41 °C ; Calor = 18,69 °C \pm 5,92 °C). Sin embargo, la temperatura media diaria entre ambos periodos no difirió ($U = 403$; $n_1 = 59$; $n_2 = 18$; $p = ,123$; Periodo sin crías dependientes = 17,18 °C \pm 7,47 °C; Periodo con crías dependientes = 14,09 °C \pm 6,59 °C).

No siempre se pudieron realizar las observaciones de las sesiones de no alimentación en el recinto exterior, dado que a veces la temperatura era menor de 10 °C, o llovía. Sin embargo, el porcentaje de focales realizados en los cobijos interiores no difirió entre los nacimientos en periodos fríos y cálidos (Fríos: 16%; Cálidos: 5%; $U = 1$; $n_{\text{frío}} = 3$; $n_{\text{calor}} = 3$; $p = ,126$).

2.5. Variables y medidas

El objetivo concreto de esta investigación ha sido realizar un estudio bioenergético de los costos inmediatos asociados a la cooperación en el transporte de crías en el tití de cabeza blanca, que han sido medidos en forma de pérdidas de peso en estudios previos. Se pretende contrastar las hipótesis principales que intentar explicar estos costos energéticos asociados al transporte de las crías, relacionadas con la ingesta y el gasto energético, para lo que se han utilizado las siguientes variables y medidas. Al final de este apartado de *Material y Método* se presenta una tabla con un resumen de las variables estudiadas y las medidas empleadas en el estudio (Tabla 8; pág. 65-66).

Pesos

Se han utilizado los *pesos medios semanales* (en g) de cada uno de los individuos en ambos periodos del estudio, así como en las fases del periodo con crías dependientes. Además, se han considerado los cambios de peso, calculado el *porcentaje de cambio de peso semanal* de los individuos durante el periodo con crías dependientes en relación al peso medio de la semana anterior al nacimiento (*peso preparto*).

Transporte de las crías

Como medida de participación en el transporte de crías se ha utilizado el *porcentaje de tiempo observado transportando* en relación al tiempo total que cada individuo fue observado diariamente en las sesiones de no alimentación. Para su cálculo no se ha distinguido si transportaban a una o dos crías.

Por otro lado, puesto que en las sesiones de alimentación en las que se les proporcionaba papilla se registraba si transportaban o no a las crías mientras comían la papilla, se pudo calcular

el porcentaje medio de tiempo que cada individuo estuvo transportando a las crías del tiempo total observado ingiriendo papilla. Este *porcentaje de tiempo transportando en sesiones de alimentación* se ha comparado con el porcentaje de tiempo observado transportando a las crías durante las sesiones de no alimentación en el periodo con crías dependientes.

Alimentación

Puesto que el transporte de las crías parece afectar a la ingesta de los individuos mientras transportan, se quería ver si la ingesta total se veía afectada. Al observar la alimentación real diaria de cada individuo hemos podido calcular la *ingesta energética diaria (IE; $\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{día}^{-1}$)* para cada periodo y fase del estudio. Otra medida que hemos empleado ha sido el *porcentaje de cambio en la ingesta* durante el periodo con crías dependientes con respecto a la ingesta habitual durante el periodo sin crías dependientes.

Locomoción

Puesto que el transporte de las crías parece afectar a la locomoción de los individuos, y en la medida en que ésta es una parte importante del gasto energético, estábamos interesados en describir esta variable. La locomoción en cada uno de los periodos y las fases del estudio se ha medido a través del *porcentaje de tiempo observado en movimiento* y la *distancia recorrida (m)*. El tiempo en movimiento, así como la distancia recorrida, durante las condiciones de transporte y no transporte del periodo con crías dependientes se calculó de forma relativa al tiempo que cada individuo fue observado en cada condición. Otras medidas que hemos empleado han sido el *porcentaje de cambio en el tiempo en movimiento* y el *porcentaje de cambio en la distancia recorrida* durante el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes.

Gasto energético

Para comparar el gasto energético del movimiento entre los periodos, y entre las condiciones, del estudio se ha utilizado el *ratio de actividad física (RAF; Physical activity ratio* o PAR; Coelho, 1974; Coelho, Bramblett, Quick & Bramblett, 1976; FAO/WHO/UNU, 1985; Leonard & Robertson, 1997), definido como el cociente entre el gasto energético específico de una actividad concreta por minuto (*gasto energético relativo*) y el gasto por mantenimiento por minuto durante el periodo activo (TMR en fase activa). Dado que es una medida relativa a la unidad temporal, es comparable en sí misma entre las diferentes situaciones, y nos permitirá comparar el efecto del transporte sobre el gasto por movimiento.

Por otro lado, dado que las variaciones realizadas experimentalmente en el nivel de actividad de los individuos inducen cambios en el balance energético y son importantes en la fisiología del cambio de peso corporal (Hambly & Speakman, 2005; Levine, 2004; Sullivan, Oegler & Cameron, 2006), se estimó interesante obtener una aproximación del *gasto energético total (GE)* de los individuos durante el tiempo que fueron observados diariamente, que hemos considerado como la suma del *gasto energético en reposo (GER)* y del *gasto por movimiento (GEM)*, teniendo en cuenta además el *incremento de gasto por transporte (IGET)* (Véase Tabla 7). Para cada individuo, y en cada periodo, se ha calculado valores medios semanales de gasto energético medio total en Julios en 10 minutos diarios de observación ($GE; J \cdot kg^{-0,75} \cdot 10 \text{ min}^{-1}$). Además del gasto energético para cada uno de los periodos y de las diferentes fases, hemos calculado el *porcentaje de cambio de gasto energético* en relación al periodo sin crías dependientes.

Tabla 7.

Descripción de los diferentes componentes del gasto energético total (GE).

<i>Gasto energético en reposo (GER)</i>	
<p>Permanecer en reposo es una actividad con un bajo costo energético asociado (Coelho, 1974; Coelho y cols., 1976; Leonard & Robertson, 1997). El gasto energético en reposo (en J/s; <i>gasto energético relativo en reposo; GErR</i>) se ha calculado como:</p>	
$1,25 \times \text{TMR en fase activa}$	Ecuación 1
<p>Es decir, se ha considerado que es 1,25 veces la tasa metabólica durante la fase activa del día (TMR en fase activa; Ratio de actividad física: RAF = 1,25; Coelho, 1974; Coelho y cols., 1976; FAO/WHO/UNU, 1985; Leonard & Robertson, 1997), ya que los animales no retornan a los niveles basales en los intervalos diurnos entre eventos de locomoción (James & Shofield, 1990; Steudel, 2000; Taylor y cols., 1982). Hemos considerado reposo siempre que no hubiera ningún desplazamiento, aunque realizara otra actividad; sin embargo, cualquier tipo de actividad en reposo implica mayor gasto energético que el permanecer inactivo en reposo (Coelho, 1976; Leonard & Robertson, 1997), por lo que asumimos que estamos subestimando el gasto real que tendrían los animales en reposo.</p>	
<p>Multiplicando el GErR por el tiempo que los individuos permanecieron sin moverse se obtiene el <i>gasto energético debido al reposo (GER)</i>.</p>	
<i>Gasto energético en movimiento (GEM)</i>	
<p>Pocos trabajos han medido los costos de la locomoción arbórea (Elton, Foley & Ulijaszek, 1998; Braquiación en <i>Ateles geoffroyi</i>: Parsons & Taylor, 1977). Algunos autores han intentado desarrollar una fórmula que estime la energía empleada por un animal al desplazarse en un medio arbóreo (Warren & Crompton, 1998), pero sólo permite estimar el gasto al realizar un salto concreto con un ángulo determinado. Para los animales de pequeño tamaño no parece haber mucha diferencia entre desplazarse en un plano inclinado o hacerlo en un plano horizontal, puesto que el coste de moverse pendiente arriba es menor para los animales de tamaño pequeño, al tener éstos un costo masa-específico por desplazamiento horizontal</p>	

mayor que los animales de mayor tamaño (Paladino & King, 1979; Taylor, Caldwell & Rowntree, 1972; Taylor, Schmidt-Nielsen & Raab, 1970). De hecho, recientemente, se ha visto que en los animales de menos de 1 kg el costo del desplazamiento vertical parece no diferir de forma significativa del gasto por desplazamiento cuadrúpedo horizontal (Hanna, Schmitt & Griffin, 2008). Además, el coste de trepar se ha sugerido que podría ser menor en los animales que utilizan esta forma de desplazamiento en su locomoción habitual, como es el caso de los calitricidos y en general de los primates (Steudel, 2000).

Taylor y cols. (1982) midieron empíricamente el gasto energético debido a la locomoción, a través del consumo de oxígeno, en una gran muestra de animales (62 especies distintas de aves y mamíferos, incluyendo primates), a distintas velocidades de marcha y carrera. Encontraron que el costo metabólico de la locomoción terrestre incrementaba linealmente con la velocidad en un amplio rango de velocidades, y que esta relación, entre metabolismo y velocidad, variaba regularmente como una función de la masa corporal (Taylor y cols., 1980). Si bien existen exponentes y coeficientes alométricos específicos para el grupo de los primates, ya que Taylor y cols. (1982) establecieron distintas ecuaciones alométricas para grupos de animales taxonómicamente relacionados, en este trabajo se ha empleado para estimar el *gasto energético en movimiento* (GEM) la ecuación general para el grupo más amplio de los mamíferos, puesto que, como otros autores han indicado (Steudel, 2000; Steudel-Numbers, 2003), los valores específicos para el grupo de los primates están muy sesgados debido a que sólo contaron para los cálculos con dos especies de primates de gran tamaño (chimpancés y humanos). Así el gasto energético por segundo durante la locomoción terrestre, a una velocidad y peso constantes es (en J/s; *gasto energético relativo por movimiento; GErM*):

$$\text{GErM} = 10,51 * M_b^{1-0.298} * v + 6,93 * M_b^{1-0.157} \quad \text{Ecuación 2}$$

donde M_b es la masa corporal del individuo expresada en kg; y v es la velocidad media de desplazamiento, en m/s.

El *gasto energético en movimiento* (GEM) para cada individuo se ha calculado multiplicando el GErM obtenido en cada periodo y condición por el tiempo que se estaba moviendo (en cada periodo y condición).

Incremento de gasto por transporte (IGET)

Los efectos sobre el gasto energético de transportar una carga son diferentes si los individuos están en reposo o en movimiento. Estudios experimentales con humanos no encuentran incremento en el gasto mientras se permanece en reposo soportando cargas de hasta el 60% del peso del individuo que transporta (Griffin, Roberts & Kram, 2003; Holewijn, 1990; Maloiy, Heglund, Prager, Cavagna & Taylor, 1986; Pierrynowski, Winter & Norman, 1981; Pimental & Pandolf, 1979; pero véase Pandolf, Givoni & Goldman, 1977). Puesto que hasta el final de la semana 10 de vida la camada de gemelos de tití de cabeza blanca no alcanza un 60% del peso de un adulto, para los cálculos de gasto energético de este estudio se ha asumido que los tamarines mientras están en reposo cargando a las crías no ven incrementado su gasto (French, 1983; Tardif y cols., 1986). Por otro lado, cuando los individuos que transportan se mueven sí se produce un *incremento de gasto por transporte (IGET)* que es proporcional al peso transportado (Taylor y cols., 1980):

$$IGET = GE * M_c / M_b$$

Ecuación 3

donde M_c es el peso de la carga transportada, en este caso el peso de una o dos crías, y M_b es el peso del individuo que transporta.

2.6. Análisis estadísticos

Se ha utilizado estadística no paramétrica para todos los análisis (Pardo & San Martín, 1994; Siegel & Castellan, 1988; Zar, 1984), ya que los criterios para realizar estadística paramétrica no fueron satisfechos por los datos. En relación a los análisis estadísticos, cada nacimiento, en cada grupo, ha sido tratado como muestra independiente, puesto que el tamaño y la composición de los grupos, por categoría de edad de sus integrantes, variaba con cada nuevo nacimiento (Cleveland & Snowdon, 1984; Price, 1992d; Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999, 2002; Savage, Giraldo, y cols., 1996; Tardif y cols., 1992). Todos los contrastes realizados fueron bilaterales, tomándose como significativo un valor de $p < 0,05$. Se utilizó el programa Statistica 5.0. para Windows.

Para hacer comparaciones entre las categorías de individuos, se ha utilizado el test ANOVA de Kruskal-Wallis de muestras independientes. Cuando el Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas se empleó el test de Dunn de comparaciones múltiples para k muestras de diferente tamaño (Zar, 1984), con el fin de determinar entre qué categorías de individuos había diferencias significativas. La H_0 fue rechazada si $q_D > q_{0.05, k}$, donde $q_{0.05, k} = 2,39$ si $k = 3$. Para comparar las pérdidas de peso entre los grupos cuyo periodo con crías dependientes tuvo lugar en épocas cálidas frente a los que se dio en épocas frías se ha utilizado el test U de Mann-Whitney de muestras independientes.

Se ha empleado el test de Wilcoxon para comparar las medidas energéticas y de locomoción en los mismos sujetos entre las distintas condiciones y periodos del estudio. El test ANOVA de Friedman para medidas repetidas se ha utilizado para comparar las medidas energéticas y de locomoción en los mismos sujetos entre el periodo sin crías dependientes y las fases del periodo con crías dependientes. Cuando se encontraron diferencias significativas en el

test ANOVA de Friedman se empleó el test de Tukey de comparaciones múltiples con un nivel de significación de $p < 0,05$. La H_0 fue rechazada si $q_T > q_{0,05,k,\infty}$, donde $q_{0,05,k,\infty} = 3,31$ si $k = 3$ y $q_{0,05,k,\infty} = 3,63$ si $k = 4$.

Para explorar las relaciones existentes entre las variables estudiadas se ha empleado la correlación por rangos de Spearman.

En las figuras, así como en las tablas para algunas medidas, se representan los valores medios y las desviaciones típicas ($\text{Media} \pm DT$). En las figuras que se representan de forma combinada diferentes comparaciones, las diferencias significativas ($p < 0,05$) entre periodos o condiciones dentro de cada categoría de individuo se marcan con un asterisco, y las diferencias entre categorías con letras iguales. En las figuras que muestran las comparaciones entre el periodo sin crías dependientes y las fases del periodo con crías dependientes las diferencias dentro de cada categoría de individuo se marcan con letras iguales.

A continuación se incluye la Tabla 8, en la que se muestra un resumen de las variables y las diferentes medidas empleadas en este estudio, así como las principales comparaciones y análisis que se hicieron en relación a las diferentes hipótesis y predicciones.

Tabla 8. Variables, medidas, comparaciones y análisis estadísticos.

	VARIABLES	MEDIDAS	COMPARACIONES-ANÁLISIS
PÉRDIDAS DE PESO Y TRANSPORTE DE CRÍAS	PESO Y PÉRDIDAS DE PESO	Peso medio semanal (g)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre categorías de individuos (Kruskall-Wallis): Parto y periodo con crías dependientes - Entre parto y periodo con crías dependientes (Wilcoxon) - Entre parto y fases (Friedmann) - Entre partos en época fría y época cálida (U Mann-Whitney): Parto y periodo con crías dependientes
		% de pérdida de peso (respecto al parto)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre partos en época fría y época cálida (U Mann-Whitney) - Relación con (Spearman): 1) número de machos
TRANSPORTE Y ALIMENTACIÓN	TIEMPO DE TRANSPORTE	<i>Sesiones de no alimentación</i> % de tiempo transportando (respecto al tiempo total de observación)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre categorías de individuos (Kruskall-Wallis) - Entre fases (Friedmann) - Relación con (Spearman): 1) pérdidas de peso, y 2) número de machos
		<i>Sesiones de alimentación</i> % de tiempo transportando (respecto al tiempo comiendo papilla)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre categorías de individuos (Kruskall-Wallis) - Entre sesiones (Wilcoxon) - Entre fases (Friedmann) - Relación con (Spearman): 1) tiempo en sesiones de no alimentación, y 2) número de machos
	ALIMENTACIÓN	Ingesta energética diaria (IE; $\text{kJ kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre categorías de individuos (Kruskall-Wallis): Periodo sin crías dependientes y periodo con crías dependientes - Entre periodos (Wilcoxon) - Entre periodo sin crías dependientes y fases (Friedmann)
% de cambio de IE (respecto al periodo sin crías dependientes)		<ul style="list-style-type: none"> - Relación con (Spearman): 1) tiempo de transporte, 2) pérdidas de peso y 3) número de machos 	

Continuación Tabla 8. Variables, medidas, comparaciones y análisis estadísticos.

	VARIABLES	MEDIDAS	COMPARACIONES-ANÁLISIS
TRANSPORTE Y GASTO ENERGÉTICO	LOCOMOCIÓN	% tiempo en movimiento (respecto al tiempo total de observación en cada condición o periodo)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre categorías de individuos (Kruskall-Wallis): Condición de no transporte, condición de transporte, periodo sin crías dependientes y periodo con crías dependientes - Entre condiciones (Wilcoxon)
		Distancia recorrida (m) (respecto al tiempo total de observación en cada condición o periodo)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre periodos (Wilcoxon) - Entre periodo sin crías dependientes y fases (Friedmann) - En condición de transporte: Relación con (Spearman): 1) tiempo de transporte, y 2) número de machos
		% de cambio de tiempo en movimiento (respecto al periodo sin crías dependientes)	<ul style="list-style-type: none"> - Relación con (Spearman): 1) tiempo de transporte, y 2) número de machos
		% de cambio de distancia recorrida (respecto al periodo sin crías dependientes)	
	GASTO ENERGÉTICO	Gasto energético de transporte (RAF en movimiento)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre condiciones (Wilcoxon) - Entre periodos (Wilcoxon)
		Gasto energético total (GE; $J/kg^{0.75}/10 \text{ min}$)	<ul style="list-style-type: none"> - Entre categorías de individuos (Kruskall-Wallis): Periodo sin crías dependientes y periodo con crías dependientes - Entre periodos (Wilcoxon) - Entre periodo sin crías dependientes y fases (Friedmann)
		% de cambio GE (respecto al periodo sin crías dependientes)	<ul style="list-style-type: none"> - Relación con (Spearman): 1) tiempo de transporte, 2) pérdidas de peso, 3) número de machos, y 4) porcentaje de cambio de ingesta energética

3. RESULTADOS



3. RESULTADOS

Al final del presente apartado se incluye varias tablas que resumen las comparaciones realizadas, los análisis estadísticos empleados y los resultados obtenidos (Tabla resumen 1-3; pág. 98-104).

3.1. Pérdidas de peso y transporte de crías

El transporte de las crías es una de las principales formas de cooperación en los calitricidos (Garber, 1997; Goldizen, 1987b; Tardif, 1997). Si bien se ha relacionado con las pérdidas de peso que padres y cooperantes experimentan tras el nacimiento de las crías (Sánchez y cols., 1999), no todos los estudios muestran esta relación (Achenbach & Snowdon, 2002).

3.1.1. Pesos y pérdidas de peso

Comparación de pesos entre categorías

Al comparar el peso medio (g) entre las diferentes categorías de individuos se han encontrado diferencias, tanto en el periodo preparto [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 6,297$; $p = ,042$], como durante el periodo con crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 6,135$; $p = ,046$]. Las comparaciones post hoc mostraron que los padres pesaban más que las cooperantes hembra, tanto en el preparto (Test de Dunn; $q_D = 2,49$; $p < ,05$), como después del nacimiento de las crías (Test de Dunn; $q_D = 2,46$; $p < ,05$) (Figura 6; Tabla 9).

Comparación de pesos entre periodos

Todas las categorías pesaron menos en el periodo con crías dependientes que en el periodo preparto (Test de Wilcoxon; padres: $n = 6$; $z = 1,99$; $p = ,046$; coop. macho: $n = 10$; $z = 2,80$; $p = ,005$; coop. hembra: $n = 8$; $z = 2,52$; $p = ,011$) (Figura 6; Tabla 9).

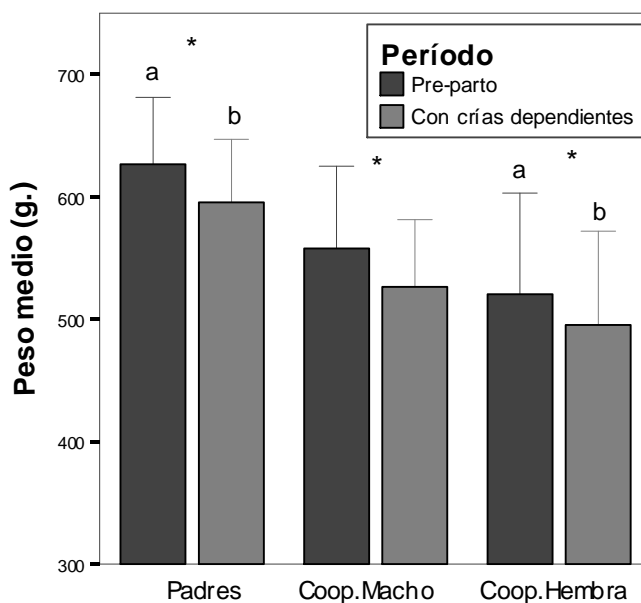


Figura 6.

Peso preparto y en el periodo con crías dependientes (g; media \pm DT), por categoría de individuo. Las letras indican diferencias significativas entre categorías de individuo en cada periodo, mientras que con * se señalan las diferencias entre periodos dentro de cada categoría; $p < ,05$.

Comparación de pesos entre preparto y fases

Al comparar los pesos medios en el periodo preparto y los pesos en cada una de las tres fases del periodo con crías dependientes se han encontrado diferencias significativas en todas las categorías (ANOVA Friedman; padres: $n = 6$; $gl = 3$; $p = ,015$; coop. macho: $n = 10$; $gl = 3$; $p < ,001$; coop. hembra: $n = 8$; $gl = 3$; $p < ,002$). Los padres y los cooperantes macho pesaron menos en la fase 2 del periodo con crías dependientes que en el periodo preparto (Figura 7; Tabla 9; Test de Tukey: $q_T > 4,41$; $p < ,05$; para ambos casos). Los cooperantes macho pesaron también significativamente menos en la fase 3 que en el preparto (Test de Tukey: $q_T = 6,50$; $p < ,05$). Las cooperantes hembra pesaron menos en las tres fases tras el parto que en el preparto (Test de Tukey: $q_T > 3,87$; $p < ,05$; para todos los casos) (Figura 7; Tabla 9).

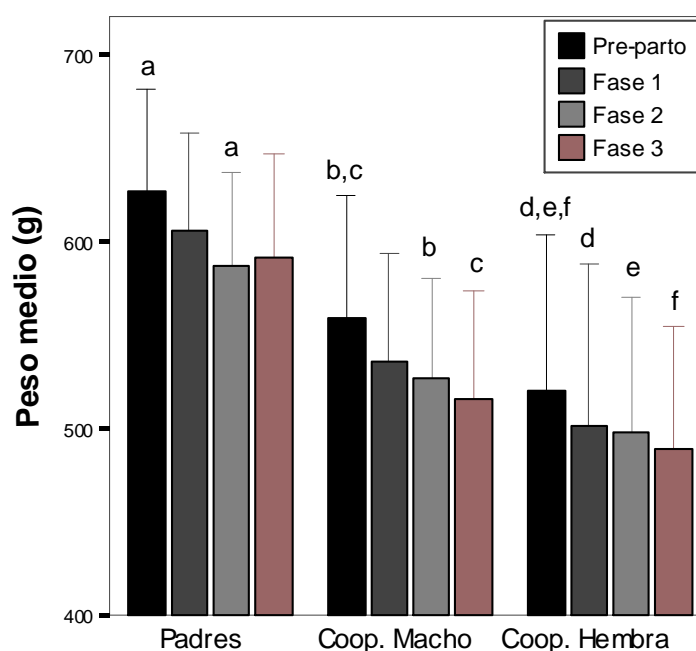


Figura 7. Peso preparto y durante las fases del periodo con crías dependientes (g; Media \pm DT), por categoría de individuo. Las letras indican diferencias significativas dentro de cada categoría; $p < ,05$.

Tabla 9.

Pesos preparto y durante el periodo con crías dependientes (g; media \pm DT), y porcentaje medio de cambio con respecto al peso preparto (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.

	Preparto	Periodo con crías dependientes			
		FASE 1	FASE 2	FASE 3	TOTAL
Padres	626,71 \pm 54,60	606,43 \pm 51,48	587,29 \pm 50,18	591,71 \pm 55,63	596,27 \pm 51,18
		-3,20 (-5,92 -0,90)	-6,13 (-14,53 -0,03)	-5,51 (-12,93 +1,80)	-4,77 (-10,61 -3,13)
Coop. ♂	558,93 \pm 66,19	536,51 \pm 56,95	526,80 \pm 53,63	515,97 \pm 58,43	527,44 \pm 54,80
		-3,88 (-6,78 -1,15)	-5,56 (-9,94 -0,79)	-7,50 (-18,82 -0,75)	-5,47 (-9,58 -1,64)
Coop. ♀	521,04 \pm 82,40	501,26 \pm 86,69	498,82 \pm 71,70	488,96 \pm 66,40	496,84 \pm 75,52
		-3,96 (-9,96 -1,57)	-4,07 (-6,87 -0,53)	-5,82 (-13,35 -2,16)	-4,55 (-7,96 -1,87)

Nota: La negrita señala en cada categoría las diferencias significativas ($p < ,05$) con respecto al peso preparto.

Pérdidas de peso entre los nacimientos fríos y cálidos

Ni el peso preparto (Test U-Mann Whitney; $U = 71$; $N_{\text{frío}} = 13$; $N_{\text{calor}} = 11$; $p = ,976$), ni el peso medio durante el periodo con cría dependientes (Test U-Mann Whitney; $U = 66$; $N_{\text{frío}} = 13$; $N_{\text{calor}} = 11$; $p = ,749$), difirió entre los individuos de los grupos cuyos nacimientos tuvieron lugar en épocas clasificadas como frías y cálidas (véase Tabla 5; pág. 50; en apartado *Material y Método*). Los cambios de peso que se produjeron en los individuos de los grupos con nacimientos en épocas de frío no difirieron de aquellos en épocas de calor (Test U-Mann Whitney; $U = 47$; $N_{\text{frío}} = 13$; $N_{\text{calor}} = 11$; $p = ,155$) ($-4,26 \pm 2,45\%$ vs. $-5,85 \pm 2,98\%$, respectivamente).

Relación entre las pérdidas de peso y el número de machos

No se ha encontrado relación entre el número de machos adultos en el grupo y las pérdidas de peso en ninguna categoría (Spearman; padres: $r_s = ,706$; $n = 6$; $p = ,116$; coop. macho: $r_s = -,357$; $n = 10$; $p = ,310$; coop. hembra: $r_s = -,536$; $n = 8$; $p = ,170$).

3.1.2. Tiempo transportando a las crías

Comparación entre categorías

El porcentaje de tiempo observado de transporte difirió significativamente entre las categorías de individuos [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 9,820$; $p = ,007$]. Aunque padres ($23,85 \pm 23,78\%$) y cooperantes macho ($24,67 \pm 10,36\%$) transportaron más que las cooperantes hembra ($6,66 \pm 6,02\%$), las comparaciones post hoc solamente mostraron diferencias significativas entre los cooperantes macho y las cooperantes hembra (Figura 8; Test de Dunn; $q_D = 4,81$; $p < ,05$).

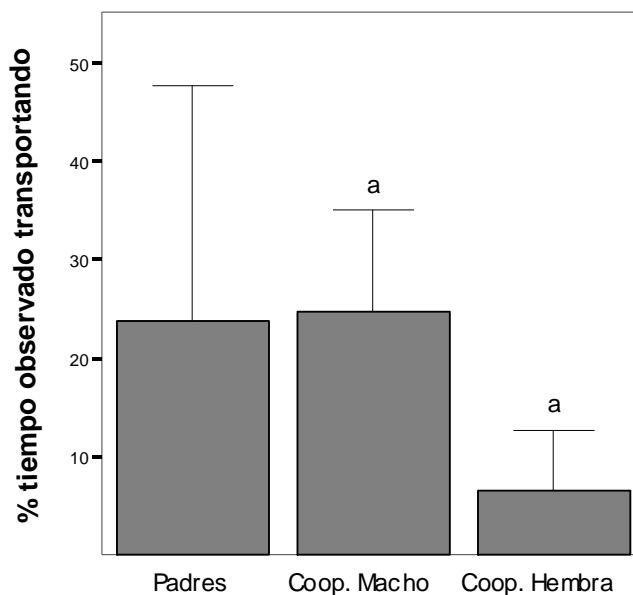


Figura 8. Porcentaje de tiempo transportando a las crías (Media \pm DT), por categoría de individuo. Las letras indican diferencias significativas entre categorías de individuo; $p > ,05$.

Comparación entre fases

Al comparar el porcentaje de tiempo transportando entre las fases, no se han encontrado diferencias en ninguna de las categorías (ANOVA Friedman; padres: $n = 6$; $gl = 2$; $p < ,337$; coop. macho: $n = 10$; $gl = 2$; $p < ,406$; coop. hembra: $n = 8$; $gl = 2$; $p < ,797$) (Tabla 10).

Tabla 10.

Porcentaje de tiempo observado transportando a las crías (Media \pm DT; Mín-Máx) durante las fases y el conjunto del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

	FASE 1	FASE 2	FASE 3	TOTAL
Padres	36,72 \pm 37,42% (0- 81,37)	20,49 \pm 24,21% (0,13-54,69)	10,03 \pm 11,04% (0-26,52)	23,85 \pm 23,78% (1,50-56,91)
Coop. ♂	27,41 \pm 19,37% (5-56,34)	26,20 \pm 14,07% (8,53-52,15)	19,55 \pm 16,19% (0-44,24)	24,67 \pm 10,36% (12,66-43,08)
Coop. ♀	5,43 \pm 6,55% (0,07-20,52)	8,20 \pm 7,73% (0-19,18)	6,74 \pm 6,76% (0-20,77)	6,66 \pm 6,02% (0,03-16,17)

Relación entre el tiempo de transporte y las pérdidas de peso

En contra de lo esperado los padres que más transportaron fueron los que menos peso perdieron (Spearman: $r_s = -,885$; $n = 6$; $p = ,018$). No se ha encontrado relación significativa entre el porcentaje de tiempo transportando y la pérdida de peso ni en los cooperantes macho (Spearman: $r_s = ,090$; $n = 10$; $p = ,802$), ni en las cooperantes hembra (Spearman: $r_s = ,50$; $n = 8$; $p = ,207$).

