

T/439

Universidad Autónoma de Madrid

Facultad de Psicología



Tesis Doctoral

**Factores sociales que afectan a la supresión
reproductora de las hembras subordinadas
en el Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus
oedipus*).**

Reg. 4 28634
30 an

Ana M^a Fidalgo de las Heras.

Madrid 2004

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA MADRID REGISTRO GENERAL
Entrada 01 Nº. 200400005371 02/03/04 10:42:19

Tesis Doctoral

Factores sociales que afectan a la supresión reproductora de las hembras subordinadas en el Tití de Cabeza Blanca (*Saguinus oedipus*).

Doctoranda: **Ana M^a Fidalgo de las Heras.**

Directores: **Dr. Fernando Peláez del Hierro,**
Dra. Susana M^a Sánchez Rodríguez.

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

Agradecimientos

Este trabajo de elaboración de una tesis doctoral no tiene el menor propósito



Titi de Cabeza Blanca (*Saginus oedipus*).

Agradecimientos

En el trabajo de elaboración de una tesis doctoral no todo el mérito pertenece al doctorando, son muchas las personas cuya ayuda y apoyo se hacen indispensables para que ésta sea posible. En estas líneas quisiera dar las gracias a todas esas personas que, de un modo u otro, han aportado su granito de arena para la finalización de esta tesis. Han sido muchas, por eso, si alguna se me olvida mencionar espero que sepa perdonarme.

En primer lugar me gustaría agradecer a la Universidad Autónoma de Madrid y, en particular, al Departamento de Psicología Biológica y de la Salud, así como, a la propia Facultad de Psicología el apoyo institucional y logístico prestado sin el cuál no hubiera sido posible llevar a cabo las observacio Grupo de Primatología de la UAM para estudios sobre la reproducción con el Tití de Cabeza Blanca. Concretamente fondos del Ministerio de Educación y Cultura (DGICyT PB90-206) y del Ministerio de Ciencia y Tecnología (DGI PB98-0094 y BSO2002-02611), así como de la Conserjería de Educación de la Comunidad de Madrid (08.7/0007/1998 y 08/00016/2000). Agradezco también a la Oficina de Relaciones Internacionales de la es de la UAM y al Deutsches Primatenzentrum (Göttingen-Alemania) por la relación establecida a través de Grupo de Primatología de la UAM para estudios sobre la reproducción con el Tití de Cabeza Blanca. Concretamente fondos del Ministerio de Educación y Cultura (DGICyT PB90-206) y del Ministerio de Ciencia y Tecnología (DGI PB98-0094 y BSO2002-02611), así como de la Conserjería de Educación de la Comunidad de Madrid (08.7/0007/1998 y 08/00016/2000).

Agradezco también a la Oficina de Relaciones Internacionales de la UAM y al Deutsches Primatenzentrum (Göttingen-Alemania) por la relación establecida a través de un convenio de cooperación entre ambas instituciones que ha permitido desarrollar nuestra investigación. Del equipo alemán agradezco al Dr. Werner Kaumanns su colaboración en la cesión de los titis a la UAM. A los Dres. Michael Heistermann del Dept. of Reproductive Biology y Christoph Knogge al haber permitido el uso del laboratorio para hacer las valoraciones hormonales.

A mis directores Fernando Peláez del Hierro y Susana Sánchez Rodríguez, no sólo por su labor como "guías" profesionales sino, también, por la paciencia demostrada conmigo a lo largo de estos años. No sólo a ellos, también al resto de miembros del grupo de primatología de la UAM que trabaja con los titis, el profesor Carlos Gil-Burmann y mis compañeras en el trabajo de "campo" Ana Morcillo, María Suárez y Laura Peñate, con las que he compartido tantos y tantos momentos en las instalaciones del Animalario.

A mis amigos Manuel, Sam, Bea y David, que han aguantado día a día, heroicamente, todo el proceso de la tesis, los momentos de euforia y los momentos de depresión, todas las crisis y dudas, que unos entendían más y otros menos, pero que todos han soportado y me han ayudado a superar. A todos, gracias. A Alfonso y Mila, a Juanjo, Ana y Elsa (nuestra última adquisición), a Juan y Lucía, a Jorge, a Arancha y Juan Luis y cómo no a Rafael ("Afaé"), por haber estado pendientes de mí y de mi tesis, pero sin agobiarme, y permitiéndome escapar de la rutina para volver con más fuerza aunque fuera a base de aperitivos.

Por último, pero no por ello menos importantes, quiero dar las gracias a mi familia, a todos ellos, pero sobre todo a mi hermano y, principalmente, a mis padres. Ellos no sólo han vivido día a día el trabajo de esta tesis, sino todo lo anterior y saben mejor que nadie lo que cuesta llegar hasta aquí. Y porque sin ellos, sin su incondicional apoyo, no lo hubiera conseguido, gracias.

Y para terminar, sólo me queda agradecer a esos pequeños seres, a “mis monos”, que me hayan permitido durante todo este tiempo formar parte de sus vidas y conocerlos un poquito más.

1. Características del Titi de Cabeza Blanca	21
1.1. Geografía	21
1.2. Suspenso de la reproducción	23
1.3. Momento de la actividad sexual	23
1.4. Suspenso de la ovulación	24
1.5. Momentos más importantes en la sucesión de la reproducción	24
1.6. Tiempo de la gestación	24
2. Características del Tití	26
2.1. Geografía	26
2.2. Suspenso de la reproducción	26
2.3. Momento de la actividad sexual	26
2.4. Suspenso de la ovulación	26
2.5. Momentos más importantes en la sucesión de la reproducción	26
2.6. Tiempo de la gestación	26

Índice

1.- <u>Introducción</u>	1
1.1.- Características generales y clasificación de los calitrícidos	3
1.2.- Características reproductoras de los calitrícidos	8
1.2.1.- <u>Glándulas y Marcajes</u>	13
1.2.2.- <u>Órgano vomeronasal</u>	16
1.2.3.- <u>Supresión de la reproducción</u>	18
1.3.- Características del Tití de Cabeza Blanca	21
1.3.1.- <u>Generalidades</u>	21
1.3.2.- <u>Supresión de la reproducción</u>	23
- Retraso de la madurez sexual.....	23
- Supresión de la ovulación.....	24
1.3.3.- <u>Mecanismos implicados en la supresión de la reproducción</u> ...31	
1.3.4.- <u>Escapes de la supresión</u>	34
2.- <u>Objetivos e Hipótesis</u>	36
3.- <u>Material y Método</u>	38
3.1.- <u>Sujetos e instalaciones</u>	38
3.2.- <u>Diseño de la investigación</u>	49
-Diseño experimental.....	49
-Diseño observacional.....	61
3.3.- <u>Definición de conductas</u>	66
3.4.- <u>VARIABLES Y MEDIDAS</u>	70

3.5.- Análisis hormonales.....73

3.6.- Análisis estadísticos.....76

4.- Resultados.....77

4.1.- Resultados hormonales.....77

4.2.- Resultados conductuales.....85

5.- Discusión.....104

6.- Conclusiones.....123

7.- Referencias bibliográficas.....124

resistencia fisiológica que subyace a esta supresión. Para hombres, desde una perspectiva evolutiva, explicar la supresión como estrategia adaptativa a la que están sujetos individuos que se ve afectado de las condiciones de vida en un momento determinado. Ambos visiones son complementarias para comprender los mecanismos que intervienen en la supresión reproductiva.

Finalmente, trabajo se muestra el estado de la supresión reproductiva masculina desde los mecanismos evolutivos y conductuales implicados en la supresión del comportamiento reproductivo. Para ello, se exponen los datos más recientes que pueden levantar las posibilidades reproductivas en los machos blancos de una especie de primates valientes, el tal de cebra blanco. Además, se muestra el estado de los machos en condiciones naturales y muestra resultados en los machos blancos, presentando algunas hipótesis de la supresión.



1.- Introducción

La reproducción se considera como el fin último que persiguen todos los individuos. Por esta razón, el comportamiento reproductor ha sido uno de los campos más estudiados dentro de la Etología animal y humana desde sus orígenes. En especial han llamado la atención aquellos aspectos relacionados con la supresión reproductora, para intentar averiguar las causas que la producen. Estos estudios se han abordado desde un punto de vista proximal, analizando principalmente los mecanismos fisiológicos que subyacen a esta supresión. Pero, también, desde una perspectiva funcionalista, explicando la supresión como estrategia adaptativa a la que optan aquellos individuos que no se encuentran en las condiciones óptimas en un momento determinado. Ambas visiones son complementarias para comprender los factores que están influyendo en la supresión reproductora.

En el presente trabajo se abordará el estudio de la supresión reproductora mediante el análisis de los mecanismos fisiológicos y conductuales implicados en la organización del comportamiento reproductor. Para ello, se explorarán las condiciones sociales que pueden favorecer las posibilidades reproductoras de las hembras subordinadas de una especie de primate calitricido, el titi de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*), puesto que estas hembras, en condiciones naturales y mientras permanecen en sus grupos natales, presentan supresión completa de su reproducción.

En este primer apartado se realizará un resumen de las principales características que definen a los primates calitricidos, en general, y al tití de cabeza blanca, en particular. Se llevará a cabo, brevemente, una revisión taxonómica del grupo, así como, una descripción de los caracteres morfológicos y comportamentales, destacando los aspectos relacionados con la reproducción. Estas descripciones permitirán conocer a la especie objeto del presente estudio, antes de pasar a describir en qué ha consistido el diseño y la realización de la investigación.

1.1.- Características generales y clasificación de los calitricidos

La taxonomía de los Primates Neotropicales o del Nuevo Mundo (Infraorden Platyrrhini) ha estado en continua revisión según ha ido aumentando el conocimiento sobre las distintas especies que conforman este grupo. La mayoría de las clasificaciones dividen a los platirrininos en dos familias, Cebidae y Callitrichidae (Sussman y Kinzey, 1984; Ford, 1986; Groves, 1989; Martin, 1990; Corbet y Hill, 1991; Rylands, Coimbra-Filho y Mittermeier, 1993). Sin embargo, en las dos últimas décadas el descubrimiento de nuevas especies de calitricidos (Callitrichidae) junto con el desarrollo de las nuevas técnicas para el análisis de características morfológicas y, sobre todo, genéticas y moleculares, han provocado la continua revisión de este grupo (Rosenberger, 1981; Schneider y cols., 1993, 1995, 1996; Rylands y cols., 2000). A causa de estas novedades el número de familias que forman los platirrininos ha ido aumentando hasta cuatro o cinco según los distintos autores (Nowak, 1999; Rylands y cols., 2000; Groves, 2001). Los calitricidos en las clasificaciones taxonómicas más antiguas se dividían en dos familias, Callitrichidae y Callimiconidae (Hershkovitz, 1977) pero en la actualidad la tendencia es su clasificación en un solo grupo como subfamilia (Rylands y cols., 2000) tal y como se muestra en la Tabla I.

Clasificación	Familia	Subfamilia	Género
Hershkovitz, 1977	Callitrichidae	Callitrichinae	Callithrix, Cebuella, Saguinus y Leontopithecus
	Callimiconidae	Callimiconinae	Callimico
	Cebidae	Cebinae	Cebus
		Aotinae	Aotus
		Saimirinae	Saimiri
		Callicebinae	Callicebus
		Pitheciinae	Pithecia, Cacajao y Chiropotes
		Alouattinae	Alouatta
Atelinae	Ateles, Lagothrix y Brachyteles		
Rosenberger, 1981	Cebidae	Callitrichinae	Callithrix, Cebuella, Saguinus, Leontopithecus y Callimico
		Cebinae	Cebus y Saimiri
	Atelidae	Atelinae	Ateles, Lagothrix, Brachyteles y Alouatta
		Pitheciinae	Pithecia, Chiropotes, Cacajao, Aotus y Callicebus
Schneider y Rosenberger, 1996	Cebidae	Callitrichinae	Callithrix, Cebuella, Saguinus, Leontopithecus y Callimico
		Cebinae	Cebus y Saimiri
		Aotinae	Aotus
	Pitheciidae		Pithecia, Cacajao y Chiropotes
			Callicebus
	Atelidae	Atelinae	Ateles, Lagothrix, Brachyteles y Alouatta

Tabla I: clasificaciones taxonómicas propuestas para los primates del Nuevo Mundo. En color rojo aparecen las distintas categorías en las que se incluye a los calitricidos.

Los calitricidos presentan una serie de características morfológicas y ecológicas que los diferencian del resto de los primates, tanto de los primates Neotropicales como de los del Viejo Mundo.

Algunas de estas características morfológicas son el pequeño tamaño, con una longitud que oscila entre los 130 y los 370 mm y un peso de 100 a 900 g y la ausencia de cola prensil, con una longitud de 150 a 420 mm. Presentan uñas en forma de garra en todos los dedos con la excepción del dedo pulgar de los pies, en los que aparece una uña plana. Su fórmula dentaria es $(i2/2, c1/1, pm3/3, m2/2)_2$ y presentan un pulgar no oponible. Además de estas características, los calitricidos comparten otra serie de similitudes, que hacen referencia a su ecología y comportamiento. Son diurnos y arbóreos, y su dieta está formada, principalmente, por insectos, frutos, néctar y exudados de plantas. Viven en pequeños grupos sociales con un sistema de apareamiento variable, tanto intra como interespecíficamente. Todos los individuos del grupo cooperan en la crianza de los infantes, y los individuos subordinados, principalmente las hembras, tienen suprimida la reproducción aún siendo maduros sexualmente. El periodo de gestación varía entre los 125 y los 165 días, tras el cual paren habitualmente gemelos dizigóticos. Las hembras reproductoras presentan una ovulación posparto, pudiendo quedar nuevamente preñadas mientras todavía la lactancia es la única fuente de alimentación de las crías.

Estas características morfológicas y reproductoras están presentes en los géneros *Saguinus*, *Callithrix*, *Leontopithecus* y *Cebuella*, mientras que el caso de *Callimico* supone una excepción en la fórmula dentaria, el nacimiento de gemelos y la supresión de los individuos subordinados. Por esta razón, en este trabajo se ha

optado por no considerar a la especie *Callimico goeldii* en la descripción de las características generales de los calitricidos, siguiendo la clasificación en dos subfamilias por la que optan diversos autores (Thorington, 1976; Sussman y Kinzey, 1984; Napier y Napier, 1985; Groves, 1989, Martin, 1992):

Subfamilia Callimiconinae: monofilética, con un único género, *Callimico*, y una única especie, *Callimico goeldii*. Esta especie comparte características tanto con los cébidos como con los calitricidos, aunque las últimas investigaciones la sitúan más cercana a estos últimos.

Subfamilia Callitrichinae: formada por dos grupos, sin valor taxonómico, que incluyen los 4 géneros que forman esta subfamilia. Marmosetes: *Cebuella* y *Callithrix* y Tamarines: *Saguinus* y *Leontopithecus*; y que presentan todas las características mencionadas anteriormente.

El número de especies que existen para cada género varía según los diversos autores (Rylands, Coimbra-Filho y Mittermeier, 1993; Nowak, 1999, Rylands y cols., 2000; Groves, 2001). En las últimas revisiones publicadas sobre la taxonomía de los primates, Nowak (1999) hace un resumen de las distintas tendencias en especificación y subespecificación de los componentes de los distintos géneros, contabilizando un total de 35 especies, mientras que Rylands y cols. (2000) las reducen a 33.

Las primeras clasificaciones taxonómicas de los calitricidos consideraron muchas de las características morfológicas como retenciones de rasgos primitivos de esta subfamilia. Sin embargo, estudios posteriores han llevado a considerar estas características como resultados secundarios de la adaptación a los nichos ecológicos que han explotado las distintas especies que constituyen el grupo (por ejemplo Sussman y Kinzey, 1984).

Dentro de estas características, las que hacen referencia a la reproducción han sido las que mayor interés han despertado entre los primatólogos interesados en los calitricidos en los últimos años (Dixon, 1998). En concreto aquellas que hacen referencia al sistema de apareamiento (McGrew y McLuckie, 1986; Sussman y Garber, 1987; Goldizen, 1989; Price y McGrew, 1991; Dixon, 1993; Dunbar, 1995a y 1995b), a la supresión reproductora de los individuos subordinados (Abbott, 1984; Epple y Katz, 1984; Evans y Hodges, 1984; French y cols., 1984; Tardif, 1984; Ziegler y cols., 1987; Savage y cols., 1988; Heistermann y cols., 1989; Saltzman y cols., 1994; French, 1997) y a la cooperación, principalmente en la crianza (Garber y cols., 1984; Goldizen, 1987; Sussman y Garber, 1987; Savage, 1990; Tardif y cols., 1993; Snowdon, 1996; Tardif, 1997; Sánchez y cols., 1999).

1.2.- Características reproductoras de los calitricidos

Todos los calitricidos comparten una serie de características reproductoras que les confieren un carácter especial entre los primates (French, 1997; Dixon, 1998). Viven en pequeños grupos en los que normalmente sólo se reproduce una pareja (French, 1997). La hembra reproductora pare de 1 a 3 crías, aunque lo habitual es que sean gemelos dizigóticos (Hershkovitz, 1977), que representan en el momento del nacimiento un porcentaje del 16 al 20 % del peso de la madre (Tardif y cols., 1993). El nacimiento de gemelos parece haber evolucionado paralelamente a una tendencia filética al enanismo de los calitricidos (Eisenberg, 1978; Ford, 1980; Leutenegger, 1980; Sussman y Kinzey, 1984; Rylands, 1989). Los tamarines y marmosetes habrían reducido su tamaño corporal como adaptación a las distintas presiones selectivas provocadas por la adaptación al nicho ecológico que han explotado, principalmente por la limitación de los recursos, la presión predatoria y la competición interespecífica (Ford, 1980; para una revisión ver Caine, 1993). Además, los calitricidos presentan un útero simple, así como dos pezones en la región pectoral, características que son típicas de los primates que paren una única cría. Por esta razón, diversos autores han hipotetizado que los calitricidos habrían evolucionado a partir de un antecesor común que tendría una sola cría en cada nacimiento (Leutenegger, 1973, Hampton, 1975), que al reducir su tamaño corporal habría favorecido el nacimiento de dos crías compensando así el elevado peso de éstas al nacer, en relación al tamaño corporal de la madre. Por otro lado, las hembras reproductoras presentan un período de gestación que oscila entre los 125

(*Leontopithecus*) y los 165 (*Saguinus*) días aproximadamente (Sussman y Kinzey, 1984). Este periodo de gestación resulta inusualmente largo en relación con el tamaño corporal de las madres y con el grado de desarrollo que presentan las crías en el momento del nacimiento (Martin, 1992). Algunos autores defienden que la elongación del periodo de gestación se produce por una detención del desarrollo embrionario en sus primeras fases (Martin, 1992), mientras otros hablan de un enlentecimiento del desarrollo debido, bien, a la formación de la placenta (Hartwig, 1996) o a los costos producidos por la lactancia simultánea de las crías en el momento de la nueva concepción (Ziegler y cols., 1990; Tardif, 1994). Asimismo, las hembras reproductoras presentan una ovulación a los 12-32 días después del parto, por lo que pueden volver a quedarse preñadas mientras las crías son aún dependientes en su nutrición de la leche materna (Lunn y McNeilly, 1982).

Otra peculiaridad reproductora de los calitricidos es el hecho de que todos los individuos del grupo cooperan en la crianza de los infantes (Cleveland y Snowdon, 1984; Garber y cols., 1984; Rylands, 1985; Terborgh y Goldizen, 1985; Goldizen, 1987; Sussman y Garber, 1987; Savage, 1990, Snowdon, 1996). Se ha propuesto que debido al nacimiento de gemelos y al elevado peso que representan para la madre, la pareja reproductora por sí sola tendría muchos problemas para sacar las crías adelante (Garber y cols., 1984; Goldizen, 1987; Goldizen, 1990; Tardif y cols., 1993). Algunos datos indican que existe una relación directa entre el número de cooperantes adultos en el grupo y la supervivencia de las crías (Garber y cols., 1984; Goldizen, 1987; Goldizen, 1990; Tardif y cols., 1993). Asimismo, se ha visto que son

principalmente los padres seguidos por los machos adultos no reproductores los que más cooperan en la crianza, principalmente mediante el transporte de las crías (Terborgh y Goldizen, 1985; Rylands, 1986; Goldizen, 1987), aunque también con el aporte de alimento sólido a éstas (Price y Feistner, 1993; Tardif y cols., 1993), si bien existe cierta variabilidad según las especies (Tardif y cols., 1993). En condiciones de cautividad la mayoría de estos cooperantes son hijos de anteriores camadas de la pareja reproductora (Tardif, 1994) mientras que en libertad además de estos cooperantes emparentados (Terborgh y Goldizen, 1985; Goldizen, 1987) pueden cooperar individuos procedentes de migraciones (Garber y cols., 1984; Goldizen, 1987; Sussman y Garber, 1987; Savage, 1990; Tardif y cols., 1993). Según analiza Tardif (1997), en el caso de los cooperantes emparentados, éstos se podrían beneficiar de la supervivencia de las crías mediante el aumento de su eficacia inclusiva. Para los cooperantes no parientes se proponen, sin embargo, otro tipo de beneficios que también pueden obtener los parientes, tales como la adquisición de experiencia en el cuidado de las crías, la permanencia en el grupo y herencia de la posición reproductora o la utilización del transporte como una estrategia de cortejo para los machos (Price, 1990). La cooperación entre los distintos miembros del grupo no se produce únicamente en el cuidado de las crías, sino también en otro tipo de actividades como la defensa del territorio o como la detección de potenciales predadores (French y Snowdon, 1981; Harrison y Tardif, 1994; Moore y cols., 1991).

Por otro lado, los calitricidos presentan cierta variabilidad en el sistema de apareamiento (HersHKovitz, 1977; Leutenegger, 1980; Garber y cols., 1984; Terborgh y Goldizen, 1985; Sussman y Garber, 1987). Hasta los primeros años de la

década de los 80 se consideraba la monogamia como el sistema de apareamiento típico en todos los géneros de los calitricidos (p.ej. Dawson, 1976; Neyman, 1978; Stevenson y Rylands, 1988). Los datos que apoyaban esta idea se basaban en los comportamientos observados principalmente en cautividad. En cautividad los grupos más estables eran aquellos que estaban formados por una pareja reproductora y sus hijos (Epple, 1978). Asimismo, los individuos adultos se mostraban muy agresivos cuando se encontraban con individuos adultos extraños del mismo sexo (Epple, 1978). Además, los datos que existían en libertad nunca mostraban a más de una hembra con crías dentro del mismo grupo (Dawson, 1978; Neyman, 1978; Izawa, 1978; Hubrecht, 1984). Sin embargo, a medida que se fueron realizando más estudios en libertad, se vio que podían existir sistemas de apareamiento alternativos a la monogamia (Rylands, 1982, 1986; McGrew y McLuckie, 1986; Goldizen, 1987, 1989; Sussman y Garber, 1987; Garber y cols., 1991; Price y McGrew, 1991; Dixon, 1993; Garber, 1997; Savage y cols., 1997). Según Sussman y Garber (1987), basándose en los datos obtenidos con anterioridad por diversos autores, el sistema de apareamiento más frecuente sería aquel funcionalmente poliándrico. Los autores vieron que los grupos en los que únicamente existía una pareja de individuos adultos en libertad eran muy raros, normalmente existían más de dos individuos adultos por grupo (*Saguinus o. geoffroyi*, Dawson, 1978; *S. myxtas* y *S. fuscicollis*, Soini, 1981, 1982; *S. fuscicollis*, Terborgh y Goldizen, 1985). Además, los individuos adultos no estaban todos emparentados sino que habitualmente existían individuos procedentes de migraciones (*Saguinus o. geoffroyi*, Dawson, 1978; *S. o. oedipus*, Neyman, 1978; *S. myxtas*, Garber y cols., 1984; *Callithrix jacchus*, Hubrecht, 1984; *S. fuscicollis*,

Soini, 1985). Asimismo, se han recogido datos en los que se observaba a una hembra apareándose con más de un macho (*Saguinus fuscicollis*, Terborgh y Goldizen, 1985; *Callithrix jacchus*, Hubrecht, 1984). Goldizen (1989) llegó a la misma conclusión que los autores anteriores en un estudio de características similares. La autora apostó por un sistema de apareamiento de poliandria facultativa por lo menos para *Saguinus fuscicollis*, sin descartarlo para el resto de especies de calitricidos. Por otro lado, Garber (1997) concluye que los estudios en libertad establecieron de forma clara que los calitricidos exhibían un sistema de apareamiento extremadamente variable que incluía grupos funcionalmente monógamos, poliándricos y poliginicos dentro de la misma población y en el mismo espacio de tiempo. Posteriormente diversos autores han argumentado que el sistema de apareamiento debe haber pasado por diferentes estadios evolutivos, desde la poligamia con camadas de una sola cría hasta la poliandria, acompañada del nacimiento de gemelos y la crianza cooperativa, en respuesta a las distintas presiones selectivas a las que se han visto expuestos (para una revisión ver Caine, 1993).

Otras características reproductoras como son la presencia de glándulas especializadas de marcaje, la existencia de órgano vomeronasal y la supresión de la reproducción en los individuos subordinados, tienen una mayor relevancia en el presente trabajo, por lo que se tratan de manera más detallada a continuación. Aunque estas características se consideran comunes a todos los miembros de los calitricidos, existe cierta variabilidad entre los distintos géneros y sus especies.

1.2.1.- Glándulas y Marcajes

Los calitricidos poseen una serie de glándulas epidérmicas complejas distribuidas por la superficie ventral y anogenital del cuerpo. Estas glándulas producen secreciones que depositan sobre el sustrato mediante el comportamiento de marcaje. Las secreciones glandulares están formadas por una serie de compuestos químicos volátiles, entre los que se han identificado el escualeno y ácidos butíricos, y otros componentes no volátiles de distinta naturaleza, como proteínas de alto peso molecular que se adhieren al sustrato (Epple y cols., 1981; Belcher y cols., 1988, 1989, 1990). La forma y función de la conducta de marcaje varía según la glándula implicada (French y Cleveland, 1984; Epple y cols., 1993). Las glándulas se encuentran en la región pectoral o esternal, en la región suprapúbica y/o en la región anogenital en función de la especie, pero no todas las especies de calitricidos presentan las mismas glándulas, ni, por tanto, los mismos tipos de comportamientos de marcaje (Epple y cols., 1986; Snowdon y Soini, 1988; Epple y cols., 1993). En el marcaje anogenital además de las secreciones específicas de las glándulas de la región anogenital pueden depositarse sobre el sustrato pequeñas cantidades de orina y, en el caso de las hembras, de secreción vaginal (Epple y cols., 1993).

La frecuencia con la que se dan estos comportamientos de marcaje está influenciada por una gran variedad de factores, tanto fisiológicos como sociales y ambientales (Epple y cols., 1993). Diversos autores han constatado la variación en la frecuencia de marcaje anogenital de las hembras reproductoras en relación a la fase del ciclo ovulatorio en la que se hallaban (*Saguinus oedipus*, Muckenhirn, 1967; French y Snowdon, 1981; *Saguinus fuscicollis*, Epple, 1975; *Callithrix jacchus*, Box,

1978; *Leontopithecus rosalia*, Kleiman, 1978; Callitrichidae, Epple y cols., 1993). Así, en *Saguinus oedipus*, French y Snowdon (1981) han visto que las hembras reproductoras aumentaban su frecuencia de marcaje durante la fase del ciclo en la que se producía la ovulación, lo que han interpretado como signo de atracción sexual dirigido hacia el macho cuando la hembra es receptiva. Pero este aumento de la frecuencia de marcaje, también, puede darse durante la gestación en *Saguinus oedipus* (Muckenhirn, 1967), en *Saguinus fuscicollis* (Epple 1975) y en *Callithrix jacchus* (Box, 1978). Se ha planteado que los marcajes anogenitales en este período servirían para promover la cohesión grupal, asegurándose la madre la presencia de los cooperantes en el momento del nacimiento (Epple y cols., 1993).

También, ha sido constatado por diversos autores el papel inhibitorio que desempeñan los marcajes anogenitales de las hembras dominantes sobre los ciclos ovulatorios de las hembras subordinadas; se ha visto que el tiempo que transcurría en producirse la primera ovulación en las hembras subordinadas aisladas de su grupo natal y emparejadas con un macho no emparentado aumentaba al ser expuestas a las secreciones de los marcajes anogenitales de la hembra dominante (*Callithrix jacchus*, Abbott, 1984; *Saguinus fuscicollis*, Epple y Katz, 1984; *Saguinus oedipus*, French y cols., 1984; Savage y cols., 1988). Asimismo, la frecuencia de marcaje de los individuos reproductores tiende a ser mayor que la de los subordinados, sobre todo cuando los grupos contienen individuos no emparentados (*Saguinus oedipus*, French y Snowdon, 1981; *Saguinus fuscicollis*, *Callithrix jacchus*, Epple y cols., 1986). Se ha comprobado que los calitricidos olfatean y lamen tanto las glándulas como las marcas de otros individuos (French y Snowdon, 1981; French y Cleveland, 1984;

French y cols., 1984; Epple y cols., 1986, 1993; Ziegler y cols., 1993; Washabaugh y Snowdon, 1998), lo que sugiere que la comunicación química debe jugar un papel muy importante en este grupo (Ziegler y cols., 1990; Epple y cols., 1993)

Por otro lado, se han relacionado, en distintas especies, los marcajes con los comportamientos agresivos. Así, diversos estudios indican que los marcajes de machos y hembras dominantes de grupos bien establecidos en *Callithrix jacchus* y en *Saguinus fuscicollis* aumentan notablemente cuando se confrontan con individuos extraños (Epple y cols., 1986), si bien en *Saguinus oedipus*, ante la presencia de individuos extraños, este aumento se produce únicamente en el caso de las hembras dominantes, y en relación con el marcaje suprapúbico (French y Snowdon, 1981).

