

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CARRERA DE BIOLOGÍA

**ESTUDIO EN CAUTIVERIO DE LA DURACIÓN DEL CANDADO
GENITAL EN MACACOS COLA DE MUÑÓN (*MACACA ARCTOIDES*)**

Tesis realizada por: Harry Cervantes De la Luz

Dirigida por: M. en C. Lilian Mayagoitia Novales

La tesis fue desarrollada en el Departamento de Etología, Psicobiología y Conducta.
Dirección de Investigaciones en Neurociencias del Instituto Nacional de Psiquiatría
"Ramón de la Fuente Muñiz"



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dedico esta tesis a:

Mis padres, por darme la oportunidad

De estudiar una carrera,

Por su apoyo incondicional,

Por su paciencia en este largo camino;

Sobretudo por los valores

Que me han inculcado

Y que me hacen SER

Agradezco a:

Familiares y amigos, que ayudaron en este viaje

Para que yo lograra este sueño.

A mis amigos del laboratorio Denisse, Ana Lilia y Claudio;

Por su apoyo en los experimentos, por sus consejos,

Sobretudo por esa amistad que hermana.

A mis amigos de la Facultad Vania, Nanda y Octavio;

Por su sincera amistad, que aún conservamos.

Y a la vida por siempre sonreírme.

*“Descubrí que los hombres, aunque nazcan libres,
seguirán siendo esclavos de las leyes que sus mayores promulgaron,
y que el firmamento, que imaginamos inmutable,
es la sumisión del día de hoy a la voluntad del día de mañana,
y la sumisión del ayer a la voluntad del presente”.*

Khalil Gibran

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer principalmente a mi asesora la M. en C. Lilian Mayagoitia Novales por: su apoyo, creer en mí y la gran formación académica que me ha brindado, principalmente por su amistad, la cual también me ha ayudado a formarme como persona.

A los miembros de mi comité

M. en C. Lilian Mayagoitia Novales

Dr. Ricardo Mondragón Ceballos

Dra. Lucia Alba Martínez Mota

Dra. Carolina López Rubalcava

Biol. Rita V. Arenas Rosas

Por sus comentarios que han hecho posible el escrito de ésta tesis.

Al Dr. Ricardo Mondragón por su asesoría en estadística, por permitirme una estancia en el Departamento de Etología y por abrirme las puertas de su casa.

A las Dras. Leonor Hernández y Ana Lilia Cerda, y a la Biol. Denisse Paez, por su apoyo en los experimentos; por sus consejos académicos y sobre la vida, los cuales me han ayudado a mejorar como persona, y en especial su amistad.

Índice Resumen	6
1. INTRODUCCIÓN	8
2. MARCO TEÓRICO	10
2.1. Selección sexual	10
2.2. Evolución de genitales	12
2.2.1. Hipótesis acerca del báculo	14
2.3. Candado genital o bloqueo genital	15
2.4. Dominación y éxito reproductivo	16
2.5. Patrón de cópula en <i>Macaca arctoides</i>	16
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	18
4. HIPÓTESIS	19
5. OBJETIVOS	20
5.1. Objetivo hipótesis 1	20
5.2. Objetivo hipótesis 2	20
5.3. Objetivo hipótesis 3	20
6. MÉTODO	21
6.1. Animales y encierro	21
6.2. Obtención de los rangos jerárquicos (ordinales)	21
6.3. Estado reproductor de las hembras	22
6.4. Comportamientos	23
6.5. Tratamientos	24
6.5.1. Tratamiento control	
(multimacho-multihembra)	24
6.5.2. Tratamiento harén	24
6.5.3. Tratamiento pareja	25
6.6. Medición de los báculos	25
6.7. Análisis estadístico	26
7. RESULTADOS	27
7.1. Determinación de los rangos de dominación de los individuos.	27
7.2. Análisis de la duración del candado genital con respecto al rango social de los individuos	27
7.3. Duración del candado genital con respecto	

a la longitud del báculo	30
7.4. Duración del candado genital con respecto al tiempo de movimientos pélvicos	32
8. DISCUSIÓN	33
9. CONCLUSIONES	37
10. ANEXO	38
10.1. Conductas agonistas	38
10. BIBLIOGRAFÍA	40

RESUMEN

Macaca arctoides es una especie altamente social; presenta un sistema social denominado multimacho-multihembra el cual corresponde a su sistema de apareamiento; se sugiere que en este tipo de sistemas existe una intensa competencia intrasexual macho-macho que puede propiciar una alta especialización de los genitales. Su patrón de cópula es muy diferente al de los otros macacos, pues presenta una sola intromisión acompañada de múltiples movimientos pélvicos intravaginales, una larga pausa eyaculatoria y un posible candado genital que se infiere a partir de la conducta denominada “par-sentado”, durante el cual, los individuos no pueden ser separados por otros miembros que atestiguan y tratan de interrumpir la cópula. Además, esta especie de entre los de su género, es la que presenta el báculo más largo; éste es un hueso que se extiende desde el glande hasta el tejido cavernoso; algunos autores han propuesto que el grado de desarrollo de esta estructura es la que permite a algunas especies presentar un candado genital.

Las relaciones jerárquicas juegan un papel importante en cuanto a la reproducción, ya que en general los machos dominantes son quienes tienen más acceso a las hembras, lo que les permite incrementar su éxito reproductor. Sin embargo, dentro de un sistema multimacho-multihembra las cópulas no se restringen al macho dominante, lo que sugiere que debe estar operando algún mecanismo de selección sexual que va más allá de las relaciones de dominación.

Este trabajo tiene la finalidad de averiguar cuál es la contribución del rango social, la longitud del báculo y el grado de estimulación a la hembra en la duración del candado genital.

Para determinar los rangos jerárquicos de los individuos, se registraron todas las conductas antagonistas (agresivas y sumisivas) a lo largo de 9 meses por el método de conducta focal. A la par, se colectaron citologías vaginales de las hembras para determinar su estado reproductor. Se utilizaron 7 machos (macacos cola de muñón) adultos con un rango de edad de entre 9 y 24 años, y 8 hembras (macacos cola de muñón) adultas con edades que van desde los 6 hasta los 23 años, ya que estos individuos presentan reproducción activa. Los individuos fueron sometidos a dos condiciones experimentales, una a la vez: en harén y en pareja. Como control se registraron las cópulas de los individuos en su grupo social. En todas las condiciones se video grabaron las conductas correspondientes a la ejecución sexual. Se registraron todos los eventos de cópula que se presentaron en las tres situaciones experimentales y a partir de los videos se logró cuantificar tanto el tiempo como el número de movimientos pélvicos intravaginales, así como la duración del candado genital.

Los datos obtenidos fueron analizados bajo un modelo mixto lineal. Se tomó como variable dependiente la **duración del candado genital**, como factores los tratamientos, el **rango ordinal** de los machos y la **longitud del báculo**; como covariables, el **tiempo de movimientos pélvicos intravaginales**, y el tipo de covarianza repetida fue heterogénea autoregresiva de primer orden.

Los resultados mostraron una contribución significativa a la varianza de la duración del candado genital y del rango social ($F=11.164$, g.l.=3/61.080, $P=0.000$), y de la longitud del báculo ($F=16.125$, g.l.=1/16.125, $P=0.000$). También se encontró una interacción de la longitud del báculo y el tiempo de movimientos pélvicos en relación con la duración del candado genital ($F=4.057$, g.l.=1/70.899, $P=0.048$).

