

1/274 DC
PS
147

TESIS DOCTORAL

**COSTOS Y BENEFICIOS DEL TRANSPORTE DE LAS CRÍAS EN
EL SISTEMA DE CRIANZA COOPERATIVA DEL TITÍ DE CABEZA
BLANCA (*Saguinus oedipus*) (CALLITRICHIDAE, PRIMATES).**

R. B.C. 66.066



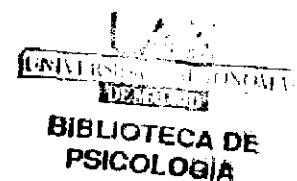
por **Susana Sánchez Rodríguez**

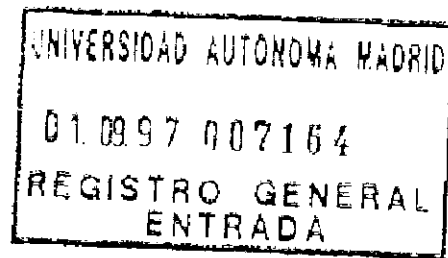
R. ψ - 20268

Director de la Tesis: Fernando Peláez del Hierro

presentada en la FACULTAD DE PSICOLOGÍA de la UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA DE MADRID para la obtención del Grado de Doctor en Psicología

Madrid, 1997





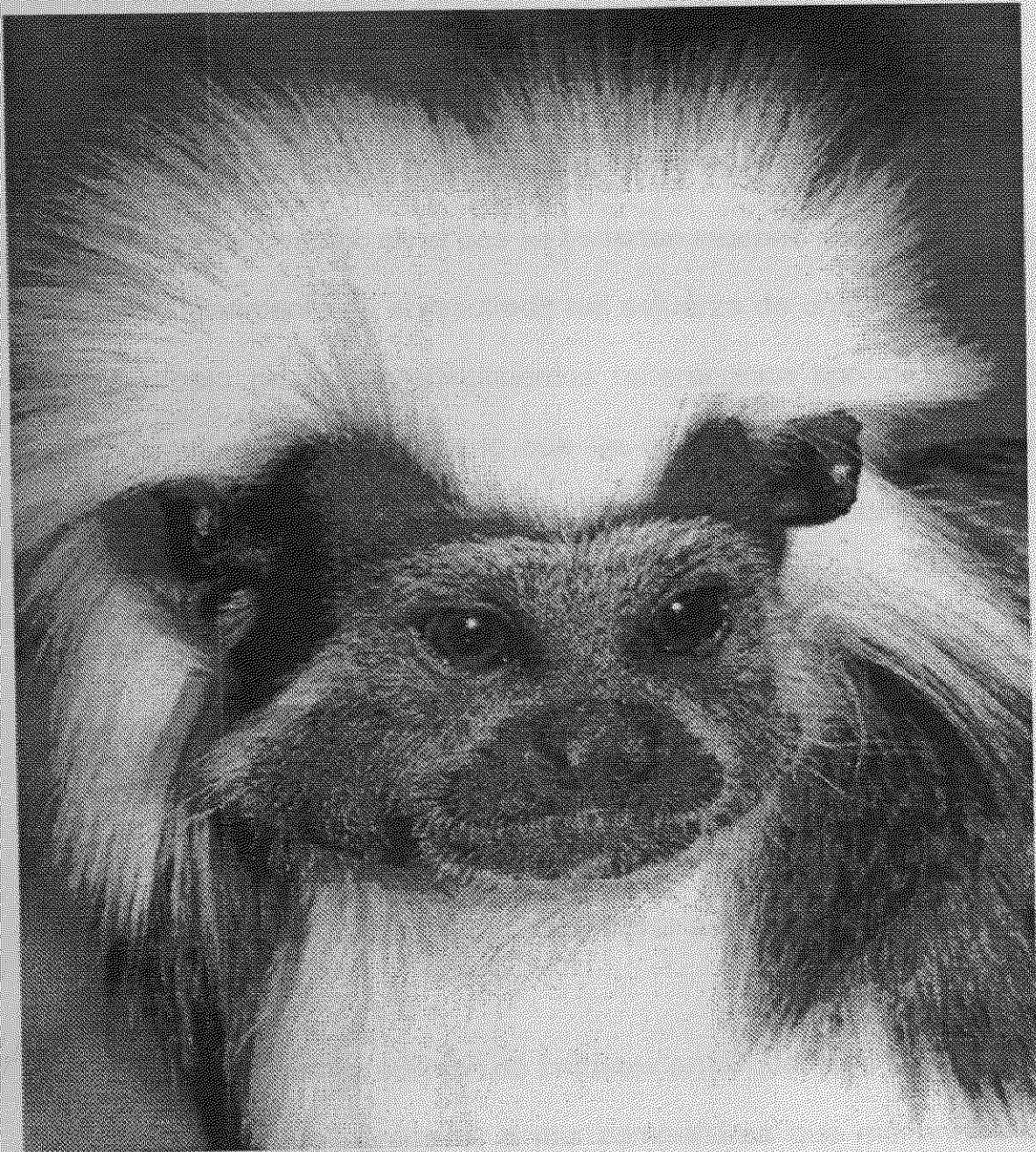
Yo, Dr. Fernando PELÁEZ DEL HIERRO, Profesor Titular del Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid

CERTIFICO: que el trabajo "Costos y Beneficios del Transporte de las crías en el Sistema de Crianza Cooperativa del Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus oedipus*) (*Callitrichidae*: Primates)" presentado por Susana SÁNCHEZ RODRÍGUEZ como Tesis Doctoral para obtener el título en Doctor en Psicología se ha realizado bajo mi dirección y se haya en condiciones de ser presentada para su lectura y defensa ante el tribunal calificador.

Y para que así conste firmo la presente en Madrid a 26 de Agosto de 1997.

Dr. Fernando PELÁEZ DEL HIERRO

A handwritten signature in black ink, appearing to read "Fernando Peláez del Hierro". The signature is written in a cursive style and is positioned below the printed name.



Tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*)

Agradecimientos

Creo que cualquier tesis doctoral es el fruto de un largo período de tiempo de intenso trabajo en el que se invierten muchas ilusiones. En cualquier caso, éste difícilmente es el resultado del esfuerzo de una única persona, y si bien es propio de los agradecimientos reiterar este tipo de cuestiones, la ocasión siempre es única, por lo que no desmerece agradecer su apoyo a todos los personajes que fueron cómplices en mayor o menor grado.

En primer lugar quiero agradecer a Fernando Peláez y a Carlos Gil Bürmann, con quienes trabajo, su cálida acogida en el mundo de la Primatología. Muy especialmente a mi director en mi trabajo, cuya perseverancia no cabe duda que habrá dejado huella. Su crítica constructiva ha sido el principal punto de apoyo para llevar adelante esta investigación.

En el DPZ, centro alemán de primates en el que llevé a cabo la recogida de datos, tengo que agradecer a mis compañeros que me brindaran ideas, ayuda y el apoyo logístico que requerí mientras allí me encontraba. A todos ellos, Stefanie Heiduck, Daniel Stahl, Cristoph Knogge y muy especialmente a Eckhard Heymann, Werner Kaumanns y a Dietmar Zienner mi agradecimiento. Los comentarios de Peter Kapeller y de Jörg Ganzhorn han sido una buena referencia.

Hubiera sido imposible recoger la información que utilizo en esta investigación sin la eficiente y agradable ayuda de Ramona Lenzner y Helmut Rumpeltin. Quizás nunca se agradece en su justa medida las ayudas más básicas, como por ejemplo son las que proporcionan los cuidadores de los animales.

En mi estancia en Alemania la compañía de una numerosa WG hizo más cálidos los largos y fríos inviernos. Ya que los partos de los primates fueron celebrados como si de uno de nosotros se tratara, creo que también son responsables en cierta medida.

Ya en Madrid quiero agradecer a Antonio Pardo su ayuda en lo referente a la estadística. A mis compañeros de despacho, a Cristina Nadal y a Samuel Fernández, que si bien hemos compartido la etapa más tardía, no por ello es menos válida. Su buen humor ayuda, sin duda, a trabajar mejor.

También quiero expresar mi agradecimiento a mi familia. Cada uno de ellos y a su forma, me han apoyado en uno u otro sentido, y ellos saben como. A ellos les debo en gran parte que haya podido llevar a cabo este trabajo.

Como no podía ser de otra forma, quiero agradecerle muy especialmente a Michi su constante apoyo, en particular en las largas separaciones durante el tiempo que estuve en Alemania. Pero también aquí,

cuando a veces resulta tan difícil cualquier tipo de planificación. Creo que él conoce casi como yo misma los avatares de esta tesis, y en fin, le agradezco profundamente que haya compartido conmigo penas y alegrías.

Por último, cómo olvidarme de aquellos pequeños personajes que pacientemente soportaron mi presencia diaria, y que aunque exageradamente asustadizos y no muy intrépidos en un principio, después me admitieron hasta llegar a considerarme, en ocasiones, parte de sus dominios. Con el deseo de que su ayuda hubiera servido para entender un poco más las bases biológicas de la cooperación, a ellos quiero dedicarles este trabajo. Y muy especialmente a Gina y a Nichole.

Este trabajo ha sido financiado por la beca FP-93 9310751 adscrita al proyecto del MEC (DGICyT PB90-206).

INDICE

1. Introducción

1.2. Introducción.....	1
1.3. Características generales de los calitricidos.....	2
1.2.1. Taxonomía, morfología y ecología.....	2
1.2.2. Demografía y sistema de apareamiento.....	7
1.3. Características reproductoras de los calitricidos.....	11
1.3.1. Supresión de la reproducción y retraso de la pubertad.....	12
1.3.2. Prolongado período de gestación.....	15
1.3.3. Nacimiento de gemelos.....	16
1.3.4. Ausencia de amenorrea postparto.....	18
1.4. Características del tití de cabeza blanca.....	20
1.5. Los sistemas de crianza cooperativa.....	22
1.6. Costos de la crianza	33
1.7. Beneficios de la crianza	41
1.7.1. El transporte de las crías como una estrategia de cortejo.....	42
1.7.8. La herencia del territorio.....	45
1.7.9. La adquisición de experiencia.....	49
1.8. Objetivos e hipótesis.....	52

2. Material Y Método	
2.1. Sujetos e instalaciones.....	56
2.2. Variables.....	60
2.3. Muestreo y registro de datos.....	67
2.4. Análisis.....	71
3. Resultados	
3.1. Costos de la crianza.....	73
3.2. Beneficios de la crianza.....	83
3.2.1. El transporte de las crías como una estrategia de cortejo.....	83
3.2.2. La herencia del territorio.....	87
3.2.3. La adquisición de experiencia.....	91
4. Discusión.....	92
5. Conclusiones.....	114
6. Referencias bibliográficas.....	116

1. Introducción

1.1. Introducción

La intención de esta introducción es resumir las características generales más relevantes de la familia de primates Callitrichidae, haciendo hincapié en aquellos aspectos reproductores especialmente importantes para la comprensión de la formación de *sistemas de crianza cooperativa* en estos primates. También se realiza una breve descripción de la especie concreta sobre la que se ha llevado a cabo este estudio, el tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*).

Además, se pretende encuadrar la perspectiva que se adopta en esta investigación, introduciendo brevemente las principales teorías que subyacen a las explicaciones sobre la existencia de *sistemas de crianza cooperativa*. Para ello, tras enmarcar cuál es el enfoque seguido en este trabajo dentro del contexto más amplio del estudio del comportamiento, se hace un pequeño repaso histórico de cómo ha sido abordado el estudio de estos sistemas sociales, especialmente en el caso de los calitricidos. También se introducen algunos términos y definiciones que se utilizarán posteriormente y que se ha considerado útil hacer explícitos desde el principio.

1.2. Características generales de los calitricidos

En este apartado se revisan las características generales más relevantes de los calitricidos (Orden Primates, familia Callitrichidae). Las distintas especies de calitricidos exhiben una considerable variación en el sistema de apareamiento, el ciclo vital y en su ecología, aun así todos ellos presentan una crianza cooperativa (Kleiman, 1977, 1978; Leutenegger, 1980; Snowdon y Soini, 1988; Stevenson y Rylands, 1988), de ahí la importancia de este grupo en el estudio de estos sistemas (Solomon y French, 1997).

1.2.1. Taxonomía, morfología y ecología

La familia Callitrichidae junto con la Cebidae constituyen los primates americanos o del Nuevo Mundo (Infraorden Platyrrhini). Los calitricidos se dividen en 4 géneros englobados en 2 grupos, los tamarines (*Saguinus* y *Leontopithecus*) y los marmosetes (*Callithrix* y *Cebuella*). La taxonomía de los calitricidos está sometida a una constante discusión y renovación a nivel de especies. Algunas clasificaciones consideran la existencia de 15 especies (Herskovitz, 1977, 1979, 1982) mientras que otras consideran 25 (Mittermeier, Rylands y Coimbra-Filho, 1988). Estas clasificaciones aparecen en la Tabla I, indicándose entre paréntesis el número de subespecies.

Tabla I

Clasificaciones de los primates de la Familia Callitrichidae

Herskovitz (1977, 1979, 1982)	Mittermeier, Rylands y Coimbra-Filho (1988)
<ul style="list-style-type: none"> • Género <i>Cebuella</i> <i>C. pygmaea</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • Género <i>Cebuella</i> <i>C. pygmaea</i>
<ul style="list-style-type: none"> • Género <i>Callithrix</i> <i>C. argentata</i> (3) <i>C. humeralifer</i> (3) <i>C. jacchus</i> (4) 	<ul style="list-style-type: none"> • Género <i>Callithrix</i> <i>C. argentata</i> (3) <i>C. emiliae</i> <i>C. humeralifer</i> (3) <i>C. jacchus</i> <i>C. penicillata</i> <i>C. geoffroyi</i> <i>C. kuhly</i> <i>C. aurita</i> <i>C. falviceps</i>
<ul style="list-style-type: none"> • Género <i>Saguinus</i> <i>S. nigricollis</i> (3) <i>S. fuscicollis</i> (14) <i>S. mystax</i> (3) <i>S. labiatus</i> (2) <i>S. imperator</i> (2) <i>S. inustus</i> <i>S. midas</i> (2) <i>S. bicolor</i> (3) <i>S. leucopus</i> <i>S. oedipus</i> <i>S. oedipus oedipus</i> <i>S. oedipus geoffroyi</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • Género <i>Saguinus</i> <i>S. nigricollis</i> (3) <i>S. fuscicollis</i> (13) <i>S. tripartitus</i> <i>S. mystax</i> (3) <i>S. labiatus</i> (2) <i>S. imperator</i> (2) <i>S. inustus</i> <i>S. midas</i> (2) <i>S. bicolor</i> (3) <i>S. leucopus</i> <i>S. geoffroyi</i> <i>S. oedipus</i>
<ul style="list-style-type: none"> • Género <i>Leontopithecus</i> <i>L. rosalia</i> (3) 	<ul style="list-style-type: none"> • Género <i>Leontopithecus</i> <i>L. rosalia</i> <i>L. chrysomelas</i> <i>L. chrysopygus</i>

Las dos familias de primates del Nuevo Mundo, Callitrichidae y Cebidae pertenecen al suborden Anthrogoidea y tienen un origen común con los Catarrhini hace unos 40 millones de años, momento a partir del cual comenzaron a diversificarse. El registro fósil de los primates americanos es muy escaso y se conoce muy poco de los cambios que en el transcurso de este tiempo se han producido. Tampoco está claro si llegaron al continente americano procedentes de África en balsas de vegetación, o a través del Estrecho de Bering desde Asia, aunque parece más posible esta segunda hipótesis (Rosenberger, 1992).

Los calitricidos son pequeños primates con una longitud de cabeza y cuerpo que oscila desde los 17,5-19 cm y un peso de 120-190 gr en el tití pigmeo (*Cebuella pygmaea*) a los 34-40 cm del tití león dorado (*Leontopithecus rosalia*) que pesa entre 630 y 710 gr. No existe dimorfismo sexual y ambos sexos son aproximadamente del mismo tamaño (Hershkovitz, 1977).

Algunas características que les diferencian de la otra familia de primates del Nuevo Mundo (Cebidae) son, además de un tamaño corporal menor, la carencia de cola prensil y su fórmula dentaria (2.1.3.2.) con un total de 32 piezas dentales. Tienen garras en vez de uñas, excepto en el pulgar del pie, rasgo que parece haber evolucionado de un estado primitivo en el que tenían uñas y que les permite desplazarse cuadrúpedamente por los troncos al modo

de las ardillas. Esta, junto con otras características, como su pequeño tamaño, hicieron que en un principio se pensara que eran primates primitivos, pero posteriormente han sido consideradas adaptaciones secundarias modernas (Hershkovitz, 1977; Rosenberger, 1992).

Todas las especies que integran esta familia son diurnas. Sus hábitats se encuentran en los bosques primarios y secundarios de las selvas tropicales. Se ha afirmado frecuentemente que prefieren hábitats marginales, pero posiblemente esto se deba a que la mayor parte de los estudios se han realizado en zonas con estas características (Goldizen, 1987a).

Viven en grupos que defienden un territorio de aproximadamente 10 Ha (*Saguinus oedipus*, Neyman, 1978) en el que diariamente se desplazan en busca de alimentos. Su dieta se compone principalmente de insectos, pequeños vertebrados, frutas, néctar y en el caso de los marmosetes también de exudados de árboles. Los exudados son una fuente de alimento de gran importancia en el caso de los marmosetes, ya que constituyen un recurso alimenticio constante en el tiempo y que es especialmente importante en las épocas en las que se produce una escasez de los frutos. Además, los exudados significan una fuente nutritiva adicional, por lo que consiguen suficientes recursos energéticos en unos territorios de menor tamaño que los de los tamarines. Los marmosetes poseen una especialización morfológica que les permite agujerear los árboles para acceder a los exudados. Tienen la

mandíbula inferior en forma de V (*V "Tusquet" jamms*) con unos incisivos inferiores tan largos como los caninos y consiguen hacer perforaciones de hasta 10 cm de longitud anclando la mandíbula superior en el tronco y moviendo la inferior a modo de cincel (Coimbra Filho y Mittermeier, 1973; Hershkovitz, 1977; Sussman y Kinzey, 1984). Los tamarines no pueden hacer estos agujeros al no poseer esta peculiar mandíbula, pero ocasionalmente se aprovechan de los agujeros que han sido hechos por los marmosetes. Los tamarines, más frugívoros, tienen unos territorios cuyos tamaños cambian entre la estación de lluvias y la seca según varía la abundancia de los frutos (Coimbra Filho y Mittermeier, 1973; Terborgh, 1983).

Los tamarines emplean diariamente aproximadamente entre el 20-21% del tiempo en alimentarse (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 1987a). Otros datos de otros trabajos apuntan valores algo más moderados, tales como el 16-17 % del tiempo (*Saguinus fuscicollis* y *Saguinus imperator*, Terborgh, 1983).

Los calitrícidos están sometidos a una fuerte presión depredadora, principalmente aérea pero también terrestre. Sus principales depredadores son ocelotes, águilas y serpientes. Los ataques son bastante frecuentes (Caine, 1993; *Saguinus mystax*, Heymann, 1987) y se estima que sufren uno cada dos semanas (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 1987a). Como defensa ante la depredación forman grupos muy cohesivos, cuyos integrantes raras veces se separan entre sí más de 20 m y cuando lo hacen mantienen contacto casi

constante mediante vocalizaciones (Goldizen, 1987a). En algunas especies se han descrito sistemas de centinelas en los que se producen turnos de vigilancia (*Saguinus oedipus*, Savage, 1990).

Las especies de la familia Callitrichidae no son estrictamente estacionales, pero si parece existir una tendencia a que los nacimientos se produzcan cuando la disponibilidad de los alimentos es máxima (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen y cols., 1988; *Saguinus oedipus*, Savage y cols., 1996a). Mc Grew y Webster (1995, *Saguinus oedipus*) apoyan que es el fotoperíodo el que provoca la estacionalidad; sin embargo, Goldizen y cols. (1988, *Saguinus fuscicollis*) consideran que la estacionalidad está determinada por la disponibilidad de alimentos y el peso del cuerpo.

En cautividad se producen nacimientos cada 28 semanas habiendo por tanto 2 camadas al año (*Saguinus oedipus*, Snowdon, Savage y Mc Conell, 1985) y es frecuente encontrar esto mismo en libertad entre los marmosetes (Soini, 1988; Stevenson y Rylands, 1988).

1.2.2. Demografía y sistema de apareamiento

El tamaño de los grupos oscila entre 2 y 13 individuos y en ocasiones se encuentran congregaciones mayores que se cree que son asociaciones

temporales de 2 grupos. Algunos calitrícidos forman asociaciones interespecíficas en las que 2 especies comparten un mismo territorio (Terborgh, 1983): *Saguinus fuscicollis* - *Saguinus mystax* (Garber, 1988; Heymann, 1990; Peres, 1992); *S. fuscicollis* - *Saguinus labiatus* (Buchanan-Smith, 1990; Pook y Pook, 1982; Yoneda, 1984); *Saguinus fuscicollis* - *Saguinus imperator* (Ferrari y Martins, 1992); *S.fuscicollis* - *Callithrix emiliea* (Ferrari y Martins, 1992)

Se ha propuesto que se benefician de la formación de estas asociaciones porque al aumentar el número de individuos mejora la detección de depredadores y sin embargo no aumentan la competencia por el alimento, ya que parece no haber demasiado solapamiento entre sus dietas (Peres, 1993).

En los grupos de calitrícidos se producen migraciones de individuos adultos y subadultos de ambos sexos (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 1990; Terborgh y Goldizen, 1985; *Saguinus geoffroyi*, Dawson, 1977; *Saguinus oedipus*, Neyman, 1978, Savage y cols., 1996b) que se dan tanto entre grupos con territorios vecinos (44%) como distantes (56%) (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 1989).

En libertad los grupos están constituidos por individuos emparentados y otros que no lo son (Sussman y Garber, 1987; *Leontopithecus rosalia*: Baker,

Dietz y Kleiman, 1993; Dietz y Baker, 1993; *Saguinus mistax*: Garber, Moya y Malaga, 1984, Garber y cols., 1993; *Saguinus oedipus*, Savage, 1990). En los tamarines son más comunes las relaciones de parentesco entre los machos integrantes de los grupos que entre las hembras. Entre los machos parece que se establecen lazos afiliativos que les permiten la cooperación a más largo plazo (Garber, 1994; Sussman y Garber, 1987; *Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1990; Goldizen y cols., 1996; *Saguinus mystax*: Garber y cols., 1993; *Saguinus oedipus*: Feistner y Chamove, 1986; Harrison y Tardif, 1988).

En los calitricidos no existen unas jerarquías de dominancia tan patentes como es habitual entre los primates del Viejo Mundo. Sin embargo, el estatus social es determinante para la reproducción, particularmente entre las hembras (p.e. Heistermann, 1990).

En cautividad los calitricidos presentan un sistema de apareamiento típicamente monógamo, en el que sólo una pareja en cada grupo se reproduce. Debido a que la mayor parte de la información procedía de colonias en cautividad, la monogamia se había considerado el sistema característico de apareamiento en los calitricidos (Kleiman, 1977; Snowdon y Soini, 1988). Sin embargo, actualmente y a medida que se dispone de más información obtenida de estudios en libertad, se observa que frecuentemente existen otros individuos reproductores en un mismo tiempo. En estos casos los sistemas de

apareamiento varían entre especies e incluso dentro de una misma especie.

Otros sistemas de apareamiento que se han descrito en calitricidos son:

- poliandria (para una revisión puede consultarse Sussman y Garber, 1987): *Callithrix humeralifer* (Rylands, 1985); *Leontopithecus rosalia* (Baker, Dietz y Kleiman, 1993); *Saguinus fuscicollis* (Goldizen, 1987a, 1987b; Goldizen y Terborgh, 1989; Terborgh y Goldizen, 1985); *Saguinus mystax* (Garber y cols., 1993; Pruett y Garber, 1991; Ruth, 1991); *Saguinus oedipus* (Price y Mc Grew, 1991; Savage, 1990; Savage y cols., 1996b)
- poliginandria: *Leontopithecus rosalia* (Baker, Dietz y Kleiman, 1993); *Saguinus fuscicollis* (Goldizen, 1987a, 1987b; Goldizen y Terborgh, 1989; Terborgh y Goldizen, 1985); *Saguinus mystax* (Garber y cols., 1993; Pruett y Garber, 1991; Ruth, 1991)
- poliginia: *Leontopithecus rosalia* (Dietz y Baker, 1993)

Los factores que propician unos sistemas u otros no son claros, y de ello dependería sin duda una mejor comprensión de la organización social de estos grupos. Goldizen (*Saguinus fuscicollis*, 1990) propone que el sistema de apareamiento de los tamarines está determinado por factores demográficos. Así, en grupos pequeños, la hembra reproductora optaría por un sistema de apareamiento poliándrico creando incertidumbre de paternidad entre varios machos, para conseguir de esta forma, su cooperación en la crianza.

Dunbar (1995) considera sin embargo, que el sistema de apareamiento que adoptan los calitricidos podría estar determinado por factores ecológicos ya que la latitud, y consecuentemente la temperatura, influyen en la supervivencia de las hembras y en la tasa de nacimientos, y a medida que éstos disminuyen se produce un aumento de los casos de poliandria.

1.3. Características reproductoras de los calitricidos

Existen cuatro características reproductoras en las hembras de los calitricidos que las hacen especiales entre los primates y que están íntimamente relacionadas con la existencia de un sistema de crianza cooperativa. Primero, existen unos mecanismos fisiológicos que dan lugar a la supresión de la fertilidad de hembras sexualmente maduras y al retraso de la pubertad de las hembras jóvenes del grupo. En segundo lugar, la duración de la gestación es excepcionalmente larga en relación al pequeño tamaño de los calitricidos. Una tercera característica es que las hembras paren gemelos dizigóticos. Por último, el período de amenorrea postparto es prácticamente inexistente, ya que la estimulación del pezón durante la lactancia no tiene apenas efecto sobre la inhibición de la fertilidad de la madre y ésta puede quedar preñada a los pocos días de haber parido. A continuación se describen más detalladamente estas cuatro peculiares características.

1.3.1. Supresión de la reproducción y retraso de la pubertad

El ciclo ovulatorio de las hembras de los calitricidos tiene una duración de 15-17 días y la ovulación no es detectable externamente por cambios morfológicos (Hampton, Hampton y Landwehr, 1966; Hearn y Lunn, 1975). La supresión de la reproducción en las hembras subordinadas se produce porque el ciclo ovárico está detenido y la ovulación no tiene lugar, (Abbott, 1984, 1991; *Saguinus fuscicollis*, Epple y Katz, 1984; *Saguinus oedipus*: French, Abbott y Snowdon, 1984; Ziegler y cols., 1987; para una revisión ver, Peláez, Sánchez y Gil-Bürmann, 1996).

La supresión de la reproducción parece estar mediada, al menos en parte, por unas feromonas que se encuentran en la orina y en los marcajes anogenitales de la hembra dominante que son producidos por unas glándulas especializadas (French y cols., 1984; Heistermann y cols., 1989). Sin embargo el papel de la comunicación olfativa en la supresión de la ovulación es complejo y su efecto parece depender más del individuo que de su estatus. Al menos esto es lo que refleja un estudio con *Callithrix jacchus* en el que hembras subordinadas aisladas reanudaban la ovulación aunque fueran expuestas a marcajes olorosos de hembras dominantes, siempre que procedieran de hembras desconocidas (Smith, 1994).

El estrés al que son sometidas las hembras subordinadas por parte de las dominantes también parece jugar un papel importante en la supresión de la ovulación y parece bastar el contacto físico, visual o auditivo para que se supriman los ciclos de las subordinadas, al menos en cautividad (Abbott, 1984, 1991).

Ultimamente se ha planteado que algunos indicios derivados de las interacciones sociales relacionadas con la dominancia, puede que sean suficientes para mantener una hegemonía reproductora una vez que ha sido firmemente establecida, siendo la supresión olfativa más importante en las primeras fases de formación de un grupo (French, 1997). Al menos esto es lo que parece ocurrir en el marmosete común en el que la eliminación de los sistemas olfatorios primario y accesorio eliminaba las diferencias relativas a la función reproductora de las hembras de grupos recién establecidos pero no de los firmemente establecidos (*Callithrix jacchus*, Barret, Abbott y George, 1993). Sin embargo podría haber diferencias interespecíficas importantes ya que no en todas las especies la supresión es igual de drástica y también difieren los mecanismos implicados.

La única excepción al mecanismo de supresión fisiológica común en calitricidos es el que se da en *Leontopithecus*, en el que los ciclos ovulatorios de las hembras subordinadas son cualitativamente indistinguibles de los de las dominantes (*Leontopithecus rosalia*, French y cols, 1992). En las especies

pertenecientes a este género se produce una sincronía de ciclos ovulatorios de las hembras del grupo y la hembra dominante monopoliza al macho durante el período de fertilidad, evitando así la reproducción de las otras hembras (Baker, Dietz y Kleiman, 1993). Las hembras subordinadas no se aparean mientras permanecen en el grupo natal pero si lo hacen en cuanto se las separa y se las junta con un macho no familiar (Inglett, 1993).

