



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA**  
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
MAESTRÍA EN BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN ANIMAL

**EL EFECTO DE LAS RELACIONES DE AMISTAD EN LA ELECCIÓN DE PAREJA  
DE LAS HEMBRAS DE *Macaca arctoides* EN LAS DIFERENTES ETAPAS DE SU  
CICLO MENSTRUAL**

**T E S I S**

PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRA EN BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN ANIMAL**

PRESENTA:

**BIÓL. JAQUELINE LUGO FERRER**

CODIRECTORA INTERNA DRA. ANABEL JIMÉNEZ ANGUIANO.

CODIRECTORA EXTERNA DRA. LEONOR HERNÁNDEZ LÓPEZ.

ASESOR DR. RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS.

MÉXICO, CDMX, FEBRERO, 2018

**COMITÉ TUTORAL:**

CODIRECTORA INTERNA

DRA. ANABEL JIMÉNEZ ANGUIANO.

ÁREA DE NEUROCIENCIAS, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN,  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA IZTAPALAPA.

CORREO ELECTRÓNICO: [anabel\\_ja@yahoo.com.mx](mailto:anabel_ja@yahoo.com.mx)

CODIRECTORA EXTERNA

DRA. LEONOR ESTELA HERNÁNDEZ LÓPEZ.

DEPARTAMENTO DE ETOLOGÍA, INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA "RAMÓN DE LA  
FUENTE MUÑIZ".

CORREO ELECTRÓNICO: [lehl090967@gmail.com](mailto:lehl090967@gmail.com)

ASESOR

DR. RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS.

DEPARTAMENTO DE ETOLOGÍA, INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA "RAMÓN DE LA  
FUENTE MUÑIZ".

CORREO ELECTRÓNICO: [mondragonceballos@gmail.com](mailto:mondragonceballos@gmail.com)

**MIEMBROS DEL JURADO DE EXAMEN:**

PRESIDENTE

DR. RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS

DEPARTAMENTO DE ETOLOGÍA, INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA “RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ”

CORREO ELECTRÓNICO: [mondragonceballos@gmail.com](mailto:mondragonceballos@gmail.com)

SECRETARIA

MTRA. EN C.B. MÓNICA DAFNE GARCÍA GRANADOS

INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA “RAMÓN DE LA FUENTE MUÑIZ”

CORREO ELECTRÓNICO: [mgdafne@gmail.com](mailto:mgdafne@gmail.com)

VOCALES

DR. MIGUEL ÁNGEL ARMELLA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, UIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA IZTAPALAPA

CORREO ELECTRÓNICO: [maa@xanum.uam.mx](mailto:maa@xanum.uam.mx)

DR. MIGUEL ÁNGEL LEÓN GALVÁN

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA, UIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA IZTAPALAPA

CORREO ELECTRÓNICO: [leon@xanum.uam.mx](mailto:leon@xanum.uam.mx)

## AGRADECIMIENTOS

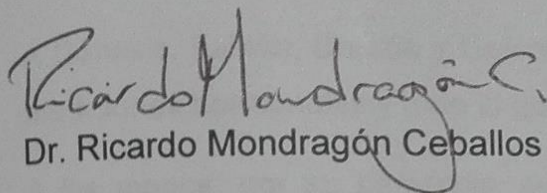
A la Universidad Autónoma Metropolitana y a la Maestría en Biología de la Reproducción Animal, por todo el apoyo brindado antes, durante, y después de mis estudios de posgrado, gracias por brindar la posibilidad de superarme académica y profesionalmente; así mismo a todo el personal docente y administrativo por las facilidades y el conocimiento brindado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento recibido por medio de la beca CONACYT 426566 que hizo posible la realización de la presente tesis.

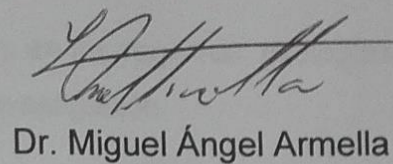
Al Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñiz” por permitirme realizar el presente proyecto en sus instalaciones; así mismo a la Facultad de Medicina Veterinaria de la UNAM por facilitarme sus instalaciones para la realización de mediciones hormonales.

Los miembros del jurado designado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa abajo firmantes, aprobaron la tesis titulada **“El efecto de las relaciones de amistades en la elección de pareja de las hembras de *Macaca arctoides* en las diferentes etapas de su ciclo menstrual”** con fecha del 19 de febrero de 2018.

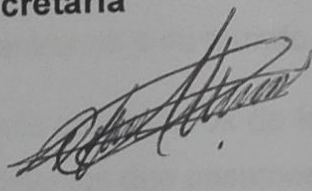
**Presidente**

  
Dr. Ricardo Mondragón Ceballos

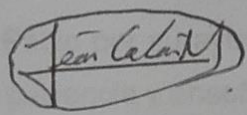
**Vocal**

  
Dr. Miguel Ángel Armella

**Secretaria**

  
Mtra. en C.B. Mónica Dafne García  
Granados

**Vocal**

  
Dr. Miguel Ángel León Galván

A la Dra. Leonor, gracias por todo tu apoyo profesional y personal que me brindaste durante la realización de mi maestría, eres una excelente investigadora pero sobre todo una persona admirable, gracias por todas tus enseñanzas y por permitirme ser parte de una investigación tan hermosa.

Al Dr. Ricardo, gracias por todo tu apoyo y por todo el conocimiento compartido durante mi estancia en el Instituto, admiro tu inteligencia y el gran investigador que eres.

Daf, muchas gracias por todas tus enseñanzas y por tu colaboración en mi tesis, gracias por enseñarme a manejar a los monos y por todo lo que me ayudaste cada día, estoy segura que llegarás muy lejos como investigadora y como persona.

A Génesis, Fabián, Brenda y Gema por su apoyo en los registros, citologías, experimentos, mediciones hormonales y todo lo que implicó la investigación.

A los monos, por su paciencia, por enseñarme a ser paciente, por colaborar conmigo y enseñarme una lección nueva cada día, fue una experiencia maravillosa poder trabajar con ustedes, todos los sustos, las diversiones y los momentos tristes que pasé tratando de adentrarme a su mundo, por recordarme cada día el amor por la biología.

A mis compañeros de la maestría Sergio, Sarahí, Tania y Pablo por su ayuda y los buenos momentos que pasamos. A Dra. Anabel por todo su apoyo, paciencia y enseñanzas.

A mi mamá, mi papá y mi hermano, gracias por apoyarme no sólo en ésta etapa, si no durante toda mi vida, gracias porque a pesar de las diferencias son más las cosas que nos mantienen unidos, cada uno de mis logros ha sido con su apoyo, soy la persona que soy por todas sus enseñanzas, gracias por la confianza que han tenido en mí, son las personas que más amo en la vida.

José, gracias por llegar a mi vida en el momento preciso y mostrarme una visión nueva de las cosas, gracias por tu apoyo, amor y comprensión, “sos el paisaje más soñado”, te amo.

## ÍNDICE GENERAL

<b>1. Resumen</b> .....	1
<b>2. Abstract</b> .....	2
<b>3. Introducción</b> .....	3
3.1 Relaciones de amistad.....	4
3.2 Vida social del género <i>Macaca</i> .....	5
3.3 Ciclo menstrual.....	7
3.4 Conducta sexual de <i>Macaca arctoides</i> .....	8
3.5 Efecto de la oxitocina en la reproducción y la conducta social.....	9
<b>4. Justificación</b> .....	11
<b>5. Planteamiento del problema</b> .....	11
<b>6. Pregunta de investigación</b> .....	12
<b>7. Hipótesis</b> .....	12
<b>8. Objetivos</b> .....	12
8.1 General.....	12
8.2 Particulares.....	12
<b>9. Animales y encierro</b> .....	13
<b>10. Métodos</b> .....	16
10.1 Registro de cópulas.....	16
10.2 Índices de amistad.....	16
10.3 Determinación del ciclo menstrual.....	17
10.4 Determinaciones hormonales.....	20
10.5 Modelo estadístico.....	20

<b>11. Resultados</b> .....	21
<b>12. Discusión</b> .....	31
<b>13. Conclusiones</b> .....	29
<b>14. Literatura citada</b> .....	36



## 1. Resumen

La elección de pareja por parte de las hembras no solamente se reduce a la evaluación de los caracteres sexuales secundarios de una pareja potencial, existen otros factores igualmente importantes, como la formación de relaciones de amistad. Las relaciones de “amistad” se definen como la asociación cercana entre dos miembros no emparentados de un grupo, en las que ambos cooperan en el bienestar del otro y pueden ocurrir entre animales del mismo o diferente sexo. En las especies como *Macaca arctoides* que presentan un sistema de apareamiento multimacho-multihembra es común que se generen relaciones de “amistad” entre hembras y machos, razón por la cual se decidió realizar el presente estudio, pues dichas relaciones les brindarían la oportunidad a los machos del grupo, sin importar su rango social de reproducirse, y por otro lado, las hembras asegurarían mantenerse protegidas ellas y sus crías contra posibles agresiones provenientes de los otros individuos del grupo. En el presente trabajo se planteó la posibilidad de que las relaciones de amistad puedan ser una estrategia reproductiva para las hembras, pues podrían copular con el macho dominante y con el macho “amigo” que ellas elijan obteniendo los beneficios de ambas alianzas, para lo cual se estudiaron 7 hembras adultas de *Macaca arctoides* en edad reproductiva, se realizaron registros conductuales para obtener los índices de amistad y el número de cópulas, también se efectuaron citologías vaginales para la determinación del ciclo menstrual de cada una de las hembras; así mismo, se realizaron mediciones hormonales para determinar los niveles de oxitocina de machos y hembras antes y después de una cópula. Se obtuvo como resultados que las hembras no sólo copulan con el macho dominante, sino que también lo hacen con sus “amigos” durante la fase fértil, aunque no necesariamente tengan un rango jerárquico más alto que ellas. Por otro lado, en la fase lútea buscan tener cópulas con el macho dominante, la razón podría ser para reducir el acoso a ellas mismas o a sus crías por otros machos. Durante la fase fértil de las hembras aumenta la coerción sexual por parte de sus “no amigos”, y

disminuye con sus “amigos” en la misma fase. Es posible que esta tendencia generalizada de agresiones de machos hacia las hembras en estado fértil sea para aumentar el acceso a las mismas. En cuanto a las mediciones de OT, contrario a lo que se esperaba, no existe un incremento de esta hormona en las hembras cuando copulan con sus “amigos” en ninguna de las dos fases del ciclo menstrual que estudiamos, y lo mismo ocurre con sus “no amigos”. Sin embargo, en los machos se observa que si existe un cambio significativo de los niveles de oxitocina cuando copulan con sus “amigas” que se encuentran en la etapa fértil de su ciclo menstrual, estas diferencias pueden deberse a que la medición fue post-cópula, ya que se ha reportado que la secreción de oxitocina es estimulada por diferentes variables de comportamiento para cada sexo.

## 2. Abstract

The choice of partners by females is not only reduced to the evaluation of the secondary sexual characteristics of a potential partner, there are other equally important factors, such as the formation of friendly relationships. "Friendship" relationships are defined as the close association between two unrelated members of a group, in which both cooperate in the welfare of the other and may occur between animals of the same or different sex. In species such as *Macaca arctoides* that present a multimale-multifemale mating system, it is common to generate "friendship" relationships between females and males, which is why it was decided to carry out the present study, since such relationships would give them the opportunity to males of the group, regardless of their social range of reproduction, and on the other hand, the females would ensure to keep themselves and their offspring safe from possible aggressions coming from the other individuals of the group. In the present work the possibility was raised that friendship relations could be a reproductive strategy for females, since they could copulate with the dominant male and with the "friendly" male that they choose, obtaining the benefits of both alliances, for which 7 adult females of *Macaca arctoides* in reproductive age were studied, behavioral records were made to obtain the friendship indexes and the number of copulations, vaginal

cytologies were also performed to determine the menstrual cycle of each of the females; likewise, hormonal measurements were made to determine the oxytocin levels of males and females before and after a copulation. It was obtained as results that the females not only copulate with the dominant male, but also do so with their "friends" during the fertile phase, although they do not necessarily have a hierarchical rank higher than them. On the other hand, in the luteal phase they seek to have copulations with the dominant male, the reason could be to reduce the harassment of themselves or their offspring by other males. During the fertile phase of the females sexual coercion increases on the part of their "non-friends", and decreases with their "friends" in the same phase. It is possible that this generalized tendency of aggressions of males towards females in a fertile state is to increase access to them. Regarding OT measurements, contrary to what was expected, there is no increase of this hormone in females when they copulate with their "friends" in any of the two phases of the menstrual cycle that we study, and the same happens with their "no friends". However, in males it is observed that if there is a significant change in oxytocin levels when copulating with their "friends" who are in the fertile stage of their menstrual cycle, these differences may be due to the fact that the measurement was post-copula, since it has been reported that oxytocin secretion is stimulated by different behavioral variables for each sex.

### 3. Introducción.

La selección sexual es un término que empleó Darwin (Darwin, 1871) para explicar las ventajas que poseen unos individuos sobre otros del mismo sexo y especie desde un enfoque propiamente reproductivo y que, a diferencia de la selección natural, dichas ventajas se establecen ya sea por competencia directa entre los rivales o porque son características de elección para el sexo opuesto, por tal motivo a estas características se les conoce comúnmente como caracteres sexuales secundarios.