Relación entre el tiempo de transporte y el número de machos

Cuanto mayor fue el número de machos en el grupo menor fue el tiempo de transporte de los padres (Spearman: $r_s = -,794$; $n = 6$; $p = ,059$) y de las cooperantes hembra (Spearman: $r_s = -,659$; $n = 8$; $p = ,075$), aunque en ambos casos sólo de forma próxima a la significación. En los cooperantes macho no se ha encontrado relación (Spearman: $r_s = ,440$; $n = 10$; $p = ,202$).

3.2. Transporte y alimentación

Se ha planteado que, puesto que los tamarines mientras transportan reducen su tiempo de forrajeo y alimentación (Digby & Barreto, 1996; Goldizen, 1987a; Price, 1992d; Sánchez y cols., 1999; Tardif, 1997), se podría producir una reducción en la ingesta total de los individuos que se relacionase con las pérdidas de peso.

3.2.1. Transporte en sesiones alimentación vs no alimentación

Si bien no se ha podido analizar si mientras transportan los individuos comen menos, cabría esperar que durante el tiempo que comen en las sesiones de alimentación los individuos fueran observados transportando menos tiempo que durante las sesiones de no alimentación.

Comparación entre categorías

Los padres y cooperantes macho transportaron más mientras comían papilla durante las sesiones de alimentación que las cooperantes hembras (Media \pm DT; padres: 16,57% \pm 16,18%; coop. macho: 13,01% \pm 8,08%; coop. hembra: 4,03% \pm 5,32%), aunque las diferencias entre las categorías no alcanzaron la significación [Figura 4; Kruskal-Wallis: $H(2, N = 24) = 5,773$; $p = ,055$],

Comparación entre sesiones

Los padres de forma próxima a la significación (Wilcoxon; $n = 6$; $z = 1,78$; $p = ,074$), y los cooperantes macho de forma significativa (Wilcoxon; $n = 10$; $z = 2,80$; $p = ,005$), transportaron menos a las crías mientras comían papilla que durante las sesiones de no alimentación. En el caso de las cooperantes hembra no se encontraron diferencias (Wilcoxon; $n = 8$; $z = 1,12$; $p = ,262$) (Figura 9).

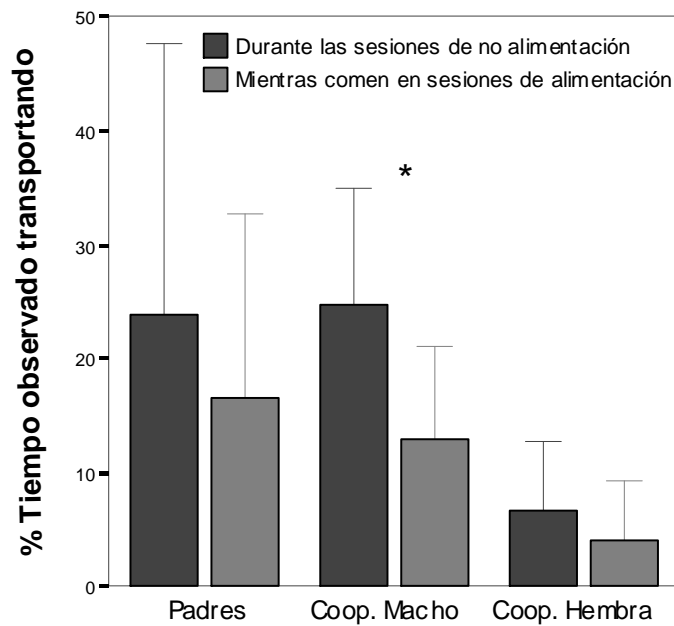


Figura 9. Porcentaje de tiempo de transporte en las sesiones de no alimentación y mientras comen en las sesiones de alimentación (Media \pm DT), por categoría de individuo.

En todas las categorías los que más transportaron en las sesiones de no alimentación fueron también los que más lo hicieron mientras comían papilla durante las sesiones de alimentación (Spearman; padres: $r_s = ,885$; $n = 6$; $p = ,018$; coop. macho: $r_s = ,781$; $n = 10$; $p = ,007$; coop. hembra: $r_s = ,714$; $n = 8$; $p = ,046$).

Comparación entre fases

Al comparar el porcentaje de tiempo de transporte mientras comían papilla en las sesiones de alimentación entre las fases en cada una de las categorías, ni los padres (ANOVA Friedman: $n = 6$; $gl = 2$; $p < ,118$), ni las cooperantes hembra (ANOVA Friedman: $n = 8$; $gl = 2$; $p < ,272$), mostraron diferencias significativas. En el caso de los cooperantes macho las diferencias se encontraron próximas a la significación (ANOVA Friedman: $n = 10$; $gl = 2$; $p < ,060$), tendiendo a transportar más mientras comían en la fase 1 que en la fase 3 (Figura 10).

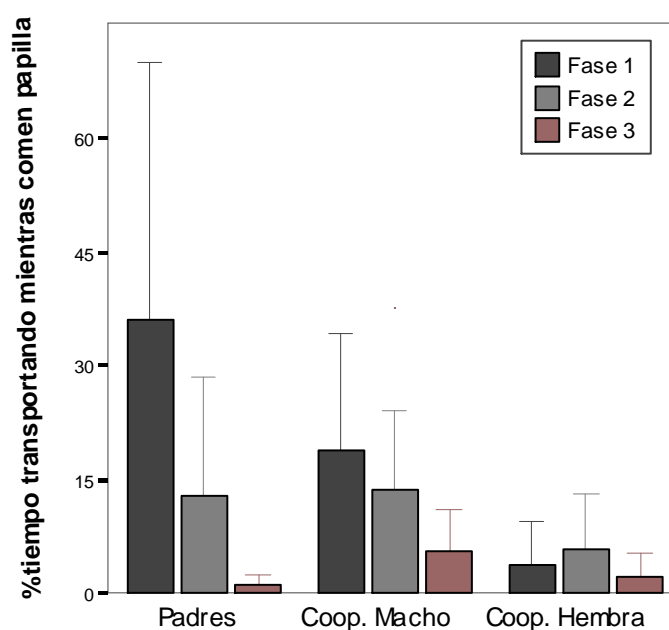


Figura 10. Porcentaje de tiempo de transporte mientras comen en las sesiones de alimentación (Media \pm DT) durante las fases del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

Relación entre el tiempo de transporte mientras comen y número de machos

A mayor número de machos adultos en el grupo los padres transportaron menos tiempo mientras comían en las sesiones de alimentación (Spearman: $r_s = -,971$; $n = 6$; $p = ,001$) y más tiempo los cooperantes macho (Spearman: $r_s = ,660$; $n = 10$; $p = ,037$); en las cooperantes hembra no se encontró relación (Spearman: $r_s = -,041$; $n = 8$; $p = ,92$).

3.2.2. Ingesta energética

Si el transporte es costoso para los individuos debido a la dificultad que les supone para alimentarse (Digby & Barreto, 1996; Goldizen, 1987a; Price, 1992d; Sánchez y cols., 1999; Tardif, 1997), cabría esperar una reducción en la ingesta total tras el nacimiento de las crías que se relacionase con las pérdidas de peso.

Comparación entre categorías

La ingesta media diaria ($\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{día}^{-1}$) no difirió significativamente entre las diferentes categorías de individuos, ni durante el periodo sin crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 1,613; p = ,446$], ni durante el periodo con crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 2,357; p = ,307$].

Comparación entre periodos

Al comparar para cada categoría la ingesta diaria durante el periodo sin crías dependientes y el periodo con crías dependientes no se ha encontrado diferencias en ninguna categoría de individuos (Wilcoxon; padres: $n = 6; z = 0,10; p = ,916$; coop. macho: $n = 10; z = 0,05; p = ,959$; coop. hembra: $n = 8; z = 1,26; p = ,207$).

Comparación entre periodo sin crías dependientes y fases

Al comparar la ingesta energética diaria para cada categoría de individuo entre el periodo sin crías dependientes y en cada una de las tres fases del periodo con crías dependientes tampoco se han encontrado diferencias en los padres (ANOVA Friedman: $n = 6; gl = 3; p < ,614$), ni en los cooperantes macho (ANOVA Friedman: $n = 10; gl = 3; p < ,724$). Por el contrario, en el caso de las cooperantes hembra sí se encontraron diferencias significativas (ANOVA Friedman: $n = 8; gl = 3; p < ,018$), incrementando en las fase 1 y 2 con respecto a la ingesta del periodo sin crías

dependientes, un 10,61% y un 7,69% respectivamente, si bien las diferencias sólo alcanzaron la significación en relación a la fase 2 (Test de Tukey: $q_T > 3,63$; $p < ,05$) (Figura 11; Tabla 11).

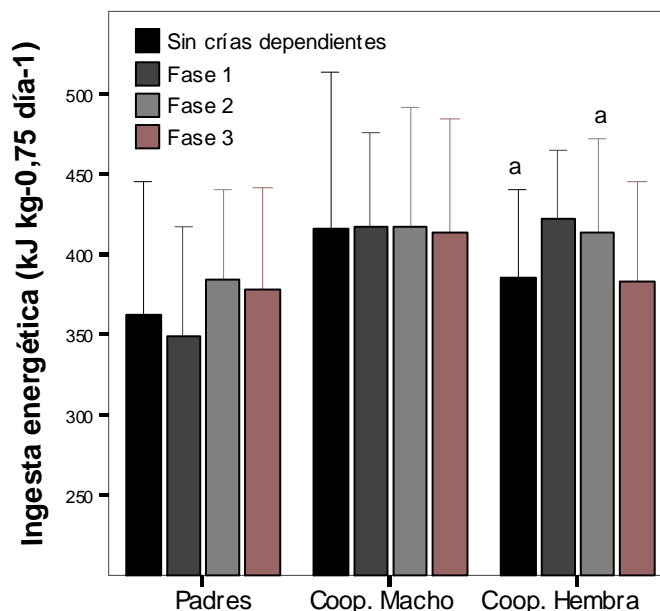


Figura 11. Ingesta energética ($\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{día}^{-1}$; Media \pm DT) en el periodo sin crías dependientes y durante las fases del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

Tabla 11.

Ingesta diaria en cada periodo y fase del estudio ($\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot\text{día}^{-1}$; Media \pm DT), y porcentaje medio de cambio de ingesta durante el periodo con crías dependientes respecto al periodo sin crías dependientes (%; Mín-Máx), por categoría de individuo

	Periodo Sin crías dependientes	Periodo Con crías dependientes			
		FASE 1	FASE 2	FASE 3	TOTAL
Padres	362,32 \pm 82,90	348,98 \pm 67,68	384,42 \pm 55,54	377,88 \pm 63,42	368,28 \pm 56,73
		-1,15% (-27,83 +17,04)	+8,82% (-11,78 +28,92)	+6,27% (-7,46 +31,58)	+4,07% (-15,23 +24,96)
Coop. ♂	415,87 \pm 96,58	416,88 \pm 58,35	416,83 \pm 73,63	412,67 \pm 71,62	415,60 \pm 58,64
		+3,84% (-24,21 +37,60)	+2,97% (-22,83 +30,54)	+2,13% (-33,44 +27,29)	+3,07% (-22,47 +29,92)
Coop. ♀	385,18 \pm 54,26	422,24 \pm 41,74	412,91 \pm 59,02	383,40 \pm 61,47	407,79 \pm 48,89
		+10,61% (1,27 +36,91)	+7,69% (-13,60 +19,64)	+0,26% (-24,31 +21,33)	+6,63% (-9,52 +27,05)

Nota: La negrita señala en cada categoría las diferencias significativas ($p < ,05$) con respecto al periodo sin crías dependientes.

Relación entre la ingesta energética y el tiempo de transporte

No se ha encontrado relación en ninguna de las categorías entre el porcentaje de tiempo transportando y el cambio en la ingesta en relación al periodo sin crías dependientes (Spearman; padres: $r_s = -,371$; $n = 6$; $p = ,468$; coop macho: $r_s = 0,381$; $n = 10$; $p = ,276$; coop hembra: $r_s = -,452$; $n = 8$; $p = ,260$).

Relación entre la ingesta energética y las pérdidas de peso

Al analizar la relación entre la variación en la ingesta durante el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes y el porcentaje de cambio en el peso corporal de los individuos, se ha encontrado que los cooperantes macho (Spearman: $r_s = -,696$; $n = 10$; $p = ,025$) y hembra (Spearman: $r_s = -,880$; $n = 8$; $p = ,003$) que más peso perdían eran los que menos incrementaron su ingesta en el periodo con crías dependientes. Sin embargo, en el caso de los padres no se encontró relación (Spearman: $r_s = ,485$; $n = 6$; $p = ,328$).

Relación entre la ingesta energética y el número de machos

Tampoco hemos encontrado relación en ninguna de las categorías entre el número de machos y el cambio en la ingesta tras el parto en relación al periodo sin crías dependientes (Spearman; padres: $r_s = ,706$; $n = 6$; $p = ,116$; coop macho: $r_s = ,578$; $n = 10$; $p = ,080$; coop hembra: $r_s = ,536$; $n = 8$; $p = ,170$), aunque en los cooperantes macho existe una relación próxima a la significación a incrementar la ingesta en el periodo con crías dependientes a mayor número de machos adultos en el grupo.

3.3. Transporte y gasto energético

De forma alternativa se ha planteado que, dado que el transporte de las crías incrementa el gasto energético por desplazamiento (Tardif, 1997; Tardif y cols., 1993), cabría esperar un aumento del gasto energético total que se relacionase con las pérdidas de peso. Dado que transportar un peso no aumenta el gasto en reposo, pero sí en movimiento (véase Tabla 7 en apartado de *Material y Método*; pág. 62), antes de estudiar el gasto energético se analizará cómo el transporte de las crías puede estar afectando a la locomoción de los individuos.

3.3.1. Locomoción

En varios estudios se ha visto que mientras los individuos están transportando a las crías se mueven menos tiempo y/o descansan más (por ejemplo Digby & Barreto, 1996; Price, 1992a), lo que ha sido interpretado como una forma de reducir los costos energéticos.

3.3.1.1. Tiempo en movimiento

Comparación entre categorías

Al comparar el porcentaje de tiempo que los individuos se movieron durante la condición de no transporte del periodo con crías dependientes no se encontraron diferencias significativas entre las diferentes categorías de individuos [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 0,855$; $p = ,652$]. Durante la condición de transporte el porcentaje de tiempo en movimiento tampoco difirió significativamente entre las categorías de individuos [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 3,887$; $p = ,143$].

Tampoco se han encontrado diferencias entre las diferentes categorías en el tiempo total que pasaron moviéndose ni durante el periodo sin crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N =$

21) = 2,137; $p = ,343$], ni durante el periodo con crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 21) = 0,373$; $p = ,829$].

Comparación entre condiciones

Por categoría de individuo, ni los padres (Wilcoxon; $n = 6$; $z = 0,31$; $p = ,753$), ni los cooperantes macho (Wilcoxon; $n = 10$; $z = 0,76$; $p = ,444$), mostraron diferencias significativas en el porcentaje de tiempo en movimiento entre la condición de no transporte y la condición de transporte durante el periodo con crías dependientes. Las cooperantes hembra, sin embargo, pasaron menos tiempo en movimiento mientras transportaban a las crías frente a cuando no lo hacían (Wilcoxon; $n = 8$; $z = 2,24$; $p = ,025$) (Figura 12; Tabla 12).

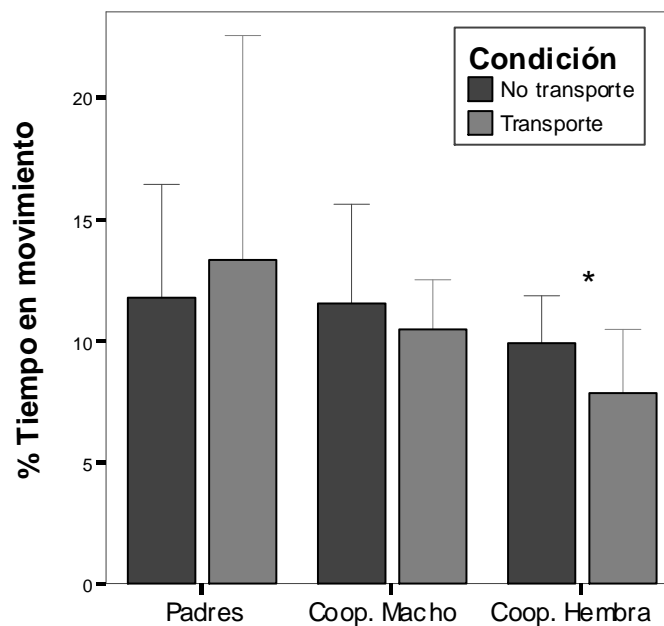


Figura 12. Porcentaje de tiempo en movimiento observado (Media \pm DT) durante las condiciones del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

Tabla 12.

Porcentaje de tiempo en movimiento (Media \pm DT), y rango (Mín-Máx), en relación al tiempo total en cada periodo y en cada condición del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

			Padres	Coop. ♂	Coop. ♀
PERIODO	Sin crías dependientes	Total	9,43 \pm 2,83% (6,51-13,93)	8,19 \pm 1,98% (5,94-11,32)	9,46 \pm 1,77% (6,99-11,89)
	Con crías dependientes	Total	11,16 \pm 4,97% (7,34-20,53)	11,35 \pm 3,60% (7,29-16,78)	9,76 \pm 2,07% (8,01-13,31)
		Condición de no transporte	11,75 \pm 4,72% (7,83-20,85)	11,51 \pm 4,12% (6,83-17,83)	9,87 \pm 2,02% (8,06-13,55)
		Condición de transporte	13,33 \pm 9,26% (5,50-30,19)	10,44 \pm 2,07% (6,56-12,57)	7,84 \pm 2,61% (5,44-13,92)

Nota: La negrita señala en cada categoría las diferencias significativas ($p < ,05$) entre condiciones o entre periodos.

Comparación entre periodos

Al comparar para cada categoría el porcentaje de tiempo que los animales se movieron durante el periodo sin crías dependientes con el porcentaje de tiempo total en movimiento en el periodo con crías dependientes, no se encontraron diferencias significativas, ni en los padres (Wilcoxon; $n = 6$; $z = 1,15$; $p = ,248$), ni en las cooperantes hembra (Wilcoxon; $n = 8$; $z = 0,28$; $p = ,779$). Sin embargo, los cooperantes macho incrementaron significativamente el tiempo en movimiento durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes (Figura 13; Tabla 12; Wilcoxon; $n = 10$; $z = 2,59$; $p = ,009$), con un incremento medio del 39,34% (véase también más adelante Tabla 13).

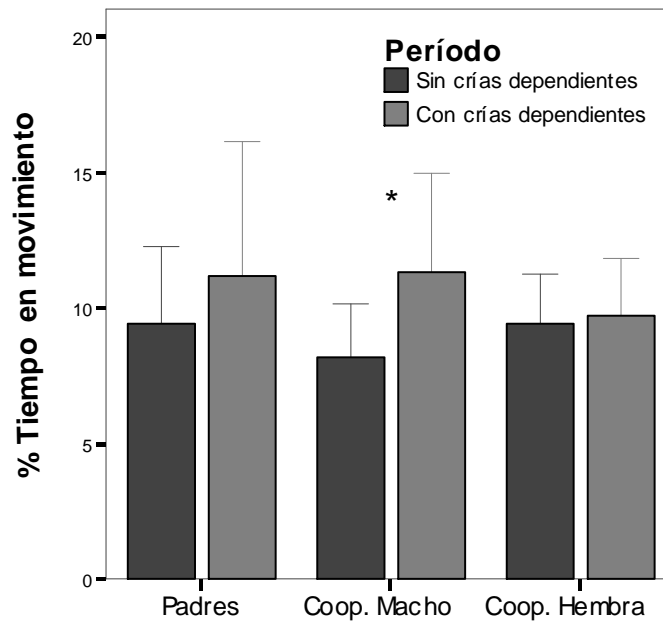


Figura 13. Porcentaje de tiempo en movimiento en cada periodo (Media \pm DT), por categoría de individuo.

Comparación entre periodo sin crías dependientes y fases

Al comparar para cada categoría el porcentaje de tiempo en movimiento durante el periodo sin crías dependientes con las tres fases del periodo con crías dependientes no se encontraron diferencias ni en los padres (ANOVA Friedman: $n = 6$; $gl = 3$; $p < ,705$), ni en las cooperantes hembra (ANOVA Friedman: $n = 8$; $gl = 3$; $p < ,080$), si bien en el caso de las hembras hubo una tendencia a moverse más en la fase 1 que en la fase 3 (Figura 14; Tabla 13). Por el contrario, los cooperantes macho (ANOVA Friedman: $n = 10$; $gl = 3$; $p < ,008$), incrementaron significativamente el tiempo que pasaron en movimiento en las fases 1 y 2 con respecto al periodo sin crías dependientes (Test de Tukey: $q_T > 3,9$; $p < ,05$; para ambos casos), un 46,62% y un 45,63%, respectivamente (Figura 14; Tabla 13).

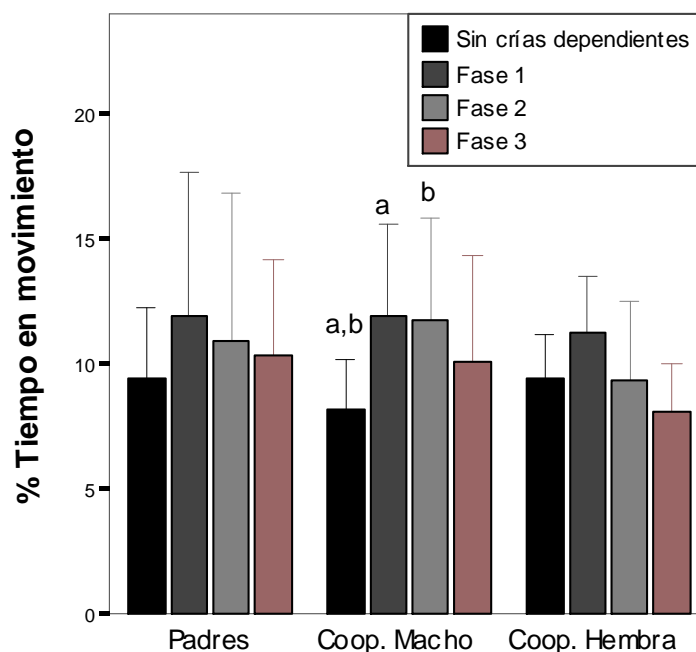


Figura 14. Porcentaje de tiempo en movimiento (Media \pm DT) en el periodo sin crías dependientes y durante las fases del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

Tabla 13.

Porcentaje de tiempo en movimiento en cada periodo y fase del estudio (Media \pm DT), y porcentaje medio de cambio en el tiempo en movimiento durante el periodo con crías dependientes respecto al periodo sin crías dependientes (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.

	Periodo sin crías dependientes	Periodo con crías dependientes			
		FASE 1	FASE 2	FASE 3	TOTAL
Padres	9,43 \pm 2,83	11,94 \pm 5,78	10,95 \pm 5,91	10,33 \pm 3,87	11,16 \pm 4,97
		+26,34% (-33,59 +65,40)	+15,81% (-50,78 +54,14)	+11,15% (-28,25 +36,04)	+18,63% (-35,69 +47,34)
Coop. ♂	8,19 \pm 1,98	11,98 \pm 3,59	11,75 \pm 4,14	10,12 \pm 4,27	11,35 \pm 3,60
		+46,62% (+7,55 +95,03)	+45,63% (-27,41 +115,02)	+23,38% (-28,03 +64,43)	+39,34% (-12,80 +82,44)
Coop. ♀	9,46 \pm 1,77	11,26 \pm 2,29	9,38 \pm 3,17	8,14 \pm 1,90	9,76 \pm 2,07
		+23,63% (-9,15 +113,03)	+4,86% (-48,30 +106,47)	-9,63% (-42,23 +44,39)	+8,02% (-27,78 +90,47)

Nota: La negrita señala en cada categoría las diferencias significativas ($p < ,05$) con respecto al periodo sin crías dependientes.

Relación entre el tiempo en movimiento y el tiempo transportando

El tiempo de transporte se relacionó negativamente con el tiempo en movimiento durante la condición de transporte en los padres (Spearman: $r_s = -1$; $n = 6$; $p < ,001$). Los que más transportaban eran los que menos se movían mientras transportaban a las crías. En los cooperantes macho (Spearman: $r_s = ,090$; $n = 10$; $p = ,802$) y en las cooperantes hembra (Spearman: $r_s = -,166$; $n = 8$; $p = ,693$) no se encontró relación significativa.

No se encontró relación significativa en ninguna categoría entre el tiempo de transporte y el porcentaje de cambio en el tiempo de movimiento durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías (Spearman; padres $r_s = -,657$; $n = 6$; $p = ,156$; coop. macho: $r_s = ,357$; $n = 10$; $p = ,310$; coop. hembra: $r_s = -,047$; $n = 8$; $p = ,910$).

Relación entre el tiempo en movimiento y el número de machos

El tiempo en movimiento de los padres durante la condición de transporte se relacionó positivamente, de forma cercana a la significación, con el número de machos adultos en el grupo (Spearman: $r_s = ,794$; $n = 6$; $p = ,059$). Los padres que más cooperantes macho adultos tenían en el grupo eran los que más se movían mientras transportaban a las crías. En los cooperantes macho y en las cooperantes hembra no se encontró relación significativa (Spearman; coop. macho: $r_s = ,082$; $n = 10$; $p = ,820$; coop. hembra: $r_s = ,453$; $n = 8$; $p = ,258$).

A mayor número de machos adultos en el grupo mayor fue el incremento en el tiempo en movimiento durante el periodo con crías dependientes de los padres (Spearman: $r_s = ,794$; $n = 6$; $p = ,059$) de forma próxima a la significación. Ni en los cooperantes macho, ni en las cooperantes hembra se encontró una relación significativa (Spearman; coop. macho: $r_s = ,027$; $n = 10$; $p = ,939$; coop. hembra: $r_s = ,536$; $n = 8$; $p = ,170$).

3.3.1.2. Distancia recorrida

Comparación entre categorías

Al comparar la distancia media recorrida durante la condición de no transporte del periodo con crías dependientes entre las diferentes categorías de individuos no se encontraron diferencias significativas [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 1,975$; $p = ,372$]. Sin embargo, durante la condición de transporte hubo diferencias entre las categorías [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 7,541$; $p = ,023$], recorriendo mayores distancias los cooperantes macho mientras transportaban que las cooperantes hembra (Test de Dunn; $q_D = 2,52$; $p < ,05$) (Figura 15; Tabla 14).

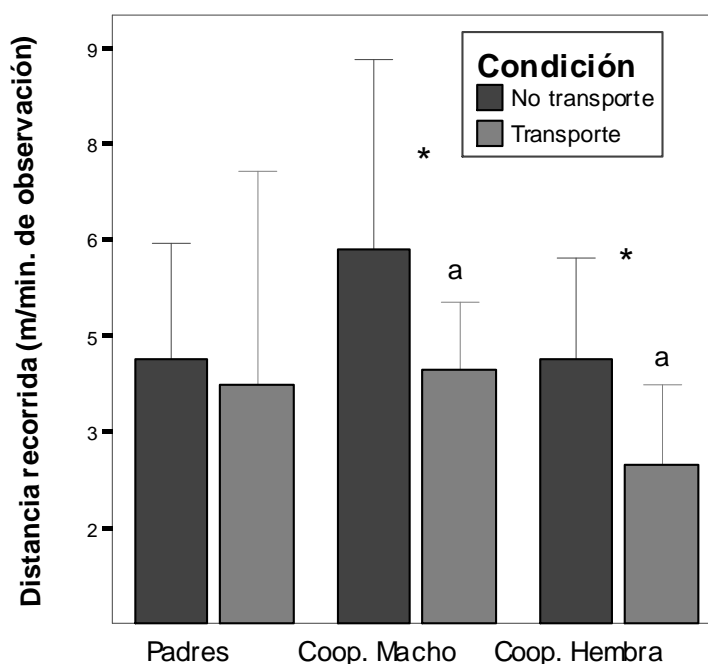


Figura 15. Distancia recorrida (Media \pm DT) durante las condiciones del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

Tabla 14.

Distancia recorrida (m/min. de observación; Media \pm DT), y rango (Mín-Máx), en los periodos del estudio, y en las condiciones del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

			Padres	Coop. ♂	Coop. ♀
PERIODO	Sin crías dependientes	Total	2,87 \pm 1,15 (1,85-4,92)	3,77 \pm 1,45 (2,01-7,10)	4,30 \pm 1,84 (1,94-7,08)
	Con crías dependientes	Total	3,74 \pm 1,83 (2,42-7,29)	5,44 \pm 2,54 (2,50-10,70)	4,04 \pm 1,56 (2,59-7,10)
		No transporte	4,15 \pm 1,78 (2,62-7,56)	5,86 \pm 2,96 (2,61-12,30)	4,14 \pm 1,59 (2,59-7,26)
		Transporte	3,74 \pm 3,32 (1,65-10,36)	3,96 \pm 1,05 (2,09-5,54)	2,50 \pm 1,23 (1,15-4,83)

Nota: La negrita señala en cada categoría las diferencias significativas ($p < ,05$) entre condiciones.

Cuando comparamos la distancia media recorrida entre las diferentes categorías de individuos en cada uno de los periodos, no se encontraron diferencias significativas ni durante el periodo sin crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 3,057$; $p = ,216$], ni durante el periodo con crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 3,472$; $p = ,176$].

Comparación entre condiciones

Mientras la distancia media recorrida no difirió en los padres entre la condición de no transporte y la condición de transporte del periodo con crías dependientes (Wilcoxon; $n = 6$; $z = 0,943$; $p = ,345$), los cooperantes macho y hembra recorrieron distancias menores en la condición de transporte que en la condición de no transporte (Wilcoxon; coop. macho: $n = 10$; $z = 2,70$; $p = ,006$; coop. hembra: $n = 8$; $z = 2,52$; $p = ,011$) (Figura 15; Tabla 14).