Pero además, definiendo la *pubertad* como el proceso que culmina con la aparición de la primera ovulación, se puede decir que en los calitricidos la pubertad está retrasada en las hijas subordinadas en relación a otras hembras de la misma edad en ausencia de la hembra dominante (French, 1997). Una hembra joven separada del grupo natal madura sexualmente antes de los 500 días de edad, mientras que si permanece con su familia la maduración no ocurre antes de los 550 días (*Saguinus oedipus*, Tardif, 1984). El retraso de esta primera ovulación está mediado parcialmente por la detección olfativa de feromonas que se encuentran en la orina de la hembra dominante (*Saguinus fuscicollis*, Epple y Katz, 1984; *Saguinus oedipus*, Savage, Ziegler y Snowdon, 1988), pero este mecanismo por si solo parece ser insuficiente. Los perfiles hormonales de la ovulación de las hembras jóvenes aisladas indican que no se produce un ciclo ovulatorio normal (*Saguinus oedipus*: Savage, Ziegler y Snowdon, 1988; Ziegler y cols., 1987), por lo que la ausencia de la hembra dominante no bastaría para ovular normalmente. Existen evidencias que sugieren que es la ausencia del estímulo apropiado, la presencia de machos

desconocidos, lo que impide el comienzo de un ciclo ovulatorio normal (*Saguinus oedipus*, French, 1997, Widowsky y cols., 1990, Widowsky y cols., 1992).

1.3.2. Prolongado período de gestación

Todos los calitricidos, excepto los pertenecientes al género *Leontopithecus*, tienen períodos de gestación más largos de lo que les correspondería por su tamaño (Martin, 1992). El parto se produce tras un largo período de gestación que dura desde los 128 días en *Leontopithecus rosalia* (Sussman y Kinzey, 1984) a 184 en *Saguinus oedipus* (Hartwig, 1996).

Parece ser que este dilatado período de gestación se debe a que se produce un retraso en las fases iniciales del desarrollo embrionario (Martin, 1992). Otros autores opinan, sin embargo, que el crecimiento del feto se produce durante toda la gestación, pero que en las fases iniciales en las que tiene lugar la formación de la compleja placenta hemocorial, se produce un crecimiento muy lento (Hartwig, 1996).

Se ha propuesto que las fases iniciales de la gestación, podrían responder a una acomodación de las demandas energéticas de una lactancia simultánea con la concepción e implantación postparto que se produce de

forma habitual en los calitrícidos (ver apartado 1.3.4.; Tardif, 1994; Ziegler, Snowdon y Uno, 1990).

1.3.3. Nacimiento de gemelos

Regularmente en los calitrícidos, los partos son de gemelos dicigóticos, aunque ocasionalmente son hijos únicos o trillizos. Las camadas múltiples son propias de los primates primitivos como los prosimios, pero en los calitrícidos el parto múltiple no parece ser un signo de primitivismo. La presencia de un útero simple, típico de especies con nacimientos de una única cría, y de sólo dos pezones, apoyan que, en los calitrícidos, la aparición de gemelos es una característica posterior que ha evolucionado desde un estado ancestral de una única cría. La existencia de camadas múltiples sirvió para identificarles en un principio como primates primitivos, pero ahora se les considera adaptaciones posteriores y no retenciones de rasgos primitivos (HersHKovitz, 1977; Rosenberger, 1992). Los embriones en los calitrícidos están en una sola cavidad con un corion común y cada feto tiene su propia placenta hemocorial y discoidal, aunque se encuentran fusionadas (HersHKovitz, 1977).

La aparición de gemelos se ha relacionado con el proceso evolutivo hacia el progresivo enanismo de los calitrícidos, bien como una tendencia filogenética (Ford, 1980; Leutenegger, 1980) o bien como una adaptación a

fuentes alimenticias en las que se producía menos competencia -insectos, exudados y néctar (Eisenberg, 1978; Rylands, 1989; Sussman y Kinzey, 1984)-, y el pequeño tamaño habría favorecido la aparición de gemelos al ser un hijo único demasiado grande en relación al canal pélvico de la madre (Leutenegger 1973, 1979). Este proceso se pudo ver reforzado por los beneficios de tener dos hijos frente a uno por la elevada mortalidad que sufren las crías debida a la predación. En el Parque Nacional de Manú en Perú mueren en el primer año de vida por esta causa del 30 al 50 % de las crías (Goldizen y Terborgh, 1989).

En los primates en los que se dan partos múltiples, como son los prosimios, las madres dejan a las crías en nidos mientras se desplazan en busca de alimentos. Esto no ocurre en los calitricidos ya que, durante el primer mes de edad, las crías tienen un estado poiquilotermo que les impide mantener por sí mismas una temperatura constante, por lo que necesitan el contacto corporal y ser transportadas constantemente. Hasta la edad de 3-4 semanas no tienen la capacidad de autotermorregulación y es a partir de ese momento, en el que alcanzan el estado homeotermo, cuando dan las primeras señales de independencia locomotora. A medida que las crías se independizan en sus movimientos también lo hacen nutricionalmente y comienzan a ingerir alimentos sólidos además de la leche materna (Kirkwood y Stathatos, 1992; Kirkwood y Underwood, 1984) aunque el destete no se produce hasta las semanas 8-15 (Yamamoto, 1993).

1.3.4 Ausencia de amenorrea postparto

Finalmente, otra característica reproductora que distingue a las hembras de los calitrícidos del resto de los primates es que la estimulación del pezón en la lactancia apenas afecta la inhibición de la fertilidad de la madre pudiendo quedarse preñada a los pocos días del parto (Lunn y Mc Neilly, 1982). Existe un pequeño efecto de la lactancia sobre el momento en que se produce la ovulación posparto, dependiendo de si la madre amamanta 1 o 2 crías, pero sólo varía en unos 10 días el momento de la ovulación (*Saguinus oedipus*: Ziegler, Widowski y Snowdon, 1990; Ziegler y cols., 1990). Así, el estro posparto se produce entre los días 12 y 32, pero lo habitual cuando nacen dos crías es que se produzca a lo largo las semanas cuarta o quinta después del nacimiento (Ziegler y cols., 1987) en un momento en que la dependencia nutricional y locomotora de las crías todavía es absoluta.

En la Tabla II se resumen las principales características reproductoras que distinguen a las hembras de los calitrícidos de otros primates.

Tabla II

Principales características reproductoras de las hembras de los calitrícidos

<p>SUPRESIÓN DE LA REPRODUCCIÓN Y RETRASO DE LA PUBERTAD</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Supresión de la reproducción: <ul style="list-style-type: none"> Mecanismos fisiológicos (feromonas) Mecanismos conductuales (estrés) • Retraso de la pubertad: <ul style="list-style-type: none"> Mecanismos fisiológicos (feromonas) Ausencia de machos no familiares
<p>PERÍODO DE GESTACIÓN</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Prolongado período de gestación • Retraso del desarrollo embrionario • Crecimiento lento del feto en las fases iniciales del desarrollo
<p>NACIMIENTO DE GEMELOS</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Estado poiquilotermo de las crías: hasta la semana 5.
<p>AUSENCIA DE AMENORREA POSTPARTO</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Ausencia de amenorrea postparto: ovulación en las semanas 4-5.

1.4. Características del tití de cabeza blanca

La especie sobre la que se va a desarrollar este trabajo es *Saguinus oedipus*, conocida vulgarmente como tití de cabeza blanca debido a la cresta de pelo de este color que tiene en la cabeza ("cotton-top tamarin"). Hershkovitz (1977) describe al tití de cabeza blanca como la subespecie *Saguinus oedipus oedipus* que junto con *Saguinus oedipus geoffroyi* integrarían el taxón de la especie *Saguinus oedipus*. Aquí seguiré otra clasificación que esta más ampliamente aceptada (Mast, Rodríguez y Mittermeier, 1993) y que las considera a cada una de ellas con estatus de especie: *Saguinus oedipus* y *Saguinus geoffroyi* (Hernández y Cooper, 1976; Mittermeier, Rylands y Coimbra-Filho, 1988).

Los individuos de esta especie pesan en libertad entre 400 y 450 gr., con valores medios de 410 gr para los machos y 420 para las hembras. En cautividad los pesos son más elevados, con un valor medio para los machos de 490 gr. y 481 para las hembras, que varían dependiendo de las colonias (Kirkwood, 1983). Miden de promedio 58,7 cm incluyendo la cola (Neyman, 1978).

El tití de cabeza blanca se encuentra en la lista roja de las especies amenazadas de extinción (IUCN, 1994). En cautividad es fácil encontrarla debido a que su fisiología la convirtió en los años 60 y 70 en uno de los

primates más utilizados en investigación biomédica. La principal amenaza a la que se enfrenta actualmente es la destrucción de su hábitat (Mast, Rodríguez y Mittermeier, 1993).

En libertad se han realizado muy pocos estudios sobre esta especie (Neyman, 1978; Savage, 1990; Savage y cols., 1996a, 1996b). Su distribución geográfica se encuentra limitada a los bosques tropicales de Colombia, en donde vive formando grupos con un tamaño de 3 a 13 individuos, en territorios que varían entre 7,8 y 10 Ha (Neyman, 1978). Se alimentan de frutos, semillas, insectos y pequeños pájaros y roedores (Herskovitz, 1977).

En libertad normalmente crían de abril a junio (Snowdon y Soini, 1988) produciéndose una camada al año (Neyman, 1978). En cautividad se producen nacimientos cada 28 semanas (Snowdon, Savage y Mc Conell, 1985) y aunque éstos se dan durante todo el año, parece ser que en las colonias del hemisferio norte se produce una cierta estacionalidad, con un pico de nacimientos en primavera (marzo-julio) (Kirkwood y Stathatos, 1992).

Los machos alcanzan la madurez sexual aproximadamente al año y las hembras antes de los 2 años (Kirkwood y Stathatos, 1992). El período de gestación es excepcionalmente largo, con una duración de 184 días (Hartwig, 1996). El peso medio de las crías cuando nacen en cautividad es de 42 gr. (Kaumanns y cols., 1986). En el momento del nacimiento la camada supone

casi el 15% del peso de la madre (Leutenegger, 1973, 1979, 1980; Mc Grew y Webster, 1995; Ross, 1991; Tardif, Harrison y Simek, 1993). El comienzo de la independencia locomotora tiene lugar después del primer mes de edad (semana 5ª) (Kirkwood y Stathatos, 1992) y en la semana novena las crías pasan ya más del 50% del tiempo moviéndose por su propia cuenta (Price, 1992a). La lactancia de las crías tiene lugar durante los 3 primeros meses de edad (Kirkwood y Stathatos, 1992) y el destete se produce entre los días 50-100 (HersHKovitz, 1977). Cuando las hembras dan a luz gemelos el estro posparto se produce a los $27,3 \pm 4,1$ días (semanas 4-5), sin embargo cuando sólo amamantan una cría o ninguna éste aparece a los $16,5 \pm 3,7$ días (semanas 2-3) (Ziegler, Widowsky y Snowdon, 1990; Ziegler y cols., 1990).

1.5. Los sistemas de crianza cooperativa

La socialidad es un fenómeno tremendamente común en el reino animal. Los animales se asocian formando grupos persistentes en el espacio y en el tiempo, en los que los individuos se relacionan mediante interacciones sociales. La *organización social* es el producto de los comportamientos sociales de los individuos que al vivir en grupo obtienen una serie de ventajas tales como la defensa ante la predación, una mayor eficiencia de forrajeo, aumento del intercambio de información, etc. (Lee, 1994; para una revisión ver Gil-Bürmann, Peláez y Sánchez, 1997).

De los distintos tipos de organización social existentes, el estudio de los **sistemas de crianza cooperativa** ("*cooperative breeding systems*") ha resultado especialmente productivo debido al desafío que plantea su existencia a la teoría darwinista. En estos sistemas es característica la presencia de individuos que participan de forma regular en la crianza de unos infantes que no son hijos suyos (Emlen, 1991). A estos individuos se les denomina **cooperantes o auxiliares** ("*helpers at the nests*"). Los sistemas de crianza cooperativa han sido descritos en 220 especies de aves (Brown, 1987) y en 120 de mamíferos (Riedman, 1982). Entre los primates, estos sistemas sociales son exclusivos de los miembros de la familia Callitrichidae. La cuestión que plantea la existencia de estos sistemas es por qué hay unos individuos que renuncian a su propia reproducción y participan en la crianza de individuos ajenos.

La *Teoría de la Selección Natural* fue propuesta por Darwin en 1859 en su libro *El Origen de las Especies* (Darwin, 1988). Los pilares sobre los que se edifica esta teoría que, actualmente, gracias a las aportaciones de la genética, constituye el *Neodarwinismo* o *Teoría Sintética*, son: 1) la variabilidad que existe entre los individuos pertenecientes a una misma especie en cualquier población, 2) la existencia de un soporte genético heredable sobre el que se materializa gran parte de esa variabilidad, y 3) el nacimiento en cada generación de muchos más individuos de los que sobreviven hasta la

1. Introducción

madurez. De estos tres sucesos que se producen en cualquier especie, se deriva que cada individuo tiene una probabilidad distinta de sobrevivir. Aquellos cuyos caracteres sean más acordes con las limitaciones impuestas por el ambiente en que se encuentran, serán los que consigan sobrevivir y reproducirse y, por tanto, transmitir esos caracteres a la siguiente generación. La propagación de genes de un individuo a la siguiente generación puede ocurrir directamente, a través de la reproducción del propio individuo, o, indirectamente, por la reproducción de parientes con los que comparte genes. El resultado es en ambos casos el aumento de su representación génica en las poblaciones, es decir, de su *eficacia o aptitud inclusiva* ("*inclusive fitness*") (Hamilton, 1964).

En la medida en que la conducta expresada por un individuo refleja una información codificada genéticamente, ese comportamiento, como un carácter más del individuo, está sometido al proceso de la Selección Natural. Por tanto, un comportamiento se considera que es adaptativo cuando confiere a los individuos que lo expresan ventajas en términos reproductores.

Al estudio del comportamiento animal nos podemos acercar desde distintas perspectivas. Tinbergen (1963, 1977) hizo explícitas las distintas aproximaciones que podemos adoptar para explicar un determinado comportamiento, planteando las *cuatro preguntas* de la Etología: **1)** cuáles son las causas próximas que hacen que se exprese (*causa*), **2)** cómo cambia en la

vida de un individuo (*desarrollo*), 3) qué consecuencias tiene sobre el éxito reproductor del individuo (*función*), y 4) cuáles son las relaciones filogenéticas (*evolución*). Otros autores posteriormente han reiterado la importancia de las múltiples vías existentes para abordar el estudio del comportamiento (Alcock y Sherman, 1994; Debswury, 1992; Sherman, 1988). A lo largo de la historia del estudio del comportamiento, así como dependiendo de la procedencia de la escuela, se ha hecho distinto énfasis en la importancia de cada uno de las cuatro cuestiones. En un principio, los psicólogos comparatistas de la escuela americana (Lehrman, 1953, 1970; Watson, 1924) y los etólogos clásicos de la europea (Eibl Eibesfeldt, 1974; Lorenz, 1950; Tinbergen, 1948) se centraron en el estudio de las causas próximas del comportamiento si bien, ambas escuelas, diferían en la importancia relativa que daban al aprendizaje y al instinto en la expresión de la conducta. Los etólogos destacaban la importancia de conductas funcionales, presumiblemente codificadas en el programa genético, mientras que los psicólogos enfatizaban la maleabilidad de la conducta durante el desarrollo y las conductas sin una funcionalidad aparente (Timberlake, 1993). Es a mediados de los años 70 cuando estas dos corrientes se dan la mano, desde la aceptación de la Teoría de la Selección Natural por parte de los psicólogos comparatistas y desde el reconocimiento de la importancia de la experimentación controlada y del estudio del desarrollo por parte de los etólogos, dando igual importancia a cada una de las cuatro cuestiones (Snowdon, 1983).

1. Introducción

Dentro del marco de estudio más amplio del comportamiento animal, la investigación de la estructura y el comportamiento social ha tenido su propia identidad. A partir de la década de los 60 se comenzaron a hacer estudios de campo enfocados a explicar la estructura social de los grupos en términos de la influencia ambiental, haciendo implícitos argumentos seleccionistas y con ellos las cuestiones funcionales (Clutton-Brock, 1974; Crook y Gartlan, 1966; Schaik, 1983; Wrangham, 1980).

Pero determinadas conductas sociales como el *altruismo* y la *cooperación* resultaban difíciles de explicar. A principio de los años 60 se planteó la *Teoría de la Selección de Grupo* propuesta por Wynne-Edwards (1961), que sistematizó algunos argumentos que se utilizaban para explicar la evolución de determinados grupos, entre éstos los sistemas de crianza cooperativa. Según esta teoría la Selección Natural actúa sobre el grupo o la especie a la que pertenece el individuo. Es decir, un comportamiento altruista que perjudicara al individuo que lo expresase tendría sentido cuando ello fuera "por el bien de la especie". La corriente generada por las teorías seleccionistas de grupo fue abandonada por la dificultad de encontrar el mecanismo por el cual se puede rebasar el nivel de selección individual (Lack, 1966; Williams, 1966) y hoy día no se aceptan, salvo en casos concretos.

En 1980 la publicación de *Sociobiología, La Nueva Síntesis* de E.O. Wilson, en donde se desarrolla una base teórica sobre la evolución del

1. Introducción

comportamiento social fundamentada en los principios de la Selección Natural, ofrece respuestas a las conductas sociales y especialmente a temas como la cooperación y el altruismo. Debido a que en muchos sistemas de crianza cooperativa, los individuos integrantes del grupo mantienen entre sí un elevado grado de parentesco, los cooperantes se beneficiarían de su comportamiento porque con él consiguen aumentar su eficacia inclusiva mediante lo que se ha denominado *selección de parentesco* ("kin selection"). Hay tres formas mediante las que los cooperantes, con su ayuda, pueden favorecer la transmisión a la siguiente generación de genes compartidos: 1) aumentando la supervivencia de las crías, 2) aumentando la supervivencia de los progenitores que podrán volver a reproducirse en otras estaciones, y 3) reduciendo la demanda a la que se enfrentan los individuos reproductores, permitiéndoles así afrontar más intentos reproductores por estación.

En el caso de los calitrícidos que forman grupos con un elevado grado de parentesco desde la perspectiva sociobiológica, la existencia de un sistema de crianza cooperativa ha sido relacionado con la necesidad de ayuda de las hembras en su reproducción, asumiendo que los cooperantes se benefician de la transmisión de genes que comparten con la madre (Garber, Moya y Malaga, 1984; Goldizen, 1987a, 1987b; Hershkovitz, 1977; Kleiman, 1977; Leutenegger, 1980; Price, 1992a; Savage y cols., 1996b; Sussman y Garber, 1987; Tardif, 1994; Tardif, Carson y Gangaware, 1992; Terborgh y Goldizen, 1985).

Sin embargo, la cooperación no es suficientemente explicada por la selección de parientes, o al menos no siempre. Así por ejemplo, no explica por qué los cooperantes no emigran y crían por su propia cuenta, ni tampoco por qué, como en muchos casos se ha visto, individuos que no guardan ningún parentesco genético con la cría actúan como cooperantes. En los grupos de calitrícidos en libertad, es habitual encontrar individuos procedentes de migraciones que no son parientes y que sin embargo, participan en la crianza del mismo modo que el resto de los miembros de la familia (Baker, Dietz y Kleiman, 1993; Dietz y Baker, 1993; Garber, Moya y Malaga, 1984; Garber y cols., 1993; Savage, 1990, 1996b; Sussman y Garber, 1987).

La Ecología del Comportamiento es otra disciplina que desde una perspectiva funcional propone otras explicaciones a estas cuestiones. Desde la Ecología del Comportamiento se plantean los *modelos de optimización* de la conducta en términos de costos y beneficios reproductores, en donde el organismo es un estratega que busca maximizar su éxito reproductor (Emlen, 1984, 1991; Krebs y Davies, 1987, 1997). Los modelos de optimización son modelos muy potentes en la generación de hipótesis. El análisis de costos y beneficios ha sido una aproximación teórica muy utilizada en la investigación de la socialidad (Bertram, 1978; Dunbar, 1988; Emlen, 1984, 1991; Krebs y Davies, 1987; Lee, 1994; Wrangham, 1982; Wrangham y Rubenstein, 1986).

Estos modelos tienen el inconveniente de que en la práctica es muy difícil medir la eficacia del comportamiento debido a la complejidad y a la multitud de factores que acontecen en el medio natural. Para acercarse a su medición se desarrollan 2 tipos de estudios: 1) medir directamente los cambios en el *éxito reproductor* resultantes de un comportamiento dado, es decir, el número de descendientes en la siguiente generación, y 2) ya que la Selección Natural diseña organismos que se comportan de tal forma que obtienen los mayores beneficios con el menor costo posible, realizar un análisis de los costos y beneficios asociados a ese comportamiento. La dificultad de la medición de los costos y los beneficios radica en la utilización de variables apropiadas que a corto plazo se puedan cuantificar y que sean un indicio fiable de la supervivencia y reproducción de los organismos, tales como por ejemplo la ingesta alimenticia o la tasa de fertilización (Krebs y Davies, 1987).

Recientemente se han propuesto un número considerable de hipótesis funcionales que utilizan una metodología de análisis de costos y beneficios en términos reproductores (Emlen, 1991). Básicamente lo que se propone es que la cooperación debe proporcionar a los individuos unos beneficios reproductores, ya sean inmediatos o a largo plazo, que superen los costos que comportarse así conllevan. La mayor parte de estos estudios han sido llevados a cabo en poblaciones de aves. Se ha observado que los grupos de crianza cooperativa se dan en hábitats en los que existen unas fuertes restricciones de tipo ecológico que dificultan la migración y devalúan las ventajas de emigrar

frente a las de permanecer en el grupo. Por el contrario, la permanencia en el grupo o bien les beneficia directamente, o bien les proporciona algún tipo de ventaja que les revertirá de alguna manera más a largo plazo. Unos autores enfatizan la importancia de las restricciones impuestas por el hábitat mientras que otros lo hacen de las ventajas de permanecer en el grupo (Brown, 1987; Emlen, 1991, 1994; Koenig y cols., 1992; Mumme, 1992; Stacey y Ligon, 1987, 1991; Woolfenden y Fitzpatrick, 1984; Zack, 1990; Zack y Stutchbury, 1993).

Así, se proponen como causas que dificultan la migración: 1) la saturación del hábitat, 2) el alto riesgo de mortandad asociado a la migración, 3) las grandes dificultades para encontrar un miembro del sexo opuesto con el que reproducirse, y 4) que, aun en caso de encontrar un territorio y una pareja, se den unas circunstancias que hacen que sea muy improbable tener éxito en la reproducción. Se considera que los dos primeros puntos serían las principales presiones que estarían operando en el caso de los calitrícidos (Goldizen, 1987a). Por otro lado, la filopatría ofrece a esos individuos unas ventajas potenciales que compensan el retraso de esa migración, tales como: 1) opción de heredar el territorio sustituyendo a los individuos reproductores, 2) les permite la formación de coaliciones, que parecen ser importantes por ejemplo de cara a afrontar en un futuro una migración, 3) les facilita la adquisición de pareja, por ejemplo cuando emigran al grupo individuos del sexo opuesto, 4) adquieren experiencia en el cuidado de las crías que será importante cuando sean ellos los que se reproduzcan, y 5) obtienen

cooperantes que les ayudarán cuando ellos críen. En el caso de los calitrícidos, los beneficios que se han considerado más importantes y sobre los que más estudios se han realizado son la adquisición de pareja, la herencia del territorio y la adquisición de experiencia en el cuidado de las crías (para una revisión ver Tardif, 1997).

La obtención de medidas adecuadas de costos y beneficios de la crianza es importante para comprender cómo han evolucionado los sistemas de crianza cooperativa, que al igual que ocurre con el estudio de la evolución del cuidado parental, se basa mayoritariamente en asunciones sobre la magnitud y los tipos de costos y beneficios (Clutton-Brock, 1991). La ausencia de medidas precisas de los costos de la crianza dificulta la generación de predicciones en estas áreas de estudio en comparación con otros campos del comportamiento animal, como, por ejemplo, el comportamiento de forrajeo, en donde la variación en la elección de los alimentos o la tasa de ingestión pueden ser medidas de forma precisa (Krebs y Davies, 1987).

Recientemente, algunos estudios recurren al estudio de los mecanismos para explicar la estructura y el comportamiento de los grupos sociales (Poiani y Fletcher, 1994; Wingfield, Hegner y Lewis, 1992) dada la utilidad de su comprensión en el entendimiento del significado funcional de la conducta (Huntingford, 1993; Stamps, 1991). Aunque la selección debe favorecer mecanismos que maximicen la eficacia inclusiva de los individuos, los

organismos no son máquinas perfectas con un rendimiento máximo, sino que están sujetos a unas limitaciones. Tanto las posibilidades de los organismos como sus limitaciones están impuestas por los mecanismos. Por ello es importante en los estudios funcionales no perder de vista a los mecanismos y que ambos enfoques vayan de la mano (Krebs y Davies, 1997). El estudio de los sistemas de crianza cooperativa no es ajeno a la reciente corriente en la que el estudio de los mecanismos es el hilo conductor para adentrarse en la comprensión de la función. La mayor parte de estos nuevos estudios han sido realizados en aves (Poiani y Fletcher, 1994; Wingfield, Hegner y Lewis, 1992), algunos en mamíferos (Creel y Creel, 1990) y también últimamente en los primates calitrícidos (French, 1997).

Se han propuesto también otras teorías que sugieren un valor no adaptativo del cuidado alop parental, según las cuales la cooperación en la crianza sólo sería una consecuencia indirecta de la selección del cuidado parental (Jamieson, 1989; Jamieson y Craig, 1987). Según estos autores, la existencia de unos mecanismos necesarios para exhibir la conducta de cuidado parental haría que los individuos expresasen este comportamiento ante la presencia de crías, aunque no fueran sus descendientes. Este planteamiento ha resultado provocativo y ha servido para cuestionar asunciones fundamentales en la aproximación al estudio de los sistemas de crianza cooperativa (Solomon y French, 1997).

1.6. Costos de la crianza

La existencia de sistemas de crianza cooperativa en las especies de esta familia de primates, ha sido relacionada con la necesidad de ayuda de las hembras en su reproducción debido a que tienen que hacer frente a una crianza muy costosa (Goldizen, 1987a, 1987b; Hershkovitz, 1977; Kleiman, 1977; Leutenegger, 1980; Sussman y Garber, 1987; Tardif, 1994; *Saguinus fuscicollis*, Terborgh y Goldizen, 1985; *Saguinus mystax*, Garber, Moya y Malaga, 1984; *Saguinus oedipus*, Price, 1992a; Savage y cols., 1996b; Tardif, Carson y Gangaware, 1992). Las hembras son normalmente incapaces de sacar las crías adelante sin la ayuda de otros miembros del grupo (*Leontopithecus rosalia*, Hoage, 1977; *Saguinus fuscicollis*, Epple, 1978; *Saguinus oedipus*, Tardif, Carson y Gangaware, 1990). Se ha propuesto que con la ayuda única del padre no sería capaz de tener éxito en la crianza (Sussman y Garber, 1987; *Callithrix flaviceps*, Ferrari, 1992; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 1987a, 1987b; Terborgh y Goldizen, 1985; *Saguinus mystax*, Garber, Moya y Malaga, 1984; *Saguinus oedipus*, Price, 1992b).

Las hembras de los calitricidos durante la crianza se enfrentan a unos grandes costos energéticos en comparación con otras hembras de primates. En la familia Callitrichidae es habitual el nacimiento de gemelos ya que, como se veía en el apartado 1.3.3., el nacimiento de dos crías se habría visto favorecido frente al de una única cría al ser su tamaño demasiado grande en

relación al canal pélvico de la madre (Leutenegger, 1973,1979). La presencia de dos crías repercute en el aumento de las demandas de la crianza de las hembras reproductoras. Entre estas demandas se encuentra la de la lactancia.

La lactancia en mamíferos es una actividad fisiológica que requiere una gran inversión energética. Ello hace que las hembras de los primates mientras dura la lactancia reorganicen el tiempo que dedican a las distintas actividades. Así, es habitual por ejemplo, que aumenten el tiempo que dedican a alimentarse, restándolo del dedicado a las interacciones sociales (*Papio cynocephalus*, Altmann, 1983; *Theropithecus gelada*, Dunbar y Dunbar, 1988). A pesar de esto las hembras lactantes pierden peso, presentan tasas de mortalidad más altas y son menos fértiles (Clutton-Brock, Albon y Guinness, 1989; *Papio anubis*, Bercovitch, 1987; *Papio cynocephalus*, Altmann, 1983). Por otro lado, a medida que las crías aumentan de tamaño también lo hacen sus requerimientos energéticos, por lo que la demanda sobre la leche materna aumenta mientras las crías no alcanzan la suficiente independencia nutricional como para suplir sus necesidades energéticas con alimentos sólidos (Martin, 1984; Oftedal, 1984). Pero la presión que ejercen las crías sobre la lactancia, está además determinada por el tamaño de la camada, siendo mayor cuantas más crías amamanta una madre (Deag, Lawrence y Manning, 1987) y por ello las hembras de los calitricidos se enfrentan a una demanda doble, en relación a lo que es habitual en otras hembras de primates del suborden Anthropeidea.