Sin embargo, la elección de pareja por parte de las hembras no solamente se reduce a la evaluación de los caracteres sexuales secundarios de una pareja potencial (Ziegler, *et al.*, 2009). Además, existen otros factores igualmente importantes, como la capacidad que posee un macho para proveerles recursos tanto a ellas como a su progenie, o la formación de relaciones de amistad que, en algunos casos, es una alternativa eficiente para aumentar el éxito reproductivo individual (Ziegler *et al.*, 2009).

### 3.1 Relaciones de amistad

En mamíferos sociales, entre ellos los primates no humanos, existen lazos sociales duraderos típicamente vistos entre individuos genéticamente relacionados conocidos como relaciones de parentesco (Silk *et al.*, 2003). Otro tipo de relaciones son las de “amistad” las cuales ocurren entre animales no emparentados (Seyfarth *et al.*, 2012).

Las relaciones de “amistad” se definen como la asociación cercana entre dos miembros no emparentados de un grupo, en las que ambos cooperan en el bienestar del otro y pueden ocurrir entre animales del mismo o diferente sexo. (Olguín, 2012). Algunos autores señalan que cuanto más valiosa es una relación para los individuos, más se esforzarán por conservarla (Blakley, 1981; De Wall, 1997; Muller, 2011).

Las relaciones de amistad que se forman entre diadas pueden ser evaluadas según el contenido, la calidad y la temporalidad de sus interacciones (Seyfarth *et al.*, 2011). En monos, los comportamientos que se observan entre diadas de “amigos” son aseo, proximidad y formación de coaliciones (cuando dos animales se unen para dirigir la agresión contra un tercero) (Seyfarth *et al.*, 2011).

El aseo social es la conducta afiliativa más estudiada en primates, los individuos pueden destinar hasta un 20% del día realizando dicha actividad. Entre las posibles funciones del aseo social está la construcción de relaciones de cooperación, así como el mantenimiento de las alianzas sociales, por ejemplo, las relaciones de amistad; la tolerancia de los animales dominantes hacia los de menor rango, la cual

se incrementa conforme éstos últimos dedican más tiempo al aseo de los individuos de mayor jerarquía (De la O, 2013), etc.

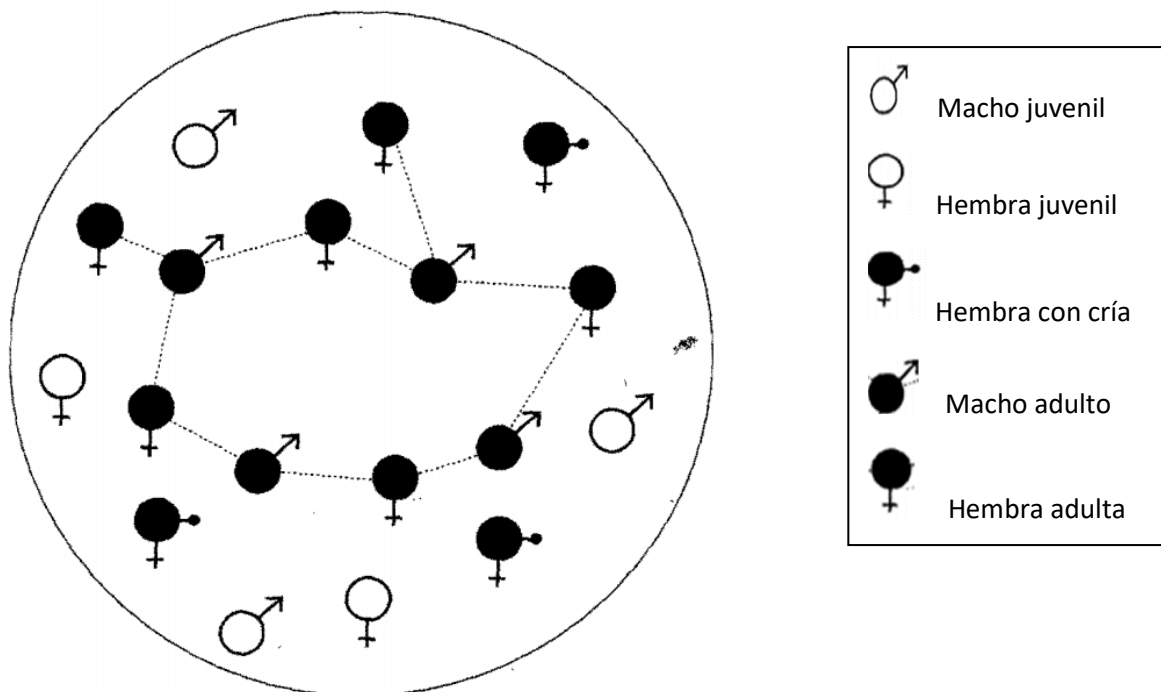
Las ventajas que tienen los individuos por la formación de relaciones de amistad entre machos y hembras son, en el caso de las hembras, que el macho cuidará de ellas y sus crías en caso de ser atacadas. Por su parte, el beneficio que obtienen los machos es que, al cabo del tiempo, las hembras podrían llegar a aceptarlos como consorte sexual. Por lo tanto, las amistades poseen un valor adaptativo (Olguín, 2012).

### 3.2 Vida social del género *Macaca*

Los sistemas de apareamiento definen el modo en cómo los individuos obtienen parejas sexuales, número de compañeros sexuales por individuo, las características del vínculo entre la pareja sexual, las pautas de cuidado parental y las implicaciones genéticas de dichas interacciones (Peña, 2011).

Todas las especies de macacos comparten un sistema de apareamiento denominado multimacho-multihembra (Fig.1) (Goldfoot *et al.*, 1975). Como su nombre lo indica, en este sistema cohabitan hembras y machos de distintas edades. Por esta razón, las hembras al entrar a la edad reproductiva pueden copular con varios machos sin presentarse asociaciones permanentes entre las parejas (Dixon, 1998). De hecho, se ha observado que el número de machos con los que las hembras pueden llegar a copular en un solo ciclo menstrual puede ser hasta de 11 individuos, dependiendo de la especie (Dixon, 1998).

Generalmente, los machos compiten por el acceso a las hembras, ellas eligen al macho con el que van copular y exhiben una serie de conductas tales como, solicitud de cópula, presentación genital o proximidad (Cerdeña, 2006). Sin embargo, las hembras por su parte, también pueden competir entre ellas por los machos “preferidos”. Debido a esta competencia, también las hembras son capaces de producir caracteres extravagantes para atraer a los machos (Cerdeña, 2006).



**Figura.1.** Representación del sistema de apareamiento multimacho-multihembra. Las líneas punteadas representan la interacción sexual entre individuos.

No obstante, la elección de las hembras puede ser restringida por la competencia entre los machos. Es el caso de la coerción sexual o cópula forzada, en la que el macho dominante obliga a varias hembras a copular como una forma más de demostrar su dominancia. Sin embargo, dado que dichas cópulas pueden ocurrir a lo largo de todo el ciclo ovulatorio, la coerción sexual no garantiza el éxito reproductivo del macho (Cerde, 2006).

Por otra parte, las hembras han desarrollado algunas estrategias para favorecer su propia elección, por ejemplo, la elección críptica, la hinchazón de los genitales o la inhibición reproductiva de otras hembras por efecto social, se ha observado que las hembras con un menor estatus social en un grupo presentan menos ciclos ováricos fértiles, lo que disminuye la competencia intra-sexual favoreciendo a las hembras de mayor jerarquía (Cerde *et al.*, 2005).

Es importante resaltar que en las sociedades multimacho-multihembra, la sincronía de los periodos fértiles de las hembras define las oportunidades de cópula que tienen los machos. Es decir, cuando las hembras no se sincronizan, un solo macho puede copular y resguardar a la hembra receptiva, evitando así la cópula con otros individuos. Contrariamente, cuando varias hembras se encuentran fértiles al mismo tiempo, el macho dominante no puede monopolizarlas a todas dando oportunidad a sus rivales de inseminar cuando menos a alguna (Dunbar, 2000).

### 3.3 Ciclo menstrual

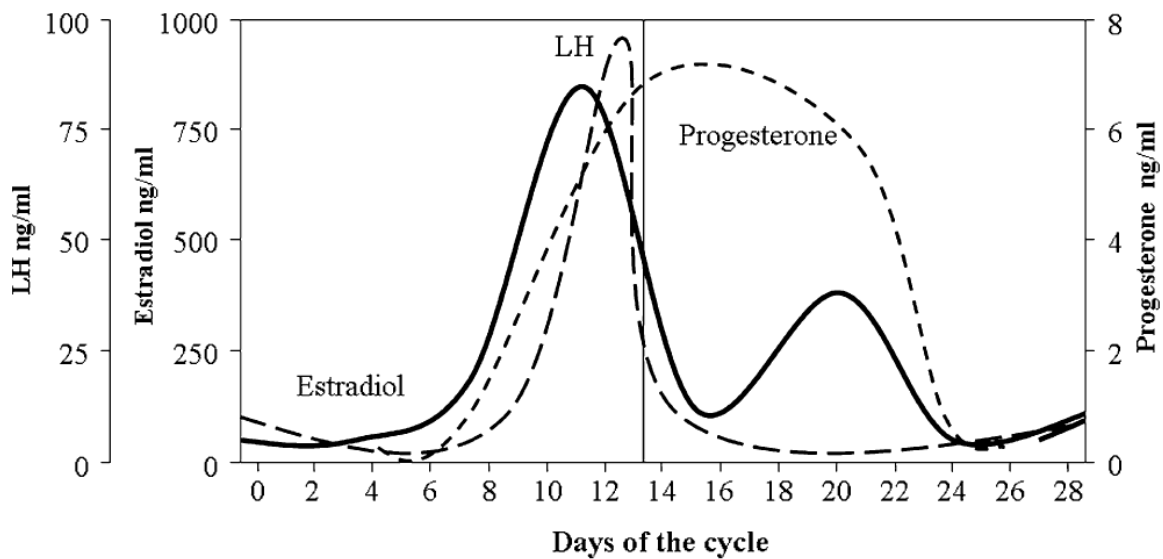
Las hembras de *Macaca arctoides*, al igual que muchas otras especies de primates, presentan ciclos menstruales (de  $30 \pm 2.6$  días, Media  $\pm$  DE) (Cerdea *et al.*, 2006).

El ciclo menstrual, por definición, comienza con el primer día del sangrado menstrual, pues es en ese momento cuando empieza el desarrollo de una nueva oleada de folículos (Bonello *et al.*, 2004).

La fase folicular, como su nombre lo indica, se refiere al periodo del ciclo en el que el crecimiento de los folículos es continuo por la influencia de la hormona folículo estimulante (FSH), hasta que alguno de ellos (el folículo dominante) alcanza la madurez completa y culmina con la ovulación (Bonello *et al.*, 2004) (Fig. 2).

Durante la etapa periovulatoria hay un incremento en la producción de estrógenos por las células de la granulosa de los folículos ya maduros, mientras que la concentración de progesterona aún se mantiene baja (Fig. 2). Asimismo, la concentración de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) estimula la liberación de la hormona luteinizante (LH) por un efecto de retroalimentación positiva con el estradiol (Weiner *et al.*, 1988) (Fig.2). La LH llega a los ovarios a través del sistema circulatorio y el aumento en esta hormona hace que el folículo se rompa debido a un proceso inflamatorio local (Bonello *et al.*, 2004).

Una vez que ocurre la ovulación, comienza la fase lútea. Inmediatamente después de la ovulación primero se forma el cuerpo hemorrágico y posteriormente las células de la granulosa dentro del folículo se luteinizan, dando lugar al cuerpo lúteo (Bonello *et al.*, 2004), el cuál comienza a producir progesterona. Por lo tanto, La fase lútea del ciclo menstrual se distingue porque la progesterona se eleva y el estradiol decrece (Fig. 2).



**Figura 2.** Esquematización gráfica del ciclo menstrual de *Macaca arctoides*, se muestra el estradiol circulante, progesterona y LH, la línea vertical representa el momento de la ovulación. La fase folicular se produce antes de la ovulación, durante la elevación del estradiol. La fase lútea se produce después de la ovulación en el cuál se observa un pico menor de estradiol (Weiner *et al.*, 1988).

### 3.4 Conducta sexual de *Macaca arctoides*

En la mayoría de los mamíferos el periodo de receptividad sexual suele coincidir con el momento de la ovulación, debido a que las hormonas ováricas regulan el despliegue conductual por parte de las hembras sexualmente maduras. Por el contrario, en primates las cópulas no se limitan a dicha fase (Cerde, 2006), aunque sí la frecuencia puede aumentar en concordancia con la fase fértil del ciclo (Dixson, 2012).



Las hembras muestran mayor selectividad en las cópulas durante el periodo periovulatorio que es cuando las posibilidades de quedar gestantes son altas, mientras que aceptan o incluso buscan cópulas con múltiples machos durante la fase lútea del ciclo cuando las probabilidades de gestación son bajas (Nunn, 1999). De esta forma, aumentan la probabilidad de quedar gestantes del macho con mayor potencial genético o con la mejor posición jerárquica, evitando el infanticidio puesto que, potencialmente, cualquiera podría ser el padre (Nunn, 1999).