Comparación entre periodos

Cuando se comparó la distancia recorrida total durante el periodo sin crías dependientes y el periodo con crías dependientes, no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las

categorías (Wilcoxon; padres: $n = 6$; $z = 1,15$; $p = ,248$; coop. macho: $n = 10$; $z = 1,88$; $p = ,059$; coop. hembra: $n = 8$; $z = 0,42$; $p = ,674$), si bien tras el nacimiento de las crías los cooperantes macho incrementaron la distancia recorrida con respecto al periodo sin crías dependientes de forma cercana a la significación, con un incremento medio del 50% (Figura 16; Tabla 14; véase también más adelante Tabla 15).

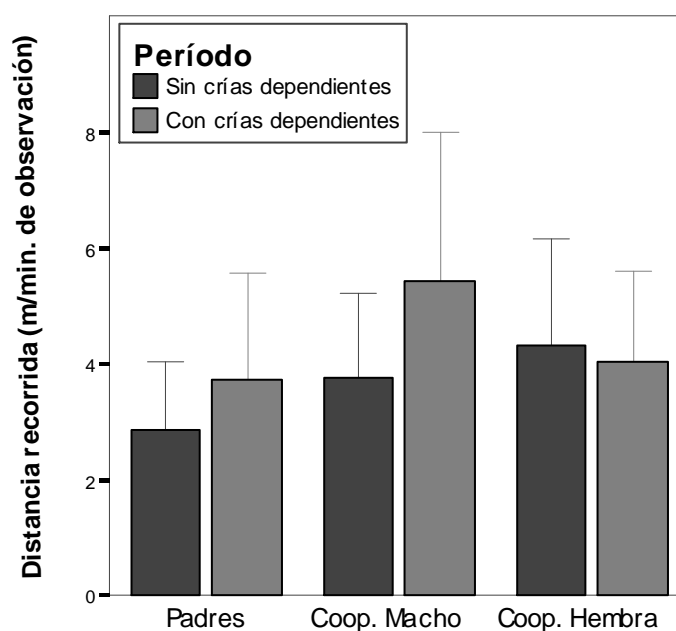


Figura 16. Distancia recorrida en cada periodo (m; Media \pm DT), por categoría de individuo.

Comparación entre el periodo sin crías dependientes y las fases

Al comparar para cada categoría la velocidad de desplazamiento durante el periodo sin crías dependientes con las tres fases del periodo con crías dependientes no encontramos diferencias significativas, ni en los padres (ANOVA Friedman: $n = 6$; $gl = 3$; $p < ,896$), ni en los cooperantes macho (ANOVA Friedman: $n = 10$; $gl = 3$; $p < ,668$), estando cercanas a la significación en el caso de las cooperantes hembra (ANOVA Friedman: $n = 8$; $gl = 3$; $p < ,0503$). Las cooperantes hembra tendieron a recorrer mayores distancias en la fase 1 que en la fase 3 (Tabla 15).

Tabla 15.

Distancia recorrida en cada periodo y fase del estudio (m/min. de observación; Media \pm DT), y porcentaje medio de cambio durante el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.

	Periodo sin crías dependientes	Periodo con crías dependientes			
		FASE 1	FASE 2	FASE 3	TOTAL
Padres	2,87 \pm 1,15	3,28 \pm 3,05	3,57 \pm 2,13	3,95 \pm 1,91	3,74 \pm 1,83
		+36,01% (-44,08 +116,14)	+39,09% (-53,06 +124,60)	+44,15% (-45,74 +116,36)	+39,38% (-37,90 +112,52)
Coop. ♂	3,77 \pm 1,45	5,07 \pm 3,06	5,10 \pm 2,79	4,40 \pm 2,65	5,44 \pm 2,54
		+53,71% (-12,69 +119,09)	+64,93% (-37,59 +186,44)	+30,90% (-44,35 +96,17)	+50,21% (-28,79 +125,89)
Coop. ♀	4,30 \pm 1,84	5,22 \pm 1,85	4,95 \pm 2,96	3,35 \pm 1,09	4,04 \pm 1,56
		+26,74% (-35,42 +184,95)	+22,52% (-59,69 +259,21)	-15,02% (-60,39 +43,14)	+12,94% (-48,06 +164,69)

Relación entre la distancia recorrida y el tiempo de transporte

El tiempo de transporte en los padres se relacionó negativamente con la distancia recorrida durante la condición de transporte (Spearman: $r_s = -,828$; $n = 6$; $p = ,041$). Los que más transportaban eran los que menos se movían mientras transportaban a las crías. Ni en los cooperantes macho, ni en las cooperantes hembra, se encontró relación significativa (Spearman; coop. macho: $r_s = -,163$; $n = 10$; $p = ,651$; coop. hembra: $r_s = ,476$; $n = 8$; $p = ,232$).

No se encontró tampoco relación significativa en ninguna categoría entre el tiempo de transporte y el porcentaje de cambio en distancia recorrida durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías (Spearman; padres $r_s = -,771$; $n = 6$; $p = ,072$; coop. macho: $r_s = ,309$; $n = 10$; $p = ,384$; coop. hembra: $r_s = -,261$; $n = 8$; $p = ,530$), si bien los padres que más tiempo transportaron fueron los que mostraron una tendencia a incrementar la distancia recorrida tras el nacimiento.

Relación entre la distancia recorrida y el número de machos

La distancia recorrida durante la condición de transporte no se relacionó significativamente con el número de machos adultos en el grupo en ninguna categoría (Spearman; padres: $r_s = ,706$; $n = 6$; $p = ,116$; coop. macho: $r_s = ,110$; $n = 10$; $p = ,762$; coop. hembra: $r_s = ,206$; $n = 8$; $p = ,624$).

De forma cercana a la significación, los padres, al aumentar el número de machos adultos, recorrieron mayores distancia durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes (Spearman: $r_s = ,794$; $n = 6$; $p = ,059$). El número de machos adultos en el grupo no se relacionó con el porcentaje de cambio en la distancia recorrida durante el periodo con crías dependientes en los cooperantes macho y hembra (Spearman: coop. macho: $r_s = -,082$; $n = 10$; $p = ,820$; coop. hembra: $r_s = ,618$; $n = 6$; $p = ,102$).

3.3.2. Gasto energético del transporte

Tardif (1997) estimó que un tamarino adulto transportando dos crías de un mes de vida vería incrementado un 20% su gasto energético por minuto de desplazamiento. Sin embargo, en este estudio no se ha encontrado este incremento como consecuencia del transporte. Durante las semanas 4 y 5 posteriores al parto el gasto energético por minuto de desplazamiento (*gasto relativo en movimiento*; véase Ecuación 2 de la Tabla 7 en apartado de *Material y Método*; pág. 61) en la condición de transporte no difirió del gasto en la condición de no transporte ($556,04 \pm 82,13$ J/min vs. $558,80 \pm 97,71$ J/min; Wilcoxon; $N = 20$; $z = 0,78$; $p = ,433$), incrementándose sólo un 0,5% mientras se movían cargando el peso de las crías.

Para evaluar el efecto del transporte sobre el gasto energético por movimiento se ha utilizado el *ratio de actividad física* (RAF; *Physical activity ratio*). Al ser una media relativa a la unidad temporal nos permite comparar el gasto por movimiento entre las condiciones del periodo con crías dependientes, y entre los periodos del estudio, teniendo en cuenta el costo energético del transporte, pudiendo además valorar cuánto supone para los individuos la actividad de desplazarse, ya sea cargando o sin cargar a las crías, en relación al reposo (RAF reposo = 1,4). El RAF del movimiento no difirió ni entre las condiciones del periodo con crías dependientes (condición de no transporte = $4,08 \pm 0,54$; condición de transporte = $4,11 \pm 0,53$; Wilcoxon; $N = 24$; $z = 0,60$; $p = ,548$), ni entre los periodos (periodo sin crías dependientes = $3,97 \pm 0,65$; periodo con crías dependientes = $4,08 \pm 0,51$; Wilcoxon; $N = 24$; $z = 0,74$; $p = ,457$).

3.3.3. Gasto energético total

Si el transporte es costoso para los individuos, puesto que el elevado peso de las crías incrementa el gasto por movimiento (véase Tabla 7 en apartado de *Material y Método*; pág.62), cabría esperar un aumento del gasto energético total tras el nacimiento de las crías en el grupo, que se relacionase con las pérdidas de peso.

Comparación entre categorías

El gasto energético medio total ($\text{J}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot 10\text{min}^{-1}$) no difirió significativamente entre las categorías de individuos, ni durante el periodo sin crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 1,671; p = ,433$], ni durante el periodo con crías dependientes [Kruskall-Wallis: $H(2, N = 24) = 2,711; p = ,257$].

Comparación entre periodos

Al comparar para cada categoría el gasto energético medio total en los periodos de estudio sólo los cooperantes macho mostraron un aumento significativo (8,17%) durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes (Figura 17 y Tabla XVI; Wilcoxon; $n = 10; z = 2,19; p = ,028$). Los padres y las cooperantes hembra no mostraron diferencias significativas entre ambos periodos (Wilcoxon; padres: $n = 6; z = 0,28; p = ,779$; coop. hembra: $n = 8; z = 1,15; p = ,248$).

En la Figura 17 y la Tabla 16 se presentan, para cada categoría de individuo, los distintos componentes del gasto energético total (véase Tabla 7 en *Material y Método*; pág. 60-62). En la Tabla 16 se muestra también el porcentaje que supone cada uno de estos gastos en relación al gasto total, así como el porcentaje de cambio de gasto energético con respecto al periodo sin crías dependientes.

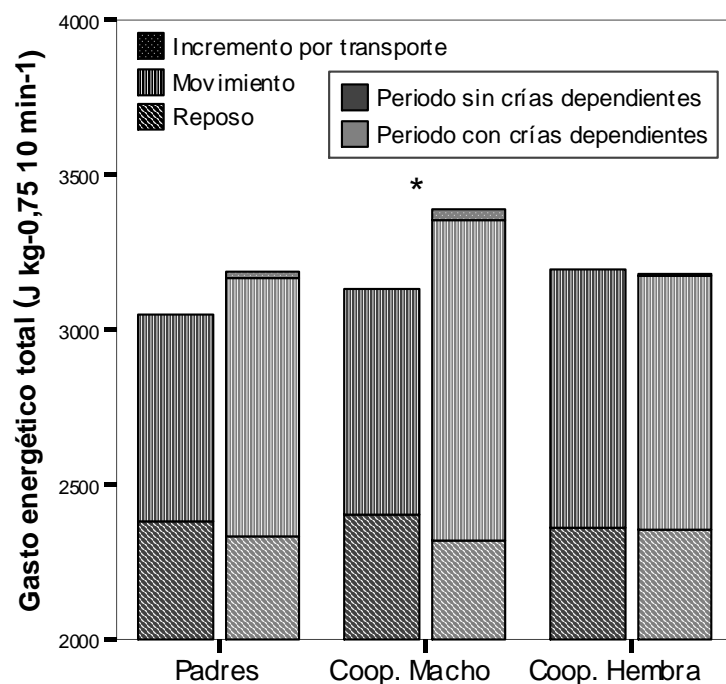


Figura 17. Distribución del gasto energético total en cada periodo ($J \cdot kg^{-0,75} \cdot 10 \text{ min}^{-1}$; Media \pm DT), por categoría de individuo.

Tabla 16.

Distribución del gasto energético total en cada periodo (GE; $J \cdot kg^{-0,75} \cdot 10 \text{ min}^{-1}$; Media \pm DT), y porcentaje de cambio (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.

PERIODO		Padres	Coop. ♂	Coop. ♀
Sin crías dependientes	Reposo	2387,89 \pm 70,93 (78,41%)	2406,96 \pm 46,72 (77,09%)	2363,88 \pm 41,49 (74,24%)
	Movimiento	666,85 \pm 213,94 (21,59%)	727,20 \pm 224,04 (22,91%)	837,11 \pm 260,97 (25,76%)
	Total	3054,74 \pm 154,37	3134,17 \pm 182,53	3200,99 \pm 230,32
Con crías dependientes	Reposo	2339,43 \pm 131,36 (73,92%)	2321,93 \pm 93,55 (69,25%)	2357,06 \pm 57,70 (74,31%)
	Movimiento	829,58 \pm 383,40 (25,43%)	1033,69 \pm 409,56 (29,75%)	822,21 \pm 248,44 (25,49%)
	Incremento transporte	20,24 \pm 19,40 (0,65%)	33,49 \pm 17,52 (1%)	6,58 \pm 7,64 (0,20%)
	Total	3189,25 \pm 245,86	3389,12 \pm 320,05	3185,85 \pm 200,15
% cambio GE		+4,49% (-6,26 +15,72)	+8,17% (-3,33 +23,32)	0,00% (-10 +19,14)

Nota: La negrita señala en cada categoría las diferencias significativas ($p < ,05$) entre periodos.

Comparación entre el periodo sin crías dependientes y las fases

Al analizar el gasto energético total para cada categoría en el periodo sin crías dependientes y en las tres fases del periodo con crías dependientes, ni los padres (ANOVA Friedman: $n = 6$; $gl = 3$; $p < ,457$), ni las cooperantes hembra (ANOVA Friedman: $n = 8$; $gl = 3$; $p < ,240$), mostraron diferencias significativas. Por el contrario, los cooperantes macho mostraron diferencias próximas a la significación (ANOVA Friedman: $n = 10$; $gl = 3$; $p < ,085$), con un mayor gasto en la fase 1 y 2 que en el periodo sin crías dependientes (Figura 18; Tabla 17).

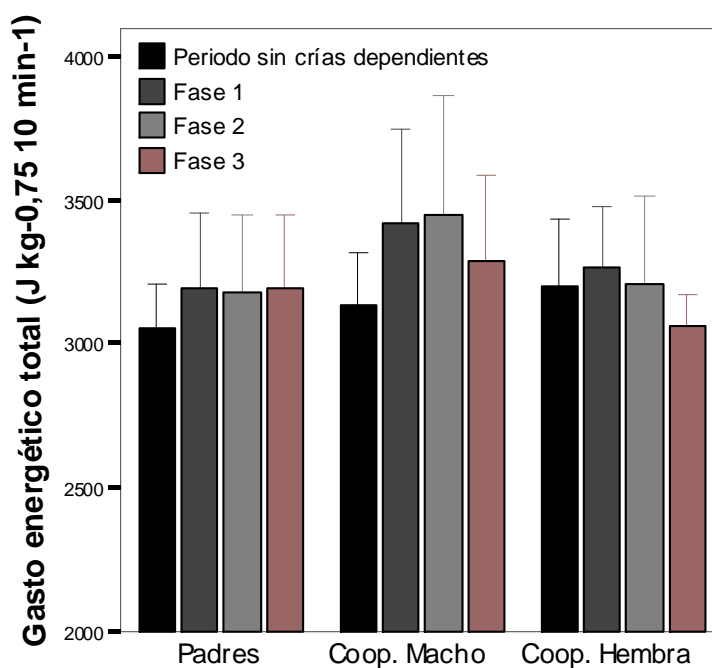


Figura 18. Gasto energético total ($J \cdot kg^{-0,75} \cdot 10 \text{ min}^{-1}$; Media \pm DT) en el periodo sin crías dependientes y durante las fases del periodo con crías dependientes, por categoría de individuo.

Tabla 17.

Gasto energético total en cada periodo y fase del estudio ($\text{J}\cdot\text{kg}^{-0,75}\cdot 10 \text{ min}^{-1}$; Media \pm DT), y porcentaje medio de cambio durante el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes (%; Mín-Máx), por categoría de individuo.

	Periodo sin crías dependientes	Periodo Con crías dependientes			
		FASE 1	FASE 2	FASE 3	TOTAL
Padres	3054,7 \pm 154,3	3195,5 \pm 258,8	3176,5 \pm 274,7	3193,9 \pm 256,4	3189,1 \pm 245,8
		+4,68% (-6,58 +17,10)	+4,13% (-9,58 +14,87)	+4,62% (-5,47 +14,72)	+4,49% (-6,26 +15,74)
Coop. ♂	3134,1 \pm 182,5	3422,0 \pm 326,9	3444,6 \pm 417,7	3288,2 \pm 301,1	3389,12 \pm 320,0
		+9,13% (-0,93 +19,75)	+9,99% (-5,08 +34,70)	+5,02% (-8,42 +16,87)	+8,17% (-3,33 +23,32)
Coop. ♀	3200,9 \pm 230,3	3263,2 \pm 214,3	3204,7 \pm 311,0	3060,6 \pm 110,3	3185,85 \pm 200,1
		+2,40% (-7,86 +21,73)	+0,69% (-13,26 +29,42)	-3,97% (-12,44 +5,60)	+0,00% (-10,00 +19,14)

Nota: La negrita señala en cada categoría las diferencias significativas ($p < ,05$) entre periodos.

Relación entre el gasto energético y el tiempo de transporte

Al analizar la relación entre el porcentaje de tiempo observado transportando y el porcentaje de cambio en el gasto energético total en el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes, se encontró de forma cercana a la significación que los padres que menos tiempo fueron observados transportando fueron los que más incrementaron el gasto total (Spearman: $r_s = -,771$; $n = 6$; $p = ,072$). Ni en los cooperantes macho, ni en las cooperantes hembra, se encontró relación (Spearman: coop. macho: $r_s = ,103$; $n = 10$; $p = ,776$; coop. hembra: $r_s = -,119$; $n = 8$; $p = ,778$).

Relación entre el gasto energético y las pérdidas de peso

Los padres que más incrementaron su gasto fueron también los que mayores pérdidas experimentaron (Spearman: $r_s = ,771$; $n = 6$; $p = ,072$), aunque los resultados no alcanzan el nivel de significación. Sin embargo, no se han encontrado diferencias en el porcentaje de cambio en el

gasto total y las pérdidas de peso ni en los cooperantes macho (Spearman: $r_s = -.284$; $n = 10$; $p = .425$), ni en las cooperantes hembra (Spearman: $r_s = .190$; $n = 8$; $p = .651$).

Relación entre el gasto energético y el número de machos

Cuanto mayor era el número de machos en el grupo mayor fue el incremento de gasto energético total en los padres durante el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes (Spearman: $r_s = .794$; $n = 6$; $p = .059$), aunque las diferencias no alcanzaron el nivel de significación. Ni en el caso de los cooperantes macho (Spearman: $r_s = -.082$; $n = 10$; $p = .820$), ni en el de las cooperantes hembra (Spearman: $r_s = .412$; $n = 8$; $p = .309$), se encontró relación.

Relación entre el gasto energético y la ingesta

Puesto que los individuos pueden compensar un incremento de gasto energético aumentando también su ingesta, o compensar una disminución en la ingesta con un menor gasto diario de energía, por ejemplo reduciendo el movimiento, se analizó la relación entre los cambios en la ingesta y los cambios en el gasto energético entre los periodos del estudio. Ni en los padres, ni en los cooperantes macho, ni en las cooperantes hembra, se ha encontrado una relación entre los cambios en la ingesta energética y el gasto energético total durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes (Spearman; padres: $r_s = .600$; $n = 6$; $p = .208$; coop.macho: $r_s = .224$; $n = 10$; $p = .533$; coop. hembra: $r_s = -.333$; $n = 8$; $p = .419$).

Tabla Resumen 1: Pérdidas de peso y transporte de crías.

		Comparaciones-Análisis	PADRES	COOP. ♂	COOP. ♀
PÉRDIDAS DE PESO Y TRANSPORTE DE CRÍAS	Peso medio semanal	Entre categorías: Parto (Kruskall-Wallis)	Padres > Coop.Hembra		
		Entre categorías: Periodo con crías dependientes (Kruskall-Wallis)	Padres > Coop.Hembra		
		Parto-Periodo con crías dependientes (Wilcoxon)	Pierden peso	Pierden peso	Pierden peso
		Parto-Fases (Friedman)	Parto > F2	Parto > F2 y F3	Parto > F1, F2 y F3
		Época fría-cálida: Parto (U Mann-Whitney)	ns		
		Época fría-cálida: Periodo con crías dependientes (U Mann-Whitney)	ns		
	% pérdida de peso	Época fría-cálida (U Mann-Whitney)	ns		
		N° ♂ (Spearman)	ns	ns	ns
	Tiempo de transporte (Sesiones de no alimentación)	Entre categorías (Kruskall-Wallis)	Coop.Macho > Coop.Hembra		
		Entre fases (Friedman)	ns	ns	ns
		% pérdida de peso (Spearman)	r = -0,88	ns	ns
		N° ♂ adultos (Spearman)	r = -0,79 p = 0,059	ns	r = -0,66 p = 0,075

Tabla Resumen 2: Transporte y alimentación.

		Comparaciones-Análisis	PADRES	COOP. ♂	COOP. ♀
TRANSPORTE Y ALIMENTACIÓN	Tiempo de transporte mientras comen papilla (Sesiones de alimentación)	Entre categorías (Kruskall-Wallis)	Coop.Macho > Coop.Hembra p = 0,055		
		Entre sesiones (Wilcoxon)	Alimentación < No alimentación; p = 0,074	Alimentación < No alimentación	<i>ns</i>
		% tiempo de transporte (Spearman)	r = +0,88	r = +0,78	r = +0,71
		Entre fases (Friedman)	<i>ns</i>	F1 > F3 p < 0,060	<i>ns</i>
		Nº ♂ (Spearman)	r = -0,97	r = +0,66	<i>ns</i>
	Ingesta energética media diaria	Entre categorías Periodo sin crías dependientes (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>		
		Entre categorías: Periodo con crías dependientes (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>		
		Entre periodos (Wilcoxon)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		Periodo sin crías-Fases (Friedman)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	Sin crías < (F1 y) F2
	% cambio ingesta energética	% tiempo de transporte (Spearman)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		% pérdida de peso (Spearman)	<i>ns</i>	r = -0,60	r = -0,76
		Nº ♂ (Spearman)	<i>ns</i>	r = +0,57 p = 0,080	<i>ns</i>

Tabla Resumen 3: Transporte y gasto energético.

		Comparaciones-Análisis	PADRES	COOP. ♂	COOP. ♀	
TRANSPORTE Y GASTO ENERGÉTICO	LOCOMOCIÓN	Entre categorías: Condición de no transporte (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>			
		Entre categorías: Condición de transporte (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>			
		Entre categorías: Periodo sin crías dependientes (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>			
		Entre categorías: Periodo con crías dependientes (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>			
		Entre condiciones (Wilcoxon)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	No transporte > Transporte	
		Entre periodos (Wilcoxon)	<i>ns</i>	Sin crías < Con crías	<i>ns</i>	
		Periodo sin crías-Fases (Friedman)	<i>ns</i>	Sin crías < F1 y F2	Fase 1>Fase 3 p < 0,080	
		% Tiempo en movimiento				
		% Tiempo en movimiento en la condición de transporte	% Tiempo de transporte (Spearman)	r = -1	<i>ns</i>	<i>ns</i>
			Nº ♂ (Spearman)	r = +0,79 p = 0,059	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	% cambio tiempo total en movimiento	% Tiempo de transporte (Spearman)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
		Nº ♂ (Spearman)	r = +0,79 p = 0,059	<i>ns</i>	<i>ns</i>	

Continuación Tabla Resumen 3: Transporte y gasto energético.

		Comparaciones-Análisis	PADRES	COOP. ♂	COOP. ♀	
TRANSPORTE Y GASTO ENERGÉTICO	LOCOMOCIÓN	Distancia recorrida	Entre categorías: Condición de no transporte (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>		
		Entre categorías: Condición de transporte (Kruskall-Wallis)	Coop. macho > Coop. hembra			
		Entre categorías: Periodo sin crías dependientes (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>			
		Entre categorías: Periodo con crías dependientes (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>			
		Entre condiciones (Wilcoxon)	<i>ns</i>	No transporte > Transporte	No transporte > Transporte	
		Entre periodos (Wilcoxon)	<i>ns</i>	Sin crías < Con crías p = 0,059	<i>ns</i>	
		Periodo sin crías-Fases (Friedman)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	F1 > F3 p < 0,060	
	Distancia recorrida en la condición de transporte	% Tiempo de transporte (Spearman)	r = -0,82	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
		N° ♂ (Spearman)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
		% cambio distancia total recorrida	% Tiempo de transporte (Spearman)	r = -0,77 p = 0,072	<i>ns</i>	<i>ns</i>
			N° ♂ (Spearman)	r = +0,79 p = 0,059	<i>ns</i>	<i>ns</i>

Continuación Tabla Resumen 3: Transporte y gasto energético.

		Comparaciones-Análisis	PADRES	COOP. ♂	COOP. ♀	
TRANSPORTE Y GASTO ENERGÉTICO	GASTO ENERGÉTICO	Gasto energético de transporte (RAF en movimiento)	Entre condiciones (Wilcoxon)	<i>ns</i>		
			Entre periodos (Wilcoxon)	<i>ns</i>		
		Gasto energético total	Entre categorías: Periodo sin crías dependientes (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>		
			Entre categorías: Periodo con crías dependientes (Kruskall-Wallis)	<i>ns</i>		
			Entre periodos (Wilcoxon)	<i>ns</i>	Sin crías < Con crías	<i>ns</i>
			Periodo sin crías-Fases (Friedman)	<i>ns</i>	Sin crías < F1 y F2 p < 0,085	<i>ns</i>
	% cambio gasto energético total	% tiempo de transporte (Spearman)	r = -0,77 p = 0,072	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
		% pérdida de peso (Spearman)	r = +0,77 p = 0,072	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
		Nº ♂ (Spearman)	r = +0,79 p = 0,059	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
		% cambio ingesta energética (Spearman)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	

Cuadro Resumen 1

Resumen de los principales resultados en relación a las hipótesis del trabajo

PÉRDIDAS DE PESO Y TRANSPORTE DE CRÍAS:

1. Todos pierden peso, pero las pérdidas de peso no se relacionan con el transporte; es más, en el caso de los padres perdieron más peso precisamente los que menos transportaron.

TRANSPORTE Y ALIMENTACIÓN:

2. Todos transportan menos mientras comen que cuando no lo hacen (aunque las diferencias no fueron significativas en el caso de las cooperantes hembra), pero ello no se refleja en una reducción de la ingesta; es más, las cooperantes hembras aumentan su ingesta tras el nacimiento de las crías en relación al periodo sin crías dependientes.
3. Los que más transportan mientras comen son también los que más transportan en sesiones de no alimentación.
4. El tiempo de transporte no se relacionó en ningún caso con los cambios en la ingesta.

TRANSPORTE Y GASTO ENERGÉTICO

5. Tras el nacimiento de las crías hay un aumento del tiempo en movimiento y de la distancia recorrida, especialmente en los cooperantes macho y en los padres que contaban con más cooperantes macho adultos en el grupo, que se relaciona con un incremento del gasto energético.
6. Sin embargo, el gasto del transporte de las crías es bajo debido a que, principalmente los cooperantes de ambos sexos, mientras transportan reducen la distancia recorrida, y en el caso de las cooperantes hembra también el tiempo que se mueven.
7. El tiempo de transporte no se relacionó en ningún caso con los cambios en el gasto; es más, en el caso de los padres gastaron más precisamente los que menos transportaron.

Cuadro Resumen 2

Resumen de los principales resultados en relación a las distintas categorías de individuo

PADRES:

1. Los padres presentan mayores pérdidas de peso en la fase de inicio del proceso de independencia (fase 2).
2. Al aumentar el número de machos en el grupo reducen el tiempo de transporte, tanto durante las sesiones de no alimentación, como mientras comen.
3. Tras el parto, los padres a mayor número de cooperantes macho adulto en el grupo se mueven más tiempo y recorren una mayor distancia, y en relación con este incremento del movimiento aumentan el gasto energético, sobre todo en la fase de máxima dependencia (fase 1).
4. Los padres que más incrementan su gasto energético son los que más cooperantes macho tenían en el grupo y menos transportaban, y también los que mayores pérdidas de peso presentan.

COOPERANTES MACHO:

1. Los cooperantes macho tienen las mayores pérdidas de peso en la fase de independencia avanzada (fase 3).
2. Los cooperantes macho transportan más que las cooperantes hembra, siendo los principales transportadores durante las fases de inicio del proceso de independencia (fase 2) y de independencia avanzada (fase 3).
3. Al aumentar el número de machos en el grupo aumentan el tiempo de transporte mientras comen, e incrementan más su ingesta tras el nacimiento de las crías.
4. Los machos que menos incrementan su ingesta son los que más pérdidas de peso presentan.
5. Tras el parto los cooperantes macho se mueven más tiempo y recorren una mayor distancia, especialmente en las fases de máxima dependencia (fase 1) y de inicio del proceso de independencia (fase 2). En relación con el incremento de tiempo en movimiento hay un incremento del gasto energético.

Continuación Cuadro Resumen 2

Resumen de los principales resultados en relación a las distintas categorías de individuo

COOPERANTES HEMBRA:

1. Las mayores pérdidas de peso en las cooperantes hembra se presentan en la fase de independencia avanzada (fase 3).
2. Las cooperantes hembra transportan menos que los cooperantes macho, aumentando su participación en el transporte a menor número de machos en el grupo.
3. Tras el nacimiento de las crías las cooperantes hembra incrementan su ingesta, especialmente en las fases de máxima dependencia (fase 1) y de inicio del proceso de independencia (fase 2).
4. A pesar de que no incrementan el gasto tras el nacimiento, las que menos incrementan su ingesta tras el parto son las que mayores pérdidas de peso presentan.

4. DISCUSIÓN



5. DISCUSIÓN

La pérdida de peso es una medida directa de los costos que los individuos asumen por participar en la crianza. En varias especies de aves, como la chova alpina (*Corcorax melanorhamphos*: Heinsohn & Cockburn, 1994), y de mamíferos, como el lémur enano de cola gorda (*Cheirogaleus medius*: Fietz & Dausmann, 2003), el suricata (*Suricata suricatta*: Clutton-Brock y cols., 1998; Russell, Sharpe, Brotherton & Clutton-Brock, 2003), o las marmotas (*Spermophilus columbianus*: Neuhaus, 2000), se dan pérdidas de peso asociadas al cuidado parental y allo-parental (tiempo de incubación, o de permanecer sentado junto a las crías en el nido, *baby-sitting*). El peso de los individuos es una variable biológica de gran importancia, con potenciales implicaciones, a corto y largo plazo, para la supervivencia y reproducción de los individuos (Cockburn, 1998; *Corcorax melanorhamphos*: Heinsohn & Cockburn, 1994; *Suricata suricatta*: Russell y cols., 2003). Además, en algunos mamíferos se ha visto que los individuos más pesados tienen más probabilidades de sobrevivir durante el primer mes de vida que los individuos menos pesados (*Suricata suricatta*: Clutton Broca y cols., 2001), siendo el peso un predictor de la supervivencia también en otros mamíferos (*Spermophilus columbianus*: Neuhaus, 2000).