En el tití de cabeza blanca, la lactancia es la única fuente alimenticia de las crías durante el primer mes de edad y a partir del segundo mes otros alimentos sólidos comienzan a formar parte de la dieta aunque el destete no se produce hasta los 50-100 días de edad (Kirkwood y Stathatos, 1992). Al menos durante el primer mes de edad los costos de la lactancia deben aumentar progresivamente. En el período que dura la lactancia, la madre aumenta la ingesta de alimento del 50 al 100 % (Hershkovitz, 1977; Kirkwood y Stathatos, 1992; Yamamoto, 1993). Concretamente, entre las semanas 3 y 6 dobla su ingesta habitual de alimentos y el 70% de este aumento es aprovechable en leche (Kirkwood y Underwood, 1984).

Pero además de la lactancia, las madres afrontan los costos del transporte. Las crías de los calitrícidos no son capaces de mantener constante su temperatura durante el primer mes por lo que necesitan que se les transporte continuamente para poder mantener el calor corporal mediante contacto (Kirkwood y Stathatos, 1992). El transporte de las crías de los primates es la actividad energéticamente más costosa después de la lactancia (Altmann y Samuels, 1992).

En el caso de los calitrícidos el transporte de las crías ha sido considerada una actividad excepcionalmente costosa. Por una parte, el costo se debe al elevado peso característico de los infantes de las especies que integran esta familia, que en el momento del nacimiento supone entre el 14 y el

24 % del peso del adulto (Goldizen, 1987a; Kirkwood y Underwood, 1984; Kleiman, 1977; Leutenegger, 1973, 1979, 1980). Las crías del tití de cabeza blanca pesan en el momento del nacimiento casi el 15% del peso de la madre (Leutenegger, 1973, 1979, 1980; Mc Grew y Webster, 1995; Ross, 1991; Tardif, Harrison y Simek, 1993). El peso de esta camada supone una proporción muy elevada en relación a la del adulto, para unas crías que necesitan que se les transporte (Leutenegger, 1973, 1979, 1980). Por ejemplo, una cría de papión sólo supone el 7% del peso de la madre (Altmann y Samuels, 1992).

Pero además del costo asociado al peso de las crías, mientras transportan reducen el tiempo que dedican al forrajeo y a la alimentación (*Callithrix jacchus*, Digby y Barreto, 1996; *Saguinus fuscicollis*: Terborgh y Goldizen, 1985; Goldizen, 1987a; *Saguinus oedipus*: Price, 1991, 1992a; Tardif, Carson y Gangaware, 1992; Tardif, 1994) y son más vulnerables a la depredación (Caine, 1993; Tardif, 1994). La reducción del forrajeo mientras transportan no es un fenómeno exclusivo de los calitricidos. Así, por ejemplo, en vervets, cuando las madres transportan a las crías, también reducen su eficiencia de forrajeo (Whitten, 1982, cit. en Altmann y Samuels, 1992).

Por último, la existencia en la hembra reproductora de una ovulación postparto cuando todavía se produce de forma intensiva la lactancia, contribuiría a aumentar los requerimientos energéticos de la madre en el caso

de que se produjera una nueva gestación. Las madres tienen una ovulación pocos días después del parto que en cautividad da lugar, con una alta frecuencia, a una nueva gestación cuando las crías son todavía totalmente dependientes (*Callithrix jacchus*, Lunn y Mc Neilly, 1982; *Saguinus oedipus*: Ziegler y cols., 1990; Ziegler, Snowdon y Uno, 1990). El comienzo de la independencia de las crías del tití de cabeza blanca no se produce hasta después del primer mes de edad (semanas 5ª) (Kirkwood y Stathatos, 1992) y la ovulación postparto en el tití de cabeza blanca se produce a los $27,3 \pm 4,1$ días (semanas 4-5) (Ziegler y cols., 1990; Ziegler, Snowdon y Uno, 1990).

Al margen de la presencia de crías todavía dependientes locomotora y nutricionalmente, el costo de la gestación es relativamente elevado en especies de pequeño tamaño ya que el tamaño del feto en relación al cuerpo de la madre es muy grande (Reiss, 1989). Las madres gestantes de los calitricidos aumentan su ingesta alimenticia entre un 10 % (*Saguinus oedipus*, Kirkwood y Stathatos, 1992) y un 25 % (*Saguinus mystax*, Garber, Moya y Malaga, 1984). Sin embargo, en las fases iniciales de la gestación de estas hembras, se produce un retraso del desarrollo embrionario (Martin, 1992) o posiblemente una tasa inicial de crecimiento del feto muy lenta (Hartwig, 1996), que podría contribuir a retrasar las demandas de la gestación cuando todavía se produce la lactancia (Martin, 1992; Tardif, 1994; Ziegler y cols., 1990).

Todas las circunstancias que se dan asociadas a la reproducción de las hembras de los calitricidos, esto es, el nacimiento de 2 crías con la presión que significa sobre la lactancia, el costo de su transporte y la posibilidad de un nuevo embarazo, determinan las elevadas demandas energéticas a las que se enfrentan las hembras de los tamarines en su reproducción (Garber, Moya y Málaga, 1984; Hershkovitz, 1977; Leutenegger, 1980; Sussman y Garber, 1987). En cautividad los nacimientos en estos tamarines se producen aproximadamente cada 28 semanas (Snowdon, Savage y Conell, 1985). En libertad la fertilidad parece depender de factores ambientales. Así, en el hábitat natural del tití de cabeza blanca se ha encontrado que ante la escasez de alimentos provocada por una sequía, se produjeron un gran número de abortos (Savage y cols., 1996b) y por tanto fracasos reproductores. Esto parece indicar que el estado nutricional de la madre es un factor importante para que se pueda afrontar o no con éxito una gestación. La madre debería minimizar los costos de la inversión en la crianza especialmente en el momento en que puede quedar de nuevo preñada. La existencia en calitricidos de un sistema de crianza cooperativo debe suponer que parte de los costos a los que tendrían que enfrentarse las madres en su reproducción se distribuyan entre los individuos del grupo.

La cooperación se produce principalmente mediante la participación en el transporte de las crías, ya que los costos de la madre no pueden reducirse de otra forma sin poner en peligro su reproducción. Por ejemplo, las madres de

Saguinus fuscicollis en libertad limitan su participación al 20% del tiempo, mientras que la participación del padre llega al 80% (Goldizen, 1987a). La contribución de la madre, el padre y los cooperantes al transporte varía a lo largo del período de dependencia de las crías. Mientras que la contribución de la madre es mayor en las primeras semanas después del nacimiento, más tarde pasan a serlo la del padre y los cooperantes (*Saguinus mystax*, Heymann, 1990b; *Leontopithecus rosalia*, Hoage, 1977; *Saguinus oedipus*: Price, 1990, 1992c; Savage y cols., 1996b).

La participación del padre y de los cooperantes en el transporte debe suponer por su parte la asunción de los costos derivados de esta actividad debidos al elevado peso de las crías (Kleiman, 1977; Leutenegger, 1973, 1979, 1980; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 1987a; *Saguinus oedipus*, Kirkwood y Underwood, 1984). Tardif (1997) estima que el transporte de las crías, en el caso de los calitricidos, debe aumentar en aproximadamente un 21 % el gasto calórico.

Pero además, padre y cooperantes asumirán también los costos de la reducción de la ingesta alimenticia que se produce como consecuencia de la incompatibilidad entre forrajear (entendiéndolo como el acceso al alimento y la captura de insectos) y transportar a las crías, (Goldizen, 1987a; *Callithrix jacchus*, Digby y Barreto, 1996; *Saguinus fuscicollis*, Terborgh y Goldizen, 1985; *Saguinus oedipus*: Price, 1991, 1992a; Tardif, Carson y Gangaware,

1992; Tardif, 1994). El transporte de las crías aumenta los costos sobre el forrajeo especialmente en aquellas especies cuya estrategia antipredadora primaria es la cripticidad, como se ha propuesto para calitrícidos (Terborgh, 1983). Los individuos transportando crías son menos crípticos y menos rápidos en caso de huida. Para contrarrestarlo se mueven menos y permanecen más tiempo en lugares donde resulten poco visibles, limitando el tiempo dedicado a la alimentación, captura de insectos y actividades sociales (*Saguinus fuscicollis*, Terborgh y Goldizen, 1985; *Saguinus oedipus*, Price, 1992a). En libertad un tamarín emplea diariamente entre un 10 y un 15 % del tiempo en alimentarse, mientras que sólo dedica un 5% a esta actividad cuando está transportando crías (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen, 1987a). Incluso en cautividad donde el acceso al alimento no supone una dificultad, ni existen riesgos predatorios, los individuos disminuyen su frecuencia de alimentación mientras transportan (*Saguinus oedipus*, Price, 1992a).

Ya sea por el esfuerzo de desplazarse transportando un elevado peso y las implicaciones que esto pueda tener sobre el gasto calórico, ya sea porque mientras transportan reducen la ingesta energética, en ambos casos el efecto es una reducción de la energía que el individuos puede dedicar al mantenimiento de su organismo. Los costos del transporte han sido asumidos y estimados indirectamente, e incluso se les ha relacionado con el factor determinante de la necesidad de ayuda de la madre en la crianza. Sin embargo, sin duda por la dificultad práctica que conlleva, nunca se ha

realizado una medida directa de estos costos que pueda tener implicaciones para la supervivencia y reproducción de los individuos implicados.

1.7. Beneficios de la crianza

El padre y los cooperantes deben verse beneficiados de alguna forma de la participación en el transporte, si éste efectivamente les supone asumir costos. En el caso de los calitrícidos que forman grupos con un elevado grado de parentesco, el beneficio de la cooperación se justificaría porque consiguen aumentar su representación génica en la población por la supervivencia de los parientes (Hamilton, 1964). Pero veíamos que esta interpretación sociobiológica resulta insatisfactoria porque no explica por qué los cooperantes no emigran y crían por su cuenta, ni por qué individuos que no son parientes sin embargo cooperan del mismo modo que éstos (Sussman y Garber, 1987; *Leontopithecus rosalia*: Baker, Dietz y Kleiman, 1993; Dietz y Baker, 1993; *Saguinus mistax*: Garber, Moya y Malaga, 1984; Garber y cols., 1993; *Saguinus oedipus*: Savage, 1990, 1996b). Por ello se propone que existen una serie de restricciones ecológicas que dificultan la migración, como la saturación del hábitat y alto riesgo de mortandad asociado a la migración (Goldizen, 1987a) y que por el contrario la permanencia en el grupo y la cooperación les podría proporcionar a los cooperantes una serie de beneficios

individuales (para una revisión ver Tardif, 1997) que pudieran reflejarse a más largo plazo en su supervivencia y en su éxito reproductor (Emlen, 1991).

En el caso de los calitrícidos, los beneficios propuestos sobre los que más estudios se han realizado son la utilización del transporte por parte de los machos como una estrategia reproductora, la herencia del territorio y la adquisición de experiencia en el cuidado de las crías. A continuación se abordarán estos tres posibles beneficios y se planteará su estudio mediante variables relevantes de la supervivencia y de la posibilidad de reproducción, medibles a corto plazo. Estos potenciales beneficios no son necesariamente excluyentes y a veces una misma clase de cooperantes puede verse beneficiado por más de uno de ellos, lo que entraña unas dificultades inherentes en su estudio.

1.7.1. El transporte de las crías como una estrategia de cortejo

Se ha propuesto que el transporte de las crías podría ser utilizado como una estrategia de cortejo ante la hembra reproductora por parte de los padres y de los cooperantes macho potencialmente reproductores. El transporte de las crías por parte de los machos le proporcionaría a la hembra información relevante para su propio éxito reproductor. Los machos utilizarían su participación en el transporte como una exhibición de cortejo y la hembra

seleccionaría como padres a aquellos individuos que la ayudaran en el transporte. Los machos se verían, por su parte, beneficiados teniendo acceso a la reproducción (Rylands, 1982 cit. en Tardif, 1994; *Saguinus oedipus*, Price, 1990, 1992c, 1992d).

Existe otra hipótesis que justifica la participación de los machos en la crianza en la medida en que exista alta probabilidad de paternidad. En algunas aves con un sistema de apareamiento poliándrico, la participación de los machos en el cuidado de las crías ha sido explicada argumentando que la disposición del macho a cooperar estaría propiciada porque, al haber copulado con la hembra reproductora, existe la posibilidad de que sean sus crías (Davies y cols., 1992). En algunos primates (ej. *Cercopithecus aethiops*) se da el caso de que los machos muestran más conductas afiliativas hacia aquellas crías que tienen más posibilidades de ser suyas (Brown, cit. en Woodroffe y Vicent, 1994). Algunos autores (ej., Tardif, 1997), opinan sin embargo que éste no es el caso de los calitricidos ya que la gran duración de la gestación no daría lugar a que los machos pudieran establecer una conexión causal entre apareamiento y consecuente cuidado de las crías. Esto se ve apoyado por el hecho de que los machos potencialmente reproductores cuidan de crías de hembras con las que nunca se han apareado y de crías que experimentalmente han sido introducidas en el grupo y con las que no tienen ninguna relación (*Cebuella pygmaea*, Wamboldt, Gelhard e Insel, 1988; *Saguinus oedipus*, Cleveland y Snowdon, 1984).

La hipótesis de que los machos de los calitricidos puedan utilizar el transporte de las crías como una estrategia de cortejo ante la madre parece más probable y se ve apoyada por otros indicios. Por ejemplo, la cooperación por parte de los machos de *Callithrix flaviceps* les permite la formación de lazos afiliativos con las hembras con las que posteriormente se aparean (Ferrari, 1992). En el caso del tití de cabeza blanca la hembra es más receptiva cuando el macho transporta alguna cría que cuando no lo hace (Price, 1992c). En los grupos grandes en los que el padre podría eliminar los costos del transporte limitando su participación, aunque efectivamente la reduce, sigue manteniendo un papel muy activo en el transporte y compite con los cooperantes por participar en esta actividad (Price, 1991).

Se ha visto que en cautividad en donde los cooperantes macho del tití de cabeza blanca son siempre hijos de la hembra reproductora, intentan copular con ella a pesar de que ésta sea su madre y es ella la responsable de la evitación del incesto (Heistermann, 1990). Por ello, si el transporte de las crías por parte de los machos es utilizado como una estrategia de cortejo, los cooperantes macho en cautividad también deberían utilizar esta estrategia. Así, tanto los padres como los cooperantes macho potencialmente reproductores deberían presentar una mayor participación y competición por el transporte en la ovulación postparto de la madre, momento en el que puede verse favorecida por su propia reproducción, a pesar de los costos.

1.7.2. Herencia del territorio o de una posición reproductora

Otro posible beneficio propuesto en la literatura es que la participación en la crianza por parte de los cooperantes podría ser un medio por el que éstos aumentarían las posibilidades de heredar el territorio, es decir, la filopatría estaría condicionada a la participación en la cooperación (Rylands, 1996; *Leontopithecus rosalia*, Baker, Dietz y Kleiman, 1993; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen y Terborgh, 1989).

Cuando el hábitat está saturado y es difícil encontrar una vacante y establecerse como individuo reproductor, la filopatría puede ser una mejor opción que la dispersión (Rylands, 1996; Tardif, 1997; *Leontopithecus rosalia*, Baker, Dietz y Kleiman, 1993; *Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1987a; Goldizen y Terborgh, 1989). Existen pocos estudios que presenten datos sobre la incidencia que tiene para los cooperantes la herencia de la posición reproductora tras la muerte o desaparición de los individuos reproductores de su mismo sexo (*Callithrix flaviceps*, Ferrari y Diego, 1992; *Leontopithecus rosalia*, Baker, Dietz y Kleiman, 1993; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen y Terborgh, 1989; *Saguinus mystax*, Ramírez, 1984; *Saguinus oedipus*, Savage y cols., 1996a). Sin embargo, algunos de ellos parecen apoyar que llegar a alcanzar una posición reproductora dentro del grupo es una opción con más posibilidades que buscarla fuera del grupo natal (*Leontopithecus rosalia*, Baker, Dietz y Kleiman, 1993). Los animales que se dispersan están forzados

a construirse con gran esfuerzo un territorio entre los grupos ya establecidos y es habitual que no consigan tener éxito en su reproducción (*Saguinus mystax*, Ramírez, 1984).

La herencia del territorio también parece ser una opción con distintas posibilidades para los cooperantes macho o hembra y que varía entre las especies. En un estudio llevado a cabo en libertad con *Saguinus fuscicollis*, la herencia del territorio parecía ser una opción con más interés para las hembras que para los machos (Goldizen y cols., 1996). Sin embargo, se ha propuesto que en el caso del tití de cabeza blanca serían los machos con mayor antigüedad ("seniority") en el grupo, los individuos que optarían a heredar el territorio (Mc Grew y Mc Luckie, 1986). Los autores, que consideran antigüedad al rango establecido según el orden de nacimiento de los cooperantes cuando se excluye a aquellos que ya no están en el grupo ya sea porque fueran expulsados o porque hayan muerto, encuentran que al simular un proceso de dispersión en cautividad los machos de mayor antigüedad permanecían en el grupo mientras que las hembras de la misma clase emigraban. Este proceso de simulación de la dispersión consistía en abrir determinadas vías por las que los animales podían salir de su grupo y acceder a nuevas zonas. En otro estudio con esta misma especie, en el que también en cautividad se provocaban encuentros visuales entre 2 grupos, se encontraba que los machos mayores de 5 años y que habían participado en la crianza con

éxito de al menos 2 camadas, permanecían en el territorio para heredarlo frente a las hembras de la misma edad (Moore, Cleveland y Mc Grew, 1991).

Otros estudios, que también parecen apoyar que los machos de tití de cabeza blanca serían los que heredasen el territorio frente a las hembras, son los de presentación de extraños. Mientras que los machos, ante la presentación de conespecíficos desconocidos del mismo sexo, reaccionaban agresivamente, en el caso de las hembras no se producían agresiones, lo que indicaría que las hembras inmigrantes tendrían más posibilidades de ser aceptadas en otros grupos que los machos inmigrantes (French y Snowdon, 1981).

Por el contrario, en uno de los pocos estudios llevados a cabo sobre esta misma especie en libertad, se encuentra que aunque los adultos emigran más que los juveniles, ambos sexos emigran por igual. No obstante cuando eran los machos los que emigraban se producía una mayor disrupción en el grupo de origen que cuando eran las hembras las que lo hacían (Savage y cols., 1996a). Los autores de este estudio no aclaran a qué se refieren con disrupción, aunque posiblemente sea a una mayor alteración de las relaciones sociales entre los individuos del grupo del que emigraban los machos.

Por otra parte en los calitrícidos es habitual que se produzcan expulsiones de los cooperantes. En el tití de cabeza blanca se producen tanto

en cautividad (Price y Mc Grew, 1991; Tardif, Carson y Gangaware, 1992; Tardif 1997) como en libertad (Savage y cols., 1996a). En libertad las expulsiones dan lugar a una periferalización gradual de los individuos y posteriormente a una emigración (*Callithrix sp.*, Stevenson y Rylands, 1988; *Leontopithecus rosalia*, Baker, 1987). En muchas ocasiones el agresor es el individuo reproductor del mismo sexo del cooperante y es frecuente que las hembras reproductoras expulsen a cooperantes hembras en los 2-3 meses después del nacimiento de las crías (Price y Mc Grew, 1991). En el tití de cabeza blanca son más frecuentes las expulsiones de hembras que de machos (Mc Grew y Mc Luckie, 1986). En un estudio en libertad con esta misma especie, se encuentra que cuando las hembras son mayores de dos años, y por tanto potencialmente reproductoras (Kirkwood y Stathatos, 1992), y un nuevo macho inmigra al grupo, parece ser bastante probable que éstas escapen de la inhibición de la supresión reproductora, pudiendo quedar preñadas a pesar de la presencia de la hembra dominante (Savage y cols., en prep., cit. en Savage y cols., 1996a). Esta posibilidad podría apoyar que las expulsiones de cooperantes, especialmente de hembras, podrían estar relacionadas con la amenaza que supone para los individuos reproductores la presencia de potenciales competidores.

La permanencia en el grupo y la posibilidad de optar a la herencia del territorio parece por tanto depender de las relaciones sociales que los cooperantes mantengan. La cooperación en el transporte debería estar

relacionada con el tipo de relación que mantienen con los individuos reproductores, especialmente con los de su mismo sexo.

1.7.3. La adquisición de experiencia

En el caso de los calitricidos para algunos autores la posesión de experiencia previa en el cuidado de las crías y el desarrollo de habilidades especiales en relación al transporte de éstas parece ser un prerrequisito necesario para posteriormente tener éxito en la propia reproducción (*Callithrix jacchus*, Pryce 1993; *Leontopithecus rosalia*: Hoage, 1977; Baker y Woods, 1992; Tardif, Richter y Carson, 1984; *Saguinus fuscicollis*, Epple, 1978; *Saguinus oedipus*: Baker y Woods, 1992; Snowdon, Savage y Mc Conell, 1985; Tardif, Richter y Carson, 1984). Por ejemplo, cuando se produce la transferencia de una cría de un individuo a otro es de gran importancia la habilidad que muestren los individuos implicados para que se produzca sin que la cría caiga (*Callithrix jacchus*, Engel, 1985). Se ha planteado que mediante la cooperación en el transporte se obtendría el beneficio de adquisición de experiencia en el cuidado de las crías (*Leontopithecus rosalia*: Baker, 1991; Engel, 1985; *Saguinus labiatus*, Pryce, 1988; *Saguinus oedipus*: Price, 1991, 1992f; Tardif, Richter y Carson, 1984; Tardif, Carson y Gangaware, 1992).

Aunque los cuidados parentales no adecuados son la principal causa de muerte de las crías de los calitricidos en cautividad (Tardif, 1997), la importancia de la experiencia previa parece variar entre las distintas especies y existe una gran dispersión de los resultados entre los distintos estudios. Así, en *Callithrix jacchus* las tasas de supervivencia de la descendencia de hembras primíparas que previamente habían actuado como cooperantes es de un 100% frente a un 0% de hembras primíparas que no tenían experiencia previa (Pryce, 1993), aunque otro estudio con esta misma especie encuentra valores de un 100% en hembras primíparas con experiencia frente a un 54,5% en primíparas sin experiencia (Tardif, Richter y Carson, 1984). En *Saguinus fuscicollis* el éxito de las primíparas con experiencia es de un 80% frente a un 23,5% de las inexpertas (Epple, 1978). En el caso de *Saguinus oedipus* los valores se encuentran entre un 54,5 % frente a un 0 % (Tardif, Richter y Carson, 1984) aunque otros estudios encuentran diferencias de sólo un 17%-18% frente a un 0% (Baker y Woods, 1992; Snowdon, Savage y Mc Conell, 1985). Posiblemente esta diversidad de las tasas de supervivencia que se encuentra entre distintos estudios de una misma especie, responde al pequeño tamaño de las muestras estudiadas y a las distintas condiciones de las colonias en las que se llevaron a cabo los estudios. En cualquier caso, el balance siempre es positivo a favor de la posesión de experiencia previa para tener éxito en la reproducción.

En algunos estudios se ha descrito a los individuos inexpertos como torpes en el manejo de las crías, y éste parece ser el caso de los juveniles de *Callithrix jacchus* (Engel, 1985). Otros estudios encuentran que a los individuos jóvenes sin experiencia se les deniega frecuentemente el acceso a las crías (*Saguinus oedipus*: Price, 1991; Tardif, Carson y Gangaware, 1992; *Saguinus labiatus*, Pryce, 1988). Este resultado podría reflejar un posible conflicto de intereses entre los individuos inexpertos y los reproductores, ya que mientras los inexpertos estarían interesados en transportar a las crías para adquirir experiencia, los reproductores deberían estar más interesados en que las crías fueran transportadas por individuos expertos, si es que la posesión de experiencia es importante en el manejo de las crías.

Algunos autores (Goldizen y Terborgh, 1989), consideran que aunque la experiencia previa pueda ser un factor importante en el éxito reproductor de las madres, sin embargo no creen que la adquisición de experiencia justifique la cooperación en la crianza ya que consideran que puede adquirirse muy rápidamente.

Otros autores han propuesto que la observación de individuos transportando podría ser suficiente para adquirir las habilidades necesarias para el adecuado manejo de las crías y que no sería por tanto necesaria la participación en el transporte (Tardif, Carson y Gangaware, 1992). En el caso concreto del tití de cabeza blanca se ha propuesto que no sería necesaria la

participación en el transporte para adquirir experiencia ya que no se encontraron diferencias en el tiempo que individuos subadultos, con y sin experiencia, pasaban transportando a las crías. Tampoco había diferencias en la habilidad que tenían expertos e inexpertos cuando se producían las transferencias (Tardif, Carson y Gangaware, 1992). Para que se produzca la transferencia de un infante se necesita que los individuos implicados muestren habilidad en una serie de conductas que facilitan este proceso, tales como extender los brazos y cogiendo a la cría, normalmente por la cabeza, atraerla hacia él, o inclinarse mostrando el lomo a las crías para que se puedan subir cuando éstas tienen ya cierta independencia (Price, 1991; Tardif, Carson y Gangaware, 1992). Goldizen (1987) observaba que tampoco existía diferencia en la habilidad de juveniles con y sin experiencia previa en el caso de *Saguinus fuscicollis* en libertad.

1.8. Objetivos e hipótesis

Este trabajo pretende contribuir al esclarecimiento de los factores que favorecen la existencia de los sistemas de crianza cooperativa y concretamente el del tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*). En este estudio se adopta una aproximación funcional, asumiendo que el comportamiento que presentan los individuos es el que les permite maximizar su éxito reproductor en respuesta a las fuerzas selectivas que actúan en el momento presente.

Para conocer cómo se mantiene este sistema, se realizará un análisis de los costos y beneficios reproductores de la cooperación mediante variables físicas y sociales medibles a corto plazo, que sean relevantes para la supervivencia y posibilidad de reproducción de los individuos.

Se ha asumido que el transporte de las crías es una actividad costosa energéticamente, ya que además del elevado peso de las crías, los individuos mientras transportan reducen la ingesta alimenticia. Sin embargo, los costos del transporte en relación a las consecuencias físicas que puedan tener sobre los individuos y que puedan afectar a su supervivencia y reproducción no han sido medidos hasta el momento. Ya que se hipotetiza que el transporte es una actividad costosa energéticamente, este estudio se centrará en la relación existente entre el transporte y el peso de los individuos. También se explorará la relación entre los costos del transporte con la alimentación y con el movimiento. Si mientras transportan a las crías reducen la ingesta energética entonces cabría esperar que la alimentación se refleje en el peso de los individuos.

Si el interés de la madre está en la maximización de su éxito reproductor, cabe esperar que la madre redujera su participación en el transporte en el período de la ovulación postparto en relación al período anterior (preovulatorio) ya que en ese momento puede quedar de nuevo preñada y las crías todavía son totalmente dependientes. Se investigarán las

variaciones en el peso de la madre entre los períodos preovulatorio, ovulatorio y postovulatorio esperando que reflejen su inversión en el transporte.

Si el sistema de crianza cooperativa sirve para reducir los costos de la madre durante la crianza, cabría esperar que las variaciones de la participación de la madre en el transporte se reflejaran en la contribución del padre y de los cooperantes. El padre junto con los cooperantes deberían, por su parte, aumentar su participación en el transporte en el período ovulatorio. Asimismo, las variaciones en el tiempo de transporte del padre y los cooperantes durante estos tres períodos deben reflejarse en los pesos, por lo que se investigarán las variaciones durante estos tres períodos en relación al peso que tenían antes de que se produjera el nacimiento.

Si el padre y los cooperantes macho potencialmente reproductores utilizan el transporte de las crías como una estrategia de cortejo ante la hembra reproductora, cabría esperar que en el período ovulatorio de la madre, el padre y los cooperantes macho potencialmente reproductores compitan más por el transporte. Así, padres y cooperantes macho deberían solicitar más a las crías en el período ovulatorio que en los períodos pre y postovulatorio. También, mientras están transportando deberían presentar más resistencia a transferir a las crías durante la ovulación. Estas diferencias no se esperan en el caso de las cooperantes hembra.

Si como se ha asumido, la participación en el transporte de las crías podría utilizarse por los cooperantes adultos como pasaporte para la permanencia en el grupo cabría predecir que los que más participen serán aquellos que más tolerados sean por los individuos reproductores de su mismo sexo, ya que padre y madre parecen jugar un papel determinante en las expulsiones. Así, entre los machos adultos los que más participen serán también los que más conductas afiliativas y menos agresivas deberían recibir de los padres. En el caso de las hembras adultas las que más participen deberían ser las que más conductas afiliativas y menos agresivas recibieran de las madres.