Asimismo se ha visto que ciertos marcajes, principalmente los marcajes suprapúbicos, pueden cumplir una función territorial al marcar más frecuentemente en zonas determinadas y limitadas tanto en libertad como en cautividad (*Saguinus geoffroyi*, Dawson, 1979; *Saguinus oedipus*, French y Snowdon, 1981; *Saguinus fuscicollis*, Bartecki y Heymann, 1990; *Callithrix humeralifer*, Rylands, 1990; Callitrichinae, Terborgh, 1983; Sussman y Kinzey, 1984). El contenido de los marcajes realizados en estas situaciones cumpliría una función de aviso de presencia tanto inter como intraespecífico (Rylands, 1990; Epple y cols., 1993)

1.2.2.- Órgano vomeronasal

La variación en la morfología y la frecuencia de la conducta de marcaje parece indicar que la comunicación química juega un papel muy importante entre los calitricidos (Ziegler y cols., 1990; Epple y cols., 1993). Diversos autores han demostrado (ej., Ziegler y cols., 1993; Washabaugh y Snowdon, 1998) que tanto los machos como las hembras de *Saguinus oedipus* eran capaces de discriminar entre marcas de hembras no familiares y familiares y si éstas presentaban ciclos ováricos o no. Esta comunicación olfativa tan precisa es posible por la existencia de un órgano vomeronasal en la mayoría de los calitricidos (Hunter y cols., 1984), aunque de forma rigurosa son pocas las especies en las que se ha estudiado esta estructura (*Saguinus fuscicollis*, Hunter y cols., 1984, Mendoza y cols., 1998; *Callithrix jacchus*, Taniguchi y cols., 1992; *Cebuella pygmaea*, Evans y Grigorieva, 1994; *Saguinus labiatus*, Evans y Grigorieva, 1994; Callitrichidae, Bhatnagar y Meisami, 1998).

El órgano vomeronasal en mamíferos constituye el sistema olfatorio accesorio o secundario y se une en el hipotálamo con aquellos centros neurales relacionados con el comportamiento sexual (Estes, 1972) y su función consiste en la captación de feromonas relacionadas con el comportamiento social y reproductor (Wysocki y cols., 1980). Dentro del grupo de los Primates el órgano vomeronasal aparece bien desarrollado en los Prosimios (Evans y Schilhing, 1994) y se mantiene en los Monos del Nuevo Mundo, principalmente en los calitricidos (Hunter y cols., 1984), aunque sin embargo se encuentra prácticamente desaparecido, al menos funcionalmente, en los Monos del Viejo Mundo (Bhatnagar y Meisami, 1998). En los calitricidos el

órgano vomeronasal se comunica con el exterior a través la cavidad nasal y la cavidad oral mediante los conductos palatinos, mientras que en primates del Viejo Mundo, cuando aparece, se comunica directamente con la cavidad nasal sin la mediación de estos conductos (Loo y Kanagasuntheram, 1972; Loo, 1973; Johnson y cols., 1985). Taniguchi y cols. (1992) concluyen que este órgano vomeronasal que pueden presentar los Monos del Viejo Mundo no sería funcional como consecuencia de la reducción en la importancia de la comunicación olfativa.

El sistema vomeronasal formado por el órgano vomeronasal y los conductos palatinos se ha demostrado que es útil para la captación de compuestos químicos de poca volatilidad presentes en sustancias líquidas. Estos compuestos se pueden encontrar formando parte de las secreciones de las glándulas anogenitales de los calitricidos, tal y como se ha comentado en el apartado anterior, actuando como señales químicas que influyen en la expresión de las conductas sociosexuales en estos primates (Wysoki y cols., 1985; Aujard, 1997)

1.2.3.- **Supresión de la reproducción**

La supresión reproductora que presentan las hembras subordinadas de los calitricidos mientras permanecen en sus grupos natales puede ser fisiológica y/o conductual. Sin embargo, esta supresión no se produce de igual manera en las hembras subordinadas de los distintos géneros.

Así, en *Leontopithecus* (*Leontopithecus rosalia*) no se produce una supresión fisiológica de la ovulación en las hembras subordinadas mientras permanecen en sus grupos familiares en este caso la supresión reproductora es principalmente comportamental, impidiendo la hembra dominante las interacciones sexuales del resto de las hembras subordinadas con los machos (French y cols., 1984; French y Stribley, 1987). Esto se ve facilitado por la sincronización de los ciclos ovulatorios en todas las hembras adultas dentro de un mismo grupo (Abbott y cols., 1993).

En *Cebuella pygmaea* se han observado embarazos simultáneos en el mismo grupo familiar en condiciones de cautividad (Snowdon, 1990). Aunque diversos estudios proponen una estructura reproductora en la que una única hembra monopoliza la reproducción (Soini, 1982, 1987; Ziegler y cols., 1990; Carlson y cols., 1996). Sin embargo en este caso no se dispone de más información sobre cómo se produce la supresión reproductora en las hembras subordinadas.

Callithrix jacchus fue la primera especie de calitricidos en la que se vio la existencia de supresión fisiológica en las hembras subordinadas (Epple, 1967). Abbott y Hearn (1978) descubrieron que era la hembra dominante la que monopolizaba la reproducción. Esta supresión reproductora se reconoce por la carencia de conductas sexuales en las hembras subordinadas (Abbott, 1984), por la inhibición de la ovulación a través de mecanismos fisiológicos (Abbott y Hearn, 1978; Abbott, 1984; Evans y Hodge, 1984; Abbott y cols., 1988, 1990) y por el retraso de la edad a la que las hembras alcanzan la madurez sexual (Evans y Hodge, 1984). En cautividad y en grupos familiares, se ha visto que ninguna (Evans y Hodges, 1984) o casi ninguna (Abbott, 1984) de las hijas adultas ovula. Sin embargo, cuando estas hembras se encuentran en grupos con individuos sin relación de parentesco, a pesar de que el 75% de ellas no ovula, el 25% desarrolla ciclos ovulatorios oligocíclicos (Abbott y George, 1991). La supresión de la reproducción de las hembras subordinadas se manifiesta mediante un retraso en la edad a la que estas hembras alcanzan la madurez sexual y mediante la inhibición de la ovulación (Rothe, 1975; Barretty y cols., 1990; Abbott y cols., 1993).

En *Saguinus*, normalmente, ninguna de las hijas subordinadas ovula mientras permanecen en sus grupos natales (*Saguinus oedipus*: French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987; Savage y cols., 1988; Heistermann y cols., 1989; *Saguinus fuscicollis*: Epple y Katz, 1984; *Saguinus labiatus*: Kuderling y cols., 1992). Al igual que ocurría con *Callithrix* las hembras subordinadas presentan un retraso en la madurez sexual e inhibición de la ovulación. Epple y Katz (1984) encontraron que las hembras

subordinadas de *Saguinus fuscicollis* se mostraban acíclicas mientras permanecían en presencia de sus madres. Los mismos resultados encontraron French y cols. (1984) y Savage y cols. (1988) para *Saguinus oedipus*, si bien Tardif (1984) encontró que alguna de estas hembras mostraba algún pico en las concentraciones de progesterona, lo que indicaba cierto grado de actividad ovárica.

Los lince de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) viven en pequeños grupos sociales formados habitualmente por 3-13 individuos que defienden activamente un territorio que varía entre 1,3 y 12 Ha (Neyman, 1979). Son omnívoros de dieta 2/3 basada en frutos y hojas de árboles y arbustos en la vertiente norte del cerro Napitima en Colombia (Neyman, 1979). El componente principal de su dieta son insectos principalmente grandes coleópteros, frutos, semillas de plantas y néctar, aunque también forman parte de la misma distintas variedades de vegetales, raíces, papayas, melocotones y, ocasionalmente, huevos de aves (Berakova, 1979).

Los lince de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) pasan el resto de su vida del género viviendo en grupos en los que habitualmente sólo hay una hembra reproductora dominante (Preble, 1975). Son también los un largo período de lactación de 134 días para haber hecho periodos de lactancia (Harris et al., 1980). Los machos dependen en el momento del nacimiento de aproximadamente el 15% del peso de la madre (Tardif y cols., 1993) que tiene una ovulación a los 27,3 ± 3,3 días después del parto (Zisler y cols., 1990), mientras todavía la leche materna es la única fuente energética de los crías. Los demás miembros del grupo comparten con la

1.3.- Características del Titi de Cabeza Blanca

1.3.1.- Generalidades

Siguiendo la revisión de Nowak (1999) se puede decir que dentro de los calitricidos es el género *Saguinus* el que posee una mayor diversificación, con un total de 12 especies, entre las que se encuentra *Saguinus oedipus*, especie utilizada como modelo en el presente trabajo.

Los titis de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) viven en pequeños grupos sociales formados normalmente por 3-13 individuos que defienden activamente un territorio que varía entre 7,8 y 10 Ha (Neyman, 1978). Son endémicos de zonas de bosque tropical y bosque de crecimiento secundario en la vertiente oeste del río Magdalena en Colombia (Neyman, 1978). El componente principal de su dieta son insectos -principalmente grandes ortópteros-, frutas, exudados de plantas y néctar; aunque también forman parte de la misma distintas variedades de vegetales, arañas, pequeños vertebrados y, posiblemente, huevos de aves (Herskovitz, 1977).

Los titis de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) como el resto de especies del género viven en grupos en los que habitualmente sólo hay una única hembra reproductora-dominante (French, 1997). Esta hembra tras un largo período de gestación de 184 días pare habitualmente gemelos dizigóticos (Hartwig, 1996). Las crías representan, en el momento del nacimiento, aproximadamente el 15% del peso de la madre (Tardif y cols., 1993) que tiene una ovulación a los $27,3 \pm 4,1$ días después del parto (Ziegler y cols., 1990), mientras todavía la leche materna es la única fuente nutricional de las crías. Los demás miembros del grupo cooperan con la

madre en la crianza de los infantes. La cooperación se produce principalmente por medio de la participación en el transporte de las crías (Tardif, 1997) y del compartimiento de la comida con éstas (Tardif y cols., 1992). Estos cooperantes suelen ser individuos adultos y subadultos de los dos sexos (Price, 1990). El estadio de subadulto se reconoce porque los individuos comienzan a realizar marcajes anogenitales de forma regular (Cleveland y Snowdon, 1984) y exhiben todas las pautas típicas del comportamiento agonístico, incluida la piloerección (Yamamoto, 1993). La categoría de adulto la alcanzan alrededor de los dos años, cuando los animales consiguen el tamaño máximo y alcanzan la madurez sexual, es decir pueden ser capaces de reproducirse (Cleveland y Snowdon, 1984). Sin embargo estos individuos mientras permanecen en sus grupos natales no se reproducen, y no muestran ningún cambio comportamental que indique que han alcanzado dicha madurez (Yamamoto, 1993).

1.3.2.- **Supresión de la reproducción**

El hecho de que la actividad reproductora se encuentre limitada, aparentemente, a una única hembra dentro del grupo se debe a la existencia de una serie de mecanismos proximales, tanto fisiológicos como conductuales, que controlan la reproducción del resto de miembros del grupo (French, 1997). Estos mecanismos provocan que las hembras cooperantes sufran un retraso de la madurez sexual y una inhibición de la ovulación mientras se encuentran en sus grupos natales.

- Retraso de la madurez sexual

Según French (1997) "*... de manera estricta el retraso de la pubertad se refiere al retraso temporal en la maduración de los procesos neuroendocrinos que dan lugar a una función reproductora normal, y es conceptualmente diferente a otras formas de fallos ovulatorios o reproductores...*". Entendiendo como madurez sexual el momento en el que los niveles de progesterona en plasma son detectables de forma estable, Tardif (1984) encontró que las hembras emparejadas con machos adultos no emparentados alcanzaban la madurez sexual a edad más temprana que aquéllas que se mantenían dentro de sus grupos familiares. Para la determinación del momento en el que se producía la madurez, analizó las concentraciones de progesterona en plasma de 11 hembras, 6 en presencia de machos no relacionados y 5 dentro de sus grupos familiares. Los resultados indicaron que la pubertad se producía a los $590 \pm 54,6$ días de edad en las hembras que permanecían en sus grupos natales y a los $442 \pm 17,3$ en las que se encontraban en presencia de un macho no emparentado. Así mismo, Ziegler y cols. (1987) estudiaron la actividad ovárica de

14 hembras de *Saguinus oedipus* de distintas edades y en distintos contextos sociales (en presencia del grupo familiar, en aislamiento y en presencia de un macho no emparentado). A diferencia de Tardif, estos autores analizaron los niveles de estrógenos en orina para la determinación del momento en el que se produce la madurez sexual, y los de hormona luteinizante (LH) como indicador de actividad ovulatoria. Encontraron que existían diferencias en la actividad ovulatoria que mostraban las distintas hembras según fueran los contextos sociales en los que se hallaban. Todas alcanzaron la madurez sexual, si bien este proceso se vio acelerado cuando las hembras fueron aisladas de sus grupos familiares y más aún cuando se encontraron en presencia de un macho no emparentado. Dichas hembras en presencia de su grupo no mostraban un incremento de sus niveles hormonales hasta los 15-17 meses de edad mientras que emparejadas con un macho extraño lo hacían a los 10-11 meses.

- Supresión de la ovulación

Las hembras de tití de cabeza blanca poseen un ciclo ovulatorio con una duración de 15 a 24 días (Ziegler y cols., 1993). Las distintas fases que forman este ciclo se han definido por las distintas concentraciones de hormona luteinizante (LH), progesterona y estrógenos que aparecen en cada una de ellas, analizadas tanto en plasma como en orina (French y cols., 1983; Ziegler y cols., 1987; Ziegler y cols., 1993). Durante el ciclo la ovulación se caracteriza por la aparición de un pico en las concentraciones de LH coincidente con un incremento en los niveles de progesterona en plasma y de estrógenos en orina (Ziegler y cols., 1993). La fase folicular se

caracteriza por mostrar concentraciones basales de progesterona en plasma y estrógenos en orina durante los 5 días anteriores a que se produzca el pico en LH. Asimismo, la fase luteínica, con una duración media de $16,36 \pm 3,64$ días, se caracteriza por un incremento en los niveles de estrógenos (Ziegler y cols., 1993). Este ciclo ovulatorio también se puede conocer mediante los cambios en las concentraciones de progesterona fecal (Heistermann y cols., 1993). Dichos autores describieron las distintas fases del ciclo ovulatorio según las concentraciones de progesterona y en comparación con los ciclos de estrógenos y LH descritos anteriormente en plasma y en orina. Así vieron que las concentraciones de progesterona durante la fase luteínica eran de 5 a 10 veces más elevadas que las que aparecían durante la fase folicular y que en el momento de la ovulación se producía un incremento significativo de dichas concentraciones dentro de las 48 h posteriores al incremento de las concentraciones de progesterona en plasma.

Sin embargo, este ciclo sólo lo presentan las hembras reproductoras, ya que las subordinadas no llegan a ovular mientras permanecen en sus grupos familiares (French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987; Savage y cols., 1988; Heisterman y cols., 1989). Las hembras subordinadas no ovulan debido a que los niveles hormonales se distribuyen de forma atípica y claramente acíclica. Los folículos ováricos se vuelven atétricos y la ovulación no llega a producirse (Ziegler y cols., 1987).

Para comprobar que existía inhibición de la ovulación en las hembras subordinadas mientras permanecían en sus grupos natales, French y cols. (1984) estudiaron las variaciones en las concentraciones de estrógenos en orina de 5 hembras subordinadas de tití de cabeza blanca en diferentes situaciones experimentales. Observaron a todas las hembras en dos situaciones diferentes, en sus grupos familiares o en presencia de la hembra reproductora y posteriormente emparejadas con un macho no emparentado. Pese a existir diferencias individuales entre ellas, todas las hembras mostraron durante la primera fase del estudio concentraciones de estrógenos muy bajas y claramente acíclicas. Sin embargo, estas concentraciones aumentaron rápidamente al ser separadas del grupo y emparejadas con un macho no emparentado y se distribuyeron de forma típicamente cíclica. Adicionalmente, los autores de este estudio observaron a una de las hembras primero en presencia únicamente de su padre, después en presencia de su padre y de una hembra dominante (cíclica) y por último emparejada con un macho no emparentado. Esta hembra en presencia del padre desarrolló ciclos ovulatorios normales, con una duración aproximada de 25 días. Sin embargo, al introducir a la hembra dominante, los niveles de estrógenos disminuyeron drásticamente, dejando de mostrar ciclicidad hasta que fue separada y emparejada con un macho no emparentado. Para demostrar que estos cambios en las concentraciones hormonales no se debían al hecho de que las hembras subordinadas no hubieran alcanzado la edad de la madurez sexual, Ziegler y cols. (1987) estudiaron las concentraciones de estrógenos y LH en orina en 6 hembras subordinadas de más de 24 meses de edad. Analizaron las concentraciones hormonales de estas hembras en presencia de sus grupos familiares, en aislamiento y

emparejadas con un macho no emparentado. Las concentraciones de estrógenos y LH mientras permanecieron en sus grupos familiares fueron bajas y se distribuyeron de forma acíclica. Cuando las hembras se aislaron las concentraciones se incrementaron pero siguieron sin distribuirse de forma cíclica y, únicamente, cuando fueron emparejadas con un macho no emparentado comenzaron a tener ciclos ovulatorios normales. Además todas las hembras quedaron preñadas rápidamente después del emparejamiento, produciendo crías viables. Estos resultados indicaron que las hembras mayores de 24 meses son totalmente maduras sexualmente y que son fértiles tan pronto como se dan las condiciones sociales adecuadas. Savage y cols. (1988) encontraron resultados que corroboraban los encontrados en el estudio anterior. Sin embargo, en el estudio de estos autores las hembras subordinadas, además, al emparejarlas con un macho no relacionado, eran expuestas a las secreciones procedentes de marcajes de los individuos de sus grupos familiares, de individuos de grupos no emparentados y de una muestra control en la que no existía ninguna sustancia procedente del marcaje de ningún individuo. Se analizaron los perfiles hormonales que presentaron dichas hembras durante 8 semanas en cada una de estas tres nuevas situaciones. Todas las hembras ovularon al emparejarlas con un macho extraño pero aquellas que fueron expuestas durante las primeras 8 semanas a los marcajes del grupo familiar sufrieron un retraso en su primera óvulación en relación a aquellas expuestas a la situación control. Además, ninguna de las hembras quedó preñada durante las 8 semanas en las que fueron expuestas a las secreciones de los marcajes familiares, todas lo hicieron durante la situación control. Aunque, si cuando se producía la transferencia de los marcajes, tanto familiares como no

familiares, estas hembras ya habían comenzado a ovular o ya estaban preñadas, estas secreciones no ejercían ningún efecto sobre ellas. Estos resultados indicaron que debían existir ciertas señales químicas procedentes de los marcajes de la familia que influían en la fertilidad de las hembras y no sólo la presencia de un macho extraño, como se había visto hasta ese momento.

Por otro lado, el estado reproductor de las hembras de tití de cabeza blanca, definido por sus niveles hormonales, se ha relacionado con la expresión de una serie de conductas socio-sexuales típicas de la especie. Así las conductas socio-sexuales aparecerían únicamente de manera frecuente en las hembras reproductoras que presentaban ciclos ovulatorios normales, mientras que en las hembras subordinadas la aparición de estas conductas sería muy rara (Hampton y cols., 1966). Algunos autores (French y cols., 1984; Savage y cols., 1988) demostraron que estas conductas empezaban a aparecer en las hembras subordinadas cuando se les aislaba de sus grupos familiares, lo que estaba relacionado con una variación en las concentraciones hormonales. No obstante, la expresión de las conductas socio-sexuales no se hacía máxima hasta que estas hembras no comenzaban a desarrollar ciclos ovulatorios normales al emparejarlas con un macho no emparentado.

Otro comportamiento mediante el cual se podía inferir el estado reproductor de las hembras eran los marcajes anogenitales (French y Snowdon, 1981; French y Cleveland, 1984; French y cols., 1984; Heistermann y cols, 1989; Ziegler y cols., 1993; Washabaugh y Snowdon, 1998). Como ya se ha indicado anteriormente, algunos estudios han demostrado que existen diferencias significativas en la frecuencia de marcajes anogenitales entre hembras reproductoras y hembras

subordinadas en el tití de cabeza blanca (French y cols., 1984; Heistermann y cols., 1989). Epple y cols. (1986, 1993) demostraron que eran las hembras reproductoras las que presentaban una frecuencia de marcaje anogenital más elevada, aunque con variaciones según el momento del ciclo ovulatorio en el que se encontraran. Por otro lado, French y cols. (1984) demostraron que, al igual que ocurría con las concentraciones hormonales, la frecuencia de marcaje anogenital también variaba en hembras subordinadas según las condiciones sociales en las que estas se encontraban. Dichos autores midieron la frecuencia de marcajes que realizaban 5 hembras subordinadas en presencia de sus grupos familiares o de una hembra dominante y en presencia de un macho no emparentado. Los resultados obtenidos indicaron que según aumentaba la capacidad reproductora de la hembra, al estar en presencia de un macho extraño, se incrementaba la frecuencia de marcaje, llegando a su máxima expresión cuando las hembras comenzaban a mostrar ciclos ovulatorios normales. Además, existen otros factores que también parecen afectar al estado reproductor y, por tanto, a la frecuencia de marcaje que exhiben las hembras subordinadas. Así, las hembras cooperantes de mayor edad, a pesar de no ovular mientras estaban en sus grupos natales, mostraban niveles de estrógenos más elevados que aquellas más jóvenes lo que se relacionaba con mayores frecuencias de marcajes (French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987).

Los estudios mencionados anteriormente señalan la alta correlación existente entre el estado reproductor de las hembras y el comportamiento de marcaje que estas expresan, así como las diferencias existentes entre hembras reproductoras y subordinadas. Pero además, mostraron que el marcaje no es únicamente un indicador

del estado reproductor sino que es uno de los mecanismos mediante los cuales se provoca la supresión reproductora de las hembras subordinadas de tití de cabeza blanca, según demostraron Savage y cols. (1988) al exponer a hembras recién emparejadas a las secreciones de los marcajes familiares. Asimismo, Snowdon y cols. (1993) apoyando el papel inhibitorio que ejercen los marcajes anogenitales sobre la reproducción de las hembras subordinadas, vieron que la frecuencia de marcaje de la hembra reproductora aumentaba cuando alguna de las hembras subordinadas podía presentar una competencia para su reproducción al mostrar unos niveles hormonales elevados. Dichos autores observaron que la frecuencia de marcaje anogenital de la hembra reproductora sufría variaciones a lo largo de su ciclo ovulatorio que influía, a su vez, en los marcajes de las hembras subordinadas. Así, las frecuencias de marcajes de estas últimas hembras disminuía cuando la madre se encontraba en el período de estro posparto, y, por tanto, en el momento del ciclo ovárico en el que es más probable una nueva concepción. En definitiva, cuando la hija subordinada, con unos niveles hormonales elevados, podría resultar una competidora para la reproducción de la madre.

Los miembros del grupo familiar, principalmente la madre, provocan tanto el retraso de la madurez sexual, como la supresión del ciclo ovulatorio de las hembras subordinadas básicamente por medio de señales químicas, contenidas en los marcajes, pero también de forma conductual (French y Snowdon, 1981; French y cols., 1984; Tardif, 1984; Savage y cols., 1988; Heistermann y cols., 1993; Snowdon y cols., 1993; Ziegler y cols., 1993; Tardif, 1994), en la Tabla II se muestra cuales

son los factores fisiológico/conductuales que afectan a la supresión reproductora de las hembras subordinadas.

Tabla II: resumen de los factores implicados en la aparición y el mantenimiento de la supresión reproductora de las hembras subordinadas.

Factores fisiológicos y conductuales implicados en la supresión reproductora	
Inhibitorios	Facilitadores
Marcaje de familiares (madre)	Edad de la hembra subordinada
Interacción grupal	Presencia de macho no emparentado

1.3.3.- Mecanismos conductuales implicados en la supresión de la reproducción.

Hasta ahora se ha visto el comportamiento de marcaje anogenital como un mecanismo fisiológico implicado en la supresión de la reproducción en las hembras subordinadas. Sin embargo los mecanismos implicados en el retraso de la madurez sexual y la supresión ovulatoria también tienen una dimensión conductual (Tardif, 1994). Así, el retraso de la pubertad y la inhibición de la ovulación son una consecuencia de una mezcla de factores fisiológicos y conductuales, por un lado, inhibitorios procedentes del grupo familiar y, por otro lado, de ausencia de factores

facilitadores procedentes de machos no familiares y de la edad de las hembras (French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987; Savage y cols., 1988; Barrett y cols., 1993; French, 1997). Una serie de factores conductuales procedentes tanto de la hembra reproductora como del resto de miembros del grupo familiar parecen ser especialmente importantes para el mantenimiento de la supresión (French y Snowdon, 1981; French y cols., 1984; Snowdon y cols., 1993; Ziegler y cols., 1993). Cuando las hembras subordinadas pueden suponer una amenaza para la hegemonía reproductora de la hembra dominante se puede observar como se acentúan los mecanismos conductuales implicados en el mantenimiento de la supresión. Así, Snowdon y cols. (1993) vieron que tanto la proximidad entre las hijas subordinadas y el resto de componentes del grupo familiar, como el tiempo de contacto y de espulgamiento entre ellos, afectaban a las características reproductoras de estas hembras. Dichos autores observaron que cuando se producía un nuevo nacimiento en el grupo, aquellas hembras subordinadas con cierto grado de actividad ovárica y unos niveles de estrógenos más elevados, disminuían sus concentraciones hormonales. Al mismo tiempo aumentaba el tiempo de contacto, el espulgamiento y la proximidad entre estas hembras subordinadas y el resto de miembros del grupo. Asimismo, estas hembras recibían un mayor número de agresiones por parte del resto de miembros del grupo comparadas con las que recibían antes del parto.

Diversos autores han demostrado que en libertad los altos niveles de agresiones hacia las hembras subordinadas en sus grupos, terminaban con la periferalización o dispersión de dichas hembras (McGrew y McLuckie, 1986; Tardif, 1988; French, 1997). En condiciones de cautividad, también se ha comprobado la

existencia de conductas agresivas hacia las hembras subordinadas por parte del resto de miembros del grupo que podían terminar con la expulsión de estas hembras (French y Snowdon, 1981; Heistermann y cols., 1989; French e Inglett, 1991; French, 1997; Sánchez y cols., 2002). Estas expulsiones se han interpretado como un mecanismo comportamental que reduciría la probabilidad de que varias hembras dentro de un mismo grupo puedan llegar a reproducirse. Las agresiones no sólo se producían entre hembras dominantes y subordinadas sino que el resto de miembros del grupo también agredían a las hembras subordinadas (Savage y cols., 1988).

Por otro lado, diversos autores han demostrado que al eliminar los factores inhibitorios procedentes del grupo familiar, mediante el aislamiento de las hembras subordinadas, se producía un rápido incremento de los niveles de estrógenos aunque dichas hormonas no se organizaban de forma cíclica dando lugar al ciclo ovulatorio típico (French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987, 1990; Widowski y cols., 1990, 1992). Para que las hembras subordinadas fueran capaces de ovular no bastaba con hacer desaparecer los estímulos procedentes de la hembra dominante y del grupo familiar, sino que era necesario la presencia de un macho no emparentado (Savage y cols., 1988; Widowski y cols., 1990, 1992), siendo importante, en este caso, no sólo el contacto olfativo sino también el auditivo y el visual (Widowski y cols., 1992). Widowski y cols. (1992) estudiaron los cambios que se producían en los niveles hormonales y las conductas sexuales de 4 hembras subordinadas de titi de cabeza blanca en presencia del grupo familiar, en aislamiento pero expuestas a la presencia de un macho no emparentado situado en otra instalación a 15 cm. de ellas y emparejadas con un macho no familiar. Los resultados indicaron que no era

necesario el contacto físico con el macho no emparentado para que se produjera la ovulación. Las hembras comenzaban a ovular en presencia del macho no familiar cuando este se encontraba en una instalación adyacente, con contacto visual, olfativo y auditivo pero no físico. Esta conjunción de estímulos jugaría un papel más importante en el caso de las hijas subordinadas más jóvenes pero que ya han alcanzado la madurez sexual, ya que en las de mayor edad puede darse el caso de que presenten cierta actividad ovárica sin la presencia de machos no emparentados pero, normalmente, en ausencia de la hembra dominante (French, 1984; Heistermann y cols., 1989).

1.3.4.- Escapes de la supresión

Aunque, como se ha visto anteriormente, la supresión reproductora en las hembras subordinadas mientras permanecen en sus grupos natales es la norma, puede ocurrir que algunas de las hembras subordinadas puedan escapar de la supresión. Price y McGrew (1991) recopilaron 23 casos de apareamientos no monógamos en distintas colonias de tití de cabeza blanca en cautividad. Los autores comprobaron que en algunos de estos grupos en los que existía más de una hembra emparentada ambas se quedaron preñadas, si bien solamente una era capaz de sacar adelante a las crías en el mismo período de tiempo. Asimismo, Savage y cols. (1996), en libertad, constataron mediante palpación la existencia de dos hembras gestantes dentro del mismo grupo en dos ocasiones diferentes. Por otro lado, se ha visto que algunas de las hembras subordinadas de mayor edad pueden llegar a ovular estando en sus grupos natales, tanto en cautividad (Price y Mc Grew, 1991) como en libertad

(Savage y cols., 1996, 1997). Sin embargo, la edad de las hembras no parece ser el único factor explicativo de una concentración elevada de estrógenos en hembras subordinadas. Heistermann y cols. (1989) examinaron el efecto que producía la ausencia de la madre sobre el estatus reproductor en 12 hembras de tití de cabeza blanca maduras sexualmente, a las que clasificaron como dominantes o subordinadas según la frecuencia de conductas de sumisión que realizaban o recibían entre sí. Dichos autores vieron que en grupos familiares sin madre, sólo las hembras que poseían una posición social de dominancia dentro del grupo desarrollaban niveles de estrógenos altos, cíclicos y regulares.

2.- Objetivos e Hipótesis

Este estudio pretende investigar el papel de los mecanismos implicados en la regulación de la función reproductora en las hembras subordinadas de tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) en un ambiente más natural y, por tanto, parecido a una situación en libertad, que el que imponen las restrictivas condiciones de los laboratorios en los que se han llevado a cabo la mayoría de los estudios. Cabría esperar que en estas nuevas condiciones menos restrictivas y en una situación experimental que permite un contacto gradualmente de mayor intensidad entre grupos familiares, se pueda averiguar cuáles son los factores que de forma natural favorecen las posibilidades reproductoras de las hembras subordinadas. Con este objetivo se ha planteado un diseño experimental que reproduce, en la medida de lo posible, las características que posee la especie en condiciones de libertad. Para ello se han introducido modificaciones ambientales provocando encuentros intergrupales de distinta intensidad con el objetivo de simular nuevas oportunidades reproductoras para las hembras subordinadas.