### 3.5 Efecto de la oxitocina en la reproducción y la conducta social

En diversas especies de mamíferos se han identificado receptores a oxitocina y vasopresina distribuidos centralmente en los núcleos paraventricular y supraóptico del hipotálamo, el sistema límbico: hipocampo, amígdala, estría terminal y núcleo acumbens (Dumais *et al.*, 2013) y el núcleo motor dorsal del vago (Carter, 1992). Dichas regiones están involucradas con el control del estrés y la ansiedad, además de modular conductas sociales, incluidas el cuidado paterno, la unión de pareja, la memoria social y la agresión social, entre otras. Asimismo, existe una interacción entre las hormonas sexuales y la oxitocina. **En las hembras, por ejemplo, los estrógenos regulan la producción de oxitocina y sus receptores; la oxitocina estimula y promueve la conducta sexual (Pedersen *et al.*, 2002) y tiene una función importante en la regresión del cuerpo lúteo (Carter, 1992).**

**Mientras que en los machos, la testosterona promueve la unión de la oxitocina a sus receptores en el hipotálamo y la producción de vasopresina (López-Ramírez *et al.*, 2014). Aparte de estimular la erección, pues tanto el cuerpo cavernoso como el esponjoso, son estructuras periféricas por las que la oxitocina tiene afinidad. Asimismo, la eyaculación es facilitada por esta hormona mediante la estimulación de vasopresina y sus receptores V1a, promoviendo la contracción de los tejidos eyaculatorios. Al parecer también la oxitocina promueve un aumento en la cuenta espermática porque existen receptores a oxitocina en las células peri tubulares del**

músculo liso del epidídimo, dicha hormona promueve la contractilidad de esas células y con ésta la liberación de los espermatozoides almacenados en el epidídimo (Melin, 1970; Hib, 1977). Por otra parte, la oxitocina también ejerce un efecto indirecto en la contractilidad especialmente de la cabeza del epidídimo a través de la liberación de endotelina-1 de las células epiteliales, la endotelina-1 se conoce por ser un estimulador muy potente de las contracciones epididimales (Peri *et al.*, 1997; Filippi *et al.*, 2002a). Asimismo, esta hormona está implicada en la conducta materna junto con la prolactina, ACTH y progesterona (Ditzen *et al.*, 2009), y promueve los vínculos entre machos y hembras y también está relacionada con comportamientos emocionales y sociales.

La integración social y las interacciones sociales afectivas tienen una influencia positiva en la resistencia al estrés individual (Robles y Kiecolt-Glaser, 2003), la salud (Uchino, 2006; Thoits, 2011) y la longevidad (Casa *et al.*, 1988; Holt-Lunstad *et al.*, 2010). Derivado de esto, las relaciones de pareja en los adultos son un predictor importante de la calidad de vida y la salud (Proulx *et al.*, 2007). Asimismo, los efectos positivos de las relaciones de pareja explican por qué el conflicto entre las mismas pueden incrementar los niveles de estrés (Grewen *et al.*, 2003, Coan *et al.*, 2006, Ditzen *et al.*, 2007; Holt-Lunstad *et al.*, 2008).

Algunos estudios indican que la oxitocina juega un papel importante en las relaciones de pareja, pues la administración intranasal de esta hormona, aumenta el comportamiento positivo entre las parejas, lo cual facilita una reducción de la actividad del estrés endocrino, es decir, disminuye los niveles de cortisol (Ditzen *et al.*, 2009).

También se ha demostrado que la oxitocina mejora las afiliaciones sociales y el apego, reduce la ansiedad, el estrés (Young *et al.*, 2001, Donaldson y Young, 2008; Ross y Young, 2009; Insel, 2010) y ayuda a mantener las relaciones sociales que van más allá de los lazos genéticos inmediatos (Crockford *et al.*, 2013).

#### 4. Justificación

Se consideró estudiar la influencia de las relaciones de amistad entre machos y hembras debido a que implican una inversión de tiempo considerable de aseo social entre animales no emparentados para fortalecer sus vínculos. Por supuesto, dicha inversión debe acarrearle beneficios a cada uno en términos de éxito reproductivo individual, pues de otra manera las amistades no tendrían ningún valor adaptativo. Además, la especie *Macaca arctoides* presenta un sistema de apareamiento multimacho-multihembra, por lo cual se generan relaciones de “amistad” entre hembras y machos, dichas relaciones les brindarían la oportunidad a los machos del grupo, sin importar su rango social de reproducirse, y por otro lado, las hembras asegurarían mantenerse protegidas ellas y sus crías contra posibles agresiones provenientes de los otros individuos del grupo. Además de que sus crías podrían recibir el cuidado parental por parte del macho con el que ella ha creado los vínculos de “amistad”. Por dichas razones las hembras no deben perder las alianzas sociales con el macho dominante pues también puede implicar un decremento en su éxito reproductivo. Por lo tanto, el presente estudio puede ser un indicio en determinar si la formación de relaciones de amistad es una estrategia para obtener los beneficios de ambos, dominantes y “amigos”.

#### 5. Planteamiento del Problema

En el presente trabajo planteamos la posibilidad de que las relaciones de amistad puedan ser una estrategia reproductiva para las hembras, pues podrían copular con el macho dominante y con el macho “amigo” que ellas elijan obteniendo los beneficios de ambas alianzas. Dicha estrategia, además, beneficiaría a los machos que no tienen un rango jerárquico alto, ya que podrían tener la oportunidad de copular a pesar de no ser dominantes.

## 6. Pregunta de investigación

¿Aumentarán las solicitudes de cópula de las hembras de *Macaca arctoides* con sus amigos en la fase fértil para favorecer su reproducción, mientras que con el dominante y el resto de los machos las solicitudes de cópula serán en cualquier fase para confundir la paternidad?

## 7. Hipótesis

Durante la fase periovulatoria de las hembras de *Macaca arctoides*, aumentarán las cópulas clandestinas con los machos “amigos” para así mantener los vínculos sociales más estrechos con ellos. Mientras que, en el resto del ciclo las cópulas ocurrirán con mayor frecuencia con el macho dominante para confundir la paternidad y garantizar el cuidado de sus crías por parte del macho “amigo” y del dominante.

## 8. Objetivos

### 8.1 General

- Conocer la influencia que tienen las relaciones de amistad en la cantidad de solicitudes de cópula presentadas por parte de las hembras de *Macaca arctoides* durante la fase fértil y no fértil de su ciclo menstrual.

### 8.2 Particulares

- Establecer los índices de amistad que existen entre las hembras y machos del grupo.
- Determinar las etapas del ciclo menstrual de las hembras por citología vaginal.
- Cuantificar el número de montas en concordancia con las fases del ciclo menstrual y los índices de amistad.
- Determinar si las concentraciones de oxitocina varían entre animales amigos y no amigos.

## 9. Animales y encierro

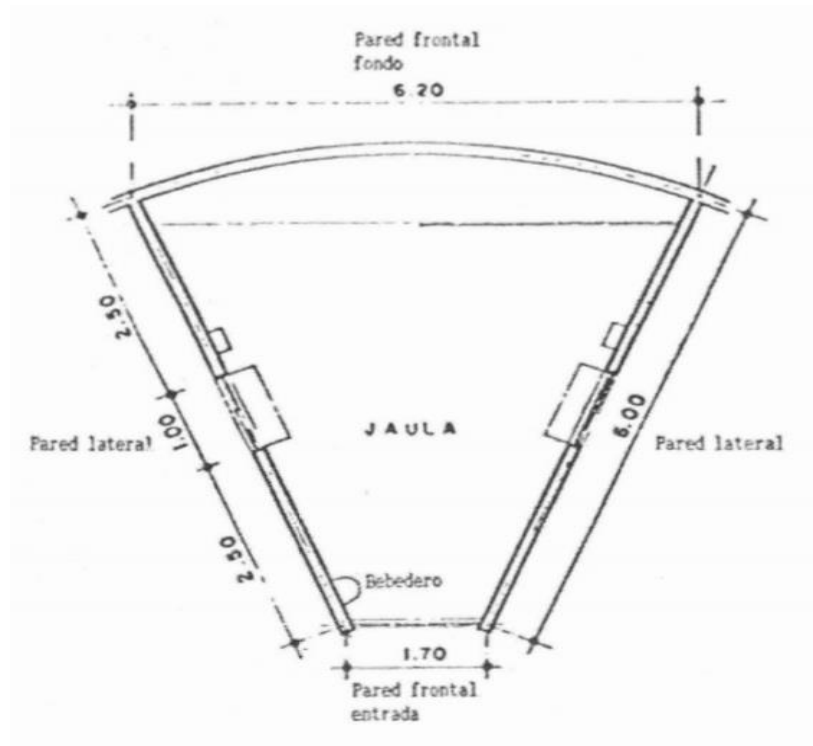
Se estudiaron 7 hembras adultas de *Macaca arctoides* en edad reproductiva (entre 5 y 26 años). Estas hembras forman parte de una colonia de macacos compuesta por 27 individuos de los cuales, catorce son hembras y nueve son machos adultos, dos juveniles y dos infantes (Tabla 1), una de las hembras no pudo ser utilizada para el estudio debido a que se encontraba amantando y en cuanto a las 6 hembras restantes no se tomaron en cuenta debido a que las cópulas con ellas son casi nulas porque fueron animales que se criaron a mano y no se lograron reincorporar a su grupo social.

Inicial	Nombre	Fecha de nacimiento	Edad (años)	Sexo y etapa de edad
GA	Galleto	8-may-94	22	Macho viejo
EL	Elisa	9-nov-99	17.3	Hembra adulta
FS	Fausto	x	6 Aprox	Macho juvenil
ES	Esdras	23-may-90	26.9	Macho viejo
SH	Shara	28-may-03	13.9	Hembra adulta
OR	Oscar	x	3.5Aprox	Macho infante II
PL	Pollo	24-jun-09	7.8	Macho subadulto
AL	Aleph	3-may-90	26.9	Macho viejo
CL	Cloe	22-nov-01	15.3	Hembra adulta
RP	Ruperto	4-oct-07	9.4	Macho adulto
AU	Aura	27-feb-89	27	Hembra vieja
KK	Kiki	4-ene-2006	10.1	Hembra adulta
FO	Foforo	6-sep-07	9.5	Macho adulto
RE	Regino	22-ago-07	9.5	Macho adulto
SO	Sofia	8-ene-98	18.1	Hembra adulta
KT	Kleta	15-ago-02	16.6	Hembra adulta
MU	Manuela	29-may-97	19.9	Hembra adulta
RI	Rita	1-dic-92	24.2	Hembra vieja
LL	Leo	9-nov-10	6.3	Hembra subadulto
DF	Dafnis	5-nov-00	16.3	Macho adulto
JI	Jairo	20-feb-94	22.6	Macho viejo
LD	Ludi	8-jun-98	18.8	Hembra adulta
AN	Ana	14-sep-00	16.5	Hembra adulta
CH	Concha	21-oct-03	13.4	Hembra adulta
FR	Frodo	28-ago-14	2.6	Macho infante II
LI	Olivia			Hembra infante
JU	Julia			Hembra infante

**Tabla 1.** Fechas de nacimiento y edades de los integrantes del grupo de macacos del estudio.

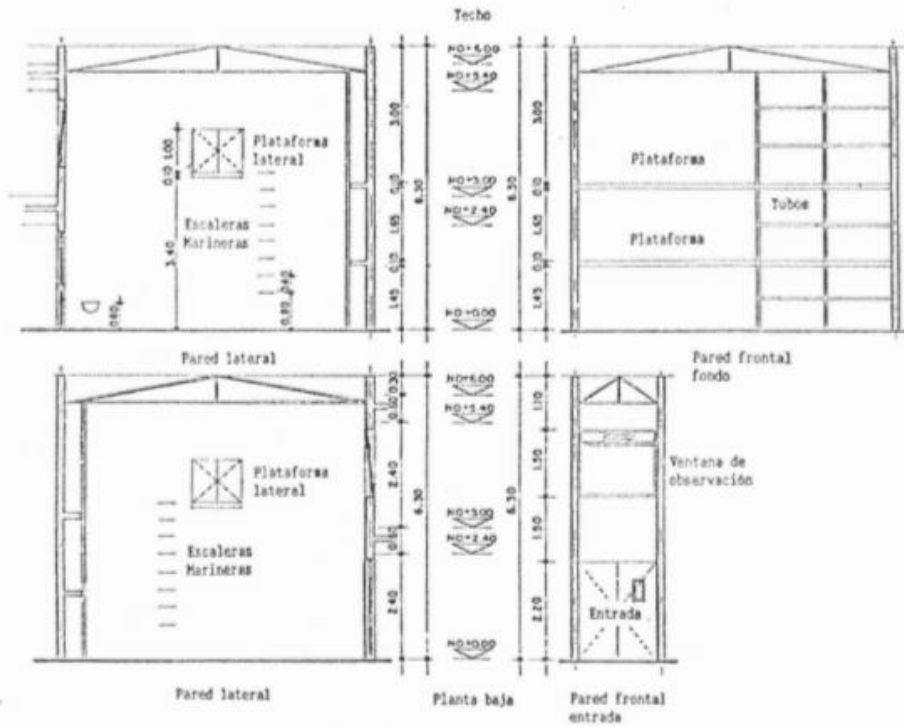
Los macacos viven en un recinto al aire libre en el Departamento de Etología del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente, en la Ciudad de México. La jaula en la que habitan está dividida en tres secciones con forma trapezoidal cada

una de 6.20 m de base mayor por 1.70 m de base menor, 6 m de profundidad y 6.30 m de altura (Fig.3). Cada una de las secciones tiene paredes y plataformas de concreto y están limitadas por malla ciclónica en la parte superior; además cuentan con tubos metálicos que permiten el acceso a las plataformas (Fig. 4).