Finalmente, si la posesión de experiencia en el transporte es importante para la supervivencia de las crías, cabe esperar que la madre favorezca su propio éxito reproductor permitiendo el transporte a individuos con experiencia. En este caso sería predecible que se produjera un conflicto entre los intereses de la madre y los de los cooperantes inexpertos. Así, la madre debería retener menos a las crías ante las solicitudes de expertos que de inexpertos. Si la experiencia en el transporte de las crías es necesaria para posteriormente tener éxito en la propia reproducción, es predecible que los individuos inexpertos intenten adquirirla solicitando la transferencia de las crías para transportarlas. Así, los cooperantes inexpertos deberían solicitar más a las crías que los expertos.

2. Material y método

2.1. Sujetos e instalaciones

En este estudio fueron observadas cinco familias de tití de cabeza blanca pertenecientes a la colonia del Centro Alemán de Primates (*Deutsches Primatenzentrum; DPZ*) de Göttingen. La composición de cada grupo excluyendo a los padres y a las madres aparece en la Tabla III. Se han considerado adultos aquellos individuos mayores de 2 años, subadultos entre 1 y 2 años y juveniles entre 6 meses y 1 año (Price, 1991).

Tabla III

Composición de los grupos estudiados en el DPZ

Grupo	N	Machos adultos	Hembras adultas	Machos subad.	Hembras subad.	Machos juveniles	Hembras juveniles
A	13	3	3	1	2	-	2
B	10	2	2	1	1	1	1
C	8	-	-	2	2	2	-
D	6	-	-	1	1	-	2
E	4	-	-	-	-	2	-

2. Material y método

Los juveniles han sido excluidos de los análisis sobre transporte porque su participación en esta actividad se considera muy reducida (*Callithrix jacchus*, Ingram, 1978; *Saguinus oedipus*: Cleveland y Snowdon, 1984; Price, 1992a; Tardif, Carson y Gangaware, 1992). No obstante si se han tenido en cuenta a los juveniles en los análisis relacionados con el beneficio del transporte en la adquisición de experiencia, ya que constituyen la clase de individuos inexpertos.

Durante este estudio las madres dieron a luz a 9 crías (4 gemelos y una cría única). De las cinco madres estudiadas, cuatro se quedaron preñadas en la ovulación postparto, ya que aproximadamente 26 semanas después volvieron a nacer crías en esos grupos.

Cada familia ocupaba habitaciones con una superficie de aproximadamente 12m² x 3m de altura que eran mantenidas a una temperatura constante de 26° C y una humedad ambiental del 65%.

Los animales eran alimentados dos veces al día. La dieta estándar que se les suministraba consistía por las mañanas (7:30 h) de una papilla de plátano, yogurt, zumo de zanahorias, vitaminas, miel, etc., y a las 13:00 horas recibían, además, una mezcla de frutas frescas variadas, frutos secos, pellets, verduras, pan, pipas de girasol y gusanos de la harina.

2. Material y método

Cada animal recibía al día aproximadamente 210 kJUL repartidos en unos 80 kJUL proporcionados por la papilla y el resto, 130 kJUL mediante la mezcla de frutas y pellets. La cantidad y el contenido energético que diariamente recibía cada individuo de esta mezcla de frutas y otros alimentos aparece reflejado en la Tabla IV.

Tabla IV

Composición y cantidades de la dieta estándar que recibía cada individuo

Alimento	Unidades por individuo	Peso por unidad (gr)	kJUL/unidad
plátano	4	2	5,75
manzana	2	1	2,46
fruta variada*	2	1	2,33
fruto seco	2	0,5	3,71
pipa	10	0,04	0,88
verdura	2	1	1
pan	2	1	13,5
gusano	10	0,1	1
pellets	150	0,07	0,3

* la fruta podía variar entre pera, sandía o melón.

En la colonia del DPZ, cuando se produce el nacimiento de gemelos en los grupos, se suministraba de forma rutinaria una dieta extra de alimento para dos nuevos individuos. Pero además, durante las primeras semanas después del nacimiento se les proporcionan frecuentemente saltamontes, papilla extra y otros alimentos.

Durante todo el período que duró el estudio se controló diariamente de forma rigurosa la cantidad de comida y el contenido calórico de la misma que cada grupo recibía. Para ello cada día los alimentos se cortaban en unidades aproximadamente del mismo tamaño que eran pesadas. Se proporcionaba una cantidad fija de unidades por individuo. Además, se les suministraban los mismos alimentos todos los días, evitándose, de esta forma que se pudieran producir variaciones en los pesos de los individuos por cambios en la alimentación.

Se controló estrictamente la dieta extra habitual cuando se producían nacimientos y sólo se les proporcionó las cantidades de alimento correspondiente a la presencia de dos nuevos individuos, y en su caso cuando nació una única cría se aumentó sólo para un nuevo individuo. Sin embargo, no se les suministraron saltamontes ni otros alimentos, con el objeto de mantener una dieta suficiente pero controlada, que permitiese detectar cambios en el peso de los animales en una situación en la que supuestamente los costos debían aumentar.

Para conocer más detalles de las instalaciones y de la dieta de la colonia de tití de cabeza blanca del DPZ puede consultarse Kaumanns y cols., 1986.

2.2. Variables

A continuación se incluye una lista de variables y sus medidas. Algunas medidas se han obtenido en distintos estudios utilizando sistemas de muestreo y registro diferentes. Un resumen de estas variables y los estudios en los que se utilizan aparece al final de este apartado en la Tabla V.

Participación en el transporte

Se han utilizado como medidas el tiempo que la cría es transportada por cada individuo y el tiempo que cada individuo transporta del tiempo total que un individuo es observado, dependiendo del sistema de muestreo de cada estudio. Estas medidas son expresadas en porcentaje. El tiempo que la cría es transportada se ha utilizado para comparar la participación en el transporte entre períodos y para ver la relación con los costos así como con la alimentación. Esta medida es la que se ha representado en las Figuras 1, 6 y 7. El tiempo que un individuo transporta se ha utilizado para buscar la relación

del transporte con las interacciones sociales de los cooperantes con los padres.

Costos

Como medidas de costos se han utilizado el peso y la pérdida de peso semanal de los individuos en relación al peso que tenían el día en que se produjo el nacimiento. El peso de los individuos se utilizó para comparar la variación entre distintos períodos. Las pérdidas de peso se ha utilizado para ver la relación de los costos con el transporte y de los costos con la alimentación. En las Figuras 2 y 8 se han representado las pérdidas de peso de los individuos al final de cada semana respecto al peso que tenían el día en que se produjo el nacimiento, expresadas en porcentajes

Alimentación

Se han utilizado dos medidas de alimentación, el tiempo que un individuo es observando comiendo en las sesiones de alimentación y la ingesta energética medida en kJ. El tiempo de alimentación se ha empleado para comparar el tiempo que dedica a esta actividad mientras transportan y cuando no lo hacen y se ha utilizado también en la representación de las Figuras 4 y 10. La ingesta energética se ha comparado en los individuos mientras transportan y mientras no lo hacen, así como en la madre para

comparar entre períodos. Además se ha empleado para ver la relación de la alimentación y el peso. La ingesta energética se ha empleado en la representación de la Figura 5.

Movimiento

La medida empleada ha sido el tiempo que los individuos pasan en movimiento y se ha utilizado para comparar el efecto del transporte en la movilidad de los animales. Esta medida aparece en las Figuras 3 y 9.

Competición por el transporte

En las transferencias de las crías de un individuo B que transporta ("*carrier*"), a otro A que solicita transportarla ("*faker*"), los individuos implicados pueden manifestar distintas conductas de las cuales depende que finalmente tenga lugar o no la transferencia.

A veces se pueden producir transferencias sin que la cría sea solicitada y es cuando la cría se transfiere de un individuo a otro iniciando ella la transferencia, pero estas ocasiones no se han tenido en cuenta en este estudio.

2. Material y método

Se han adoptado las definiciones de Price (1991) relativas a las conductas relacionadas con la competición por el transporte. Para que una cría sea transferida de un individuo B que la transporta a otro A, se debe producir una solicitud por parte de A, para lo cual coge a la cría, normalmente por la cabeza, con sus manos y la atrae hacia él. Ante la solicitud del individuo A, B puede o bien resistirse a que la transferencia se produzca, en cuyo caso sujeta a la cría, o se aleja de A, o bien permanecer pasivo aceptando por tanto la transferencia.

Como medidas de competición por el transporte se han utilizado la tasa de solicitud de transferencia de la cría del individuo A al individuo B que la transporta y la tasa de resistencia a transferir a la cría por parte del individuo B que la está transportando.

Se han empleado tasas dado que las solicitudes y la resistencias son conductas cuya frecuencia de aparición es dependiente del tiempo de transporte y de esta forma se consiguen baremar los valores para comparar entre períodos o entre clases. Se han representado las tasas en las Figuras 11 a la 15.

Interacciones sociales

En las conductas relativas a las interacciones sociales se han utilizado las descripciones de Moynihan (1970) y French y Snowdon (1981). En los espulgamientos el individuo actor de la conducta usa los dedos y/o los dientes para limpiar el pelaje del receptor. En el caso de las interacciones sacionegativas se pueden dar tres conductas distintas, que en este estudio han sido consideradas dentro de una única categoría de agresión:

- **Amenaza:** con el cuerpo arqueado frunciendo el ceño o bien, erigiéndose en posición bípeda y sacando la lengua rítmicamente. Normalmente acompañada de piloerección.
- **Agresión:** el agresor muerde o intenta morder al agredido y le tira del pelo.
- **Persecución:** de un individuo tras otro a gran velocidad, normalmente acompañadas de amenazas y agresiones.

Las medidas utilizadas han sido el tiempo que un individuo es espulgado y el tiempo que es agredido. Estas medidas se han utilizado para conocer la relación entre el tiempo de transporte y las interacciones sociales de los cooperantes con los individuos reproductores, y están representadas en las Figuras 16 y 17.

Tabla V
 Variables y medidas utilizadas en los distintos estudios. Sistemas de muestreo y de registro empleados.

Variables	Medidas	Estudio	Sistema de muestreo y registro
PARTICIPACIÓN EN EL TRANSPORTE	tiempo que la cría es transportada por cada individuo del tiempo total de observación	Costos del transporte	todas las ocurrencias registro continuo
	tiempo de transporte	Herencia del territorio	focal individual registro instantáneo
COSTOS	peso de los individuos pesos semanales		
	pérdida de peso en relación al peso del día del nacimiento	Costos del transporte	Registro de pesos
ALIMENTACIÓN	tiempo comiendo en situaciones de alimentación		
	ingesta energética en kJul. en situaciones de alimentación	Costos del transporte	focal individual registro instantáneo
MOVIMIENTO	tiempo moviéndose	Costos del transporte	focal individual registro instantáneo

Tabla V (continuación)

Variables y medidas utilizadas en los distintos estudios. Sistemas de muestreo y de registro empleados.

Variables	Medidas	Estudio	Sistema de muestreo y registro
<p>COMPETICIÓN POR EL TRANSPORTE</p>	<p>tasa de solicitud de transferencia de la cría del individuo A al individuo B: nº de veces que siendo la cría transportada por el individuo B, es solicitada por el individuo A en relación al tiempo que es transportada por B</p> <p>tasa de resistencia a la transferencia de la cría del individuo A: nº de veces que siendo la cría transportada por el individuo A, éste se resiste ante solicitudes de otros individuos, en relación al tiempo que está transportando</p>	<p>Estrategia de cortejo</p> <p>Adquisición de experiencia</p>	<p>todas las ocurrencias registro continuo</p>
<p>INTERACCIONES SOCIALES</p>	<p>tiempo que un individuo es espulgado</p> <p>tiempo que un individuo es agredido</p>	<p>Herencia del territorio</p>	<p>focal individual registro instantáneo</p>

2.3. Muestreo y registro de datos

Las cinco familias fueron observadas durante las 9 semanas siguientes al nacimiento de las crías. Este período se ha dividido en 1) el *período preovulatorio* (semanas 1-3) de la hembra reproductora, 2) el *período ovulatorio* (semanas 4-5), durante los cuales las crías son totalmente dependientes y 3) el *período postovulatorio* (semanas 6-9), en el que se produce el comienzo de la independencia.

Para obtener la información relativa a la participación en el transporte, se realizaron sesiones de observación de 30 minutos de duración 6-7 días a la semana en situaciones de no alimentación. Cada grupo fue observado un total de 28 a 32 horas. Se realizó un registro continuo de todas las ocurrencias (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1986) del transporte de las crías anotándose todas las conductas relacionadas con el transporte durante los tres períodos. Además se registraba la identidad de los individuos que transportaban y de los implicados en conductas relacionadas con el transporte de las crías. Cuando las madres estaban amamantando a sus crías se registró como transporte pero se anotaba que se estaba produciendo lactancia ya que cuando las crías están mamando se encuentran en posición ventral, mientras que son transportadas en posición dorsal (Price, 1992a).

Además, se realizaron otras sesiones de observación 3-4 días a la semana, en dos situaciones distintas, no alimentación y alimentación. En las sesiones de no alimentación se obtuvo información sobre el transporte de las crías, así como del movimiento y las interacciones sociales de los individuos. Las sesiones de alimentación se realizaron para conocer la alimentación de los individuos. En este caso se empleó una estrategia de muestreo focal de 1 minuto de duración para todos los individuos de cada grupo, excepto de los juveniles. Cada individuo fue observado entre 2 y 8 minutos en cada sesión dependiendo del grupo y un total de entre 124 y 256 minutos en cada una de las situaciones. Se realizó un registro instantáneo (Altamnn, 1974; Martin y Bateson, 1986) cada 15 segundos del movimiento y las interacciones sociales sociopositivas (espulgamiento) y sonegativas (amenazas agresiones y persecuciones). También se realizó un registro instantáneo de la alimentación durante las sesiones de alimentación anotándose el alimento ingerido.

El registro instantáneo puede proporcionar una buena aproximación de la proporción de tiempo empleado en la realización de una pauta de conducta (Martin y Bateson, 1986). Se utilizó un intervalo de 15 segundos para el registro instantáneo de estas conductas ya que ha sido considerado adecuado para el tití de cabeza blanca al proporcionar una buena estimación del tiempo dedicado a ellas (Price, 1990, 1992d).

Registro de los pesos

Cada individuo fue pesado desde 4 semanas antes del nacimiento hasta el final del período de observación (semanas -4 a +9), incluyendo el día del nacimiento (día 0). Las semanas (-4, 0) constituye el período de antes del nacimiento.

Para ello, los tamarines fueron entrenados previamente a situarse por si mismos sobre una balanza de alta precisión (Sartorius Universal typ 46100). De esta forma se conseguía evitar posibles pérdidas de peso relacionadas con el estrés en caso de que hubieran tenido que ser capturados. Este tipo de registro es la primera vez que ha sido realizado en el estudio de los calitrícidos.

Los tífiles de cabeza blanca son animales muy susceptibles al estrés y a desarrollar colitis con mucha facilidad posiblemente relacionado con situaciones estresantes continuadas (Clapp y Tardif, 1986; Drossman, 1985), lo que afecta inmediatamente al peso de los individuos. Por esta razón, es de gran importancia conseguir pesar a los animales evitando el efecto que hubiera supuesto atraparlos con las implicaciones que ello tiene de estrés y por tanto de posibles pérdidas debidas a este factor. Gracias a un período previo de entrenamiento de aproximadamente 1 mes y medio o 2 meses por grupo, se consiguió que fueran los animales por si mismos los que accedieran

a la balanza. Se comenzó habituando a los animales a la presencia de la balanza en las instalaciones y posteriormente atrayéndoles sobre ella mediante alimentos muy preferidos por ellos como son los gusanos de la harina. En el período que duró el estudio, es decir desde la semana -4 a la +9, se utilizaron cantidades mínimas de estos alimentos para conseguir atraer a los tamarines a la balanza sin alterar los pesos de los tamarines. Los animales fueron pesados fuera de las sesiones de observación.



2.4. Análisis de datos

En todas las comparaciones se han empleado pruebas no paramétricas. Todas las pruebas utilizadas han sido de dos colas y se ha considerado un nivel de significación de $\alpha=0,05$.

Para explorar si existían diferencias entre períodos se utilizó el ANOVA por rangos de Friedman ($j=3$ o $j=4$). Cuando se encontraban diferencias se usó el test de Tukey para comparaciones múltiples (Pardo y San Martín, 1994; Zar, 1984) para determinar entre qué períodos se producían esas diferencias. La hipótesis nula era rechazada cuando $q_T > q_{0,05,j,\infty}$, donde $q_{0,05,j,\infty} = 3.314$ si $j=3$, y $q_{0,05,j,\infty} = 3.633$ si $j=4$. Este análisis se ha utilizado para comparar las variables de transporte, costos, alimentación y competición por el transporte entre períodos.

Además se ha empleado el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (r_s) cuando se analizaba la relación entre dos variables (Siegel, 1972). Esta prueba ha sido utilizada para analizar la relación entre peso y tiempo de transporte, pesos y alimentación, y tiempo de transporte e interacciones sociales.

También se han utilizado la prueba de rangos de Wilcoxon para muestras relacionadas y la U de Mann-Whitney para muestras independientes

(Siegel, 1972). La prueba de Wilcoxon se empleó para comparar las variables alimentación, movimiento y agresiones recibidas mientras los individuos transportaban y mientras no lo hacían. También se ha empleado para comparar variables de competición por el transporte dependiendo de la identidad del otro individuo implicado en la conducta por el transporte. La U de Mann-Whitney se ha utilizado para comparar variables de competición por el transporte entre distintas clases y agresiones recibidas también por distintas clases de individuos.

En las Figuras se ha optado por la representación de medias, en vez de medianas, dado que es más habitual la interpretación visual de esta medida.

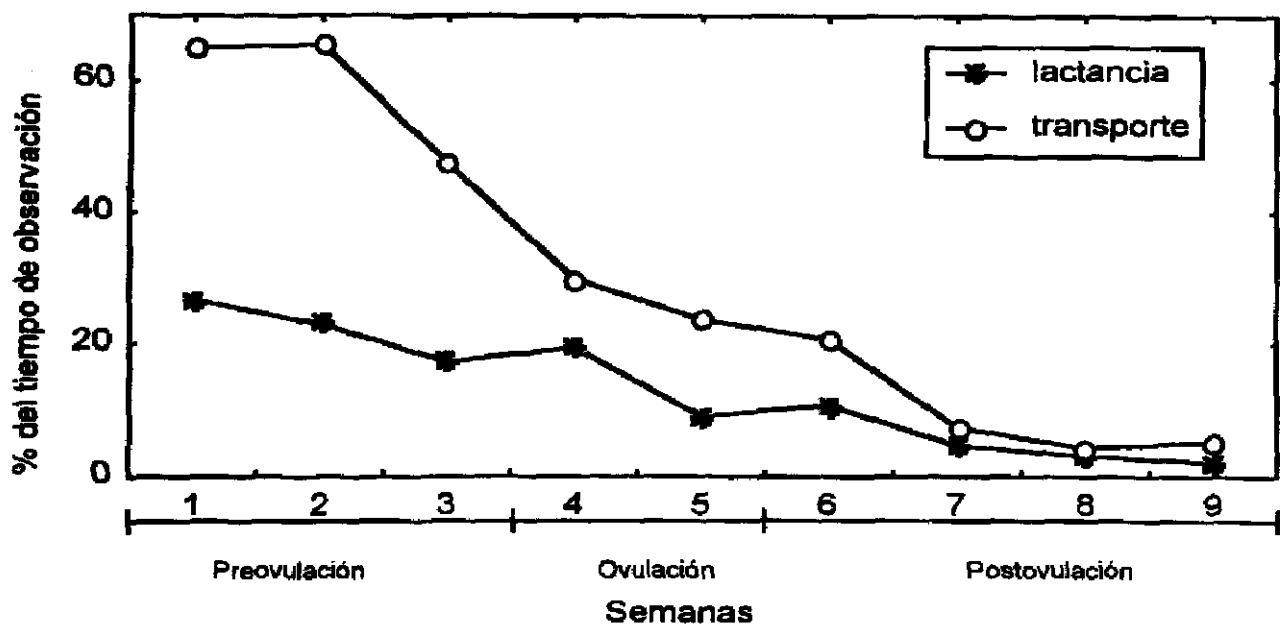
3. Resultados

3.1. Costos de la crianza

La Figura 1 muestra el tiempo que las madres dedican al transporte y al amamantamiento de las crías. Las madres no distribuyen su contribución al transporte de igual forma entre los tres períodos (ANOVA Friedman, $n=5$, $df=2$, $p<0,006$) transportando menos en el período postovulatorio que en el preovulatorio ($q_7=4,54$, $p<0,05$). Sin embargo, contrariamente a lo esperado, no se encuentran diferencias significativas entre el período preovulatorio y el ovulatorio.

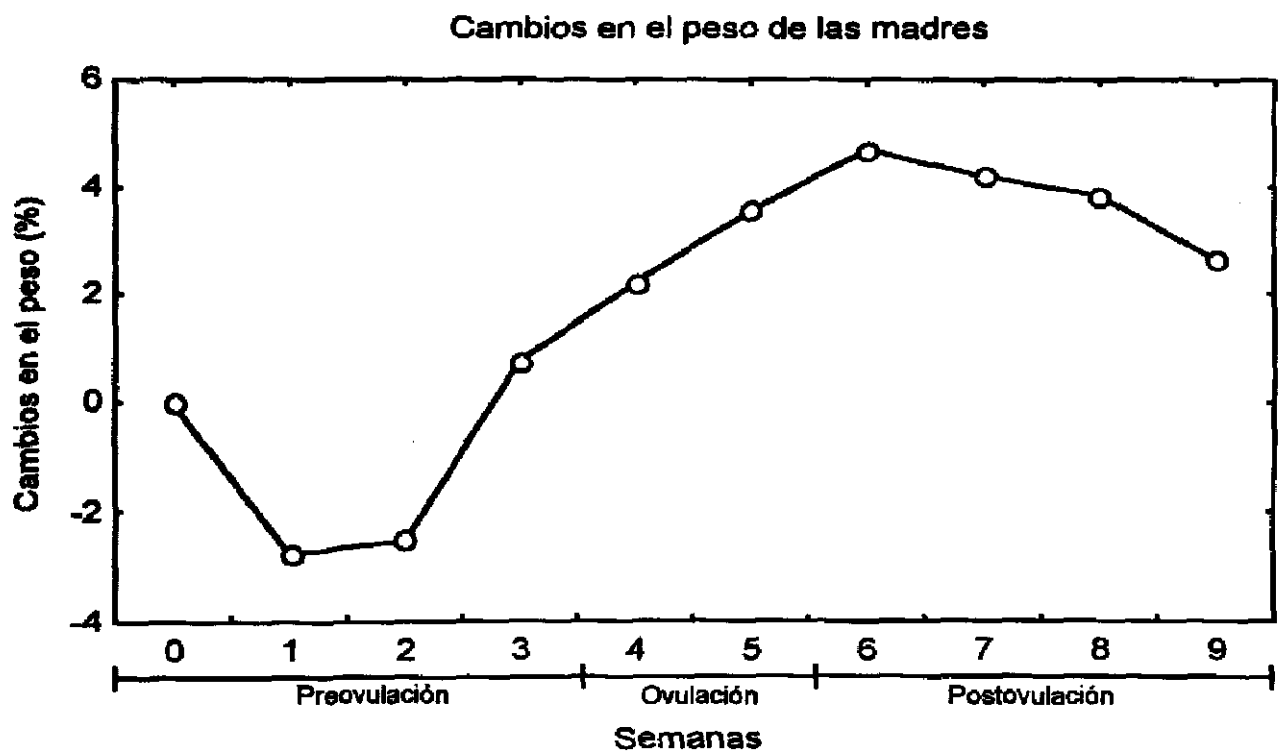
Figura 1

% del tiempo de observación que las crías son transportadas
y amamantadas por las madres



Tal y como se predijo los cambios en el tiempo de transporte de las madres se reflejaron en fluctuaciones en los pesos. Los pesos de las madres diferían entre distintos períodos (ANOVA Friedman, $n=5$, $df=2$, $p<0,022$). Las madres pesaban más en el período postovulatorio que en el preovulatorio ($q_T=3,63$, $p<0,05$). Los cambios en el peso de las madres aparecen en la Figura 2.

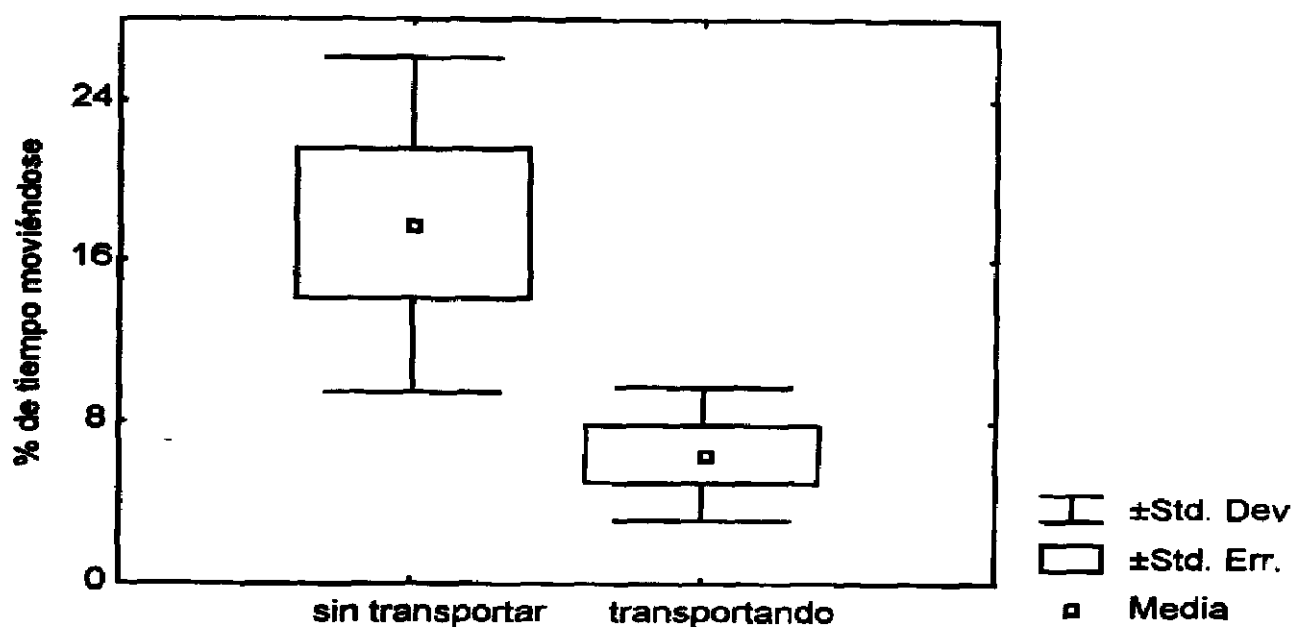
Figura 2



Las madres se mueven menos mientras transportan (Wilcoxon, $T=1,00$, $n=5$, $p=0,07$) de forma muy cercana a la significación (ver Figura 3).

Figura 3

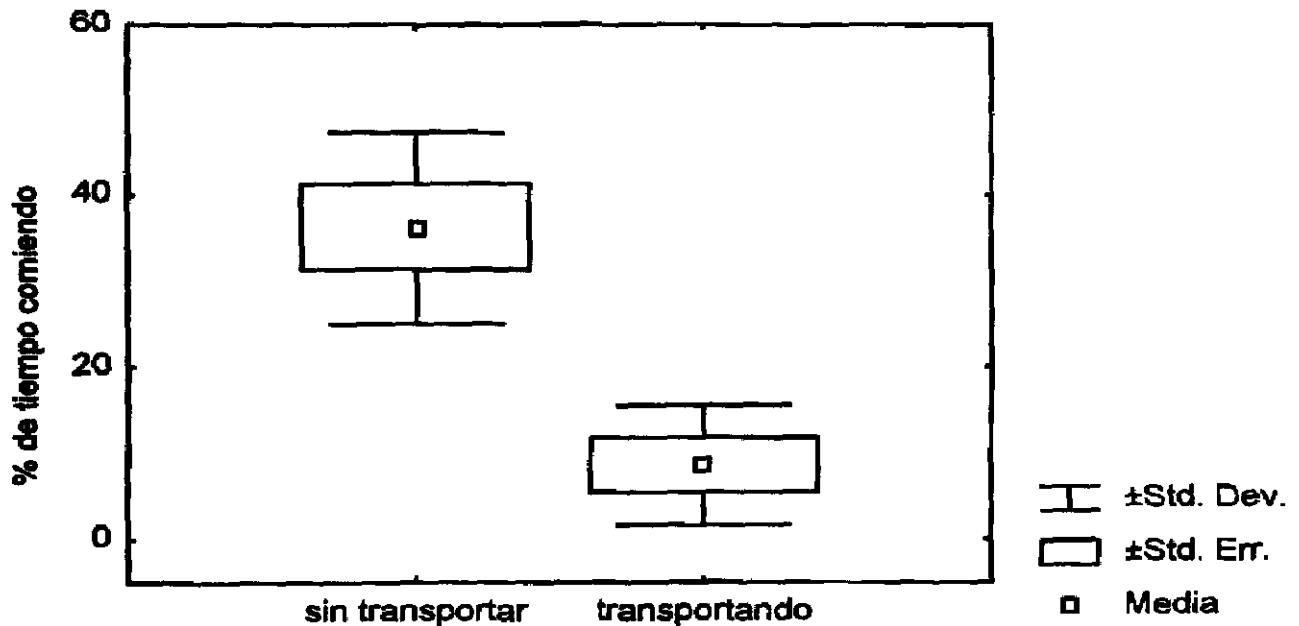
% de tiempo que pasan las madres moviéndose sin transportar y transportando



También las madres pasan, de forma significativa, menos tiempo comiendo mientras transportan que cuando no lo hacen (Wilcoxon, $T=0,00$, $n=5$, $p=0,043$; Figura 4) y también es menor la ingesta energética mientras están transportando que cuando no lo hacen (Wilcoxon, $T=0,00$, $n=5$, $p=0,043$).