En estas condiciones cabría esperar que a medida que vaya aumentando la estimulación intergrupales se produjesen cambios en las conductas sociosexuales de las hembras subordinadas que indicaran ciertas variaciones en su actividad ovárica. Asimismo, esperaríamos por una parte cambios en las conductas sociopositivas y socionegativas que indicaran un mayor distanciamiento de las hembras subordinadas de su grupo y, por otra, un intento de control de la supresión de las hembras por parte del resto de los miembros del grupo. Además, cabría esperar que las hembras

subordinadas mostraran un mayor interés hacia las áreas del territorio que ofrecieran mayores oportunidades reproductoras, a medida que aumentase la estimulación. Cabría esperar, por último, que el uso que hicieran las hembras subordinadas de estas áreas fuera mayor que el que realizasen los individuos reproductores.

3.- Material y Método

3.1.-Sujetos e instalaciones

Este estudio se llevó a cabo en dos familias de tití de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*) de la Facultad de Psicología, ubicados en las instalaciones del Animalario de la Facultad de Medicina de la Universidad Autónoma de Madrid. Cada familia estaba formada por 8 miembros. La composición de dichos grupos se muestra en la Tabla III. Los sujetos focales de este estudio han sido aquellas hembras subordinadas que eran adultas o subadultas al comienzo del estudio. Aunque todos los sujetos, adultos y subadultos, de los dos grupos se han tenido en consideración a la hora de registrar y analizar las conductas realizadas por las hembras.

Para la categorización de los individuos en las distintas clases de edad se siguieron los criterios propuestos por Cleveland y Snowdon (1984) para *Saguinus oedipus*. Según estos autores, la categoría infantil correspondía a los individuos de 1 a 7 meses, la categoría juvenil de 8 a 14 meses, la categoría subadulto de 15 a 21 meses y la categoría adulto a más de 21 meses.

Todos los individuos nacieron en cautividad y fueron cedidos por el Deutsches Primatezentrum (Centro Alemán de Primates, Göttingen, Alemania). En todo momento se dispuso de veterinarios y cuidadores en el animalario de la Fac. de Medicina de la U.A.M. Asimismo, se tuvo asesoramiento del Centro Alemán de Primates para su manejo. El proyecto cumplía las normativas sobre experimentación y protección de especies en peligro, tal y como se recoge en el reglamento de la CEE 3143/87, 609/86 y en el R. D. 3181/1980, R. D. 1497/1986 y Art. 10 del R. D.

233/1988. Las instalaciones se ajustaban a la normativa vigente y fueron inspeccionadas durante su construcción por el Responsable y Autoridad (Art. 3 R. D. 223/88 y O. M. 24365/89 de 13 de Octubre).

Tabla III: composición de la colonia de tití de cabeza blanca del Animalario de la Facultad de Medicina de la U.A.M.

<i>Grupo</i>	<i>Nombre</i>	<i>Sexo</i>	<i>Clave</i>	<i>Fecha de nacimiento</i>	<i>Categoría de edad (al comienzo del estudio)</i>	<i>Estatus reproductor</i>
A	Elena	♀	A1	07-07-92	Adulta	Reproductora
A	Cassandra	♀	A3	26-07-97	Adulta	No reproductora
A	Alexandra	♀	A2	01-06-95	Adulta	No reproductora
A	Stumpi	♂	A4	28-04-91	Adulto	Reproductor
A	Fisto	♂	A5	12-11-94	Adulto	No reproductor
A	Oota	♂	A8	22-03-99	Juvenil	No reproductor
A	Samson	♂	A7	31-08-98	Subadulto	No reproductor
A	Charly	♂	A6	18-02-98	Subadulto	No reproductor
B	Tini	♀	B1	28-11-89	Adulta	Reproductora
B	Henrike	♀	B3	04-11-96	Adulta	No reproductora
B	Asta	♀	B2	26-03-96	Adulta	No reproductora
B	Cathy	♀	B4	27-7-98	Subadulta	No reproductora
B	Jonás	♂	B5	17-11-91	Adulto	Reproductor
B	Amadeus	♂	B7	26-03-96	Adulto	No reproductor
B	Nicolai	♂	B6	27-02-95	Adulto	No reproductor
B	Taronn	♂	B8	14-01-98	Subadulto	No reproductor

Asimismo se dispuso de los certificados correspondientes de la Responsable del Gabinete Veterinario y del Comité de Ética de la Investigación de la Universidad Autónoma de Madrid.

La instalación donde se encuentra albergada la colonia de titis de cabeza blanca está constituida por dos jaulones de 9,87 x 4,35 x 3,28 m, separados 4,84 m entre sí, en cada uno de los cuales se encontraba ubicada una familia. En el interior de estas jaulas se encontraban unos cobijos de madera de 2,23 x 1,59 x 2,22 m donde los animales podían resguardarse y pernoctar. En los cobijos la temperatura se mantuvo constante a 24° C. En el interior se encontraban, a 1,98 m de altura, dos "nidos" de madera de 34 x 22 x 23 cm, con suelo de rejilla y una pequeña puerta de acceso de 12,5 cm, a los que podían acceder los animales para dormir, así como los anclajes necesarios para la colocación de los recipientes para la alimentación. En todo el recinto interior, tanto de los jaulones, como de las casetas, se colgaron ramas y otras formas de enriquecimiento ambiental, tal y como se puede observar en la Figura 1. En la parte superior de los jaulones también se colocaron cubiertas protectoras para que los animales pudieran cobijarse tanto de la lluvia como del sol intenso. Asimismo, durante los meses de verano se activaban, 3 veces al día, aspersores de agua ubicados en la parte superior externa de las jaulas que permitían mantener un grado de humedad adecuado en estas instalaciones.

Fig. 1: detalle de uno de los jaulones donde se puede apreciar, al fondo, el cobijo de madera y, en primer plano, los elementos de enriquecimiento ambiental.



Junto a los anclajes para los recipientes de alimentación, tanto en el interior como en el exterior, se ubicaron varios surtidores de agua, accionables por presión ligera, a los que tenían libre acceso los animales. Entre ambos jaulones se dispuso una mampara de aislamiento visual, con puertas que podían abrirse y cerrarse eliminando este aislamiento cuando el estudio así lo requería. Asimismo, cada jaulón se encontraba conectado con un tercero de 2,87 x 2,51 x 3 m al que se denominó *Territorio vacío* por no pertenecer al territorio que ocupaba cada uno de los grupos salvo en una de las condiciones experimentales del estudio (ver Figura 2). Este tercer jaulón también se hallaba aislado visualmente de los otros dos mediante una mampara con puertas.

Fig. 2: vista general del *Territorio vacío*. Al fondo se pueden apreciar los jaulones de ambos grupos separados por las mamparas de aislamiento.



P

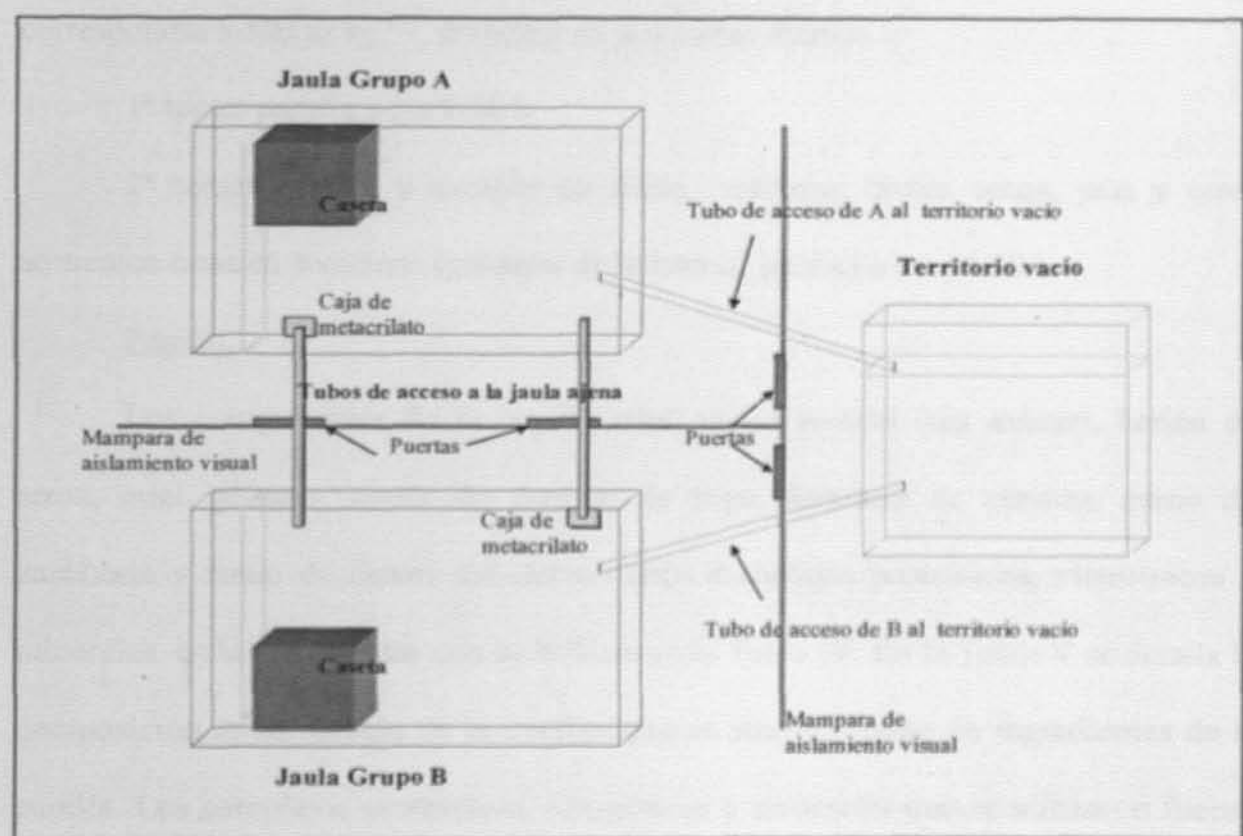
Este territorio anexo no contaba con los mismos elementos que los jaulones de residencia de los grupos familiares. Únicamente se colocaron los surtidores de agua y los elementos necesarios para el enriquecimiento ambiental. Para conectar los jaulones entre sí y con el *Territorio vacío* se dispusieron unos tubos construidos de mallazo de 12 cm de diámetro. Los tubos de conexión entre cada uno de los jaulones y el *Territorio vacío* permitían el acceso directo de los individuos a esta tercera jaula cuando las condiciones experimentales así lo requerían. Sin embargo, los tubos de conexión entre los jaulones de ambos grupos, con las mismas características que los anteriores, permitían el acceso de los animales sólo hasta una caja de metacrilato de 75 x 75 x 75 cm que se encontraba en el interior de la jaula vecina (Figura 3). Estas

cajas de metacrilato al final de cada tubo se colocaron para evitar el contacto directo entre los primates pertenecientes a grupos distintos, y prevenir posibles lesiones. Las cajas de metacrilato estaban perforadas en la base, reforzada por un borde de 10,5 cm de altura, para facilitar el paso de información olorosa de los miembros de cada uno de los grupos al territorio del grupo vecino.

Las instalaciones interiores de los animales se limpiaban semanalmente, siguiendo un protocolo previamente establecido para que estas sesiones de limpieza no interfirieran con las de observación, ni con la alimentación, durante las distintas fases del estudio. El protocolo básico de limpieza consistía en el barrido del suelo de las jaulas exteriores de ambas familias a primera hora de la mañana (9:30 a.m.). Una vez finalizada esta etapa, se continuaba con la limpieza del interior de las casetas. Dentro de las casetas se procedía al barrido del suelo, retirando la viruta de madera sucia y cambiándola por nueva, asimismo se limpiaban los cristales y se retiraban todos los recipientes alimenticios utilizados en la última sesión de alimentación. Este protocolo se realizaba de Lunes a Viernes, y además, los Viernes, se realizaba una limpieza a fondo de las instalaciones exteriores con una pistola de agua a presión con distintos productos de limpieza.

Las sustancias que se utilizaban para la limpieza, tanto de las casetas como de las jaulas exteriores, no tenían carácter tóxico, ni contenían organofosfatos ni formalina.

Fig. 3: esquema de las instalaciones de la colonia de tití de cabeza blanca del Animalario de la Facultad de Medicina de la U.A.M.



- Alimentación

El tipo y cantidad de alimentos que se suministró a los animales seguía las indicaciones propuestas por el Deutsches Primatезentrum (Göttingen, Alemania). Esta dieta era, básicamente, la misma que seguían en el Centro Alemán, evitándose así posibles efectos perjudiciales debidos a la alteración de los componentes principales de su dieta. El aporte energético que se suministraba por individuo correspondía a $300 \text{ kJ/kg}^{-3/4}$, dividido en dos tomas diarias:

1ª toma: papilla a las 9:30 h.

2ª toma: papilla y mezcla de frutas, verduras, frutos secos, pan y otros alimentos ricos en proteínas (gusanos de la harina, jamón) a las 14:30 h.

Papilla.

Los componentes de la papilla eran: yogur natural (sin azúcar), harina de arroz, miel, plátano, aceite de germen de trigo, levadura de cerveza, zumo de zanahoria y zumo de limón, así como varios complejos proteínicos, vitamínicos y minerales, en las cantidades que se indican en la Tabla IV. En la Tabla V se detalla la composición de la mezcla de minerales que se añade al resto de ingredientes de la papilla. Los complejos proteínicos, vitamínicos y minerales que se utilizaron fueron GEVRAL® 10 ml de la casa comercial Whitehall División OTC Wyeth-Orfi S.A. y VITAMINA D3 de la casa comercial Berenguer-Infale.

Tabla IV: ingredientes de la papilla.

Ingrediente	Cantidad (indiv/día)	Cantidad (16 indiv/día)
Yogur	7,5 g	120 g
Harina de arroz	1,2 g	19,2 g
GEVRAL	0,93 g	14,88 g
Levadura de cerveza	0,12 g	2 g
Aceite de germen de trigo	0,17 ml	3 ml
Zumo de zanahoria	2,2 ml	35,2 ml
Zumo de limón	2 ml	32 ml
Calcio 20	0,05 g fosfato calcio	0,8 g fosfato calcio
VITAMINA D3	1 ml	16 ml
Mezcla minerales	0,08 g	1,28 g
Miel	2 g	32 g
Plátanos	50 g	800 g

Tabla V: composición de la mezcla de minerales añadidos a la papilla por día.

<i>Mineral</i>	<i>En 100 g:</i>	
Fósforo (fosfato de calcio)	11,5	g
Sodio (cloruro sódico)	5	g
Magnesio (óxido de magnesio)	6	g
Carbonato cálcico	3	g
Zinc	1000	mg
Hierro	5000	mg
Manganeso	1160	mg
Cobre	500	mg
Cobalto	60	mg
Yodo	400	mg
Fluor	650	mg
Molibdeno	15	mg
Potasio	5000	mg
Selenio	10	mg
Cromo	110	mg
Bolus alba	105	mg

Mezcla de frutas y verduras

A mediodía, además, se preparaban 2 recipientes con pequeños trozos de los alimentos que aparecen especificados en la Tabla VI.

Tabla VI: composición y cantidades de la mezcla de alimentos sólidos que recibe diariamente cada individuo

Alimento	Unidades por individuo	Peso por Unidad (g)	Kjul/gramo	Kjul totales
Plátano	2	7	5,75	80,5
Manzana	2	4	2,46	19,68
Fruta variada*	2	3	2,33	13,98
Fruto seco**	1-2	3-1,5	3,71	11,13
Pipa	10	0,04	0,88	0,352
Verdura	2	5	1	10
Pan tostado	2	1	13,5	27
Gusano de la harina	10	0,1	1	1

* La fruta variada podía ser kiwi o cualquier otra salvo los cítricos ya que parecen provocarles diarreas.

** Los frutos secos podían variar entre dátiles, pasas e higos.

3.2.- Diseño de la investigación

- **Diseño experimental**

Con el objetivo de disminuir la cohesión grupal y de simular distintas situaciones de contacto intergrupales, con una gradación en la intensidad de la estimulación procedente de dichos encuentros, el estudio se dividió en cuatro fases. Cada una de las fases experimentales representaba una situación de interacción intergrupales de menor a mayor intensidad. Para que esta gradación en la intensidad de los distintos encuentros intergrupales fuera lo más similar posible a la que pueden tener en condiciones de libertad, se realizaron distintos periodos experimentales en cada una de las cuatro fases, de forma que la interacción entre los dos grupos no fuera permanente dentro de cada fase.

En la fase I o *Fase Control*, la situación es estándar de mantenimiento de ambas familias. En esta fase ambos grupos se encontraban aislados visual y olfativamente, aunque existía el contacto auditivo al encontrarse en instalaciones exteriores únicamente separados por una mampara de aislamiento visual.

En la fase II, denominada *Fase de Contacto visual*, las familias tenían la posibilidad de interactuar visualmente al abrirse las puertas de la mampara de aislamiento que separaba ambas jaulas. Aunque esta posibilidad no era continua, permaneciendo, por tanto, durante varios periodos de esta fase en aislamiento igual que en la fase I.

En la fase III o *Fase de Territorio vacío* se disminuía la cohesión de cada grupo al abrirse la posibilidad de acceder a un nuevo territorio. Además, se

aumentaba la intensidad del encuentro intergrupar al añadir el contacto olfativo al visual provocado en la fase anterior. El contacto olfativo se conseguía al simular el *Territorio vacío* un área de solapamiento entre los territorios que ocupaban ambos grupos. En libertad cuando un grupo accede a un área de solapamiento de su territorio con el territorio del grupo vecino, no sólo tiene la posibilidad de oler las secreciones de los individuos de ese grupo vecino, sino que también interactúan visualmente con los mismos (*Saguinus*, Garber y cols., 1993; *Saguinus oedipus*, Savage y cols., 1996).

La fase IV denominada *Fase de ocupación de Territorio extraño* ha sido la fase de mayor intensidad de contacto intergrupar. A la situación alcanzada en la fase III se añadía, además, la posibilidad de acceder al territorio ocupado por el grupo vecino y tener la presencia de un individuo extraño dentro de su propio territorio, aunque siempre de manera indirecta debido a la existencia de las cajas de metacrilato que evitaban potenciales agresiones severas entre individuos de distintos grupos. Los períodos que han compuesto cada una de las distintas fases del estudio se muestran en la Tabla VII.

Tabla VII: situaciones experimentales en las que se encuentran los grupos en cada una de las fases que componen el diseño experimental.

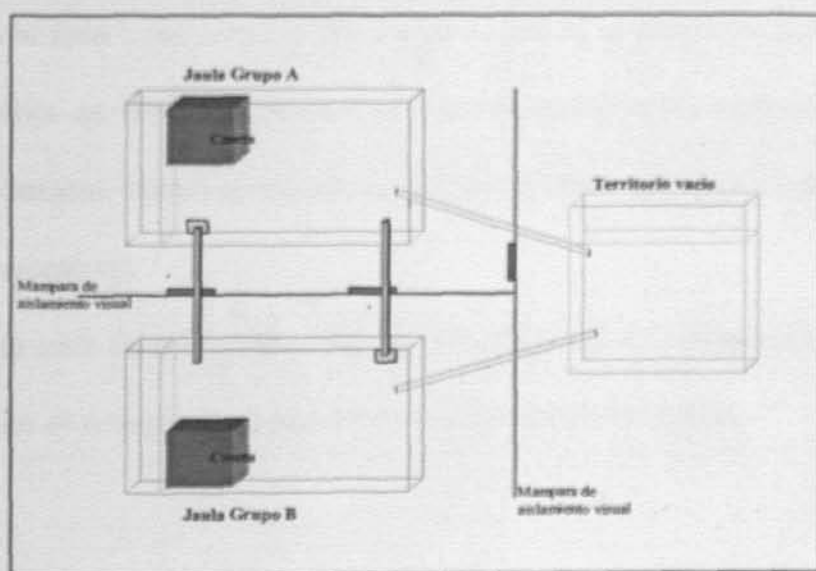
Fases	Situación experimental		
I	Aislamiento		
II	Aislamiento	Contacto visual	
III		Contacto visual	Ocupación <i>Territorio vacío</i>
IV		Contacto visual	Ocupación <i>Territorio vacío</i> Ocupación <i>Territorio extraño</i>
- intensidad \longrightarrow + intensidad			

Fase I: Control

Ambas familias se encontraban en aislamiento visual y olfativo (no auditivo) durante los tres primeros meses de estudio. En esta fase, la condición de las hembras subordinadas es de filopatria obligada, por lo que están sometidas a un fuerte control social de supresión por parte del grupo familiar. Esta fase era necesaria para determinar la línea base de conductas con las que comparar las siguientes fases de la situación experimental.

Durante esta fase todos los elementos de aislamiento (puertas de las mamparas de aislamiento visual y accesos a los tubos de comunicación entre jaulas) entre las dos familias permanecían cerrados, así como los de comunicación entre cada una de ellas y el *Territorio vacío*, tal y como se muestra en la Figura 4.

Fig. 4: esquema de las instalaciones durante la situación control en la Fase I. Todos los elementos de contacto entre grupos se encontraban cerrados. Situación estándar de mantenimiento de la colonia.



Fase II: Contacto visual

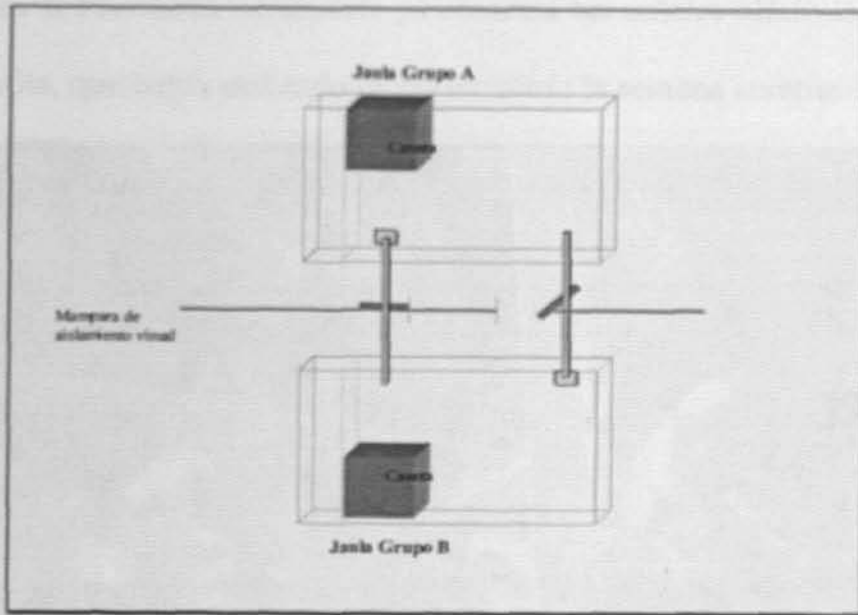
Esta fase experimental, cuya duración fue de tres meses, pretendía simular una situación de baja intensidad de contacto intergrupar. Para ello se abría la posibilidad de la interacción visual entre ambos grupos. Esto servía para poder calibrar los efectos que ejerce el contacto visual con un grupo extraño en el comportamiento de las hembras subordinadas.

Para permitir el contacto visual entre ambas familias se abrían las puertas de la mampara de aislamiento situada entre las dos jaulas que ocupaban respectivamente cada una de las familias. Se abrían únicamente las puertas que se encontraban más alejadas de las casetas de madera de ambas jaulas (Figura 5). Así se evitaba que la interacción visual entre los individuos fuera obligada.

En estas condiciones experimentales, de contacto visual, permanecían los individuos 1h y 30 min. al día durante cinco días a la semana. El resto del tiempo las familias permanecían en aislamiento visual, manteniéndose las mismas condiciones descritas para la fase I del estudio. El contacto visual se permitía mañana o tarde de forma alternativa en días sucesivos. Así se observaba a los animales tanto en las sesiones de contacto visual como en las de aislamiento alternativamente mañana y tarde en días sucesivos.

Durante esta fase se pretendía ver el efecto de la interacción visual con un grupo vecino en el comportamiento de las hembras subordinadas.

Fig. 5: esquema de las instalaciones durante la situación de contacto visual en la fase II.



Fase III: Ocupación de *Territorio vacío*

En esta fase se pretendía debilitar tanto el control intragrupal de las madres con sus hijas como la cohesión grupal, al tiempo que se intensificaba la interacción intergrupual mediante la eliminación del aislamiento olfativo entre las familias. Su duración fue de cuatro meses. Esta fase se alargó un mes más debido a que, al estar las jaulas en un recinto exterior, las condiciones climáticas adversas no permitieron observar a los animales el mismo número de días que en las fases anteriores.

La novedad que incluía esta fase era la posibilidad de acceso a un nuevo territorio, al que se denominó *Territorio vacío*, que simulaba un área de solapamiento entre los territorios de ambas familias. El acceso a este territorio se permitía de forma continua alternativamente cada semana a uno de los grupos. El acceso al *Territorio*

Durante esta fase también se permitía el contacto visual entre ambas familias durante aproximadamente 1h y 30 min. al día, durante cinco días a la semana, independientemente de quién estuviera ocupando el *Territorio vacío*. Pero a diferencia con la fase anterior, para permitir el contacto visual se abrían las puertas de las mamparas de separación entre cada una de las jaulas y el *Territorio vacío*, en lugar de las que separaban los jaulones de ambas familias (Figura 7). Las hembras de aquel grupo que no tenía acceso al *Territorio vacío* únicamente podían interactuar de

Fig. 6: detalle de uno de los tubos de acceso al *Territorio vacío*.



vacio se permitía mediante la apertura de los tubos de comunicación de cada uno de los jaulones a la tercera jaula (*Territorio vacío*, Figura 6). Así cuando una familia tenía acceso al *Territorio vacío*, éste ya contenía las señales olfativas procedentes de la otra familia, que había utilizado dicho territorio la semana anterior.

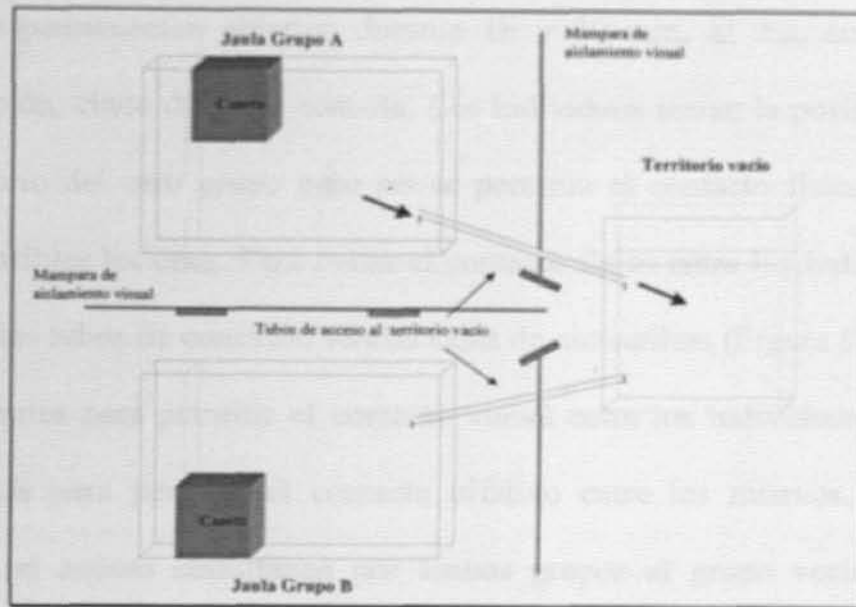
forma visual con el grupo vecino por lo que las sesiones de observación de dichas hembras se consideraron de contacto visual. Por otro lado, las hembras del grupo que si tenia acceso al *Territorio vacío* podían interactuar visual y olfativamente con el grupo vecino y en este caso las sesiones se consideraron de ocupación del *Territorio vacío*.

Durante esta fase se pretendía ver el efecto de la interacción olfativa con el grupo vecino en el comportamiento de las hembras subordinadas. La existencia de un nuevo territorio que podría simular una mayor posibilidad reproductora para las hembras subordinadas debería reflejarse en una mayor utilización por su parte que por la de los individuos reproductores.

Fase IV: Ocupación de Territorio extraño

Para esta fase se usó la posibilidad de interacción olfativa de las hembras subordinadas se buscó la posibilidad de acceso al territorio ocupado por el grupo vecino (*Territorio extraño*) de donde los grupos tenían acceso de forma visual y olfativa al territorio ocupado por el grupo vecino. El objetivo de esta fase era observar el efecto de la ocupación del territorio extraño en el comportamiento de las hembras subordinadas. Durante esta fase se usó la posibilidad de interacción olfativa de las hembras subordinadas se buscó la posibilidad de acceso al territorio ocupado por el grupo vecino (*Territorio extraño*) de donde los grupos tenían acceso de forma visual y olfativa al territorio ocupado por el grupo vecino. El objetivo de esta fase era observar el efecto de la ocupación del territorio extraño en el comportamiento de las hembras subordinadas.

Fig. 7: esquema de las instalaciones durante la situación de acceso al *Territorio vacío* en la fase III. En esta fase el contacto visual se permitía a través de las puertas de la mampara que separaba el *Territorio vacío* y los jaulones.