Los datos sostienen que los machos de mayor rango social presentan una mayor duración del candado genital. Además, la estimulación, medida como la duración de movimientos pélvicos, es importante para lograr un mayor tiempo de candado genital. Los machos de mayor rango presentan mayor duración en sus conductas sexuales en comparación a los subordinados. De igual manera, existe una relación entre la longitud del báculo y el número de movimientos pélvicos intravaginales, Estos resultados implican que probablemente el éxito en la reproducción de los machos de alto rango no sólo depende de un mayor acceso a las hembras, sino de su cualidad para producir candados genitales de mayor duración y consecuentemente de una facilitación en la transferencia del esperma; además, de acaparar a la hembra durante más tiempo reduciendo la competencia con otros machos. La estimulación mediante la duración de los movimientos pélvicos asociados con la longitud del báculo, puede tener implicaciones en el desencadenamiento de mecanismos fisiológicos que favorecen la fertilización, y el establecimiento de un consorcio temporal, lo que sugiere una participación de la hembra en la formación del candado genital. Queda por averiguar si la longitud del báculo es un rasgo fenotípico constante o sujeto a variación de acuerdo con la situación social y cambios fisiológicos asociados al rango.

1. INTRODUCCIÓN

El patrón de cópula de *Macaca arctoides* es único en su género y se compone de: 1) una intromisión, 2) múltiples movimientos pélvicos intravaginales, 3) una prolongada pausa post-eyaculatoria y 4) un posible candado genital que se infiere a partir de la conducta denominada “par-sentado” (el macho aún presenta intromisión y está sentado detrás de la hembra, asiéndola fuertemente del pelo y en ocasiones mordisqueándole el cuello). En este momento la pareja es hostigada por miembros del grupo (Bertrand, 1969; Gouzoules, 1974; Chevalier y Skolnikoff, 1975; Goldfoot y col., 1975). Las diferencias en el patrón de cópula de *Macaca arctoides* en contraste con *M. sylvanus* y *M. radiata* que también exhiben una sola intromisión prolongada consisten en las siguientes características: En *M. arctoides* el número y duración de los movimientos pélvicos pre-eyaculatorios son más del doble de lo que presentan las otras dos especies ya mencionadas; la duración de la intromisión es extendida por una postura post-eyaculatoria denominada par-sentado, y la asociación entre la pareja que copula es extendida por múltiples cópulas a lo largo del día (Bertrand, 1969; Chevalier-Skolnicoff, 1975).

Dixson (1987a; 1987b) ha mostrado empíricamente que el glande y el báculo tienden a ser más largos y especializados en especies de primates que presentan una conducta de cópula prolongada. El glande del pene de *M. arctoides* es largo (en promedio mide 5.95 cm, con un rango que va de 4.9 a 7.2 cm). La superficie del glande esta cubierta por pequeñas espinas epidérmicas (que miden 0.01 cm de largo y 0.01 cm de grosor en la base). El báculo es un hueso subcutáneo que va desde el glande hasta el tejido cavernoso (en promedio mide 5.09 cm y tiene un rango de 4.2 a 6.38 cm) y es dorsoventralmente curvado (Fooden y col., 1985; Dixson, 1987b). Los genitales de las hembras, al igual que el de los machos son muy elaborados, y se componen de: un único colículo vaginal, una vagina corta y un exocérnix largo; estas estructuras son las que reciben y retienen la morfología especializada de los penes, permitiendo la intromisión prolongada (Dewsbury y Pierce, 1989).

Es importante señalar que *Macaca arctoides* presenta múltiples cópulas con eyaculación con la misma pareja. Shively y col., (1982) reportan que el presentar múltiples cópulas con eyaculación, está relacionado con una alta competencia intrasexual macho-macho por parejas.

Las relaciones jerárquicas que manifiestan los macacos cola de muñón, juegan un papel importante, ya que los machos dominantes son quienes tienen más acceso a las hembras, lo que les permite incrementar su éxito reproductivo (Estep y col., 1988). Sin embargo, la alta especialización de sus genitales y el patrón de cópula tan singular, señalan

que esta especie ha estado sometida a un proceso de selección sexual con alta competencia intra e inter sexual tanto de pre-cópula como de post-cópula que brinda un interesante campo de estudio.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

Se ha planteado que los machos dominantes tienen mayores oportunidades de copular con las hembras, y como consecuencia, de reproducción (Zuckerman, 1932; De Rutter y Van Hooff, 1993). En una competencia post-cópula deberíamos encontrar este mismo fenómeno. Hasta el momento no se conoce con exactitud la relación entre el rango y la duración de la postura par-sentado (candado genital).

Se han propuesto varias hipótesis en cuanto a la función del báculo. Sin embargo no se sabe si la longitud del báculo promueve una mayor duración del par-sentado. Tampoco se sabe si la longitud del báculo está asociado al rango social de los machos o si es una estructura fenotípicamente constante. Estas ideas parten de las aproximaciones de Dixson (1995) y Dixson y col. (2004), quienes postulan que la longitud del báculo está asociada a una intromisión prolongada y que los machos dominantes tienen más oportunidades reproductoras que los subordinados (Zuckerman, 1932; De Rutter y Van Hooff, 1993).

Se ha propuesto que dentro de la selección post-cópula la estimulación que recibe la hembra durante la cópula tiene la función de permitirle a la hembra la elección del esperma del macho con el que copuló (Eberhard, 1985; 1997; 2001). No se sabe si la estimulación a la hembra (Tiempo de movimientos pélvicos) influye en la duración de la postura par-sentado.

Este trabajo tiene la finalidad de evaluar la contribución del rango social del macho, la longitud del báculo y la estimulación a la hembra en la duración de la conducta par-sentado, de la cual se infiere el candado genital.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Selección sexual

La teoría evolutiva de Selección Natural propuesta por Darwin en 1859, sostiene que hay atributos que incrementan la eficacia biológica de los individuos en términos de supervivencia y fertilidad, ya que dichos atributos aumentan su frecuencia en la población transmitiéndose a generaciones sucesivas. Para ampliar dicha teoría y explicar la evolución de caracteres sexuales, en 1871 Charles Darwin publicó “El Origen del Hombre y la Selección en Relación al Sexo” y propuso otro proceso evolutivo: la Selección Sexual, y la definió como “*las ventajas que tienen unos individuos sobre otros del mismo sexo y especie, desde el punto de vista reproductivo*”. Darwin llegó a esta conclusión, después de hacer una distinción entre dos tipos de caracteres sexualmente dimórficos; los caracteres sexuales primarios y los secundarios. Los caracteres que están ligados a la reproducción como las gónadas, y los conductos y órganos reproductores son considerados caracteres sexuales primarios ya que evidencian el sexo y son favorecidos por la selección natural; mientras que los caracteres sexuales secundarios son aquellos que, o están sujetos a elección por individuos del sexo opuesto (por ejemplo, el colorido plumaje de muchas aves, el canto de aves, insectos y anfibios, la ornamentación de algunos vertebrados e insectos, la producción de feromonas, etc.), o que permiten competir por el acceso a parejas reproductivas (por ejemplo, cuernos más grandes, colmillos largos, garras, talla, etc.).

Para explicar la evolución de los caracteres sexuales secundarios Darwin propuso dos procesos: 1) la competencia entre individuos del mismo sexo (macho-macho) por acceder a los individuos del sexo opuesto, denominada *competencia intrasexual* y 2) la elección de individuos que poseen caracteres atractivos para el sexo opuesto (la hembra elige al macho) llamada *competencia intersexual*. En la tabla 1 podemos observar los mecanismos de elección propuestos hasta el momento.