Una de las características más importantes de los calitrícidos es que se organizan en los llamados sistemas de crianza cooperativa. Además de vigilar y defender al grupo familiar de los depredadores, y dar asistencia termorreguladora en el nido nocturno (Miller y cols., 2006; Snowdon, 1996; Snowdon & Soini, 1988), los cooperantes de los grupos de calitrícidos transportan a las crías (Garber, 1997; Goldizen, 1987b; Tardif, 1997) y comparten alimento con ellas durante el proceso de destete (Cleveland & Snowdon, 1984; Feistner & McGrew, 1989; Feistner & Price, 1991; Terborgh & Goldizen, 1985). El nacimiento de nuevas crías en los grupos de tití de cabeza blanca supone costos inmediatos para los individuos que cooperan en la

crianza, que también han sido medidos de forma directa en pérdidas de peso (Achenbach & Snowdon, 2002; Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999). Los machos reproductores y los cooperantes macho pierden peso durante las semanas posteriores al parto, habiéndose relacionado estas pérdidas positivamente con el esfuerzo individual en el transporte de las crías (Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999), y negativamente con el número de potenciales cooperantes en el grupo (Achenbach & Snowdon, 2002).

El objetivo de este trabajo ha sido profundizar en las causas próximas de las pérdidas de peso que se producen tras el nacimiento de crías en los grupos de tití de cabeza blanca, analizando su relación con el transporte, la ingesta energética y el gasto energético. Tradicionalmente, el transporte de las crías se ha considerado como una actividad costosa energéticamente, ya que los individuos mientras transportan reducen su tiempo de alimentación y forrajeo (Tardif, 1994, 1997; *S. oedipus*: Price, 1992d; Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999), e incrementan su gasto energético por desplazamiento, al tener que cargar con un elevado peso (Tardif, 1997; Tardif & Harrison, 1990; Tardif y cols., 1993). Mientras que las madres de las especies de primates que no cuentan con cooperantes deben asumir los costos del transporte ellas solas (por ejemplo, Altmann & Samuels, 1992), en los calitricidos, éstos se reparten entre los miembros del grupo que cooperan en la crianza.

Pérdidas de peso y transporte de crías

En el presente trabajo se ha encontrado que los padres y los cooperantes adultos de ambos sexos de los grupos de tití de cabeza blanca observados perdieron peso durante el periodo posterior al nacimiento de crías. Si bien en los estudios de otras colonias solamente se habían registrado estas pérdidas de peso en los machos (Achenbach & Snowdon, 2002; Sánchez, 1998;

Sánchez y cols., 1999), en otro trabajo previo en nuestra colonia de la UAM las hembra adultas cooperantes también perdían peso (Sánchez y cols., 2005). En este estudio la pérdida media de peso encontrada en los individuos durante las 10 semanas posteriores al nacimiento de las crías (*periodo con crías dependientes*) en relación al peso previo al parto fue de en torno al 5%, llegando a perder alguno de los padres y de los cooperantes macho cerca de un 10% de su peso. Los padres tuvieron un peso significativamente menor durante la *fase de inicio del proceso de independencia* (fase 2) que en el preparto, con una pérdida media del 6% y una pérdida máxima en uno de ellos 14,5%. Los cooperantes macho perdieron peso de forma significativa durante la fase 2 y la fase 3 (*fase de independencia avanzada*), un 5,5% y un 7,5% de media, respectivamente. Durante la fase 3 un cooperante macho llegó a pesar un 18,8% menos que en relación al periodo preparto. Si bien las pérdidas de peso de las cooperantes hembra fueron algo menores que las de los cooperantes macho, en ellas el efecto del nacimiento de las crías sobre su peso se reflejó ya desde la fase 1 (*fase de máxima dependencia*). Durante la fase 1 y la fase 2 las hembras perdieron un 4% de peso en relación al preparto, y en la fase 3 un 5,8%, alcanzándose una pérdida máxima en estas últimas semanas del periodo con crías dependientes del 13,3%.

Sánchez y cols. (1999) encontraron que durante las cinco primeras semanas de vida de las crías los padres perdían de media un 7% de su peso, y los cooperantes macho adultos y subadultos un 2,5%. Las pérdidas máximas de peso se alcanzaron en la quinta semana, siendo de un 9% en un padre y de un 11,3% en un cooperante subadulto. Achenbach y Snowdon (2002) observaron que los padres y cooperantes macho adultos perdían peso durante las 12 semanas posteriores al nacimiento de las crías, teniendo lugar las máximas pérdidas entre las semanas 5-8, con un valor medio del 5,7%, y una pérdida máxima en uno de los padres del 10,8%. Las pérdidas de peso encontradas durante el periodo con crías dependientes en este estudio realizado en la colonia de la UAM son de mayor magnitud que las mostradas en otras colonias. En un estudio previo estas mayores pérdidas se relacionaron con el tipo de instalación (Sánchez y cols.,

2005), ya que los animales disponen de un recinto de gran tamaño, gran parte de él exterior, en comparación a otras instalaciones menores e interiores (Colonia UAM: 43 m² y 3,3 m de altura; Departamento de Psicología, Universidad de Wisconsin: de hasta 4m² por 2,2 m de altura, y 6,7m² por 1,9 m de altura, Achenbach & Snowdon, 2002; Centro Alemán de Primates, Göttingen: 12m² por 2,4 m de altura, Sánchez y cols., 1999). Los factores ambientales de la colonia, como la temperatura, parece no influir de forma significativa en las pérdidas de peso registradas en los individuos tras el nacimiento de las crías, ya que en el presente trabajo no se han encontrado diferencias entre nacimientos en época fría o cálida. Además, tampoco se observaron cambios en el peso debidos a la estación del año cuando se han comparado a individuos en la colonia de la UAM durante periodos largos de no reproducción (Sánchez y cols., 2005).

Las instalaciones de la UAM, al ser de gran tamaño y exteriores, posiblemente permiten a los animales una locomoción más natural (recorridos más largos y a mayor velocidad), lo que podría reflejarse en un mayor gasto. Un mayor tamaño de instalación, y/o la posibilidad de contar con áreas exteriores además de interiores, se ha asociado a una mayor actividad, con un incremento de tiempo dedicado al movimiento y a la alimentación, y una menor inactividad o descanso (*C. jacchus*: Kerl & Rothe, 1996; Kitchen & Martin, 1996; *S. oedipus*: Box & Rohrhuber, 1993; Burell & Altmann, 2006; Price, 1992a), no viéndose modificado el tiempo dedicado a conductas sociales por el tamaño de la instalación (Box & Rohrhuber, 1993). El enriquecimiento de las instalaciones, así como un incremento en el número de ramas, también se relaciona con el nivel de actividad, aumentando la locomoción y los comportamientos de exploración (*C. jacchus*: Chamove & Goldsborough, 2004; Kerl & Rothe, 1996; Kitchen & Martin, 1996; *S. oedipus*: Burell & Altman, 2006; Chamove & Goldsborough, 2004). Los primates cautivos tienen más grasa, y por tanto un mayor peso, que aquellos en libertad (Altmann, Schoeller, Altmann, Muruthi & Sapolsky, 1993; Dufour & Sauter, 2002). También

en los calitrícidos, los individuos en cautividad pesan más que en libertad (*C. jacchus*: Araújo & cols., 2000; *L. rosalia*: Dietz y cols., 1994; *S. oedipus*: Stonerok y cols., 1994), lo que parece estar asociado a un menor nivel de actividad en las condiciones de cautividad, donde los animales no tienen que buscar comida (Altmann y cols., 1993; Araújo y cols., 2000; Dietz y cols., 1994; Dufour & Sauther, 2002). El hecho de que el peso medio de los animales de la colonia de la UAM sea menor al de los ubicados en otras colonias (Sánchez y cols., 2005), posiblemente también pueda estar indicando las condiciones más naturales con las que se ha contado para este estudio. Por otro lado, el mayor peso encontrado en los machos reproductores de los grupos estudiados con respecto a las cooperantes adultas (diferencia del 19% con respecto al peso de las cooperantes hembra), cuando los calitrícidos no muestran dimorfismo sexual en relación al peso o tamaño corporal (Araújo y cols., 2000; Ford, 1994; Hershkovitz, 1977; Stevenson & Rylands, 1988), podría explicarse por la diferencia de edad (los padres tenían una edad media 9 años y los cooperantes de ambos sexos de alrededor de 4 años), ya que los individuos mayores son menos activos (*Homo sapiens*: Black, Coward, Cole & Prentice, 1996; *Pan troglodytes*: Baker, 2000; *S. oedipus*: Kikwood & Underwood, 1984), y presentan una mayor tendencia a acumular grasa (*Homo sapiens*: Kehayias, Fiatarone, Zhuang & Roubenoff, 1997).

Los resultados de este estudio también indican que las pérdidas de peso encontradas en esta colonia, sobre todo en los cooperantes adultos machos, se mantienen durante más tiempo que lo que se había visto en otros estudios (Achenbach & Snowdon, 2002; Sánchez y cols., 1999). El que los cooperantes macho y hembra siguieran mostrando pérdidas significativas durante las últimas semanas del periodo con crías dependientes (semanas 8-10; Fase 3), puede estar relacionado también con el tipo de instalación. En libertad la independencia locomotora de las crías suele retrasarse dos semanas con respecto a cautividad (*C. jacchus* Yamamoto y cols., 1996; *S. oedipus*: Cleveland & Snowdon, 1984; Savage, Snowdon, y cols., 1996), siendo el incremento de transporte asumido principalmente por los cooperantes (Snowdon, 1996;

Yamamoto y cols., 1996). Posiblemente los cooperantes en instalaciones grandes y exteriores, con respecto a situaciones de cautividad más restrictivas, también cuiden y transporten durante más tiempo a las crías, alargando los costos energéticos relacionados con el retraso en la independencia locomotora.

Al comparar el tiempo observado de transporte durante el periodo con crías dependientes entre las categorías de individuos, se encontró que los padres y los cooperantes macho transportaron más tiempo que las cooperantes hembras (24% en padres y machos vs. 6% en hembras), aunque las diferencias sólo alcanzaron la significación entre los cooperantes de ambos sexos. Ninguna categoría mostró cambios significativos en el tiempo de transporte a lo largo de las fases del estudio, si bien los padres fueron los principales transportadores en la fase 1 del periodo con crías dependientes (36,7%), y los cooperantes macho durante la fase 2 y la fase 3 (26,2% y 19,5%, respectivamente). A pesar de la progresiva independencia que van alcanzando las crías a lo largo de las semanas posteriores al nacimiento (Yamamoto, 1993; Cautividad: Achenbach & Snowdon, 2002; Cleveland & Snowdon, 1984; Kirkwood & Stathatos, 1992; Price, 1992b; Tardif y cols., 1990; Washabaugh y cols., 2002; Libertad: Savage, Giraldo, y cols., 1996; Savage, Snowdon, y cols., 1996), en este estudio todavía son transportadas bastante durante las semanas 8-10 postparto (padres = 10%; coop. macho = 19,5%; coop. hembra = 6,7%), habiendo sido observado aun algún cooperante macho el 44% del tiempo cargando a las crías. Cabe señalar la variabilidad que en general mostraron todas las categorías en relación al tiempo de transporte, siendo especialmente llamativa en los machos reproductores. En este sentido, la gran varianza observada en los padres durante el conjunto del periodo con crías dependientes posiblemente explique el que su mayor participación en el transporte no haya diferido significativamente de la de las cooperantes hembras. De igual manera, el que no se hayan encontrado en los padres cambios significativos en el tiempo de transporte durante el

periodo con crías dependientes, cuando sí van reduciendo su participación media a lo largo de las fases (36%-20%-10%), posiblemente se deba a que mientras algunos padres apenas fueron observados transportando a las crías en la fase 1 y la fase 2, otros lo fueron el 81% y el 55% del tiempo, respectivamente.

Las pérdidas de peso en los machos reproductores y en los cooperantes macho de tití de cabeza blanca tras el nacimiento de crías en el grupo se han relacionado en estudios previos con la participación en el transporte de las crías (Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999), si bien otros trabajos no han encontrado esta relación entre pérdidas y contribución al transporte (*C. jacchus*: Nievergelt & Martin, 1999; *S. oedipus*: Achenbach & Snowdon, 2002). En este estudio, el tiempo que los cooperantes macho y las cooperantes hembra fueron observados transportando a las crías no se relacionó significativamente con sus pérdidas de peso. En el caso de los padres, y al contrario de lo esperado, la relación entre el tiempo de transporte y las pérdidas fue inversa, siendo menores las pérdidas de peso a mayor tiempo de participación en el transporte.

El tamaño del grupo en general, y el número de machos adultos en particular, dada su elevada contribución al cuidado de las crías (Cleveland & Snowdon, 1984; Price, 1992c), se han considerado buenas medidas de la cantidad y calidad de la cooperación con la que cuentan los individuos reproductores, y en especial las madres, para criar y sacar adelante a sus crías, relacionándose positivamente con el número de crías que sobreviven a la edad juvenil (Bales y cols., 2000; Garber, 1997; McGrew, 1988; Rothe, Koenig & Darms, 1993; Snowdon, 1996). Además, la tolerancia de los reproductores hacia extraños parece estar inversamente relacionada con el tamaño grupal (*C. kuhlii*: Schaffner & French, 1997). En varios trabajos se ha encontrado que las crías en grupos grandes son transportadas más, y reciben más comida por transferencia, que en los grupos pequeños (Feistner & Price, 1991; Price, 1990, 1992e; véase sin embargo también Washabaugh y cols., 2002). Los individuos reproductores de tití de cabeza

blanca reducen el tiempo que dedican al transporte y comparten menos alimento con las crías a medida que aumenta el número de cooperantes en el grupo, siendo asumidas las tareas por los cooperantes, y siendo este efecto más marcado en el caso de los machos reproductores, y especialmente importante durante las 4 primeras semanas (Cautividad: Cleveland & Snowdon, 1984; McGrew, 1988; Price, 1992e; Tardif y cols., 1990,1993; Washabaugh y cols., 2002; Ziegler, Widowski, y cols., 1990; Libertad: Savage, Snowdon, y cols., 1996). En este estudio, el tiempo de transporte de los padres se relacionó negativamente con el número de machos adultos presentes en el grupo, de forma próxima a la significación ($p= 0,059$). Los machos reproductores fueron observados menos tiempo transportando a las crías al aumentar el número de machos adultos en el grupo con los que compartir la tarea. Igualmente, las cooperantes hembra dedicaron menos tiempo al transporte a mayor número de machos adultos en el grupo, no alcanzándose tampoco en este caso la significación ($p= 0,075$). Así, si bien en general la contribución de las cooperantes hembras al transporte de las crías es pequeña, ésta se eleva al disminuir el número de machos adultos en el grupo, asumiendo un papel más activo en el transporte. En el caso de los cooperantes macho el tiempo que fueron observados transportando no se relacionó con el número de machos adultos en el grupo. Posiblemente en las familias estudiadas, al ser de gran tamaño, con más de cinco individuos por grupo (sin contar a los individuos juveniles), las crías sean transportadas más tiempo y este mayor transporte sea asumido por los cooperantes macho, no viéndose reducido así el tiempo de transporte individual al aumentar el número de machos en el grupo.

La presencia de cooperantes en el grupo es de esperar que pueda tener varios efectos compensatorios sobre el esfuerzo reproductivo de los individuos reproductores (Santos y cols., 1997), facilitando una reducción de su comportamiento parental, e incrementando el tiempo disponible para otras actividades, como el descanso o el tiempo de alimentación y forrajeo. Achenbach y Snowdon (2002) que no habían encontrado relación entre el porcentaje máximo de

tiempo de transporte y las pérdidas de peso en los machos adultos, incluidos los padres, de grupos de tití de cabeza blanca, sin embargo, observaron que los animales perdían menos peso al aumentar el número de machos adultos en el grupo. Los machos reproductores que no contaban con cooperantes en el grupo tuvieron las máximas pérdidas de peso, manteniendo además un peso bajo durante más tiempo (Achenbach & Snowdon, 2002). En el presente trabajo no se ha encontrado esta relación entre el número de machos y las pérdidas de peso para ninguna de las categorías de individuos de forma significativa. Hay que señalar que, mientras en el trabajo de Achenbach y Snowdon (2002) se estudiaron ocho partos en grupos con un tamaño de entre dos a seis individuos (sin contar a los individuos juveniles), siendo constituidos exclusivamente tres de los grupos por una pareja reproductora, en el presente estudio los seis nacimientos observados se dieron en grupos familiares grandes, de entre cinco y diez miembros, con por lo menos un cooperante macho por grupo, además del macho reproductor. Cabe pensar que el efecto beneficioso del aumento del número de cooperantes en el grupo posiblemente tenga un tope para los padres, pues los cooperantes también pueden ser competidores nutricionales y sexuales. Posiblemente a partir de cierto número de individuos, el incremento de machos adultos en el grupo no sólo no tenga beneficios para los padres, sino que hasta puede que tengan consecuencias indeseables por la competición de las crías.

Transporte y alimentación

Se ha planteado que el transporte de las crías de calitricidos es una actividad costosa relacionada con cambios en la ingesta, ya que en otros trabajos se ha descrito que mientras los animales transportan forrajean y se alimentan menos (Cautividad: *S. oedipus*: Price, 1992d; Sánchez, 1998; Sánchez y cols., 1999; Libertad: *C. jacchus*: Digby & Barreto, 1996; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; Terborgh & Goldizen, 1985). Aunque el diseño observacional de

este estudio no permite conocer si realmente los individuos reducían el tiempo de alimentación mientras transportaban, el porcentaje de tiempo que los padres y los cooperantes macho transportaban a las crías mientras comían era menor que el observado en las sesiones de no alimentación, aunque en los padres las diferencias eran sólo próximas a la significación ($p=0,074$). Los padres y los machos reducían su transporte mientras comían, por lo que posiblemente no tener a las crías encima a la hora de alimentarse sea mejor. Puede que accedan preferentemente al alimento cuando no transportan, pero también puede ser que rechacen a la cría, transfiriéndolas a otros individuos, o esperen a que se las soliciten, antes de ir a comer. Dado que además se ha encontrado que los individuos que más transportaban durante las sesiones de no alimentación también lo eran en las sesiones de alimentación, parece que no había un cambio de roles en los individuos entre ambos contextos.

Por otro lado, el tiempo de transporte de los padres y los cooperantes macho mientras comían, al igual que pasaba durante las sesiones de no alimentación, fue mayor que el de las cooperantes hembra (16,5% en padres, 13% en coop. macho, y 4% en coop. hembra), sin embargo en este caso las diferencias no alcanzaron la significación ($p=0,055$). El tiempo que los cooperantes macho fueron observados transportando mientras accedían al alimento fue reduciéndose progresivamente a lo largo del periodo con crías dependientes, de forma próxima a la significación ($p=0,060$). Mientras que, durante la *fase de independencia avanzada* (Fase 3), en las sesiones de no alimentación los animales todavía fueron observados transportando a las crías un tiempo considerable (padres un 10%, cooperantes macho un 19,5%, y cooperantes hembra un 6,7% del tiempo), durante las sesiones de alimentación apenas accedieron al alimento transportando (padres un 1%, cooperantes macho un 5,4%, y cooperantes hembra un 2,2% del tiempo). En las semanas 8-10 postparto las crías ya comen por sí mismas, y solicitan y aceptan transferencias de comida por parte de los individuos del grupo más frecuentemente (Kostan & Snowdon, 2002; Price 1992c), reduciéndose gradualmente la lactancia (Yamamoto, 1993), por lo

que durante las sesiones de alimentación el tiempo que pasan independientes posiblemente sea mayor, permaneciendo solas mientras manipulan o comen algo, o moviéndose entre los individuos del grupo para conseguir alimento. Además, el elevado peso de las crías durante esta fase, que llegan a suponer cada una de ellas un 25-30% del peso corporal de un adulto en la semana 10 de vida (Tardif y cols., 1986), posiblemente limite físicamente en mayor medida a los individuos que las están transportando, dificultándoles a la hora de acceder al alimento, por lo que puede que algunos individuos las rechacen más en los contextos de alimentación.

Hubo una gran varianza entre los padres en relación al tiempo que fueron observados transportando mientras comían, especialmente en la *fase de máxima dependencia* (Fase 1). El número de machos adultos en el grupo se relacionó de forma inversa con el tiempo de transporte de los machos reproductores durante la ingesta de papilla. De igual manera que en los contextos de no alimentación, los padres al contar con más cooperantes macho en el grupo reducían el transporte mientras comían en las sesiones de alimentación. Posiblemente los padres transporten menos, indistintamente del contexto, al haber más machos adultos en el grupo. En los cooperantes macho ocurría lo contrario que en el caso de los padres, siendo observados más tiempo transportando durante el tiempo que ingerían papilla a mayor número de cooperantes macho en el grupo. En varios estudios con calitrícidos se ha visto que entre los miembros del grupo, y especialmente entre los machos, se da cierta división de tareas, empleando, por ejemplo, centinelas en los contextos de alimentación del grupo (*C. jacchus*: Koenig, 1994; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; *S. geoffroyi*: Caine, 1998; Dawson, 1979; *S. labiatus*: Zullo & Caine, 1988; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996). Mientras que en grupos pequeños es más probable que el individuo que transporta a las crías también exhiba comportamientos de vigilancia, en grupos grandes se dividen los roles, transportando un macho mientras que otro vigila los alrededores (*S. midas*: Moura & Alonso, 2000; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996; Snowdon, 1996). Este efecto en relación al tamaño del grupo posiblemente sea más llamativo al

aumentar el número de machos adultos, ya que estos tienen un rol más importante en la vigilancia (Price y cols., 1991; Savage, Snowdon, y cols., 1996). Así, en nuestro estudio, los cooperantes machos durante las sesiones de alimentación parecen ver facilitado su acceso al alimento, a pesar de estar transportando a las crías, cuando hay otros cooperantes machos que de forma simultánea pueden estar ocupándose de la vigilancia.

Por su parte, las cooperantes hembra, cuyo tiempo de transporte en ambos contextos también correlacionaba positivamente, no mostraron diferencias significativas en relación al tiempo de transporte según fuesen contextos de alimentación o de no alimentación. El tiempo de transporte mientras comían en las sesiones de alimentación no se redujo al aumentar el número de machos en el grupo, cuando sin embargo sí se veía disminuido durante las sesiones de no alimentación. Las cooperantes hembra de tití de cabeza blanca transportan poco a las crías (Cleveland & Snowdon, 1984; Feistner & Price, 1990; Price, 1990, 1992c; Pryce, 1988). Si bien pasan más tiempo en contacto y espulgando a los individuos que están transportando, también reciben a menudo agresiones por parte de otros miembros del grupo, no sólo de la madre, que limitan su acceso a las crías (Snowdon y cols., 1993), rechazando los cooperantes menos y resistiéndose más a una transferencia si el potencial transportador es una hembra (Price, 1991). Se ha sugerido que las hembras no reproductoras podría utilizar el transporte como una forma de mejorar su posición periférica en el grupo, ya que mientras llevan a las crías las madres las agreden menos (Sánchez y cols., 2002). Las cooperantes hembra podrían aprovechar durante las sesiones de alimentación para aumentar su participación en el transporte de las crías, siendo los machos más tolerantes con ellas en los contextos con comida, mientras que ellos se alimentan y/o vigilan.

Se había planteado que si el transporte es costoso dado que los individuos comen y forrajean menos mientras están cargando a las crías (Goldizen, 1987a; Price, 1992d; Tardif, 1997), su ingesta energética total podría resultar reducida durante el periodo con crías dependientes en comparación a su ingesta habitual en un periodo sin crías dependientes. En el presente estudio, en los padres y en los cooperantes macho no se han encontrado cambios en la ingesta durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes, y al contrario de lo esperado, incluso, las cooperantes hembras aumentaron su ingesta durante el periodo con crías dependientes (6,6%), siendo el incremento con respecto al periodo sin crías dependientes casi significativo durante la fase 1 (10,61%), y significativo en la fase 2 (27,69%). Quizá las cooperantes hembra pueden comer más porque transportan menos, mientras que los padres y los cooperantes macho tienen que repartir su tiempo entre transportar y comer. En la *fase de independencia avanzada* de las crías (Fase 3) la ingesta de las cooperantes hembra retornó al nivel de su ingesta habitual durante el periodo sin crías dependientes. Huck y cols. (2004b) habían sugerido que los transportadores podrían intentar maximizar su tiempo de ingesta, comiendo más durante los momentos que no transportan, sin embargo, plantean que los individuos de varios grupos de *Saguinus myxtax* en libertad no compensan de esta manera la reducción de ingesta mientras transportan, pues el tiempo total dedicado a alimentarse era menor en periodos de crianza que en periodos de no crianza. Si bien el tiempo de alimentación puede ser utilizado como un indicador de la ingesta, factores como la velocidad de ingesta, o la elección de determinados ítems de alimento, podrían modificar la ingesta de los individuos (Gittleman & Thompson, 1988; Huck y cols., 2004b; Nievergelt & Martin, 1999). La selección de alimentos con un elevado contenido energético, y fáciles de procesar, parece ser más importante para aumentar la ingesta total, ya que la variación en los ratios de ingestión, es decir, en los gramos consumidos por minuto, se relaciona más con diferencias entre distintos tipos de alimento que con diferencias entre diferentes sujetos a la hora de procesar un mismo tipo de

alimento (*Semnopithecus entellus*: Schülke, Chalise & Koenig, 2006). Además, en libertad, se ha planteado que el incrementar la velocidad de ingesta no permitiría ahorrar demasiado tiempo como para que tuviera consecuencias sobre la energética general de los individuos (Williamson & Dunbar, 1999).

Hasta el momento no se había realizado ningún estudio que midiera la ingesta total de individuos mantenidos en sus grupos familiares, y con una dieta variada. En libertad resulta difícil medir realmente la ingesta energética completa de los individuos, si bien Miller y cols. (2006) han estimado la ingesta en periodos de reproducción y no reproducción para el caso de las hembras reproductoras de *L. rosalia*, encontrando que reducían la ingesta en los periodos de crianza. En cautividad, sólo hay dos trabajos con calitricidos en los que se haya registrado la ingesta total de los individuos, sin embargo, se han realizado con individuos aislados o en pareja, y con una dieta compuesta, durante los periodos de observación, exclusivamente por pellets y algunos trozos de fruta para facilitar su cuantificación (*C. jacchus*: Nievergelt & Martin, 1999; *S. oedipus*: Kirkwood & Underwood, 1984). Kirkwood y Underwood (1984) establecieron las necesidades de mantenimiento energético para el *S. oedipus*, en base al registro de la ingesta de ocho individuos alojados individualmente y de dos parejas no reproductoras. A partir de esta información interpretaron que el incremento de ingesta observado en dos parejas a lo largo de las seis semanas siguientes al parto, en un caso con gemelos y en otro con una única cría, estaba asociado a la demanda energética que supone la lactancia para las madres, ya que asumieron que los padres no variaban su ingesta en relación a sus niveles de mantenimiento. La ingesta medida en otras parejas con crías indicó que había una gran variabilidad entre los grupos, no debida al tamaño de la camada, que relacionaron con posibles diferencias individuales en relación a los requerimientos por mantenimiento de los individuos reproductores (Kirkwood & Underwood, 1984). Por su parte, Nievergelt y Martin (1999) observaron ocho parejas de marmosete común (*C. jacchus*) que tuvieron gemelos, excepto una que tuvo una única cría, en distintos momentos

de su ciclo reproductor. Mientras que las hembras reproductoras solamente mostraron cambios en su ingesta durante la lactancia, aumentando un 50% en la segunda semana tras el parto, y un 100% durante la quinta y sexta semana, los padres no mostraron cambios en su ingesta ni durante la ovulación, ni durante la preñez, ni durante la lactancia.

Los valores medios del *cociente entre la ingesta energética media diaria y el gasto energético diario por mantenimiento* (IE:TMB) de los animales de este estudio estuvieron por encima del valor requerido para cubrir las necesidades de mantenimiento (véase apartado de *Sesiones de alimentación en Material y Métodos*; Black y cols., 1991; Cunningham, 1991; Dasilva, 1992; FAO/WHO/UNU, 1985; Goldberg y cols., 1991; Hammond & Diamond, 1997; Johnson, 2002). Sin embargo, resulta llamativo el bajo valor de EI:BMR que se ha encontrado en las cooperantes hembra durante el periodo sin crías dependientes. Si bien la ingesta energética media total de los individuos no difirió entre las categorías en ninguno de los periodos, las cooperantes hembras en el periodo sin crías dependientes comieron 1,4 veces su TMB, mientras que los padres y los cooperantes macho, y ellas mismas durante el periodo con crías dependientes, comieron 1,6 veces su TMB. De hecho, todas las cooperantes hembra, menos una, incrementaron su ingesta durante el periodo con crías dependientes con respecto al periodo sin crías dependientes. Podría ser que las hembras adultas durante las primeras semanas de vida de las crías, dada su baja participación en el transporte, aprovechen para comer más, lo que podría favorecer su fertilidad. Las dietas hipercalóricas, o con un mayor aporte de proteína, se asocian con un mayor número de crías en el marmosete común (Tardif & Jaquish, 1994) y en el tití de cabeza blanca (*S. oedipus*: Kirkwood, 1983), en comparación a una dieta normal, mientras restricciones en la dieta parecen aumentar el número de abortos (*C. jacchus*: Tardif, Power, Layne, Smucny & Ziegler, 2004). También la presencia de más de una hembra preñada en el mismo grupo se asocia con un aumento en la abundancia de alimento (*C. jacchus*: Saltzman, 2003; *L. chrysomelas*: de Vleeschouwer y cols., 2001). En estudios de restricción alimenticia con

humanos se ha visto que los individuos en cuanto tienen la oportunidad aumentan su ingesta para compensar el balance negativo creado por un déficit en la entrada de energía (Levine, 2004), lo que quizá también podrían estar haciendo las cooperantes hembras de este estudio. Dado que las hembras reproductoras de tití de cabeza blanca pueden volver a ser fértiles a los $27,3 \pm 4,1$ días del parto (Ziegler, Snowdon & Uno, 1990; Ziegler, Widowski, y cols., 1990; Ziegler, Widowski & Snowdon, 1990), el periodo posterior al parto parece ser un momento de especial competición reproductora entre ellas y sus hijas (*C. jacchus*: Digby, 1995; *L. rosalia*: Dietz & Baker, 1993; *S. oedipus*: Savage, Giraldo, y cols., 1996; Snowdon y cols., 1993). El descenso encontrado en los niveles hormonales, durante las primeras semanas tras el nacimiento en las cooperantes subordinadas de *S. oedipus* (Cautividad: Snowdon y cols., 1993; Ziegler, Savage y cols., 1987; Libertad: Savage y cols., 1997), y en las prepuberales de *C. kuhlii* (Puffer y cols., 2004), podrían prevenir el incremento en la competición de las hembras subordinadas durante el periodo postparto, lo que se ha relacionado con que las cooperantes hembra de tití de cabeza blanca reciban más agresiones por parte de la madre durante las nueve semanas posteriores al nacimiento de las crías (Sánchez y cols., 2002).