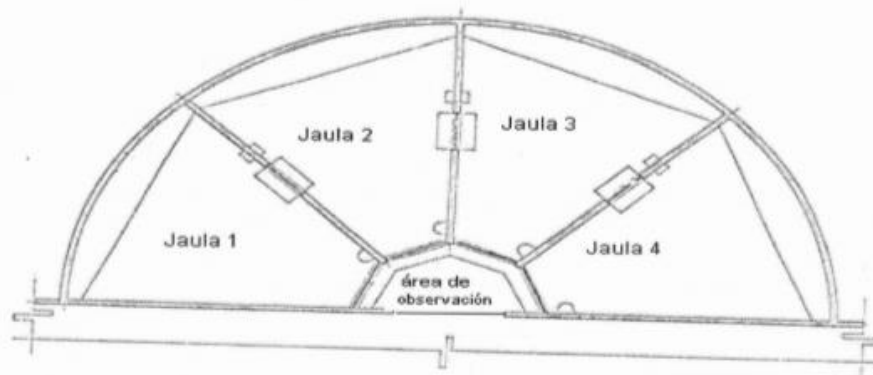


**Figura 3.** Esquema del encierro al aire libre en el que habita la colonia de macacos. Vista superior de cada una de las jaulas. (Carrillo, 2005).

A



B



**Figura 4.** Diagrama de las jaulas, A: vista de las paredes mostrando la disposición de las plataformas y los tubos de acceso, B: vista del conjunto de cuatro jaulas y área de observación (Carrillo, 2005).

La dieta de los macacos consiste en alimento Lab diet/Monkey chow complementado con frutas y verduras que se les proporciona durante las mañanas, el agua está siempre disponible en bebederos de palanca que se encuentran en cada una de las secciones de la jaula.

## 10. Métodos

### 10.1 Registro de cópulas

Se registraron las cópulas mediante un muestreo focal por conducta de lunes a viernes de 11:00 a 12:00 h de enero del 2015 a Junio de 2016. Identificando al emisor, al receptor, si la cópula inició por solicitud de la hembra o por coerción sexual del macho y el tiempo de cada una de las etapas (penetración, pausa eyaculatoria y candado). Se consideró cópula completa cuando se cumplieron las tres etapas antes mencionadas, pero si sólo se presentaban una o dos se describieron como cópulas incompletas (Martin y Batenson, 1993).

### 10.2 Índices de amistad

Se llevaron a cabo registros de barrido (Martin y Batenson, 1993) de lunes a viernes de 11:00-12:00 h y de 14:00-15:00 h de Enero de 2015 a Julio de 2016, para registrar el comportamiento de todos los miembros del grupo. Se utilizó el método de Silk *et al.*, 2006, para calcular los índices de amistad entre diadas de animales. La fórmula para calcular dicho índice fue:

$$\frac{\frac{G_{ij} + P_{ij}}{G_{xy} + P_{xy}}}{2}$$

Donde  $G_{ij}$  representa la frecuencia de aseos intercambiados entre los individuos  $i$  y  $j$ , mientras que  $G_{xy}$  representa la cantidad de aseo promedio intercambiada por todas



las díadas del grupo ( $xy$ ) durante el periodo de estudio. De manera similar,  $P_{ij}$  es la frecuencia de veces que los individuos estuvieron en proximidad o se acercaron uno al otro, dividido por el promedio de aproximaciones y estar en cercanía de todos los individuos  $xy$ , durante el periodo de estudio. Todo se divide entre 2 para ajustar a un promedio entre cada individuo  $i, j$ .

### 10.3 Determinación del ciclo menstrual

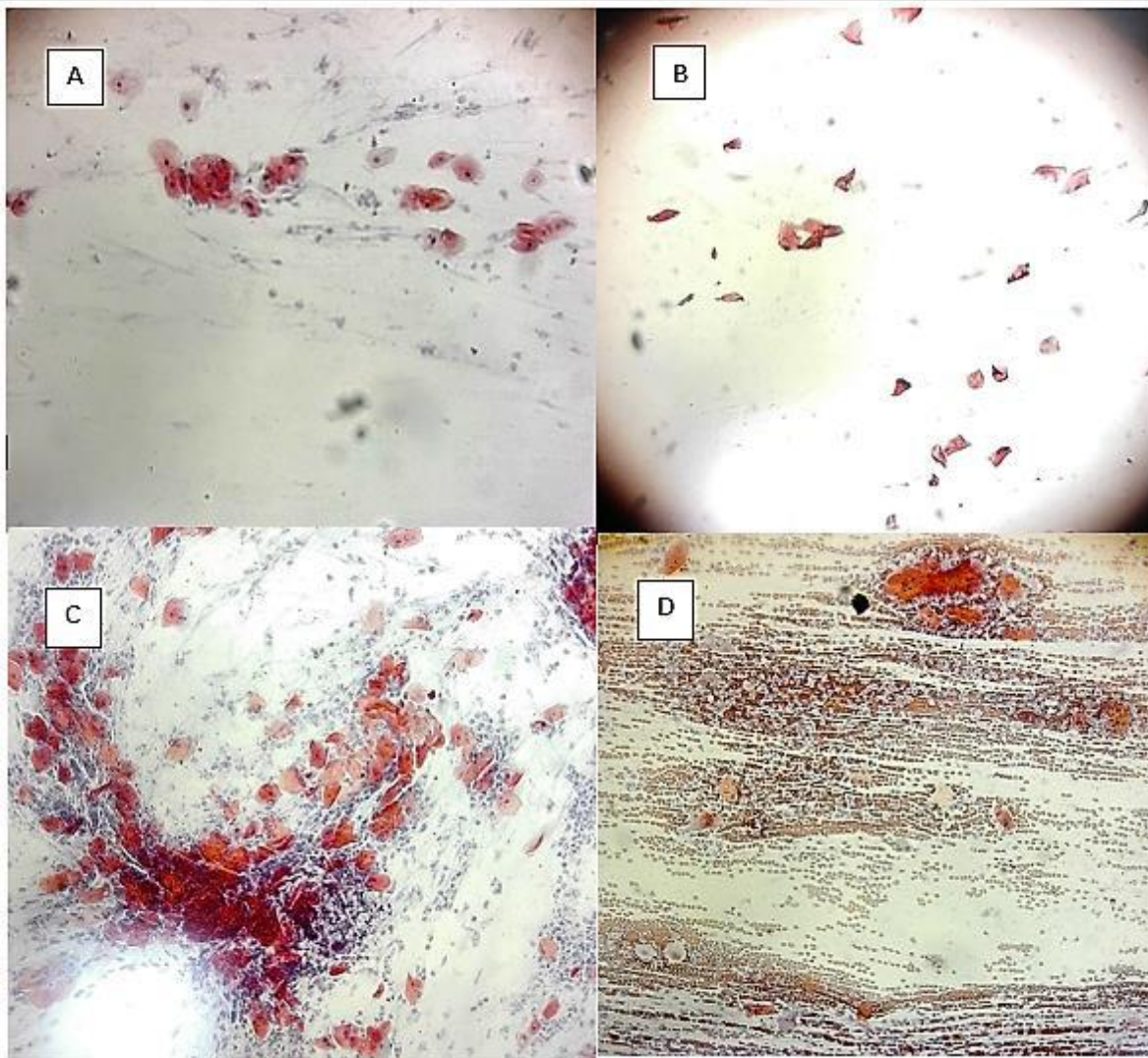
Para determinar las fases del ciclo menstrual se obtuvieron citologías vaginales. Para ello se entrenaron a las hembras para entrar a una jaula de alambre de 77x57x100cm que se conecta con la jaula en la que habitan, una vez que estuvieron dentro fueron premiadas cada vez que nos permitían introducir un hisopo por el canal vaginal. La muestra obtenida fue extendida en un portaobjetos para ser fijada en etanol al 96%. Posteriormente, se tiñeron con la técnica de tricrómica de Shorr y se montaron con resina.

Las muestras se revisaron en el microscopio para determinar el tipo de células que se encontraban en cada una y con esto establecer la etapa del ciclo ovárico en la que se encontraban.

Se han determinado cinco fases en el ciclo ovárico (Tabla 2) de *Macaca arctoides*: menstrual, folicular, periovulatoria, lútea temprana y lútea tardía o premenstrual (Fig.5) (Carrillo, 2005).

Fase	Citología vaginal
Folicular	Presencia de células parabasales. 50% o menos de células superficiales que van aumentando hasta alcanzar un 70% en la fase folicular tardía. Se observan también células intermedias cuya proporción disminuye al avanzar la fase. Poca aglomeración de células y moco hialino.
Periovulatoria	90% o más de las células son superficiales y escamas. Las células intermedias disminuyen a un 10%. Los campos son más nítidos.
Lútea	Entre 60 y 65% de las células son superficiales posteriormente van disminuyendo. Entre el 20 y 30% de células son intermedias y se observan células granuladas. El moco es espeso y comienzan a aumentar los linfocitos.
Menstruación	Presencia de eritrocitos. Todos los tipos celulares son escasos y disminuyen aún más al aumentar el sangrado. Se observan varios leucocitos.

**Tabla 2.** Criterios descritos para la determinación de las etapas del ciclo ovárico de *Macaca arctoides* (Carrillo, 2005).



**Figura 5.** Diferentes etapas del ciclo menstrual de las hembras de *Macaca arctoides* establecidas con base en citologías vaginales. A) Fase folicular, B) Fase periovulatoria, C) Fase lútea, D) Fase menstrual.

#### 10.4 Determinaciones hormonales

Una vez determinados los índices de amistad se formaron parejas de “amigos” y “no amigos” con los machos del grupo que se encuentran en edad reproductiva y las hembras del estudio. Se realizaron en total 30 experimentos de septiembre de 2016 a marzo de 2017.

Los experimentos consistieron en colocar a una de las parejas en una jaula de manejo, aislados completamente de los otros miembros del grupo. Se esperó a que copularan, una vez concluida la cópula fueron anestesiados para la obtención de 3 ml de sangre, los cuales fueron centrifugados a 3000 rpm durante 30 min para la obtención del suero el cual fue almacenado a -20 °C hasta su procesamiento. Se dejó un día de descanso entre “amigo” y “no amigo” para que los animales pudieran recuperarse. Los niveles de oxitocina fueron obtenidos por medio de inmunoensayo enzimático con un paquete comercial de la marca Arbor Assays.

#### 10.5 Modelo Estadístico

Se utilizó un modelo lineal mixto ya que sólo se utilizaron 7 hembras y 8 machos del grupo, por lo que hubo una repetición de las parejas para la obtención de datos y éste tipo de modelo es utilizado cuando los datos tienen algún tipo de estructura jerárquica o de agrupación como los diseños de medidas repetidas, las series temporales, además, se tenía interés en la relación general que presenta la elección de pareja de las hembras dependiendo de la fase y el índice de amistad, por lo que no importó tanto el efecto ocasionado por las características particulares de cada pareja del estudio por lo que se tomaron en cuenta como un factor aleatorio en todos los análisis, así como la fecha de observación por pareja.

Para los análisis de la coerción sexual e inicio de monta, la variable dependiente en el modelo fue el número de cópulas, las variables independientes fueron los índices de amistad, la fase del ciclo (fértil, no fértil) y la interacción entre índice de amistad y fase del ciclo. Los valores de oxitocina fueron transformados a logaritmos naturales (Ln).

Todas las pruebas fueron realizadas en R studio con un valor estadísticamente significativo de  $P \leq 0.05$ .

## 11. Resultados

### Índices de amistad

A continuación se presenta el promedio de los índices de amistad de las hembras del estudio, con los machos que se encontraban en edad reproductiva en el periodo de estudio (Tablas 3 a 8).

**Tabla 3.** Promedio de los índices de amistad de Cloe con los diferentes machos del grupo.

<b>Cloe</b>	<b>Macho</b>	<b>Índice de amistad</b>	<b>Amigo/ no amigo</b>
	Aleph	0.07	No amigo
	Dafnis	4.78	Amigo
	Esdras	0.14	No amigo
	Fóforo	0.66	No amigo
	Jairo	0.29	No amigo
	Pollo	0.51	No amigo
	Regino (Hijo)	5.28	Amigo
	Ruperto	0.85	No amigo

**Tabla 4.** Promedio de los índices de amistad de Kleta con los diferentes machos del grupo.

<b>Hembra</b>	<b>Macho</b>	<b>Índice de amistad</b>	<b>Amigo/ no amigo</b>
Kleta	Alef	1.34	Amigo
	Dafnis	1.72	Amigo
	Esdras	0.36	No amigo
	Fóforo	0.14	No amigo
	Jairo	0.67	No amigo
	Pollo	0.22	No amigo
	Regino	0.54	No amigo
	Ruperto (Hermano)	7.7	Amigo

**Tabla 5.** Promedio de los índices de amistad de Ludi con los diferentes machos del grupo.

<b>Hembra</b>	<b>Macho</b>	<b>Índice de amistad</b>	<b>Amigo/ no amigo</b>
Ludi	Alef	1.16	Amigo
	Dafnis	0.07	No amigo
	Esdras	0.66	No amigo
	Fóforo	0.36	No amigo
	Jairo	1.18	Amigo
	Pollo	0.07	No amigo
	Regino	0.92	Amigo
	Ruperto	1.29	Amigo

**Tabla 6.** Promedio de los índices de amistad de Leonor con los diferentes machos del grupo.

<b>Hembra</b>	<b>Macho</b>	<b>Índice de amistad</b>	<b>Amigo/ no amigo</b>
Leonor	Alef	1.35	No amigo
	Dafnis (Posible padre)	3.97	Amigo
	Esdras	3.89	Amigo
	Fóforo	0.23	No amigo
	Jairo	0.38	No amigo
	Pollo (Hermano)	0.85	No amigo
	Regino	0.22	No amigo
	Ruperto	2.05	Amigo