Los sexos juegan un papel importante en la selección sexual ya que la contribución diferencial de cada uno a la progenie (desde los gametos) crea un conflicto entre ellos (Bateman, 1948). Trivers (1972) amplía este esquema y argumenta que el sexo que invierte más en la descendencia será un recurso limitador para los miembros del sexo que menos invierte; esto afecta el criterio empleado para la elección de pareja, pues cuando la inversión parental de uno de los sexos es muy alta, estos miembros se vuelven muy selectivos en la elección de pareja (Parker, 1972; Alexander y Borgia, 1979; Parker, 1979; revisar en Paul, 2002).

Tabla I. Mecanismos de selección sexual

Mecanismos:	Explicación:
Competencia Pre-cópula:	
Rivalidad prolongada	Mantenimiento de la actividad reproductiva por periodos más largos que otros
Competencia por Rebatanga	Habilidad para encontrar a una pareja antes que los rivales
Combate	Exclusión de los rivales por despliegues o combates físicos
Supresión reproductiva	Supresión del funcionamiento gonadal de los rivales por mecanismos socio-endocrinos
Tácticas alternativas	Conductas de apareamiento discretas para cópulas furtivas o búsqueda de hembras lejos de machos físicamente superiores para cópulas clandestinas
Competencia post-cópula:	
Competencia Espermática	Competencia por la fertilización del huevo entre ≥ 2 rivales espermáticos
Elección de Pareja Pre-cópula:	
Resguardo de pareja	Un patrón conductual que restringe la posibilidad de apareamientos fértiles con una pareja en particular
Elección de Pareja Post-cópula	
Elección críptica	Mecanismo por el cual la hembra elige entre diferentes espermias en su tracto reproductivo
Elección post-fertilización	Selección entre los cigotos, embriones o críos producidos por diferentes machos a través de abortos o inversión diferencial en la descendencia
Conflicto sexual	
Coerción sexual	El uso de la fuerza o la amenaza de hacer uso de ella para incrementar la probabilidad de que un miembro del sexo opuesto se involucre en apareamientos fértiles con un costo para el receptor de la amenaza.

Basada en Paul (2002)

Las hipótesis para la elección de pareja, se dividen, a grosso modo, en dos modelos: los *adaptativos*, los cuales toman en cuenta beneficios directos (recursos) o beneficios indirectos (genes) para los individuos del sexo que elige, y los modelos *no adaptativos* los cuales no toman en cuenta un beneficio obvio en la adecuación de los miembros del sexo elector (Tabla II) (revisar Paul, 2002).

Darwin modeló la selección sexual (1871) en términos de pre-cópula; hoy en día se sabe que la selección sexual continúa después del apareamiento (Parker, 1970). La selección sexual post-cópula actúa bajo tres mecanismos: 1) *Competencia espermática*, donde el esperma de varios machos compiten por fertilizar el huevo de una hembra (Parker, 1970; 1998); 2) *Elección críptica*, mecanismo por el cual la hembra elige entre diferentes espermias en su tracto reproductivo (Eberhard, 1985; 1996), y 3) *Conflicto sexual*, en el cual, cada sexo trata de controlar las decisiones reproductivas del otro sexo, y en ocasiones, llega a reducir su adecuación (Rice y Holland, 1997; revisar Birkhead y Pizzari, 2002).

Tabla II. Hipótesis para la elección de pareja

Hipótesis adaptativas:	
Beneficios indirectos	El sexo que elige obtiene sólo genes
Proceso Fisheriano o Desbocado	Proceso por el cual los individuos son favorecidos a presentar ornamentos más grandes a pesar de que esto implique un costo en su viabilidad, pues estos individuos aumentan su descendencia
Modelo de Handicap	Proceso por el cual, los caracteres muestran un alto costo y sirven como indicadores honestos de una alta calidad genética
Coevolución Parásito-Hospedero	Proceso por el cual los portadores de parásitos muestran caracteres que indican una alta resistencia
Heterocigosis	Proceso en el que las hembras eligen parejas con diferente material genético para aumentar el grado de variabilidad en la descendencia
Hipótesis no adaptativas:	
Explotación sensorial	Caracteres que son favorecidos ya que existen vías sensoriales que promueven su elección
Resistencia a seducción	Caracteres que resultan de la resistencia que oponen las hembras a caracteres que explotan sus vías sensoriales y que disminuyen su éxito reproductivo

Basada en Paul (2002)

2.2. Evolución de genitales

Estudios recientes plantean que los genitales no son caracteres sexuales primarios (Darwin; 1971), ya que su función no se limita a la transferencia de los espermias, sino que también tienen por objetivo asegurar la fecundación de las hembras, por lo que se plantea que sean considerados caracteres sexuales secundarios (Arnqvist, 1998).

En especies con fertilización interna se puede observar una gran diversidad morfológica en los genitales (Eberhard, 1985). En los insectos machos los genitales presentan variaciones que incluyen la presencia de espinas, apéndices, pinzas, barbas (Eberhard, 1985; 1996; Córdoba-Aguilar, 2000). En mamíferos también podemos observar estructuras elaboradas, tales como espinas y báculos (Dixson, 1998; Hosken, 2001; Larviere y Ferguson, 2002; Stockley, 2002), estas estructuras favorecen la reproducción de las especies.

Existen tres hipótesis principales sobre la evolución de genitales en animales con fertilización interna: 1) Llave y Cerradura, la cual propone que los genitales han evolucionado para asegurar la fertilización intra-específica y evitar la hibridación (Dufour, 1844), 2) Pleiotropía, que propone que la diversidad de los genitales no tiene una base funcional y que los genitales evolucionan indirectamente por la elección de caracteres que están correlacionados genéticamente con los genitales (Mayr, 1963; Arnold; 1973), y 3) Selección sexual, la cual propone que los genitales evolucionan del mismo modo que ocurre con los caracteres sexuales secundarios (Parker, 1970; Eberhard, 1985; 1996; Arnqvist, 1997; 1998);

dentro de esta última se han propuesto tres mecanismos importantes que influyen en la evolución y diversificación de los genitales: i) los genitales de los machos son elaborados como resultado de una *Competencia Espermática* (Parker, 1970; Waage, 1979; Parker, 1984; Smith, 1984); ii) *Elección Críptica*, mediante este mecanismo las hembras eligen entre diferentes espermias, en su tracto reproductivo, favoreciendo a los machos que tienden a promover una mayor estimulación en las hembras; de esta forma la hembra garantiza a su descendencia dicha cualidad lo que les permitirá aumentar su éxito reproductivo (Eberhard, 1985; 1997; 2001), y iii) *Conflicto Sexual*, proceso por el cual los genitales de los individuos coevolucionan por alguno de los mecanismos de selección post-cópula (Thornhill, 1984; Arnqvist, 1989; Arnqvist y Rowe, 1995; Sakaluk y col., 1995; revisar Arnqvist, 1997; Córdoba-Aguilar, 2000).

Se ha observado en los insectos, al igual que en los primates, que las especies con sistemas de apareamiento donde las hembras pueden copular con más de un macho (poliándrico y multimacho-multihembra); presentan una mayor elaboración en los genitales, en comparación con los grupos monógamos y poligínicos (Dixson, 1987b; Arnqvist, 1998), ya que en los sistemas donde las hembras tienen la posibilidad de copular con más de un macho se genera una mayor competencia intrasexual macho-macho, la cual deriva en una mayor variabilidad y elaboración morfológica de los genitales (Eberhard, 1985; Dixson, 1987b; Arnqvist, 1998). En la Figura 1 se puede observar un ejemplo de lo que ocurre en primates.