Fase IV: Ocupación de *Territorio extraño*

En esta fase a todas las posibilidades de interacción intergrupar de las fases anteriores se sumaba la posibilidad de acceder al territorio ocupado por el grupo vecino (*Territorio extraño*). Es decir, los grupos tenían acceso de forma continua alternativamente, una semana cada grupo, al *Territorio vacío*, del mismo modo que ocurría en la fase anterior. Además, las puertas de las mamparas de aislamiento visual entre los jaulones y entre los jaulones y el *Territorio vacío* permanecían abiertas durante aproximadamente 1h y 30 min. al día, cinco días a la semana. Al permanecer todas las puertas de las mamparas de aislamiento visual abiertas el contacto visual era posible desde cualquier parte del jaulón. Pero además durante el

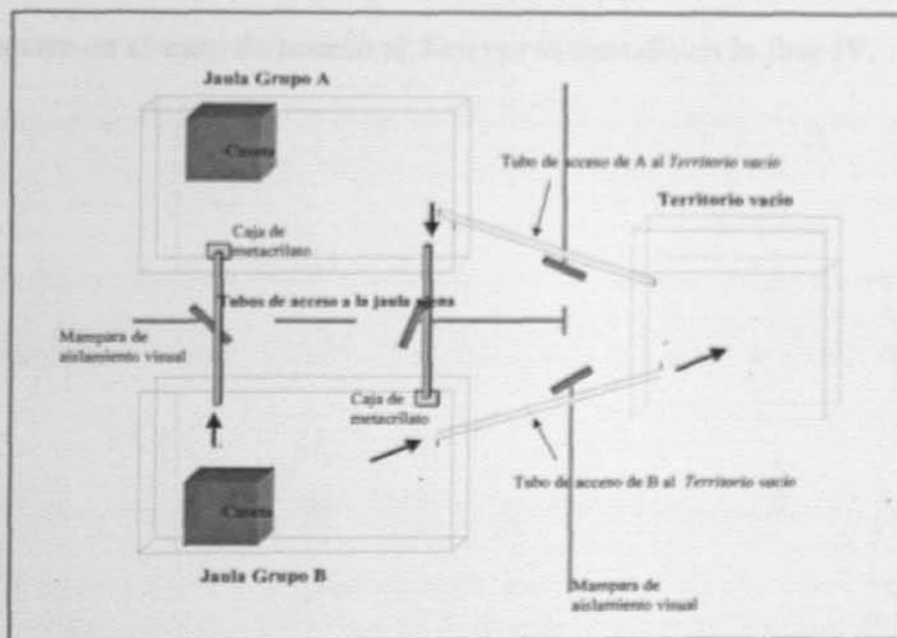
mismo período de tiempo, ambos grupos podían también acceder al *Territorio extraño* al abrirse los tubos de conexión entre los dos jaulones. La posibilidad de acceder al *Territorio extraño* no era continua. Los tubos de conexión entre ambos jaulones permanecían abiertos durante 1h y 30 min. al día, cuando se hacía la observación, cinco días a la semana. Los individuos tenían la posibilidad de acceder al territorio del otro grupo pero no se permitía el contacto físico entre ellos para evitar posibles lesiones. Para evitar el contacto físico entre los individuos existían al final de los tubos de conexión sendas cajas de metacrilato (Figura 8). Estas cajas eran transparentes para permitir el contacto visual entre los individuos y la base estaba agujereada para permitir el contacto olfativo entre los mismos. En este caso se permitía el acceso simultáneo por ambos grupos al grupo vecino porque cabría esperar que, en libertad, cuando dos grupos poseen territorios que solapan físicamente la posibilidad de acceder al territorio vecino es la misma para ambos grupos.

De igual manera que en la fase anterior, las hembras de aquel grupo que no tenía acceso al *Territorio vacío*, cuando los tubos de conexión estaban cerrados, únicamente podían interactuar de forma visual con el grupo vecino. Dicha situación para estas hembras se consideró de contacto visual. Por otro lado, las hembras del grupo que sí tenía acceso al *Territorio vacío* (mientras estaban cerrados los tubos de conexión entre los grupos vecinos) podían interactuar visual y olfativamente con el grupo vecino lo que definía la sesión de ocupación del *Territorio vacío*. Y por último, aquellas hembras subordinadas cuyo grupo tenía acceso al territorio extraño

fueron consideradas en situación de ocupación de *Territorio extraño*. La duración total de esta fase fue de tres meses.

Durante este periodo experimental se podría ver el efecto de la presencia de individuos extraños en el comportamiento de las hembras subordinadas. Además, se podría explorar tanto el acceso al *Territorio extraño* por las hembras subordinadas en relación a los individuos reproductores como la variación en el interés por el *Territorio vacío* de las hembras subordinadas al aumentar la estimulación por parte del grupo vecino.

Fig. 8: esquema de las instalaciones durante la situación de ocupación de *Territorio extraño* en la fase IV.



La duración de las distintas situaciones de interacción intergrupal no fue la misma para intentar simular lo más posible los encuentros tal y como se deben producir en libertad. Así, en libertad cuando un grupo se halla en una zona de su territorio en la que existe un área de solapamiento con un grupo vecino, la posibilidad de acceder a esta área es continua (Garber y cols., 1993; Savage y cols., 1996). Por esta razón el acceso al *Territorio vacío* en este estudio no se ha interrumpido a lo largo de las semanas alternativas en que se permitía el acceso a cada uno de los grupos. Sin embargo, la posibilidad de que ambos grupos coincidan, física o visualmente a través de zonas de contacto visual, no debe ocurrir de forma continua, sino en determinados momentos. Por esta razón, las interacciones visuales que aparecen desde la fase II hasta la fase IV tienen una duración temporal limitada para cada uno de los días de estudio dentro de cada una de las distintas fases. Lo mismo ocurre en el caso de acceso al *Territorio extraño* en la fase IV.

- **Diseño observacional**

- Sistema de muestreo y registro

Las sesiones de observación se han realizado durante cinco días a la semana, en la franja horaria comprendida entre las 10:00 y las 16:00 h. Este periodo temporal se correspondía con el de mayor actividad de los individuos de nuestra colonia. Las variaciones en la ubicación temporal de las sesiones de observación de cada una de las fases fueron influidas por las condiciones climáticas variables a lo largo del estudio. Para intentar registrar la información en los momentos de mayor actividad de los individuos de nuestra colonia, las observaciones no se realizaban si la temperatura era inferior a 10 °C, ya que a esta temperatura los animales se encontraban inactivos en el interior de las casetas, lo mismo que en verano cuando la temperatura superaba los 35 °C.

En las sesiones definidas para cada una de las fases se realizaron focales de las hembras subordinadas para así poder comparar las distintas fases entre sí. Las conductas registradas en estos focales han sido todas aquellas de carácter social y sexual realizadas entre los individuos del mismo grupo y aparecen definidas en el Apartado 3.3. *Definición de conductas*. Además, en las fases III y IV se realizaron focales del *Territorio vacío* y la caja de metacrilato, respectivamente, con el objetivo de poder evaluar el uso que de estos espacios hicieron las hembras subordinadas en relación a los individuos reproductores.

Fase I: Control

Se realizaron dos focales de 5 min. de cada hembra, 3 días por semana, en sesiones de 50 min. (5 hembras x 10 minutos/hembra) por la mañana y otros dos de 5 min. para cada hembra por la tarde, utilizándose un registro de tipo continuo. El tiempo total de observación para cada hembra fue de 12 h.

Fase II: Contacto visual

En esta fase, durante las sesiones de aislamiento visual se realizaron dos muestreos focales de 5 min. por hembra en sesiones de 50 min. que, de forma alternativa, un día por la mañana y otro día por la tarde, se llevaron a cabo durante cinco días a la semana, de Lunes a Viernes.

Por otro lado, en las sesiones de contacto visual entre los grupos se realizaron, nuevamente, dos muestreos focales de 5 min. por hembra, también alternativamente, un día por la mañana y otro día por la tarde. Para que los datos registrados en cada una de las sesiones (aislamiento visual y contacto visual) fuera suficiente, se incrementó el número de días de observación con respecto a la fase anterior.

El tiempo total de observación para cada una de las hembras de ambos grupos fue de 15,33 h.

Fase III: Ocupación de *Territorio vacío*

En esta fase, además de obtener información conductual sobre las hembras subordinadas, se pretendía conocer el uso del *Territorio vacío* por parte de dichas hembras y de los individuos reproductores. Por esta razón, se emplearon dos sistemas de muestreo y registro diferentes. Por un lado se continuó, como en las fases anteriores, realizando focales de las hembras subordinadas en las distintas sesiones y, por otro lado, se hizo, además, un focal del *Territorio vacío*. Ambos muestreos focales se alternaron en días consecutivos. Así, durante esta fase, 3 días por semana y de forma alternativa se realizaron 3 focales de 5 min. diarios por cada hembra del grupo en la situación de ocupación de *Territorio vacío* y 3 focales de 5 min. diarios por cada hembra del grupo en situación de contacto visual. Además, durante otros tres días a la semana, también alternativos, se realizó un focal del *Territorio vacío* de 120 min. de duración. El inicio de la sesión se definió previamente, comenzando dicha sesión todos los días a la misma hora. Puesto que el objetivo de estas sesiones era conocer el uso del *Territorio vacío*, se registró de forma continua la latencia de entrada al *Territorio vacío* de todos los individuos, el tiempo de permanencia y el número de veces que accedían a dicho territorio.

El tiempo total de observación fue de 6,25 h para cada una de las hembras de ambos grupos en sus muestreos focales y de 48 h para el muestreo focal del *Territorio vacío*.

Fase IV: Ocupación de *Territorio extraño*

Esta fase es igual a la anterior pero se añade, además, la posibilidad de acceder al territorio ocupado por el grupo vecino. Del mismo modo que en la fase anterior hay dos sistemas de observación diferentes, por un lado focales de las hembras subordinadas en las distintas sesiones experimentales y por otro un focal de la caja de metacrilato. En relación a los focales de las hembras subordinadas, durante el período de tiempo en el que permanecía abierto el acceso a la jaula del grupo extraño (sesión de Ocupación de *Territorio extraño*), se realizaron dos focales diarios de 5 min. por cada hembra de ambos grupos. Durante el período de tiempo en el que no se permitía el acceso al territorio ocupado por el grupo vecino, se realizaron dos muestreos focales diarios de 5 min. por cada hembra del grupo que tenía acceso al *Territorio vacío* (situación de Ocupación de *Territorio vacío*) y dos muestreos focales diarios de 5 min. por cada hembra del grupo que no tenía acceso a dicho territorio y que, por tanto, sólo podía interactuar visualmente con los miembros del otro grupo (situación de *Contacto visual*), del mismo modo que se hizo en la fase anterior. Ambas sesiones se realizaron durante tres días alternativos a la semana.

En el período de Ocupación de *Territorio extraño* también se realizó un muestreo focal de 5 min. de la caja de metacrilato después de cada uno de los muestreos focales realizados para cada una de las hembras. Durante este muestreo se registraron de forma instantánea, con intervalos muestrales de 5 sg, los individuos que se encontraban en el interior de la caja de metacrilato. En el diseño observacional original se definió un registro de tipo continuo para el focal de la caja de metacrilato (igual que el definido para el *Territorio vacío*) pero, posteriormente, se cambió a tipo

instantáneo al constatarse la imposibilidad de registrar las acciones que realizaban todos los individuos en el reducido espacio de la caja de metacrilato.

El tiempo total de observación fue de 16,66 h para cada una de las hembras del grupo A y de 15,83 h para cada una de las del grupo B, y de 38 h para cada una de las cajas de metacrilato.

Los distintos periodos experimentales que aparecen formando parte de cada una de las distintas fases del estudio se resumen en la Tabla VIII.

Tabla VIII: distribución de las técnicas de muestreo y registro que han sido utilizadas a lo largo de las distintas fases y periodos, dentro de éstas, que componen el estudio.

Fases y Períodos	Aislamiento visual	Contacto visual	Ocupación de <i>Territorio vacío</i>	Ocupación de <i>Territorio extraño</i>
I	-Focal continuo hembras			
II	-Focal continuo hembras	-Focal continuo hembras		
III		-Focal continuo hembras	-Focal continuo hembras	
IV		-Focal continuo hembras	-Focal continuo hembras	-Focal continuo hembras -Focal instantáneo caja metacrilato

3.3.- Definición de conductas

Las conductas seleccionadas para este estudio han sido todas aquellas de carácter social y sexual que realizaron las hembras subordinadas en relación a otros individuos de su propio grupo. Para la definición y cuantificación de cada una de las conductas se ha considerado como eventos todas aquellas conductas cuya duración fuera menor de 5 sg, y como estados aquellas cuya duración temporal fuera igual o superior a 5 sg. Del mismo modo, se han tratado como eventos diferentes cuando se producía un intervalo de 5 sg entre ambos.

- Conductas socio-sexuales:

- **Marcaje anogenital** (evento): frotamientos de la zona anogenital contra el sustrato. Este tipo de marcaje está asociado a la postura de "sentado" y muchas veces se produce de manera poco conspicua. Es típico que marquen sobre protuberancias del sustrato. Es importante en la comunicación de información sobre el estado reproductor (French y Snowdon, 1981).

- **Inspección anogenital** (evento): un individuo olfatea la región anogenital de otro individuo (Price, 1992a).

- **Solicitud de monta** (evento): el macho saca y mete la lengua (*tongue flicking*) rápidamente al mismo tiempo que sacude la cabeza de un lado a otro (*head shaking*) e intenta situarse en una posición óptima para la cópula. Suele ir acompañada de un tipo de vocalización característica (*male trill*) (Price, 1990).

- **Intento de monta** (evento): el macho se coloca detrás de la hembra y pone una o ambas manos sobre la espalda o caderas de la misma (Price, 1990).

- **Monta** (evento): la posición corporal del macho con respecto a la hembra es la misma que en el intento de monta, pero en esta conducta se producen movimientos pélvicos por parte del macho (Price, 1990).

- **Conductas socio-negativas:**

- **Amenaza** (evento): Esta conducta se puede dar con distintos grados de intensidad. En la amenaza de baja intensidad se produce una ligera piloerección acompañada de fruncimiento de ceño (*face-off*). La amenaza de alta intensidad incluye además, el arqueamiento del cuerpo, desplazamientos cortos y rápidos, movimientos laterales de la cabeza y postura bípeda (Savage y cols., 1991). Ambas categorías de amenaza incluyen un tipo de vocalización característica que también varía en su intensidad. Un tipo de amenaza todavía más intensa, incluye contacto físico y consiste en el enfrentamiento de la boca del actor con la del receptor (*face-pressing*) a la vez que emiten un chillido agudo (Savage y cols., 1991).

- **Persecución** (estado): un individuo persigue a otro individuo que huye (French y Snowdon, 1981).

- **Desplazamiento** (evento): partiendo de una posición estática, se considera que el individuo focal es desplazado cuando abandona su localización original, una distancia superior a la de la cola del animal, por la presencia de otro individuo (*Callithrix jacchus*, Saltzman y cols., 1997).

- **Suplantación** (evento): un individuo se acerca a otro compitiendo por un recurso determinado y le sustituye en dicho recurso (French y Snowdon, 1981).

- **Agresión** (evento): un individuo muerde, golpea, tira del pelo, a otro individuo (French y Snowdon, 1981).

- **Sumisión** (evento): conducta exhibida como respuesta a una conducta de amenaza o agresión de otro individuo, en la que se adopta una postura encogida al mismo tiempo que se retrae las comisuras de la boca enseñando parcialmente los dientes. Esta conducta va acompañada de una vocalización característica (Moynihan, 1970).

- **Negación de alimento** (evento): un individuo que porta alimento se niega a compartirlo, mediante la evitación, o incluso, la agresión a otro individuo que previamente se lo ha solicitado (Price y Feistner, 1993).

- **Conductas socio-positivas:**

- **Solicitud de espulgamiento** (evento): un individuo se tumba frente a otro individuo pudiendo incluso llegar a apoyarse en él (Moynihan, 1970).

- **Espulgamiento** (estado): limpieza del pelaje de otro individuo utilizando tanto las manos como los dientes (Price, 1992a).

- **Juego** (estado): persecuciones, agresiones y amenazas de baja intensidad que se dan de forma más o menos continuada, normalmente entre infantes y juveniles (Muckenhirn, 1967).

- **Contacto** (estado): cuando se produce contacto corporal con cualquier parte del cuerpo, sin que se realice ninguna de las conductas socionegativas, sociopositivas o sexuales descritas (Price, 1992b).

- **Compartición de alimento** (evento): aceptación de la solicitud de alimento permitiendo que el solicitante lo coma e incluso se lo lleve (Price y Feistner, 1993).

- **Otras:**

- **Ocupación del Territorio vacío** (estado): conducta que hace referencia a la latencia de acceso, la frecuencia de entradas y la duración de la permanencia de los individuos en el *Territorio vacío*.

- **Ocupación de la caja de metacrilato** (estado): conducta que hace referencia a la latencia de acceso, la frecuencia de entradas y la duración de la permanencia de los individuos en la caja de metacrilato.

3.4.-Variables y medidas

Las conductas definidas en las categorías de socio-sexuales, socio-negativas y socio-positivas se agruparon tal y como se muestra a continuación para su posterior análisis estadístico. Las conductas socio-sexuales, con la excepción del *marcaje anogenital*, se agruparon y se trataron en conjunto según frecuencia por hora de observación. El *marcaje anogenital* se analizó de forma independiente a las conductas socio-sexuales al ser este un comportamiento que muestran las hembras subordinadas de manera regular pero variable según el estado reproductor de las hembras, lo que no ocurre en el resto de conductas socio-sexuales estudiadas (Ziegler y cols., 1993; Washabaugh y Snowdon, 1998). Por último, también, se trató por separado la conducta *inspección anogenital* al poder considerarse como representativa del estado sexual de las hembras, ya que Washabaugh y Snowdon (1998) vieron que esta conducta se hacía más frecuente cuando la hembra era cíclica. Asimismo se analizó por separado según fuera realizada o recibida por las hembras subordinadas en relación a los machos del grupo.

Las conductas socio-negativas se agruparon, también, según la frecuencia de cada una de ellas por hora de observación. En esta categoría de conductas no se ha tratado de forma independiente ninguna conducta en particular por no estar demostrado la especial relevancia de ninguna de ellas en las relaciones de los individuos. Sin embargo, sí se distinguió cuando las hembras subordinadas eran actoras o receptoras de dichas conductas con los machos del grupo. Esta diferenciación se realizó al ser importante para la posterior interpretación de los

resultados si eran las hembras las que realizaban o recibían las conductas agresivas, ya que Snowdon y cols. (1993) afirman que las hembras subordinadas reciben mayor número de agresiones por parte de otros miembros del grupo, distintos a la madre, cuando pueden representar una competencia para la reproducción de esta última.

Por último, en las conductas socio-positivas se agruparon todas las conductas definidas teniendo en consideración la frecuencia de cada una de ellas por hora de observación. Así se pudieron analizar las variaciones en las relaciones socio-positivas entre las hembras subordinadas y el resto de miembros del grupo a lo largo de todas las fases del estudio. Sin embargo, dentro de estas conductas aquellas definidas como *contacto* y *espulgamiento* se trataron de forma independiente por tener un mayor valor explicativo para la posterior interpretación de las relaciones socio-positivas de las hembras subordinadas (Snowdon y cols., 1993). En estas conductas además de la variación en la frecuencia también se analizó los cambios en la duración.

En todas las categorías conductuales se analizaron por separado las conductas realizadas entre las hembras, por un lado, y por otro lado las conductas realizadas entre las hembras subordinadas y los machos.

Además del análisis de las variaciones conductuales de las hembras subordinadas a lo largo de las distintas fases del estudio en las variables sexuales y sociales, se analizaron las variables relacionadas con el uso (latencia, frecuencia de entrada y tiempo de permanencia) que podían hacer dichas hembras de nuevos territorios (*Territorio vacío* y *Territorio extraño*) y en relación a los individuos

reproductores. En la Tabla IX se presenta un resumen de todas las variables y medidas.

Tabla IX: cuadro resumen de las variables y medidas.

<u>Variables</u>	<u>Medidas</u>
Conductas socio-sexuales	<ul style="list-style-type: none"> • Frecuencia de <i>marcaje anogenital</i> • Frecuencia de conductas socio-sexuales (excepto <i>marcaje anogenital</i>) • Frecuencia de inspección anogenital hacia los machos • Frecuencia de inspección anogenital de los machos
Conductas socio-negativas	<ul style="list-style-type: none"> • Frecuencia de conductas socio-negativas • Frecuencia de agresiones realizadas • Frecuencias de agresiones recibidas
Conductas socio-positivas	<ul style="list-style-type: none"> • Frecuencia de conductas socio-positivas • Frecuencia/duración de contacto • Frecuencia/duración de espulgamiento
Ocupación del <i>Territorio vacío</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Latencia de entrada • Frecuencia de entrada • Duración de la permanencia
Ocupación del <i>Territorio extraño</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Proporción de puntos muestrales dentro de la caja

3.5.-Análisis hormonales

Con el objetivo de conocer los perfiles hormonales indicadores del estado reproductor de cada una de las hembras durante el periodo de estudio se realizaron análisis hormonales en heces. Así se podría confirmar, de manera exacta, si se producían variaciones en las concentraciones hormonales que indicaran cambio en la condición reproductora en alguna de las hembras subordinadas durante el estudio.

Las concentraciones de progesterona fecal han sido validadas como indicadores de la función ovárica en las hembras de tití de cabeza blanca (Heistermann y cols., 1993; Zigler y cols., 1996). En esta especie la ovulación tiene lugar 1-2 días antes de que se registre un incremento de progesterona en las muestras fecales (Heistermann y cols., 1993). Este método no invasivo tiene la ventaja de no alterar las concentraciones hormonales como consecuencia del estrés al que se verían sometidos los animales si se les manipulase. Además, permite recoger muestras de forma rápida de todos los animales.

A lo largo del estudio se han recogido heces durante cinco días a la semana de cada una de las hembras y al final de cada semana se realizaba una selección de tres muestras/semana/hembra. La recogida de muestras fecales se llevaba a cabo a primera hora de la mañana (7:30 h), se entraba en el interior de las casetas cuando los animales estaban todavía dormidos, para así poder asegurar que la muestra recogida era la primera del día. Esto era importante porque se podían producir variaciones en las concentraciones de los metabolitos en función de la hora del día en que se produjera la recogida (Ziegler y cols., 1996). Las heces recogidas se introducían en el

momento en unos pequeños tubos de plástico con tapón, en los que se anotaba (en etiquetas adhesivas y con rotulador indeleble): el nombre del individuo, clave, grupo al que pertenecía y fecha (dd-mm-aa) de recogida de la muestra. Cada día, una vez finalizada la recogida de heces de cada uno de los individuos, se procedía a la congelación de las muestras fecales a -20° C. Las muestras seleccionadas al final de la semana se pasaban a otro compartimento congelador para su almacenaje hasta el momento del análisis. Posteriormente estas muestras eran analizadas mediante la técnica de enzaimmunoensayo (EIA), basada en las reacciones antígeno-anticuerpo, donde las hormonas que se quieren cuantificar aparecen como antígenos. Las muestras no seleccionadas también se guardaban en otros compartimentos diferentes, para poder reutilizarlas en el caso de que existiera algún tipo de problema con las seleccionadas, o se necesitaran análisis complementarios.

Los pasos principales de este proceso son la liofilización de las muestras fecales, la pulverización de la masa fecal, la extracción de las hormonas y el análisis de las concentraciones hormonales.

El principio básico de la técnica del análisis por Enzaimmunoensayo (EIA) se centra en las reacciones antígeno-anticuerpo, donde las hormonas se utilizan como antígenos. Se utiliza el método de "competitive binding", en el cuál la cantidad de anticuerpo se encuentra limitada y es insuficiente para poder unirse a todo el antígeno existente (hormonas). Este antígeno se compone por un lado de las hormonas procedentes de las muestras fecales y por otro lado de hormonas marcadas con un enzima (Biotin). Después de añadir las hormonas (anticuerpos), se procede al lavado de los antígenos sobrantes y se añade Streptavidin (proteína). Estas sustancias

hacen que se produzcan reacciones coloreadas, que se ven finalizadas con la adición de ácido sulfúrico (H_2SO_4). La cantidad de hormonas de las muestras se calcula mediante la determinación de la proporción de antígenos marcados que se han unido al anticuerpo al comparar los valores en una curva estandarizada con concentraciones conocidas (Heistermann y cols., 1993).

Los análisis hormonales fueron realizados por C. Knogge, bajo la supervisión de M. Heistermann, en el laboratorio de Análisis Hormonales del Departamento de Biología de la Reproducción del centro Alemán de Primates (Deutsches Primatenzentrum).

3.6.- Análisis estadísticos

En todos los análisis se realizaron pruebas no paramétricas. Todas estas pruebas fueron de dos colas y se utilizó un nivel de significación de $\alpha = 0,05$.

Para las comparaciones conductuales entre las distintas fases del estudio se empleó un ANOVA por rangos de Friedman (Siegel, 1972). Cuando aparecieron diferencias significativas se aplicó la prueba de Tukey (no paramétrica) para comparaciones múltiples (Zar, 1984; Pardo y San Martín, 1994) para averiguar entre qué fases se producían estas diferencias. La hipótesis nula se rechazó cuando $q_T > q_{0,05,4,\alpha}$, donde $q_{0,05,4,\alpha} = 3,63$.

Para comparar la utilización del *Territorio vacío* por parte de las hembras subordinadas entre las fases III y IV se usó la prueba de Wilcoxon para muestras relacionadas (Siegel, 1972).

Además se utilizó la prueba U de Mann-Whitney para muestras independientes (Siegel, 1972), para comparar el uso entre hembras subordinadas e individuos reproductores del *Territorio vacío* y de la caja de metacrilato.

4.- Resultados

4.1.- Resultados hormonales

Las Figuras 9 a 15 muestran los diferentes perfiles hormonales de progesterona fecal de las cinco hembras subordinadas y las dos hembras reproductoras a lo largo de este estudio. Las Figuras 9 y 10 pertenecen a las hembras reproductoras de cada uno de los grupos. En estas gráficas se pueden observar las variaciones típicas en las concentraciones de progesterona que presentan las hembras con ciclos ovulatorios normales. Además se indican los momentos en que se han producido los partos. Asimismo, las Figuras 11 a 15 corresponden a los perfiles hormonales de las hembras subordinadas.

Los análisis se realizaron con tres muestras fecales de cada una de las hembras por semana, tal y como se ha comentado, anteriormente, en el protocolo del análisis hormonal. Sin embargo para su representación gráfica únicamente se hace referencia a una fecha por semana.

Fig. 9: concentraciones de progesterona fecal de *Elena* (A1), hembra reproductora del grupo A.

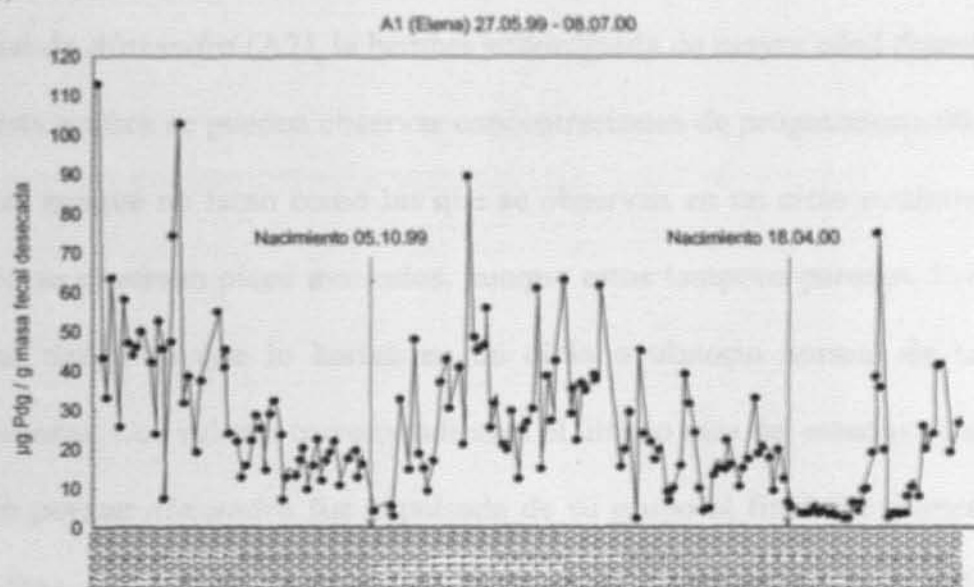
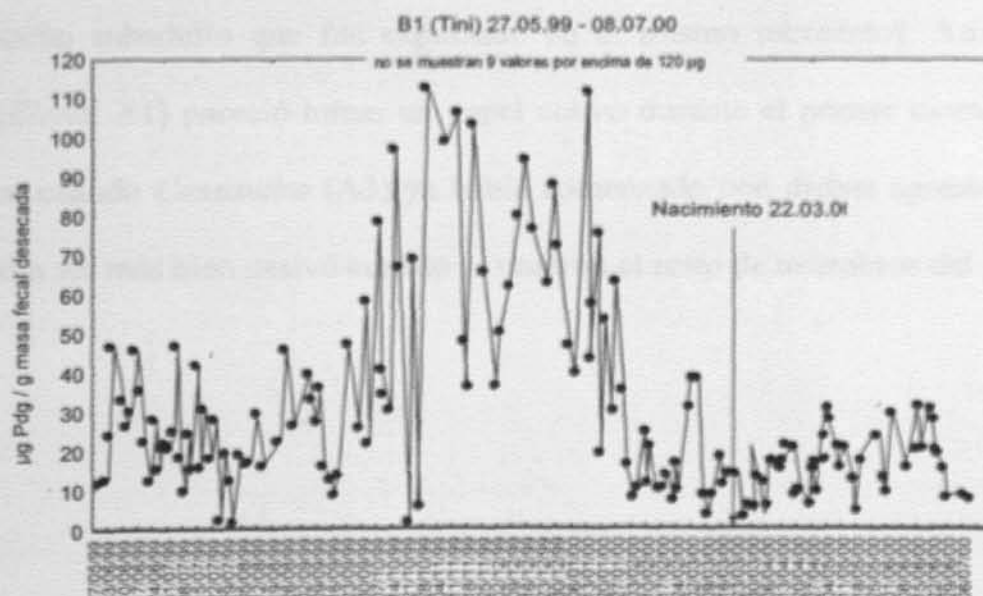
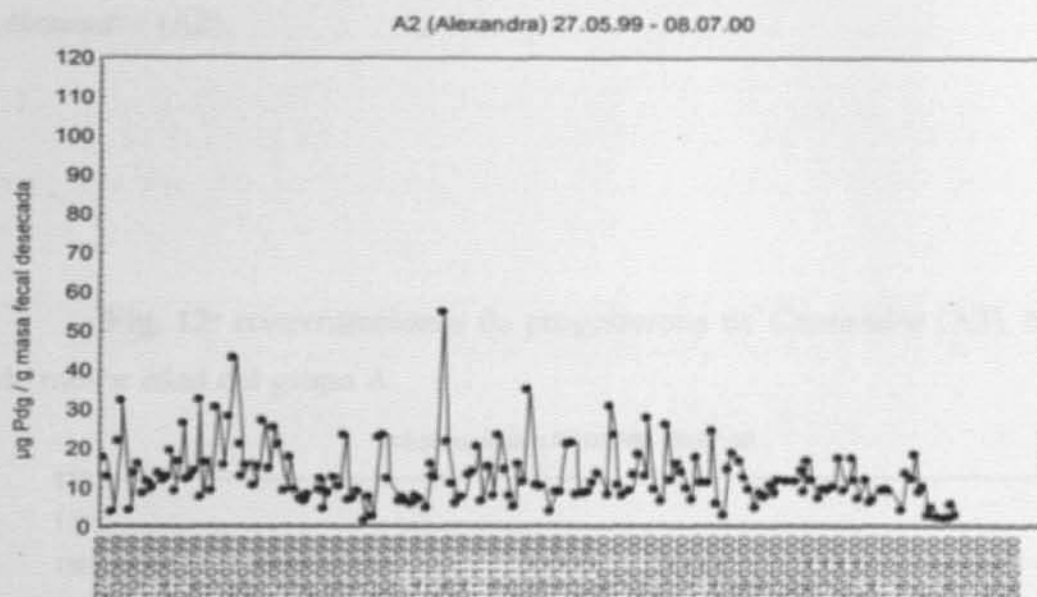


Fig. 10: concentraciones de progesterona fecal de *Tini* (B1), hembra reproductora del grupo B.