Figura 4

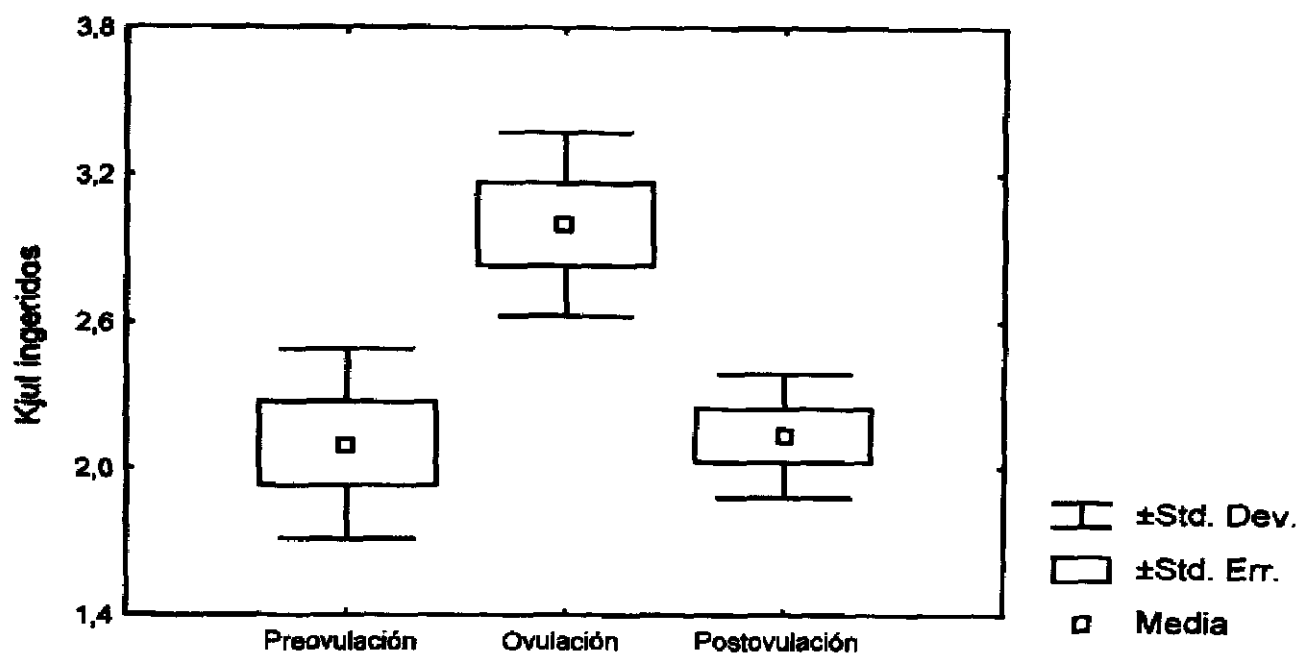
% de tiempo que pasan las madres comiendo cuando transportan y cuando no lo hacen en sesiones de alimentación



Las madres presentan diferencias en la ingesta energética entre períodos (ANOVA Friedman, $n=5$, $df=2$, $p<0,02$), aunque el análisis *pos hoc* no muestra entre qué períodos se producen las diferencias. Sin embargo, en la Figura 5 se observa que los valores medios mayores de ingesta energética se dan en el período ovulatorio.

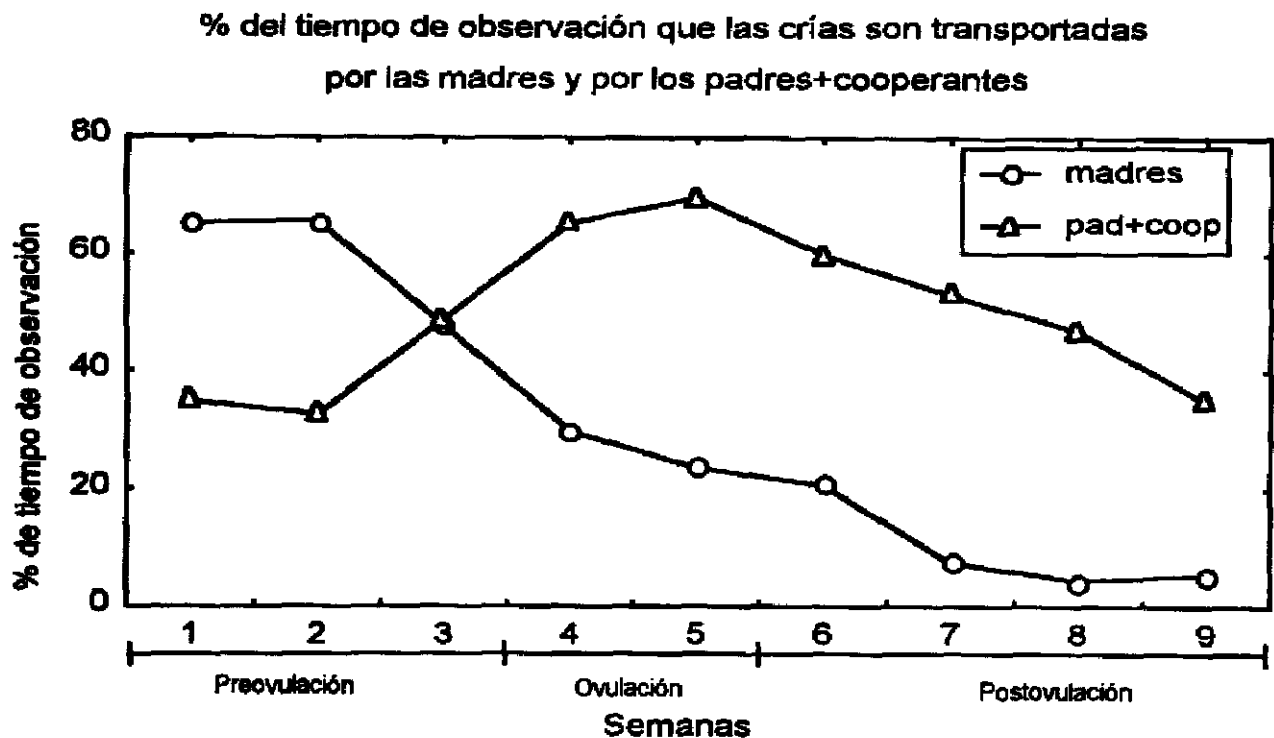
Figura 5

kjul ingeridos por las madres por minuto de observación en sesiones de alimentación durante los tres períodos



En las hipótesis se planteaba que la participación en el transporte del padre y de los cooperantes era una respuesta a la necesidad de ayuda de la madre. La Figura 6 muestra los cambios en la participación en el transporte de los padres conjuntamente con los cooperantes frente a los de las madres. Aunque no se producen diferencias significativas entre los períodos en el tiempo de transporte de padres+cooperantes, las diferencias están muy próximas a la significación (ANOVA Friedman, $n=5$, $df=2$, $p<0,074$).

Figura 6

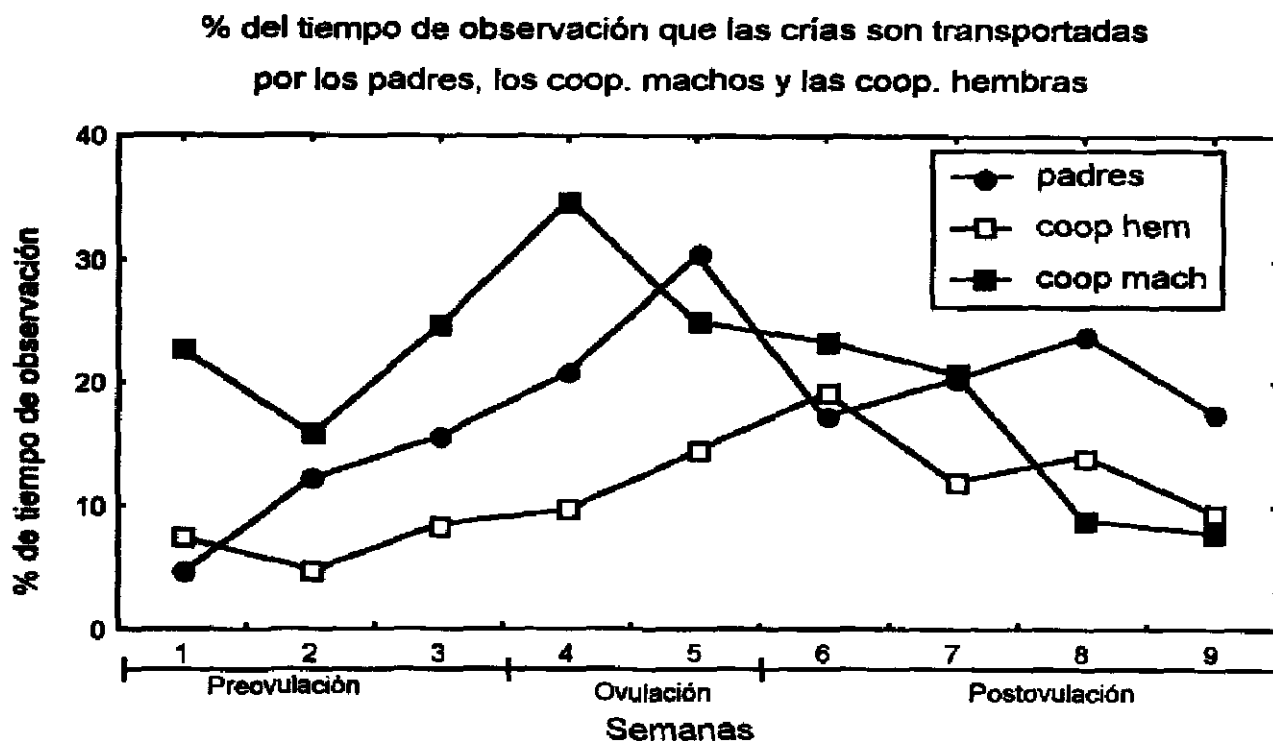


Se hipotetizaba que la participación en el transporte debería ser una actividad que se reflejara en el peso de los individuos implicados. El tiempo de transporte de los padres junto con los cooperantes correlaciona positivamente con las pérdidas de peso (Spearman, $r_s=0,58$, $n=26$, $p=0,0015$). En algunos individuos se llegaron a producir pérdidas de peso de hasta un 11,28% respecto al peso del día del nacimiento.

Debido a que los intereses de las distintas clases deben marcar diferencias en la inversión de cada una de ellas en el transporte, se ha

analizado por separado la participación de padres, cooperantes macho y cooperantes hembra en el transporte (Figura 7).

Figura 7

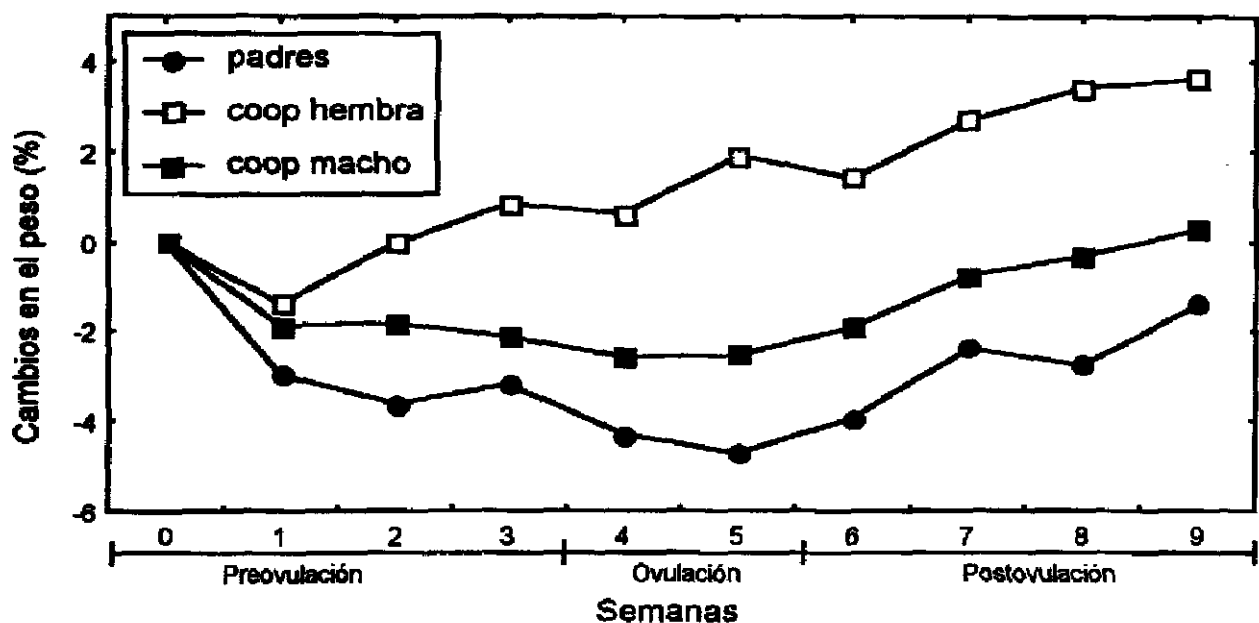


En el caso de la participación de los padres en el transporte de las crías se encontraron diferencias significativas entre los tres períodos (ANOVA Friedman, $n=5$, $df=2$, $p<0,04$). De forma significativa, las crías son transportadas por los padres más tiempo en el período ovulatorio que en el preovulatorio ($q_T=3,63$, $p<0,04$). No se encontraron diferencias significativas entre períodos en el caso de los cooperantes macho y tampoco en el de las hembras.

Los cambios acontecidos en los pesos de las tres clases aparecen en la Figura 8. Tal y como se esperaba se encontraron diferencias significativas en el peso de los padres entre periodos (ANOVA Friedman, $n=5$, $df=3$, $p<0,021$). Los padres pesan más de forma significativa antes del nacimiento que en el período ovulatorio de las madres ($q_T=4,21$ $p<0,05$).

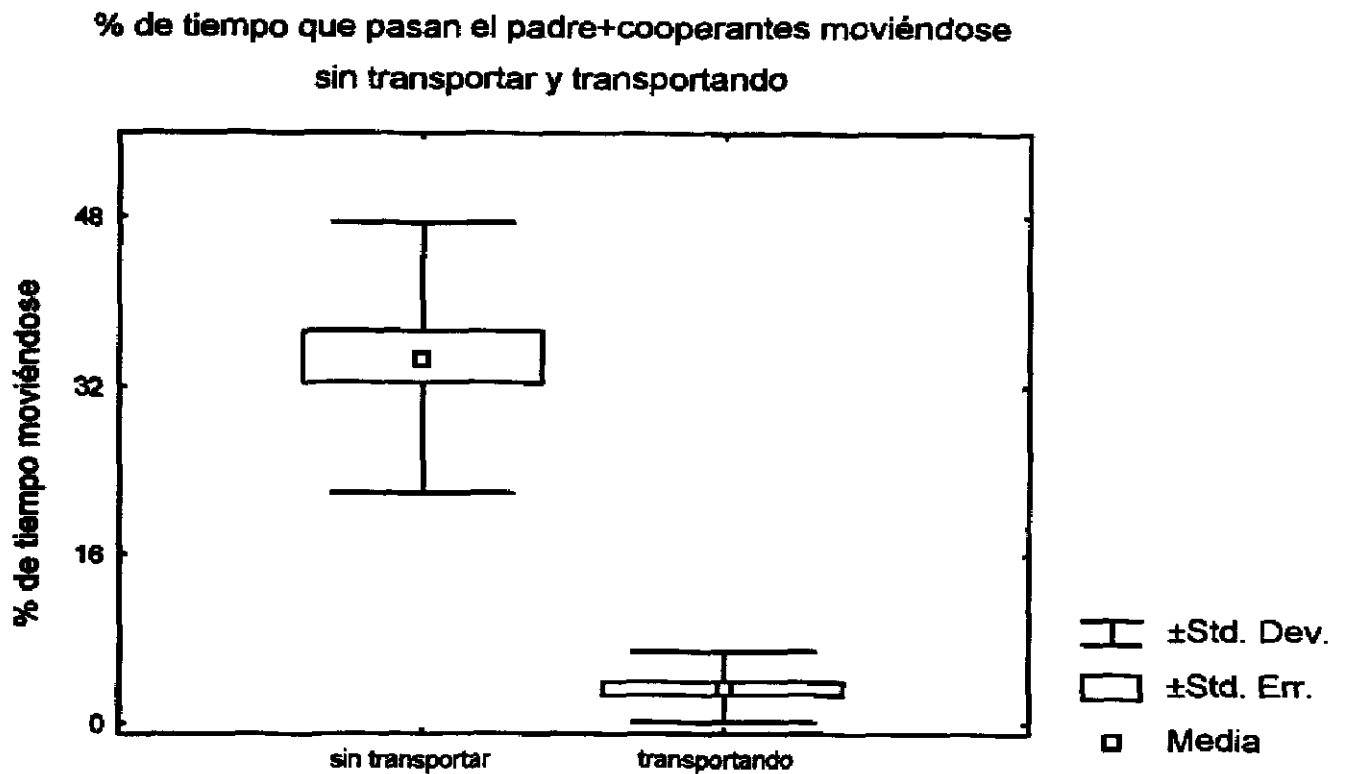
Figura 8

Cambios en el peso medio de los padres,
los cooperantes macho y las cooperantes hembras



Se había planteado que los individuos mientras participaban en el transporte se movían menos. Los resultados encontrados muestran que el padre y los cooperantes se mueven menos mientras transportan que cuando no lo hacen (Wilcoxon, $T=1,00$, $n=26$, $p=0,00009$) (Figura 9)

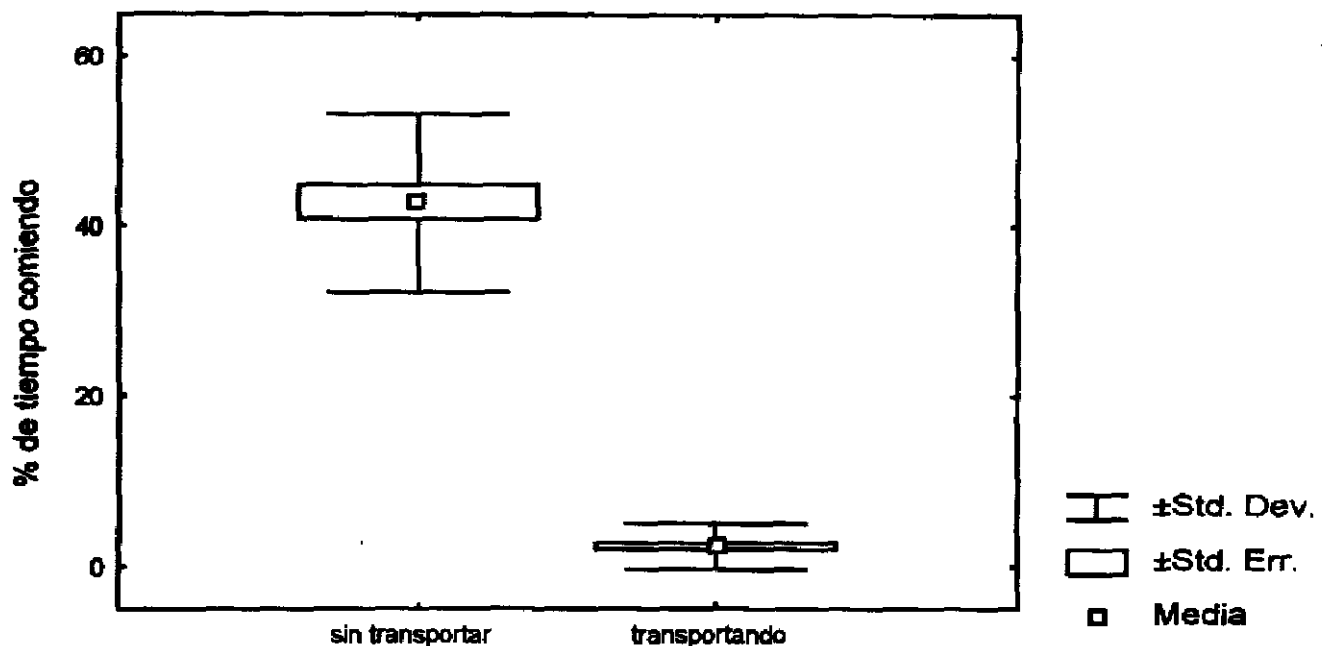
Figura 9



También se predecía que los individuos mientras transportan deberían reducir el tiempo de dedicado a la alimentación. En este estudio se ha encontrado que el padre y los cooperantes, mientras transportan, invierten menos tiempo en alimentarse que cuando no transportan (Wilcoxon, $T=0,00$, $n=26$, $p=0,000008$). (Ver Figura 10).

Figura 10

% de tiempo que los padres+cooperantes pasan comiendo cuando transportan y cuando no lo hacen en sesiones de alimentación



Pero no sólo es menor el tiempo que dedican a alimentarse mientras transportan, sino que la ingesta energética también es significativamente menor mientras están transportando que cuando no lo hacen (Wilcoxon, $T=0,00$, $n=26$, $p=0,000008$). Se planteaba que si los individuos deberían perder peso si mientras transportaban reducían la energética y se ha encontrado ingesta energética total de los padres y de los cooperantes correlaciona negativamente con las pérdidas de peso (Spearman, $r_s=-0,39$, $n=26$, $p=0,04$).

3.2. Beneficios de la crianza

3.2.1. El transporte de las crías como una estrategia de cortejo

Si el transporte de las crías es utilizado por el padre y por los cooperantes macho potencialmente reproductores como una estrategia de cortejo ante la hembra reproductora se predecía que estas clases competirían más por el transporte el período ovulatorio de las madres. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre períodos al comparar las tasas de resistencia a transferir a las crías ni en el caso de los padres, ni en los cooperantes macho. Tampoco producían diferencias significativas entre períodos en las tasas de solicitud ni en el caso de los padres ni en el de los cooperantes macho. Las tasas de solicitud de las crías de los padres y de los cooperantes macho en los tres períodos después del nacimiento se han representado en las Figuras 11 y 12 respectivamente.

Figura 11

Tasa de solicitud de las crías por parte de los padres

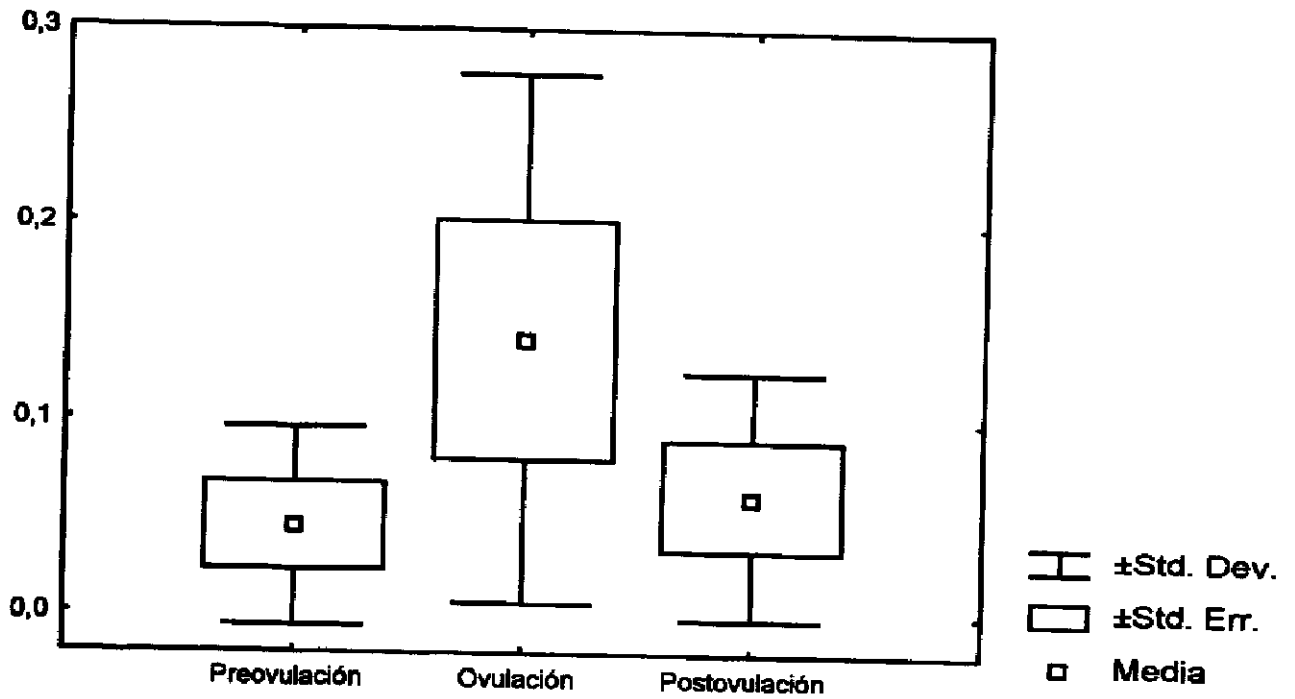
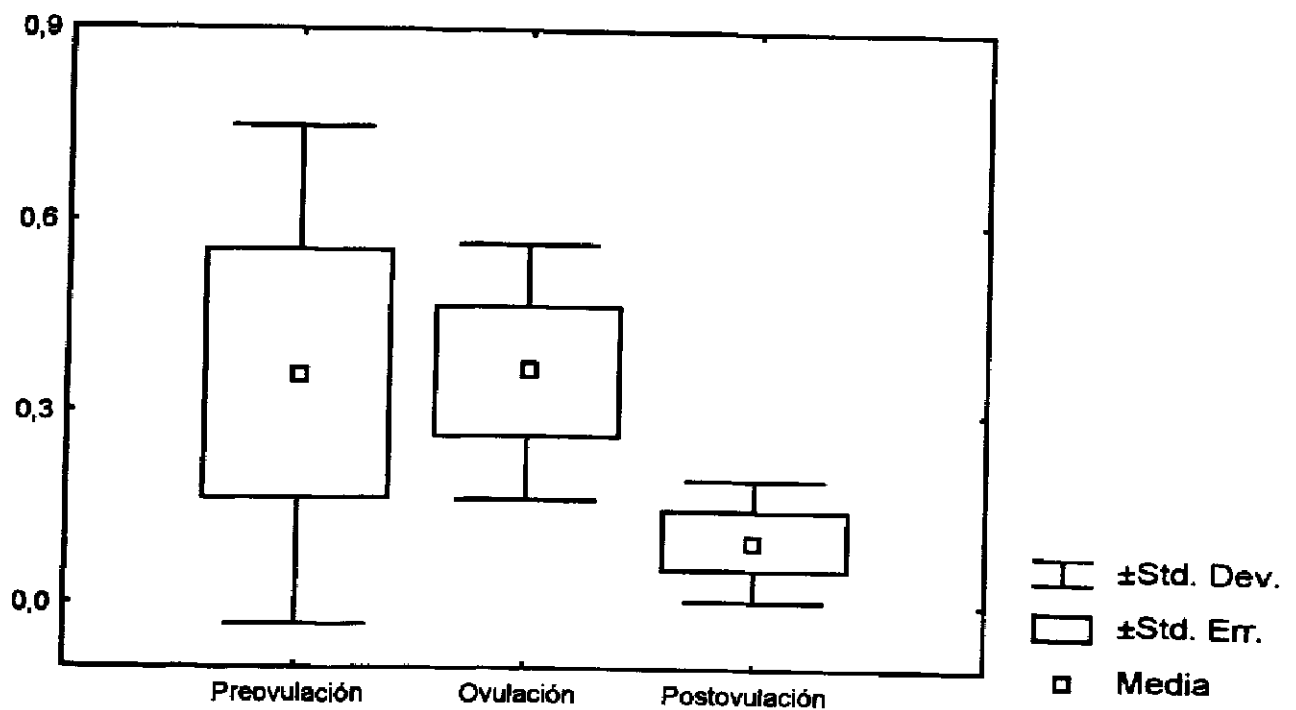


Figura 12

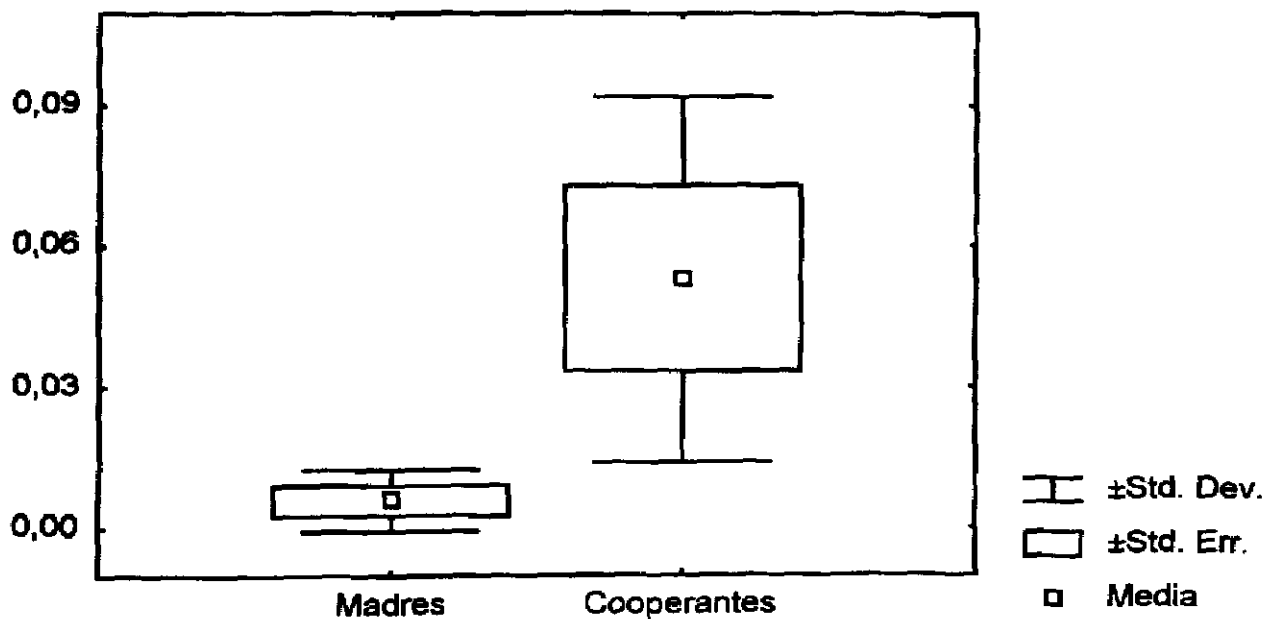
Tasa de solicitud de las crías por parte de los coop. macho



La ausencia de diferencias significativas en el número de solicitudes de las crías tanto por parte de los padres como por parte de los cooperantes macho entre los distintos períodos, llevó a plantear si existirían diferencias en la tasa de solicitud de las crías dependiendo de si éstas eran transportadas por la madre o por cualquier otro individuo. Efectivamente se encontró que las crías son más solicitadas por los padres cuando las transportan los cooperantes que cuando lo hacen las madres, con valores muy próximos a la significación (Wilcoxon, $T=0$, $n=4$, $p=0,067$; Figura 13).