A pesar de que la ingesta media de los padres y los cooperantes macho no varió entre los periodos del estudio, todas las categorías mostraron una alta variabilidad en el porcentaje de cambio de ingesta durante el conjunto y las fases del periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes en el grupo. Algunos individuos tras el nacimiento de las crías reducían su ingesta entre un 10-20%, y otros la aumentaban entre el 25-30%. Es de señalar que, como se puede ver en la Tabla 11 del apartado de *Resultados*, los valores más bajos, tanto de ingesta media durante el periodo con crías dependientes, como de porcentaje de cambio con respecto al periodo sin crías dependientes, se observaron en los padres durante las cuatro primeras semanas de vida de las crías, *fase de máxima dependencia* (Fase 1), llegando uno de ellos a reducir su ingesta un 27,8% con respecto al periodo sin crías dependientes. Por el

contrario, en los cooperantes de ambos sexos el valor medio de ingesta más bajo se registró durante la última fase, *fase de independencia avanzada* (Fase 3), al igual que la máxima reducción de ingesta con respecto a periodo sin crías dependientes, mostrando un cooperante macho un porcentaje de reducción de ingesta del 33,4% y del 21,3% en una cooperante hembra. Aunque el transporte no explica los cambios en la ingesta de los individuos tras el nacimiento de las crías, pues no se encontró para ninguna categoría relación entre el tiempo de transporte y los cambios en la ingesta en relación al periodo sin crías dependientes, las variaciones encontradas podrían estar de alguna manera relacionadas con el hecho de que la participación de los padres es más importante durante la fase 1, mientras que la de los cooperantes macho lo es en las fase 2 y 3. Por otro lado, el que se den las máximas reducciones de ingesta en los cooperantes de ambos sexos durante las últimas semanas del estudio, *fase de independencia avanzada* (Fase 3), podría también estar relacionado con la conducta de transferencia de alimento hacia éstas. Cuando el transporte por parte de los miembros del grupo empieza a reducirse, comienzan las peticiones de comida por parte de las crías, y las transferencias de alimentos hacia éstas, siendo especialmente frecuente entre las semanas 10-12 (Roush & Snowdon, 2001; Yamamoto, 1993), y éste puede ser un comportamiento costoso para los individuos, pues tienen que buscar más alimento, y muchas veces renunciar a ítems de comida muy apreciados o ricos energéticamente (*L. rosalia*: Rapaport, 2006; *S. oedipus*: Feistner & Chamove, 1986; Joyce & Snowdon, 2007). Si bien algunos trabajos encuentran que los de más edad (Feistner & Price, 1990; Roush & Snowdon, 2001) y las hembras (Cleveland & Snowdon, 1984) ofrecen y transfieren más comida a las crías, sin embargo, otros no encuentran diferencias entre sexos (Feistner & Price, 1990; Price, 1992c).

Al analizar el efecto del número de machos adultos en el grupo sobre los cambios de ingesta durante el periodo con crías dependientes no hemos encontrado relación en el caso de los padres y las cooperantes hembra. Sin embargo, los cooperantes macho incrementaron su ingesta tras el nacimiento de las crías al aumentar su número en el grupo, de forma próxima a la

significación ($p= 0,08$). En relación al tiempo de transporte mientras comían en las sesiones de alimentación, se había visto que los cooperantes macho adultos transportaban más mientras accedían al alimento al aumentar su número en el grupo. Así, un mayor número de machos adultos con los que dividirse las tareas de la crianza, y de la vida en grupo, parece beneficiar en cierta medida a los cooperantes macho, pues les permitiría incrementar tras los partos su acceso a la comida, aunque estén transportando. Para los machos reproductores también se esperaba este efecto positivo sobre la ingesta al aumentar el número de cooperantes macho presentes en el grupo, sin embargo, posiblemente, en cautividad, los padres en grupos con pocos cooperantes accedan más al alimento a la vez que están transportando, en detrimento de la vigilancia, lo que quizás no puedan hacer en libertad sin ver perjudicada la supervivencia de los individuos del grupo y la de sus crías. Sin embargo, al igual que puede ocurrir en el caso de los cooperantes, probablemente también aprovechen a comer más mientras no transportan, y/o sean más eficientes en su alimentación, haciendo una selección de alimentos energéticamente más ricos (*Observación personal*; varios cooperantes macho comían sobre todo pan, que tiene un alto valor energético por gramo y unidad administrada).

Si bien en el conjunto los cooperantes macho no variaban su ingesta, y las cooperantes hembra la incrementaban tras el nacimiento de las crías, los cooperantes de ambos sexos que menos aumentaron su ingesta perdieron más peso. Podría ser que los individuos tras el nacimiento de las crías en el grupo necesiten comer más, como consecuencia de un incremento en el gasto energético, y quien no lo consiga pierda peso. Las limitaciones ecológicas en libertad en relación a la disponibilidad de alimento, se ha ligado en varias especies con partos estacionales (Ferrari & Lopes Ferrari, 1989; Garber, 1997; Goldizen y cols., 1988; Snowdon & Soini, 1988; Terborgh, 1983; *L. rosalia*: Dietz y cols., 1994; Miller y cols., 2006; *S. nigricollis*: de la Torre y cols., 1995), habiéndose visto pérdidas importantes de peso durante las épocas de sequía (Dietz y cols., 1994; Goldizen y cols., 1988). En el tití de cabeza blanca en libertad, los

partos, y sobre todo los periodos de lactancia, coinciden con la época de mayor abundancia de alimento (Savage, Snowdon, y cols., 1996). La posibilidad de variación o ajustes en la reproducción de las hembras en relación a la disponibilidad de recursos energéticos, o a cambios en la dieta, se ha considerado un importante factor de selección en los calitricidos (*C. jacchus*: Smucny y cols., 2004; Tardif & Jaquish, 1997; *L. rosalia*: Miller y cols., 2006; *S. oedipus*: Savage, Giraldo, y cols., 1996).

Transporte y gasto energético

El transporte de las crías en calitricidos también se ha relacionado con un incremento de gasto energético de los individuos, como consecuencia de desplazarse cargando el elevado peso de las crías (Tardif, 1997; Tardif & Harrison, 1990; Tardif y cols., 1993). Excepto en los individuos que se encuentran en circunstancias excepcionales, como la preñez o el crecimiento, las mayores fuentes del gasto energético total (GE) incluyen mantenimiento, termorregulación, digestión, y la energía gastada durante las actividades diarias (Karasov, 1992; Levine, 2004; López-Fontana, Martínez-Gonzalez & Martínez, 2003; Nagy & Milton, 1979). El gasto energético por mantenimiento metabólico supone la mayor parte del GE de los individuos (60-75%; López-Fontana y cols., 2003; Steudel, 2000), sin embargo, la energía debida a la actividad física es el componente más variable de éste (Levine, 2004; López-Fontana y cols., 2003). En varios trabajos, tanto en humanos (Conway, Seale, Jacobs, Irwin & Ainsworth, 2002; Erlichman, Kerbey y James, 2002; Levine, 2004; Melzer, Kayser, Saris y Pichard, 2005), como en otros mamíferos (*Mus musculus*: Hambly & Speakman, 2005; *Macaca mulata*: Sullivan y cols., 2006), se ha visto que al variar el nivel de actividad de los individuos se inducen cambios en el balance energético que pueden provocar cambios en el peso corporal. Las variaciones en el patrón de locomoción puede tener potenciales implicaciones ecológicas, dado que la locomoción es una

conducta que puede llegar a ocupar un porcentaje importante de la energía diaria que un animal dispone para actividad (con un máximo del 15-45% de la energía total del organismo), sobre todo en aquellas especies que diariamente recorren grandes distancias (Altmann, 1987; Baudinette, 1991; Corp, Gorman & Speakman, 1999; Covell, Miller & Karasov, 1996; Crete & Lariviere, 2002; Garland, 1983; Gettinger, 1984; Karasov, 1981, 1992; Kenagy & Hoyt, 1989; López-Fontana y cols., 2003; Pontzer & Wrangham, 2004; Steudel, 2000; Warren & Crompton, 1998; Williams, Anderson & Richardson, 1997). La importancia del gasto debido a la locomoción es más evidente si se valora en relación al gasto por actividad excluyendo el gasto por mantenimiento (López-Fontana y cols., 2003; Steudel, 2000), en cuyo caso puede llegar a ocupar el 40-60% del GE no basal (Kenagy & Hoyt, 1989; Pontzer & Wrangham, 2004).

Para las especies no sedentarias, que deben recorrer largas distancias al día, los costos energéticos asociados al transporte de crías también son muy altos (*Papio cynocephalus*: Altmann & Samuels, 1992), puesto que el transporte de las crías sólo aumenta el gasto de los individuos mientras se mueven (Griffin y cols., 2003; Taylor y cols., 1980). En varios trabajos con calitricidos en libertad y en cautividad se ha visto que mientras transportan los individuos reducen el movimiento, ya sea el tiempo (*S.oedipus*: Price, 1992d; Sánchez, 1998) o la distancia (*C. jacchus*: Digby & Barreto, 1996), y/o descansan más (*C. jacchus*: Digby & Barreto, 1996; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a), con lo que se ha sugerido que los individuos podrían estar reduciendo el gasto energético del transporte (Digby & Barreto, 1996; Price, 1992d; Tardif & Harrison, 1990). Sin embargo, también podrían reducir la distancia y el tiempo que se mueven en general, no sólo mientras están cargando con el peso de las crías (Garland, 1983; Karasov, 1992).

Los resultados de este estudio indican que durante los periodos con crías dependientes, ni los padres, ni los cooperantes macho, variaron de forma significativa su tiempo en movimiento en la condición de transporte con respecto a la condición de no transporte (porcentaje de tiempo

en movimiento, respectivamente; padres: 13,3% vs. 11,7%; coop. macho: 10,4% vs. 11,5%), lo que coincide con otros trabajos previos (*C. jacchus*: Digby & Barreto, 1996; *S. fuscicollis*: Goldizen, 1987a; *S. mystax*: Huck y cols., 2004b; *S. oedipus*: Price, 1992f). Sólo las cooperantes hembra disminuyeron significativamente su tiempo de movimiento mientras transportaban a las crías comparado a cuando no lo hacían (7,8% vs. 9,8%, respectivamente), reduciéndolo un 20,5%. El porcentaje de tiempo en movimiento no difirió entre las categorías de individuos, ni en la condición de transporte, ni en la condición de no transporte en ninguno de los periodos.

Cuando comparamos la distancia media recorrida en el periodo con crías dependientes entre la condición de no transporte y la condición de transporte, encontramos que todas las categorías mientras transportan a las crías recorrían menos espacio que cuando no las transportaban (metros recorridos durante el tiempo total observado en cada condición, respectivamente; padres: 3,74 m/min vs. 4,15 m/min; coop. macho: 3,96 m/min vs. 5,86 m/min; coop. hembra: 2,50 m/min vs. 4,14 m/min), si bien en los padres las diferencias no fueron significativas. Mientras que los padres redujeron cerca de un 10% la distancia recorrida mientras transportaban, los cooperantes macho y hembra mostraron disminuciones del 32% y 39%, respectivamente. Digby y Barreto (1996) observaron que los individuos de grupos de *C. jacchus* en libertad reducían la distancia media recorrida mientras transportaban a las crías frente a un periodo sin crías, mientras que el tiempo en movimiento no difería. En el presente estudio, la distancia media recorrida durante la condición de no transporte no difirió entre las categorías, sin embargo, en la condición de transporte los cooperantes macho recorrieron más espacio que las cooperantes hembra.

Combinando los datos en relación al tiempo en movimiento y la distancia recorrida, los individuos en este estudio fueron más despacio mientras se movían cargando a las crías que cuando no lo hacían (velocidad en la condición de transporte y de no transporte; Media \pm DT;

padres: $27,37 \pm 6,40$ m/min vs. $35,62 \pm 6,40$ m/min; coop. macho: $37,59 \pm 3,81$ m/min vs. $49,35 \pm 9,80$ m/min; coop. hembra: $31,65 \pm 10,67$ m/min vs. $40,92 \pm 8,40$ m/min). Reducir la velocidad a la que se desplazan mientras transportan, podría tener consecuencias para los individuos en libertad, por ejemplo, limitando la capacidad de huida ante depredadores y de seguimiento del grupo. Aunque en este estudio no hay datos al respecto, se ha sugerido que el transporte de las crías podría aumentar el riesgo de predación de los cooperantes y de las crías, especialmente si se mueven más despacio durante los movimientos del grupo (Snowdon, 1996). Además, si reducen la distancia recorrida mientras cargan con el peso de las crías, el transporte podría incluso repercutir en una locomoción más lenta del grupo, ya que durante sus desplazamientos diarios los miembros del grupo se mueven juntos, manteniéndose en contacto mediante vocalizaciones (Caine, 1993; Dawson, 1979; Garber, 1988; Goldizen, 1983a). Igual que los individuos que vigilan se separan frecuentemente del resto del grupo y permanecen más en áreas abiertas, siendo más vulnerables a la predación (Savage, Giraldo, y cols., 1996), los que transportan, mientras se mueven con el grupo, podría ser que se mantuvieran más críticos y preferentemente en posiciones centrales, desplazándose en línea recta entre los emplazamientos consecutivos que visitan a lo largo del día. Por otro lado, en libertad, si los individuos que transportan no pueden reducir su velocidad, al tener que seguir al grupo, el gasto por transporte de crías sería más elevado.

Cuando se analizó el tiempo en movimiento en cada uno de los periodos del estudio, los tamarines se movieron más tiempo durante el periodo con crías dependientes que durante el periodo sin crías dependientes (porcentaje de tiempo en movimiento, respectivamente; padres: 11,1% vs. 9,4%; coop. macho: 11,3% vs. 8,1%; coop. hembra: 9,7% vs. 9,4%), si bien sólo en el caso de los cooperantes macho las diferencias mostraron ser significativas (incremento medio tras el nacimiento; padres = +18,6%; coop. macho = +39,3%; coop. hembra = +8%). Huck y cols (2004b) también describen en grupos de *Saguinus mystax* un mayor tiempo en movimiento de

los individuos en periodos con crías dependientes en el grupo que cuando no las hay. En los padres y los cooperantes macho el incremento en el tiempo en movimiento durante el periodo con crías dependientes se debió a un aumento del tiempo en movimiento tanto en la condición de no transporte, como en la condición de transporte. El mayor porcentaje de tiempo en movimiento fue encontrado en los padres durante la condición de transporte, si bien mostraron una gran variabilidad. En relación a la distancia recorrida, en los padres y los cooperantes macho también fue mayor durante los periodos con crías dependientes que en los periodos sin crías dependientes, incrementándose un 39% y un 50% tras el nacimiento de las crías, respectivamente, pero también en este caso las diferencias solamente mostraron estar cercanas a la significación en el caso de los cooperantes macho ($p= 0,059$). Tanto para los padres, como para los cooperantes macho, el incremento de espacio recorrido tras el nacimiento de las crías se dió principalmente durante la condición de no transporte, en la que pasaban mucho más tiempo. Las hembras, que reducían el tiempo en movimiento, y la distancia recorrida, en la condición de transporte con respecto a la condición de no transporte, no mostraron cambios significativos en su locomoción tras el nacimiento de las crías en comparación al periodo sin crías dependientes. La distancia media recorrida, tanto en el periodo sin crías dependientes, como en el periodo con crías dependientes (metros recorridos en cada periodo, respectivamente; padres: $2,87 \pm 1,15$ m/min vs. $3,74 \pm 1,83$ m/min; coop. macho: $3,77 \pm 1,45$ m/min vs. $5,44 \pm 2,54$ m/min; coop. hembra: $4,30 \pm 1,84$ m/min vs. $4,04 \pm 1,56$ m/min), está en torno a los valores encontrados en esta especie y en otras en libertad (*C. jacchus*: 1 m/min, Hubrecht, 1985; *L. rosalia*: 2,3-4,3 m/min, Franklin y cols., 2007; *S. fuscicollis*: 3,86 m/min, Pook & Pook, 1982; 2,25 m/min, Terborgh, 1983; *S. imperator*: 1,5 m/min, Terborgh, 1983; *S. oedipus*: 2,26 m/min, Neyman, 1977). Sin embargo, en libertad la distancia recorrida por los grupos suele subestimarse, ya que se suele medir solamente el espacio recorrido que separa dos puntos, sin tener en cuenta las posibles desviaciones que los animales han podido realizar en su recorrido entre las dos

ubicaciones.

Por otro lado, si bien no se encontraron diferencias entre las categorías de individuos ni en el tiempo, ni en la distancia recorrida, durante ninguno de los periodos del estudio, dentro de cada categoría los individuos mostraron una gran variabilidad en el porcentaje de cambio en el tiempo en movimiento, y en la distancia recorrida, tras el nacimiento de las crías respecto al periodo sin crías dependientes. Si bien alguno de los padres y de las cooperantes hembra redujeron tras el nacimiento de las crías su tiempo de movimiento alrededor de un 30%, y un cooperante macho un 13%, también los hubo que lo incrementaron de manera sustancial, habiendo sido el máximo incremento encontrado del 47% en un padre, del 82% en un cooperante macho, y del 90% en una cooperante hembra. En relación a la distancia recorrida las disminuciones durante el periodo posterior a los nacimientos iban del 28% al 48%, y los incrementos del 112% hasta un 164%. Ni el tiempo de transporte, ni el número de machos adultos en el grupo, se relacionó con el porcentaje de cambio que los cooperantes macho y hembra mostraron en el tiempo en movimiento, o en la distancia recorrida, durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes. Sin embargo, en el caso de los padres, se encontró que se movían menos tiempo a mayor tiempo de transporte, de forma cercana a la significación ($p= 0,072$), y menos tiempo, y menos espacio, a menor número de cooperantes macho adultos en el grupo, también de forma próxima a la significación ($p= 0,059$, para ambos casos). También, solamente en el caso de los padres se encontró un efecto del tiempo de transporte y del número de machos en el grupo sobre la locomoción durante la condición de transporte. Cuanto más tiempo transportaban menos tiempo y menos metros se movían mientras llevaban a las crías. Además, a menor número de machos en el grupo también se reducía el tiempo en movimiento en la condición de transporte, aunque en este caso las diferencias no alcanzaron la significación ($p= 0,059$).

Al analizar la locomoción a lo largo de las diferentes fases establecidas en relación a al grado de la dependencia de las crías se ha encontrado que los cooperantes macho incrementaron en la fase 1 y 2 el tiempo en movimiento en torno al 46% con respecto al periodo sin crías dependientes, y la distancia recorrida un 54% en la fase 1 y un 65% en la fase 2, si bien las diferencias en relación al espacio recorrido no alcanzaron la significación. Durante la fase 1 los padres y las cooperantes hembra también aumentaron su tiempo en movimiento con respecto al periodo sin crías dependientes, con un incremento medio del 26% y del 23,6%, respectivamente, aunque sólo en el caso de las cooperantes hembra las diferencias estuvieron próximas a la significación ($p= 0,080$). Durante la fase 3, en comparación a la fase 1, las cooperantes hembra se movieron menos tiempo y recorrieron una distancia media menor (reducción en la fase 3 con respecto a la fase 1 del 30,7% en el tiempo en movimiento, y del 35,8% en la distancia recorrida).

El aumento de movimiento encontrado tras el nacimiento de las crías resulta sorprendente en una situación en cautividad, en la que no tienen necesidad de desplazarse para conseguir el alimento. Quizás podría estar relacionado con la competición que existe entre los tamarines por transportar a las crías, que en grupos grandes en cautividad, como los de este estudio, se ha visto que es aún mayor (Cleveland & Snowdon, 1984; Price, 1990,1991), produciéndose un mayor número de transferencias y peticiones por llevar a las crías entre los individuos, siendo los intervalos de transporte de corta duración, y también dándose un menor número de rechazos a transportar las crías por parte de los cooperantes (Price, 1991). El que la competición por transportar a las crías parezca ser especialmente importante durante las primeras semanas postparto (Pryce, 1988), podría explicar que el incremento generalizado del movimiento observado en los individuos fuera más elevado durante la fase 1 (*fase de máxima dependencia*). Además, durante el periodo que sigue a los partos los individuos se sienten especialmente atraídos hacia las crías, manteniéndose más en contacto con los que las llevan e intentando

frecuentemente tomarlas desde otros individuos (Cleveland & Snowdon, 1984; Snowdon, 1996; Tardif y cols., 1990). Para los cooperantes se han sugerido distintos tipos de beneficios que podrían obtener por participar en el cuidado de las crías: ganar experiencia en el cuidado parental (Abbott y cols., 1993; Baker, 1991; Goldizen, 1988; Johnson y cols., 1991; Savage, Snowdon, y cols., 1996; Tardif y cols., 1984), y/o utilizar el transporte como pasaporte para permanecer en el grupo, incrementando la tolerancia de los padres (Baker y cols., 1993; Ferrari & Diego, 1992; Goldizen & Terrborgh, 1989; Sánchez y cols., 2002; Tardif, 1997).

El incremento de la locomoción observado en el caso de los machos reproductores tras el nacimiento de las crías podría explicarse en relación con su papel regulador del transporte, ya que aumentan el movimiento, incluso en la condición de transporte, al incrementar el número de machos adultos en el grupo. En otros trabajos previos se ha señalado que, sobre todo en grupos grandes, los padres podrían estar actuando como “puente” en las transferencias (*S. labiatus*: Pryce, 1988; *S. oedipus*: Sánchez, 1998), solicitando las crías a los cooperantes y cediéndoselas rápidamente a la madre, para que las pueda dar de mamar el tiempo suficiente (Hrdy, 1976; Maestriperieri, 1994, 1999; Paul & Kuester, 1996; Quiatt, 1979; Silk, 1999). Los padres en grupos con pocos cooperantes macho, que asumen gran parte del tiempo de transporte ellos solos, parecen mantener un comportamiento más críptico, reduciendo su movimiento con respecto al periodo sin crías dependientes, lo que podría interpretarse como una forma de ahorro energético. Por otro lado, en varias especies de calitrícidos se ha observado que los machos siguen a la hembra durante los momentos más fértiles, como un intento por monopolizar las cópulas con la hembra (Heymann, 2000), y en grupos grandes les puede resultar más difícil el conseguirlo, necesitando mayores desplazamientos. Sin embargo, también podría ser que la presencia de crías en el grupo provocase que los animales se movieran más tras el nacimiento de las crías como consecuencia de la necesidad de incrementar los comportamientos de vigilancia (Heymann,

1990b; Moura & Alonso, 2000), o como consecuencia de un incremento en el nivel de activación o arousal general de los individuos y del grupo, provocado por la nueva situación, en la que tienen que estar más pendientes de las crías.

Tardif (1997) había estimado que un adulto transportando a dos crías de 30 días de edad vería incrementado un 21% su gasto calórico por minuto de desplazamiento, con respecto a cuando se desplaza sin carga. Sin embargo, los resultados de este estudio muestran que no hay diferencias en el gasto por minuto (*gasto relativo por movimiento*), ni tampoco en el *ratio de actividad física* (RAF), de los tamarines cuando se mueven transportando o sin transportar tras el nacimiento de las crías. Es decir, cuando se mueven cargando a las crías no gastan más ($556,04 \pm 82,13$ J/min; RAF = $4,11 \pm 0,53$) que cuando lo hacen sin cargarlas ($558,80 \pm 97,71$ J/min; RAF = $4,08 \pm 0,54$), suponiendo la diferencia sólo un incremento de un 0,5%. Los animales principalmente reducen la demanda energética que supone desplazarse transportando una carga pesada recorriendo menores distancias mientras transportan respecto a cuando no transportan sin modificar de forma significativa el tiempo en movimiento, es decir, yendo más despacio, de forma que compensan el incremento que provoca moverse cargando el peso de las crías, con una reducción media de la velocidad de desplazamiento mientras transportan del 24% con respecto a cuando no transportan. A pesar de esta reducción de la velocidad en los individuos mientras transportaban, la velocidad media en conjunto no varió en relación a la presencia o ausencia de crías dependientes en el grupo (velocidad en el periodo sin crías dependientes y en el periodo con crías dependientes; padres: $30,38 \pm 7,32$ m/min vs. $33,54 \pm 5,32$ m/min; coop. macho: $45,51 \pm 10,59$ m/min vs. $46,42 \pm 8,79$ m/min; coop. hembra: $44,25 \pm 13,53$ m/min vs. $40,50 \pm 8,38$ m/min), por lo que el RAF por movimiento tampoco difirió entre el periodo sin crías dependientes y el periodo con crías dependientes ($3,97 \pm 0,65$ vs. $4,08 \pm 0,51$, respectivamente).

Los padres fue la categoría que más despacio se desplazaba, tanto en el periodo sin crías dependientes, como en el periodo con crías dependientes, ya fuese transportando o sin transportar, lo que puede estar relacionado con su mayor edad. Se sabe que los individuos de mayor edad presentan un menor volumen de masa muscular (López-Fontana y cols., 2003; Levine, 2003), pero además, como ya se dijo, la edad se relaciona inversamente con el nivel de actividad, soliendo ser los individuos mayores menos activos (*Homo sapiens*: Black y cols., 1996; *Pan troglodytes*: Baker, 2000; *S. oedipus*: Kirkwood & Underwood, 1984). Schradin y Anzenberger (2001a) también encontraron que los padres de *C. jacchus* eran los que menos distancia podían saltar comparados con las demás categorías, no estando relacionada la capacidad de salto ni con el peso, ni con la edad. Esta menor capacidad de salto de los padres lo asociaron a que éstos fueran menos fuertes, a que estuvieran más dispuestos a cooperar en el transporte de las crías, al asumir otros costos en menor medida, y al ser su valor reproductivo menor, al tener más edad (Schradin & Anzenberger, 2001a). La movilidad reducida encontrada en general en los padres de calitricidos, saltando distancias menores y yendo más despacio, podría tener en libertad unas consecuencias más importantes, ya que los tamarines (*Saguinus* y *Leontopithecus*), además de ser animales arbóreos, realizan largos desplazamientos diarios por sus grandes territorios (Garber, 1993a; Neyman, 1977; Savage, Giraldo, y cols., 1996; Terborgh, 1983).

En relación al gasto energético total (GE) no se encontraron diferencias entre las distintas categorías de individuos, ni en el periodo sin crías dependientes, ni en el periodo con crías dependientes. Sin embargo, al comparar dentro de cada categoría el GE entre los periodos del estudio se encontró que los cooperantes macho incrementaron en un 8% su GE durante el conjunto del periodo con crías dependientes. Los padres sólo tuvieron un incremento medio en el GE tras el nacimiento del 4,5%, mientras que las cooperantes hembra no variaron su GE. Las comparaciones entre el periodo sin crías dependientes y las fases del periodo con crías

dependientes no fueron significativas en ninguna de las categorías. Sin embargo, los cooperantes macho gastaron más en la fase 1 y 2 que en el periodo sin crías dependientes de forma próxima a la significación ($p= 0,085$), con incrementos de entre el 9-10%. Mientras que los padres no mostraron diferencias en el GE a lo largo de las tres fases del periodo con crías dependientes del estudio, manteniendo constante un incremento en torno al 4%, las cooperantes hembras disminuyeron un 6% su GE en la fase 3 del periodo con crías dependientes con respecto a la fase 1. Gran parte del GE de los tamarines estaba ocupado por el gasto en reposo (70-78%), mientras que el gasto energético de moverse supuso un 22-30% en relación al gasto total. El incremento de gasto energético por transportar a las crías sobre el gasto por locomoción supuso como máximo un 1% del GE durante el periodo con crías dependientes. Así, los cambios en el GE encontrados tras el nacimiento de las crías en relación al periodo sin crías dependientes vienen determinados, por una parte, por el gasto por transportar a las crías que, aunque es pequeño, y lo reducen yendo más despacio mientras las transportan, supone un incremento en el gasto por movimiento, y por otra parte, y principalmente, por un aumento del movimiento en general (véase Figura 12 del apartado de *Resultados*). El costo energético de la locomoción llega a suponer un incremento por unidad de tiempo de 4 veces sobre la tasa metabólica en reposo durante la fase activa del individuo (*TMR en fase activa*), por lo que el movimiento de los tamarines puede ser considerada una actividad entre moderada y fuerte (RAF; Coelho, 1974; Coelho y cols., 1976; FAO/WHO/UNU, 1985; Leonard & Robertson, 1997). En libertad los costos de la locomoción deben de ser más importantes, ya que éstos aumentan según se incrementa el espacio recorrido y el tiempo dedicado a moverse transportando, y como se indicó previamente, los tamarines estudiados en este trabajo pasaron entre el 8-12% del tiempo moviéndose, estando este valor cerca del margen inferior del rango de variación encontrado en libertad, que es de entre un 10-30% del tiempo que pasan activos (*L. chrysomelas*: Raboy & Dietz, 2004; *L. rosalia*: Dietz y cols., 1997; *S. fuscicollis* y *S. labiatus*: Porter, 2004; *S.*

fuscicollis y *S. imperator*: Terborgh, 1983).