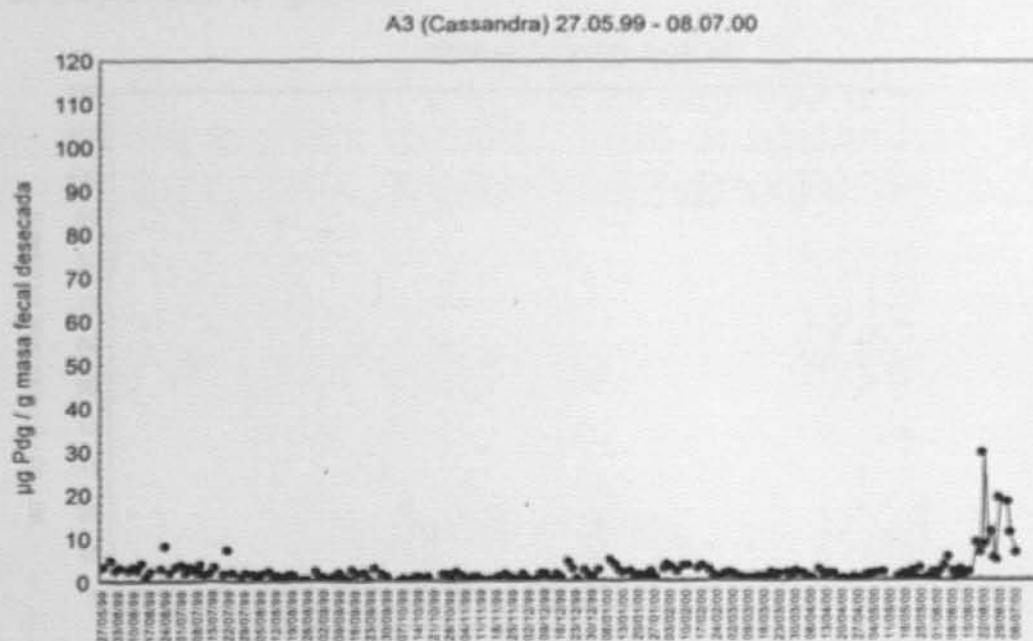
Las Figuras 11 a 15 muestran las distintas concentraciones de progesterona fecal de cada una de las hembras subordinadas. En la Figura 11 se muestra el perfil hormonal de *Alexandra* (A2), la hembra subordinada de mayor edad dentro del grupo A. En esta gráfica se pueden observar concentraciones de progesterona relativamente elevadas, aunque no tanto como las que se observan en un ciclo ovulatorio normal. También se observan picos marcados, aunque estos tampoco parecen distribuirse de la forma típica en que lo harían en un ciclo ovulatorio normal de las hembras reproductoras. Los valores correspondientes al último mes del estudio no aparecen en la figura porque *Alexandra* fue expulsada de su grupo al final del primer mes de la última fase del estudio. Aunque no se tomaron observaciones sistemáticas de la expulsión, aparentemente el individuo que, inicialmente, comenzó con las agresiones hacia *Alexandra* fue *Cassandra* (A3), la hembra adulta subordinada de menor edad, aunque posteriormente se unieron el resto de miembros del grupo (salvo *Samson* (A7) macho subadulto que fue expulsado en el mismo momento). Asimismo, la madre (*Elena*, A1) pareció tomar un papel activo durante el primer momento de la evicción, cuando *Cassandra* (A3) ya había comenzado con dichas agresiones, pero que pasó a ser más bien pasivo cuando se unieron el resto de miembros del grupo.

Fig. 11: concentraciones de progesterona de *Alexandra* (A2), hembra subordinada de mayor edad del grupo A.



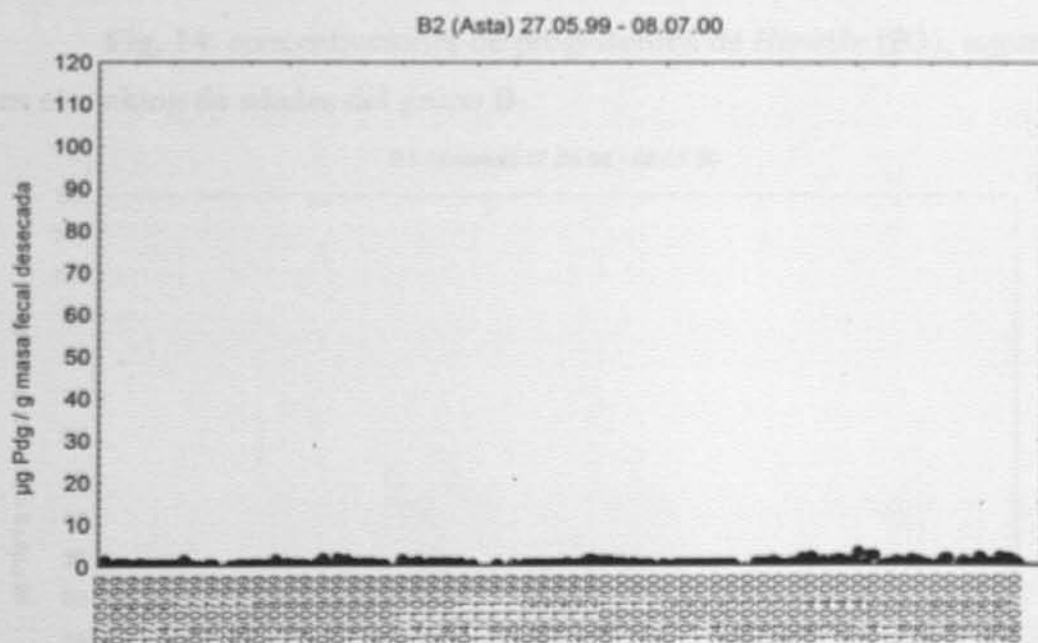
La Figura 12 muestra los valores de progesterona fecal obtenidos para *Cassandra* (A3), la hija menor del grupo A. Esta hembra no muestra ningún signo de posible actividad ovárica hasta principios de Junio de 2000, momento en el que se produce un notable incremento en las concentraciones hormonales de ésta, a la edad de 35 meses. Este momento coincide con la fase IV o de *Ocupación de Territorio extraño* y, también, es cuando se produce la expulsión de la hermana mayor, *Alexandra* (A2).

Fig. 12: concentraciones de progesterona de *Cassandra* (A3), hembra adulta de menor edad del grupo A.



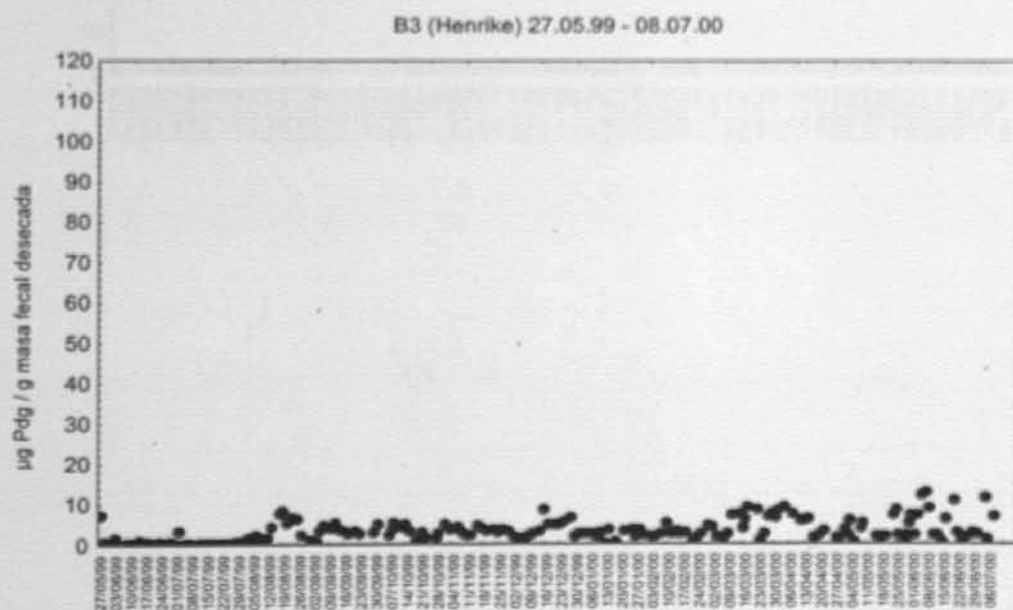
La Figura 13 muestra las concentraciones de progesterona de la hembra subordinada de mayor edad, *Asta* (B2), dentro del grupo B. Los niveles hormonales que muestra esta hembra durante todo el estudio son muy bajos, lo que indica que no ha habido ninguna actividad ovárica. Al ser esta hembra subordinada la de mayor edad dentro de su grupo se podría esperar que mostrara los niveles hormonales mayores (tal y como ocurría en el grupo A), sin embargo esta hembra sufría de colitis crónica y era una hembra con un peso muy bajo, factores que podrían indicar un estado de salud no demasiado favorable para un posible escape de la supresión reproductora.

Fig. 13: concentraciones de progesterona de *Asta* (B2), hembra subordinada de mayor edad del grupo B.



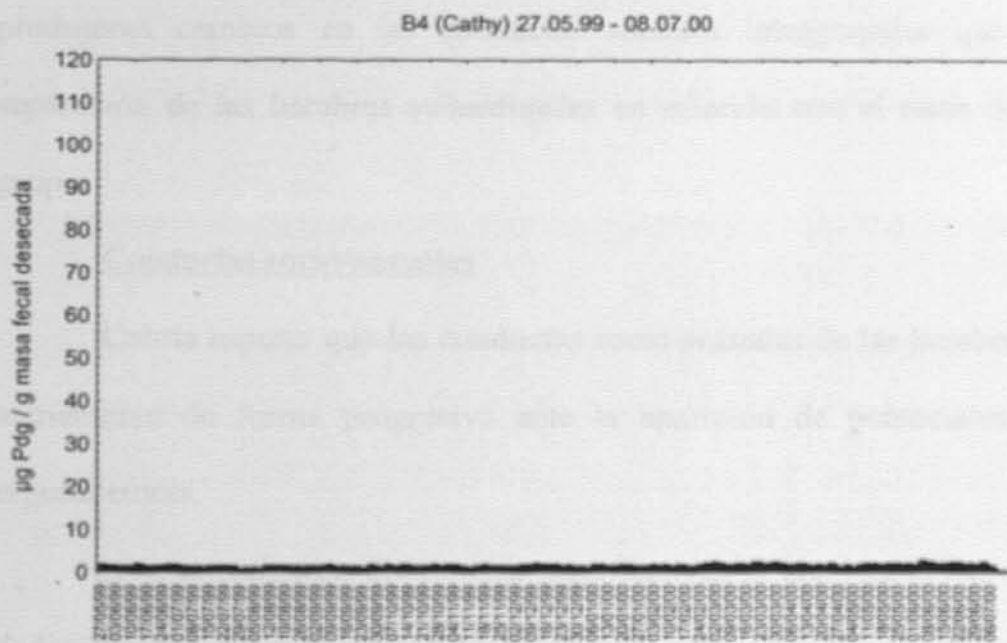
En la Figura 14 se pueden ver los valores de progesterona que ha mostrado la segunda hija en el rango de edades del grupo B, *Henrike* (B3). Esta hembra durante los dos primeros meses del estudio mostró niveles hormonales muy bajos, similares a los encontrados para el caso de *Asta* (B2). Sin embargo, a partir del tercer mes se produce un ligero incremento en las concentraciones de progesterona y cierta actividad que va aumentando progresivamente, aunque no llegan a alcanzar las concentraciones observadas en el caso de las hembras reproductoras con ciclos ovulatorios normales. Este aumento en las concentraciones de progesterona coincide con el inicio de la fase II o de *Contacto visual* del estudio. Es posible que, ante la enfermedad crónica de la hembra subordinada de mayor edad (*Asta*, B2), fuera en este caso la hembra B3 la que se comportara como tal dentro de su grupo.

Fig. 14: concentraciones de progesterona de *Henrike* (B3), segunda hembra en el ranking de edades del grupo B.



La Figura 15 muestra el perfil hormonal de *Cathy* (B4), la hembra subadulta de menor edad dentro del grupo B. *Cathy* (B4) en ningún momento del estudio muestra ningún signo de actividad ovárica, al mantener unas concentraciones hormonales en unos niveles muy bajos.

Fig. 15: concentraciones de progesterona de *Cathy* (B4), hembra subadulta de menor edad del grupo B.



4.2.- Resultados conductuales

Todas las comparaciones conductuales que se han realizado así como los análisis estadísticos empleados y los resultados obtenidos quedan resumidos en la Tabla XI al final del presente apartado.

- Variación en las conductas de las hembras subordinadas

Al aumentar la estimulación por parte de un grupo extraño esperaríamos que se produjeran cambios en las conductas sociales intragrupalas que indicaran una separación de las hembras subordinadas en relación con el resto de miembros del grupo.

Conductas socio-sexuales

Cabría esperar que las conductas socio-sexuales de las hembras subordinadas aumentaran de forma progresiva ante la aparición de potenciales oportunidades reproductoras.

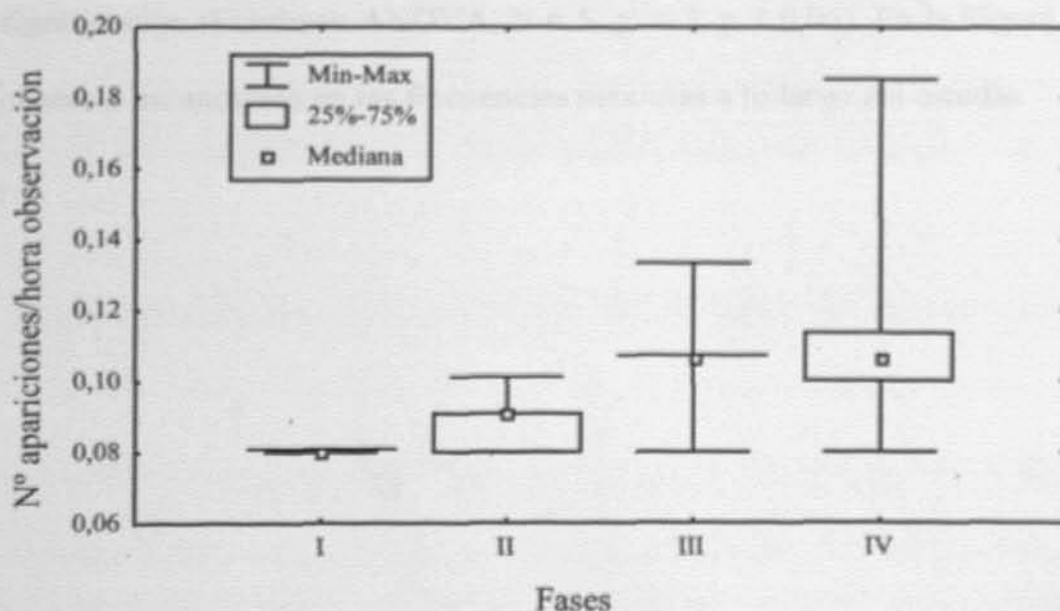
No se encontraron diferencias significativas al analizar el *marcaje anogenital* de las hembras subordinadas entre las distintas fases del estudio (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,24$).

Al analizar todas las conductas socio-sexuales de las hembras en conjunto, tampoco se encontraron diferencias significativas entre las distintas fases del estudio (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,24$).

Sin embargo, al analizar la conducta *inspección anogenital* distinguiendo si son las hembras subordinadas las que actúan como actores o receptores de dicha conducta en relación a los machos, sí aparecen diferencias significativas entre las

fases del estudio. Aparecen diferencias significativas cuando son las hembras subordinadas las que inspeccionan anogenitalmente a los machos (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$; Fig. 16), mientras que cuando son las hembras subordinadas las que reciben dicha conducta por parte de los machos no se produce esta diferencia (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,47$). Al analizar entre qué fases se producen las diferencias de la frecuencia de *inspección genital* de las hembras subordinadas hacia los machos, no aparecen diferencias significativas entre fases concretas (Test de Tukey: $q_T = 3,63$), aunque gráficamente se puede observar una tendencia al incremento de la frecuencia a lo largo de todas las fases del estudio.

Fig. 16: variación en la frecuencia de *inspección anogenital*, en número de apariciones por hora de observación, de las hembras subordinadas hacia los machos durante el período de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$.

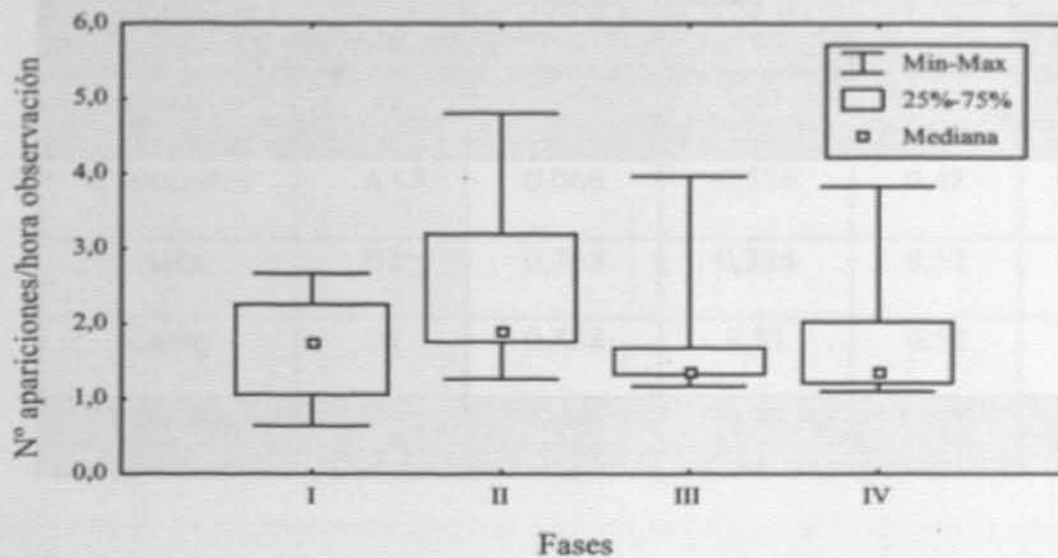


Conductas socio-negativas de las hembras subordinadas

Al aumentar la posibilidad de escape de la supresión de las hembras subordinadas, cabría esperar que estas hembras fueran objeto de una mayor presión inhibitoria ejercida por parte del resto de miembros del grupo en forma de conductas socio-negativas.

Al analizar la frecuencia de las conductas socio-negativas entre las hembras no hemos encontrado diferencias significativas a lo largo de las distintas fases del estudio (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,16$). Tampoco hemos encontrado diferencias significativas en las conductas socio-negativas que las hembras subordinadas hacían a los machos (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,78$). Sin embargo, cuando eran las hembras subordinadas las que recibían las conductas agonísticas de los machos hemos encontrado diferencias entre las fases cercanas a la significación (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,06$). En la Figura 17 se puede observar un aumento en las frecuencias máximas a lo largo del estudio.

Fig. 17: variación de frecuencia de las conductas socio-negativas, en número de apariciones por hora de observación, recibidas por las hembras subordinadas de los machos durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,78$.



En la Tabla X se pueden ver el número de conductas agonísticas por hora de observación que las hembras subordinadas recibieron de los machos. En esta tabla se puede observar como la hembra A2 (*Alexandra*), que fue la hembra expulsada del grupo A en la fase IV, es la única hembra en la que se produce un aumento claro de las agresiones en la última fase. Cabe destacar que las dos hembras que recibieron mayores niveles de agresión de los machos a lo largo del estudio fueron *Alexandra* (A2) y *Henrike* (B3), hembras que también mostraron los niveles más elevados de progesterona fecal a lo largo del estudio.

Tabla X: número de conductas agonísticas por hora de observación recibidas por cada una de las hembras subordinadas de los machos. En sombreado aparecen los valores de las hembras subordinadas que mayor número de agresiones recibieron.

INDIVIDUO	CLAVE	FASE I	FASE II	FASE III	FASE IV
Alexandra	A2	1,116	1,71	0,702	2,25
Cassandra	A3	0,066	0,576	0,48	0,45
Asta	B2	0,768	0,384	0,52	0,474
Cathy	B4	0,438	0,51	0,52	0,552
Henrike	B3	0,69	0,99	1,518	0,672

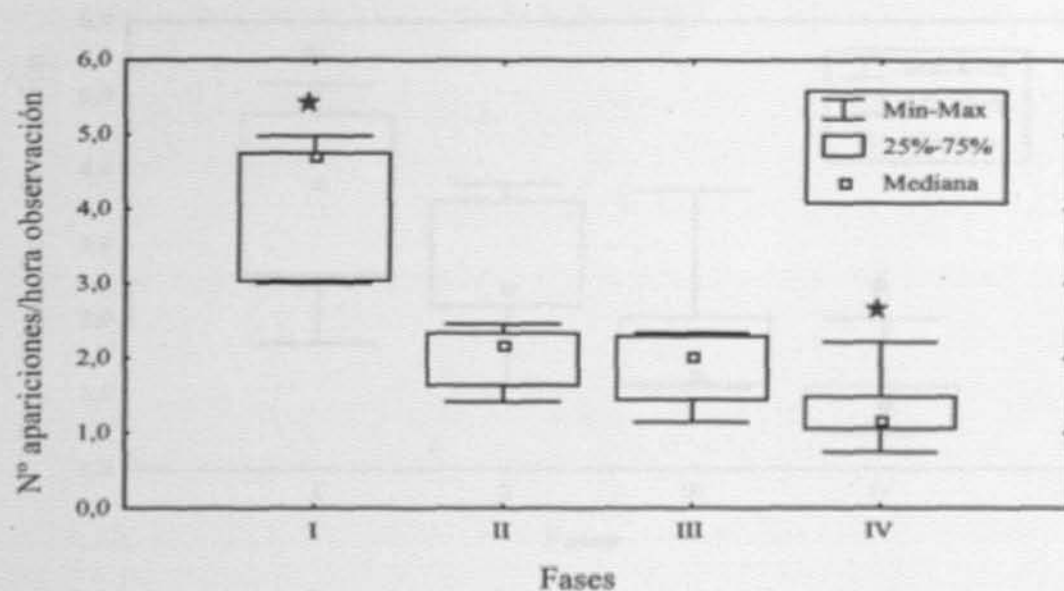
Conductas socio-positivas de las hembras subordinadas

Contrariamente a lo que cabría esperar en las conductas socio-negativas, para las conductas socio-positivas esperaríamos una disminución progresiva en las distintas fases del estudio. Estas conductas serían un indicador de la cohesión grupal que ejerce parte del control inhibitorio sobre la reproducción de las hembras subordinadas.

Al comparar la frecuencia de las conductas socio-positivas entre hembras a lo largo de las fases del estudio hemos encontrado diferencias significativas (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$). En concreto las diferencias se encuentran entre la fase *Control* (I) y las fase de *Ocupación de Territorio extraño* (IV) (Test de Tukey,

$q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 4,91$). Tal y como muestra la Figura 18 las conductas socio-positivas entre las hembras son menos frecuentes en la Fase IV que en la Fase I.

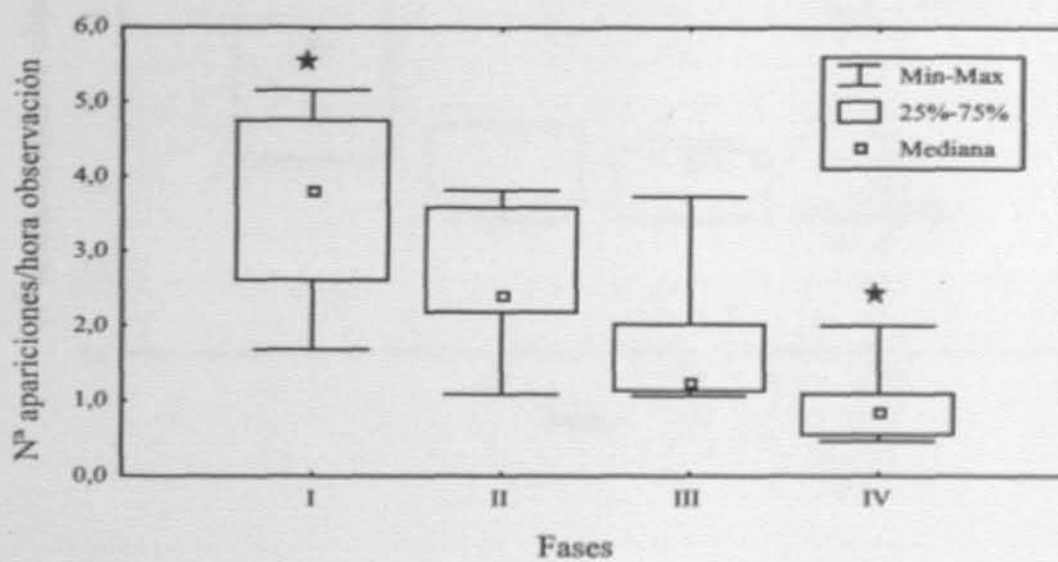
Fig. 18: variación en la frecuencia de las conductas socio-positivas, en número de apariciones por hora de observación, entre las hembras subordinadas y el resto de hembras durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$.



También hemos encontrado diferencias significativas al analizar como varía la frecuencia de conductas socio-positivas entre las hembras subordinadas y los machos del grupo en las distintas fases (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$). El test post hoc revela que estas diferencias significativas se encuentran entre la fase *Control* (I) y la fase de *Ocupación de Territorio extraño* (IV) (Test de Tukey: $q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 4,9$).

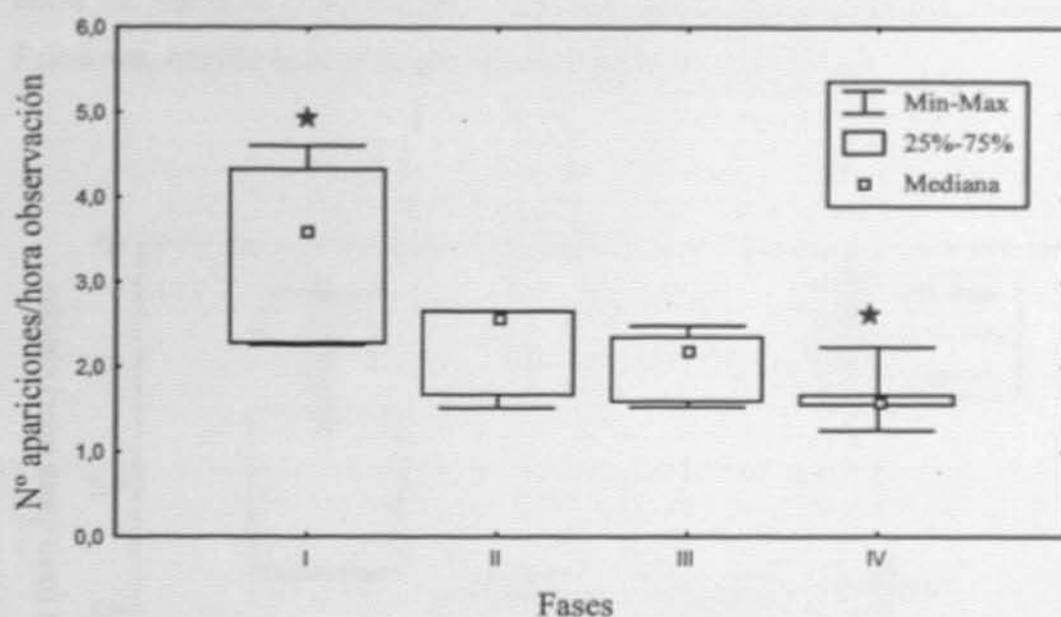
En la Figura 19 se puede observar una progresiva disminución de estas conductas a lo largo del estudio.

Fig. 19: variación de la frecuencia de las conductas socio-positivas, en número de apariciones por hora de observación, entre las hembras subordinadas y los machos durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$.



Se ha analizado si existían diferencias significativas en la frecuencia de *contacto* entre las hembras y, de nuevo, encontramos que disminuye a lo largo de las distintas fases del estudio (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$), tal y como se muestra en la Figura 20. De igual modo las diferencias significativas se producen entre la fase *Control* (I) y la fase de *Ocupación de Territorio extraño* (IV) (Test de Tukey: $q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 4,56$).