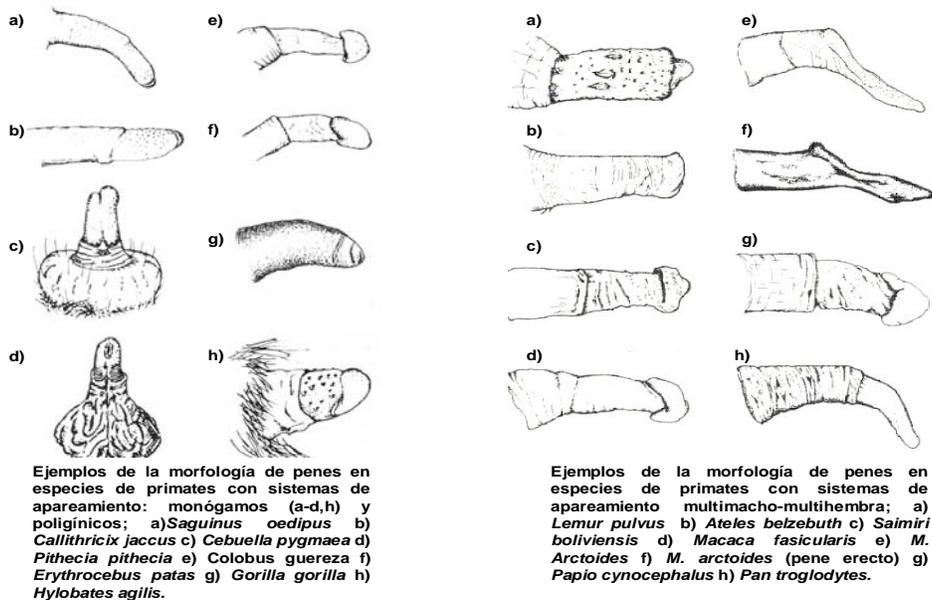


Figura 1. Ejemplos de la especialización de genitales que exhiben los primates, según su sistema de apareamiento (tomado de Dixson, 1998)

En mamíferos, principalmente los órdenes Carnívora, Chiroptera, Rodentia, Insectívora y Primate, se puede observar la presencia de caracteres elaborados como parte de la morfología de los penes. Un ejemplo es la presencia del báculo (Dixson, 1998); éste es uno de los huesos más diversos en su morfología (Romer, 1970) y se forma por una osificación de la región distal del cuerpo cavernoso y se extiende hasta el glande del pene (Figura 2). El desarrollo tanto del pene como del báculo, es promovido por andrógenos (Fooden, 1975; Dixson y Nevison, 1997).

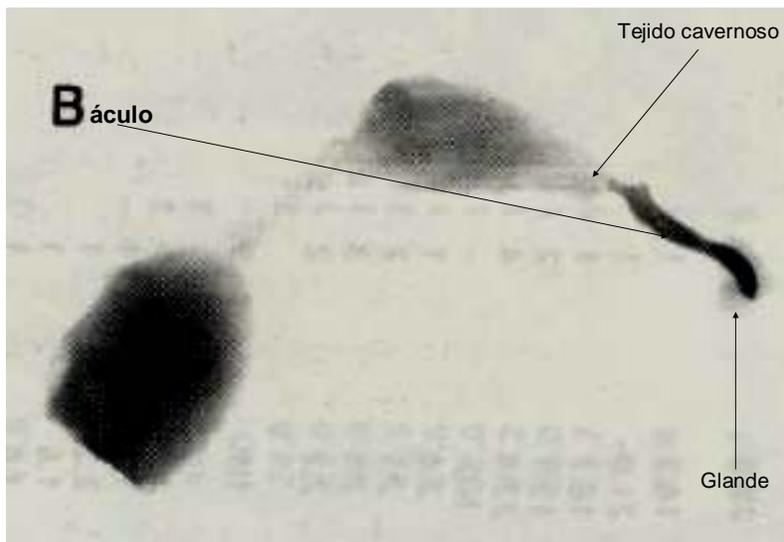


Figura 2. Posición del báculo en macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*). Imagen tomada de Dixson (1998).

2.2.1. Hipótesis acerca del báculo

Existen dos hipótesis alrededor de la función del báculo, que parecen tener algún apoyo. Larivière y Ferguson (2002) retoman esas hipótesis y las plantean de la siguiente forma:

1) Greenwald (1956) sugiere que el báculo permite una mayor rigidez al pene e incrementa la estimulación en el tracto reproductivo de las hembras, para así inducirlas a la ovulación; de esta forma los machos pueden incrementar su éxito reproductivo.

2) Dixson (1995) plantea que el báculo pudo incrementarse en especies que exhiben una sola intromisión y que esta intromisión sea prolongada (Dixson, 1987a).

En este trabajo de Larivière y Ferguson (2002) que realizaron con carnívoros de Norte América, demuestran que existe una correlación positiva entre la longitud del báculo y la ovulación inducida, tanto en especies de ovulación inducida como en especies de ovulación espontánea; tal y como ya lo había propuesto Greenwald (1956). También mencionan que no existe una correlación positiva entre la longitud del báculo y una intromisión prolongada, a diferencia de los hallazgos de Dixson en (1995) quien sí encontró una correlación positiva entre la longitud del báculo y una intromisión prolongada. Además, Dixson y col. (2004) en un trabajo realizado con 4 ordenes de mamíferos (Pinnípedos, Carnívoros, Quirópteros y Primates) reportan que sí existe una relación positiva entre la longitud del báculo y una intromisión prolongada, y están de acuerdo en cuanto a que puede existir una correlación entre la longitud el báculo y ovulación inducida, pero no para animales de ovulación espontánea. En este mismo trabajo, Dixson y col. (2004), reportan que no existe una correlación entre el peso del animal y el tamaño del báculo. Desafortunadamente, tanto el estudio de Larivière y Ferguson (2002), como los de Dixson (1995) y Dixson y col., (2004), se basan en meta análisis de datos que no necesariamente incluyen las variables que parecían determinantes en el establecimiento de la relación entre la longitud del báculo y la duración de la intromisión o el grado de estimulación a la hembra. De hecho, sigue siendo necesario un estudio diseñado para poner a prueba las hipótesis propuestas.

2.3. Candado genital o bloqueo genital

El candado genital se define como el bloqueo del canal uterino, impidiendo de esta forma que tanto macho como la hembra sean separados por otros individuos que atestiguan la cópula, y debe su formación a alguna estructura especializada del genital masculino (Frey, 1973; Thornhill y Alcock, 1983).

Se ha observado que dentro del orden Carnívora, los perros exhiben un candado genital, el cual es evidente por presentar una expansión del glande, lo que promueve que se bloquee el canal uterino (Hart y Kitchell, 1966; Beach, 1970). Este mismo bloqueo genital es presentado en algunos roedores, marsupiales y en una especie de quirópteros (Marlow, 1961). El mecanismo del bloqueo genital no necesariamente es por la expansión del glande; en algunas especies los penes tienen espinas, las cuales se expanden en el cuello vaginal, lo que les permite presentar el candado genital; mientras que en otras se logra tanto por la presencia de espinas como por la elongación del glande (Breed, 1981).

En primates no se ha identificado que sea una respuesta morfológica la responsable del candado genital. Algunos autores únicamente han observado que los galagos permanecen pegados durante un largo periodo post-eyaculatorio (Charles-Dominique, 1977). De igual forma, Lemmon y Oakes (1967) han observado que el macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*) presenta una postura llamada par-sentado en la que el macho y la hembra permanecen sentados sin separarse por un largo periodo post-eyaculatorio. Goldfoot y col. (1975) apoyan las observaciones en macacos cola de muñón y mencionan que la postura par-sentado no siempre se presenta y cuando ocurre, en ocasiones es fácil de separar a la pareja. Niemeyer y Chamove (1983) encontraron que los machos no pueden ser separados durante el candado genital por otros individuos y que los machos dominantes pueden disminuir la duración de la postura par-sentado de los machos subordinados.