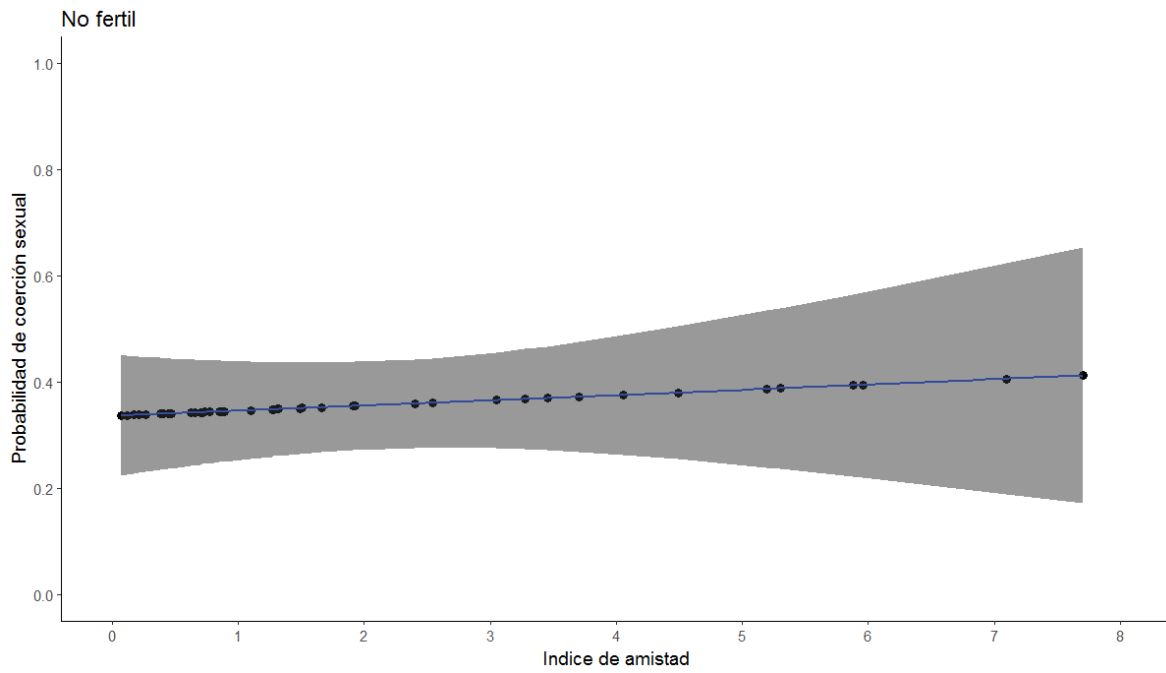
**Tabla 7.** Promedio de los índices de amistad de Rita con los diferentes machos del grupo.

<b>Hembra</b>	<b>Macho</b>	<b>Índice de amistad</b>	<b>Amigo/ no amigo</b>
Rita	Alef	0	No amigo
	Dafnis	4.37	Amigo
	Esdras	0.29	No amigo
	Fóforo	0.88	No amigo
	Jairo	0.91	No amigo
	Pollo	0.44	No amigo
	Regino (Nieto)	2.31	Amigo
	Ruperto	0.44	No amigo

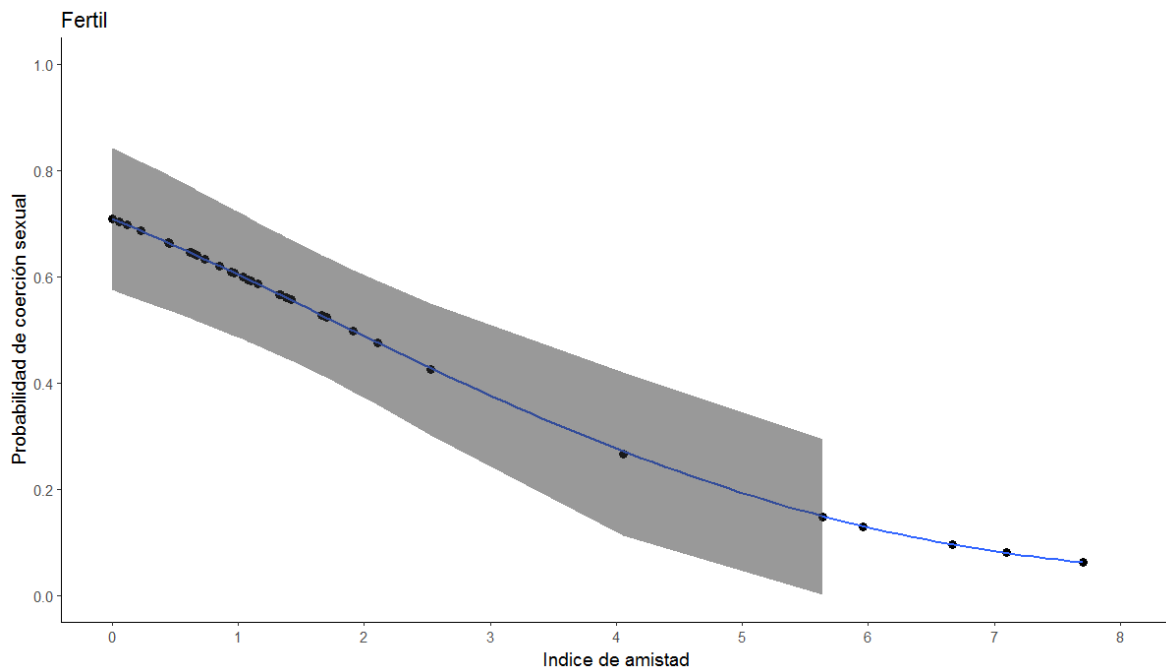
**Tabla 8.** Promedio de los índices de amistad de Sofía con los diferentes machos del grupo.

<b>Hembra</b>	<b>Macho</b>	<b>Índice de amistad</b>	<b>Amigo/ no amigo</b>
Sofía	Alef	0.36	No amigo
	Dafnis	3.91	Amigo
	Esdras	1.76	No amigo
	Fóforo	0	No amigo
	Jairo	1.34	No amigo
	Pollo	0.07	No amigo
	Regino	0	No amigo
	Ruperto (Hijo)	5.22	Amigo

El modelo lineal mixto mostró que no existe una relación significativa entre la probabilidad de coerción sexual y el índice de amistad durante la fase no fértil de las hembras ( $b \pm s.e = -0.1029 \pm 0.1868$ ;  $t = -0.551$   $P = -0.551$ ) (Fig. 6). Contrariamente, se encontró que durante la fase fértil aumenta la probabilidad de que haya coerción sexual conforme el índice de amistad va disminuyendo ( $b \pm s.e = 0.6716 \pm 0.1986$ ;  $t = 3.382$   $P = 0.000721$  \*\*\*) (Fig. 7).



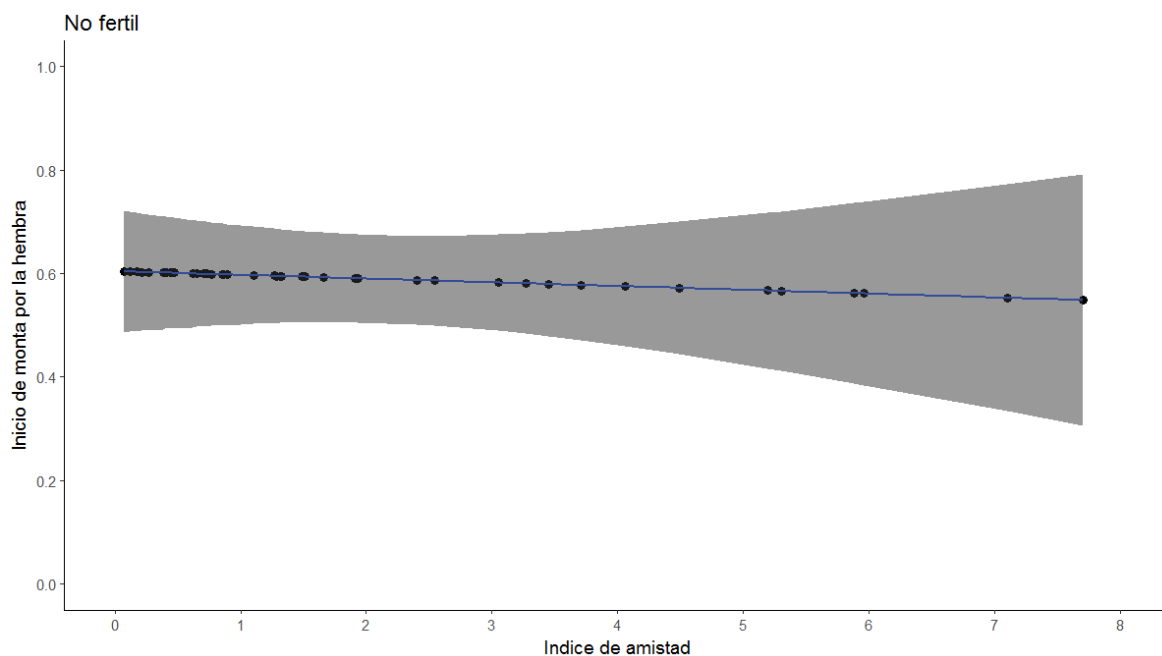
**Figura 6.** Probabilidad de que una cópula se lleve a cabo por medio de la coerción sexual durante la fase no fértil de la hembra según el índice de amistad.



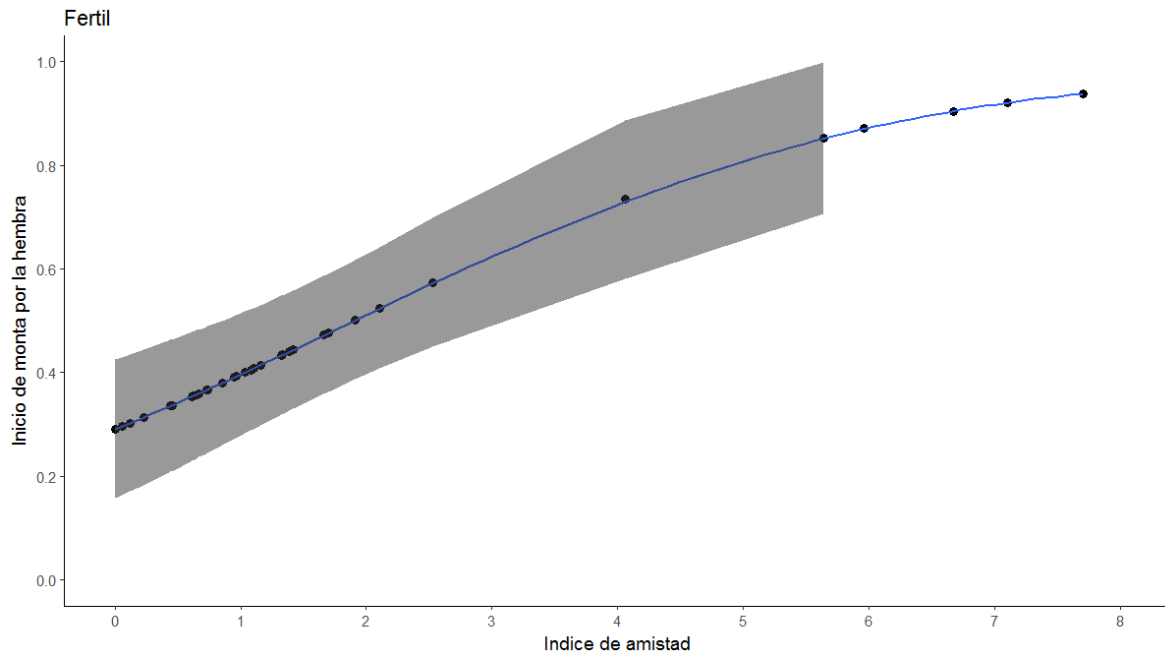
**Figura 7.** Probabilidad de que una cópula se lleve a cabo por medio de la coerción sexual durante la fase fértil de la hembra según el índice de amistad.



En cuanto al inicio de monta por parte de las hembras, el modelo lineal mixto mostró que durante su fase no fértil no existen diferencias significativas en relación con el índice de amistad ( $P>0.05$ ) (Fig. 8). Sin embargo, durante la fase fértil hay más probabilidad de que las cópulas inicien por las hembras conforme incrementa el índice de amistad ( $b \pm s.e = 0.5919 \pm 0.1874$ ;  $t=3.159$   $P=0.00158$  \*\*) (Fig. 9).