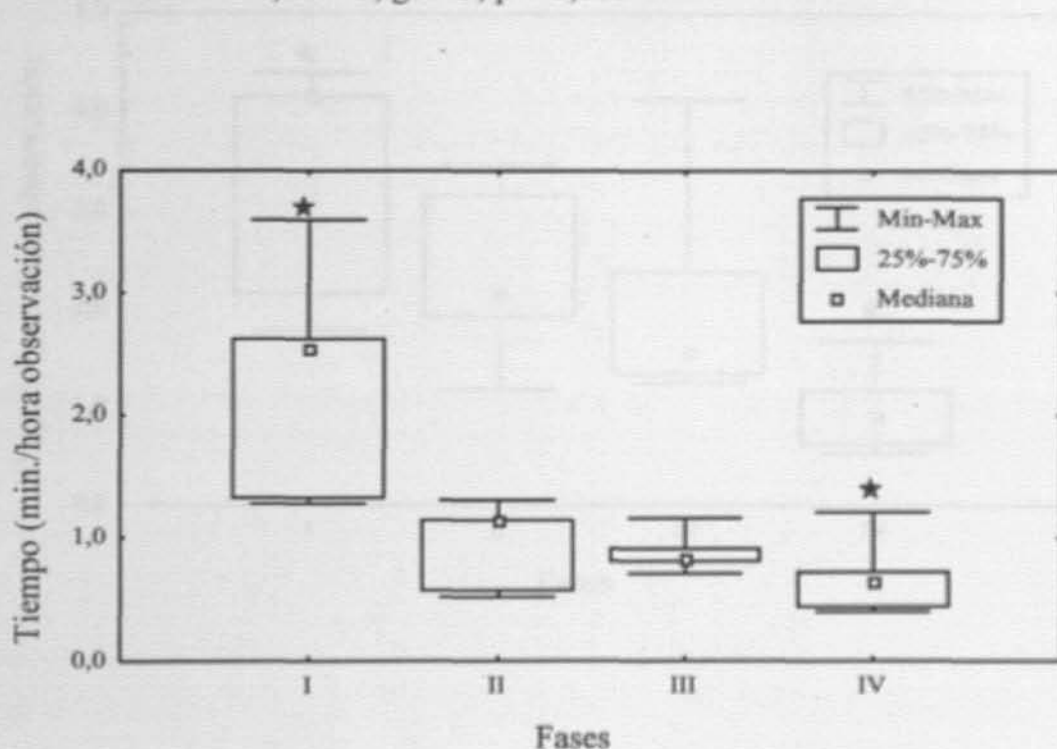
Fig. 20: variación en la frecuencia de *contacto*, en número de apariciones por hora de observación, entre las hembras subordinadas y el resto de hembras durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$.



En cuanto al tiempo que las hembras subordinadas pasan en *contacto* con otras hembras a lo largo del estudio, hemos encontrado que, también, se producen diferencias significativas entre las fases (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$). De nuevo, estas diferencias se producen entre la fase *Control* (I) y la fase de *Ocupación de Territorio extraño* (IV) (Test de Tukey, $q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 5,6$).

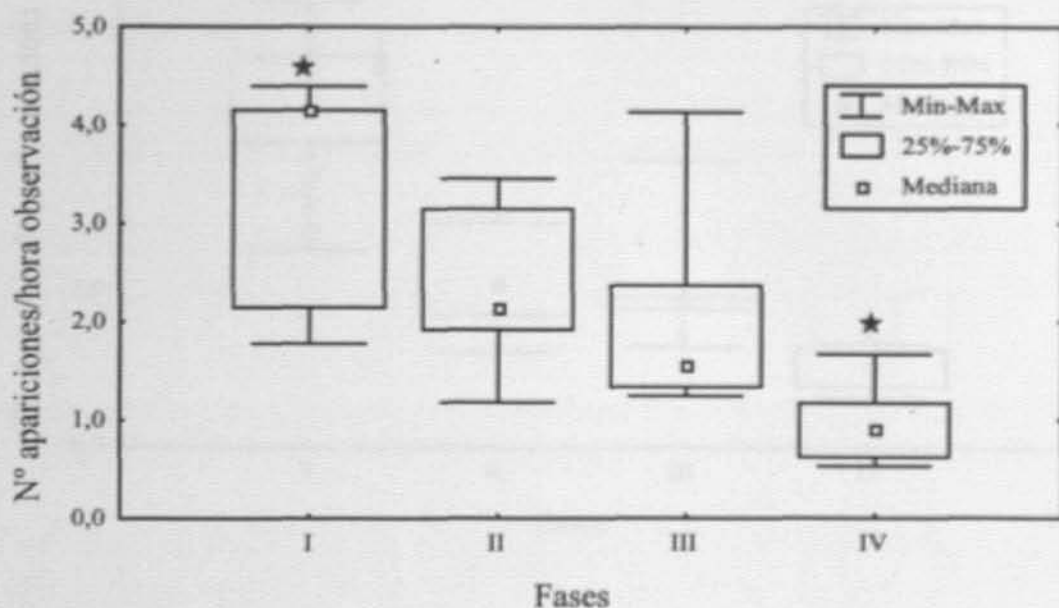
En la Figura 21 se puede observar cómo en la última fase del estudio el tiempo de *contacto* entre las hembras es menor que en la fase control.

Fig. 21: variación en el tiempo (min.) de *contacto* por hora de observación entre las hembras subordinadas y el resto de hembras durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, N = 5, gl = 3, p < 0,01.



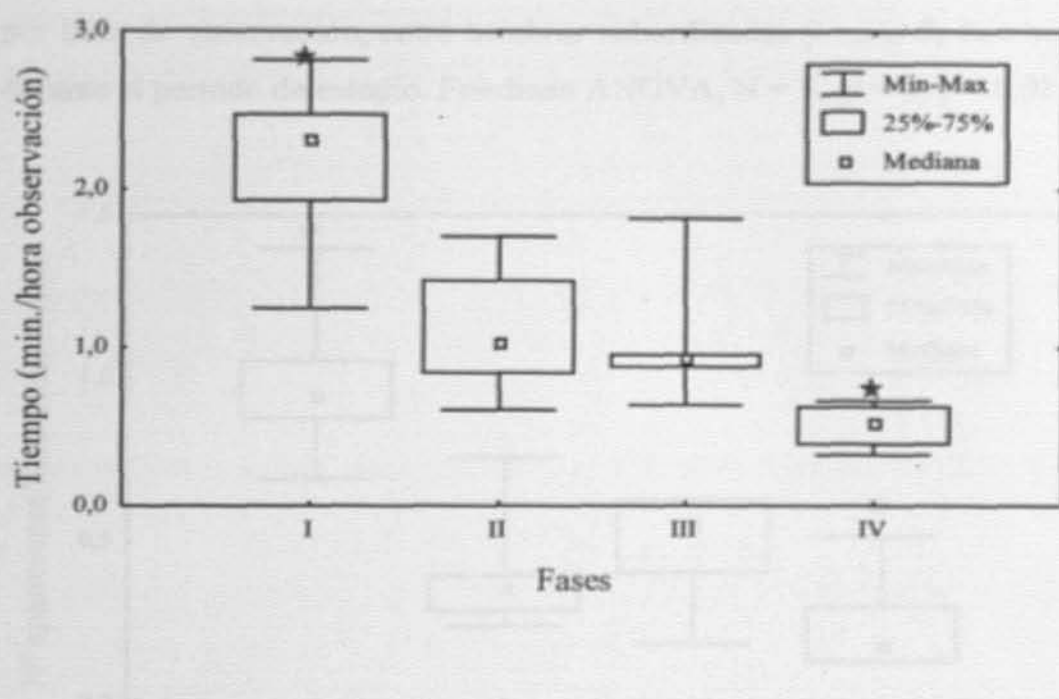
Al igual que ocurría entre las hembras, la frecuencia de *contacto* entre las hembras subordinadas y los machos disminuye, de forma significativa, a lo largo de las distintas fases del estudio (Friedman ANOVA, N = 5, gl = 3, p < 0,01). También en este caso la diferencia es significativa entre la fase *Control* (I) y la fase de *Ocupación de Territorio extraño* (IV) (Test de Tukey: $q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 5,2$) (ver Figura 22).

Fig. 22: variación en la frecuencia de *contacto*, en número de apariciones por hora de observación, entre las hembras subordinadas y los machos durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$.



En la Figura 23 se muestra la disminución en el tiempo que las hembras subordinadas permanecen en *contacto* con los machos. Igual que ocurre para el caso de las hembras, existen diferencias significativas en el tiempo de *contacto* entre las hembras subordinadas y los machos en las fases del estudio (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$). Siendo significativa la diferencia entre la fase *Control* (I) y la fase de *Ocupación de Territorio extraños* (IV) (Test de Tukey: $q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 5,2$).

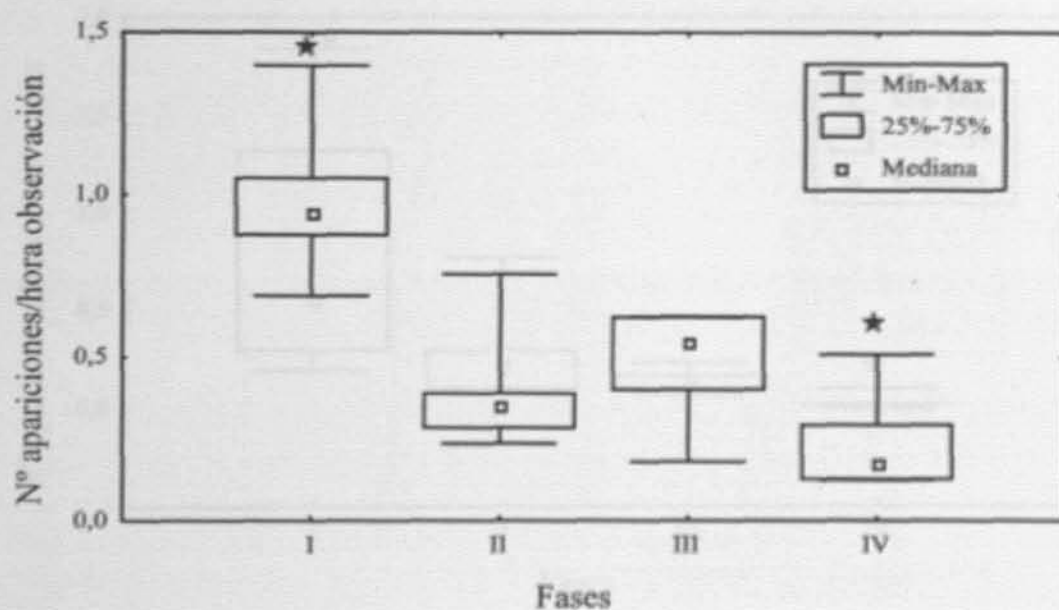
Fig. 23: variación en el tiempo (min.) de *contacto* por hora de observación entre las hembras subordinadas y los machos durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, N = 5, gl = 3, p < 0,01.



Al analizar la frecuencia de *espulgamiento* entre las hembras subordinadas y el resto de las hembras encontramos diferencias significativas entre las fases del estudio (Friedman ANOVA, N = 5, gl = 3, p < 0,02). Siendo la diferencia significativa entre la fase I (*Control*) y la fase IV (*Ocupación de Territorio extraño*) (Test de Tukey: $q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 3,8$). Tal y como se muestra en la Figura 24 la frecuencia de *espulgamiento*, en número de apariciones por hora de observación, entre las hembras subordinadas y el resto de hembras disminuye a lo largo de las distintas fases.

Sin embargo, en cuanto al tiempo dedicado a esta conducta no encontramos diferencias significativas entre las hembras subordinadas y el resto de las hembras a lo largo de las fases del estudio (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,10$).

Fig. 24: variación en la frecuencia de *espulgamiento*, en número de apariciones por hora de observación, entre hembras subordinadas y resto de hembras del grupo durante el período de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,02$.

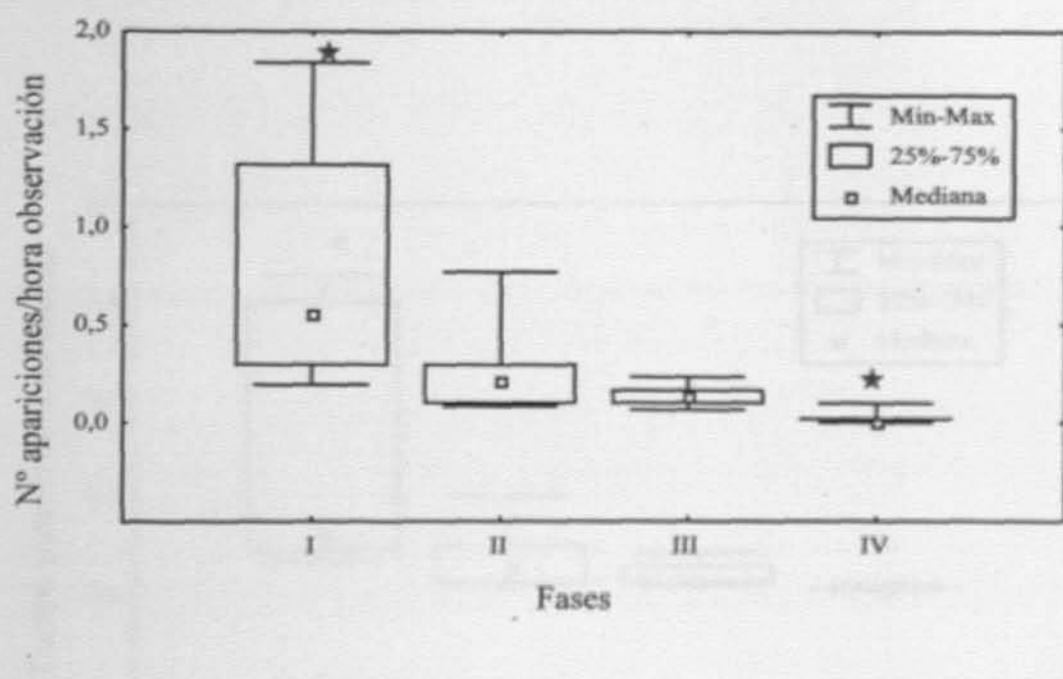


Al analizar el tiempo dedicado al *espulgamiento* entre las hembras subordinadas y el resto del grupo, se observó que, en esta conducta, no existían diferencias significativas.

En relación a las diferencias en la frecuencia de *espulgamiento* entre hembras subordinadas y machos, éstas también, son significativas entre las fases experimentales (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$). Disminuyendo dicha frecuencia a lo largo de todas las fases del estudio según se muestra en la Figura 25.

Las diferencias significativas se encuentran entre la fase *Control* (I) y la fase de *Ocupación de Territorio extraño* (IV) (Test de Tukey: $q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 5,2$).

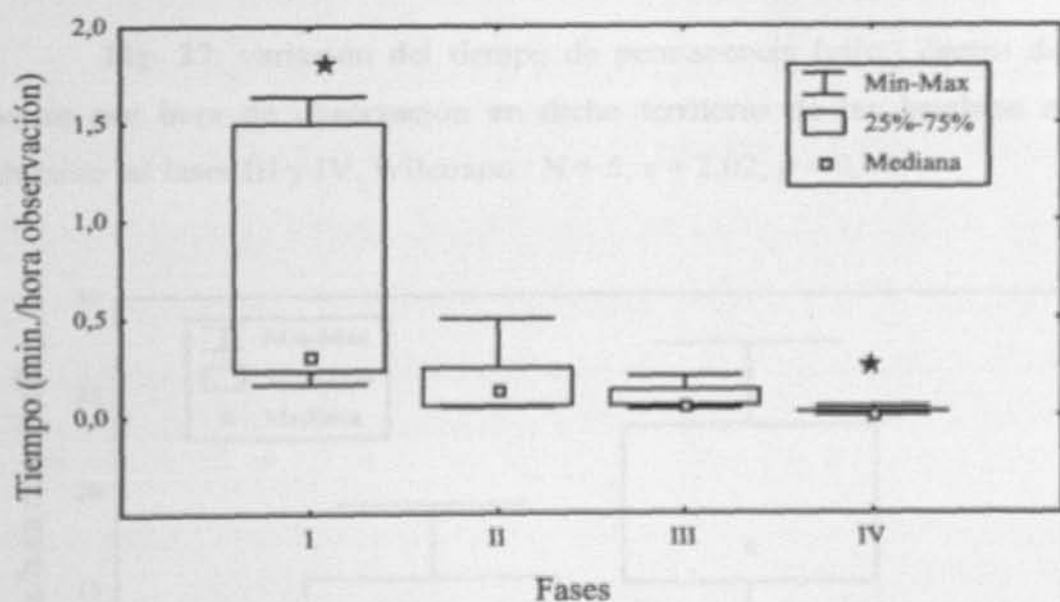
Fig. 25: variación en la frecuencia de *espulgamiento*, en número de apariciones por hora de observación, entre hembras subordinadas y los machos durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$.



Al analizar el tiempo dedicado al *espulgamiento* entre las hembras subordinadas y los machos encontramos que, en este caso, sí existen diferencias significativas entre las fases del estudio (Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$).

Tal y como se muestra en la Fig. 26 dicho tiempo disminuye a lo largo del estudio, siendo significativa la diferencia entre la fase *Control* (I) y la fase de *Ocupación de Territorio extraño* (IV) (Test de Tukey: $q_T = 3,63 < q_{I-IV} = 5,2$).

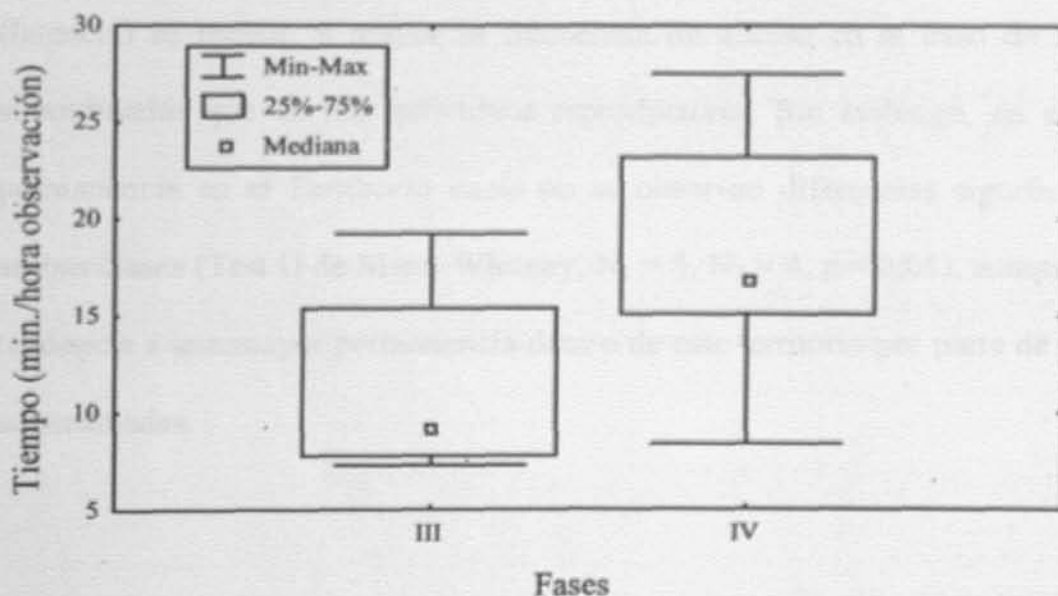
Fig. 26: variación en el tiempo (min.) de *espulgamiento* por hora de observación entre hembras subordinadas y machos durante el periodo de estudio. Friedman ANOVA, $N = 5$, $gl = 3$, $p < 0,01$.



- Ocupación del Territorio vacío

A medida que aumenta la estimulación por parte de machos extraños, cabría esperar que las hembras subordinadas mostraran un mayor interés por aquellas zonas de su territorio que les ofrecieran potencialmente mayores oportunidades reproductoras (*Territorio vacío*). En la Figura 27 se observa como en la fase IV, en la que el grado de interacción con el grupo extraño es máximo, aumenta de forma significativa el tiempo de permanencia de las hembras subordinadas en el *Territorio vacío* con respecto a la fase anterior (Wilcoxon : $N = 5$, $z = 2,02$; $p = 0,04$).

Fig. 27: variación del tiempo de permanencia (min.) dentro del *Territorio vacío* por hora de observación en dicho territorio de las hembras subordinadas durante las fases III y IV. Wilcoxon : $N = 5$, $z = 2,02$; $p = 0,04$.



Por otro lado, la existencia de un nuevo espacio en el que es posible la interacción con un grupo extraño permitiría a las hembras subordinadas explorar nuevas oportunidades reproductoras. Por esta razón, cabría esperar que el *Territorio vacío* fuese más utilizado por las hembras subordinadas que por los individuos reproductores que no necesitarían de nuevas oportunidades reproductoras. Para analizar las diferencias en la utilización del *Territorio vacío* por parte de las hembras subordinadas y los individuos reproductores se han manejado tres medidas distintas, la latencia en la entrada, la frecuencia de acceso y el tiempo de permanencia en dicho territorio. Tanto en la latencia de entrada como en la frecuencia de acceso se encuentran diferencias próximas a la significación entre ambas clases (Test U de Mann-Whitney, $N_1 = 5$, $N_2 = 4$, $p = 0,05$; en ambos casos). Las Figuras 28 y 29 muestran, respectivamente, que el tiempo que tardan en acceder al *Territorio vacío* (latencia) es menor, y mayor la frecuencia de acceso en el caso de las hembras subordinadas que en los individuos reproductores. Sin embargo, en el tiempo de permanencia en el *Territorio vacío* no se observan diferencias significativas entre ambas clases (Test U de Mann-Whitney, $N_1 = 5$, $N_2 = 4$, $p = 0,08$), aunque existe una tendencia a una mayor permanencia dentro de este territorio por parte de las hembras subordinadas.

Fig. 28: latencia (min.) de entrada al *Territorio vacío*, por hora de observación, de las hembras subordinadas y los individuos reproductores durante la fase III del estudio. Test U de Mann-Whitney, $N_1 = 5$, $N_2 = 4$, $p = 0,05$.

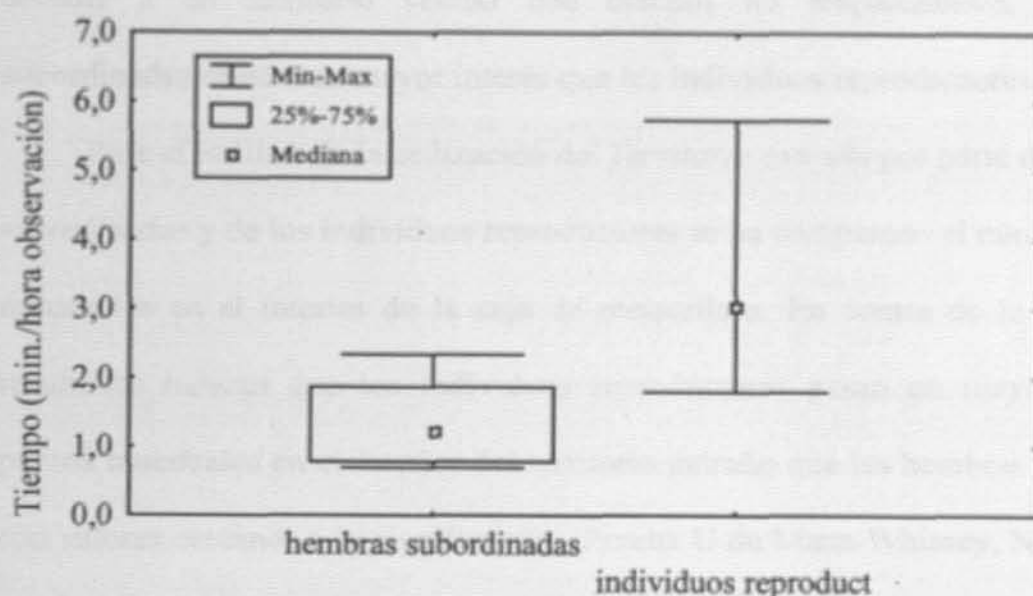
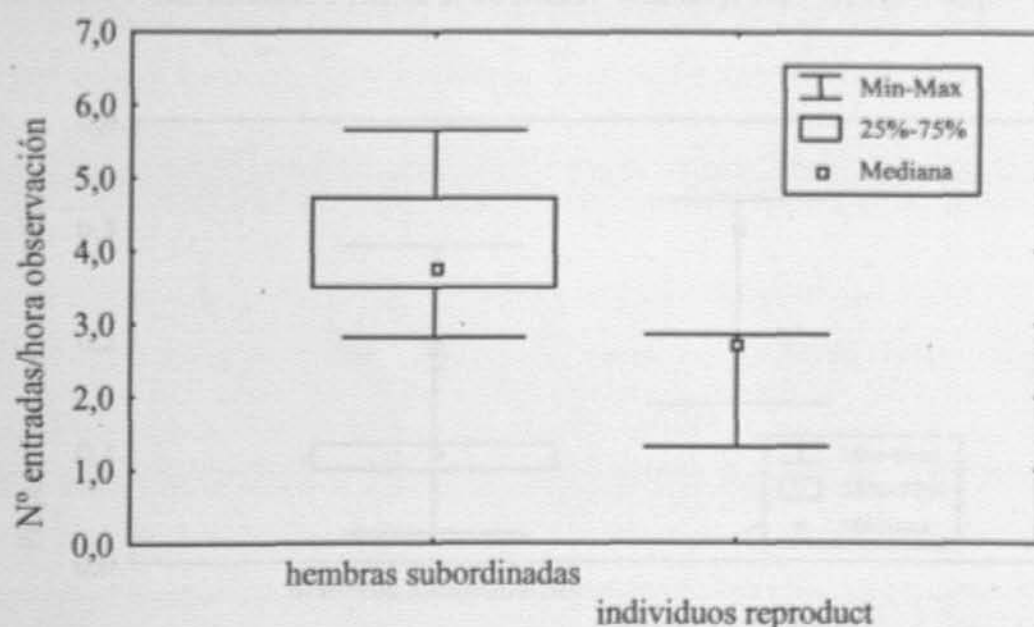


Fig. 29: frecuencia de acceso al *Territorio vacío*, en número de entradas por hora de observación, de las hembras subordinadas y los individuos reproductores durante la fase III del estudio. Test U de Mann-Whitney, $N_1 = 5$, $N_2 = 4$, $p = 0,05$.



- Ocupación del *Territorio extraño*

Al igual que en el caso anterior esperaríamos que, ante la posibilidad de acceder a un territorio vecino con machos no emparentados, las hembras subordinadas mostraran mayor interés que los individuos reproductores.

Para el análisis de la utilización del *Territorio extraño* por parte de las hembras subordinadas y de los individuos reproductores se ha comparado el número de puntos muestrales en el interior de la caja de metacrilato. En contra de lo esperado, los resultados indican que los individuos reproductores pasan un mayor número de puntos muestrales en el interior del territorio extraño que las hembras subordinadas, con valores cercanos a la significación (Prueba U de Mann-Whitney, $N_1 = 5$, $N_2 = 4$, $p = 0,05$; Fig. 30).

Fig. 30: proporción de puntos muestrales que pasan en el interior del *Territorio extraño* las hembras subordinadas en relación a los individuos reproductores durante la fase IV del estudio. Prueba U de Mann-Whitney, $N_1 = 5$, $N_2 = 4$, $p = 0,05$.

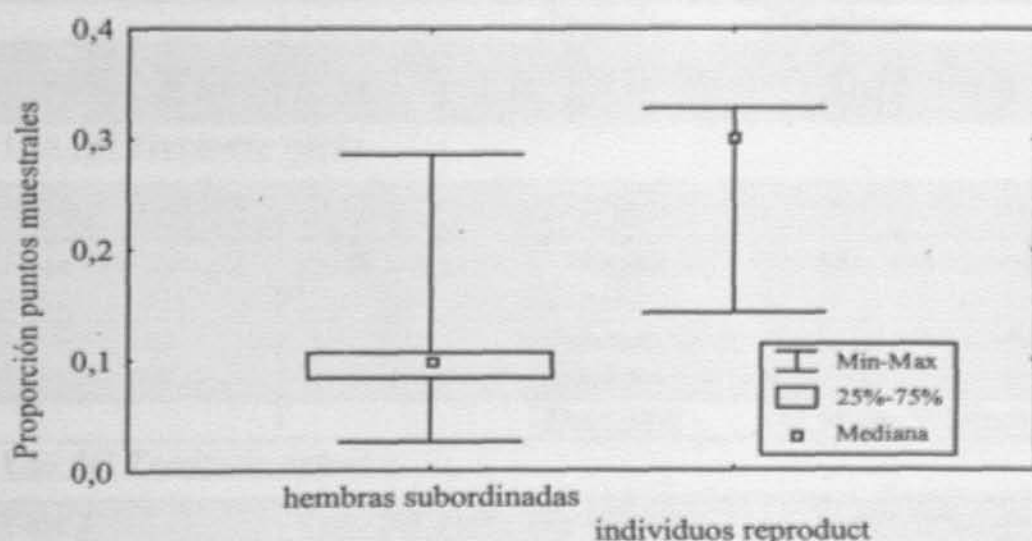


Tabla XI: cuadro resumen de los distintos análisis realizados para las distintas comparaciones, así como de los resultados obtenidos en los mismos. En sombreado gris oscuro aparecen aquellas comparaciones cuyas diferencias han sido significativas y en claro aquellas que están cercanas a la significación.

Comparación		Medida	Prueba Estadística	Significación
Variación de las conductas de las hembras subordinadas				
Marcaje		Frecuencia	Friedman	> 0,05
Socio-sexuales		Frecuencia	Friedman	> 0,05
Insp. anogenital	A machos	Frecuencia	Friedman	< 0,05
	De machos	Frecuencia	Friedman	> 0,05
Socio-negativas	Con hembras	Frecuencia	Friedman	> 0,05
Agresiones	A machos	Frecuencia	Friedman	> 0,05
	De machos	Frecuencia	Friedman	< 0,06
Socio-positivas	Con hembras	Frecuencia	Friedman	< 0,05 / I>IV
	Con machos	Frecuencia	Friedman	< 0,01 / I>IV
Contacto	Con hembras	Frecuencia	Friedman	< 0,01 / I>IV
		Duración	Friedman	< 0,01 / I>IV
	Con machos	Frecuencia	Friedman	< 0,01 / I>IV
		Duración	Friedman	< 0,01 / I>IV
Espulgamiento	Con hembras	Frecuencia	Friedman	< 0,01 / I>IV
		Duración	Friedman	> 0,05
	Con machos	Frecuencia	Friedman	< 0,01 / I>IV
		Duración	Friedman	< 0,01 / I>IV
Uso del Territorio vacío				
Fase III-Fase IV	♀ subordinadas	Permanencia	Wilcoxon	<0,04 / IV>III
Fase III	♀ sub/ind. repr.	Latencia de acceso	U Mann-Whitney	= 0,05 ♀ < reprod.
		Frecuencia de acceso	U Mann-Whitney	= 0,05 ♀ > reprod.
		Duración	U Mann-Whitney	> 0,05
Uso del Territorio extraño				
Fase IV	♀ sub/ind. repr.	Proporción ptos. muestr.	U Mann-Whitney	= 0,05 ♀ > reprod.