2.4. Dominación y éxito reproductivo.

Algunos estudios muestran que los machos dominantes tienen mayor acceso a parejas reproductoras y como consecuencia tienen una mayor descendencia que los subordinados (Zuckerman, 1932; De Rutter y Van Hooff, 1993). Sin embargo, hay trabajos que sugieren que los machos de alto rango jerárquico no tienen garantizado que los machos de bajo rango jerárquico no puedan acceder a las hembras pues hay cópulas clandestinas (De Rutter y Van Hooff, 1993).

Tanto el trabajo de Eberhart y col. (1984) con monos talapoines como el de Zumpe y Michael (1990) con macacos cola larga (*Macaca fascicularis*) reportan que los machos subordinados disminuyen sus conductas reproductoras en presencia de machos dominantes.

En el macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*) se presenta una relación entre el rango jerárquico y las oportunidades reproductoras, tal y como lo muestra el trabajo de Estep y col. (1988) donde los machos de bajo rango suprimen la conducta de cópula ante la presencia de un macho de mayor jerarquía.

2.5. Patrón de copula en *Macaca arctoides*

La especie *Macaca arctoides* no manifiesta un cortejo elaborado y su patrón de cópula consiste en: el macho monta a la hembra e inserta el pene en la vagina de la hembra y ejecuta movimientos pélvicos hasta lograr la eyaculación. Durante el orgasmo el macho

emite vocalizaciones y la pareja toma una postura llamada par-sentado, de la cual se infiere el candado genital (Fooden, 1967; Dixson, 1998) y la cual tiene una duración aproximada de 1.5 a 2 minutos (Goldfoot, y col., 1975). En el momento que se presenta la postura par-sentado (Figura 3), algunos individuos que atestiguan la cópula generalmente hostigan a la pareja que copula (Bertrand, 1969; Gouzoulez, 1974; Chevalier-Skolnikoff, 1975; Goldfoot y col, 1975; Niemeyer y Chamove, 1983). Niemeyer y Chamove (1983) encontraron que el hostigamiento que recibe la pareja que copula por miembros del grupo, no reduce la duración del candado genital.

Las parejas (macho-hembra) de macacos cola de muñón presentan series de cópulas (Niemeyer y Chamove, 1983); estas series de cópula se presentan cada 12-21 minutos (Niemeyer y Chamove, 1983). Chevalier-Skolnikoff (1975) reportan que por hora se pueden observar de 4 a 8 montas con eyaculación.



Figura 3. Pareja de macacos cola de muñón copulando.

El macho se encuentra sentado de tras la hembra, asiéndola fuertemente del pelo (Archivo del laboratorio del etología del INP).

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

Se ha planteado que los machos dominantes tienen mayores oportunidades de copular con las hembras, y como consecuencia, de reproducción (Zuckerman, 1932; De Rutter y Van Hooff, 1993). En una competencia post-cópula deberíamos encontrar este mismo fenómeno. Hasta el momento no se conoce con exactitud la relación entre el rango y la duración de la postura par-sentado (candado genital).

Se han propuesto varias hipótesis en cuanto a la función del báculo. Sin embargo no se sabe si la longitud del báculo promueve una mayor duración del par-sentado. Tampoco se sabe si la longitud del báculo está asociado al rango social de los machos o si es una estructura fenotípicamente constante. Estas ideas parten de las aproximaciones de Dixson (1995) y Dixson y col. (2004), quienes postulan que la longitud del báculo está asociada a una intromisión prolongada y que los machos dominantes tienen más oportunidades reproductoras que los subordinados (Zuckerman, 1932; De Rutter y Van Hooff, 1993).

Se ha propuesto que dentro de la selección post-cópula la estimulación que recibe la hembra durante la cópula tiene la función de permitirle a la hembra la elección del esperma del macho con el que copuló (Eberhard, 1985; 1997; 2001). No se sabe si la estimulación a la hembra (Tiempo de movimientos pélvicos) influye en la duración de la postura par-sentado.

Este trabajo tiene la finalidad de evaluar la contribución del rango social del macho, la longitud del báculo y la estimulación a la hembra en la duración de la conducta par-sentado, de la cual se infiere el candado genital.

4. HIPÓTESIS

En los macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) la duración del candado genital depende:

- 1)** Del rango social de los individuos; se espera que los machos de mayor jerarquía presenten más duración de candado genital.

- 2)** De la longitud del báculo; se espera que los machos con báculos más largos presenten mayor duración de candado genital.

- 3)** De la estimulación a la hembra, con el tiempo de los movimientos pélvicos, ya que a mayor estimulación proporcionada por los machos, más duración del candado genital.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivos hipótesis uno

- Determinar si el rango social de los individuos influye en la duración del candado genital.

5.2. Objetivos hipótesis dos

- Determinar si la longitud del báculo esta relacionado a una mayor duración de candado genital.
- Determinar si los machos de mayor rango social, poseen báculos más largos en comparación a los subordinados.

5.3. Objetivos hipótesis tres

- Determinar si la estimulación (tiempo de movimientos pélvicos) esta relacionada con una mayor duración de candado genital.
- Determinar si los machos de mayor rango social ejecutan por mayor tiempo la conducta de estimulación en comparación a los subordinados.
- Determinar si la estimulación (medida como el tiempo de movimientos pélvicos) esta asociado a la longitud del báculo.

6. MÉTODO

6.1. Animales y encierro

Se trabajó con un grupo de macacos cola de muñón que está constituido por 28 individuos, 12 hembras adultas, 11 machos adultos, 1 infante macho y 4 hembras infantiles. Por los objetivos del experimento se eligieron 7 machos adultos con un rango de edad de entre 9 y 24 años, y 8 hembras adultas con edades que van desde los 6 hasta los 23 años, ya que estos individuos presentan reproducción activa.

La colonia de monos se encuentra en un cautiverio exterior, en tres jaulas de forma trapezoidal, en las instalaciones del Departamento de Etología del Instituto Nacional de Psiquiatría "Ramón De la Fuente". Las dimensiones de cada jaula son las siguientes: 6 x 6.20 (lado mayor) x 1.7 (lado menor) x 6 (altura) m. y se encuentran comunicadas entre sí por una pequeña puerta; en el interior de una de las jaulas trapezoidales está una jaula rectangular con las siguientes medidas: 2 (largo) x 1.5 (ancho) x 1.8 (altura) m.

Las jaulas son lavadas diariamente entre las 8:00 y 10:00 h. La dieta consiste en verduras y frutas de la estación, y se complementa con alimento procesado para monos (Mazuri Primate). El acceso al agua limpia es constante.

6.2. Obtención de los rangos jerárquicos (ordinales)

Parte importante de este trabajo fue la obtención de los rangos jerárquicos de todos los individuos; para ello se realizaron observaciones diarias de una hora durante nueve meses (octubre del 2003 a junio del 2004). Fueron registradas todas las interacciones (de todos los individuos de la colonia, excepto los infantiles) agonistas (agresivas y sumisivas; **Tabla III**), en cada sesión por el método de conducta focal, identificando al emisor y al receptor de la conducta (Martin y Bateson, 1986). Los datos obtenidos fueron agrupados por trimestres en matrices de sociométricas (Martin y Bateson, 1986). Los rangos del primer trimestre corresponden al tratamiento *control* (octubre-diciembre, 2003), el segundo, al tratamiento de *harén* (enero-marzo, 2004) y el tercero, al tratamiento de *parejas* (abril-junio, 2004), (ver tratamientos en el punto **6.5**). Posteriormente los datos se capturaron en Excel y después se analizaron en el programa de computación Matman 1.0 para obtener la jerarquía ordinal de los individuos, bajo el método de De Vries (1998).