Figura 13

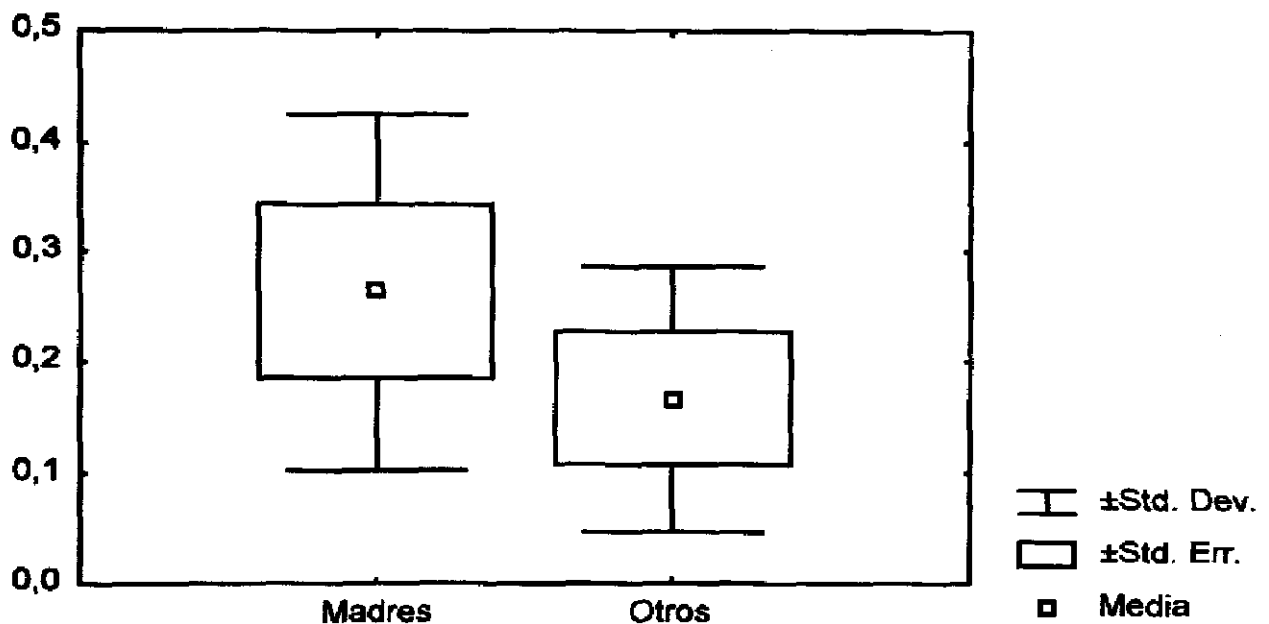
Tasa de solicitud de las crías por parte de los padres cuando éstas son transportadas por las madres o por los cooperantes



Por otro lado, las crías son más solicitadas por los cooperantes macho cuando son transportadas por la madre que cuando las transportan cualquier otra clase, también de forma muy cercana a la significación (Wilcoxon, $T=0$, $n=4$, $p=0,067$; Figura 14).

Figura 14

Tasa de solicitud de las crías por parte de los coop. macho cuando éstas son transportadas por las madres o por otra clase

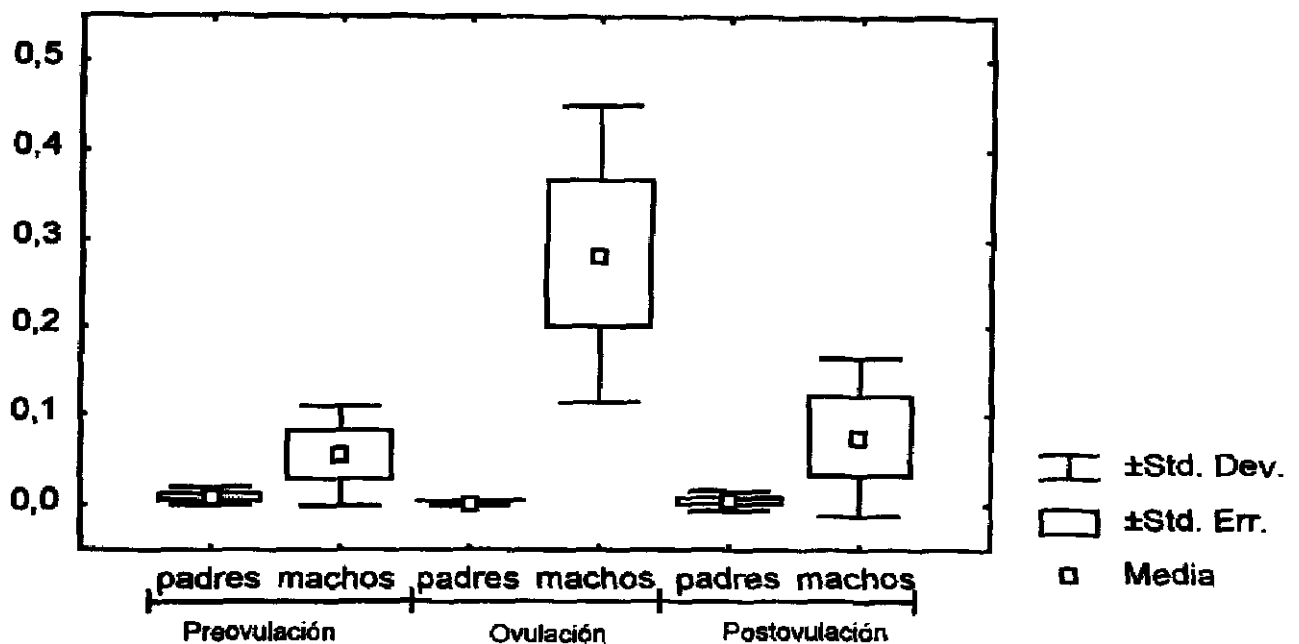


Se analizaron las solicitudes de las crías, cuando éstas eran transportadas por las madres, entre períodos. No se encontraron diferencias significativas entre períodos en las tasas de solicitud de las crías de los padres a las madres. Sin embargo, si se encontraron diferencias significativas entre períodos en las tasas de solicitud de las crías de los cooperantes macho a las madres (ANOVA Friedman, $n=4$, $df=2$, $p<0,04$), aunque el test de Tukey no

reveló la existencia de diferencias entre períodos concretos, los valores medios mayores se encuentran durante la ovulación. En la Figura 15 se han representado en la misma gráfica la tasa de solicitud de los padres y la de los cooperantes macho, de las crías a las madres, en los distintos períodos.

Figura 15

Tasa de solicitud de las crías por parte de los padres y de los cooperantes macho cuando son transportadas por las madres



3.2.2. La herencia del territorio

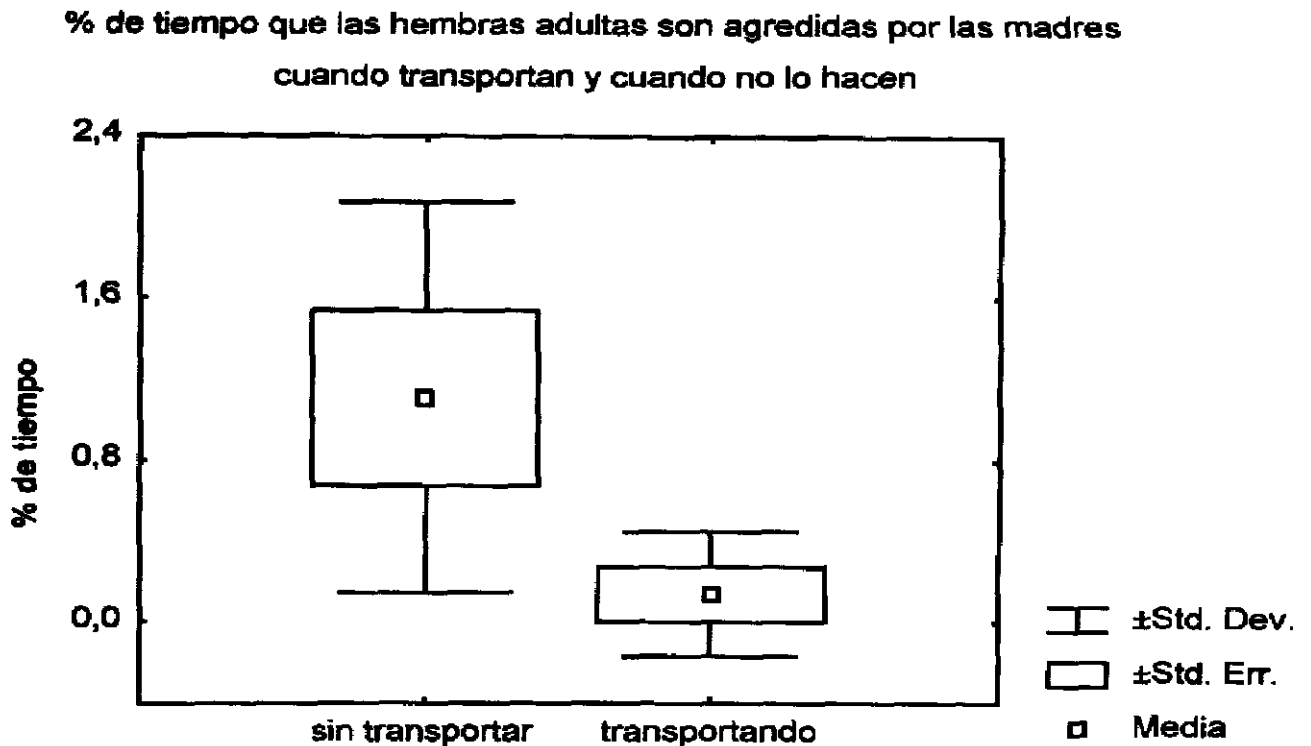
Si transportar es una forma de mejorar las relaciones sociales de los cooperantes con los reproductores de su mismo sexo, entonces debería encontrarse una asociación entre el tiempo de transporte y el tiempo que los

cooperantes adultos macho y hembra son espulgados y agredidos por el padre y la madre respectivamente. No se encontró una correlación significativa al analizar la relación entre tiempo que pasan transportando los cooperantes macho adultos y el tiempo que son espulgados por los padres. Tampoco correlaciona de forma significativa el tiempo que pasan transportando las cooperantes hembra adultas y el tiempo que son espulgadas por las madres.

Tampoco se ha encontrado una correlación significativa en el tiempo que los cooperantes macho adultos transportan a las crías y el tiempo que son agredidos por los padres. Sin embargo se encontró una correlación positiva muy cercana a la significación (Spearman, $r_s=+0,87$, $n=5$, $p=0,053$) entre el tiempo que las cooperantes hembra adultas transportan y el tiempo que son agredidas por las madres. Este resultado es contrario a lo esperado por lo que se decidió analizar el tiempo que las hembras adultas eran agredidas por las madres mientras transportaban y mientras no lo hacían. Ya que en otros primates se ha descrito que el transporte de las crías es utilizado para reducir las agresiones recibidas, se planteó la posibilidad de que este también fuera el caso de las cooperantes hembra de tití de cabeza blanca. Se encontró que cuando las cooperantes hembra adultas estaban transportando eran menos agredidas por las madres que cuando no lo hacían, con unos valores también muy próximos a la significación (Wilcoxon, $T=0,00$, $n=5$, $p=0,067$; Figura 16). Esto no ocurría en el caso de los cooperantes macho adultos, que

prácticamente no eran agredidas por los padres en ningún caso, ni sin crías ni transportando.

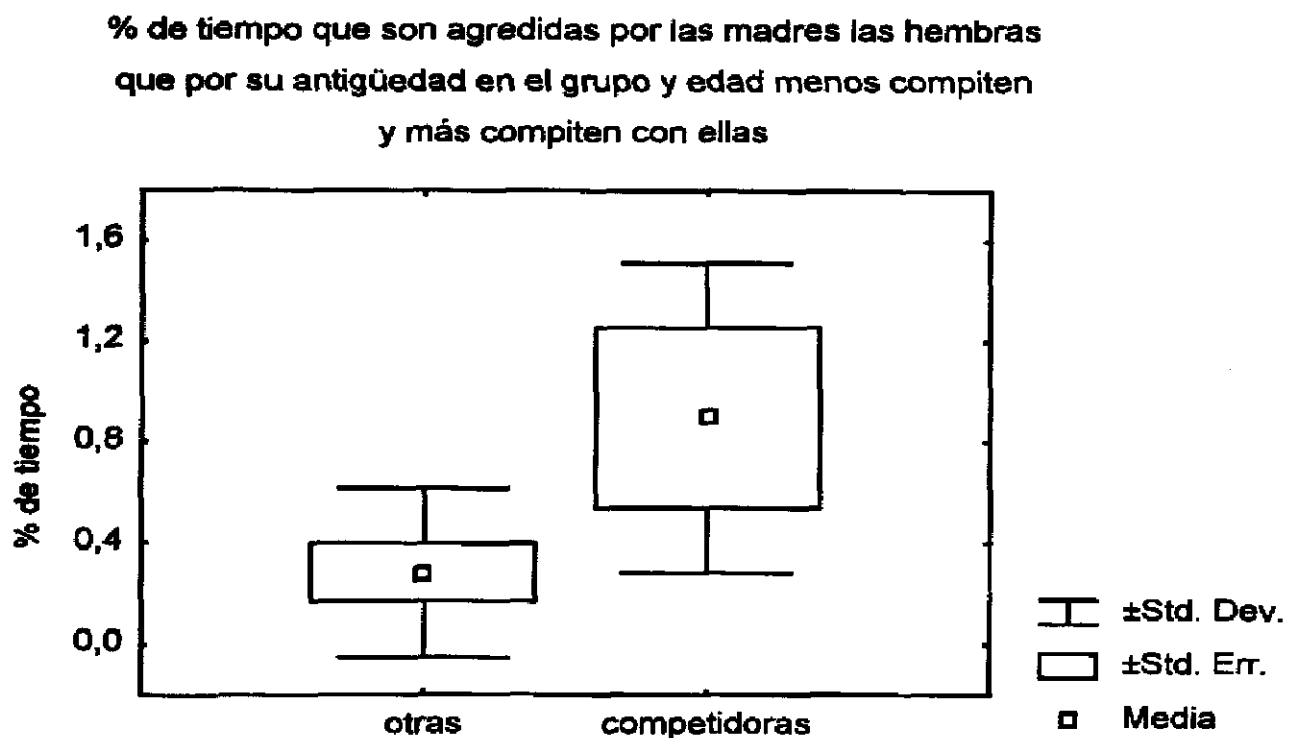
Figura 16



Las hembras más agredidas por la madre deberían ser aquéllas que mayor amenaza supusieran desde un punto de vista reproductor, es decir, las de mayor antigüedad en el grupo que por su edad fueran potencialmente reproductoras (grupos A,B y D). La hembra subadulta del grupo D se ha incluido por ser la más antigua en el grupo y porque por su edad en esos momentos era próxima a los dos años en que alcanzan la madurez sexual. Las hembras subadultas del grupo B a pesar de ser las de mayor antigüedad, sin

embargo, fueron excluidas por ser demasiado jóvenes (13 meses). Este grupo de hembras eran agredidas más tiempo por las madres que el resto de las hembras aunque las diferencias no eran significativas (Mann-Whitney, $U=3,5$, $n_2=3$, $n_1=8$, $p=0,082$; Figura 17).

Figura 17



De estas tres hembras que constituían la clase de mayor antigüedad en su grupo y que a su vez eran, por su edad, potencialmente reproductoras, una fue expulsada de su grupo a los 3 meses y medio y otra a los 5 meses después del nacimiento de las crías. En ambos casos fueron expulsadas por las agresiones recibidas de las madres. Las hembras expulsadas fueron las que más habían transportado dentro de este grupo de hembras.

3.2.3. La adquisición de experiencia

Finalmente se predecía que si la posesión de experiencia era importante en el manejo de las crías se debería producir un conflicto de intereses entre las madres y los cooperantes inexpertos. Sin embargo no se encontraron diferencias significativas en la tasa de retención para transferir a las crías que las madres presentaban ante los cooperantes expertos e inexpertos.

Tampoco se han encontrado diferencias significativas en la tasa de solicitud de las crías por parte de los cooperantes expertos e inexpertos.

5. *Discusión*

Los calitricidos son pequeños primates muy activos con una alta tasa metabólica (BMR) (Kleiber, 1961) que están sometidos a una elevada demanda energética (Aiello, 1992). Por ello, las variaciones ambientales, físicas o sociales, pueden afectar fácilmente el peso de los individuos. Así, por ejemplo, durante las épocas de sequía en las que los alimentos son menos abundantes, se producen pérdidas medias en el peso de un 5% en los machos de *Saguinus fuscicollis*, y en algunos individuos de hasta un 10% (Goldizen y cols., 1988). Los nacimientos en los calitricidos se producen en el momento en que la abundancia de alimentos es máxima (*Saguinus oedipus*, Savage y cols., 1996b), hecho que se ha relacionado con la necesidad de un peso adecuado de los tamarines para afrontar con éxito los costos del transporte y por tanto la reproducción (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen y cols., 1988). En un estudio en libertad con *Leontopithecus rosalia*, Dietz, Baker y Miglioretti (1994), encontraban que, a pesar de que la crianza se producía en la época de máxima abundancia de los alimentos, los individuos que participaban en el transporte de las crías y que habían visto menguado su peso en la época de sequía unos meses inmediatamente antes del nacimiento, no conseguían recuperar su peso. Esta información indica que el transporte de las crías es una actividad costosa, que impide en el medio natural, que los tamarines ganen peso a pesar de la abundancia de alimentos.

Los costos del transporte de las crías de los calitricidos se han asumido en la literatura como muy importantes y han sido relacionados con el elevado peso de las crías (Goldizen, 1987a; Kirkwood y Underwood, 1984; Kleiman, 1977; Leutenegger, 1980), pero también con la reducción del forrajeo y de la alimentación que se produce mientras transportan (*Callithrix jacchus*, Digby y Barreto, 1996; *Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1987a; Terborgh y Goldizen, 1985; *Saguinus oedipus*: Price, 1991, 1992b; Tardif, 1994; Tardif, Carson y Gangaware, 1992). Sin embargo, aunque se han realizado estimaciones indirectas del gasto energético que puede suponer el transporte (Tardif, 1994, 1997) nunca hasta ahora se habían medido los costos en base a las consecuencias físicas que tiene sobre los individuos.

Los resultados encontrados en este estudio son los primeros en demostrar que el transporte es una actividad costosa en términos energéticos y que tienen unas consecuencias físicas sobre los individuos en forma de pérdidas de peso. Esta es una medida cuantificable a corto plazo y vinculada con la posibilidad de supervivencia de los individuos, por lo que es una variable apropiada para la medición de costos de los organismos (Krebs y Davies, 1987).

Así, en el caso de los padres se han encontrado pérdidas de hasta el 9,1% del peso que tenían el día en que se produjo el nacimiento y de hasta un 11,3% en el caso de los cooperantes subadultos macho. Las pérdidas de peso

de los padres y de los cooperantes correlacionan positivamente con el tiempo que pasan transportando a las crías y se producen a pesar de que mientras transportan reducen el movimiento. La reducción del tiempo moviéndose que se produce en los tamarines mientras están transportando ha sido interpretada como una forma de reducir el gasto energético extra que supone el transporte (*Callithrix jacchus*, Digby y Barreto, 1996; *Saguinus oedipus*: Price, 1992a; Tardif y Harrison, 1990).

Los resultados también confirman que los tamarines reducen la ingesta alimenticia mientras transportan. Los tamarines cuando están transportando no sólo reducen el tiempo que dedican a alimentarse sino también la ingesta energética. Pero además se encuentra una correlación negativa entre la ingesta energética total de los individuos y la pérdida de peso que se produce en ellos. Esto indica que la reducción en la alimentación como consecuencia de la participación en el transporte está relacionada con las pérdidas de peso que se producen en los individuos. Es probable que las pérdidas de peso encontradas en este estudio se deban más a la reducción en la ingesta energética que al hecho de tenerse que desplazar con las crías, ya que al ser un estudio en cautividad no se ven obligados a tener que realizar grandes desplazamientos para conseguir alimentos.

Tardif (1994) planteaba que los costos del transporte estarían más relacionados con la reducción de la ingesta energética que con el gasto

producido al transportar el elevado peso de los infantes. Encontraba que la inversión de madres de distintas especies de calitricidos en el transporte de las crías, no parecía depender del peso relativo que supusieran las crías. Es decir, las madres de especies cuyo peso relativo de las crías era mayor, sin embargo no invertían menos tiempo en el transporte que aquéllas con crías con pesos relativos más bajos. Los resultados encontrados en el presente estudio muestran que efectivamente la reducción en la ingesta energética es un factor determinante de los costos del transporte. No obstante estos resultados no descartan la importancia que puede tener el hecho de transportar un elevado peso. Además, las demandas energéticas del transporte de las crías son especialmente elevadas en especies no sedentarias (*Papio cynocephalus*, Altmann y Samuels, 1992) como en el caso de los calitricidos. Los principales recursos de los tamarines, frutas e insectos, se encuentran dispersos en amplias áreas (Tardif, Harrison y Simek, 1993) y diariamente estos primates recorren distancias de entre 1 y 2 km (Garber, 1988; Neyman, 1978; Pook y Pook, 1982). Por lo tanto, en libertad, la suma de ambos efectos, el elevado peso de las crías y la reducción de la ingesta energética, deben tener consecuencias mucho más dramáticas sobre las pérdidas de peso.

Se ha asumido en la literatura que el sistema de crianza cooperativa de los calitricidos es una respuesta a los altos costos energéticos a los que las madres de estas familias tienen que hacer frente en su reproducción

(Goldizen, 1987a, 1987b; Hershkovitz, 1977; Kleiman, 1977; Leutenegger, 1980; Sussman y Garber, 1987; Tardif, 1994; *Saguinus fuscicollis*, Terborgh y Goldizen, 1985; *Saguinus mystax*, Garber, Moya y Malaga, 1984; *Saguinus oedipus*: Price, 1992b; Savage y cols., 1996a; Tardif, Carson y Gangaware, 1992). Los resultados de este estudio indican que las madres reducen costos cuando las crías son todavía totalmente dependientes, de forma simultánea a la asunción de costos por parte del padre y de los cooperantes.

Así, las madres reducen progresivamente el tiempo que dedican tanto a la lactancia como al transporte, produciéndose esta reducción en los períodos en los que las crías todavía son totalmente dependientes, tanto nutricional como locomotoramente, es decir, durante el primer mes (Kirkwood y Stathatos, 1992). La lactancia es la mayor fuente de estrés energético relacionada con la crianza en las hembras de los mamíferos (Gittleman y Thompson, 1988) y el gasto debido a esta actividad aumenta a medida que lo hace el tamaño de las crías hasta que alcanzan la independencia nutricional (Martin, 1984; Oftedal, 1984). Hasta que no se produce el comienzo de la independencia nutricional de las crías, la leche es el único recurso alimenticio de éstas y las madres no pueden reducir costos limitando esta actividad. Por tanto, en las hembras del tití de cabeza blanca, las madres no pueden reducir los costos consecuencia de la lactancia antes del primer mes de edad de las crías, en el que la leche materna es su única fuente alimenticia (Kirkwood y Stathatos, 1992). Sin embargo, encontrábamos que de forma progresiva durante el primer mes, la

madre reduce el tiempo que dedica a dar de mamar a sus crías. Esta reducción en el tiempo de lactancia debe ser el resultado del aumento de la eficiencia de las crías al mamar, a medida que crecen. Es decir, de forma progresiva las crías deben ir aumentando la cantidad de leche que succionan mientras maman.

La madre también tiene que afrontar el transporte de las crías y los costos derivados, pero en esta actividad si puede ser sustituida por otros individuos. Encontrábamos que, también de forma progresiva, la madre reduce el tiempo de transporte durante el período de dependencia de las crías, y especialmente durante el período en que puede quedar de nuevo preñada. Mientras la madre reduce su participación en el transporte, el padre y los cooperantes la aumentan, presentando éstos una participación máxima en el período ovulatorio de la madre. Se puede observar como la curva de los padres junto con los cooperantes se comporta, durante el primer mes en el que las crías son todavía totalmente dependientes, como si fuera la imagen en un espejo de la curva de las madres. La madre se beneficia de esta ayuda reduciendo costos principalmente en el período ovulatorio. Tras una pérdida inicial en su peso durante las dos primeras semanas de aproximadamente el 3% (22 gr.), en un momento en que su participación en el transporte es máxima, se produce un aumento del 8% (57 gr.) que tiene lugar en la semana sexta, en un período en el que las madres reducen el tiempo de transporte a pesar de que las crías necesitan ser transportadas todavía prácticamente todo

el tiempo. De esta forma, las madres comienzan a ganar peso antes de que las crías se independicen, mientras que en otros primates las hembras lactantes pierden peso y no lo recuperan hasta que las crías comienzan a independizarse, momento en el cual reaparece el ciclo ovulatorio (*Papio anubis*, Bercovitch, 1987). Así, las hembras reproductoras de los calitrícidos recuperarían un estado nutricional que les permitiría invertir en una nueva gestación cuando todavía la inversión en la crianza debe ser muy importante.

El incremento de peso que se produce en la madre en el período ovulatorio debe estar, al menos en parte, determinado por el aumento que, como muestra este estudio, se produce en la ingesta energética durante la ovulación postparto. Durante la lactancia las madres de los calitrícidos llegan a duplicar su alimentación (Goldizen, 1987; Hershkovitz, 1977; *Saguinus oedipus*: Kirkwood y Underwood, 1984; Kirkwood y Stathatos, 1992; Price, 1992d) y concretamente en el período comprendido entre las semanas 3 y 6 (Kirkwood y Underwood, 1984).

Cuando comienza la independencia después de la quinta semana, el transporte por parte de las madres se limita a cortos períodos en los que da de mamar a las crías. El peso en este período postovulatorio es mayor que en el preovulatorio y parece haber una tendencia hacia la estabilización. Es posible que el retraso que se produce en el crecimiento de los embriones en las primeras fases de su desarrollo (Martin, 1992) o quizás un lento desarrollo en

las etapas iniciales (Hartwig, 1996), le permita a la madre posponer las demandas del crecimiento del feto y continuar con la lactancia (Tardif, 1994; Ziegler y cols., 1990). Esta podría ser una razón por la que el peso de las madres presenta una tendencia hacia la estabilización en las fases posteriores inmediatamente después del nacimiento.