5. Discusión

Muchos son los estudios realizados en cautividad que han demostrado la existencia de supresión de la reproducción en las hijas subordinadas de títí de cabeza blanca mientras permanecen con sus grupos familiares (p. ej. French y cols., 1983, 1984; Tardif, 1984; Ziegler y cols., 1987, 1993; Savage y cols., 1988; Heistermann y cols., 1993). Algunos de estos estudios han visto, además, que es posible la reproducción en estas hembras cuando se les aporta las condiciones adecuadas para ello, fundamentalmente la ausencia de la hembra dominante y la presencia de un macho desconocido (p. ej. French y cols., 1984; Ziegler y cols., 1987). Aunque, los resultados de todos estos trabajos han permitido definir los factores causales que provocan y mantienen la supresión de las hembras subordinadas, así como, los que hacen que escapen de dicha supresión, los factores han sido tratados, normalmente, aislados unos de otros. Pocos estudios han constatado el escape de la supresión en unas condiciones más naturales en las que se pudiera analizar la interacción entre los distintos factores (Snowdon, 1990; Savage y cols., 1996; Garber, 1997).

En nuestro estudio hemos tratado de analizar el comportamiento social y sexual de las hembras subordinadas cuando, tanto, los factores inhibitorios como los factores facilitadores estuvieran presentes para, así, intentar reproducir una situación más parecida a la que se debe dar en su ambiente natural. Aunque debido a la limitación en el número de hembras subordinadas ($N = 5$) los resultados no pueden ser, totalmente, concluyentes cabría destacar la importancia del valor descriptivo de este trabajo. Este estudio es el primero que se realiza en la colonia de títí de cabeza

blanca de la Facultad de Psicología de la Universidad Autónoma de Madrid en unas instalaciones que intentan minimizar los efectos que impone la cautividad en el estudio del comportamiento sociosexual de los primates.

Los análisis realizados de las concentraciones hormonales no mostraron la existencia de escape de la supresión ovulatoria, entendida como presencia de ciclos normales detectables, en ninguna de las 5 hembras subordinadas como respuesta a las distintas condiciones de interacción intergrupala a las que fueron expuestas en cada una de las fases experimentales del estudio. Sin embargo, sí hemos podido observar, para el caso particular de alguna de estas hembras, ciertas variaciones en sus perfiles hormonales a lo largo del estudio. Podemos ver que en los casos particulares de *Alexandra* (A2; Figura 11) y de *Henrike* (B3; Figura 14) existieron variaciones en las concentraciones hormonales a lo largo de las distintas fases del estudio que podrían estar mostrando cierta actividad ovárica en estas hembras, principalmente en el caso de A2, aunque al carecer de una ciclicidad regular en dichas concentraciones hormonales no podemos afirmar que alguna de estas hembras subordinadas hubiera comenzado a ovular. Asimismo, al final de este estudio la otra hembra subordinada dentro del grupo A, *Cassandra* (A2) comenzó a mostrar variaciones en sus concentraciones hormonales (Figura 12) que podrían indicar posibles cambios en la condición reproductora de dicha hembra. Por otro lado, en estudios con el marmosete común (*Callithrix jacchus*), Saltzman y cols. (1994) clasifican a las hembras subordinadas como acíclicas u oligocíclicas en función de sus concentraciones hormonales. Dichos autores consideran como oligocíclicas a aquellas hembras

subordinadas que poseen unas concentraciones de progesterona en plasma elevadas, aunque no tanto como las que presentan las hembras reproductoras, y en las que se podrían diferenciar en algún momento las distintas fases que forman el ciclo ovulatorio, si bien, la duración media de estas fases es menor que la que tienen las de un ciclo normal. Según estos datos, el perfil hormonal que ha presentado la hembra de nuestro estudio *Alexandra* (A2; Figura 11), se correspondería con el perfil típico de una hembra oligocíclica, por tanto con cierto grado de actividad ovárica. Lo que se vería apoyado por la aparición de folículos ováricos en avanzado estado de maduración dentro del ovario en el análisis post-mortem que se realizó a *Alexandra* después de morir a causa de las graves lesiones que sufrió como consecuencia de la expulsión.

En diversos trabajos se concluye que cuando alguna de las hembras subordinadas puede representar una competencia para la reproducción de la hembra, al presentar unas concentraciones elevadas de estrógenos, se acentúan los mecanismos implicados en la supresión (French y Snowdon, 1981; McGrew y McLuckie, 1986; Savage y cols., 1988; Tardif, 1988; Heistermann y cols., 1989; French e Inglett, 1991; Snowdon y cols., 1993; French, 1997). En estos estudios aquellas hembras subordinadas que poseían unas concentraciones hormonales más elevadas, solían ser las hembras subordinadas de mayor edad del grupo. En nuestro trabajo, la hembra subordinada de mayor edad del grupo A (A2, *Alexandra*) fue la que mayores concentraciones hormonales presentó a lo largo de todo el estudio (Fig. 11) y fue expulsada del grupo al comienzo de la última fase. En ese momento era en el que se producía la mayor estimulación por parte del grupo extraño y cuando podría

haber mayores posibilidades de que *Alexandra* pudiera escapar del control inhibitorio provocado por el grupo puesto que ya presentaba cierta actividad ovárica. Este hecho le habría convertido en una posible amenaza para la reproducción de la madre del grupo y podría haber iniciado la expulsión de esta hembra al final del estudio. En el momento en el que *Alexandra* dejó de formar parte del grupo familiar se produjo un aumento importante de las concentraciones hormonales de *Cassandra* (A3; Figura 12), que habría pasado a ser la hembra subordinada de mayor edad dentro de su grupo. Este aumento se produce inmediatamente después de la expulsión de *Alexandra* y en la fase de máxima estimulación por parte del grupo extraño. Aunque cabe la posibilidad que la expulsión y el aumento en las concentraciones hormonales de *Cassandra* estén relacionadas con la máxima estimulación por parte del grupo extraño, el incremento de las concentraciones hormonales de *Cassandra* posiblemente se deba a la desaparición de la hembra subordinada de mayor edad. Estos datos nos estarían indicando que la desaparición de la hembra subordinada de mayor edad haría que aumentaran las posibilidades de reproducción de la siguiente hembra subordinada, lo que se vería reflejado en su perfil hormonal. Estos resultados estarían en la línea de los encontrados por Snowdon y cols. (1993), en los que vieron que la hembra subordinada de menor edad aumentaba sus concentraciones hormonales cuando se producía un descenso en los de la hembra subordinada de mayor edad, al incrementarse la inhibición que sobre esta última hembra ejercían el resto de miembros del grupo familiar. En el trabajo de estos autores no se produce la desaparición de la hembra subordinada de mayor edad, pero sí un descenso significativo de sus concentraciones hormonales y de las oportunidades

reproductoras que podría tener esta hembra lo que, a su vez, supondría una mejora de las condiciones para que la siguiente hembra subordinada aumentara sus oportunidades reproductoras mostrando un incremento en sus propias concentraciones hormonales. Sin embargo, en el otro grupo objeto de estudio (grupo B), no fue la hembra de mayor edad (B2, *Asta*) la que tuvo las concentraciones hormonales más elevadas (Figura 13) sino que fue *Henrike* (B3), la segunda en el rango de edades (Figura 14). Al analizar más detalladamente la situación de las hembras subordinadas en el grupo B, podemos ver que la única hembra que podría representar algún tipo de competencia reproductora para la madre, en unas condiciones propicias para ello, era *Henrike*, al presentar las concentraciones hormonales más elevadas. Esto se podría deber a que la hembra subordinada de mayor edad, *Asta*, presentaba diarrea crónica desde el momento de su llegada a las instalaciones de Madrid y, por lo tanto, quizás no se encontraba en unas condiciones adecuadas de salud. Aunque la edad de la hembra subordinada parece ser uno de los factores determinantes a la hora del escape de la supresión reproductora, tal y como se ha propuesto en numerosos estudios (French, 1984; Ziegler y cols., 1987; Heistermann y cols., 1989), otros factores, como en este caso, el estado de salud de la hembra de mayor edad, pueden influir en la posibilidad de presentar cierto grado de actividad ovárica. En el caso de *Henrike* (B3), el incremento de las concentraciones hormonales se produce levemente y de forma progresiva a lo largo de todo el estudio. Sin embargo, la Figura 14 muestra cómo, durante la última fase, las concentraciones de progesterona son algo más elevadas que en las fases anteriores. La otra hembra subordinada presente en el grupo B, *Cathy* (B4), era aún subadulta en el momento en

el que se inició el estudio, y por tanto, aunque se encontraba en el proceso de maduración sexual, quizás era todavía demasiado joven como para poder competir con otras hembras presentando cambios en su actividad ovárica (Figura 15). Esta hembra según Cleveland y Snowdon (1984) habría alcanzado la edad adulta (mayor de 21 meses) en Mayo de 2000, dos meses antes de la finalización del estudio, aunque no se aprecia ningún cambio en sus concentraciones hormonales.

Nuestros resultados hormonales, por tanto, indican que la ovulación no ha llegado a producirse en las hembras subordinadas, aunque sí se han producido algunas variaciones hormonales que parecen mostrar cierta actividad ovárica y que podrían estar relacionadas con la situación experimental.

Por otro lado, también, se han producido cambios conductuales en las hembras subordinadas que pueden representar una predisposición al cambio en su condición reproductora aún permaneciendo dentro de sus grupos natales.

El *marcaje anogenital* ha sido la conducta más utilizada por diversos autores para inferir el estado hormonal, y en concreto los niveles de estrógenos, que presentaban las hembras subordinadas de tití de cabeza blanca (French y Cleveland, 1984; French y cols., 1984; Savage y cols., 1988; Heistermann y cols., 1989; Widowski y cols., 1990, 1992; Ziegler y cols., 1990, 1993). La frecuencia de estos marcajes, al igual que la de las conductas sexuales, aumenta cuando las hembras subordinadas son emparejadas con un macho extraño y comienzan a presentar ciclos ovulatorios normales (French y Cleveland, 1984; French y cols., 1984; Savage y cols., 1988; Widowski y cols., 1992). En nuestro estudio no hemos encontrado

diferencias significativas en la frecuencia de *marcaje anogenital* de las hembras subordinadas entre las distintas fases, lo que está en relación con que ninguna de estas hembras llegara a presentar actividad ovárica.

La relación entre la aparición de conductas sexuales y la actividad ovárica de las hembras de tití de cabeza blanca ha sido comprobada en numerosos estudios (French y cols., 1984; Savage y cols., 1988; Heistermann y cols., 1989; Widowski y cols., 1990; Ziegler y cols., 1990; Price, 1992b; Snowden y cols., 1993; Ginther y cols., 2001). En todos ellos se encuentra que las hembras subordinadas no realizan conductas sexuales mientras permanecen suprimidas, y que estas conductas únicamente comienzan a aparecer cuando dichas hembras son separadas de sus grupos natales, al empezar a incrementarse sus concentraciones hormonales y, por tanto, a desarrollar algún tipo de actividad ovárica, alcanzando su máxima expresión cuando producen ciclos ovulatorios completos al ser emparejadas con un macho extraño. En nuestro estudio tampoco aparecen variaciones significativas en las conductas sexuales a lo largo de las distintas fases experimentales. Sin embargo, ciertos cambios en el interés sexual de las hembras subordinadas sí que se producen puesto que al analizar la *inspección anogenital* de las hembras subordinadas hacia los machos, se aprecia un incremento progresivo a lo largo del estudio (Figura 16). Siguiendo la clasificación del comportamiento sexual de las hembras que propuso Beach (1976) en proceptividad, receptividad y atractivo, podemos decir que las hembras subordinadas a lo largo del estudio se volvieron más proceptivas. La procepción se ha definido como el valor estimular que el macho tiene para la hembra y se puede inferir por las conductas sexuales que ésta dirige al macho. Así, nuestras

hembras mostraron un aumento progresivo del interés hacia los machos de su grupo a lo largo de las distintas fases del estudio, expresado en una mayor frecuencia de *inspección anogenital* dirigida hacia los mismos. Si bien, al realizar los análisis *post-hoc* para conocer en qué momento, o momentos, de la situación experimental se producían estos cambios en la conducta de *inspección anogenital* no encontramos diferencias entre fases concretas. Por lo tanto, podríamos decir que es la conjunción de estímulos provocados por la disminución de la cohesión con el grupo y el aumento de la interacción con los individuos extraños lo que produce este progresivo aumento del interés sexual de las hembras subordinadas hacia los machos. Diversos autores han demostrado la variación en el comportamiento sexual de las hembras de tití de cabeza blanca, según la fase del ciclo ovulatorio en la que se encontraran, analizando las conductas sexuales que aparecían (Widowski y cols., 1990; Price, 1992a). Aunque ninguna de las hembras subordinadas de nuestro estudio llegó a ovular, sí pudo producirse cierta variación en sus concentraciones hormonales que hiciera que variara su comportamiento sexual hacia los machos del grupo, tal y como les ocurre a las hembras reproductoras (Widowski y cols., 1990; Price, 1992a).

Del mismo modo que las conductas sexuales se han utilizado para inferir el estado reproductor de las hembras, las conductas socio-negativas que reciben las hembras subordinadas han sido explicadas por diversos autores como uno de los mecanismos mediante los cuales el grupo familiar mantiene la supresión de dichas hembras (French y Snowdon, 1981; McGrew y McLuckie, 1986; Savage y cols., 1988; Tardif, 1988; Heistermann y cols., 1989; French e Inglett, 1991; Snowdon y cols., 1993; French, 1997, Snowdon y Pickhard, 1999). En nuestro estudio no hemos

encontrado, en general, cambios significativos en las conductas socio-negativas a lo largo de las distintas fases. Sin embargo, se han podido apreciar ciertas diferencias en este comportamiento según fueran machos o hembras los individuos implicados. Cuando se analizaron estas conductas entre las hembras no apareció ningún cambio significativo a lo largo de las fases del estudio, ni se pudo apreciar ninguna tendencia general de aumento o disminución de dichas conductas. Sin embargo, cuando los individuos implicados eran los machos sí se pudieron apreciar ciertas variaciones, aunque estas no llegaron a ser significativas. En nuestro estudio las hembras subordinadas reciben mayor número de conductas socio-negativas por parte de los machos entre las distintas fases, con unas diferencias cercanas a la significación ($p < 0,06$; Figura 17). Numerosos estudios encuentran que se produce un aumento de las conductas agresivas hacia las hembras subordinadas del resto de miembros del grupo cuando éstas podían presentar competencia para la hembra reproductora (French y Snowdon, 1981; McGrew y McLuckie, 1986; Savage y cols., 1988; Tardif, 1988; Heistermann y cols., 1989; French e Inglett, 1991; Snowdon y cols., 1993; French, 1997; Snowdon y Pickhard, 1999). La Tabla IX muestra que las hembras que mayor número de conductas agonísticas recibieron por parte de los machos fueron *Alexandra* (A2) y *Henrike* (B3), que como se ha visto anteriormente, eran las hembras que poseían las concentraciones hormonales más elevadas dentro de cada uno de los grupos. En el caso de *Alexandra* este hecho coincide con el de ser la hembra subordinada de mayor edad dentro de su grupo y a la que llegaron a expulsar en la última fase del estudio. Estos resultados encontrados estarían en la línea de los encontrados por Snowdon y cols. (1993) y Snowdon y Pickhard (1999) de que serían

las hembras subordinadas con mayor probabilidad de escapar de la supresión reproductora las que sufrirían mayor número de conductas socio-negativas. En general, el número de encuentros agresivos que se dan entre los miembros de un mismo grupo son muy bajos (Savage y cols., 1988). Sin embargo, en ocasiones se produce un fuerte incremento de las agresiones que terminan con la expulsión del grupo del individuo que es agredido. Estas agresiones severas son, frecuentemente, dirigidas hacia la hembra subordinada de mayor edad dentro del grupo (McGrew y McLuckie, 1986). En este sentido, McGrew y McLuckie (1986) describieron que en 5 casos de expulsiones de 6 analizados, fue la madre la principal implicada en la expulsión de la hembra subordinada, seguida, posteriormente, por alguno de los miembros del grupo. En nuestro estudio, también, la hembra subordinada expulsada fue la de mayor edad, sin embargo, el mayor número de agresiones que recibió esta hembra no parecían proceder de la madre y/o del resto de hembras subordinadas, sino principalmente de los machos del grupo (observación personal). Snowdon y cols. (1993) en un estudio sobre el aumento de la supresión sobre las hembras subordinadas de mayor edad ante el nacimiento de nuevas crías, encontraron, al igual que nosotros, que estas hembras sí sufrían un mayor número de agresiones pero éstas provenían principalmente de miembros del grupo diferentes a la hembra reproductora.

Hemos visto que las conductas socio-negativas se han considerado como uno de los factores conductuales implicados en el mantenimiento de la supresión reproductora de las hembras subordinadas, pero, también, se han usado las conductas socio-positivas como medidas de la cohesión grupal, y por tanto, de la posible

presión inhibitoria que puede ejercer la presencia del grupo familiar sobre estas hembras. Diversos autores han demostrado que la expresión de las conductas afiliativas en las hembras de tití de cabeza blanca es influenciada por las condiciones sociales en las que se encuentran (Savage y cols., 1988; Snowdon y cols., 1993). Así, se ha visto que existen diferencias en las conductas afiliativas que realizaban las hembras cuando se encontraban en grupos grandes ya establecidos o en grupos de reciente formación en los que sólo existía una pareja, siendo mayor la frecuencia de estas conductas cuando el grupo estaba formado únicamente por un macho y una hembra (Savage y cols., 1988; Snowdon y cols., 1993). Según los resultados que se derivan de estos estudios las conductas socio-positivas servirían para crear ciertos vínculos entre los miembros de los grupos que promoverían la cohesión necesaria para la cooperación de los individuos, ya que cuando a la pareja se le añade algún individuo nuevo (emparentado o no) la frecuencia de las conductas afiliativas es mayor que en grupos mayores bien establecidos. Por otro lado, se ha demostrado que la proximidad del resto de miembros del grupo con las hembras subordinadas actúa, también, como mecanismo supresor de la reproducción de dichas hembras (Ziegler y cols., 1990; Snowdon y cols., 1993). Snowdon y cols. (1993) demostraron que cuando la frecuencia de las conductas socio-positivas entre las hembras subordinadas y el resto de miembros del grupo era alta, dichas hembras mostraban unos niveles hormonales bajos. Según estos mismos autores, la cohesión grupal evitaba que se pudiera producir un escape de la supresión en alguna de las hembras subordinadas. En nuestro estudio las conductas socio-positivas de las hembras subordinadas con el resto de miembros de su grupo disminuyeron a lo largo de las fases, siendo

significativas las diferencias entre la fase I *Control* y la última fase de *Ocupación de Territorio extraño* (Figuras 18 y 19). En nuestros resultados vemos que se produce una disminución de las interacciones socio-positivas entre las hembras subordinadas y el resto de individuos en el momento en el que la estimulación por parte del grupo extraño es máxima, por lo que podríamos esperar que se produjera una disminución del efecto supresor del grupo sobre estas hembras subordinadas. De hecho, se vio como era en la fase IV cuando las hembras *Cassandra* (A3; Figura 12) y *Henrike* (B3; Figura 14) presentaron cierto incremento en sus concentraciones de progesterona. Así, se podría decir que para que las hembras subordinadas puedan evitar el control inhibitorio que ejerce la cohesión con el resto de miembros del grupo sobre su condición reproductora no basta con el contacto visual y olfativo con individuos de otro grupo, sino que es necesaria la presencia de estos individuos extraños. En este estudio no podemos separar el efecto particular que representan la interacción exclusiva con machos no emparentados, al presentarse conjuntamente todos los individuos -machos y hembras- del grupo extraño. Estos resultados estarían de acuerdo con aquellos obtenidos por Widowski y cols. (1990 y 1992), en los que se concluye que para que las hembras subordinadas aisladas del grupo también puedan presentar ciclos ovulatorios completos es necesaria la presencia de un macho no emparentado, aunque no hace falta el contacto físico entre ellos.

Dentro de las conductas socio-positivas el *contacto* y el *espulgamiento* han sido consideradas de manera especial por diversos autores a la hora de analizar los mecanismos conductuales implicados en el mantenimiento de la supresión reproductora en las hembras subordinadas de tití de cabeza blanca (Heistermann y

cols., 1989; Ziegler y cols., 1990; Snowdon y cols., 1993). Además, al ser conductas con una duración temporal apreciable (estados) y haberse realizado un registro continuo de las mismas se ha podido analizar las variaciones no sólo en la frecuencia sino también en la duración a lo largo de las distintas fases del estudio. La frecuencia, así como, el tiempo que pasaron en *contacto* las hembras subordinadas tanto con otras hembras como con los machos disminuyó a lo largo de las distintas fases del estudio (Figuras 20, 21, 22 y 23) lo que podría estar indicando la evitación de las hembras subordinadas del control inhibitorio que produce la proximidad. Esta disminución podría interpretarse como consecuencia de la propia interacción con el grupo extraño o del aumento del territorio en el que pueden estar los animales, al aparecer un nuevo espacio como *Territorio vacío*. Sin embargo, si así fuera, deberíamos haber encontrado las diferencias significativas entre la fase I (*Control*) y el resto de las fases en el primer caso y entre la fase I y la fase III (*Territorio vacío*) para el segundo, y, sin embargo, éstas aparecen entre la fase *Control* y la última fase. Por otro lado, también, hemos encontrado diferencias en la frecuencia de *espulgamiento* entre las hembras subordinadas, tanto con otras hembras como con machos, en ambos casos igual que ocurría anteriormente, las diferencias se produjeron entre la fase I y la fase IV (Figuras 24 y 25). Al analizar el tiempo que se producía la conducta de *espulgamiento* entre las hembras subordinadas y los machos vimos que éste se comportaba igual que la frecuencia (Figura 26), sin embargo, entre hembras no aparecían diferencias significativas. Es decir, aunque las hembras subordinadas estaban menos veces implicadas en este comportamiento (disminución en la frecuencia) no lo realizaban menos tiempo. Estos resultados indican que aunque

el número de ocasiones en que se produce *espulgamiento* entre las hembras disminuye, el tiempo que dedican a esta actividad cada vez que la inician es mayor. La disminución en general de todas las conductas socio-positivas a lo largo de nuestro estudio nos hace pensar en un descenso de la cohesión entre las hembras. Según estos resultados, podríamos pensar que cada una de las hembras subordinadas se estaría distanciando del resto de individuos de su grupo, lo que mejoraría sus posibilidades reproductoras. Sin embargo, el hecho de que no se produzca una reducción en el tiempo de *espulgamiento* entre las hembras nos podría estar sugiriendo una prolongación de estas sesiones de *espulgamiento*, una vez que comienzan, lo que podría servir para afianzar unas relaciones que serían necesarias mientras las hembras subordinadas permanecen en sus grupos familiares, pero que están siendo desafiadas.

En nuestro estudio, además de analizar si se producían cambios hormonales y conductuales según aumentaba la estimulación por parte de un grupo extraño, nos preguntamos cuál sería el interés que mostrarían las hembras subordinadas ante la posibilidad de usar un nuevo territorio durante las fases III y IV, fases en las que se produce un incremento progresivo de la estimulación intergrupal. Al comparar el uso que hacían las hembras subordinadas del *Territorio vacío* en estas dos fases los resultados parecen indicar que el interés de estas hembras aumenta según aumenta la interacción con el grupo vecino, ya que permanecieron en dicho territorio más tiempo en la fase IV que en la fase III (Figura 27). A la vista de estos resultados podríamos decir que las hembras subordinadas tienden a la separación y

periferalización del grupo familiar cuando se hallan ante la presencia de machos no emparentados. Entendiendo la presencia como la posibilidad de interacción auditiva, visual y olfativa pero no física, entre dos animales que se encuentran a poca distancia de separación, tal y como la utilizaron Widowski y cols (1990, 1992) y como se produce en la fase IV de nuestro estudio. Por otro lado, al comparar el uso que hicieron del *Territorio vacío* las hembras subordinadas en relación a los individuos reproductores, vimos que existieron diferencias cercanas a la significación entre ambos grupos ($p = 0,05$). Las hembras subordinadas tardaron menos tiempo en acceder al *Territorio vacío* (menor tiempo de latencia de entrada; Figura 28) y lo hicieron más frecuentemente que los individuos reproductores (Figura 29), si bien el tiempo que permanecieron en él no difirió significativamente entre ambas clases, aunque el resultado obtenido ($p = 0,08$) mostró una tendencia de permanencia mayor para las hembras subordinadas que para los individuos reproductores. El *Territorio vacío* representaría una zona que ofrece mayores oportunidades reproductoras para estas hembras subordinadas por lo que demostrarían un mayor interés en el acceso y la exploración del mismo y una tendencia a permanecer más tiempo en su interior que los individuos reproductores, lo que podría interpretarse como el paso previo a su emancipación. Sin embargo, la ausencia de diferencias claramente significativas en el tiempo de permanencia en el *Territorio vacío* entre las hembras subordinadas y los individuos reproductores podría indicar que las hembras subordinadas intentarían evitar la proximidad con estos individuos reproductores, independientemente de la zona del territorio donde se encuentren, para así evitar el control inhibitorio. Las hembras subordinadas estarían más interesadas en buscar el momento más adecuado

para estar dentro del *Territorio vacío* que en permanecer mucho tiempo en su interior, sobre todo si en él se encuentran los individuos reproductores. McGrew y McLuckie (1986), en un estudio en el que se permitía a todos los individuos de un mismo grupo el acceso mediante tubos de conexión a un área contigua situada en otra sala, encontraron que eran las hembras subordinadas de mayor edad dentro de cada grupo las que mayor interés mostraban, al acceder más frecuentemente a este territorio anexo al propio. Esto era interpretado como un indicio de que eran estas hembras las que tenían mayor probabilidad de migrar y de escapar del control inhibitorio ejercido por el grupo. Los mismos autores en este estudio concluyeron que los individuos reproductores mostrarían una tendencia a la filopatria mientras que las hembras subordinadas tenderían a la dispersión. Estos resultados concuerdan parcialmente con los encontrados en nuestro estudio ya que las hembras subordinadas muestran un mayor interés por este nuevo territorio que los individuos reproductores.

Sin embargo, cuando el territorio al que tenían la posibilidad de acceder no era el *Territorio vacío* sino el territorio ocupado por el grupo vecino (*Territorio extraño*) son los individuos reproductores los que muestran un mayor interés, al permanecer un mayor número de puntos muestrales en el interior de dicho territorio (Figura 30). Según French y Snowdon (1981) el papel que asumen los machos y las hembras reproductoras de tití de cabeza blanca ante la presencia de individuos extraños dentro de su territorio es muy diferente, produciéndose una defensa activa del territorio por parte de los machos mientras que las hembras únicamente varían su conducta aumentando la frecuencia de marcaje suprapúbico. Pero los machos y las

hembras no sólo difieren en las actividades que desarrollan ante la presencia de individuos extraños, sino que también en el lugar en el que desarrollan estas actividades. Así los machos ocuparían la posición del límite del territorio, donde se encontrarían los animales extraños, mientras que las hembras ocuparían una posición más retrasada dentro de su propio territorio (French y Snowdon, 1981). En nuestro estudio el grupo de los individuos reproductores son tanto hembras como machos mientras que en la otra categoría de individuos sólo existen hembras. La presencia de machos reproductores en la categoría de individuos reproductores podría causar que encontremos que estos individuos aparezcan más frecuentemente en la caja de metacrilato que las hembras subordinadas. En el estudio de McGrew y McLuckie (1986), comentado anteriormente, los autores encuentran que los individuos reproductores, tanto machos como hembras, tienden a la filopatría, por lo que estarían más interesados en la defensa de su propio territorio ante la llegada de individuos extraños. Por su parte, las hembras subordinadas mostrarían interés por aquellos territorios que aumentarían potencialmente sus posibilidades reproductoras. En este sentido se podría decir que las hembras subordinadas no considerarían este nuevo territorio (*Territorio extraño*) como un área en la que es posible la interacción con machos no emparentados, tal y como podía ocurrir con el *Territorio vacío*, sino que lo considerarían como una zona del territorio en la que se producirían los conflictos relacionados con la defensa del territorio propio.

En resumen, podríamos decir que, aunque en nuestro estudio no se ha llegado a producir la ovulación en ninguna de las hembras subordinadas, sí se han producido ciertos cambios en las concentraciones de progesterona, un incremento de la proceptividad de las hembras subordinadas, una disminución en la cohesión grupal y un aumento en el interés por nuevas zonas que aumentan sus oportunidades reproductivas, coincidiendo todos estos cambios con el momento de máxima estimulación por parte del grupo vecino. Ello estaría indicando que para que exista la posibilidad de que se de el escape de la supresión reproductora a la que se encuentran sometidas las hembras subordinadas en sus grupos natales, es necesario que se produzca la presencia de individuos de un grupo extraño, lo que tiene lugar en la fase IV de nuestro estudio. El debilitamiento del control que ejerce el grupo mediante la disminución de la cohesión grupal, e incluso con la estimulación visual y olfativa de un grupo extraño, no es suficiente para que las hembras subordinadas muestren cambios comportamentales relacionados con variaciones en su actividad ovárica. También, cabe la posibilidad de que hubiera sido necesario más tiempo para poder observar ciclicidad en aquellas hembras categorizadas como oligocíclicas con los resultados obtenidos (A2 y, posiblemente, B3), así como, para que A3 hubiera llegado a ovular como respuesta a las variaciones hormonales que experimentó al final del estudio, cuando A2 fue expulsada del grupo familiar. En libertad cabría esperar que estas hembras que muestran cierto grado de actividad ovárica, ante la presencia de machos no emparentados y ante la existencia de un territorio diferente al familiar, intentaran su propia reproducción escapando del control inhibitorio familiar mediante la migración a este territorio anexo bien por propia iniciativa o bien

provocada por el resto de miembros del grupo que evitarían la posibilidad de competencia reproductora entre esta hembra y la madre. Sin embargo, en nuestro estudio esta situación no llega a producirse al no permitirse la separación total de las hembras subordinadas de sus grupos familiares ni la posibilidad de entrar en contacto físico con un macho no emparentado, aunque sí llegó a darse la expulsión de una de las hembras oligocíclicas.