Tabla III. Conductas agonistas

Agresivas
Cara de amenaza
Cara de amenaza con dientes
Cara de amenaza con boca abierta
Prende
Finta
Carga
Empuja
Golpea
Bofetada
Muerde
Persigue
Lucha
Manotazo en objeto
Pone dientes
Busca cara
Busca cara con castañeteo
Sostiene mirada
Jala
Sacude

Sumisitas
Agazapado
Encogido
Evita
Presentación pudenda inhibitoria
Congelamiento
Desvía mirada
Revolverse
Presentación frontal
Presentación lateral
Huye
Chillido

Ver definiciones en Anexo 10.1

6.3. Estado reproductor de las hembras

Algunas hembras fueron entrenadas para experimentos previos a este por investigadores del laboratorio (ver referencia 95). Las hembras que aún no lo estaban fueron entrenadas durante todo un mes (junio 2003) para que realizaran una presentación pudenda (conducta que consiste en mostrar los cuartos traseros hacia la cara del receptor de la conducta); para lograrlo se separaba a las hembras del grupo durante un breve periodo (30 min) en una jaula rectangular de 0.77 (largo) x 0.57 (ancho) x 1 (altura) m, con el fin de que no fueran molestadas por otros individuos. Posteriormente se les mostraba alimento novedoso (chocolate), el cual sólo se les daba tras tocarles los cuartos traseros con un hisopo, dando inmediatamente el premio para que asociaran el toque de esa zona en particular con la ganancia de una recompensa.

Una vez entrenadas se les mostraba un premio a las hembras, lo que provocaba que emitieran una presentación pudenda, en ese momento se les introducía un hisopo por el

canal vaginal para obtener un exudado vaginal y se entregaba el premio para reforzar la conducta. A cada hembra se le tomó dos raspados vaginales por sesión con el fin de tener una mayor confiabilidad en la identificación celular. Cada muestra era frotada sobre un portaobjetos para ser teñida con la técnica tricrómica de Short; ya teñidas las muestras se hacía la identificación celular y se establecía la fase del ciclo propuesta por Lencioni (1971) para conocer de forma indirecta el estado hormonal de cada hembra y saber su estado reproductivo. La identificación del ciclo reproductor de las hembras es importante para la formación del tratamiento de parejas, ya que en este tratamiento se garantiza que todas las hembras participantes se encontraran en una fase receptiva (fase periovulatoria).

6.4. Comportamientos

Los eventos a registrar fueron los que corresponden al patrón de cópula y se consideraron las siguientes conductas:

- **Monta:** El animal ciñe con uno o ambos pies las ancas o muslos, y con las manos sujeta las caderas del otro, hasta quedar sostenido por el montado.
- **Penetración:** El macho introduce su pene en la vagina o en el ano del receptor.
- **Movimientos pélvicos intravaginales:** El macho con el pene introducido en la vagina de la hembra ejecuta movimientos pélvicos rítmicos anteroposteriores con dirección.
- **Pausa eyaculatoria:** Penetración profunda mediante un empuje marcado del macho que jala a la hembra hacia atrás hasta quedar los dos sentados. En este momento se pueden observar espasmos musculares corporales, con expresión facial típica de cara de amenaza con boca abierta, y vocalizaciones rítmicas de expiración o jadeos.
- **Par-sentado (candado genital):** El macho aún presenta intromisión y está sentado detrás de la hembra, asiéndola fuertemente del pelo y en ocasiones mordisqueándole el cuello.

6.5. Tratamientos

6.5.1. Tratamiento control (multimacho-multihembra)

Se video grabaron por medio de una cámara digital (SONY: DCR-TRV40) todas las cópulas ocurridas en el contexto social, bajo la técnica de muestreo de conducta focal (Martin y Bateson, 1986). Después se elaboró una base de datos, para la cual se tomó en cuenta los siguientes parámetros: 1) los patrones de cópula completos (monta, intromisión, pausa eyaculatoria y candado), es decir, aquellas secuencias que no fueron interrumpidas, 2) la cuantificación (en segundos) de cada conducta (Martin y Bateson, 1986) correspondiente al patrón de cópula y 3) la frecuencia de movimientos pélvicos intravaginales (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1986). El rango ordinal de los individuos corresponde al trimestre Oct-Dic 03. Los datos fueron capturados en Excel.

6.5.2. Tratamiento harén

En esta fase experimental, la formación de harenes consistió en agrupar a 4 de las 8 hembras iniciales (esto ocurrió debido a que no se logró capturar a las 8 hembras iniciales), en una de las jaulas trapezoidales; posteriormente se introdujo en la jaula a uno de los 7 machos elegido al azar, durante cuatro horas, con el fin de darle a cada macho la oportunidad de copular con las hembras sin la presencia de otros individuos masculinos que pudieran inhibir las conductas sexuales de los subordinados. Transcurrido el tiempo de experimento, se separaba al macho para repetir por día el mismo procedimiento con otro macho, hasta cubrir que los 7 machos interactuaran con las mismas 4 hembras. Se video grabaron todas las interacciones entre los individuos. Por último se analizaron las video grabaciones y se registraron en una hoja todas las conductas sexuales (tomando en cuenta la conducta, emisor y receptor. Se tomaron en cuenta los mismos parámetros que en el procedimiento anterior para la realización de la base de datos. El rango ordinal de los individuos para esta prueba corresponde al trimestre ene-mar 04. Los datos fueron capturados en Excel.

6.5.3. Tratamiento pareja

En este procedimiento se dejó vacía la jaula trapezoidal que contiene a la jaula rectangular, donde se llevó a cabo el emparejamiento con los mismos individuos del

tratamiento anterior. Esta prueba tiene por objetivo, desinhibir a los machos de la presión social, para que muestren conductas sexuales.

La formación de parejas se realizó de la siguiente forma: cuando una hembra manifestaba una citología vaginal correspondiente a la fase peri-ovulatoria (la cual puede durar de 2 a 3 días), se le emparejaba por día con un macho diferente durante cuatro horas y se video grabaron todas las interacciones de la pareja. Transcurrido el tiempo de experimento, se desemparejaba a los individuos, para repetir este procedimiento con otro individuo, siempre y cuando la hembra siguiera manifestando una citología de fase peri-ovulatoria; si la hembra ya no manifestaba dicha citología se esperaba hasta el siguiente ciclo (un mes aproximadamente) para repetir la operación hasta cubrir que los 7 machos pasaran con las 4 hembras. Se tomaron en cuenta los mismos parámetros de los procedimientos anteriores para la realización de la base de datos en Excel.

6.6. Medición de los báculos

Se capturó a cada uno de los machos seleccionados, después fueron anestesiados con Clorhidrato de Ketamina (Anestek de CpMAX S.A. de C.V.) vía intramuscular a una dosis de 10 mg/kg. El báculo se midió sobre la piel con un Vernier. Las medidas que se tomaron en cuenta fueron las siguientes: largo (distancia de la base a la punta), diámetro de la base (diámetro mayor) y diámetro de la punta (diámetro menor). También se midió el tamaño de los testículos de cada macho. El único dato que se tomó en cuenta para este estudio es el largo del báculo de cada macho.

6.7. Análisis estadístico

Se logró obtener un total de 1325 conductas sexuales de todos los individuos. Tras hacer una depuración de las cópulas completas, en el tratamientos control se obtuvo una n =

70, para el tratamiento harén $n = 25$ y el tratamiento de pareja $n = 278$; en total se obtuvo una $n = 373$ cópulas completas para nuestra base de datos.