Un estado nutricional adecuado también parece ser importante para el desarrollo de los embriones, ya que ante la escasez de alimentos, se ha visto que se producen gran cantidad de abortos (Savage y cols., 1996b). Así, en cautividad en donde los costos del transporte son menores y la madre debe recuperar más fácilmente un estado nutricional adecuado, es viable más frecuentemente el desarrollo del embrión. Esto debe ser más difícil en libertad donde los costos de la crianza son mayores y la abundancia de los alimentos está sujeta a la climatología.

Por otro lado, se planteaba que si la ayuda que recibe la madre era una respuesta a los altos costos a los que tiene que enfrentarse, entonces deberíamos encontrar que fuera máxima en el período ovulatorio en el que ella debería afrontar máximos costos. Al analizar la participación en el transporte entre los distintos períodos de las distintas clases se encontró que los padres participaban más en el transporte durante el período ovulatorio, momento en el que la madre puede quedar de nuevo preñada. En el caso de los cooperantes macho potencialmente reproductores no se encontró diferencias significativas,

sin embargo el máximo de participación de esta clase se producía en la quinta semana, es decir, también dentro del período ovulatorio de la madre. Finalmente, las cooperantes hembra presentaron siempre los valores de participación más bajos que alcanzaron un valor máximo cuando ya había comenzado la independencia de las crías. Como consecuencia de la participación en el transporte, se produjeron pérdidas medias en el peso en relación al que tenían el día del nacimiento de un 5% para los padres (31 gr.) y de un 3% (18 gr.) para los cooperantes macho, que en ambos casos alcanzaron valores máximos en ambas clases en el momento en que la hembra puede quedar de nuevo preñada. Los cooperantes macho presentaron pesos más bajos, durante todo el período de estudio, de los que tenían el día en que se produjo el nacimiento y al final de las nueve semanas los cooperantes macho pesaban lo mismo que pesaban el día en que las crías nacieron. Sin embargo, las cooperantes hembra aumentaron de peso progresivamente durante todo el estudio. El aumento de peso que se produce en las cooperantes hembra se justifica porque las subadultas todavía presentan cierto crecimiento (Kirkwood, 1983). Entre los cooperantes macho también hay subadultos que todavía deberían crecer y que sin embargo no lo hicieron. Estos resultados apoyan la importancia de la participación de los machos en el transporte, y especialmente la de los padres, principalmente en el período ovulatorio de la madre.

En otros estudios se encuentra que la presencia de machos en los grupos de los calitrícidos es importante en la supervivencia de las crías (Sussman y Garber, 1987; *Callithrix jacchus*, Koenig, 1995). La ayuda de los machos también ha sido relacionada con la reducción de los intervalos entre nacimientos consecutivos (*Cebuella pymaea*, Soini, 1982). Los resultados encontrados en este estudio parecen apoyar la importancia de la participación de los machos, especialmente durante la ovulación de las madres, lo que indirectamente podría sugerir un efecto similar a la reducción de los intervalos entre nacimiento consecutivos, en definitiva un aumento del éxito reproductor.

El cuidado de las crías por parte de los machos sólo cabe esperarlo cuando los beneficios superen a los costos (Woodroffe y Vicent, 1994). A corto plazo, se ha propuesto que el padre y por los machos potencialmente reproductores podrían utilizar el transporte de las crías como una estrategia de cortejo ante la hembra reproductora (Rylands, 1982 cit. en Tardif, 1994; *Saguinus oedipus*: Price 1990, 1992c, 1992d). Price (1990) encontraba que la participación del padre aumentaba progresivamente durante el período ovulatorio de la hembra reproductora, lo que le permitía hacer esta interpretación. Tardif (1997) por otra parte planteaba que este aumento progresivo de la participación del padre en el transporte, durante el período en que se produce la ovulación de la madre, podría deberse a algún efecto que fuera consecuencia del estado de maduración de las crías y no del estado reproductor de las madres. Sin embargo, los resultados encontrados en el

presente estudio, muestran que la participación de los cooperantes macho potencialmente reproductores y especialmente la de los padres, es mayor durante la ovulación de la madre, mientras que no lo es en el caso de las cooperantes hembras. Si las diferencias en la contribución al transporte entre períodos sólo respondieran al estado de maduración de las crías entonces no cabría esperar que la contribución longitudinal en el transporte del padre y las distintas clases de cooperantes fuera distinta durante el período de dependencia de las crías.

En relación con la posible utilización del transporte por parte del padre y de los cooperantes macho como una estrategia de cortejo ante la hembra reproductora, se predijo que el padre y los cooperantes macho deberían competir más por el transporte durante el período ovulatorio de la madre que en los otros períodos. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la tasa con la que las crías eran retenidas por los padres entre los distintos períodos y tampoco en la tasa de solicitudes que reciben las crías de ellos. Tampoco se encontraban diferencias significativas al analizar estas variables en el caso de los cooperantes macho. Estos resultados llevaron a plantear si se producirían diferencias en las solicitudes que las crías reciben en función de si son transportadas por la madre o por cualquier otro individuo, ya que en las interacciones con ella sería esperable que la competición se hiciera más patente. Los resultados mostraron que las crías son más solicitadas por los padres cuando son transportadas por los cooperantes que

cuando lo hacen las madres mientras que son más solicitadas por los cooperantes macho cuando las transportaba la madre que cuando lo hacía cualquier otro individuo. Estos resultados parecen indicar estrategias distintas entre los padres y los machos potencialmente reproductores. Mientras que los cooperantes macho potencialmente reproductores solicitan a las madres el transporte de las crías, los padres lo solicitan a los cooperantes. Esto se ve apoyado al analizar las tasas de solicitud de las crías entre períodos por parte de los padres y por parte de los cooperantes macho siendo el individuo que transporta la madre. Se encontraba que existían diferencias significativas entre períodos en el caso de los cooperantes macho que presentaban valores medios mayores durante el período ovulatorio, sin embargo no existían diferencias en el caso de los padres que presentaron una tasa de solicitud a la madre prácticamente nula en los tres períodos.

Esto indicaría que los padres y los cooperantes macho potencialmente reproductores utilizarían distintas estrategias reproductivas. Mientras que estos últimos estarían interesados en transportar en el período ovulatorio solicitándole las crías a la madre cuando ésta puede quedar de nuevo preñada, los padres podrían tener otros intereses.

Una posible explicación podría ser que los padres estarían además especialmente interesados en la supervivencia de esas crías ya que son su descendencia. Cuando se produce la ovulación las crías son todavía

totalmente dependientes de la leche materna, ya que el comienzo de la independencia nutricional no se produce hasta después del primer mes de edad (Kirkwood y Stathatos, 1992; Yamamoto, 1993), y en este período todavía necesitan que la madre las transporte el tiempo suficiente como para obtener una cantidad mínima de leche (Price, 1991). La estrategia de cortejo de los cooperantes macho por el transporte en el período ovulatorio, podría llegar a amenazar la supervivencia de las crías si éstas no pasan un mínimo de tiempo con la madre y son apartadas de ella antes de que hayan mamado lo suficiente. El que los padres soliciten las crías más a los cooperantes que a las madres, podría reflejar que los padres estuvieran ejerciendo un papel regulador del transporte, como ha sido propuesto en otros tamarines (*Saguinus labiatus*, Pryce, 1988). En casos extremos este fenómeno en el que el transporte de la cría se convierte en un recurso por el que competir, puede llevar a la muerte de las crías ("*aunting to death*") y ha sido descrito en otras especies de primates (Hrdy, 1976; Quatt, 1979).

De hecho, era frecuente observar como los padres actuaban de "puente" en las transferencias de las crías, solicitándoselas a los cooperantes y cediéndoselas de inmediato a la madre. En muchas ocasiones la participación de los padres en el transporte era prácticamente nula y se limitaba a una rápida intervención en la que solicitaban las crías a los cooperantes y rápidamente ante la solicitud de las madres les eran transferidas a éstas.

Estas diferencias entre los padres y los cooperantes macho no apoyarían una misma estrategia reproductora para la justificación de la participación de ambas clases en el transporte. Los padres competirían con los cooperantes por el transporte y contribuirían más a él durante la ovulación, pero no competirían por el acceso a la hembra hasta arriesgar la supervivencia de las crías, que necesitan estar un mínimo de tiempo con la madre. Por el contrario, los cooperantes macho competirían por el transporte en su propio beneficio, aun a riesgo de poner en peligro la supervivencia de las crías. Así, el transporte de las crías podría servir en el caso de los cooperantes macho como una estrategia de cortejo, pero para los padres esta explicación sería insuficiente. En los padres la participación en el transporte de las crías estaría además actuando como una estrategia de cuidado parental, cuya inversión estaría justificada al tener certeza de paternidad como se ha visto que ocurre en otros primates (ej. *Cercopithecus aethiops*, Brown, cit. en Woodroffe y Vicent, 1994). Tardif (1997) opinaba que este no debería ocurrir en los calitricidos ya que el largo período de gestación no daría lugar a establecer una conexión causal entre el apareamiento y el nacimiento. Sin embargo, los resultados de este estudio indican que el padre presenta una estrategia que debe favorecer la supervivencia de las crías, lo que apoyaría la existencia de mecanismos que dieran lugar a que los padres establecieran una relación entre el apareamiento y el nacimiento. La inversión parental del padre como una estrategia de cuidado parental, lo será en la medida que el macho tenga

certidumbre sobre su paternidad (Clutton-Brock, 1991) y en los grupos de calitricidos en cautividad, el padre tendrá siempre la seguridad de que son hijos suyos, ya que el es el único macho reproductor.

Se ha planteado también que el transporte podría utilizarse como pasaporte para la permanencia en el grupo y posterior herencia del territorio (Rylands, 1996; *Leontopithecus rosalia*, Baker, Dietz y Kleiman, 1993; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen y Terborgh, 1989), lo que debería tener un reflejo en las relaciones sociales que los cooperantes mantienen con los individuos reproductores de su mismo sexo. Por ello se predecía una relación entre la participación en el transporte y las interacciones sociales con los individuos reproductores. Los resultados encontrados en este estudio no indican que el tiempo que los cooperantes macho adultos son espulgados por los padres, ni el que las cooperantes hembra adultas lo son por las madres, están relacionados con la participación de estas clases en el transporte. Tampoco parece estar relacionado el tiempo que los cooperantes macho transportan con el tiempo que son agredidos por los padres. Sin embargo, contrariamente a lo esperado se encontró que las hembras adultas que eran más tiempo agredidas por las madres, también eran las que más participan en el transporte. Este resultado resultó sorprendente puesto que se esperaba una correlación negativa.

Ya que existen informaciones de que los cooperantes son frecuentemente espulsados de los grupos tanto en cautividad (Price y Mc Grew, 1991; Tardif 1997; Tardif, Carson y Gangaware, 1992) como en libertad (Savage y cols., 1996a) y especialmente las cooperantes hembra (Mc Grew y Mc Luckie, 1986; Price y Mc Grew, 1991), se planteó la posibilidad de que el transporte pudiera ser un mecanismo para evitar agresiones. La utilización de las crías por parte de individuos subordinados para conseguir inhibir las agresiones de dominantes ("*agonistic buffering*") (Deag, 1974; Deag y Crook, 1971), es un fenómeno que ha sido descrito entre machos de otra especies de primates (*Macaca fascicularis*, Waal, van Hoof y Netto, 1976; *Macaca sylvana*, Deag y Crook, 1971; *Papio anubis*, Ransom y Ransom, 1971; *Papio hamadryas*, Kummer, 1967).

Los resultados mostraron que las hembras adultas eran agredidas menos tiempo por las madres mientras transportaban que cuando no lo hacían. pero esto no ocurría en el caso de los machos que no eran agredidos por los padres aunque no transportasen. Estos resultados indican que mientras la participación en el transporte de los cooperantes macho adultos en el transporte no tiene relación con las interacciones sociales con los padres y no podemos deducir nada sobre la herencia del territorio, en el caso de las hembras adultas el tiempo de transporte si tiene relación con las interacciones que mantienen con las madres. Estas hembras parecen reducir los niveles de agresión de las madres hacia ellas mientras están transportando a las crías.

En ese caso las cooperantes hembras adultas podrían estar utilizando a las crías como una forma de amortiguar las agresiones.

Cuando el transporte de las crías es utilizado para inhibir las agresiones, no está claro que este tipo de cuidado beneficie a las crías (Strum, 1983). Aunque en algunos casos pueden proteger a las crías ante situaciones como por ejemplo la predación (*Papio sps.*, Busse y Hamilton, 1981; Packer, 1980), también puede aumentar el riesgo de que las crías resulten lesionadas en las agresiones (ej. *Macaca sylvanus*, Kuester y Paul, 1986). Sin embargo, en el caso del tití de cabeza blanca, en el que esta estrategia parece utilizarse en el caso concreto de las hembras adultas para amortiguar las agresiones recibidas de las madres, debería resultar especialmente efectiva ya que las madres son las principales interesadas en que las crías no resulten dañadas.

En libertad los cooperantes parecen tener grandes dificultades para afrontar la migración con éxito y establecerse como individuos reproductores en un nuevo grupo, por lo que ante esta situación pueden preferir permanecer en el grupo (Rylands, 1996; Tardif, 1997; *Leontopithecus rosalia*, Baker, Dietz y Kleiman, 1993; *Saguinus fuscicollis*: Goldizen, 1987a; Goldizen y Terborgh, 1989), a pesar de que resulten agredidos. La utilización del transporte por parte de las cooperantes hembras como una forma de amortiguar las agresiones recibidas se encontraría apoyada por el caso particular de las tres hembras potencialmente más competidoras de las madres por su antigüedad

en el grupo y por su edad. Éstas eran más agredidas que el resto y dos de ellas fueron expulsadas de su grupo entre los meses 3 y 5, cuando ya las crías eran independientes. Otros estudios con esta misma especie también señalan frecuentemente la expulsión de hembras a los 2-3 meses después del nacimiento de crías (Price y Mc Grew, 1991). El transporte podría servir por lo tanto, para evitar, al menos temporalmente, la expulsión y dilatar el tiempo de permanencia en el grupo.

En al menos otro estudio se ha encontrado que los individuos que más habían transportado resultaban expulsados (*Saguinus oedipus*, Tardif, Carson y Gangaware, 1992). Era el caso de aquellos gemelos en los que uno de ellos transportaba substancialmente más que el otro, siendo expulsados los que más habían participado, aunque en este caso también había cooperantes macho. Quizás un factor que afecta la medida en que la presencia de cooperantes macho y hembra resulta una amenaza para los reproductores, sea la proporción de sexos en el grupo.

Pero en el caso particular de las hembras, las agresiones que reciben las cooperantes de las madres podrían reflejar los niveles de competencia intrasexual que entre ellas existen. Aunque normalmente sólo la madre ovula en el grupo y las cooperantes hembra pospubescentes, mientras permanecen en su grupo natal, tienen el ciclo ovárico detenido (*Saguinus fuscicollis*, Epple y Katz, 1984; *Saguinus oedipus*: French, Abbott y Snowdon, 1984; Ziegler y

cols., 1987; para una revisión ver Peláez, Sánchez y Gil-Bürmann, 1996), la supresión no siempre es total. En cautividad la ausencia de la hembra reproductora y la presencia de un macho desconocido parecen ser factores determinantes para que esas hembras pospubescentes comiencen a ovular (*Saguinus oedipus*: French, 1997; Widowsky y cols., 1990; Widowsky y cols., 1992). En libertad, ya que la supresión parece estar mediada en gran parte por feromonas en la orina y marcajes de glándulas especializadas de la hembra dominante (French, Abbott y Snowdon, 1984; Heistermann y cols., 1989), los mecanismos de supresión no deben ser tan efectivos como en cautividad. De hecho, en libertad las hembras de tití de cabeza blanca mayores de 2 años ante la presencia de un nuevo macho que emigra al grupo, fácilmente escapan de la supresión de la ovulación, a pesar de la presencia de la hembra reproductora, y se convierten en hembras fértiles. Ello puede dar lugar a gestaciones múltiples dentro de un grupo. Por ello, la existencia en un grupo de hembras potencialmente reproductoras puede amenazar la hegemonía reproductora de la hembra dominante que se beneficiaría de la expulsión de las competidoras (Savage y cols. en prep, cit. en Savage y cols., 1996a). Dada la amenaza que parecen ser las cooperantes hembras potencialmente reproductoras para la madre, la madre podría estar especialmente interesada en expulsarlas del grupo para evitar la competición, lo que explicaría unos niveles altos de agresión.

Estos resultados plantean así una nueva hipótesis que requiere confirmación con estudios específicos. Así se requieren muestras de mayor tamaño, conocer el estado reproductor de las cooperantes hembra y el estado de sus relaciones sociales con las madres antes del nacimiento para poder confirmar si el transporte de las crías es utilizado efectivamente para amortiguar las agresiones.

Por último, en base a la asunción de que la adquisición de experiencia en el transporte de las crías fuera un posible beneficio que obtendrían los cooperantes de su participación en el transporte (*Leontopithecus rosalia*: Baker, 1991; Engel, 1985; *Saguinus labiatus*, Pryce, 1988; *Saguinus oedipus*: Price, 1991, 1992e; Tardif, Richter y Carson, 1984; Tardif, Carson y Gangaware, 1992), se había planteado que los cooperantes inexpertos, a pesar de tener una participación en el transporte muy reducida (Cleveland y Snowdon, 1984, Ingram, 1978, Price, 1992b, Tardif, Carson y Gangaware, 1992) deberían intentar participar en el transporte y por tanto competir por él. Pero, si tal como se plantea, la posesión de experiencia es importante para manejar con habilidad a las crías (Engel, 1985), se predecía que debería producirse un conflicto entre la madre y los cooperantes inexpertos, y que la madre retuviera más a las crías ante las solicitudes de los inexpertos que de los expertos. Otros estudios con el tití de cabeza blanca habían mostrado que se denegaba con frecuencia el acceso a las crías de los cooperantes inexpertos (Price, 1991; Tardif, Carson y Gangaware, 1992). Los resultados

encontrados en este estudio no indican que las madres sean más precavidas con las solicitudes de cooperantes inexpertos que con las solicitudes de expertos y por tanto no se puede confirmar esta hipótesis.

También se planteaba que si la experiencia era importante para posteriormente tener éxito en la propia reproducción, los cooperantes inexpertos deberían solicitar más a las crías que los cooperantes expertos. Pero los resultados tampoco muestran diferencias significativas en las solicitudes de transporte que reciben las crías procedentes de cooperantes expertos e inexpertos. Los resultados de este estudio tampoco indican que la adquisición de experiencia esté relacionada con el transporte de las crías. Dado el pequeño tamaño de las muestras no se pudo analizar el efecto del sexo en la importancia de la adquisición de experiencia.

Se ha propuesto que cuando los calitrícidos se reproducen, las diferencias en la habilidad que presentan los animales expertos e inexpertos podría ser simplemente el reflejo de la disminución de una respuesta neofóbica al haber estado expuestos anteriormente a la presencia de crías, y que este hecho sería de especial importancia en el caso de las hembras (Pryce, 1992). En ese caso, los beneficios se obtendrían simplemente con la exposición a los infantes y el aprendizaje se limitaría a la observación. Es posible, que como se propone la experiencia se adquiriera muy rápidamente (*Saguinus fuscicollis*, Goldizen y Terborgh, 1989), y que sea suficiente con la observación de otros

individuos transportando y no sea necesaria para adquirirla participar en el transporte (*Saguinus oedipus*, Tardif, Carson y Gangaware, 1992). Si es así, el beneficio no está ligado directamente al comportamiento de cuidado aloparental (Tardif, 1997) y ello excluiría la participación en el transporte como un medio de adquirir experiencia para poder afrontar posteriormente. Los resultados de este estudio, sin embargo, no permiten apoyar ninguna de estas hipótesis alternativas.

5. Conclusiones

- 1) En este trabajo se ha demostrado que el registro de los pesos es la mejor medida encontrada hasta el momento de los costos asociados al transporte ya que proporciona una medida física asociada a la supervivencia y reproducción de los individuos.
- 2) También se ha comprobado que las pérdidas de peso están relacionadas con la reducción en la ingesta energética que se produce como consecuencia del transporte de las crías, pero no se puede descartar que el gasto energético debido al peso de las crías durante su transporte pueda influir en la reducción del peso.
- 3) La madre reduce su participación en el transporte y aumenta la ingesta energética en el período ovulatorio, lo que se refleja en una reducción de los costos, o lo que es lo mismo, en un aumento del peso. La mejora de su condición física la prepara para una nueva inversión en el momento en que puede quedar de nuevo preñada.
- 4) Este estudio parece apoyar la hipótesis de que los padres y los cooperantes macho potencialmente reproductores utilizan el transporte como una estrategia de cortejo cuando la hembra reproductora es fértil. No obstante la estrategia del padre y los cooperantes macho podría diferir en función de

sus propios intereses reproductores ya que los primeros parecen actuar también como reguladores del transporte de los cooperantes. Esta nueva hipótesis requeriría de estudios específicos para su confirmación.

5) Los resultados de este trabajo sugieren que las cooperantes hembras adultas podrían utilizar el transporte de las crías como una estrategia para amortiguar las agresiones (*"agonistic buffering"*) de las madres. Así, este estudio permite sugerir que la participación en el transporte puede servir a las hembras cooperantes para dilatar el tiempo de permanencia en el grupo, al menos mientras las crías son todavía dependientes. Esta hipótesis necesita, sin embargo, estudios específicos para su confirmación.

7) Los resultados de este estudio no permiten concluir que la adquisición de experiencia en el cuidado de las crías esté relacionada con la participación en el transporte, pero tampoco permiten descartarlo.

8) Finalmente, este estudio apoya que el sistema de crianza cooperativa sirve, por tanto a los intereses reproductores de la madre, lo que no es incompatible con los de los cooperantes.

6. Referencias bibliográficas

Abbott, D.H. (1984). Behavioural and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *Am. J. Primatol.*, 6: 169-186.

Abbott, D.H. (1991). The social control of fertility. En H.O. Box (ed.): *Primate Responses to Environmental Change*. Pp.: 85-89. Londres: Chapman y Hall.

Aiello, L.C. (1992). Body size and energy requirements. En S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.): *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. Pp.: 41-45. Cambridge: Cambridge University Press.

Alcock, J. y Sherman, P. (1994). The utility of the proximate-ultimate dichotomy in ethology. *Ethology*, 86: 58-62.

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.

Altmann, J. (1983). Costs of reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*). En W.P. Aspey y S.I. Lustick (eds.): *Behavioural Energetics: The Costs of Survival in Vertebrates*. Pp.: 67-88. Columbus: Ohio State University Press.

Altmann, J. y Samuels, A. (1992). Cost of maternal care: Infant-carrying in baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 391-398.

- Baker, A.J. (1987). Emigration in wild groups of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Int. J. Primatol.*, 8: 500. Abstract.
- Baker, A.J. (1991). *Evolution of the social system of the golden lion tamarin (Leontopithecus rosalia): Mating system, group dynamics, and cooperative breeding*. Tesis doctoral. Universidad de Maryland, College Park.
- Baker, A.J. y Woods, F. (1992). Reproduction of the emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparison to the cotton-top and golden lion tamarins. *Am. J. Primatol.*, 26: 1-10.
- Baker, A.J., Dietz, L.M. y Kleiman, D.G. (1993). Behavioural evidence for monopolisation of paternity in multi-male groups of golden lion tamarin. *Anim. Behav.*, 46: 1091-1103.
- Barret, J., Abbott, D.H. y George, L.M. (1993). Sensory cues and the suppression of reproduction in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fert.*, 97: 301-310.
- Bercovitch, F.D. (1987). Female weight and reproductive condition in a population of olive baboons (*Papio anubis*). *Am. J. Primatol.*, 12: 189-195.
- Bertram, B.C.R. (1978). Living in groups: Predators and prey. En J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioral Ecology*. Pp.: 64-96. Oxford: Blackwell Scientific.

6. Referencias bibliográficas

- Brown, J.L. (1987). *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton, Nueva Jersey: Princeton University Press.
- Buchanan-Smith, H.M. (1990). Polyspecific associations of two tamarin species, *Saguinus labiatus* and *Saguinus fuscicollis*, in Bolivia. *Am. J. Primatol.*, 22: 205-214.
- Busse, C. y W. Hamilton, III. (1981). Infant carrying by male chacma baboons. *Science*, 212: 1281-1283.
- Caine, N.G. (1993). Flexibility and cooperation as unifying themes in *Saguinus* social organization and behaviour: the role of predations pressures. En A.B. Rylands (ed.): *Marmosets and Tamarins. Systematics; Behaviour and Ecology*. Pp.: 200-219. Oxford: Oxford University Press.
- Clapp, N.K. y Tardif, S.D. (1986). Current conservation and biomedical reaserch status of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Laboratory Primate Newsletter*, 25: 1-3.
- Cleveland, J. y Snowdon, C.T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Anim. Behav.*, 32: 432-444
- Clutton-Brock, T.H. (1974). Primate ecology and social organisation. *Nature*, 250: 539-542.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton, Nueva Jersey: Princeton University Press.

6. Referencias bibliográficas

- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. y Guinness, F.E. (1989). Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature, Lond.*, 337: 260-262.
- Coimbra-Filho, A.F. y Mittermeier, R.A. (1973). Distribution and ecology of the genus *Leontopithecus* Lesson 1840 in Brazil. *Primates*, 14: 46-66.
- Creel, S.R. y Creel, N.M. (1990). Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28: 263-270.
- Crook, J.H. y Gartlan, J.S. (1966). Evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200-1203.
- Darwin, C. (1988). *El Origen de las Especies*. Madrid: Espasa Calpe. Editado originalmente en 1859.
- Davies, N.B., Hatchwell, B.J., Robson, T. y Burke, T. (1992). Paternity and parental effort in dunnocks *Prunella modularis*: How good are male chick-feeding rules?. *Anim. Behav.*, 43: 729-746.
- Dawson, G. (1977). Composition and stability of social groups of the tamarin *Saguinus oedipus geoffroy* in Panama: Ecological and behavioural implications. En D.G. Kleiman (ed.): *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Pp.: 23-28. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Deag, J.M. (1974). A study of the social behaviour and ecology of the wild Barbary macaque *Macaca sylvanus* L. Tesis doctoral. Universidad de Bristol, Inglaterra.

6. Referencias bibliográficas

- Deag, J.M. y Crook, J.H. (1971). Social behaviour and "agonistic buffering" in the wild Barbary macaque. *Macaca sylvana* L. *Folia Primatol.*, 15: 183-200.
- Deag, J.M., Lawrence, C.E. y Manning, A. (1987). The consequences in difference in litter size for the nursing cat and her kittens. *J. Zool.*, 213: 153-179.
- Dewsbury, D.A. (1992). On the problems studied in ethology, comparative psychology, and animal behaviour. *Ethology*, 92: 89-107.
- Dietz, J.M. y Baker, A.J. (1993). Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Anim. Behav.*, 46: 1067-1078.
- Dietz, J.M., Baker, A.J. y Miglioretti, D. (1994). Seasonal variation in reproduction, juvenile growth and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.*, 34: 115 - 132.
- Digby, L.J. y Barreto, C.E. (1996). Activity and ranging patterns in common marmosets (*Callithrix jacchus*). En N.A. Norconk, A.L. Rosenberg y P.A. Garber (eds.): *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Pp.: 173-185. Nueva York: Plenum Press.
- Drossman, D.A. (1985). Is the cotton-topped tamarin a model for behavioral research?. *Digestive Diseases and Sciences*, 30 (suplemento): 24-27.
- Dunbar, R.I.M. (1988). *Primate Social Systems*. Londres: Croom Helm.

6. Referencias bibliográficas

- Dunbar, R.I.M. (1995). The mating system of callitrichid primates: II. The impact of helpers. *Anim. Behav.*, 50: 1071 - 1089.
- Dunbar, R.I.M. y Dunbar, R. (1988). Maternal time budgets of gelada baboons. *Anim. Behav.*, 36: 970-980.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1974). *Etología: Introducción al Estudio Comparado del Comportamiento*. Barcelona: Omega.
- Eisenberg, J.F. (1978). Comparative ecology and reproduction of new world monkeys. En D.G. Kleiman: (ed.) *The Biology and Conservation of Callitrichidae*. Pp.: 13-22. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Emlen, S.T. (1984). Cooperative breeding in birds and mammals. En J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 2ª edición. Pp.: 305-339. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Emlen, S.T. (1991). Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. En J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 3ª edición. Pp.: 301-337. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Emlen, S.T. (1994). Benefits, constraints, and the evolution of the family. *Tree*, 9: 282-285.
- Engel, C. (1985). Observations on the interaction between adult infant-carrying animals and group members without rearing experience in common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatol.*, 45: 225-235.