Todas las categorías mostraron una gran variación en relación al porcentaje de cambio en el gasto energético, sin embargo, los cambios en el gasto energético durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes no se relacionaron ni en los cooperantes macho, ni en las cooperantes hembra, ni con el número de machos adultos en el grupo, ni con el tiempo de transporte. A pesar de que las hembras transportan más a menor número de cooperantes macho, esto no se refleja en los cambios de gasto energético total, ya que cuando transportaban reducían significativamente su movimiento con respecto al periodo sin crías dependientes. En el caso de los padres, asociado también a cambios en la locomoción, se vió que incrementaban más su gasto durante el periodo con crías dependientes a menor tiempo observado de transporte y a mayor número de machos adultos en el grupo, de forma próxima a la significación ($p= 0, 072$, para ambos casos). Los padres de grupos con más cooperantes macho aumentaron el movimiento y, en relación con éste, el gasto energético, mientras que los padres que disponían de menos cooperantes machos en el grupo redujeron su gasto por actividad, moviéndose menos, especialmente cuando llevaban a las crías. Además, los cambios en el gasto en los padres se relacionaron con los cambios de peso de forma cercana a la significación ($p= 0,059$). Los padres que más incrementaron su gasto energético tras el nacimiento de las crías en relación al periodo sin crías dependientes fueron los que mayores pérdidas de peso tuvieron. Las cooperantes hembra durante la *fase de independencia avanzada* (Fase 3) fue la única categoría que mostró un descenso en el gasto que se explica por una reducción en el tiempo en movimiento y en la distancia recorrida en esta última fase. Un incremento en el tiempo estando en reposo, es a menudo indicativo de una estrategia de conservación de energía (Dasilva, 1992; Rose, 1994).

Cabe señalar que las estimaciones realizadas de gasto energético (GE) en este trabajo subestiman el gasto real de los individuos. Durante este estudio solamente se registró si los

individuos se movían o no se movían, y si mientras, transportaban o no a las crías, ya que las hipótesis sobre los costos del cuidado de las crías en relación al gasto energético han sido asociadas tradicionalmente al elevado peso de las crías que los individuos deben transportar mientras se mueven. Sin embargo, sería necesario conocer los presupuestos de tiempo generales de los individuos en relación a las distintas actividades que realizan en reposo y en movimiento. Conductas, como comer, espulgarse, o manipular objetos, que los animales suelen exhibir estando en reposo, implican un mayor gasto energético que estar en reposo inactivo (Coelho, 1974; Coelho y cols., 1976; FAO/WHO/UNU, 1985; Leonard & Robertson, 1997). Por ejemplo, comparado al simple reposo (RAF= 1,25), comer sentado, interaccionar socialmente con otros individuos (como el espulgamiento o el juego sentado), y el comportamiento sexual de monta, que se realizan en reposo, incrementan en torno a un 1,39%, un 2,38%, y un 2,79% la TMB, respectivamente (Coelho, 1974; Coelho y cols., 1976; Leonard & Robertson, 1997). Estar vigilando, aunque no requiera desplazamientos, también debe ser más costoso energéticamente para los individuos que el mantenerse crítico, o escondido, ya que supone un estado de activación en el organismo, que mantiene una atención sostenida ante la aparición de alguna amenaza en el entorno (*Homo sapiens*: Stabell, Junge & Fenner, 1977; *Ovis sp.*: Toutain, Toutain, Webster & McDonald, 1977). Por otro lado, conductas sociales que se suelen producir en movimiento, como persecuciones, peleas, o jugar, y de forma más específica tras el nacimiento de las crías, como por ejemplo, las agresiones intraespecíficas o el cortejo, seguramente tengan un gasto mayor que el asociado exclusivamente a la locomoción, dado que también implican un estado aumentado de activación. En este sentido, se han encontrado pérdidas de peso en los machos adultos de *L. rosalia* en la época de apareamiento, asociadas a una elevación de las agresiones entre machos del mismo grupo (Dietz y cols., 1994).

Explicación de las pérdidas de peso

Los datos de este estudio sugieren que, al menos en nuestras condiciones de cautividad, a pesar de disponer de unas instalaciones exteriores de gran tamaño, el transporte de las crías en el tití de cabeza blanca no parece ser la causa inmediata de las pérdidas de peso encontradas en los individuos tras el nacimiento de crías en el grupo. Los tamarines no parecen reducir su ingesta como consecuencia del transporte, pero además, moviéndose más despacio mientras cargan con el peso de las crías, evitan el incremento de gasto que supone desplazarse con ellas encima. Sin embargo, los tamarines pierden peso asociado a la presencia, o el cuidado, de las crías, lo que indica que los individuos están bajo una mayor demanda energética que no logran compensar, de hecho los cambios en la ingesta no se relacionan con los cambios en el incremento de gasto. Pero además debe haber demandas energéticas adicionales a las de la propia locomoción que contribuyan a la pérdida de peso encontrada, puesto que algunos individuos (cooperantes hembra) a pesar de incrementar la ingesta y no modificar el gasto, pierden peso. Por otro lado, las pérdidas de peso de las distintas categorías de individuos parecen explicarse de diferentes maneras. Ya que los individuos pueden variar sus presupuestos de tiempo de dedicación a distintas conductas, como la alimentación y la actividad, ante situaciones nuevas energéticamente costosas (Conway y cols., 2002; Erlichman y cols., 2002; Hambly & Speakman, 2005; Levine, 2004; Melzer y cols., 2005; Sullivan y cols., 2006), cabría esperar que las respuestas individuales reflejen el rol particular que los individuos puedan estar jugando en un momento dado, en relación a la crianza cooperativa en función de las características demográficas del grupo y ecológicas locales.

En relación a los padres se ha encontrado que perdían más peso (pérdida media = -4,7%) durante el periodo con crías dependientes al aumentar el número de cooperantes macho adultos en el grupo. Los padres no muestran cambios en su ingesta energética como consecuencia del nacimiento de las crías, y a pesar de que tampoco aumentan su gasto de forma significativa, los que menos tiempo transportan son los que más se mueven, incluso mientras están cargando a las crías, lo que se relaciona con un mayor gasto energético y una mayor pérdida de peso. Puesto que el incremento de gasto ocurre en relación con la presencia de un mayor número de cooperantes macho en el grupo, y por tanto, dada la composición de los grupos estudiados, en grupos también más grandes puede que quizás los padres estén jugando un papel regulador del transporte, facilitando el acceso de las madres a las crías (*S. labiatus*: Pryce, 1988; *S. oedipus*: Sánchez, 1998). Cuando existe una competición excesivamente elevada por las crías, éstas pueden llegar a morir si no están tiempo suficiente con la madre para mamar (Hrdy, 1976; Maestriperi, 1994, 1999; Paul & Kuester, 1996; Quiatt, 1979; Silk, 1999). Ya se había propuesto que cuando el número de cooperantes llega a ser muy numeroso, los costos de los individuos reproductores asociados al cuidado de las crías podrían no verse reducidos, llegando incluso a incrementarse (Rothe, Koenig & Darms, 1993). Por otro lado, otro factor que podría estar explicando el elevado movimiento encontrado en los padres de grupos con más cooperantes macho adultos es que, puesto que tras el parto la hembra reproductora tiene una ovulación postparto (Ziegler, Snowdon & Uno, 1990; Ziegler, Widowski, y cols., 1990; Ziegler, Widowski & Snowdon, 1990), quizás los machos reproductores tengan más dificultades para acceder a la hembra reproductora cuando hay otros machos en el grupo. Poco antes de la ovulación postparto de la hembra reproductora, durante la fase folicular, los padres muestran un incremento en los niveles de andrógenos y de corticosterona, no viéndose afectado su patrón de transporte como consecuencia de estos cambios (Ziegler, Jacoris & Snowdon, 2004). Esta elevación de corticosterona, que indica en cierta medida que los machos son capaces de responder a los signos

de ovulación de las hembras (Ziegler y cols., 2004), podría provocar un aumento en el gasto energético. El apareamiento (*mating*) incluye una serie de interacciones entre el macho y la hembra en una situación que lleva a la cópula, y que conlleva distintos comportamientos, como los de exploración, monta, y eyaculación (Gittleman & Thompson, 1988). El incremento de los comportamientos de monta y erección observados en los machos reproductores de tití de cabeza blanca durante el periodo peri-ovulatorio de la hembra (Ziegler y cols., 1993), podría ser un signo de un aumento del arousal sexual de los machos (Snowdon, Ziegler, Schultz-Darken & Ferris, 2006), con potenciales consecuencias energéticas. En varios trabajos con mamíferos se ha encontrado un aumento en el gasto energético total de los machos, asociado a incrementos en la locomoción, y pérdidas de peso, durante la época de reproducción (por ejemplo: *Arctocephalus gazella*: Boyd & Duck, 1991; *Halichoerus grypus*: Beck, Bowen & Iverson, 2003; *Macaca mulatta*: Bercovitch & Nürnberg, 1996). Además, no se puede descartar que en algunos casos los machos puedan sufrir un aumento en su TMB durante la época de reproducción (Gittleman & Thompson, 1988).

Por su parte, los padres de grupos con pocos cooperantes machos a pesar de transportar frecuentemente no pierden peso, lo que puede explicarse a través de la reducción del movimiento respecto al periodo sin crías dependientes, ya que tampoco presentan cambios significativos en su ingesta. Un incremento en el tiempo en reposo es a menudo indicativo de una estrategia de conservación de energía (Dasilva, 1992; Rose, 1994), y parece ser que es lo que también ha sido observado en libertad en las hembras reproductoras de *L. rosalia* durante la época de lactancia (Miller y cols., 2006). La presencia de cooperantes macho adultos se relaciona con la supervivencia de las crías (Garber, 1997; Heymann, 2000; *C. jacchus*: Koenig, 1995; *L. rosalia*: Baker y cols., 1993; Bales y cols., 2002; *S. mystax*: Garber y cols., 1984; Sussman & Garber, 1987). Dado que en libertad ha sido descrito que al disminuir el tamaño grupal los tamarines

vigilan más de forma simultánea al transporte, manteniéndose más crípticos, haciendo difícil su acceso al alimento (Savage, Snowdon, y cols., 1996), probablemente la estrategia observada en los padres de grupos con pocos cooperantes macho tenga consecuencias más importantes en libertad en relación al acceso al alimento, y en este caso se podrían beneficiar de la presencia de otros cooperantes macho.

Los cooperantes macho, por su parte, que presentaron una pérdida media durante el periodo con crías dependientes del 5,4%, transportaron más que las cooperantes hembra, y no redujeron su ingesta, incrementando el movimiento y el gasto energético relacionado, sobre todo, durante las fases 1 y 2. El aumento observado en el tiempo en movimiento de los cooperantes macho durante el periodo con crías dependientes, podría estar relacionado con la elevada competición por el transporte que se experimenta en grupos grandes (Cleveland & Snowdon, 1984; Price, 1990,1991), especialmente en las primeras semanas postparto (Pryce, 1988). Cabe pensar que los cooperantes macho participaran en un mayor número de transferencias de las crías, tanto pidiéndolas, como recogiénolas de otros, dado que los machos suelen ser los principales transportadores (Cleveland & Snowdon, 1984; Kostan & Snowdon, 2002; Price, 1990, 1992c; Tardif y cols., 1992). Además, puesto que en grupos grandes se da un número menor de rechazos por parte de los cooperantes para llevar a las crías (Price, 1991), posiblemente se den también un mayor número de seguimientos o persecuciones entre ellos, intentando cogerlas. Los cooperantes macho adultos, si son hijos de la pareja reproductora, obtienen beneficios indirectos por cooperar si aumenta la supervivencia de sus hermanos pequeños (Baker, 1991; Goldizen, 1988; Huck y cols., 2004a; Tardif, 1997; Terborgh & Goldizen, 1985), y ganan experiencia en el cuidado de las crías para una reproducción propia posterior (Abbott y cols., 1993; Baker, 1991; Epple, 1975; Goldizen, 1988; Johnson y cols., 1991; Savage, Snowdon, y cols., 1996; Tardif y cols., 1984). Si bien, machos no emparentados podrían utilizar el

transporte como una forma de acceso a la hembra (Baker y cols., 1993; Price, 1990, 1992d; Rylands, 1982; Tardif, 1994; aunque véase también Tardif & Bales, 1997), en el caso de grupos en cautividad, donde los cooperantes suelen ser todos hijos de la pareja reproductora, posiblemente los machos lo utilicen más como pasaporte para permanecer en el grupo natal y/o heredar el territorio y la posición reproductora (Baker y cols., 1993; Ferrari & Diego, 1992; Goldizen & Terrborgh, 1989; Tardif, 1997). Sin embargo, no puede descartarse que los cooperantes macho tras el nacimiento de las crías incrementen el tiempo en movimiento debido a un aumento en los comportamientos de vigilancia (Heymann, 1990b; Moura & Alonso, 2000). Al aumentar el número de cooperantes macho adultos en el grupo éstos accedían más al alimento a la vez que transportaban, y en relación con ello incrementaban su ingesta, siendo los que menos incrementaron su ingesta tras el nacimiento de las crías los que más peso perdieron. Así, se ha sugerido que los cooperantes macho también se podrían estar viendo beneficiados de la presencia adicional de otros machos especialmente en los contextos de alimentación, ya que quizás mientras unos vigilan otros pueden comer, aunque estén transportando (*S. midas*: Moura & Alonso, 2000; *S. oedipus*: Savage, Snowdon, y cols., 1996; Snowdon, 1996).

Por último, el caso de las cooperantes hembra resulta especialmente llamativo, ya que a pesar de no incrementar ni el movimiento, ni el gasto energético, y aumentar la ingesta, sin embargo, pierden peso durante el periodo con crías dependientes (pérdida media del 4,5%). Su contribución al transporte fue más importante cuanto menor era el número de machos adultos en el grupo, sin embargo, ni el tiempo de transporte, ni el número de machos afectó ni a su ingesta, ni a su gasto. Al igual que ocurría en el caso de los cooperantes macho, las que más peso perdieron fueron las que menos incrementaron su ingesta durante el periodo con crías dependientes. Las hembras podrían aprovechar tras el parto para comer más, si en los contextos de alimentación otros individuos se muestran más vigilantes y como consecuencia limitan su

acceso al alimento. La competición entre las hembras de los grupos de calitrícidos es especialmente elevada durante las primeras semanas tras el nacimiento de crías en el grupo (*C. jacchus*: Digby, 1995; *L. rosalia*: Dietz & Baker, 1993; *S. oedipus*: Savage, Giraldo, y cols., 1996; Snowdon y cols., 1993), lo que podría explicar que el periodo con crías dependientes fuera especialmente estresante para las cooperantes hembra (Saltzman, 2003; Savage y cols., 1997). A pesar de que las agresiones no son muy comunes entre los miembros de los grupos de calitrícidos (Caine, 1993; Garber, 1994; Snowdon & Pickhard, 1999), al aumentar el tamaño de grupo las peleas entre padres e hijos son mayores, incrementándose especialmente entre hermanas y entre hembras (Snowdon & Pickhard, 1999). Además, el nacimiento de nuevas crías provoca un incremento del número de agresiones entre los individuos del grupo (Snowdon & Pickhard, 1999), y también de las madres hacia las hembras (Sánchez y cols., 2002), dándose también con mayor probabilidad expulsiones en estos periodos (Savage, Snowdon, y cols., 1996, Savage y cols., 1997). En general, las especies con sistemas de crianza cooperativa parecen manifestar altos niveles de soporte social, y bajos niveles de estrés (Bales, French, McWilliams, Lake & Dietz, 2006), siendo los niveles de cortisol similares entre los dominantes y los subordinados (Abbott y cols., 2003). Sin embargo, dada la elevada competición intrasexual entre las hembras en los grupos de tamarines (Bicca-Marques, 2003; Heistermann, 1995; Heymann, 2000; Saltzman, 2003), y dado que las cooperantes hembra mientras transportan reciben menos agresiones (Sánchez y cols., 2002), las cooperantes de nuestro estudio podrían verse limitadas de forma general en su comportamiento al pertenecer a grupos grandes, donde su ayuda no es tan necesaria. Es decir, quizás las hembras de este estudio al estar en grupos grandes y transportar poco a las crías, tengan más dificultades para evitar las agresiones, por lo que pudieran sufrir mayores niveles de estrés y ansiedad, que repercutieran en pérdidas de peso (Tamashiro, Nguyen & Sakai, 2005).

A pesar de las diferencias observadas entre las categorías en relación al transporte, a la ingesta y al gasto energético, y su relación con los cambios de peso que tienen tras el nacimiento

de las crías, cabe señalar, que todos los individuos del grupo podrían también presentar un mayor nivel de activación asociado al propio cuidado de las crías en sí mismo. La presencia de unas crías muy frágiles y dependientes no sólo provoca que incremente la vigilancia en el grupo, dándose un mayor número de llamadas de alarma (Heymann, 1990b; Moura & Alonso, 2000), sino probablemente también que se den nuevos contextos de tensión, relacionados con conductas de protección hacia las crías, que desencadenen respuestas de estrés en los individuos del grupo. Así, por ejemplo, es habitual ver durante las transferencias de infantes entre los individuos, especialmente en las primeras semanas, que en esos momentos se produce un gran nerviosismo en los animales, que puede observarse con una intensa piloerección acompañada de vocalizaciones características (*observación personal*). Incluso en cautividad, cuando la cría cae al suelo, se producen múltiples vocalizaciones de alarma, y bajar al suelo a recogerlas parece implicarles a los individuos una fuerte tensión. Cabe esperar que dichas transferencias en libertad sean aún más tensas, puesto que las consecuencias de una caída de la cría en la selva posiblemente finalicen la inversión de dicho evento reproductor. Por tanto, no podemos descartar que este especial estado de activación y alerta, que se produce en los individuos del grupo en relación con la presencia de crías dependientes, sea un factor que pueda estar influyendo en las pérdidas de peso que hemos encontrado, ya que el estrés en cierta medida se ha vinculado en sí mismo a las pérdidas de peso (Tamashiro y cols., 2005).

Sería interesante obtener, con trabajos futuros, más datos sobre esta situación en libertad, donde las condiciones ecológicas probablemente tengan una mayor influencia sobre las estrategias que adopten los tamarines en relación al transporte de las crías, con posibles consecuencias energéticas. Cabe pensar que en libertad los costos asociados al transporte y crianza sean mayores que en cautividad, pues los animales necesitan recorrer largas distancias en busca de alimento en un tiempo limitado. De hecho, el que en cautividad se den partos cada 28

semanas, mientras que en libertad sigan un patrón más estacional, coincidiendo con los momentos de máxima abundancia de alimento (Savage, Giraldo, y cols., 1996), se ha relacionado con que en cautividad los animales se puedan recuperar mejor de los costos asociados a los nacimientos, al tener asegurado el alimento. En libertad se ha visto que los animales sufren pérdidas de peso debido a limitaciones ecológicas fuertes, como los momentos de sequía (*S. fuscicollis*: Goldizen y cols., 1988), y que los individuos no ganaban peso en la época de mayor abundancia de alimentos al coincidir con el nacimiento de las crías y su cuidado (*L. rosalia*: Dietz y cols., 1994). Por otro lado, el que los animales en libertad tengan menor grasa corporal podría hacer que, en ellos las pérdidas de peso asociadas al cuidado de las crías sean más importantes, pues tendrían menos reservas para hacerles frente, amortiguando peor el estrés energético de la reproducción (Bercovitch & Nürnberg, 1996). La ganancia de peso encontrada en los padres y cooperantes de tití de cabeza blanca durante las semanas previas al parto, parece indicar que los individuos tratan de alguna manera de prepararse para hacer frente a los costos de la cooperación en el cuidado de las crías (Ziegler y cols., 2004; Sánchez y cols., 2008; Sánchez, Peláez, Fidalgo, Morcillo & Caperos, en prensa). Por último, sería interesante estudiar el efecto acumulativo de los costos del cuidado de camadas sucesivas que podría ser una mayor amenaza para su supervivencia, sino pueden recuperarse entre partos consecutivos. Ha sido observado en el suricata, en grupos grandes, que los individuos podrían intentar reducir su contribución si en el anterior nacimiento cooperaron mucho, pues hay más individuos con los que compartir las tareas (Russell y cols., 2003), sin embargo, en grupos pequeños, posiblemente no se puedan emplear estrategias de este tipo. Posiblemente al final son decisiones, y circunstancias temporales locales, de carácter individual las que hacen que se coopere más o menos, con las que los tamarines intentan mejorar las probabilidades de supervivencia directamente, y la eficacia inclusiva indirectamente, mientras esperan una oportunidad de reproducirse (Russell y cols., 2003).

5. CONCLUSIONES



5. CONCLUSIONES:

1. Al menos en cautividad, el transporte de las crías no parece ser una actividad especialmente costosa, ni en relación a una reducción de la ingesta relacionada con el transporte, ni en relación al incremento de gasto por desplazarse transportando el peso de las crías.
2. La ingesta energética de los animales no se reduce durante el periodo con crías dependientes en relación al periodo sin crías dependientes, aumentando incluso en el caso de las cooperantes hembra.
3. Por otro lado, los tamarines reducen el incremento de gasto que supone desplazarse transportando el elevado peso de las crías moviéndose más despacio.
4. El nacimiento de las crías conlleva que padres y cooperantes adultos de ambos sexos pierdan peso, que en el caso de los padres (en grupos con muchos cooperantes macho) y en los cooperantes macho podría explicarse, al menos en parte, como consecuencia del incremento de gasto que conlleva el aumento de movimiento que se produce tras el parto. En los cooperantes de ambos sexos las pérdidas de peso también parecen estar relacionadas con una menor ingesta.

5. El aumento del número de machos en el grupo reduce la participación en el transporte de los padres y las cooperantes hembras. Los cooperantes macho parecen beneficiarse de contar con otros machos en el grupo, permitiéndoles incrementar su ingesta en los contextos de alimentación.

6. La cooperación en el transporte de las crías en el tití de cabeza blanca ha sido esgrimido como una de las actividades más costosas de la crianza, de crucial importancia en la evolución de estos sistemas de crianza cooperativa. Sin embargo, y a pesar de que en libertad cabe esperar que el transporte de las crías tenga unas consecuencias de mayor importancia, tanto en la ingesta, como en el gasto energético, especialmente en grupos pequeños, de los resultados de este estudio se desprende que puede que se haya subestimado la importancia de otros factores relacionados con la presencia de las crías en la evolución de los sistemas de crianza cooperativa.

6. REFERENCIAS

BIBLIOGRÁFICAS

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Abbott, D.H. (1989). Social suppression of reproduction in primates. En V. Standen y R.A. Foley (Eds.), *Comparative socioecology. The behavioural ecology of humans and other mammals*. V (pp. 285-304). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Abbott, D.H. & Hearn, J.P. (1978). Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey, *Callithrix jacchus*. *Journal of Reproduction and Fertility*, 53, 155-166.
- Abbot, D.H., Barrett, J. & George, L.M. (1993). Comparative aspects of the social suppression of reproduction in female marmosets and tamarins. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 152-163). Oxford: Oxford University Press.
- Abbott, D.H., Keverne, E.B., Bercovitch, F.B., Shively, C.A., Mendoza, S.P., Saltzman, W., y cols. (2003). Are subordinates always stressed?. A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Hormones and Behavior*, 43, 67-82.
- Albuquerque, A.C.S.R., Sousa, M.B.C., Santos, H.M. & Ziegler, T.E. (2001). Behavioral and hormonal analysis of social relationship between oldest females in a wild monogamous group of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *International Journal of Primatology*, 22, 631-645.
- Altmann, J. & Samuels, A. (1992). Costs of maternal care: infant-carrying in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29, 391-398.
- Altmann, J., Schoeller, D., Altmann, S.A., Muruthi, P. & Sapolsky, R.M. (1993). Body size and fatness of free-living baboons reflect food availability and activity levels. *American Journal of Primatology*, 30, 149-161.
- Altmann, S.A. (1987). The impact of locomotor energetics on mammalian foraging. *Journal of Zoology, London*, 211, 215-225.
- Achenbach, G.G. & Snowdon, C.T. (1998). Response to sibling in juvenile cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Behaviour*, 135, 845-862.
- Achenbach, G.G. & Snowdon, C.T. (2002). Costs of caregiving: Weight loss in captive adult male cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) following the birth of infants. *International Journal of Primatology*, 23, 179-189.

- Araújo, A., Arruda, M.F., Alentar, A.I., Albuquerque, F., Nascimento, M.C. & Yamamoto, M.E. (2000). Body weight of wild and captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *International Journal of Primatology*, 21, 317-324.
- Baker, A.J. (1991). Infant care by parents and other individuals in wild groups of golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). *A Primatologia no Brasil*, 3, 209-212.
- Baker, A.J., Bales, K. & Dietz, J.M. (2002). Mating system and group dynamics in lion tamarins. En D.G. Kleiman & A.B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and conservation* (pp. 188-212). Washington: DC: Smithsonian Institution Press.
- Baker, A.J. & Dietz, J.M. (1996). Immigration in wild groups of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 38, 47-56.
- Baker, A.J., Dietz, J.M. & Kleiman, D.G. (1993). Behavioural evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. *Animal Behaviour*, 46, 1091-1103.
- Baker, A.J. & Woods, F. (1992). Reproduction of the emperor tamarind (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparisons to cotton-top and golden-lin tamarins. *American Journal of Primatology*, 26, 1-10.
- Baker, K.C. (2000). Advanced age influences chimpanzee behavior in small social groups. *Zoo Biology* 19, 111-119.
- Bales, K., Dietz, J., Baker, A., Miller, K. & Tardif, S.D. (2000). Effects of allo-caregivers on fitness of parents and infants in callitrichid primates. *Folia Primatologica*, 71, 27-38.
- Bales, K., French, J.A. & Dietz, J.M. (2002). Explaining variation in maternal care in a cooperatively breeding mammal. *Animal Behaviour*, 63, 453-461.
- Bales, K., French, J.A., McWilliams, J., Lake, R.A. & Dietz, J.M. (2006). Effects of social status, age, and season on androgen and cortisol levels in wild male golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Hormones and Behavior*, 49, 88-95.
- Baudinette, R.V. (1991). The energetics and cardiorespiratory correlates of mammalian terrestrial locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 160, 209-231.
- Beck, C.A., Bowen, W.D. & Iverson, S.J. (2006). Sex differences in the seasonal patterns of energy storage and expenditure in a phocid seal. *Journal of Animal Ecology*, 72, 280-291.
- Benirshke, K., Anderson, J.M. & Brohill, L.E. (1962). Marrow chimerism in marmosets. *Science*, 138, 513-515.
- Bercovitch, F.B. & Nürnberg, P. (1996). Socioendocrine and morphological correlates of paternity in rhesus macaques. *Journal of Reproduction and Fertility*, 107, 59-68.