Se tomó como variable dependiente la **duración del candado genital**, como factores los tratamientos, el **rango ordinal** de los machos y la **longitud del báculo**; como covariable, el **tiempo de movimientos pélvicos intravaginales**, y el tipo de covarianza repetida fue, **heterogénea autoregresiva de primer orden**. Estos datos fueron analizados con un modelo lineal mixto, ya que trabaja con diseños de medidas repetidas incluyendo medidas repetidas incompletas en las cuales el número de observaciones varía según los tratamientos; además de que modela usando la media, la varianza y covarianza de los datos.

7. RESULTADOS

7.1. Determinación de los rangos de dominación de los individuos.

Durante el registro para la determinación de los rangos ordinales, se obtuvo un total de 1.125 interacciones agonistas; por trimestre se obtuvo el siguiente número de interacciones: 1) Octubre-Diciembre, n = 425; 2) Enero-Marzo, n = 493, y c) Abril-Junio, n = 207. La jerarquía obtenida para los individuos se muestra por trimestre en la **tabla IV**.

Tabla IV. Rangos ordinales por trimestres de los individuos elegidos

Oct-Dic 03		Ene-Mar 04		Abri-Jun 04	
Inds.	Rango	Inds.	Rango	Inds.	Rango
♂ 1	1	♂ <u>5</u>	<u>1</u>	♂ <u>5</u>	<u>1</u>
♂ 5	2	♂ <u>1</u>	<u>2</u>	♂ <u>1</u>	<u>2</u>
♂ 3	3	♂ <u>3</u>	<u>3</u>	♂ <u>3</u>	<u>3</u>
♂ SA	4	♂ SA	4	♂ SA	4
♀ JA	5	♀ <u>JA</u>	<u>5</u>	♂ <u>4</u>	<u>5</u>
♀ LD	6	♀ <u>MU</u>	<u>6</u>	♂ <u>6</u>	<u>6</u>
♂ 4	7	♀ S0	7	♂ <u>2</u>	<u>7</u>
♂ 7	8	♂ <u>4</u>	<u>8</u>	♀ <u>JA</u>	<u>8</u>
♀ AU	9	♀ <u>AU</u>	<u>9</u>	♀ <u>AU</u>	<u>9</u>
♂ 6	10	♀ LD	10	♀ NU	10
♂ 2	11	♀ <u>MA</u>	<u>11</u>	♀ <u>MA</u>	<u>11</u>
♀ MA	12	♂ <u>6</u>	<u>12</u>	♂ <u>7</u>	<u>12</u>
♀ MU	13	♂ <u>2</u>	<u>13</u>	♀ <u>MU</u>	<u>13</u>
♀ SO	14	♀ UN	14	♀ LD	14
♀ NU	15	♂ <u>7</u>	<u>15</u>	♀ RI	15
♀ RI	16	♀ RI	16	♀ SO	16

Los individuos resaltados son lo que participaron en cada prueba.

7.2. Análisis de la duración del candado genital con respecto al rango social.

El análisis lineal mixto no mostró ninguna diferencia significativa entre los diferentes tratamientos con respecto a la duración del candado genital ($F=0.876$, g.l.=2/43.985, $P=0.424$); sin embargo, sí hubo un efecto significativo del rango ordinal del macho ($F=11.164$, g.l.=3/61.080, $P=0.000$). La **Figura 4** muestra que, en general, los machos de mayor rango social presentan tiempos más largos de candado genital que los subordinados.

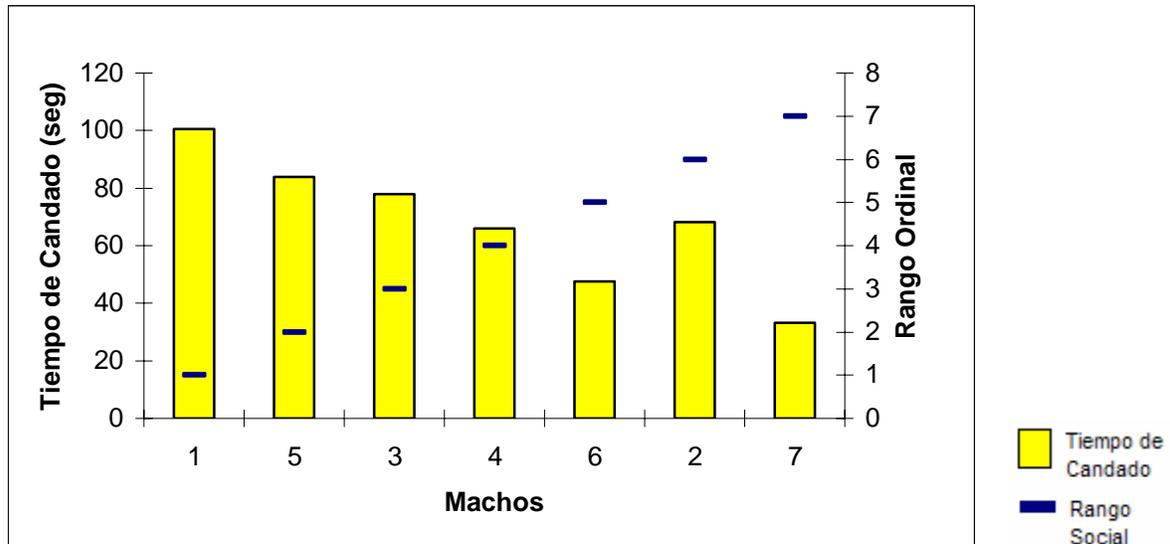


Figura 4. Tiempo promedio del candado genital con respecto al rango ordinal de los machos durante toda la fase de experimento. El rango social entre más se acerca a cero es mayor.

Debido a que en un periodo de nueve meses hay variaciones en el rango social, se tomaron en cuenta los tres periodos de tratamiento para la realización de las comparaciones *post hoc*, mediante la prueba de Tamhane, ya que las varianzas en todos los caso fueron desiguales; se consideró un nivel de significancia de $p \leq 0.05$. En el primer periodo los machos 6 y 4 fueron eliminados de las comparaciones, ya que sólo presentaron una cópula y su duración puede no ser representativa de su ejecución. En la **Figura 5** (tratamiento control) se aprecia que tanto el macho 1 como el 5, que son los de mayor rango social, son significativamente diferentes del macho 3 cuyo rango es intermedio. Estos resultados señalan que en un ambiente social los machos subordinados tienen muy pocas oportunidades de copular y en este caso las cópulas registradas ocurrieron con hembras juveniles. Por otro lado las cópulas del macho de rango intermedio ($n = 8$) fueron ejecutadas con una hembra vieja; en contraste, los machos de alto rango copularon con varias hembras adultas y en un número mayor (41 y 19 respectivamente).

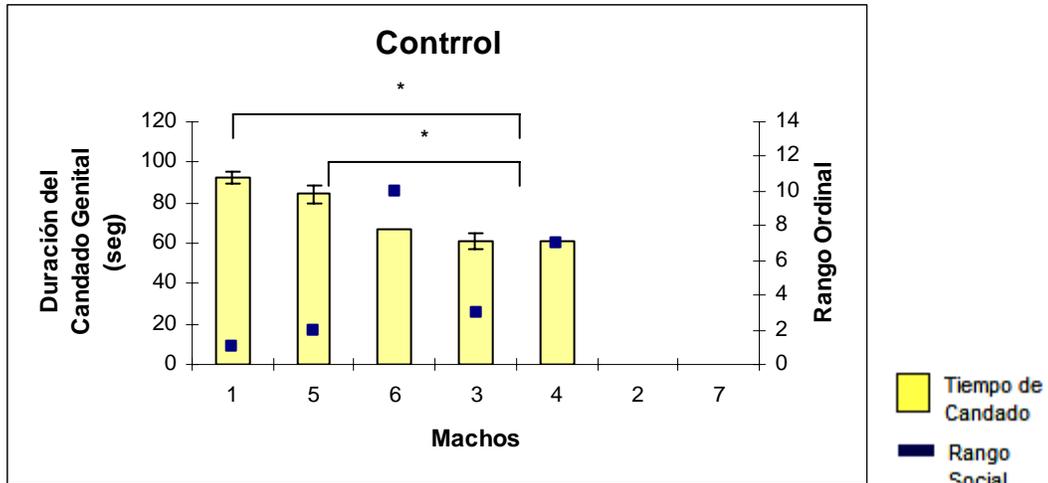


Figura 5. El rango ordinal entre más se acerca a cero es mayor.