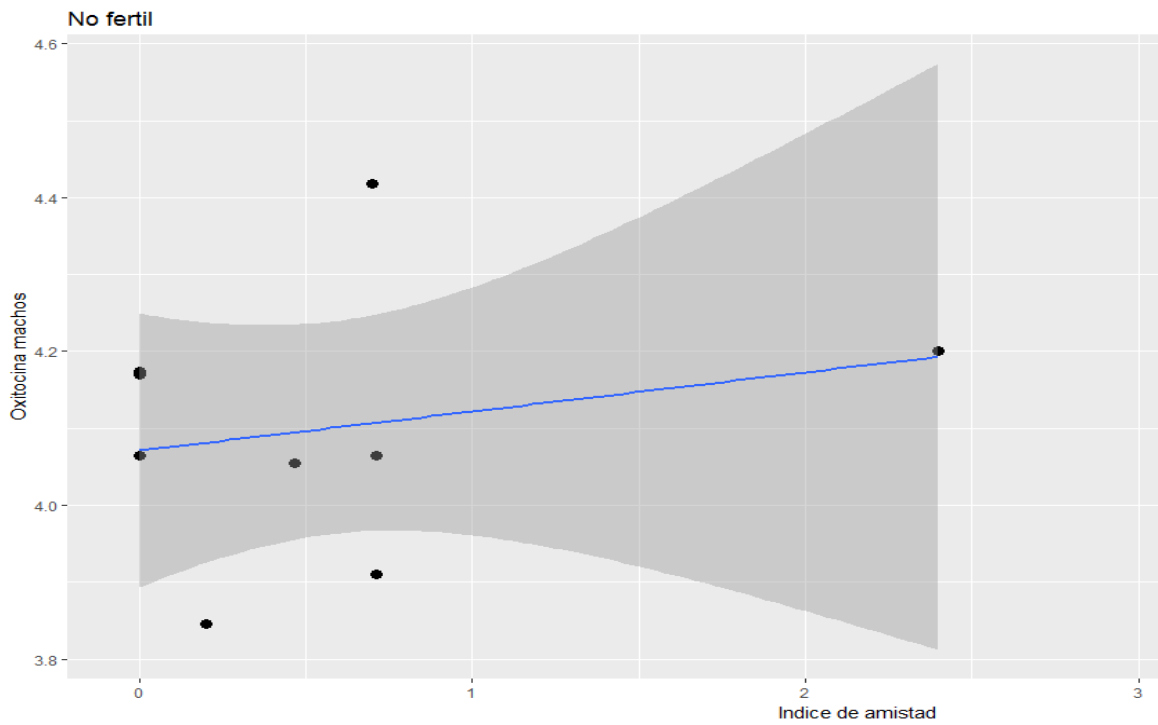


**Figura 8.** Probabilidad de que una cópula sea iniciada en por una hembra en su etapa no fértil según el índice de amistad.

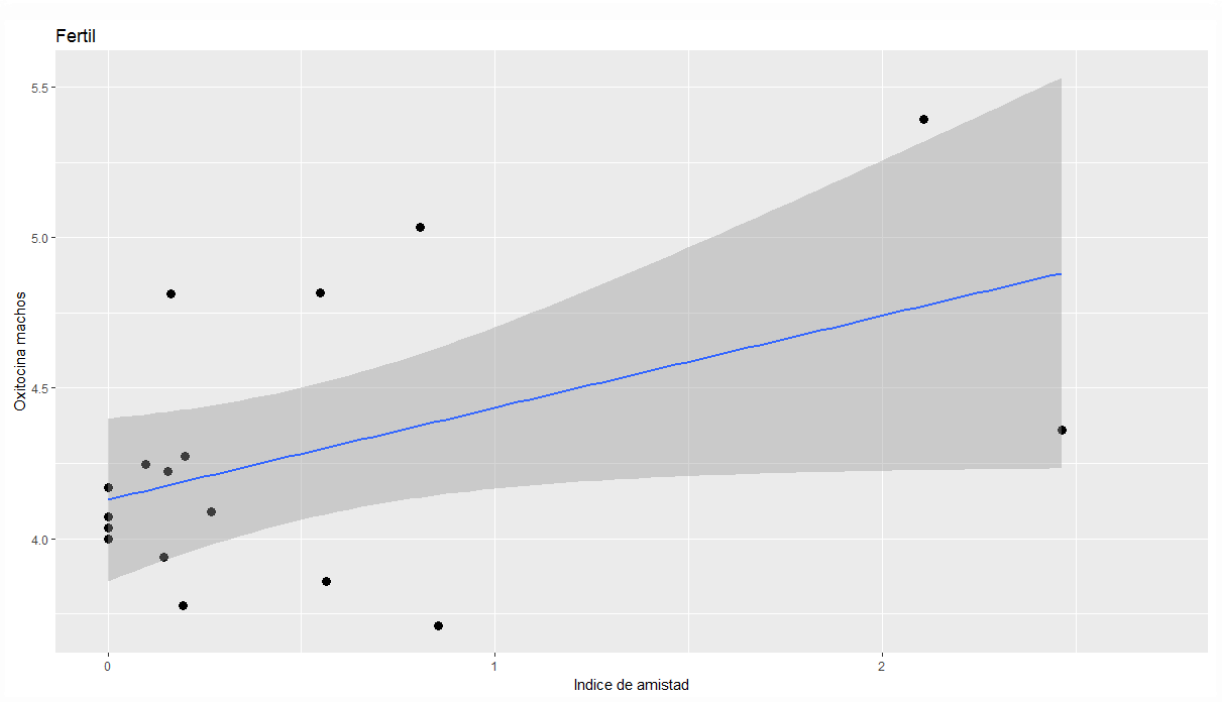


**Figura 9.** Probabilidad de que una cópula sea iniciada por una hembra en su etapa fértil según el índice de amistad.

En la figura 10 se puede observar que la concentración de oxitocina medida en los machos no varía significativamente después de la cópula con una hembra en fase no fértil en relación con su índice de amistad ( $P > 0.05$ ). No obstante, cuando un macho copula con una hembra que se encuentra en fase fértil los niveles de oxitocina se correlacionan positivamente con el índice de amistad ( $b \pm s.e = 0.4037 \pm 0.1243$ ;  $t_{13.567} = 3.247$   $P = 0.00606$  \*\*) (Fig.11).



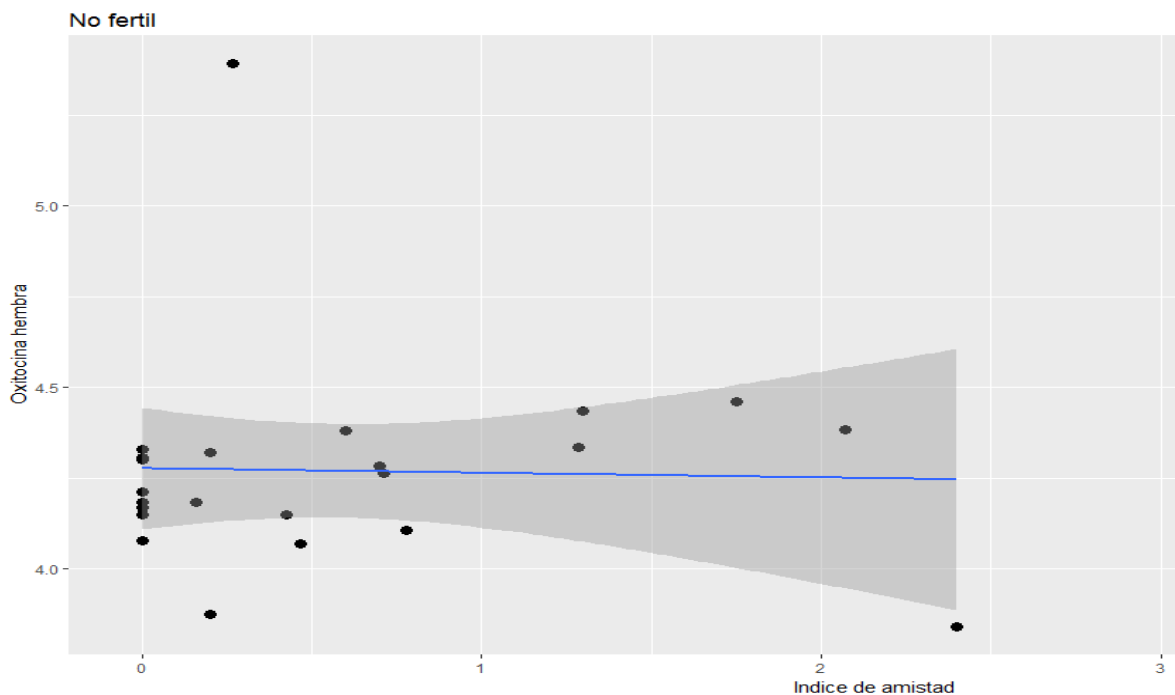
**Figura 10.** Medición de oxitocina (pg/mL) de 57 muestras de machos inmediatamente después de una cópula con una hembra en la etapa no fértil de su ciclo menstrual en relación con el índice de amistad.



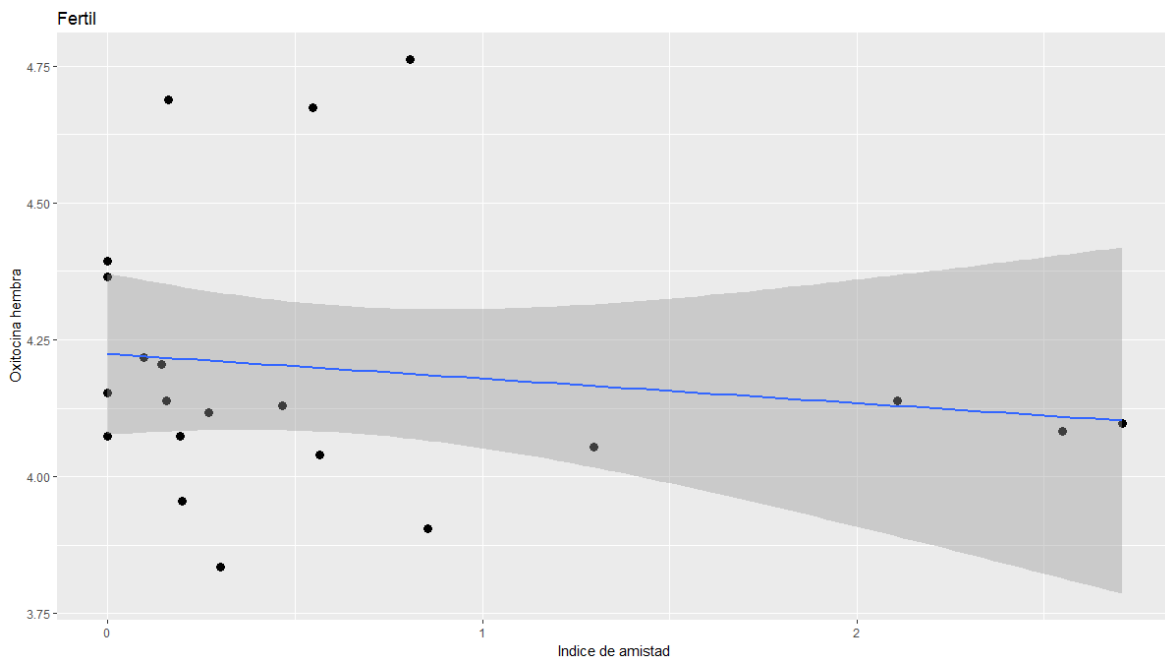
**Figura 11.** Modelo lineal mixto de la medición de oxitocina (pg/mL) en 57 muestras de los machos

inmediatamente después de una cópula con una hembra en etapa fértil de su ciclo menstrual en relación con el índice de amistad.

En cuanto a las mediciones de oxitocina en las hembras después de una cópula no se encuentran diferencias significativas durante la fase no fértil de su ciclo menstrual con relación al índice de amistad ( $P>0.05$ ) (Fig.12). De igual manera en la fase fértil tampoco se observaron diferencias significativas en los niveles de oxitocina con relación al índice de amistad ( $P=0.75$ ) (Fig.13).



**Figura 12.** Modelo lineal mixto de la medición de oxitocina (pg/mL) en 57 muestras de hembras inmediatamente después de una cópula en la etapa no fértil de su ciclo menstrual en relación con el índice de amistad.



**Figura 13.** Modelo lineal mixto de la medición de oxitocina (pg/mL) en 57 muestras de machos inmediatamente después de una cópula en la etapa no fértil de su ciclo menstrual en relación con el índice de amistad.

## 12. Discusión

En el presente estudio se determinó la influencia que tienen las relaciones de amistad en la elección de pareja de las hembras, así como los cambios que presentan los niveles de oxitocina tanto en machos como en hembras “amigos” y “no amigos”.

Como se planteó en la hipótesis de éste trabajo, las hembras no sólo copulan con el macho dominante, sino que también lo hacen con sus “amigos” durante la fase fértil, aunque no necesariamente tengan un rango jerárquico más alto que ellas. Por otro lado, en la fase lútea buscan tener cópulas con el macho dominante, la razón podría ser para reducir el acoso a ellas mismas o a sus crías por otros machos (Wrangham, 1979; Trivers, 1985). Manson (1991), demostró que cuando las hembras de *Macaca*

*rhesus* se asocian con machos de alto rango, son atacadas significativamente menos por los machos rivales comparado a cuando se asocian con machos de bajo rango. Esto les beneficia ya que tales ataques pueden conducir a lesiones graves o incluso a la muerte, por lo que copular con machos de alto rango podría reducir significativamente los costos de las hembras por la agresión de los machos (Manson, 1992). Por otro lado, en la literatura se menciona que la variación en el éxito de apareamiento y reproductivo no explicada por la dominación masculina puede ser explicada en parte por la elección de las hembras (Soltis *et al.*, 1997). Se ha observado que en el contexto de apareamiento, las hembras son responsables del mantenimiento de la proximidad dentro de la diada, lo que da como resultado un aumento del apareamiento directamente relacionado con el tiempo mantenido en la proximidad (Smuts, 1993).

Además, en diferentes contextos de apareamiento, los machos de alto rango no pueden obtener acceso preferencial a las hembras fértiles (Huffman 1987, 1991). Los machos dominantes fracasan la mayoría de veces en romper las series de cópulas entre las hembras fértiles y los machos subordinados, y las hembras pueden rechazar los intentos de cópula tanto de los machos dominantes como de los subordinados (Soltis *et al.*, 1997). Se han realizado estudios con diferentes especies de macacos (*M. mulatta*, *M. rhesus*, *M. fuscata*) y las hembras a menudo expresaron su elección de pareja hacia los machos de menor rango (Manson, 1992; Soltis *et al.*, 1997; Smuts, 1993). Así, estos estudios demuestran que contrario a lo que pesaba el rango del macho, no es el mayor criterio de elección de pareja por parte de las hembras. En muchos primates del Viejo Mundo, la elección de la pareja femenina parece diseñada para facilitar la cópula con un número de machos diferentes (Smuts, 1987, Small, 1989). Hrdy (1979) y Wrangham (1980), sugirieron que, al aparearse con diferentes machos, una hembra puede provocar que los machos confundan la paternidad y así reducir la probabilidad de infanticidio.