- Bezerra, B.M., Souto, A. S. & Schiel, N. (2007). Infanticide and cannibalism in a free-ranging plurally breeding group of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 69, 1-8.
- Bicca-Marques, J.C. (2003). Sexual selection and foraging behavior in male and female tamarins and marmosets. En C.B. Jones (Ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions* (pp. 455-475). Norman OK: American Society of Primatologists.
- Black, A.E., Cole, T.J., Goldberg, G.R., Jebb, S.A., Livingstone, M.B.E. & Prentice, A.M. (1991). Critical evaluation of energy intake data using fundamental principles of energy physiology: 2. Evaluating the results of dietary surveys. *European Journal of Clinical Nutricional*, 45: 583-599.
- Black, A.E., Coward, W.A., Cole, T.J. & Prentice, A.M. (1996). Human energy expenditure in affluent societies: analysis of 574 doubly-labelled water measurements. *European Journal of Clinical Nutrition*, 50, 72-92.
- Box, H.O. (1975). A social development study of young monkeys (*Callithrix jacchus*) within a captive family group. *Primates*, 16, 419-435.
- Box, H.O. (1997). Foraging strategies among male and female marmosets and tamarins (*Callitrichidae*): New Perspectives in an underexplored area. *Folia Primatologica*, 68, 296-306.
- Box, H.O. & Rohrhuber, B. (1993). Differences in behaviour among adult male, female pairs of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in different conditions of housing. *Animal Technology*, 44, 19-30.
- Boyd, I. & Duck, C.D. (1991). Mass change and metabolism in territorial male Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Physiological Zoology*, 64, 375-392.
- Brown, G.R., Almond, R.E.A. & van Bergen, Y. (2004). Begging, stealing and offering: food transfer in non-human primates. *Advances in the Study of Behavior*, 34, 265-295.
- Buchanan-Smith, H.M. (1999). Exploration of unfamiliar areas and detection of potentially threatening objects in single- and mixed-species groups of tamarins. *International Journal of Primatology*, 12, 2-20.
- Burrell, A.M. & Altman, J.D. (2006). The effect of the captive environment on activity of captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 9, 269-276.
- Caine, N.G. (1984). Visual scanning by tamarins: a description of the behavior and test of two derived hypotheses. *Folia Primatologica*, 43, 59-67

- Caine, N.G. (1986). Visual monitoring of threatening objects by captive tamarins (*Saguinus labiatus*). *American Journal of Primatology*, 10, 1-8.
- Caine, N.G. (1987). Vigilance, vocalizations and cryptic behavior at retirement in captive groups of red-bellied tamarins (*Saguinus labiatus*). *American Journal of Primatology*, 12, 241-250.
- Caine, N.G. (1993). Flexibility and cooperation as unifying themes in *Saguinus* social organization and behavior: the role of predations pressures. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins Systematic, Behavior and Ecology* (pp. 200-219). Oxford: Oxford University Press.
- Caine, N.G. (1998). Cutting costs in response to predatory threat by Geoffroy's marmosets (*Callithrix geoffroyi*). *American Journal of Primatology*, 46, 187-196.
- Canavez, F.C., Moreira, M.A.A., Simon, F., Parham, P. & Seuánez, H.N. (1999). Phylogenetic relationships of the Callitrichinae (Platyrrhini, Primates) based on beta2-microglobin DNA sequences. *American Journal of Primatology*, 48, 225-236.
- Carlson, A.A., Ginther, A.J., Scheffler, G.R. & Snowdon, C.T. (1996). The effects of infant births on the sociosexual behavior and hormonal patterns of a cooperatively breeding primate (*Cebuella pygmaea*). *American Journal of Primatology*, 40, 23-39
- Chamove, A.S. & Goldsborough, S. (2004). Callitrichid Monkey Branch Preference. *Laboratory Primate Newsletter*, 43 (2), 1-6.
- Chaoui, N.J. & Hasler-Gallusser, S. (1999). Incomplete sexual suppression in *Leontopithecus chrysomelas*: A behavioural and hormonal study in a semi-natural environment. *Folia Primatologica*, 70, 47-54.
- Cheney, D.L. & Wrangham, R.W. (1987). Predation. En B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds), *Primate Societies* (pp. 227-239). Chicago: University of Chicago Press.
- Cleveland, J. & Snowdon, C.T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Animal Behaviour*, 32, 432-444.
- Clutton-Brock, T. H., Gaynor, D., Kansky, R., MacColl, A. D. C., McIlrath, G., Chadwick, P., y cols. (1998). Costs of cooperative behaviour in suricates (*Suricata suricatta*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B.*, 265, 185-190.
- Clutton-Brock, T. H., Russell, A. F., Sharpe, L. L., Young, A.J., Balmforth, Z. & McIlrath, G.M. (2001). Evolution and development of sex differences in cooperative behavior in meerkats. *Science*, 297, 253-297.
- Cockburn, A. (1998). Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual*

- Review of Ecology and Systematics*, 29, 141-177.
- Coelho, A.M. (1974). Socio-bioenergetics and sexual dimorphism in primates. *Primates*, 15, 263-269.
- Coelho, A.M., Bramblett, C.A., Quick, L.B. & Bramblett, S.S. (1976). Resource availability and population density in primates: A socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates*, 17, 63-80.
- Conway, J.M., Seale, J.L., Jacobs, D.R., Irwin, M.L. & Ainsworth, B.E. (2002). Comparison of energy expenditure estimates from doubly labeled water, a physical questionnaire, and physical activity records. *American Journal of Clinical Nutrition*, 75, 519-525.
- Corp, N., Gorman, M.L. & Speakman, J.R. (1999). Daily energy expenditure of free-living male wood mice in different habitats and seasons. *Functional Ecology*, 13, 585-593.
- Corrêa, H.K.M., Coutinho, P.E.G. & Ferrari, S.F. (2000). Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) in southeastern Brazil. *Journal of Zoology*, 252, 421-427.
- Covell, D.F., Miller, D.S. & Karasov, W.H. (1996). Cost of locomotion and daily energy expenditure by free-living swift foxes (*Vulpes velox*): a seasonal comparison. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 283-290.
- Crête, M. & Larivière, S. (2002). Estimating the costs of locomotion in snow for coyotes. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1808-1814.
- Cunningham, J.J. (1991). Body composition as a determinant of energy expenditure: a synthetic review and a proposed general prediction equation. *American Journal of Clinical Nutrition*, 54, 963-969.
- Da Silva, M.T., Rodríguez, C. & Cordeiro, M.B. (2006). Hormonal changes related to parental and alloparental in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Hormones and Behavior*, 49, 293-302
- Dasilva, G.L. (1992). The western black-and-white colobus as a low-energy strategist: activity budgets, energy expenditure and energy intake. *Journal of Animal Ecology*, 61, 79-91.
- Dawson, G.A. (1979). The use of time and space by the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus*. *Folia Primatologica*, 31, 253-284.
- de la Torre, S., Campos, F. & de Vries, T. (1995). Home range and birth seasonality of *Saguinus nigricollis graellsii* in Ecuadorian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 37, 39-56.
- de la Torre, S., Snowdon, C.T. & Bejarana, M. (2000). Effects of human activities on wild

- pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *Biological Conservation*, 94, 153-163.
- de Vleeschouwer, K., Leus, K. & Van Elsacker, L. (2003). Characteristics of reproductive biology and proximate factors regulating seasonal breeding in captive golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). *American Journal of Primatology*, 60, 123-137.
- de Vleeschouwer, K., Van Elsacker, L. & Leus, K. (2001). Multiple breeding females in captive groups of golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*): Causes and consequences. *Folia Primatologica*, 72, 1-10.
- Defler, T.R. (2004). *Primates of Colombia* (pp. 188–201). Bogota: Conservation Internacional.
- Dettling, A. & Pryce, C.R. (1999). Hormonal monitoring of age at sexual maturation in female Goeldi's monkeys (*Callimico goeldi*) in their family groups. *American Journal of Primatology*, 48, 77-83.
- Di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. (2000). When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in Neotropical primates. *American Journal of Primatology*, 20, 109-130.
- Dietz, J.M. & Baker, A.J. (1993). Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Animal Behaviour*, 46, 1067-1078.
- Dietz, J.M., Baker, A.J. & Miglioretti, D. (1994). Seasonal variation in reproduction, juvenile growth and adult body mass in golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 34, 115-132.
- Dietz, J.M., Peres, J.M. & Pinder, L. (1997). Foraging ecology and use of space in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 41, 289-305.
- Digby L. (1995). Infant care, infanticide and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37, 51-61.
- Digby, L. (1999). Sexual behavior and extragroup copulations in a wild population of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 70, 136-145.
- Digby, L.J. & Barreto, C.E. (1996). Activity and ranging patterns in common marmosets (*Callithrix jacchus*). En A. Norconk, A.L. Rosenberg y P.A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 173-185). New York: Plenum Press.
- Digby, L.J. & Ferrari, S.F. (1994). Multiple breeding females in free-ranging groups of *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology*, 15, 389-397.
- Digby, L.J., Ferrari, S.F. & Saltzman, W. (2007). Callitrichines: The role of competition in

- cooperatively breeding species. En C. Campbell, A. Fuentes, K.C. Mackinnon, M. Panger & S.K. Beader (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 85-106). Oxford: Oxford University Press.
- Dufour, D.L. & Sauther, M.L. (2002). Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation. *American Journal of Human Biology*, 14, 584-602.
- Egler, S.G. (1992). Feeding ecology of *Saguinus bicolor bicolor* (Callitrichidae: Primates) in a relict forest in Manaus, Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica*, 59, 61-76.
- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. (1999). Order primates. En J.F Eisenberg, (Ed.), *Mammals of the Neotropics. Volume 3. The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil* (pp. 230-278). Chicago: Chicago University Press.
- Erlichman, J., Kerbey, A.L. & James, W.P.T. (2002). Physical activity and its impact on health outcomes. Paper 2: Prevention of unhealthy weight gain and obesity by physical activity: an analysis of the evidence. *The International Association for the study of Obesity*, 3, 273-287.
- Elton, S., Foley, R. & Ulijaszek, S.J. (1998). Habitual energy expenditure of human climbing and clambering. *Annals of Human Biology*, 25, 523-531.
- Emlen, S.T. (1982). The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *The American Naturalist*, 119, 29-39.
- Emlen, S.T. (1993). The evolution of cooperative breeding in birds and mammals. En J.R. Krebs & N.B. Davis (Eds.), *Behavioural Ecology. An evolutionary approach* (pp. 301-337). Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Emlen, S.T., Ratnieks, F.L.W., Reeve, H.K., Shellman-Reeve, J., Sherman, P.W. & Wrege, P.H. (1991). Adaptive versus non-adaptive explanations of behaviour: the case of alloparental helping. *American Naturalist*, 138, 259-270.
- Epple, G. (1975). Parental behavior in *Saguinus fuscicollis* ssp. (Callitrichidae). *Folia Primatologica* 24, 221-238.
- Epple, G. & Katz, Y. (1980). Social influences on first reproductive success and related behavior in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*; Callitrichidae). *International Journal of Primatology*, 1, 171-183.
- Epple, G. & Katz, Y. (1984). Social influences on estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology*, 6, 215-227.
- FAO/WHO/UNU (1985). Energy and protein requirements. Report of a joint

- FAO/WHO/UNU expert consultation. *World Health Organization Technical Report Series*, 724, 1-206.
- Faulkes, C.G., Arruda, M.F. & Monteiro da Cruz, M.A.O. (2003). Matrilineal genetic structure within and among populations of the cooperatively breeding common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Molecular Ecology*, 12, 1101-1108.
- Feistner, A.T.C. & Chamove, A.S. (1986). High motivation toward food increases food-sharing in cotton-top tamarins. *Developmental Psychobiology*, 19, 439-452.
- Feistner, A.T.C. & McGrew, W.C. (1989). Food-sharing in primate: a critical review. En P.K. Seth (Ed.), *Perspectives in Primate Biology* (pp. 21-36). New Delhi: Today and Tomorrow's Press.
- Feistner, A.T.C. & Price, E.C. (1990). Food-sharing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatologica*, 54, 34-45.
- Feistner, A.T.C. & Price, E.C. (1991). Food offering in New World primates: two species added. *Folia Primatologica*, 57, 165-168.
- Ferrari, S.F. (1987). Food transfer in a wild marmoset group. *Folia Primatologica*, 48, 203-206.
- Ferrari, S.F. (1992). The care of infants in a wild marmoset (*Callithrix flaviceps*) group. *American Journal of Primatology*, 26, 109-118.
- Ferrari, S.F. (1993). Ecological differentiation in the Callitrichidae. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 314-328). Oxford: Oxford University Press.
- Ferrari, S.F., Corrêa, H.K.M. & Countinho, P.E.G. (1996). Ecology of the "southern" marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*). En M.A. Norconk, A.L. Rosenberg & P.A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 157-171). New York: Plenum Press.
- Ferrari, S.F. & Diego, V.H. (1992). Long-term changes in a wild marmoset group. *Folia Primatologica*, 58: 215-218.
- Ferrari, S.F. & Digby, L.J. (1996). Wild *Callithrix* groups: stable extended families?. *American Journal of Primatology*, 38, 19-27.
- Ferrari, S.F. & Ferrari, M.A.L. (1990). Predator avoidance behaviour in the buffy-headed marmoset, *Callithrix flaviceps*. *Primates*, 31, 323-338.
- Ferrari, S.F. & Lopes Ferrari, M.A. (1989). A re-evaluation of the social organization of the *Callitrichidae* with reference to the ecological differences between genera. *Folia Primatologica*, 52, 132-147.

- Fietz, J. & Dausmann, K.H. (2003). Costs and potencial beneficts of parental care in the nocturnal fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*). *Folia Primatologica*, 74, 246-258.
- Fite, J.E., Patera, K.J., French, J.A., Rukstalis, M., Hopkins, E.C. & Ross, E.C. (2005). Opportunistic mothers: female marmosets (*Callithrix kuhlii*) reduce their investment in offspring when they have to, and when they can. *Journal of Human Evollution*, 49, 122-142.
- Ford, S.M. (1980). Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the Callitrichidae in Platyrrhini. *Primates*, 21, 31-43.
- Ford, S.M. (1986). *Systematics of the New World Monkeys*. En D.R. Swindler & J. Erwin (Eds.), *Comparative Primate Biology, vol. 1: Systematics, Evolution, and Anatomy* (pp. 73-135). New York: Alan R. Liss.
- Ford, S.M. (1994). Evolution of sexual dimorphism in body weight in Platyrrhines. *American Journal of Primatology*, 34, 221-244.
- Frankling, S.P., Hankerson, S.J., Baker, A.J. & Dietz, J.M. (2007). Golden lion tamarin sleeping-site use and pre-retirement behavior during intense predation. *American Journal of Primatology*, 69, 1-11.
- French, J.A. (1983). Lactation and fertility: An examination of nursing and interbirth intervals in tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatologica*, 43, 276-282.
- French, J.A. (1997). Proximate regulation of singular breeding in Callitrichid primates. En N.G. Solomon & J.A. French (Eds.), *Cooperative Breeding in Mammals* (pp. 34-75). Cambridge: Cambridge University Press.
- French, J.A., Abbott, D.H. & Snowdon, C.T. (1984). The effect of social environment on oestrogen excretion, scent marking and sociosexual behavior in tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 6, 155-167.
- French, J.A., Bales, K.L., Baker, A.J. & Dietz, J.M. (2003). Endocrine monitoring of wild dominant and subordinate female *Leontopithecus rosalia*. *International Journal of Primatology*, 24, 1281-1300.
- French, J.A., de Vleeschouwer, K., Bales, K. & Heistermann, M. (2002). Lion tamarin reproductive biology. En D. Kleiman & A.B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and conservation* (pp. 133-156). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- French, J.A., Inglett, B.J. & Dethlefs, T.M. (1989). The reproductive status of nonbreeding group members in captive golden lion tamarin social groups. *American Journal of Primatology*, 18, 73-86.

- French, J.A., Pissinatti, A. & Coimbra-Filho, A.F. (1996). Reproduction in captive lion tamarin (*Leontopithecus*): Seasonality, infant survival and sex ratios. *American Journal of Primatology*, 39, 17-33.
- Garber, P.A. (1988). Diet, foraging patterns, and resource defense in a mixed species troop of *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* in Amazonian Peru. *Behaviour*, 105, 18-34.
- Garber, P.A. (1992). Vertical clinging, small body size and the evolution of feeding adaptations in the Callitrichinae. *American Journal of Primatology*, 88, 469-482.
- Garber, P.A. (1993a). Feeding, ecology and behaviour of the genus *Saguinus*. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, behaviour and ecology* (pp. 273-293). Oxford: Oxford University Press.
- Garber, P.A. (1993b). Seasonal patterns of diet and ranging in two species of tamarin monkeys: Stability versus variability. *International Journal of Primatology*, 14, 145-165.
- Garber, P.A. (1994). Phylogenetic approach to the study of tamarin and marmoset social systems. *American Journal of Primatology*, 34, 199-220.
- Garber, P.A. (1997). One for all and breeding for one: cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evolutionary Anthropology*, 3, 187-199.
- Garber, P.A. (2000). Evidence for the use of special, temporal and social information by some primate foragers. En S. Boinsky & P.A. Garber (Eds.), *On the Move. How and why animals travel in groups* (pp. 261-297). Chicago & London: Chicago University Press.
- Garber, P.A. & Bicca-Marques, J.C. (2002). Evidence of predator sensitive foraging and traveling in single- and mixed-species tamarin troops. En L.E. Miller (Ed.), *Eat or be eaten: Predator sensitive foraging among primates* (pp. 138-153). New York: Cambridge University Press.
- Garber, P.A., Encarnación, F., Moya, L. & Pruett, J. (1993). Demographic and reproductive patterns in moustached tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): Implications for reconstructing platyrrhine mating systems. *American Journal of Primatology*, 29, 235-254.
- Garber, P.A. & Leigh, S.R. (1997). Ontogenetic variation in small-bodied New World Primates: Implications for patterns of reproduction and infant care. *Folia Primatologica*, 68, 1-22.
- Garber, P.A., Moya, L. & Malaga, C. (1984). A preliminary field study of the moustached tamarin monkey (*Saguinus mystax*) in northeastern Peru: Questions concerned with the

- evolution of a communal breeding system. *Folia Primatologica*, 42, 17-32.
- Garber, P.A. & Teaford, M.F. (1986). Body weights in mixed troops of *Saguinus mystax mystax* and *Saguinus fuscicollis nigrifrons* in Amazonian Peru. *American Journal of Physical Anthropology*, 71, 331-336.
- Garland, T.Jr. (1983). Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *The American Naturalist*, 121, 571-587.
- Gengozian, N., Bastón, J.S. & Eide, P. (1964). Hematologic and cytogenetic evidence for hematopoietic chimerism in the marmoset, *Tamarinus nigricollis*. *Cytogenetics*, 3, 384-393.
- Gettinger, R.D. (1984) Energy and water metabolism of free-ranging pocket gophers, *Thomomys bottae*. *Ecology*, 65, 740-751.
- Gittleman, J.L. & Thompson, S.D. (1988). Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoology*, 28, 863-875.
- Ginther, A.J., Carlson, A.A., Ziegler, T.E. & Snowdon, C.T. (2002). Neonatal and puberal development in males of a cooperatively breeding primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Biology of Reproduction*, 66, 282-290.
- Goldberg, G.R., Black, A.E., Jebb, S.A., Cole, T.J., Murgatroyd, P.R., Coward, W.A., y cols. (1991). Critical evaluation of energy intake data using fundamental principles of energy physiology. 1. Derivation of cut-off values to identify under-recording. *European Journal of Clinical Nutrition*, 45, 569-581.
- Goldizen, A.W. (1987a). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, 99-109.
- Goldizen, A.W. (1987b). Tamarins and marmosets: communal care of offspring. En B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.W. Seyfarth & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 34-43). Chicago: University of Chicago Press.
- Goldizen, A.W. (1988). Tamarin and marmoset mating systems: Unusual flexibility. *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 36-40.
- Goldizen, A.W. (1989). Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24, 79-89.
- Goldizen, A.W. (1990). A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. *International Journal of Primatology*, 11, 63-83.
- Goldizen, A.W. (2003). Social monogamy and its variations in callitrichids: Do these relate to the costs of infant care?. En U.H. Reichard & C. Boesch (Eds.), *Monogamy: Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals* (pp. 232-247).

- Cambridge: Cambridge Univ Press.
- Goldizen, A.W., Medelson, J., van Vlaardingen, M. & Terborgh, J. (1996). Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. *American Journal of Primatology*, 38, 57-84
- Goldizen, A.W. & Terborgh, J. (1989). Demography and dispersal patterns of a tamarin population: Possible causes of delayed breeding. *The American Naturalist*, 134, 208-224.
- Goldizen, A.W., Terborgh, J., Cornejo, F., Porras, D.T. & Evans, R. (1988). Seasonal food shortage, weigh loss and the timing of births in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Journal of Animal Ecology*, 57, 893-901.
- Griffin, T.M., Roberts, T.J. & Kram, R. (2003). Metabolic cost of generating muscular force in human walking: insights from load carrying and speed experiments. *Journal of Applied Physiology*, 95, 172-183.
- Groves, C.P. (1989). *A theory of human and primate evolution*. Oxford: Clarendon Press.
- Groves, C.P. (2001). *Primate Taxonomy*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Haig, D. (1999). What is a marmoset?. *American Journal of Primatology*, 49, 285-296.
- Hambly, C. & Speakman, J.R. (2005). Contribution of different mechanisms to compensation for energy restriction in the mouse. *Obesity Research*, 13, 1548-1557.
- Hammond, K.A. & Diamond, J. (1997). Maximum sustained energy budgets in humans and animals. *Nature*, 386, 457-462.
- Hanna, J.H., Schmitt, D. & Griffin, T.M. (2008). The energetic cost of climbing in primates. *Science*, 320, 898.
- Hardie, S.M. & Buchanan-Smith, H.M. (1997). Vigilance in single- and mixed-species groups of tamarins (*Saguinus labiatus* and *Saguinus fuscicollis*). *International Journal of Primatology*, 18, 217-234.
- Harrison, M.L. & Tardif, S.D. (1994). Social implications of gummivory in marmosets. *American Journal of Physical Anthropology*, 95, 399-408.
- Hartwig, W.C. (1996). Perinatal life history traits in New World monkeys. *American Journal of Primatology*, 40, 99-130.
- Hatchwell, B.J. & Komdeur, J. (2000). Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Animal Behaviour*, 59: 1079-1086.
- Heinsohn, R. & Cockburn, A. (1994). Helping is costly to young birds in cooperatively breeding white-winged choughs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B.*, 256, 293-298.

- Heinsohn, R. & Legge, S. (1999). The cost of helping. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 53-57.
- Heistermann, M (1995). Dominance status and behaviour of captive-housed female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in motherless families. *Primate Report*, 42, 65-78.
- Heistermann, M. & Hodges, J.K. (1995). Endocrine monitoring of the ovarian cycle and pregnancy in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) by measurement of steroid conjugates in urine. *American Journal of Primatology*, 35, 117-127.
- Heistermann, M., Kleis, E., Próve, E. & Wolters, H.J. (1989). Fertility status, dominance and scent parking behavior of family-housed female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in absence of their mothers. *American Journal of Primatology*, 18, 177-189.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini) with an Introduction to Primates*. vol. 1. Chicago: Chicago University Press.
- Heymann, E.W. (1987). A field observation of predation on a moustached tamarin (*Saguinus mystax*) by an anaconda. *International Journal of Primatology*, 8, 193-195.
- Heymann, E.W. (1990a). Interspecific relations in a mixed-species troop of moustached tamarins, *Saguinus mystax*, and saddle-back tamarins, *Saguinus fuscicollis* (Platyrrhini: Callitrichidae) on Padre Isla, Peruvian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 21, 115-127.
- Heymann, E.W. (1990b). Reactions of wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* to avian predators. *International Journal of Primatology*, 11, 327-337.
- Heymann, E.W. (1990c). Social behaviour and infant carrying in a group of moustached tamarins, *Saguinus mystax* (Primates: Platyrrhini: Callitrichidae) on Padre Isla, Peruvian Amazonia. *Primates*, 31, 183-796.
- Heymann, E. W. (1997). The relationship between body size and mixed-species troops of tamarins (*Saguinus* spp.). *Folia Primatologica*, 68, 287-295.
- Heymann, E.W. (2000). The number of adult males in callitrichine groups and its implications for callitrichine social evolution. En PM Kappeler (Ed.), *Primate males: Causes and consequences of variation in group composition* (pp. 64-71). Cambridge: Cambridge University Press.
- Heymann, E.W. (2003). Scent marking, parental care and sexual selection in Callitrichines. En C.B. Jones (Ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions* (pp. 306-325). Norman OK: American Society of Primatologists.
- Heymann, E.W. & Buchanan-Smith, H.M. (2000). The behavioural ecology of mixed-species

- troops of callitrichine primates. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75, 169-190.
- Heymann, E.W. & Soini, P. (1999). Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and number of adult males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46, 400-404.
- Hoage, R.J. (1982). Social and physical maturation in captive lion tamarins, *Leontopithecus rosalia rosalia* (Primates: Callitrichidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 354, 1-56.
- Hofmann, M.I., Schradin, C. & Geissmann, T. (2007). Radiographic evaluation of neonatal skeletal development in *Callimico goeldii* reveals closer similarity to *Callithrix jacchus* than to *Saguinus oedipus*. *American Journal of Primatology*, 69, 1-14.
- Holewijn, M. (1990). Physiological strain due to load carrying. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 61, 237-245
- Hrdy, S.B. (1976). Care and exploitation of non human primate infants by conspecifics other than the mother. *Advances in the Study of Behavior*, 6, 101-158.
- Hubrecht, R.C. (1985). Home range size and use and territorial behavior in the common marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*, at the Tapacura Field Station, Brazil. *International Journal of Primatology*, 6, 533-550.
- Huck, M., Löttker, P., Böehle, U.R. & Heymann, E.W. (2005). Paternity and kinship patterns in polyandrous moustached tamarins (*Saguinus myxtax*). *American Journal of Physical Anthropology*, 127, 449-464.
- Huck, M., Löttker, P. & Heymann, E.W. (2004a). Proximate mechanisms of reproductive monopolization in male moustached tamarins (*Saguinus myxtax*). *American Journal of Primatology*, 64, 39-56.
- Huck, M., Löttker, P. & Heymann, E.W. (2004b). The many faces of helping: Possible costs and benefits of infant carrying and food transfer in wild moustached tamarins (*Saguinus myxtax*). *Behaviour*, 141, 915-934.
- Huck, M., Roos, C. & Heymann, E.W. (2007). Spatio-genetic population in moustached tamarins (*Saguinus myxtax*). *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 576-583.
- Ingram, J.C. (1977). Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Behavior*, 25, 811-827.
- Jacobsen, L. & Hamel, R. (1996). *Internacional directory of primatology*. Madison, WI: Wisconsin Regional Primate Center.

- James, W.P.T. & Shofield, E.C. (1990). *Human Energy Requirements: A manual for planners and nutritionists*. Oxford: Oxford Medical Publications.
- Jamieson, I.G. (1989). Behavioral heterochrony and the evolution of birds' helping at the nest: an unselected consequence of communal breeding?. *American Naturalist*, 133, 394-406.
- Jamieson, I.G. & Craig, J.L. (1987). Critique of helping behaviour in birds: a departure from functional explanations. En P. Bateson & P. Klopfer (Eds.), *Perspectives in ethology*, vol. 7 (pp. 79-98). New York: Plenum Press.
- Jennions, M.D. & MacDonald, D.W. (1994). Cooperative breeding in mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 89-93.
- Johnson, L.D., Petto, A.J. & Sehgal, P.K. (1991). Factors in the rejection and survival of captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 25, 91-102.
- Johnson, R.K. (2002). Dietary intake- How do we measure what people are really eating?. *Obesity Research*, 10 (S1), S63-S68.
- Jönsson, K.I. & Tuomi, J. (1994). Costs of reproduction in a historical perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 304-307.
- Joyce, S.M. & Snowdon, C.T. (2007). Developmental changes in food transfers in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 69, 955-965.
- Karasov, W.H. (1981). Daily energy expenditure and the cost of activity in free-living mammal. *Oecologia*, 51, 253-259.
- Karasov, W.H. (1992). Daily energy expenditure and the cost of activity in mammals. *American Zoologist*, 32, 238-248.
- Kehayias, J.J., Fiatarone, M.A., Zhuang, H. & Roubenoff, R. (1997). Total body potassium and body fat: relevance to aging. *American Journal of Clinical Nutrition*, 66, 904-910.
- Kenagy, G.J. & Hoyt, D.F. (1989). Speed and time-energy budget for locomotion in golden-mantled ground squirrels. *Ecology*, 70, 1834-1839.
- Kerl, J. & Rothe, H. (1996). Influence of cage size and cage equipment on physiology and behavior of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Laboratory Primate Newsletter* 35 (3), 10-13.
- Kierulff, M.C.M, Raboy, B.E., Procópio de Oliveira, P., Miller, K., Passos, F.C. & Prado, F. (2002). Behavioral ecology of lion tamarins. En D.G. Kleiman & A.B. Rylands (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation* (pp. 157-187). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

- King, G.J. (1978). Comparative feeding and nutrition in captive, non-human primates. *British Journal of Nutrition*, 40, 55-62.
- Kirkpatrick-Tanner, M., Aeschlimann, C. & Anzenberger, G. (1996). Occurrence of a infanticide within a captive polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 67, 52-58.
- Kirkwood, J.K. (1983). Effects of diet on health, weight and litter-size in captive cotton-top tamarins *Saguinus oedipus oedipus*. *Primates*, 24, 515-520.
- Kirkwood, J.K. & Stathatos, K. (1992). Cotton-top tamarin. En J.K. Kirkwood & K. Stathatos (Eds.), *Biology, Rearing and Care of Young Primates* (pp. 49-63). Oxford: Oxford University Press.
- Kirkwood, J.K. & Underwood, S.J. (1984). Energy requirements of captive cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Folia Primatologica*, 42, 180-187.
- Kitchen, A.M. & Martin, A.A. (1996). The effects of cage size and complexity on the behaviour of captive common marmosets, *Callithrix jacchus jacchus*. *Laboratory Animals*, 30, 317-326.
- Kleiber, M. (1932). Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6, 315-353.
- Kleiman, D.G. (1977). Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 52, 36-69.
- Kleiman, D.G., Hoage, R.J. & Green, K.M. (1988). The lion tamarins, genus *Leontopithecus*. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. da Fonseca (Eds.), *Ecology and behaviour of neotropical primates*, Vol. 2. (pp. 299-347). Washington, DC: World Wildlife Fund.
- Koenig, A. (1994). Random scan, sentinels or sentinel system?. A study in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). En J.J. Roeder, B. Thierry, J.R. Anderson & N. Herrenschildt (Eds.), *Current Primatology. Vol II: Social development, learning and behavior* (pp. 69-76). Starasbourg: University Louis Pasteur.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 35, 311-317.
- Koenig, A. (1998). Visual scanning by common marmosets (*Callithrix jacchus*): Functional aspects and the special role of adult males. *Primates*, 39, 85-90.
- Koenig, A. & Rothe, H. (1991). Infant carrying in a polygynous group of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 25, 185-190.
- Kostan, K.M. & Snowdon, C.T. (2002). Attachment and social preferences in cooperatively-reared cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology*, 57, 131-139.
- Kuederling, I., Evans, C.S., Abbott, D.H., Pryce, C.R. & Eppele, G. (1995). Differential

- excretion of urinary oestrogen by breeding females and daughters in the red-bellied tamarin (*Saguinus labiatus*). *Folia Primatologica*, 64, 140-145.
- Lazaro-Perea, C., Castro, C.S.S., Harrison, R., Araujo, A., Arruda, M.F. & Snowdon, C.T. (2000). Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 137-146.
- Leonard, W.R. & Robertson, M.L. (1997). Comparative primate energetics and hominid evolution. *American Journal of Primatology*, 102, 265-281.
- Leutenegger, W. (1979). Evolution of litter size in primates. *American Naturalist*, 114, 525-531.
- Leutenegger, W. (1980). Monogamy in callitrichids: A consequence of phyletic dwarfism?. *International Journal of Primatology*, 1, 95-98.
- Levine, J.A. (2003). Non-exercise activity thermogenesis. *Proceedings of the Nutrition Society*, 62, 667-679.
- Levine, J.A. (2004). Nonexercise activity thermogenesis (NEAT): Environment and biology. *American Journal of Physiology and Endocrinology Metabolism*, 286, E675-E685.
- López-Fontana, C.M., Martínez-Gonzalez, M.A. & Martínez, J.A. (2003). Obesidad, metabolismo energético y medida de la actividad física. *Obesidad Básica y Clínica*, 1, 34-43.
- Löttker, P., Huck, M., Heymann, E.W. & Heistermann, M. (2004). Endocrine correlates of reproductive status in breeding and nonbreeding wild female moustached tamarins. *International Journal of Primatology*, 25, 919-937.
- Lunn, S.F. & Mc Neilly, A.S. (1982). Failure of lactation to have a consistent effect on interbirth interval in the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica*, 37, 99-105.
- Maestriperi, D. (1994). Social structure, infant handling, and mothering styles in group-living Old World monkeys. *International Journal of Primatology*, 15, 531-553.
- Maestriperi, D. (1999). Fatal attraction: Interest in infants and infant abuse in rhesus macaques. *American Journal of physical Anthropology*, 110, 17-25.
- Maloiy, G.M.O., Heglund, N.C., Prager, L.M., Cavagna, G.A. & Taylor, C.R. (1986). The energetic cost of carrying loads: have African women discovered an economic way? *Nature*, 319, 668-669.
- Martin, P. & Bateson, P. (1991). *La Medición del Comportamiento*. Madrid: Alianza Editorial.