1.- Las hembras subordinadas a lo largo del estudio se comportan más agresivas, al intentar atraer machos hacia las machas del grupo, expresando un alto grado de agresión de expulsión competitiva dirigida hacia ellas.

2.- Los machos de las conductas reproductivas de las hembras subordinadas con el resto de los miembros del grupo dan lugar a mayor efectividad de estas y, por tanto, reducción de la inversión a machos que atraen la atención por parte del grupo estrofo.

3.- Las hembras subordinadas tienen un mayor uso de señales acústicas que algunas nuevas oportunidades reproductivas, ante la presencia frecuente auditiva visual y olfativa a corta distancia, así como un contacto físico de machos con subordinadas, que cuando está en presencia del macho machos y al menos de ellas.

4.- En las interacciones reproductivas, por su parte, muestran mayor interés por la defensa del territorio en relación con las hembras subordinadas.

6.- Conclusiones

1.- Los cambios hormonales, así como los cambios conductuales encontrados, apoyan la importancia de la presencia de individuos de un grupo extraño en la aparición de cierto grado de actividad ovárica (oligociclos) en las hembras subordinadas.

2.- Las hembras subordinadas a lo largo del estudio se volvieron más proceptivas, al mostrar un mayor interés hacia los machos de su grupo, expresado en una mayor tasa de aparición de *inspección anogenital* dirigida hacia ellos.

3.- Los cambios en las conductas sociopositivas de las hembras subordinadas con el resto de los miembros del grupo indicaron un mayor distanciamiento de éstas y, por tanto, reducción de la cohesión a medida que aumentaba la estimulación por parte del grupo extraño.

4.- Las hembras subordinadas hacen un mayor uso de aquellos territorios que ofrecen nuevas oportunidades reproductoras, ante la presencia (contacto auditivo, visual y olfativo a poca distancia, aunque sin contacto físico) de machos no emparentados, que cuando sólo están presentes indicios visuales y olfativos de éstos.

5.- Los individuos reproductores, por su parte, muestran mayor interés por la defensa del territorio en relación a las hembras subordinadas.

7.- Referencias bibliográficas

- Abbott, D.H. 1984. Behavioural and physiological suppression of fertility in subordinate marmosets monkeys. *Am. J. Primatol.*, 6: 169-186.
- Abbott, D.H. y Hearn, J.P. 1978. Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). *J. Reprod. Fert.*, 53: 155-166.
- Abbott, D.H. y George, L.M. 1991. Reproductive consequences of changing social status in female marmoset monkeys. En: Box (Ed.). *Primate responses to environmental change*. Chapman and Hall Ltd. London. Pp: 295-309.
- Abbott, D.H.; Hodges, J.K. y George, L.M. 1988. Social status controls LH secretion and ovulation in female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *J. Endocr.*, 117: 329-339.
- Abbott, D.H.; George, L.M.; Barrett, J.; Hodges, J.K.; O'Byrne, K.T.; Sheffield, J. W.; Sutherland, I.A.; Chambers, G.R.; Lunn, S.R. y Ruiz de Elvira, M.D. 1990. Social control of ovulation in marmosets monkeys: A neuroendocrine basis for the study of infertility. En: Ziegler, T.E. y Bercovith, F.B. (Eds.). *The Socioendocrinology of Primate Reproduction*. Wiley-Liss, Inc. New York. Pp: 135-158.
- Abbott, D.H.; Barrett, J. y George, L.M. 1993. Comparative aspects of the social suppression of reproduction in female marmosets and tamarins. En: Rylands (Ed). *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford. Pp: 152-163.

- Aujard, F. 1997. Effect of Vomeronasal Organ Removal on Male Socio-Sexual Responses to Female in Prosimian Primate (*Microcebus murinus*). *Physiology and Behavior*, 62(5): 1003-1008.
- Barrett, 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.
- Bartecki, U. y Heymann, E.W. 1990. Field observations of snake-mobbing in a group of saddle-back tamarins, *Saguinus fuscicollis nigrifrons*. *Folia Primatol.*, 48(3-4): 199.
- Beach, F.A. 1976. Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in females mammals. *Hormones and Behavior*, 7: 105-138.
- Belcher, A.; Epple, G.; Küderling, I. y Smith III, A.B. 1988. Volatile components of scent material from cotton-top tamarin (*Saguinus o. oedipus*): A chemical and behavioural study. *J. Chem. Ecol.*, 14(5): 1367.
- Belcher, A.; Epple, G.; Greenfield, L.; Küderling, I.; Soolnick, L. y Smith III, A.B. 1989. Social communication in callitrichids: complexity of scent images. *Am. J. Primatol.*, 18: 134.
- Belcher, A.; Epple, G.; Greenfield, L.; Richards, L.E.; Knederling, I. y Smith III, A.B. 1990. Proteins: Biologically relevant components of the scent marks of a primate (*Saguinus fuscicollis*). *Chem. Senses.*, 15(4): 431.
- Bhatnagar, K.P. y Meisami, E. 1998. Vomeronasal Organ in Bats and Primates: Extremes of Structural Variability and Its Phylogenetic Implications. *Microscopy Research and Technique*, 43: 465-475.

- Box, H.O. 1978. Social interactions in family groups of marmosets (*Callithrix jacchus*). En: Kleiman (Ed.). *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. pp: 239-249.
- Caine, N.G. 1993. Flexibility and cooperation as unifying themes in *Saguinus* social organization and behaviour: the role of predations pressures. En: Rylands, A.B. (Ed.). *Marmosets and Tamarins. Systematics; Behaviour and Ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford. Pp.: 200-219.
- Carlson, A.A.; Ginther, A.J.; Scheffler, G.R. y Snowdon, C.T. 1996. The Effects of Infant Births on the Sociosexual Behavior and Hormonal patterns of a Cooperatively Breeding Primate (*Cebuella pygmaea*). *Am. J. Primatol.*, 40(1):23-39.
- Cleveland, J. y Snowdon, C. T. 1984. Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus o. oedipus*). *Anim. Behav.*, 32: 432-444.
- Corbet, G.B. y Hill, J.E. 1991. A world list of mammalian species. Natural History Museum Publ. y Oxford Univ. Press. London y Oxford.
- Dawson, G.A. 1976. Behavioral ecology of the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus* (Callitrichidae, Primates). Univ. Microfilms International, Ann. Arbor.
- Dawson, G.A., 1978. Composition and stability of social group of the tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*, in Panama: ecological and behavioural implications. En: Kleiman, D. G. (Ed). *The biology and conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press., Washington, D.C.

- Dawson, G.A., 1979. The use of time and space by the Panamanian tamarin, *Saguinus Geoffroyi*. *Folia Primatol.*, 31: 253-284.
- Dixon, A.F. 1993. Callitrichid mating systems: laboratory and field approaches to studies of monogamy and polyandry. En: Rylands (Ed). *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford. Pp: 164-175
- Dixon, A.F. 1998. Primate Sexuality. Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes and Human Beings. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Dunbar, R.I.M. 1995a. The mating system of callitrichid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twining. *Anim Behav.*, 50: 1057-1070.
- Dunbar, R.I.M. 1995b. The mating system of callitrichid primates: II. The impact of helpers. *Anim Behav.*, 50: 1071-1089.
- Eisenberg, J.F. 1978. Comparative ecology and reproduction of new world monkeys. En: Kleiman (Ed.). *The Biology and Conservation of Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. pp: 13-22.
- Epple, G. 1967. Vergleichende Untersuchungen über Sexual- und Sozialverhalten der Krallenaffen (Hapalidae). *Folia Primatol.*, 7: 37-65.
- Epple, G. 1975. The behaviour of marmosets monkeys (Callitrichidae). En: Rosenblum (Ed.). *Primate Behaviour*. Academic Press. New York. Pp: 195-239.
- Epple, G. 1978. Studies on the nature of chemical signals in scent marks and urine of *Saguinus fuscicollis*. *J. Chem. Ecol.*, 4: 383-394.

- Epple, G. y Lorenz, R. 1967. Vorkommen, Morphologie und Funktion der sternaldrüse bei den Platyrrhini. *Folia Primatol.*, 7: 98-126.
- Epple, G. y Katz, Y. 1984. Social influences of estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Am. J. Primatol.*, 6: 215-227.
- Epple, G.; Golob, N.F.; Cebul, M.S. y Smith III, A.B. 1981. Communication by Scent in Some Callitrichidae (Primates) –An Interdisciplinary Approach. *Chem. Senses.*, 6(4): 377.
- Epple, G.; Belcher, A.M. y Smith III, A.B. 1986. Chemical signals in callitrichids monkeys -a comparative review. En: Duvall, Müller-Schwarze y Silverstein (Eds.). *Chemical signals in vertebrates 4: ecology, evolution and comparative biology*. Plenum Press. New York. Pp: 653-672.
- Epple, G.; Belcher, A.M.; Küderling, I.; Zeller, U.; Scolnick, L.; Greenfield, K.L. y Smith III, A.B. 1993. Making sense out of scents: species differences in scent glands, scent marking behaviour, and scent-mark composition in the Callitrichidae. En: Rylands (Ed). *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford. Pp: 51-123.
- Estes, R.D. 1972. The role of the vomeronasal organ in Mammalian reproduction. *Mammalia*, 36: 315-341.
- Evans, C.S. y Hodges, J.K. 1984. Reproductive status of adult daughters in family groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatol.*, 42: 127-133.

- Evans, C.S. y Grigorieva, E.F. 1994. Morphology of the Vomeronasal Organ in Two South American Monkeys (*Saguinus labiatus* and *Cebuella pygmaea*, Callitrichidae): Histology and Lectin Histochemistry. *Advances in the Biosciences*, 93: 31-42.
- Evans, C.S. y Schilling, A. 1994. The accessory (vomeronasal) chemoreceptive system in some prosimians. En: Izard, M.K.; Altermann, L. y Hunter, D. (Eds). *Nocturnal Prosimians*. Plenum Press, New York.
- Ford, S.M. 1980. Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of Callitrichidae in Platyrrhini. *Primates*, 21: 31-43.
- Ford, S.M. 1986. Systematics of the New World monkeys. En: Swindler y Erwin. . 73-135.
- French, J.A. 1984. Lactation and fertility: an examination of nursing and interbirth intervals in tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia primatol.*, 40: 276-282.
- French, J.A. 1997. Proximate regulation of singular breeding in callitrichid primates. En: Solomon, N.G. & French, J.A. (Eds.). *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge Univ. Press. Cambridge. Pp: 34-75.
- French, J.A. y Snowdon, C.T. 1981. Sexual dimorphism in responses to unfamiliar intruders in the tamarin, *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour*, 29: 822-829.
- French, J.A. y Cleveland, J. 1984. Scent-marking in the tamarin, *Saguinus oedipus*: sex differences and ontogeny. *Anim. Behav.*, 32: 615-623.
- French, J.A. y Stribley, J.A. 1987. Synchronization of ovarian cycles within and between social groups in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Am. J. Primatol.*, 12: 469-478.

- French, J.A. e Inglett, B.J. 1991. Responses to a novel social stimuli in tamarins: A comparative perspective. En: Box, H. (Ed). *Primate responses to environmental change*. Chapman and Hall, London. Pp: 275-294.
- French, J.A.; Abbott, D.H.; Scheffler, G.; Robinson, J.A. y Goy, R.W. 1983. Cyclic excretions of urinary oestrogens in female tamarins (*Saguinus oedipus*). *J. Reprod. Fert.*, 67: 177-184.
- 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.
- Garber, P.A. 1997. One for All and Breeding for One: Cooperation and Competition as a Tamarin Reproductive Strategy. *Evol. Anthropol.*, 5(6): 187-199.
- Garber, P.A.; Moya, L. y Malaga, C. 1984. A preliminary field study of the moustached tamarin monkey (*Saguinus myxtas*) in northeastern Peru: questions concerned with the evolution of a communal breeding system. *Folia primatol.*, 42: 17-32.
- Garber, P.A.; Moya, L.; Encarnacion, F. y Pruettz, J. 1991. Demography, patterns of dispersal, and polyandrous matings in an island population of moustached tamarin monkeys. *Am. J. Primatol.*, 24: 102.
- Garber, P.A.; Moya, L.; Encarnacion, F.; Moya, L. y Pruettz, J. 1993. Demographic and reproductive patterns in moustched tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): Implications for reconstructing Platyrrhine mating systems. *Am. J. Primatol.*, 29: 235-254.

- Ginther, A.J.; Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. 2001. Reproductive biology of captive male cotton-top tamarin monkeys as a function of social environment. *Anim. Behav.*, 61: 65-78.
- Goldizen, A.W. 1987. 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 system. *Int. J. Primatol.*, 11: 63-83.
- Groves, C.P. 1989. A theory of human and primate evolution. Clarendon Press. Oxford.
- Groves, C.P. 2001. *Primate taxonomy*. Smithsonian Inst. Press, Washintong D.C.
- Hampton, S.H. 1975. Placental development in the marmoset. En: Kondo, S; Kawai, M. y Ehara, A. (eds.). *Proc. Vth Int. Congr. Primatol., Vol. Contemp. Primatol.* Karger, Basel. Pp: 106-114.
- 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. 1989. Species differences in response to intruders in *Callithrix jacchus* and *Saguinus oedipus*. *Int. J. Primatol.*, 10: 343-362.
- Hartwig, W.C. 1996. Perinatal life history traits in new world monkeys. *Am. J. Primatol.*, 40: 99-130.

- 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.
- Heistermann, M.; Tari, M. y Hodges, J.K. 1993. Measurement of faecal steroids for monitoring ovarian function in New World primates, Callitrichidae. *J. Reprod. Fert.*, 99 (1): 243-251.
- Hershkovitz, P. 1977. Living New World Monkeys (Platyrrhini) with an Introduction to Primates. Vol. 1. University Chicago Press. Chicago.
- Hubrecht, R.C. 1984. Field observations on group size and composition of the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*), at Tapacurá, Brazil. *Primates*, 25: 13-21.
- Hunter, A.J.; Fleming, D. y Dixon, A.F. 1984. The structure of vomeronasal organ and nasopalatine ducts in *Aotus trivirgatus* and some other primate species. *J. Anat.*, 138(2): 217-225.
- Izawa, K. 1978. A field study of the ecology and behaviour of the black-mantled tamarin (*Saguinus nigricollis*). *Primates*, 19(2): 241-274.
- Johnson, A.; Josephson, R. y Hawke, M. 1985. Clinical and histological evidence for the presence of the vomeronasal (Jacobson's) organ in adult humans. *J. Otolaryngol.*, 14: 71-79.
- Kleiman, D.G. 1978. Characteristics of reproduction and socio-sexual interactions in pairs of lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) during the reproductive cycle.

- En: Kleiman (Ed.). *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*.
Smithsonian Institution Press. Washington D.C. pp: 181-190.
- Küderling, I.; Evans, C.S. y Abbott, D.H.1992. Differential excretion of urinary estradiol in alpha-females and adult daughters of red bellied tamarins (*Saguinus labiatus*, Callitrichidae). XIVth Congress of International Primatological Society Strasbourg, France.
- Leutenegger, W. 1973. Maternal-fetal weight relationships in primates. *Folia Primatol.*, 20: 280-293.
- Leutenegger, W. 1980. Monogamy in callitrichids: A consequence of phyletic dwarfism?. *Int. J. Primatol.*, 1: 95-98.
- Loo, S.K. 1973. A comparative study of the nasal fossa of four nonhuman primates. *Folia Primatol.*, 20: 410-422.
- Loo, S.K. y Kanagasuntheram, R. 1972. The vomeronasal organ in tree shrew and show loris. *J. Anat.*, 112: 165-172.
- Lunn, S.F. y McNeilly, 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.
- Mack, D.S. y Kleiman, D.G. 1978. Distribution of scent marks in different context in captive lion tamarins, *Leontopithecus rosalia* (Primates). En: Rothe, Wolters y Hearn (Eds.). *Biology and behavior of marmosets*. Eigenverlag H. Rothe. Göttingen. Pp: 181-188.
- Martin, R.D. 1990. Primate origins and evolution: a phylogenetic reconstruction. Princenton Univ. Press.

- Martin, R.D. 1992. Goeldi and the dwarfs: The evolutionary biology of the new small world monkeys. *J. Hum. Evol.*, 22: 367-393.
- McGrew, W.C. y McLuckie, E.C. 1986. Philopatry and dispersion in the cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*: An attempted laboratory simulation. *Am. J. Primatol.*, 7: 401-422.
- Mendoza, A.S.; Küderling, I.; Kuhn, H.J. y Kühnel, W. 1994. The vomeronasal organ of the New World Monkey *Saguinus fuscicollis* (Callitrichidae). A Light and transmission electron microscopic study. *Ann. Anat.*, 176: 217-222.
- Moore, K., Cleveland, J. y McGrew, W.C. 1991. Visual encounters between families of cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Primates*, 32: 23-33.
- Moynihan, M. 1970. Some behavior patterns of platyrrhine monkeys. II. *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. *Smithson. Contrib. Zoo.*, 28: 1-77.
- Muckenhirn, N.A. 1967. The behavior and vocal repertoire of *Saguinus oedipus* (Hershkovitz, 1966) (Callitrichidae, Primates). Tesis no publicada, University of Maryland.
- Napier, J.R. y Napier, P.H. 1985. The natural history of primates. MIT Press. Cambridge.
- Neyman, P.F. 1978. Aspects of the ecology and social organization of free ranging cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and the conservation status of the species. En: Kleiman (Ed.). *The Biology and Conservation of the Callitrichidae* Smithsonian Institution Press. . Washington D.C. pp: 39-71.
- Nowak, R.M. 1999. Primates of the World. The Johns Hopkins Univ. Press. Baltimore y London.

- Pardo, A. y San Martín, R. 1994. Análisis de Datos en Psicología II. Editorial Pirámide. Madrid.
- Price, E.C. 1990. Infant carrying as a courtship strategy of breeding males of cotton-top tamarins. *Anim. Behaviour*, 40(4): 784-786.
- Price, E.C. 1992a. Sex and helping: reproductive strategies of breeding male and female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Anim. Behaviour*, 43: 717-728.
- Price, E. C. 1992b. Changes in the fertility of captive Cotton-top Tamarins (*Saguinus oedipus*) over the breeding cycle. *Primates*, 33(1): 99-106.
- 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.
- Price, E.C. y Feistner, A. T. C. 1993. Food sharing in lion tamarins: test of three hypotheses. *Am. J. Primatol.*, 31: 211-221.
- Rosenberger, A.L. 1981. Systematics: the higher taxa. En: Coimbra-Filho, A.F. y Mittermeier, R.A. (Eds.). *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Vol. I. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. Pp.: 9-27.
- Rothe, H. 1975. Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Z. Tierpsychol.*, 37: 255-273.
- Rylands, A.B. 1982. The behaviour and ecology of three species of marmosets and tamarins (Callitrichidae, Primates) in Brazil. Ph. D. Thesis. Univ. Cambridge. Cambridge.
- Rylands, A.B. 1985. Tree-gouging and scent marking by marmosets. *Anim. Behav.*, 33: 1365-1367.

- Rylands, A.B. 1986. Infant-carrying in a wild marmoset group, *Callithrix humeralifer*: evidence for polyandrous mating system. En: de Mello (Ed.). *A primatologico Brasil -2*. Sociedade Brasileira de Primatologia. Brasilia. Pp: 131-144.
- Rylands, A.B. 1989. Evolucao do sistema de acasalamento em Callitrichidae. En: Ades (Ed.). *Etologia de Animais e de Homens*. University os Sao Paulo Press. Sao Paulo. Pp: 87-108.
- Rylands, A.B. 1990. Scent marking behaviour of wild marmosets *Callithrix humeralifer* (Callitrichidae, Primates). En: Macdonald, D.W.; Müller-Schwarze, D. y Natynczuk, S.E. (Eds). *Chemical signals in vertebrates*. Oxford Univ. Press. Oxford. Pp: 415-429.
- Rylands, A.B., Coimbra-Filho, A.F. y Mittermeier, R.A. 1993. Systematics, geographic distribution, and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. En: Rylands (Ed). *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford. Pp: 11-77.
- Rylands, A.B.; Schneider, H.; Langguth, A.; Mittermeier, R.A.; Groves, C.P. y Rodriguez-Luna, E. 2000. An assessment of the diversity of New World Primates. *Neotropical Primates*, 8(2): 61-93.
- Saltzman, W.; Schultz-Darken, N.J.; Scheffler, G.; Wegner, F.H. y Abbott, D.H. 1994. Social and Reproductive Influences on Plasma Cortisol in Female Marmoset Monkey. *Physiology & Behaviour*, 56(4): 801-810.
- Saltzman, W.; Severin, J.M.; Schultz-Darken, N.J. y Abbott, D.H. 1997. Behavioural and social correlates of escape from suppression of ovulation in

- female common marmosets housed with the natal family. *Am. J. Primatol.*, 41: 1-21.
- Sánchez, S.; Peláez, F.; Gil-Bürmann, C. Y Kaumanns, W. 1999. Cost of infant carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 48: 99-111.
- Sánchez, S.; Peláez, F. y Gil-Bürmann, C. 2002. Why Do Cotton-Top Tamarin Female Helpers Carry Infants? A Preliminary Study. *Am. J. Primatol.*, 57: 43-49.
- Savage, A. 1990. The reproductive biology of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) in Colombia. Tesis Doctoral, Univ. Wisconsin, Madison.
- Savage, A.; Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. 1988. Sociosexual development, pair bond formation, and mechanism of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 14: 345-359.
- Savage, A.; Ziegler, T.E. y Snowdon, C.T. 1991. Sociosexual development, pair bond formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). En: Stephens, M. E. & Paterson, J. D. (Eds.). *The Order Primates. An Introduction*. Pp: 172-190.
- Savage, A.; Giraldo, L.H.; Soto, L.H. y Snowdon, C.T. 1996. Demography, group composition and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. *Am. J. Primatol.*, 38: 85-100.
- Savage, A.; Shideler, S.E.; Soto, L.H.; Causado, J.; Giraldo, L.H.; Lasley, B.L. y Snowdon, C.T. 1997. Reproductive Events of Wild Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *Am. J. Primatol.*, 43: 329-337.

- Schneider, H.; Schneider, M.P.C.; Sampaio, M.I.C.; Harada, M.L.; Stanhopos, M.; Czelusniak, J. y Goodman, M. 1993. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2(3): 225-242.
- Schneider, M.P.C.; Schneider, H.; Sampaio, M.I.C.; Carvalho-Filho, N.M.; Encarnación, F.; Montoya, E. y Salzano, F.M. 1995. Biochemical diversity and genetic distances in the Pitheciinae subfamily (Primates, Platyrrhini). *Primates*, 36(1): 129-134.
- Schneider, H.; Sampaio, I.; Harada, M.L.; Barroso, C.M.L.; Schneider, M.P.C.; Czelusniak, J. y Goodman, M. 1996. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP Intron 1 and epsilon-globin sequences. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 100: 153-179.
- Siegel, S. 1972. Estadística no paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta. Editorial Trillas. México.
- Snowdon, C.T. 1990. Mechanisms maintaining monogamy in monkeys. En: Dewsbury (Ed.). *Contemporary issues in comparative psychology*. Sinauer Associates. Sunderland. Pp: 225-251.
- Snowdon, C.T. 1996. Infant care in cooperatively breeding species. En: Slater, P.; J.B.; Rosenblatt, J. S.; Snowdon, C. T. y Milinski, M. (Eds.). *Parental care: evolution, mechanisms and adaptative significance. Advances in the study of behavior*. Academic Press. New York. Pp: 643-689.

- Snowdon, C.T. y Soini, P. 1988. The tamarins, genus *Saguinus*. En: Mittermeier, R. A.; Rylands, A. F.; Coimbra-Filho, A. F. y Fonseca, G. A. B. (Eds.). *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. World Wildlife Found. Washington, D.C. Pp: 223-298.
- Snowdon, C.T. y Pickhard, J.J. 1999. Family feuds: Severe Aggression among Cooperatively Breeding Cotton-Top Tamarins. *Int. J. Primatol.*, 20(5): 651-663.
- Snowdon, C.T.; Ziegler, T.E. y Widowski, T.M. 1993. Further hormonal suppression of eldest daughter cotton-top tamarins following birth of infants. *Am. J. Primatol.*, 31: 11-21.
- Soini, P. 1981. Informe de Pacaya No. 4: Ecología dinámica poblacional del pichico *S. fuscicollis* (Primates, Callitrichidae). Dirección Regional de Agricultura Y Alimentación, Iquitos. Perú.
- Soini, P. 1982. Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatol.*, 39:1-21.
- Soini, P. 1985. Ecology of *Saguinus fuscicollis illigeri* at Pacaya, Northeastern Peru. *54th Annual Meetings of the American Association of Physical Anthropology*, Knoxville. Tenn.
- Soini, P. 1987. Sociosexual Behavior of a Free-Ranging *Cebuella pygmaea* (Callitrichidae, Platyrrhini) Troop During Postpartum Estrus of its Reproductive Female. *Am. J. Primatol.*, 13(3): 223-230.
- Stevenson, M.F. y Rylands, A.B. 1988. The Marmosets, genus *Callithrix*. En: Mittermeier, Rylands, Coimbra-Filho y da Fonseca (Eds.). *Ecology and*

- behaviour of Neotropical Primates, vol. 2.* World Wildlife Fund. Washington D.C. pp: 131-222.
- 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 organization and the mating system of the Callitrichidae. *Int. J. Primatol.*, 8: 73-92.
- Sutcliffe, A.G. y Poole, T.B. 1978. Scent marking and associated behaviour in captive common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*) with a description of the histology of scent glands. *J. Zool.*, 185: 41-56.
- Taniguchi, K.; Matsusaki, Y.; Ogawa, K. y Saito, T.R. 1992. Fine structure of the Vomeronasal Organ in the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatol.*, 59: 169-176.
- Tardif, S.D. 1984. Social influences on sexual maturation of female *Saguinus oedipus oedipus*. *Am. J. Primatol.*, 6: 199-209.
- Tardif, S.D. 1988. Intragroup aggression in cotton-top tamarins. *International Primatological Society*, Brasilia.
- 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 behavior and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. En: Solomon, N.G. y French, J.A. (Eds.). *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge Univ. Press. Cambridge. Pp: 11-33.

- Tardif, S.D.; Carson, R.L. y Gangaware, B.L. 1992. Infant-care behavior of non-reproductive helpers in a communal-care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Ethology*, 92: 155-167.
- Tardif, S.D.; Harrison, M.L. y Simek, M.A. 1993. Communal infant care in marmosets and tamarins: Relation to energetics, ecology and social organization. En: Rylands, A. B. (Ed.). *Marmosets and tamarins: systematics, behavior and ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford. Pp: 200-219.
- Terborgh, J. 1983. Five New World primates: a study in comparative ecology. Princenton Univ. Press. Princenton.
- Terborgh, J. y Goldizen, A.W. 1985. On the mating system of the cooperatively breeding saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 293-299.
- Thorington, R.W. 1976. The systematics of New World monkeys. 8-18. En: *First Inter-American Conference on Conservation and Utilization of American Nonhuman Primates in Biomedical Research*, Pan American Health Organization Sci. Publ. Pan American Health Organization (PAHO), World Health Organization (WHO), Washington, D.C.
- Washabaugh, K. y Snowdon, C.T. 1998. Chemical Communication of Reproductive Status in Female Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.*, 45: 337-349.
- 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. W. 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.
- Wysocki, C.T.; Wellington, J.T. y Beauchamp, G.K. 1980. Access of urinary nonvolatiles to the mammalian vomeronasal organ. *Science*, 207: 981-983.
- Wysocki, C.T.; Beauchamp, C.J. y Reidinger, R.R. 1985. Access of large and non-volatile molecules to the vomeronasal organ of mammals during social and feeding behaviours. *J. Chem. Ecol.*, 11: 1147-1160.
- Yamamoto, M.A. 1993. From the dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of Callitrichidae. En: Rylands, A. B. (Ed.). *Marmosets and tamarins: systematics, behavior and ecology*. Oxford Univ. Press. Oxford. Pp: 235-254.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2ª edición. Prentice-Hall Int. Editions. London.
- 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 Bridson, W.E. 1990. Reproductive Performance and Excretion of Urinary Estrogens and Gonadotropins in the Female Pygmy Marmoset (*Cebuella pygmaea*). *Am. J. Primatol.*, 22(3): 191-203.
- Ziegler, T.E.; Snowdon, C.T. y Uno, H., 1990. Social interactions and determinants of ovulation in tamarins (*Saguinus*). En: Ziegler, T. E., Bercovitch, F. B.

(Eds.). *Monographs in primatology*, vol. 13. Wiley-Liss, Inc. New York. Pp: 113-133.

Ziegler, T.E.; Wittwer, D.J. y Snowdon, C.T. 1993. Circulating and Excreted Hormones During the Ovarian Cycle in the Cotton-Top Tamarin, *Saguinus oedipus*. *Am. J. Primatol.*, 31: 55-65.

Ziegler, T.E.; Scheffler, G. y Snowdon, C.T. 1996. The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Horm. Behav.*, 29: 407-424.

REUNIDÓ EN EL DÍA DE LA FECHA, EL TRIBUNAL QUE SUSCRIBE ACORDÓ CONCEDER
A LA PRESENTE TESIS DOCTORAL LA CALIFICACIÓN DE SOBRESALIENTE CUM LAUDE

MADRID, 3 de junio 2004

EL PRESIDENTE,

EL SECRETARIO,

Eckhard W. Heymann

Carlos Gil Burmann

FDO.: ECKHARD W. HEYMANN

FDO.: CARLOS GIL BURMANN

PRIMER VOCAL

SEGUNDO VOCAL

TERCER VOCAL

Joan Vea

Julie Olea

Ángela Lecher

FDO.: JOAN VEA

FDO.: JULIE OLEA

FDO.: ÁNGELA LECHER