6. Referencias bibliográficas

- Epple, G. (1978). Reproductive and social behaviour of marmosets with special reference to captive breeding. *Primates Med.*, 10: 50-62.
- Epple, G. y Katz, Y. (1984). Social influences on estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Am. J. Primatol.*, 6: 155-168.
- Feistner, A.T.C. y Chamove, A.S. (1986). Motivation toward food increases food-sharing in cotton-top tamarins. *Develop. Psychobiol.*, 19: 439-452.
- Ferrari, S.F. (1992). The care of infants in a wild marmoset (*Callithrix flaviceps*) group. *Am. J. Primatol.*, 26: 109-118.
- Ferrari, S.F. y Diego, V.H. (1992). Long-term changes in a wild marmoset group. *Folia Primatol.*, 58: 215-218.
- Ferrari, S.F. y Martins, E.S. (1992). Gummivory and gut morphology in two sympatric callitrichids (*Callithrix emiliae* and *Saguinus fuscicollis weddelli*) from western Brazilian Amazonia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 88: 97-103.
- Ford, S.M. (1980). Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of *Callitrichidae* in Platyrrhini. *Primates*, 21: 31-43.
- French, J.A. (1997). Proximate regulation of singular breeding in callitrichid primates. En N.G. Solomon y J.A. French (eds.): *Cooperative Breeding in Mammals*. Pp.: 34-75. Cambridge: Cambridge University Press.

6. Referencias bibliográficas

- French, J.A., y Snowdon, C.,T. (1981). Sexual dimorphism in responses to unfamiliar intruders in the tamarin, *Saguinus oedipus*. *Anim. Behav.*, 29: 822-829.
- French, J.A., Abbott, D.H. y Snowdon, C.T. (1984). The effect of social environment on oestrogen excretion, scent marking and sociosexual behaviour in tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 6: 155-167.
- French, J.A., deGraw, W.A., Hendricks, S.E., Wegner, F. y Bridson, W.E. (1992). Urinary and plasma gonadotropin concentrations in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.*, 26: 56-59.
- 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. (1994). Phylogenetic approach to the study of tamarin and marmoset social systems. *Am. J. Primatol.*, 34: 199-219.
- Garber, P.A., Moya, L. y 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 Primatol.*, 42: 17-32.
- Garber, P.A., Encarnación, F., Moya, L. y Pruett, J.D. (1993). Demographic and reproductive patterns in moustached tamarin monkeys (*Saguinus*

6. Referencias bibliográficas

- mystax*): Implications for reconstructing Platyrrhine mating systems. *Am. J. Primatol.*, 29: 235-254.
- Gil-Bürmann, C., Peláez, F. y Sánchez, S. (1997). Factores ecológicos y sistemas sociales de los primates. En F. Peláez y J. Veà Varó (eds.): *Etología. Bases Biológicas de la Conducta Animal y Humana*. Pp: 259-290. Madrid: Ediciones Pirámide.
- Gittleman, J. y Thompson, S. (1988). Energy allocation in mammalian reproduction. *Am. Zoologist*, 28: 863-875.
- Goldizen, A.W. (1987a). Tamarins and marmosets: Communal care of offspring. En B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker (eds.): *Primates Societies*. Pp.: 34-43. Chicago: University of Chicago Press.
- Goldizen, A.W. (1987b). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20: 99-109.
- Goldizen, A.W. (1989). Social relationship in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24: 79-89.
- Goldizen, A.W. (1990). A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. *Int. J. Primatol.*, 11: 63-83.
- Goldizen, A.W. y Terborgh, J. (1989). Demography and dispersal patterns of a tamarin population: Possible causes of delayed breeding. *Am. Nat.*, 134: 208-224.

6. Referencias bibliográficas

- Goldizen, A.W., Terborgh, J., Comejo, F., Porras, D.T. y Evans, R. (1988). Seasonal food shortage, weight loss and the timing of births in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *J. Anim. Ecol.*, 57: 893-901.
- Goldizen, A.W., Mendelson, J., van Ulaardingen, M y Terborgh, J. (1996). Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. *Am. J. Primatol.*, 38: 85-100.
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I, II. *J. Theor. Biol.*, 7: 1-52.
- Hampton, J.K., Hampton, S.H. y Landwehr, B.T. (1966). Observations on a successful breeding colony of the marmoset, *Oedipomidas oedipus*. *Folia Primatol.*, 4: 265-287.
- Harrison, M.L. y Tardif, S.D. (1988). Kin preference in marmosets and tamarins: *Saguinus oedipus* and *Callithrix jacchus* (Callitrichidae, Primates). *Am. J. Physic. Anthropol.*, 77: 377-384.
- Hartwig, W.C. (1996). Perinatal life history traits in new world monkeys. *Am. J. Primatol.*, 40: 99-130.
- Hearn, J.P. y Lunn, S.F. (1975). The reproductive biology of the marmoset monkey. *Callithrix jacchus*. *Lab. Animal. Hdbk.*, 6: 191-202.
- Heistermann, M. (1990). Dominanz, Fertilität und Verhalten: eine etho-endokrinologische Studie zur Bedeutung des gruppeninternen

6. Referencias bibliográficas

- Sozialumfelds im Rahmen der Fortpflanzungsregulation bei weiblichen Lisztaffen (*Saguinus oedipus*). Tesis doctoral. Universidad de Bielefeld.
- Heistermann, M., Kleis, E., Pröve, E. y Wolters, H.J. (1989). Fertility status, dominance and scent marking behaviour of family-housed female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in absence of their mother. *Am. J. Primatol.*, 18: 177-189.
- Hernandez Camacho, J. y Cooper, R.W. (1976). The non-human primates of Colombia. En R.W. Thorington y P.G. Heltne (eds.): *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*. Pp.: 35-69. Washington D.C: National Academy of Sciences.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini) with an Introduction to Primates*. Vol. 1. Chicago: University of Chicago Press.
- Hershkovitz, P. (1979). Races of the emperor tamarin, *Saguinus imperator* Goeldi (Callitichidae, Primates). *Primates*, 20: 277-287.
- Hershkovitz, P. (1982). Subspecies and geographic distribution of black-mantle tamarins *Saguinus nigricollis* Spix (Primates: Callitrichidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 95: 647-656.
- Heymann, E.W. (1987). A field observation of predation on a moustached tamarin (*Saguinus mystax*) by an anaconda. *Int. J. Primatol.*, 8: 193-195.
- Heymann, E.W. (1990a). Interspecific relations in a mixed-species troop of moustached tamarins, *Saguinus mystax*, and saddle-back tamarins, *S.*

6. Referencias bibliográficas

- fuscicollis* (Platyrrhini: Callitrichidae), at the Río Blanco, Peruvian Amazonia. *Am. J. Primatol.*, 21: 115-127.
- Heymann, E.W. (1990b). Social behaviour and infant carrying in a group of moustached tamarins, *Saguinus mystax* (Primates: Platyrrhini: Callitrichidae), on Padre Isla, Peruvian Amazonia. *Primates*, 31: 183-196.
- Hoage, R.H. (1977). Parental care in *Leontopithecus rosalia rosalia*: Sex and age differences in carrying behavior and the role of prior experience. En D.G. Kleiman (ed.): *The Biology and Conservation of Callitrichidae*. Pp.: 293-305. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Hrdy, S.B. (1976). The care and exploitation of nonhuman primate infants by conspecifics other than the mother. *Adv. Study. Behav.*, 6: 101-158.
- Huntingford, F.A. (1993). Behavioral mechanisms in evolutionary perspective. *Tree*, 8: 81-84.
- Ingllett, B.J. (1993). The role of social bonds and the female reproductive cycle on the regulation of sociosexual behavior in the golden lion tamarin. Tesis doctoral. Universidad de Nebraska, Omaha.
- Ingram, J.C. (1978). Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Anim. Behav.*, 25: 811-827.

6. Referencias bibliográficas

- IUCN (1994). *1994 IUCN Red List of Threatened Animals*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). Cambridge: Conservation Monitoring Centre.
- Jamieson, I.G. (1989). Behavioral heterochrony and the evolution of birds' helping at the nest: an unselected consequence of communal breeding. *Am. Nat.*, 133: 394-406.
- Jamieson I.G. y Craig, J.L. (1987). Critique of helping behavior in birds: A departure from functional explanations. En P.P.G. Bateson y P.H. Klopfer (eds.): *Perspectives in Ethology*. Vol. 7. Pp.: 79-89. Nueva York: Plenum Press.
- Kaumanns, W., Klensang, H., Oftenbüttel, T., Rohrhuber, B. y Schwibbe, M. (1986). Zur Haltung von Lisztaffen (*Saguinus oedipus oedipus*). *Z. Kölner Zoo*, 2: 43-62.
- 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. y Underwood, S.J. (1984). Energy requirements of captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Folia Primatol.*, 42: 180-187.
- Kirkwood, J.K. y Stathatos, K. (1992). Cotton-top tamarin. En J.K. Kirkwood y K. Stathatos (eds.): *Biology, Rearing and Care of Young Primates*. Pp.: 49-63. Oxford: Oxford University Press.
- Kleiber, M. (1961). *The Fire of Life*. Nueva York: Wiley-Liss.

6. Referencias bibliográficas

- Kleiman, D.G. (1977). Monogamy in mammals. *Q. Rev. Biol.*, 52: 36-69.
- Kleiman, D.G. (1978). *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.*, 35: 311-317.
- Koenig, W.D., Pitelka, F.A., Carmen, W.J., Mumme, R.L. y Stanback, M.T. (1992). The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quart. Rev. Biol.*, 67: 111-150.
- Krebs, J.R. y Davies, N.B. (1987). *An Introduction to Behavioral Ecology*. Segunda Edición. Cambridge, Mass.: Sinauer.
- Krebs, J.R. y Davies, N.B. (1997). The evolution of Behavioural Ecology. En J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Pp.: 3-14. Cuarta Edición. Cambridge: Blackwell Science.
- Kuester, J. y Paul, A. (1986). Male-infant relationships in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Aftenberg Salem/FRG: Testing the "male care" hypothesis. *Am. J. Primatol.*, 10: 315-327.
- Kummer, H. (1967). Tripartite relations in Hamadryas baboons. En S. Altmann (ed.): *Social Communication Among Primates*. Pp.: 63-71. Chicago: Universidad de Chicago.
- Lack, D. (1966). *Population Studies of Birds*. Oxford: Clarendon Press.

6. Referencias bibliográficas

- Lee, P.C. (1994). Social structure and evolution. En P.J.B. Slater y T.R. Halliday (eds.): *Behaviour and Evolution*. Pp.: 266-303. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lehrman, D.S. (1953). A critique of Konrad's Lorenz theory of instinctive behaviour. *Q. Rev. Biol.*, 28: 337-363.
- Lehrman, D.S. (1970). Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. En L.R. Aronsen, E. Tobach, D.S. Lehrman y J.S. Rosenblat (eds.): *Development and Evolution of Behavior*. Pp: 17-52. Freeman: San Francisco.
- Leutenegger, W. (1973). Maternal fetal weight relationships in primates. *Folia Primatol.*, 20: 280-293.
- Leutenegger, W. (1979). Evolution of litter size in primates. *Am. Nat.*, 114: 525-531.
- Leutenegger, W. (1980). Monogamy in callitrichids: A consequence of phyletic dwarfism?. *Int. J. Primatol.*, 1: 95-98.
- Lorenz, K. (1950). The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Sym. Soc. Exp. Biol.*, 4: 221-268.
- Lunn, S.F. y Mc Neilly, A.S. (1982). Failure of lactation to have a consistent effect on interbirth interval in the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatol.*, 37: 99 - 105.

6. Referencias bibliográficas

- Martin, P. y Bateson, P. (1986). *Measuring Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Martin, R.D. (1992). Goeldi and the dwarfs: The evolutionary biology of the small new world monkeys. *J. Hum. Evol.*, 22: 367-393
- Martin, T. (1984). The meaning of weaning. *Anim. Behav.*, 32: 1257-1259.
- Mast, R.B., Rodríguez, J.V. y 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*. Pp.: 1-43. Londres: CRC Press.
- Mc Grew, W.C. y Mc Luckie, E.C. (1986). Philopatry and dispersion in the cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*: An attempted laboratory simulation. *Int. J. Primatol.*, 7: 401-422.
- Mc Grew, W.C. y Webster, J. (1995). Birth seasonality in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) despite constant food supply and body weight. *Primates*, 36: 241-248.
- Mittermeier, R.A., Rylands, A.B. y Coimbra-Filho, A.F. (1988). Systematics: Species and subspecies – an update –. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca (eds.): *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. Vol. 2. Pp: 13-75. Washington D.C.: World Wildlife Found.
- Moore, K., Cleveland, J. y Mc Grew, W.C. (1991). Visual encounters between families of cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Primates*, 32: 23-33.

- Moynihan, M. (1970). Some behaviour patterns of platyrrhine monkeys. II. *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 28: 1-77.
- Mumme, R.L. (1992). Delayed dispersal and cooperative breeding in the Seychelles warbler. *Tree*, 7: 330-331.
- Neyman, P.F. (1978). Aspects of ecology and social organisation 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: 39-72. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Oftedal, O.T. (1984). Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation: A comparative review. *Sym. Zool. Soc. Lond.*, 51: 33-85.
- Packer, C.R. (1980). Male care and exploitation of infants in *Papio anubis*. *Anim. Behav.*, 28: 512-520.
- Pardo, A. y San Martín, R. (1994). *Análisis de Datos en Psicología II*. Madrid: Editorial Pirámide.
- Peláez, F., Sánchez, S. y Gil-Bürmann, C. (1996). Supresión de la reproducción en primates. En F. Colmenares (ed.): *Etología, Psicología Comparada y Comportamiento*. Pp.: 315-339. Madrid: Editorial Pirámide.
- Peres, C.A. (1992). Prey-capture benefits in a mixed-species group of Amazonian tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *S. mystax*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 31:339-347.

6. Referencias bibliográficas

- Peres, C.A. (1993). Anti-predation benefits in a mixed-species group of Amazonian tamarins. *Folia Primatol.*, 61: 61-76.
- Poiani, A. y Fletcher, T. (1994). Plasma levels of androgens and gonadal development of breeders and helpers in the bell miner (*Manorina melanophrys*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 34: 31-41.
- Pook, A.G. y Pook, G. (1982). Polyspecific association between *Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus*, *Callimico goeldii* and other primates in north-western Bolivia. *Folia Primatol.*, 38: 196-216.
- Price, E.C. (1990). Infant carrying as a courtship strategy of breeding male cotton-top tamarins. *Anim. Behav.*, 40: 784-786.
- Price, E.C. (1991). Competition to carry infants in captive families of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Behaviour*, 118: 66-88.
- Price, E.C. (1992a). The costs of infant carrying in captive cotton-top tamarins. *Am. J. Primatol.*, 26: 23-32.
- Price, E.C. (1992b). Contribution to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex and reproductive status. *Int. J. Primatol.*, 13: 125-141.
- Price, E.C. (1992c). Sex and helping: Reproductive strategies of breeding male and female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Anim. Behav.*, 43: 717-728.

6. Referencias bibliográficas

- Price, E.C. (1992d). Changes in the activity of captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) over the breeding cycle. *Primates*, 33: 99-106.
- Price, E.C. (1992e) The benefits of helpers: Effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 26: 179-190.
- Price, E.C. y Mc Grew, W.C. (1991). Departures from monogamy: Survey and synthesis from captive colonies of cotton-top tamarins. *Folia Primatol.*, 57: 16-27
- Pruetz, J.D. y Garber, P.A. (1991). Patterns of resource utilisation, home range overlap and intergroup encounters in moustached tamarins. *Am. J. Phys. Anthr.*, 12 (suplemento): 146.
- Pryce, C.R. (1988). Individual and group effects on early caregiver-infant relationships in red-bellied tamarin monkeys. *Anim. Behav.*, 36: 1455-1464.
- Pryce, C.R. (1992). A comparative systems model of the regulation of maternal motivation in mammals. *Anim. Behav.*, 43: 417-441.
- Pryce, C.R. (1993). The regulation of maternal behavior in marmosets and tamarins. *Behav. Processes.*, 30: 201-224.
- Quatt, D.D. (1979). Aunts and mothers: Adaptive implications of allomaternal behavior for non-human primates. *Am. Anthropol.*, 81: 311-319.

- Ramírez, M. (1984). Population recovery in the moustached tamarin (*Saguinus mystax*): Management strategies of recovery. *Am. J. Primatol.*, 7: 245-259.
- Ransom, T.W. y Ransom, B.S. (1971). Adult male-infant relations among baboons (*Papio anubis*). *Folia primatol.*, 16: 179-195.
- Reiss, M.J. (1989). *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Riedman, M.L. (1982). The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Q. Rev. Biol.*, 57: 405-435.
- Rosenberger, A.L. (1992). Evolution of New World Monkeys. En S. Jones, R. Martin y D. Pilbeam (eds.): *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*. Pp.: 209-216. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ross, C. (1991). Life history patterns of new world monkeys. *Int. J. Primatol.*, 12: 481-502.
- Rowe, N. (1996). *The pictorial Guide to the Living Primates*. Pogonias Press. Nueva York.
- Ruth, B. (1991). Observation of polyandrous mating in a wild-living callitricid *Saguinus mystax*. *Am. J. Anthropol.*, 12(suplemento): 156 (Abstract).
- Rylands, A.B. (1982). The behaviour and ecology of three species of marmosets and tamarins (*Callitrichidae*, Primates) in Brazil. Tesis doctoral. Cambridge: University of Cambridge Press.

6. Referencias bibliográficas

- Rylands, A.B. (1985). Infant carrying in a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer*. Evidence for a polyandrous mating system. En M.T. de Mello (ed.): *A Primatologia No Brasil*. Pp.: 131-144. Brasilia: Sociedade Brasileira de Primatologia.
- Rylands, A.B. (1989). Evolução do sistema de acasalamento em *Callitrichidae*. En C. Ades (ed.): *Etologia de Animais e de Homens*. Pp.: 87-108. Sao Paulo: University of Sao Paulo Press.
- Rylands, A.B. (1996). Habitat and evolution of social and reproductive behaviour in *Callitrichidae*. *Am. J. Primatol.*, 38: 5-18.
- Savage, A. (1990). *The Reproductive Biology Of The Cotton-top Tamarin (Saguinus oedipus) In Colombia*. Tesis doctoral. Universidad de Wisconsin, Madison. Ann Arbor: U.M.I.
- Savage, A., Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. (1988). Sociosexual development, pair bond formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 14: 345-359.
- Savage, A., Snowdon, C.T., Giraldo, L.H. y Soto, L.H. (1996a). L.H. Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). En N.A. Norconk, A.L. Rosenberg y P.A. Garber (eds.): *Adaptative Radiations of Neotropical Primates*. Pp.: 187-199. Nueva York y Londres: Plenum Press.

6. Referencias bibliográficas

- Savage A., Giraldo, L.H., Soto, L.H. y Snowdon, C.T. (1996b). Demography, group composition and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. *Am. J. Primatol.*, 38: 85-100.
- Savage, A., Shideler, S.E., Snowdon, C.T., Giraldo, L.H., Soto, L.H., y Lasley, B.L. (en prep.), The reproductive biology of wild cotton-top tamarins females using fecal steroid analysis.
- Schaik, C.P., van (1983). Why are diurnal primates living in groups?. *Behaviour*, 87: 120-144.
- Sherman, P.W. (1988). The levels of analysis. *Anim. Behav.*, 36: 616-619.
- Siegel, S. (1972). *Estadística no Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta*. México: Editorial Trillas.
- Smith, T.E. (1994). Role of odor in the suppression of reproduction in female naked mole-rats and common marmosets and the social organisation of these two species. Tesis doctoral. Universidad de Londres.
- Snowdon, C.T. (1983). Ethology, comparative psychology and animal behavior. *Ann. Rev. Psychol.*, 34: 63-94.
- Snowdon, C.T. y Soini, P. (1988). The tamarins, genus *Saguinus*. En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca (eds.): *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. Pp.: 223-298. Washington, D.C.: World Wildlife Found

6. Referencias bibliográficas

- Snowdon, C.T., Savage, A., Mc Conell, P.B. (1985). A breeding colony of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Lab. Anim. Sci.*, 35: 477-480.
- Soini, P. (1982). Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pymaea*. *Folia Primatol.*, 39: 1-21.
- Soini, P. (1988). The pygmy marmoset, genus *Cebuella*. En En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca (eds.): *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. Pp.: 79-129. Washington D.C.: World Wildlife Found.
- Solomon, N.G. y French, J.A. (1997). The study of mammalian cooperative breeding. En N.G. Solomon y J.A. French (eds.) *Cooperative Breeding in Mammals*. Pp.: 1-10. Cambridge: Cambridge University Press.
- Stacey, P. y Ligon, J.D. (1987). Territory quality and dispersal options in the Acorn woodpecker, and a challenge to the habitat-saturation model of cooperative breeding. *Am. Natur.*, 130: 654-676.
- Stacey, P. y Ligon, J.D. (1991). The benefits of philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: variation in territory quality and group size effect. *Am. Natur.*, 137: 831-846.
- Stamps, J.A. (1991). Why evolutionary issues are reviving interest in proximate behavioral mechanism. *Am. Zool.*, 31: 338-348.
- Stevenson, M.F. y Rylands, A.B. (1988). The marmosets, genus *Callithrix*. En En R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho y G.A.B. Fonseca

6. Referencias bibliográficas

- (eds.): *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. Pp.: 131-222. Washington D.C: World Wildlife Found.
- Strum, S.C. (1983). Why males use infants. En D.M. Taub (ed.): *Primate Paternalism*. Pp: 146-195. Nueva York: Van Nostrand-Reinhold Co.
- Sussman, R.W., y Kinzey, W.G. (1984). The ecological role of *Callitrichidae*. *Am. J. Phys. Antrop.*, 64: 419-449.
- Sussman R.W. y Garber, P.A. (1987). A new interpretation of the social organisation and the mating system of the *Callitrichidae*. *Int. J. Primatol.*, 8: 73-92.
- Tardif, S.D. (1984). Social influences on sexual maturation of female *Saguinus oedipus oedipus*. *Am. J. Primatol.*, 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. *Am. J. Primatol.*, 34: 133-143.
- Tardif, S.D. (1997). The bioenergetics of parental behaviour and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. En N.G. Solomon y J.A. French (eds.): *Cooperative Breeding in Mammals*. Pp.: 11-33. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tardif, S.D., Carson, R.L. y Gangaware, B.L. (1990). Infant care behavior of mothers and fathers in a communal care-primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 22: 73-85.

6. Referencias bibliográficas

- Tardif, S.D. y Harrison, M.L. (1990). Estimates of the energetic cost of infant transport in tamarins. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 81: 306. (abstract).
- Tardif, S.D., Carson, R.L. y Gangaware, B. (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. y Simek, M.A. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: Relation to energetics, ecology and social organisation. En A.B. Rylands (ed.): *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour and Ecology*. Pp.: 220-234. Oxford: Oxford University Press.
- Tardif, S.D., Richter, C.B., Carson, R.L. (1984). Effects of sibling-rearing experience on future reproductive success in two species of *Callitrichidae*. *Am. J. Primatol.*, 6: 377-380.
- Terborgh, J. (1983). *Five New World Primates*. Princeton, Nueva Jersey: Princeton University Press.
- Terborgh, J. y Goldizen, A.W. (1985). On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 293-299.
- Timberlake, W. (1993). Animal behavior: A continuing synthesis. *Ann. Rev. Psychol.*, 44: 675-708.
- Tinbergen, N. (1948). Social releasers and the experimental methods required for their study. *Willson Bull.*, 60: 6-51.

- Tinbergen, N. (1963). On the aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.*, 20: 410-433.
- Tinbergen, N. (1977). *El Estudio del Instinto*. México: Siglo XXI (editado originalmente en 1951).
- Waal, F.B.M. de., Hoof, J.A.R.A.M. van y Netto, W.J. (1976). An ethological analysis of types of agonistic interaction in captive group of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 17: 257-290.
- Wamboldt, M. Z., Gelhard, R.E., e Insel, T.R. (1988). Gender differences in caring for infant *Cebuella pymaea*: The role of infant age and relatedness. *Dev. Psychobiol.*, 21: 187-202.
- Watson, J.B. (1924). *Psychology From the Standpoint of a Behaviorist*. Jippincott: Philadelphia.
- Whitten, P.L. (1982). Female reproductive strategies among vervet monkeys. Tesis doctoral. Universidad de Harvard, Cambridge, Massachusetts.
- Widowski, T.M., Ziegler, T.W., Elowson, A.M. y Snowdon, C.T. (1990). The role of males in stimulating reproductive function in female cotton-top tamarins (*Saguinus o. oedipus*). *Anim. Behav.*, 40: 731-741.
- Widowski, T.M., Porter, T.A., Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. (1992). The stimulatory effect of males on the initiation but not the maintenance of ovarian cycling in cotton-top tamarins (*Saguinus o. oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 26: 97-108.

6. Referencias bibliográficas

- Williams, C.G. (1966). *Adaptation and Natural Selection, a critique of some current Evolutionary Thought*. Princeton: Princeton University Press.
- Wilson, E.O. (1980). *Sociobiología. La Nueva Síntesis*. Barcelona: Omega (editado originalmente en 1975).
- Wingfield, J.C., Hegner, R.E. y Lewis, D. (1992). Hormonal responses to removal of a breeding male in the cooperatively breeding white-browed sparrow weave, *Plocepasser mahali*. *Horm. Behav.*, 26: 145-155.
- Woodroffe, R. y Vicent, A. (1994). Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. *Tree*, 9: 294-297.
- Woolfenden, G. y Fitzpatrick, J. (1984). *The Florida Scrub Jay: Demography of a Cooperative Breeding Bird*. Princeton NJ: Princeton University Press.
- Wrangham, R.W. (1980). An ecological model of female bonded primate groups. *Behaviour*, 75: 262-300.
- Wrangham, R.W. (1982). Mutualism, kinship and social evolution. En King's College Sociobiology Group (eds.): *Current Problems in Sociobiology*. Pp: 269-290. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wrangham, R.W. y Rubenstein, D.I. (1986). Social evolution in birds and mammals. En D.I. Rubenstein y R.W. Wrangham (eds.): *Ecological Aspects of Social Evolution*. Pp: 452-470. Princeton: Princeton University Press.

- Wynne-Edwards, W.C. (1961). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgo: Oliver and Boyd.
- Yamamoto, M.E. (1993). From dependence to sexual maturity: The behavioural ontogeny of Callitrichidae. En A.B. Rylands (ed.): *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour and Ecology*. Pp.: 235-254. Oxford: Oxford University Press.
- Yoneda, M. (1984). Comparative studies on vertical separation, foraging behavior and traveling mode of saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*) and red-chested moustached tamarins (*Saguinus labiatus*) in northern Bolivia. *Primates*, 25: 414-422.
- Zack, S. (1990). Coupling delayed breeding with short distance dispersal in cooperatively breeding birds. *Ethology*, 86: 265-286.
- Zack, S. y Stutchbury, B. (1993). Delayed breeding in avian social systems: the role of territory quality and "floater" tactics. *Behaviour*, 123: 194-219.
- Zar, J.H., (1984). *Biostatistical Analysis*. 2ª edición. Londres: Prentice-Hall International Editions.
- Ziegler, T.E., Savage, A., Scheffler, G. y Snowdon, C.T. (1987). The endocrinology of puberty and reproductive functioning in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) under varying social conditions. *Biol. Reprod.*, 37: 618-627.
- Ziegler, T.E., Snowdon, C.T. y Uno, H. (1990). Social interactions and determinants of ovulation in tamarins (*Saguinus*). En T.E. Ziegler y F.B.

6. Referencias bibliográficas

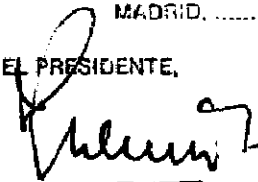
Bercovitch (eds.): *Monographs in Primatology*. Vol. 13. Pp.: 113-133.
Nueva York: Wiley-Liss, Inc.

Ziegler, T.E., Widowski, T.M. y Snowdon, C.T. (1990). Nursing delays the postpartum oestrus in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 20: 247. (Abstract)

Ziegler, T.E., Widowski, T.M., Larson, M.L. y Snowdon, C.T. (1990). Nursing does affect the duration of the post-partum to ovulation interval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *J. Reprod. Fertility*, 90: 563-570.

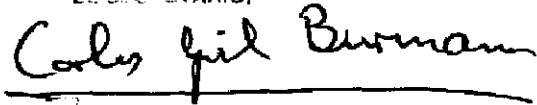
REUNIDO, EN EL DIA DE LA FECHA, EL TRIBUNAL QUE
A LA PRESENTE TESIS DOCTORAL LA CALIFICACION DE APTO "CUM LAUDE" por unanimidad
MADRID, 7 octubre 1997

EL PRESIDENTE,



FDO: J. SABATER PI

EL SECRETARIO,

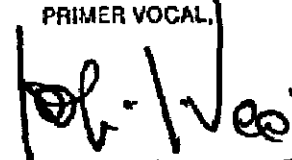


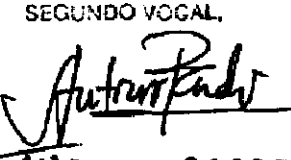
FDO: CARLOS GIL BURNAM

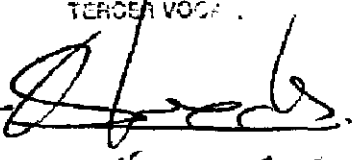
PRIMER VOCAL,

SEGUNDO VOCAL,

TERCER VOCAL,


FDO: JOAQUIN VEA


FDO: ANTONIO PARDO


FDO: ANGELA LOCHER