- Martin, R.D. (1990). *Primate Origins and Evolution. A Phylogenetic Reconstruction*. London: Chapman and Hall.
- Martin, R.D. (1992). Goeldi and the dwarfs: The evolutionary biology of the small new world monkeys. *Journal of Human Evolution*, 22, 367-393.
- Mast, E.B., Rodriguez, J.V. & Mittermeier, R.A. (1993). The Colombian cotton-top tamarin in the wild. En N.K. Clapp (Ed.), *A Primate Model for the Study of Colitis and Colonic Carcinoma—The Cotton top Tamarin (Saguinus Oedipus)* (pp. 3–43). Boca Raton, FL: CRC Press.
- McGrew, W.C. (1988). Parental al division of infant caretaking varies with family composition in cotton-top tamarins. *Animal Behaviour*, 36, 285-286.
- McGrew, W.C. & Webster, J. (1995). Birth seasonality in cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) despite constant food supply and body weight. *Primates*, 36, 241-248.
- McNab, B.K. (1988). Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 63, 25-54.
- Melzer, K., Kayser, B., Saris, W.H.M. & Pichard, C. (2005). Effects of physical activity on food intake. *Clinical Nutrition*, 24, 885-895.
- Miller, K.E., Bales, K.L., Ramos, J.H. & Dietz, J.M. (2006). Energy intake, energy expenditure, and reproductive costs of female wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 68, 1037-1053.
- Miller, L., Savage, A. & Giraldo, H. (2004). Quantifying remaining forested habitat within the historic distribution of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) in Colombia: Implications for long-term conservation. *American Journal of Primatology*, 64, 451-457.
- Mills, D.A., Windle, C.P., Baker, H.F. & Ridley, R.M. (2004). Analysis of infant carrying in large, well-established family groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 45, 259-265.
- Missler, M., Wolff, J.R., Rothe, H., Heger, W., Merker, H.J., Treiber, A., y cols. (1992). Developmental biology of the common marmoset: Proposal for a “postnatal staging”. *Journal of Medical Primatology*, 21, 285-298.
- Moore, M.S. (2002). Interactions between physical activity and diet in the regulation of body weight. *Proceedings of the Nutrition Society*, 59, 193-198.
- Moura, A.C.A. & Alonso, C. (2000). Sex and age differences in foraging and vigilance behavior of captive *Saguinus midas midas* (Primates: *Callitrichidae*). *A Primatologia no Brasil*, 7, 223-238.

- Mumme, R.L. (1997). A bird's-eye view of mammalian cooperative breeding. En N.G. Solomon & J.A. French (Eds.), *Cooperative Breeding in Mammals* (pp. 364-388.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Nagy, K.A. & Milton, K. (1979). Energy metabolism and food consumption by wild howler monkey (*Alouatta palliata*). *Ecology*, 60, 475-480.
- Nash, L.T. (1986). Dietary, behavioral and morphological aspects of gummivory in primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, 29, 113-137.
- Neuhaus, P. (2000). Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 75-83.
- Neyman, P.F. (1977). Aspects of ecology and social organization of free ranging cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and the conservation status of the species. En D.G. Kleiman (Ed.), *The biology and conservation of the Callitrichidae* (pp. 39-71). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Nievergelt, C.M., Digby, L.J., Ramakrishnan, U. & Woodruff, D.S. (2000). Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. *International journal of Primatology*, 21, 1-20.
- Nievergelt, C.M. & Martin, R.D. (1999). Energy intake during reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Physiology & Behavior*, 65, 849-854.
- Noldus Information Technology (2003). *The Observer®*, Base Package for Windows™, Version 5.0 Edition. The Netherlands: Wageningen.
- Olivera, C.L., Ruiz-Miranda, C.R., Kleiman, D.V. & Beck, B.B. (2003). Play behavior in juvenile golden lion tamarins (*Callitrichidae: Primates*): Organization in relation to costs. *Ethology*, 109, 593-612.
- Paladino, F.V. & King, J.R. (1979). Energetic cost of terrestrial locomotion: biped and quadruped runners compared. *Revue Canadienne de Biologie*, 38, 321-323.
- Pandolf, K.B., Givoni, B. & Goldman, R.F. (1977). Predicting energy expenditure with loads while standing or walking very slowly. *Journal of Applied Physiology*, 43, 577-581.
- Pardo, A. & San Martín, R. (1994). *Análisis de Datos en Psicología II*. Madrid: Ediciones Pirámide S.A.
- Parsons, P.E. & Taylor, C.R. (1977). Energetics of brachiation versus walking: a comparison of a suspended and an inverted pendulum mechanism. *Physiological Zoology*, 50, 182-188.

- Paul, A. & Kuester, J. (1996). Infant handling by female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem: testing functional and evolutionary hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39, 133–145.
- Peres, C.A. (1993). Anti-predation benefits in a mixed-species group of Amazonian tamarins. *Folia Primatologica*, 61, 61-73.
- Peres, C.A. (2000). Territorial defense and the ecological of group movements in small-bodied neotropical primates. En S. Boinsky & P.A. Garber (Eds.), *On the Move. How and why animals travel in groups* (pp. 100-123). Chicago & London: Chicago University Press.
- Pierrynowski, M.R., Winter, D.A. & Norman, R.W. (1981). Metabolic measures to ascertain the optimal load to be carried by man. *Ergonomics*, 24, 393–399.
- Pimental, N.A. & Pandolf, K.B. (1979). Energy expenditure while standing or walking slowly uphill or downhill with loads. *Ergonomics*, 22, 963–973.
- Pontzer, H. & Wrangham, R.W. (2004). Climbing and the daily energy cost of locomotion in wild chimpanzees: Implications for hominoid locomotor evolution. *Journal of Human Evolution*, 46, 317-335.
- Pook, A.G. & Pook, G. (1982). Polyspecific association between *Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus*, *Callimico goeldii* and other primates in north-western Bolivia. *Folia Primatologica*, 38, 196-216.
- Porter, L.M. (2001). Dietary differences among sympatric Callitrichinae in Northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* y *Saguinus labiatus*. *International Journal of Primatology*, 22, 961-992.
- Porter, L.M. (2004). Forest use and activity patterns of *Callimico goeldii* in comparasion to two sympatric tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus labiatus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 124, 139-153.
- Porter, L. & Garber, P.A. (2004). Goeldi's monkeys: a primate paradox?. *Evolutionary Anthropology*, 13, 104-115.
- Power, M.L. (1999). Aspects of energy expenditure of Callitrichid primates: Physiology and behavior. En P. Dolhinow & A. Fuentes (Eds.), *The Nonhuman Primates* (pp. 225-230). London: Masfield Publish Company.
- Power, R.A., Power, M.L., Layne, D.G., Jaquish, C.E., Oftedal, O.T. & Tardif, S.D. (2001). Relations among measures of body composition, age, and sex in the common marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). *Comparative Medicine*, 51, 218-223.
- Power, M.L., Tardif, S., Power, R.A. & Layne, D.G. (2003). Resting energy metabolism of

- Goeldi's monkey (*Callimico goeldi*) is similar to that of other callitrichids. *American Journal of Primatology*, 60, 57-67.
- Price, E.C. (1990). Infant carrying as a courtship strategy of breeding male cotton-top tamarins. *Animal Behaviour*, 40, 784-786.
- Price, E.C. (1991). Competition to carry infants in captive cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Behaviour*, 118, 66-88.
- Price, E.C. (1992a). Adaptation of captive-bred cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) to a natural environment. *Zoo Biology*, 11, 107-120.
- Price, E.C. (1992b). Changes in the activity of captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) over the breeding cycle. *Primates*, 33, 99-106.
- Price, E.C. (1992c). Contributions to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex and reproductive status. *International Journal of Primatology*, 13, 124-141.
- Price EC. (1992d). Sex and helping: reproductive strategies of breeding male and female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour*, 43, 717-728.
- Price, E.C. (1992e). The benefits of helpers: Effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 26, 179-190.
- Price, E.C. (1992f). The costs of infant carrying in captive cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 26, 23-33.
- Price, E.C., McGivern, A.M. & Ashmore, L. (1991). Vigilance in a group of free-ranging cotton-top tamarins *Saguinus oedipus*. *Dodo, Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust*, 27, 41-49.
- Price, E.C. & McGrew, W.C. (1990). Cotton-top tamarins (*Saguinus (o.) oedipus*) in a semi-naturalistic captive colony. *American Journal of Primatology*, 20, 1-12.
- Price, E.C. & McGrew, W.C. (1991). Departures from monogamy in colonies of captive Cotton-top tamarins. *Folia Primatologica*, 57, 16-27.
- Pryce, C.R. (1988). Individual and group effects on early caregiver-infant relationships in reed-bellied tamarin monkeys. *Animal Behaviour*, 36, 1455-1464.
- Puffer, A.M., Fite, J.E., French, J.A., Rukstalis, M., Hopkins, E.C. & Patera, K.J. (2004). Influence of the mother's reproductive state on the hormonal status of daughters in marmosets (*Callithrix Kuhli*). *American Journal of Primatology*, 64, 29-37.
- Quiatt, D.D. (1979). Aunts and mothers: Adaptive implications of alloparental behavior for non-human primates. *American Anthropologist*, 81, 311-319.
- Raboy, B.E. & Dietz, J.M. (2004). Diet, Foraging and use of space in wild golden-headed

- lion tamarins. *American Journal of Primatology*, 63, 1-15.
- Rapaport, L.G. (2006). Provisioning in wild golden lion tamarins (*leontopithecus rosalia*): benefits to omnivorous young. *Behavioral ecology*, 17, 212-221.
- Rehg, J.A. (2006). Seasonal variation in polyspecific associations among *Callimico goeldii*, *Saguinus labiatus*, and *S. fuscicollis* in Acre, Brazil. *International Journal of Primatology*, 27, 1399-1428.
- Roda, S.A. & Mendes-Pontes, A.R. (1998). Polygyny and infanticide in common marmosets in a fragment of the Atlantic forest of Brazil. *Folia Primatologica*, 69, 372-376.
- Rose, L.M. (1994). Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, 15, 95-114.
- Rosenberger, A.L. (1981). Systematics of the higher taxa. En A.F. Coimbra-Filho & R.A. Mittermeier (Eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, vol. 1. (pp. 9-27). Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciencias.
- Ross, C. (1991). Life history patterns of New World monkeys. *International Journal of Primatology*, 12, 481-502.
- Ross, C. & MacLarnon, A. (2000). The evolution of non-maternal care in anthropoid primates: A test of the hypotheses. *Folia Primatologica*, 71, 93-113.
- Ross, C.N., French, J.A. & Ortí, G. (2007). Germ-line chimerism and paternal care in marmosets (*Callithrix kuhli*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 6278-6282.
- Rothe, H., Darms, K., Koenig, A., Radespiel, U. & Juenemann, B. (1993). Long-term study of infant-carrying behavior in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*): Effects of nonreproductive helpers on the parents' carrying performance. *International Journal of Primatology*, 14, 79-93.
- Rothe, H., Koenig, A. & Darms, K. (1993). Infant survival and number of helpers in captive groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 30, 131-137.
- Roush, R.S. & Snowdon, C.T. (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, 107, 415-429.
- Russell, A.F., Sharpe, L.L., Brotherton, P.N.M. & Clutton-Brock, T.H. (2003). Cost minimization by helpers in cooperative vertebrates. *PNAS. Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 3333-3338.
- Rylands, A.B. (1982). *The behavior and the ecology of three species of marmosets and tamarins (Callitrichidae, Primates) in Brazil*. PhD Thesis. Cambridge, UK: University

- of Cambridge.
- Rylands, A.B. (1986). Infant-carrying in a wild marmoset group *Callithrix humeralifer*: Evidence for a polyandrous mating system. *A Primatología no Brasil*, 2, 131-144.
- Rylands, A.B. (1996). Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology*, 38, 5-18.
- Rylands, A.B. & de Faria, D.S. (1993). Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 262-272). Oxford: Oxford University Press.
- Rylands, A.B, Mittermeier, R.A. & Rodríguez-Luna, E. (1997). Conservation of neotropical primates: Threatened species and a analysis of primate diversity by country and region. *Folia Primatologica*, 68, 134-160.
- Rylands, A.B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R.A., Groves, C.P. & Rodríguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of New World Primates. *Neotropical Primates*, 8, 61-93.
- Saltzman, W. (2003). Reproductive competition among female common marmosets (*Callithrix jacchus*): Proximate and ultimate causes. En C.B. Jones (Ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions* (pp. 197-229). Norman OK: American Society of Primatologists.
- Saltzman, W. & Abbott, D.H. (2005). Diminished maternal responsiveness during pregnancy in multiparous female common marmosets. *Hormones and Behavior*, 47, 151-163.
- Saltzman, W., Liedl, K.J., Salper, O.J., Pick, R.R. & Abbott, D.H. (2008). Post-conception reproductive competition in cooperatively breeding common marmosets. *Hormones and Behavior*, 53, 274-286.
- Saltzman W., Schultz-Darken, N.J. & Abbott D.H. (1997). Family influences on ovulatory function in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 41, 159-177.
- Sánchez, S. (1998). *Costes y beneficios del transporte de las crías en el sistema de crianza cooperativa del tití de cabeza blanca (Saguinus oedipus oedipus) en cautividad*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid: Facultad de Psicología.
- Sánchez, S., Peláez, F., Fidalgo, A., Morcillo, A. & Caperos, J.M. (en prensa). Aumento de peso corporal en machos expectantes y cooperantes de tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*): ¿un síntoma del Síndrome de Couvade?. *Psicothema*.
- Sánchez, S., Peláez, F., Fidalgo, A., Morcillo, A. & Caperos, J.M. (2008). Changes in body mass of expectant male cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatologica*,

- 79, 458-462.
- Sánchez, S., Peláez, F. & Gil-Bürmann, C. (2002). Why do cotton-top tamarin female helpers carry infants?. A preliminary study. *American Journal of Primatology*, 57, 43-49.
- Sánchez, S., Peláez, F., Gil-Bürmann, C. & Kaumanns, W. (1999). Costs of infant carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 48, 99-111.
- Sánchez, S., Peláez, F., Morcillo, A. & Gil-Bürmann, C. (2005). Effect of the enclosure on carriers' body weight loss in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 66, 279-284.
- Santos, C.V., French, J.A. & Otta, E. (1997). Infant carrying behavior in Callitrichid primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. *International Journal of Primatology*, 18, 889-907.
- Savage, A. (1990). The reproductive biology of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) in Colombia. PhD Thesis. Madison: University of Wisconsin.
- Savage, A., Giraldo, L.H., Soto, L.H. & Snowdon, C.T. (1996). Demography, group composition and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. *American Journal of Primatology*, 38, 85-100.
- Savage, A., Shideler, S.E., Soto, L.H., Causado, J., Giraldo L.H., Lasley, B.L. & Snowdon, C.T. (1997). Reproductive events of wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *American Journal of Primatology*, 43, 329-338.
- Savage, A., Snowdon, C.T., Giraldo, L.H. & Soto, L.H. (1996). Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) groups. En N.A. Norconk, A.L. Rosenberg & P.A. Garber (Eds.). *Adaptative Radiations of Neotropical Primates* (pp. 187-199). New York, London: Plenum Press.
- Savage, A., Ziegler, T.E. & Snowdon, C.T. (1988). Sociosexual development, pair bond formation and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 14, 345-359.
- Schaffner, C.M. & French, J.A. (1997). Group size and aggression: 'recruitment incentives' in a cooperatively breeding primate. *Animal Behaviour*, 54, 171-180.
- Schneider, H. & Rosenberger, A.L. (1996). Molecules, morphology and platyrrhine systematics. En M.A. Norconk, A.L. Rosenberg & P.A. Garber (Eds.), *Adaptative Radiations of Neotropical Primates* (pp. 3-19). New York: Plenum Press.
- Schradin, C. & Anzenberger, G. (2001a). Costs of infant carrying in common marmosets, *Callithrix jacchus*: An experimental analysis. *Animal Behaviour*, 62, 289-295.

- Schradin, C. & Anzenberger, G. (2001b). Infant carrying in family groups of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldi*). *American Journal of Primatology*, 53, 57-67.
- Schülke, O., Chalise, M.K. & Koenig, A. (2006). The importance of ingestion rates for estimating food quality and energy intake. *American Journal of Primatology*, 68, 951-965.
- Searcy, Y.M. & Caine, N.C. (2003). Hawk calls elicit alarm and defensive reactions in captive geoffroy's marmosets (*Callithrix geoffroyi*). *Folia Primatologica*, 74, 115-125.
- Siegel, S. & Castellan, N.J. (1988). Nonparametric statistics for the behavioral sciences (2nd ed.). New York: McGraw-Hill.
- Silk, J.B. (1999). Why are infants so attractive to others?. The form and function of infant handling in bonnet macaques. *Animal Behaviour*, 57, 1021-1032.
- Smith, A.C. (2000). Composition and proposed nutritional importance of exudates eaten by saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and mustached (*Saguinus mystax*) tamarins. *International Journal of Primatology*, 21, 69-83.
- Smith, A.C., Tirado Herrera, E.R., Buchanam-Smith, H.M. & Heyman, E.W. (2001). Multiple breeding females and allonursing in a wild group of moustached tamarins (*Saguinus myxtax*). *Neotropical primates*, 9, 67-69.
- Smith, T.E., Schaffner, C.M. & French, J.A. (1997). Social and developmental influences on reproductive function in female Wied's black tufted-ear marmosets (*Callithrix Kühli*). *Hormones and behaviour*, 31, 159-168.
- Smucny, D.A., Abbott, D.H., Mansfield, K.G., Schultz-Darken, N.J., Yamamoto, M.E., Alentar, A.I., y cols. (2004). Reproductive output, maternal age and survivorship in captive common marmoset females (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 64, 107-121.
- Snowdon, C.T. (1996). Infant care in cooperatively breeding species. En P.J.B. Slater, J.S. Rosenblatt, C.T. Snowdon & M. Milinski (Eds.), *Parental care: evolution, mechanisms and adaptive significance. Advances in the study of behavior* (pp. 643-689). New York: Academic Press.
- Snowdon, C.T. & Pickhard, J.J. (1999). Family feuds: Severe aggression among cooperatively breeding cotton-top tamarins. *International Journal of Primatology*, 20, 651-663.
- Snowdon, C.T., Savage, A. & McConell, P.B. (1985). A breeding colony of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Laboratory Animal Science*, 35, 447-480.
- Snowdon, C.T. & Soini, P. (1988). The tamarins, genus *Saguinus*. En R.A. Mittermeier, A.B.

- Rylands, A. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca (Eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, vol. 2 (pp. 223-298). Washington: World Wildlife Fund.
- Snowdon, C.T., Ziegler, T.E., Schultz-Darken, N.J. & Ferris, C.F. (2006). Social odours, sexual arousal and pairbonding in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Science*, 361, 2079-2089.
- Snowdon, C.T., Ziegler, T.E. & Widowski, T.M. (1993). Further hormonal suppression of eldest daughter cotton-top tamarins following birth of infants. *American Journal of Primatology*, 31, 11-21.
- Soini, P. (1988). The pigmy marmoset, genus *Cebuella*. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca (Eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, vol 2 (pp. 79-129). Washington: World Wildlife Fund.
- Soini, P. (1993). The ecology of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*: Some comparisons with two sympatric tamarins. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (pp. 257-261). Oxford: Oxford University Press.
- Sousa, M.B.C., Albuquerque, C.S.R., Albuquerque, F.S., Araujo, A., Yamamoto, M.E. & Arruda, M.F. (2005). Behavioral strategies and hormonal profiles of dominant and subordinate common marmosets (*Callithrix jacchus*) females in wild monogamous groups. *American Journal of Primatology*, 67, 37-50.
- Souza de Oliveira, M., Araujo Lopes, F., Alonso, C. & Yamamoto, M.E. (1999). The mother's participation in infant carrying in captive groups of *Leontopithecus chrysomelas* and *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica*, 70, 146-153.
- Sri Kantha, S. & Suzuki, J. (2006). Sleep quantitation in common marmosets, cotton-top tamarin and squirrel monkey by non-invasive actigraphy. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*, 144, 203-210.
- Stabell, U., Junge, M. & Fenner, A. (1977). Metabolic rate and O₂ consumption in newborns during different states of vigilance. *Biology of the Neonate*, 31, 27-31.
- Stafford, B.J. & Ferreira, F.M. (1995). Predation attempts on cllitrichids in the Atlantic Coastal Rain Forest of Brazil. *Folia Primatologica*, 65, 229-233.
- Stahl, W.R. (1967). Scaling of respiratory variables in mammals. *Journal of Applied Physiology*, 22, 453-460.
- Stearns, S.C. (1992). *The evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Studel, K. (2000). The physiology and energetics of movement: Effects on individuals and groups. En S. Boinsky & P.A. Garber (Eds.), *On the Move. How and why animals*

- travel in groups* (pp. 9-23). Chicago & London: Chicago University Press.
- Studel-Numbers, K.L. (2003). The energetic cost of locomotion: humans and primates compared to generalized endotherms. *Journal of Human Evolution*, 44, 255-262.
- Stevenson, M.F. & Rylands, A.B. (1988) The marmosets, genus *Callithrix*. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca (Eds), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, vol 2 (pp. 131-222). Washington, DC: World Wildlife Fund.
- Stonerook, M.J., Weiss, H.S., Rodríguez-M, M.A., Rodríguez-M, J.V., Hernández, J.I., Peck, O.C., y cols. (1994). Temperature-metabolism relations in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) model for ulcerative colitis. *Journal of Medical Primatology*, 23, 16-22.
- Sullivan, E.L., Oegler, F.H. & Cameron, J.L. (2006). Individual differences in physical activity are closely associated with changes in body weight in adult female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Physiology– Regulatory, Integrative, and Comparative Physiology*, 291, R633–R642
- Sussman, R.W. & Garber, P.A. (1987). A new interpretation of the social organization and the mating system of the *Callitrichidae*. *International Journal of Primatology*, 8, 73-92.
- Sussman, R.W. & Kinzey, W.G. (1984). The ecological role of the *Callitrichidae*: A review. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 419-449.
- Tagliario, C.H., Schneider, M.P.C., Schneider, H., Sampaio, I. & Stanhope, M.J. (1997). Marmoset phylogenetics, conservation perspectives, and evolution of the mtDNA control region. *Molecular Biology and Evolution*, 14, 674-684.
- Tamashiro, K.L.K., Nguyen, M.N. & Sakai, R.R. (2005) Social stress: From rodents to primates. *Front Neuroendocrinol*, 26, 27-40.
- Tardif, S.D. (1984). Social influences on sexual maturation of female *Saguinus oedipus*. *American Journal of Primatology*, 6, 199-209.
- Tardif, S.D. (1994). Relative energetic cost of infant care in small-bodied Neotropical primates and its relation to infant care patterns. *American Journal of Primatology*, 34, 133-143.
- Tardif, S.D. (1997). The bioenergetics of parental behavior and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. En N.G. Solomon & J.A. French (Eds.), *Cooperative Breeding in Mammals* (pp. 11-33). Cambridge: Cambridge University Press.
- Tardif, S.D. & Bales, K. (1997). Is infant-carrying a courtship strategy in callitrichid primates?. *Animal Behaviour*, 53, 1001-1007.

- Tardif, S.D., Carson, R.L. & Gangaware, B.L. (1986). Comparison of infant care in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 11, 103-110.
- Tardif, S.D., Carson, R.L. & Gangaware, B.L. (1990). Infant care behavior of mothers and fathers in a communal care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 22, 73-85.
- Tardif, S.D., Carson, R.L. & Gangaware, B.L. (1992). Infant-care behavior of non-reproductive helpers in a communal-care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Ethology*, 92, 155-167
- Tardif, S.D. & Harrison, M.L. (1990). Estimates of the energetic cost of infant transport in tamarins. *American Journal of Physical Anthropology*, 81, 306.
- Tardif, S.D., Harrison, M.L. & Simek, M.A. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: Relation to energetics, ecology and social organization. En A.B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: Systematics, Behavior and Ecology* (pp. 220-234). Oxford: Oxford University press.
- Tardif, S.D. & Jaquish, C.E. (1994). The common marmoset as a model for nutritional impacts upon reproduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 709, 214-215
- Tardif, S.D. & Jaquish, C.E. (1997). Number of ovulations in the marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): Relation to body weight, age and repeatability. *American Journal of Primatology*, 42, 323-329.
- Tardif, S.D., Power, M., Layne, D., Smucny, D.A. & Ziegler, T.E. (2004). Energy restriction initiated at different gestational ages has varying effects on maternal weight gain and pregnancy outcome in common marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). *British Journal of Nutrition*, 92, 841-849.
- Tardif, S.D. & Richter, C.B. (1981) Competition for a desired food in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Laboratory Animal Science*, 31, 52-55.
- Tardif, S.D., Richter, C.B. & Carson, R.L. (1984). Effects of sibling-rearing experience on future reproductive success in two species of *Callitrichidae*. *American Journal of Primatology*, 6, 377-380.
- Tardif, S.D., Smucny, D.A., Abbott, D.H., Mansfield, D.V.M., Schultz-Darken, N. & Yamamoto, M.E. (2003). Reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Association for Laboratory Animal Sciences*, 53, 364-368.
- Taylor, C.R., Caldwell, S.L. & Rowntree, V.J. (1972). Running up and down hills: Some

- consequences of size. *Science N.Y.*, 178, 1096-1097.
- Taylor, C.R., Heglund, N.C. & Maloiy, G.M.O. (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental of Biology*, 97, 1-21.
- Taylor, C.R., Heglund, N.C., McMahon, T.A., LoMcMahon, T.A. & Looney, T.R. (1980). Energetic cost of generating muscular force during running. A comparison of large and small animals. *Journal of Experimental of Biology*, 86: 9-18.
- Taylor, C.R., Schmidt-Nielsen, K. & Raab, J.L. (1970). Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. *American Journal of Physiology*, 219, 1104-1107.
- Terborgh, J. (1983). *Five New World Primates: A study in Comparative Ecology*. Princeton, N. J.: Princeton University Press.
- Terborgh, J. & Goldizen, A.W. (1985). On the mating system of cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16, 293-299.
- Thompson, S.D., Power, M.L., Rutledge, C.E. & Kleiman, D.G. (1994). Energy metabolism and thermoregulation in the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). *Folia Primatologica*, 63, 131-43
- Toutain, P.L., Toutain, C., Webster, A.J.F. & McDonald, J.D. (1977). Sleep and activity age and fatness and the energy expenditure of confined sheep. *British Journal of Nutrition*, 38, 445-454.
- IUCN Species Survival Comisión (2007). *2007 IUCN Red List of Threatened Species*. IUCN, Gland, Switzerland. Extraído el 1 de Junio de 2008 desde <http://w.w.w.iucnredlist.org>
- van Roosmalen, M.G.M. & van Roosmalen, T. (2003). The description of a new marmoset genus, *Callibella* (*Callitrichinae*, Primates), including its molecular phylogenetic status. *Neotropical Primates*, 11, 1-10.
- von Dornum, M. & Ruvolo, M. (1999). Phylogenetic relationships of the New World monkeys (Primates, Platyrrhini) based on nuclear G6PD DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11, 459-476.
- Warren, R.D. & Crompton, R.H. (1998). Diet, body size and the energy costs of locomotion in salutory primates. *Folia Primatologica*, 69 (S1), 86-100.
- Washabaugh, K.F., Snowdon, C.T. & Ziegler, T.E. (2002). Variation in care for cotton-top tamarin, *Saguinus Oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Animal Behaviour*, 63, 1163-1174
- Widowski, T.M., Ziegler, T.E., Elowson, A.M. & Snowdon, C.T. (1990). The role of males

- in the stimulation of reproductive function in female cotton-top tamarins, *Saguinus o. oedipus*. *Animal Behaviour*, 40, 731-741.
- Williams, J.B., Anderson, M.D. & Richardson, P.R.K. (1997). Seasonal differences in field metabolism, water requirements, and foraging behavior of free-living aardwolves. *Ecology*, 78, 2588-2602.
- Williamson, D.K. & Dunbar, R. (1999). Energetics, time budgets and group size. En P.C. Lee (Ed.), *Comparative Primate Socioecology* (pp. 320-338). Cambridge: Cambridge University Press.
- Woodroffe, R. & Vincent, A. (1994). Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 294-297.
- Yamamoto, M.E. (1993). From dependence to sexual maturity: the behavioral ontogeny of *Callitrichidae*. En AB Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behavior and Ecology* (pp. 235-254). Oxford: Oxford University press.
- Yamamoto, M.E. & Box, H.O. (1997). The role of non-reproductive helpers in infant care in captive *Callithrix jacchus*. *Ethology*, 103, 760-771.
- Yamamoto, M.E., Box, H.O., Albuquerque, F.S. & Arruda, M.F. (1996). Carrying behaviour in captive and wild marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 37, 297-304.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice may International Editions.
- Ziegler, T.E., Bridson, W.E., Snowdon, C.T. & Eman, S. (1987). Urinary gonadotropin and estrogen excretion during the post-partum estrus, conception and pregnancy in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 12, 127-140.
- Ziegler, T.E., Eppler, G., Snowdon, C.T., Porter, T.A., Belcher, A.M. & Küderling, I. (1993). Detection of the chemical signals of ovulation in the cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour*, 45, 313-322.
- Ziegler, T.E., Jacoris, S. & Snowdon, C.T. (2004). Sexual communication between breeding male and female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*), and its relationship to infant care. *American Journal of Primatology*, 64, 57-69.
- Ziegler, T.E., Prudom, S.L., Schultz-Darken, N.J., Kurgan, A.V. & Snowdon, C.T. (2006). Pregnancy weight gain: marmoset and tamarind dads show it too. *Biology Letters*, 2, 181-183.
- Ziegler, T.E., Savage, A., Scheffler, G. & Snowdon, C.T. (1987). The endocrinology of puberty and reproductive functioning in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) under varying social conditions. *Biology of Reproduction*, 37, 618-627.

- Ziegler, T.E., Snowdon, C.T. & Uno, H. (1990). Social interactions and determinants of ovulation in tamarins (*Saguinus*). En T.E. Ziegler & F.B. Bercovitch (Eds.), *Monographs in Primatology vol. 13* (pp. 113-133). Nueva York: Wiley-Liss, Inc.
- Ziegler, T.E. & Sousa, M.B.C. (2002). Parent-daughter relationships and social control on fertility in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Hormones and Behavior*, 42, 356-367
- Ziegler, T.E., Wegner, F.H., Carlson, A.A., Lazaro-Perea, C. & Snowdon, C.T. (2000). Prolactin levels during the periparturitional period in the biparental cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*): Interactions with gender, androgen levels, and parenting. *Hormones and Behavior*, 38, 111-122.
- Ziegler, T.E., Widowski, T.M., Larson, M.L. & Snowdon, C.T. (1990). Nursing does affect the duration of the postpartum to ovulation interval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 90, 563-570.
- Ziegler, T.E., Widowski, T.M. & Snowdon, C.T. (1990). Nursing delays the postpartum estrus in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 20, 247.
- Zullo, J. & Caine, N.G. (1988). The use of sentinels in captive groups of red-bellied tamarins. *American Journal of Primatology*, 14, 455.