Por lo mencionado anteriormente, los machos tienen que generar estrategias adaptativas para ganar parejas, una de éstas es la coerción sexual que puede funcionar para superar el rechazo por el sexo opuesto (Clutton-Brock *et al.*, 1995). La coerción sexual se define como el uso de la fuerza o amenaza de fuerza para aumentar la probabilidad de que un miembro del sexo opuesto se involucre en apareamientos fértiles infligiéndole un costo a su adecuación, como es limitar la elección de pareja (Smuts, 1993).

Es común que en especies que viven en sistemas de apareamiento en los que varios machos pueden tener acceso a copular con diferentes hembras, como es el caso de *Macaca arctoides* aumente la coerción sexual (Smuts *et al.*, 1993). Al contrario de las especies que viven en sistemas de apareamiento monógamos, existen menos probabilidades de coerción sexual, debido a que se forman lazos más duraderos entre las parejas junto con una defensa compartida del territorio (Goldizen, 1987), lo que minimiza la posibilidad de contacto con machos y hembras ajenos a la familia (Robinson *et al.*, 1987).

En este estudio se encontró que durante la fase fértil de las hembras aumenta la coerción sexual por parte de sus “no amigos”, y disminuye con sus “amigos” en la misma fase, esto coincide con lo reportado por varios autores en diferentes especies de macacos, los cuales mencionan que las agresiones hacia las hembras aumentan durante la etapa fértil de su ciclo (Enomoto, 1981; Fedigan, 1982; Eaton, 1984; Teas, 1984), aunque no todas las agresiones sean por coerción sexual. Es posible que esta tendencia generalizada de agresiones de machos hacia las hembras en estado fértil sea para aumentar el acceso a las mismas (Smuts, 1993).

A pesar de las tendencias promiscuas, las hembras de muchas especies que viven en grupos multimachos muestran preferencias marcadas de apareamiento hacia ciertos machos (Smuts, 1987). En el presente estudio se observó que las hembras buscan tener cópulas con sus “amigos” durante la fase fértil de su ciclo menstrual, esto coincide con lo dicho por diversos autores. Seyfarth (1978) reportó que en los

babuinos de la sabana, las hembras a menudo prefieren aparearse con los machos con quienes han desarrollado una relación afiliativa a largo plazo. Smuts (1985) argumentó que en babuinos, las hembras forman amistades con los machos y los eligen como compañeros a cambio de su protección y la de sus crías cuando son agredidos por otros machos o hembras. De hecho, cuando un macho defendía a una hembra o sus crías contra otros machos, en el 91% de los casos éste era amigo de la hembra. Además Manson (1992), realizó un estudio con *Macaca rhesus* en el que describió los patrones de comportamiento que utilizan las hembras para la elección de un consorte sexual, encontrando que la resistencia de algunas solicitudes de apareamiento de los machos (agarre de cadera), el restablecimiento selectivo de la proximidad a algunos machos después del acoso agresivo por parte de otros machos de mayor rango y el mantenimiento de la proximidad preferencial por ciertos machos son los patrones que utilizan las hembras en la elección de pareja. Estos resultados pueden ayudar a entender los criterios de elección de pareja por parte de las hembras.

En cuanto a las mediciones de OT, contrario a lo que se esperaba, no existe un incremento de esta hormona en las hembras cuando copulan con sus “amigos” en ninguna de las dos fases del ciclo menstrual que estudiamos, y lo mismo ocurre con sus “no amigos”. Sin embargo, en los machos se observa que si existe un cambio significativo de los niveles de oxitocina cuando copulan con sus “amigas” que se encuentran en la etapa fértil de su ciclo menstrual. Es importante señalar que las mediciones fueron hechas sin la administración exógena de OT. Existen diversos estudios sobre todo en humanos que han demostrado que las interacciones sociales no necesariamente sexuales pueden influir en los niveles de oxitocina, y viceversa (Grewen *et al.*, 2005; Ditzen *et al.*, 2007; Gonzaga *et al.*, 2006; Gordon *et al.*, 2008).

Las diferencias que encontramos entre machos y hembras puede deberse a que la medición fue post-cópula, ya que se ha reportado que la secreción de oxitocina es estimulada por diferentes variables de comportamiento para cada sexo, en las



hembras incrementa con el aumento de aseo y del tiempo de proximidad que tenga con el macho. Contrariamente, en los machos, la OT aumenta según la cantidad de actividad sexual que presenten (Snowdon *et al.*, 2010). La iniciación de los encuentros por parte de los machos, y la solicitud de cópulas por parte de las hembras también son variables importantes para explicar la variación en los niveles de oxitocina tanto en las parejas, como en las hembras (Snowdon *et al.*, 2010).

Algunos estudios sugieren que el sistema OT está involucrado en la modulación de los estímulos sociales de manera diferente en machos y hembras, posiblemente a través de la activación de diferentes circuitos neuronales (Dumais *et al.*, 2013). Se han realizado diversos estudios para tratar de determinar el papel que juega la OT en las relaciones sociales, la mayoría de ellos en roedores y humanos. En este sentido, se ha demostrado que la OT intranasal reduce la actividad de la amígdala en los hombres al ver expresiones de emociones faciales (temeroso, enojado o feliz) (Domes *et al.*, 2007), pero incrementa la activación de la amígdala en las mujeres al ver rostros temerosos pero no enojados o felices (Domes *et al.*, 2010). Además se ha encontrado que la OT intranasal aumenta el comportamiento positivo durante el conflicto de pareja en ambos sexos en roedores (Ditzen *et al.*, 2009). Sin embargo, una disminución en la concentración es debido a la actividad simpática durante el conflicto de pareja en las mujeres, pero aumenta en los hombres (Ditzen *et al.*, 2013). Del mismo modo, las mujeres que recibieron OT intranasal reportaron más angustia y enojo en respuesta a una prueba de estrés social, mientras que los hombres que recibieron OT reportaron un efecto menos negativo (Kubzansky *et al.*, 2012). En consecuencia, se postula que la OT puede estar desempeñando diferentes funciones en la modulación del procesamiento de información social en machos y hembras, lo cual puede relacionarse con las diferencias de comportamiento en respuesta a la OT (Ditzen *et al.*, 2009).

Aunque los investigadores están comenzando a explorar el papel específico de la OT en el comportamiento social, los hallazgos actuales indican claramente la falta de

investigación comparativa sobre el papel del sistema de la OT entre el comportamiento social en machos y hembras en una gran variedad de especies.

Es importante tener presente que los niveles de OT también varían dependiendo del sistema de apareamiento que presente la especie, ya que se ha detectado gran variación en las especies monógamas con respecto a las que presentan algún tipo de poligamia (Snowdon *et al.*, 2010). Por ejemplo algunos estudios han demostrado que la actividad sexual, así como las caricias y el tacto suave pueden provocar un aumento de los niveles de OT en los seres humanos (Uvnäs-Moberg, 1998; Krüger *et al.*, 2003). En un estudio con una especie monógama de primates (*Saguinus oedipus oedipus*) se identificaron dos componentes para la variación de los niveles de OT en las parejas, el sexual y el social, estos resultados sugirieron que dichos comportamientos pueden tener un efecto sobre los niveles de oxitocina, (Snowdon *et al.*, 2010). Por su parte, Crockford *et al.*, 2013; realizaron un estudio en bonobos (*Pan paniscus*), determinando que el incremento de OT no sólo depende de una conducta social o sexual, si no que se necesita un conjunto de ellas para que se dé un aumento significativo de la misma, además de que los niveles de OT fueron similarmente altos después de estar con no familiares y familiares. Esto sugiere que en los bonobos la OT desempeña un papel clave en el mantenimiento de las relaciones sociales más allá de los lazos genéticos inmediatos.

En un estudio semejante al de este trabajo, Wallner *et al.*, 2006 realizaron un estudio con cobayas recién apareados, encontrando una correlación positiva entre los niveles plasmáticos de oxitocina y el aseo social en las parejas. No obstante, el incremento en las hembras fue detectado cuatro días después del apareamiento.

De igual manera es importante señalar que la OT que fue cuantificado en éste estudio es periférica y aún no está claro si los niveles de oxitocina periférica se relacionan con los niveles de oxitocina central y, en particular, si la liberación periférica y central de oxitocina están coordinados (Churchland *et al.*, 2012). Una de las evidencias en favor de una liberación coordinada es que las neuronas

responsables de la liberación de oxitocina central también sobresalen en la pituitaria, que es responsable de la liberación de oxitocina periférica (Ross *et al.*, 2009). Otra evidencia es que la administración periférica y central de oxitocina puede desencadenar similares respuestas de comportamiento en diferentes especies (Madden *et al.*, 2011; Liberzon *et al.*, 1997, Arletti *et al.*, 1997).

Por los resultados obtenidos en el presente estudio, así como lo revisado en la literatura permite considerar que la capacidad de formar fuertes vínculos sociales (relaciones de amistad) con los no-parientes ofrece a los animales opciones más flexibles para aumentar su éxito reproductivo (Langergraber *et al.*, 2007; Schulke *et al.*, 2010).

### 13. Conclusiones

-La probabilidad de que un macho macaco cola de muñón inicie una cópula por medio de la coerción sexual incrementa durante la fase fértil de ciclo menstrual de las hembras “no amigas”, mientras que disminuye con sus “amigas”.

-Durante la fase no fértil de las hembras no existen diferencias entre las cópulas con sus “amigos” y “no amigos” obtenidas por medio de coerción sexual.

-La probabilidad de que una hembra inicie una cópula con sus “amigos” incrementa durante la fase fértil, mientras que durante su fase no fértil no existen diferencias con sus “amigos” y “no amigos”.

-Los niveles de OT de las hembras no presenta cambios significativos después de una cópula con “amigos” o “no amigos” en ninguna de las dos etapas del ciclo menstrual analizadas.

-Los niveles de OT de los machos presentan una correlación positiva con el índice de amistad cuando copulan con una hembra durante la etapa fértil de su ciclo menstrual.

#### 14. Literatura citada

-Berry SJ, Coffey DS, Walsh PC, Ewing LL. The development of human benign prostatic hyperplasia with age. *J Urol* 132: 474–479, 1984.

-Blakley G, Beamer T, Dukelow W. Characteristics of the menstrual cycle in non humans primates. IV. Timed mating in *Macaca nemestrina*. *Laboratory Animals* 15, 351-353, 1981.

-Bonello, N., Jasper, M. J., and Norman, R. J. Periovulatory expression of intercellular adhesión molecule-1 in the rat ovary. *Biol. Reprod.* 71:1384–1390, 2004.

-Carranza, J. *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Publicaciones de la universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 363-406. 1994.

-Carrillo Martínez G. Influencia del rango social en las variaciones de conducta asociadas al ciclo menstrual en *Macaca arctoides*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 15-20, 2005.

-Cerdeña Molina, A.L. *Efecto de las secreciones vaginales del ciclo menstrual de Macaca arctoides sobre la fisiología y conducta de los machos: posible acción de feromonas*. (Tesis doctoral). Universidad Nacional Autónoma de México. México, 6-30, 2006.

-Cerdeña, A.L.; Hernández, L.; Páez, L.D.; Rojas, S.; Mondragón, R. Seasonal variations of fecal progesterone and 17 $\beta$ -estradiol in captive female black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) *Theriogenology* 66: 1985-1993, 2006.

-Clutton-Brock, T. H. & Parker, G. A. Sexual coercion in animals. *Anim. Behav.*, 49, 1345–1365, 1995.

-Crockford, C.; Wittig, R.M.; Langergraber, K.; Ziegler, T.E.; Zuberbühler, K.; Deschner, T. Urinary oxytocin and social bonding in related and unrelated wild chimpanzees. *Proc. Biol. Sci.* 280, 20122765, 2013.

- Darwin, C. R. The descent of man, and selection in relation to sex. London: John Murray. Volume 1. 1st edition, 15: 18-19, 1871.
- De la O, C. (2013). Afiliaciones postconflicto en *Macaca arctoides*. (Tesis doctoral), Universidad Nacional Autónoma de México. México, 15-40.
- de Vries, H.; Stevens, J.M.G.; Vervaecke, H. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71, 585-592, 2006.
- De Waal, F. Bien Natural. Cap. 5 "Las buenas relaciones". Herder, Barcelona. 211-255, 1997.
- Ditzen, B., Nater, U.M., Schaer, M., Marca, R.L., Bodenmann, G., Ehlert, U., Heinrichs, M. Sex-specific effects of intranasal oxytocin on autonomic nervous system and emotional responses to couple conflict. *SCAN* 8, 897–902, 2013.
- Ditzen, B., Schaer, M., Gabriel, B., Bodenmann, G., Ehlert, U., Heinrichs, M. Intranasal oxytocin increases positive communication and reduces cortisol levels during couple conflict. *Biol. Psychol.* 65, 728–731, 2009.
- Ditzen, B., Schaer, M., Gabriel, B., Bodenmann, G., Ehlert, U., Heinrichs, M., 2007. Intranasal oxytocin increases positive communication and reduces cortisol levels during couple conflict. *Biol. Psychol.* 65, 728–731, 2007.
- Dixon, A. F. Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes and Human Being. Oxford University Press, 587-602, 1988.
- Dixson, A. F. Primate Sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes and human beings. Oxford: Oxford University Press, 361-367, 2012.
- Domes, G., Heinrichs, M., Glascher, J., Muchel, C., Braus, D.F., Herpertz, S.C. Oxytocin attenuates amygdala responses to emotional faces regardless of valence. *Biol. Psychiatry* 62 (10), 1187–1190, 2007a.
- Domes, G., Heinrichs, M., Michel, A., Berger, C., Herpertz, S.C. Oxytocin improves "mind-reading" in humans. *Biol. Psychiatry* 61 (6), 731–733, 2007.

- Domes, G., Lischke, A., Berger, C., Grossmann, A., Hauenstein, K., Heinrichs, M., Herpertz, S.C. Effects of intranasal oxytocin on emotional face processing in women. *Psychoneuroendocrinology* 35 (1), 83-93, 2010.
- Donaldson, Z.R.; Young, L.J. Oxytocin, vasopressin and the neurogenetics of sociality. *Science* 322, 900–904, 2008.
- Dumais, K.M., Bredewold, R., Mayer, T.E., Veenema, A.H. Sex differences in oxytocin receptor binding in forebrain regions: correlations with social interest in brain region- and sex-specific ways. *Horm. Behav.* 64 (4), 693–701, 2013.
- Dunbar, R. I. M. Male mating strategies: A modeling approach. In Kappeler, P. M. (ed.), *Primate Males*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 259-268, 2000.
- Eaton, G. G. Aggression in adult male primates: A comparison of confined Japanese macaques and free-ranging olive baboons. *Int. J. Primatol.* 5, 145-160, 1984.
- Einspanier A, Ivell R, and Hodges JK. Oxytocin: a follicular luteinisation factor in the marmoset monkey. *Adv Exp Med Biol* 395: 517–522, 1995.
- Einspanier A, Jurdzinski A, and Hodges JK. A local oxytocin system is part of the luteinization process in the preovulatory follicle of the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). *Biol Reprod* 57: 16–26, 1997.
- Engelhardt, A., Hodges, K., y Heistermann, M. Post-conception mating in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): characterization, endocrine correlates and functional significance. *Hormones and Behavior*, 51(1), 3-10. doi: 10.1016/j.yhbeh.2006.06.009, 2007.
- Enomoto, T. Male aggression and the sexual behavior of Japanese monkeys. *Primates* 22, 15-23, 1981.
- Fedigan, L. M. *Primate Paradigms: Sex Roles and Social Bonds*. Eden Press, Montreal, 1982.

- Frayne, J., Nicholson, H.D. Localization of oxytocin receptors in the human and macaque monkey male reproductive tracts: evidence for a physiological role of oxytocin in the male. *Mol Hum Reprod* 4: 527–532, 1998.
- Furuya K, Mizumoto Y, Makimura N, Mitsui C, Murakami M, Tokuoka S, Ishikawa N, Nagata I, Kimura T, and Ivell R. A novel biological aspect of ovarian oxytocin: gene expression of oxytocin and oxytocin receptor in cumulus/luteal cells and the effect of oxytocin on embryogenesis in fertilized oocytes. *Adv Exp Med Biol* 395: 523–528, 1995.
- García Granados, M.D. Caracterización del semen y el coágulo seminal de *Macaca arctoides* y su relación con el rango jerárquico. (Tesis de maestría). Universidad Autónoma de México. México, 3-34, 2015.
- García Granados, M.D.; Hernández López, L.E.; Córdoba Aguilar, A.; Cerda Molina, A.L.; Pérez Ramírez, O.; Mondragón Ceballos, R. Effect of photoperiod on characteristics of semen obtained by electroejaculation in stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). 55:393–401, Japan Monkey Centre and Springer Japan, 2014.
- Gimpl, G.; Fahrenholz, F. The oxytocin receptor system: structure, function and regulation. *Physiol. Rev.* 81, 629–683, 2001.
- Goldfoot, D. A.; Slob, A.K.; Scheffler, G.; Robinson, J.A. Wiegand, S. J. Multiple ejaculations during prolonged sexual test of resultant serum testosterone increased in stump-tail macaques (*M. arctoides*). *Archives of Sexual Behavior* 4:547-560, 1975.
- Goldizen, A. W. Tamarins and marmosets: Communal care of offspring. *In "Primate Societies"*. pp. 34-43. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1987.
- Gordon, I., Zagoory-Sharon, O., Schneiderman, I., Leckman, J.F., Weller, A., Feldman, R. Oxytocin and cortisol in romantically unattached young adults: associations with bonding and psychological distress. *Psychophysiology* 45, 349–352, 2008.

- Grewen, K.M., Girdler, S.S., Amico, J., Light, K.C. Effects of partner support on resting oxytocin, cortisol, norepinephrine, and blood pressure before and after warm partner contact. *Psychosom. Med.* 67, 531–538, 2005.
- Hrdy, S. B. Infanticide among animals: A review, classification; and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol. Sociobiol.* 1, 13-40, 1979.
- Huffman, M. A. 1991. Mate selection and partner preferences in female Japanese macaques. In: *The Monkeys of Arashiyama: Thirty-five Years of Research in Japan and the West* (Ed. by L. M. Fedigan & P. J. Asquith), pp. 101–122. Albany, New York: State University of New York Press, 1991.
- Huffman, M. A. Consort intrusion and female mate choice in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Ethology* 15, 221-234. Increase reproductive success in feral horses. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 106(33), 13850-13853. doi: 10.1073/pnas.0900639106, 1987.
- Insel, T.R. Toward a neurobiology of attachment. *Review of General Psychology* 4, 176–185, 2000.
- Ivell, R., Balvers, M., Rust, W., Bathgate, R., Einspanier, A. Oxytocin and male reproductive function. *Adv Exp Med Biol* 424: 253– 264, 1997.
- Ivell, R.; Richter, D. The gene for the hypothalamic peptide hormone oxytocin is highly expressed in the bovine corpus luteum: biosynthesis, structure and sequence analysis. *Embo J* 3: 2351–2354, 1984.
- Kubzansky, L.D., Mendes, W.B., Appleton, A.A., Block, J., Adler, G.K. A heartfelt response: oxytocin effects on response to social stress in men and women. *Biol. Psychol.* 90, 1–9, 2012.
- Langergraber, K.E.; Mitani, J.C.; Vigilant, L. The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 7786–7790, 2007.



- Madden, J.R.; Clutton-Brock, T.H. Experimental peripheral administration of oxytocin elevates a suite of cooperative behaviours in a wild social mammal. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.*, rspb20101675, 2010.
- Manning, M.; Cheng, L.; Klis Wa, Stoev, S.; Przybylski, J.; Bankowski, K.; Sawyer W.; Barberis, C.; Chan Wy. Advances in the design of selective antagonists, potential tocolytics, and radioiodinated ligands for oxytocin receptors. *Adv exp med biol* 395: 559–583, 1995.
- Manson, J. Measuring female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Anim. Behav.*, 44, 405–416, 1992.
- Manson, J. Female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. Ph.D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, 1991.
- Martin P. & P. Bateson. *Measuring Behavior. An introductory guide* (Segunda edición). Cambridge, 1993.
- Mayagoitia L, Santillán-Doherty A, Chiappa P, Muñoz-Delgado J. Comportamiento social y sexual, y estrategias cognoscitivas de los primates no humanos. *Salud Mental* V.19, N°4, diciembre de 1996.
- Muller, M. N., Emery Thompson, M., Kahlenberg, S. M., y Wrangham, R. W. Sexual coercion by male chimpanzees shows that female choice may be more apparent than real. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(5), 921-933. doi: 10.1007/s00265-010-1093-y, 2011.
- Naranjo Meléndez A. *El comportamiento proceptivo femenino*. Universidad Nacional de Colombia, 2007.
- Nicholson, H.D. Oxytocin: a paracrine regulator of prostatic function. *Rev Reprod* 1: 69–72, 1996.
- Nicholson, H.D., Worley, R.T, Charlton, H.M, Pickering, B.T. LH and testosterone cause the development of seminiferous tubule contractile activity and the appearance of testicular oxytocin in hypogonadal mice. *J Endocrinol* 110: 159-167, 1986.

- Noya Guarino S. Estructura social y comportamientos agonísticos y afiliativos en machos de mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*) (Valle del Cauca, Colombia). Facultad de Ciencias, Universidad de la República de Uruguay, 2012.
- Nunn, C. The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour*, 58, 229–246, 1999.
- Okuda, K.; Uenoyama, Y.; Fujita, Y.; Iga, k.; Sakamoto, k.; Kimura, T. Functional oxytocin receptors in bovine granulosa cells. *Biol reprod* 56: 625–631, 1997.
- Pickering, B.; Birkett, S.; Guldenaar, S.; Nicholson, H.; Worley, R.; Yavachev, I. Oxytocin in the testis: what, where, and why? *Ann ny acad sci* 564: 198–209, 1989.
- Polo Rodrigo P. Estrategias reproductivas en una especie de primate con un sistema social unimacho-multihembra: coerción sexual y competición entre las hembras. Facultad de psicología, Universidad Complutense de Madrid, 2013.
- Richter, C.; Mevis, L.; Malaivijitnond, S.; Schülke, O.; Ostner, J. Social relationships in free-ranging male *Macaca arctoides*. *International Journal of Primatology*, 30, 625-642, 2008.
- Robinson, J. G., Wright, P. C., and Kinzey, W. G. Monogamous Cebids and their relatives: Intergroup calls and spacing. *In "Primate Societies"*. pp. 44-53. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1987.
- Ross, H.E.; Young, L.J. Oxytocin and the neural mechanisms regulating social cognition and affiliative behavior. *Front. Neuroendocrinol.* 30, 534–547, 2009.
- Schülke, O.; Bhagavatula, J.; Vigilant, L.; Ostner, J. Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Curr. Biol.* 20, 2207–2210, 2010.
- Seyfarth, R. M. Social relationships among adult male and female baboons. II. Behavior throughout the female reproductive cycle. *Behaviour* 64, 227-247, 1978.
- .-Seyfarth, R.M.; Cheney, D.L. The evolutionary origins of friendship. *Annu. Rev. Psychol.* 63, 153–177, 2012.

- Silk J. B.; Altmann, J.; Alberts Susan, C. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). Variation in the strength of social bonds. Behavioral ecology and sociobiology, 61(2):183-195, 2006.
- Silk, J.B.; Susan C.; Alberts, S. C.; Altmann, J. Social Bonds of Female Baboons Enhance Infant Survival. Science 10.1126/science.1088474, 2003.
- Silk, J.B., Altmann, J., Alberts, S.C. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. Behavioral Ecology and Sociobiology, 61(2):183-195, 2006
- Small, M. F. Female choice in nonhuman primates. *Yearb. Phys. Anthropol.* 32, 103-127, 1989.
- Smuts, B. B. Gender, aggression, and influence. *In "Primate Societies"*. pp. 400-412. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1987b.
- Smuts, B. B. Sex and Friendship in Baboons. Aldine, Hawthorne, NY, 1985.
- Smuts, B. B. Sexual competition and mate choice. *In "Primate Societies"*. pp. 385-399. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1987a.
- Smuts, B.B.; Smuts, R.W. Male Aggression and Sexual Coercion of Females in Nonhuman Primates and Other Mammals: Evidence and Theoretical Implications. *Advances in the study of behavior*. Vol. 22, 1993.
- Snowdon, C.T.; Pieper, B.A.; Boe, C.Y.; Cronin, K.A.; Kurian, A.V.; Ziegler, T.E. Variation in oxytocin is related to variation in affiliative behavior in monogamous, pairbonded tamarins. *Horm. Behav.* 58, 614–618, 2010.
- Soltis, J., Mitsunaga, F., Shimizu, K., Nozaki, M., Yanagihara, Y., Domingo-Roura, X. & Takenaka, O. Sexual selection in Japanese macaques II: female mate choice and male–male competition. *Anim. Behav.*, 54, 737–746, 1997.
- Stocco, C., Telleria, C., and Gibori, G. The molecular control of corpus luteum formation, function, and regression. *Endocr. Rev.* 28:117–149, 2007.

- Takahashi, H. & Furuichi, T. Comparative study of grooming relationships among wild Japanese macaques in Kinkazan A troop and Yakushima M troop. *Primates*, 39, 365–374, 1998.
- Teas, J. Rhesus monkey aggression and grooming social dynamics. *Female Primates: Studies by Women Primatologists*, pp. 237-247, 1984.
- Trivers, R. L. *Social Evolution*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA., 1985. University Press. Traducción al castellano de la primera edición: *La medición del comportamiento*. Alianza Universidad, 1991.
- Uvnäs-Moberg, K. Oxytocin may mediate the benefits of positive social interaction and emotions. *Psychoneuroendocrinology* 23, 819–835, 1998.
- Weiner, R. I., Findell, P. R., and Kordon. C. Role of classic and peptide neuromediators in the neuroendocrine regulation of LH and prolactin. In E. Knobil and J. Neill (eds.), *The Physiology of Reproduction* (pp. 1235–1282). New York: Raven Press, Ltd, 1988.
- Wrangham, R. W. *The behavioural ecology of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania*. Cambridge University, 1975.
- Wrangham, R.W. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75, 262–300, 1980.
- Young, L.J., Lim, M.M., Gingrich, B., Insel, T.R. Cellular mechanisms of social attachment. *Horm. Behav.* 40 (2), 133–138, 2001.
- Ziegler, T.; Strier, K.; Van Belle, S. The reproductive ecology of South American primates: ecological adaptations in ovulation and conception. *South American primates, developments in primatology: progress and prospects*, 10.1007/978-0-387-78705-3 8, springer Science+business, 2009.