En la **Figura 6** (tratamiento harén), no se encontraron diferencias significativas entre el macho 1 y 2 en la duración del candado genital. Durante este periodo se empezó a gestar un cambio de dominación en el cual el macho 2 mostró una gran cantidad de cópulas (16) con la hembra de más alto rango social cuando tuvo la oportunidad de interactuar sin la presencia del macho dominante. Con respecto a los machos de menor jerarquía, ninguno de ellos copuló con las hembras que conformaron el harén y de hecho, hicieron muy pocos intentos; esto pudo deberse a que no hubiera hembras receptivas en ese momento o a que las hembras adultas no se inclinan a interactuar con los machos de menor rango.

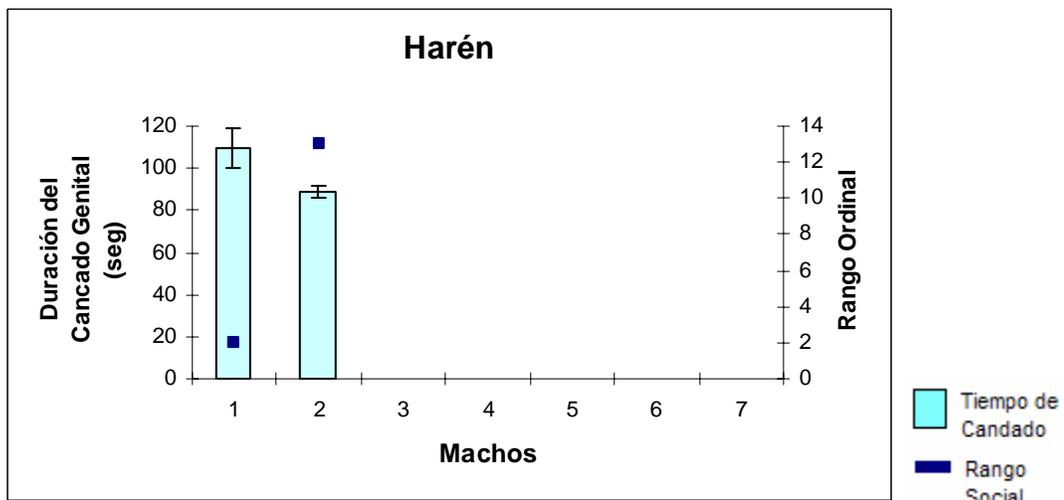


Figura 6. El rango ordinal entre más se acerca a cero es mayor.

En la **Figura 7** (tratamiento parejas) se encontró que la duración del candado genital del macho 1 (67 cópulas) es significativamente diferente de todos los machos. También se

puede observar que el macho 7 (21 cópulas), el de menor rango, presenta duraciones significativamente menores al resto de los machos. Los machos 5, 3 y 4 presentan duraciones significativamente mayores que los individuos 6 y 7 (con números de cópulas: 38, 54, 25 y 31 respectivamente), pero no que el macho 2 (42 cópulas). En esta situación experimental todos los machos realizaron cópulas con al menos tres de las cuatro hembras con las que fueron emparejados, y se nota un claro efecto del rango sobre la duración del candado genital.

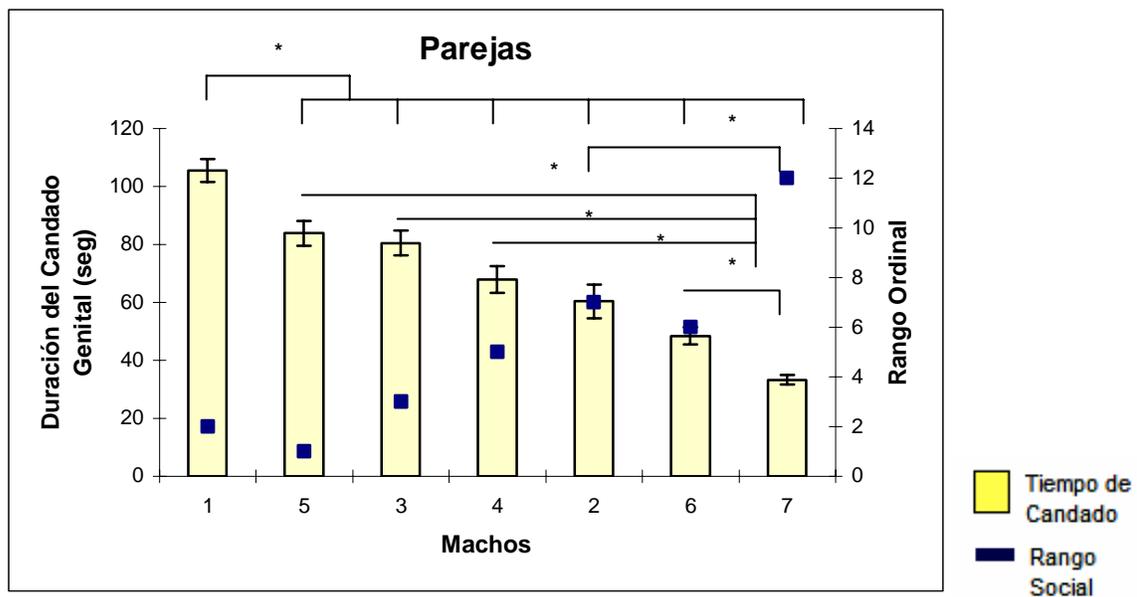


Figura 7. El rango ordinal entre más se acerca a cero es mayor

7.3. Duración del candado genital con respecto a la longitud del báculo

Se midió la longitud del báculo de cada uno de los machos participantes en el experimento, y se encontró que el macho de mayor rango social tuvo el báculo más largo en comparación a los subordinados y que el macho de menor jerarquía presentó el báculo más corto, como lo muestra la tabla V. El análisis sostiene este hecho, ya que se encontró una relación significativa entre la longitud del báculo y la duración del candado genital ($F=16.125$, $g.l.=1/68.988$, $P=0.000$). A pesar de que tanto el rango como la longitud del báculo están relacionados con la duración del candado genital, el análisis no mostró ninguna interacción rango social X longitud del báculo para la duración del candado genital ($F=2.485$, $g.l.=1/64.568$, $P=0.120$).

Tabla V. Longitudes de los báculos

RANGO	NÚMERO	LONGITUD DEL BÁCULO
1	1	6.2 cm
6	2	5.4 cm
3	3	5.3 cm
4	4	5.0 cm
5	6	5.0 cm
2	5	4.9 cm
7	7	4.7 cm

En la **Figura 8.**, se puede observar que en general los machos con báculos más largos, mantienen por más tiempo el candado genital. Un caso particular es el del macho 5 quien en este periodo alcanzó el rango de macho alpha, incrementó la duración promedio del candado genital pero presenta una longitud de báculo de 1.3 cm menos que el dominante saliente.

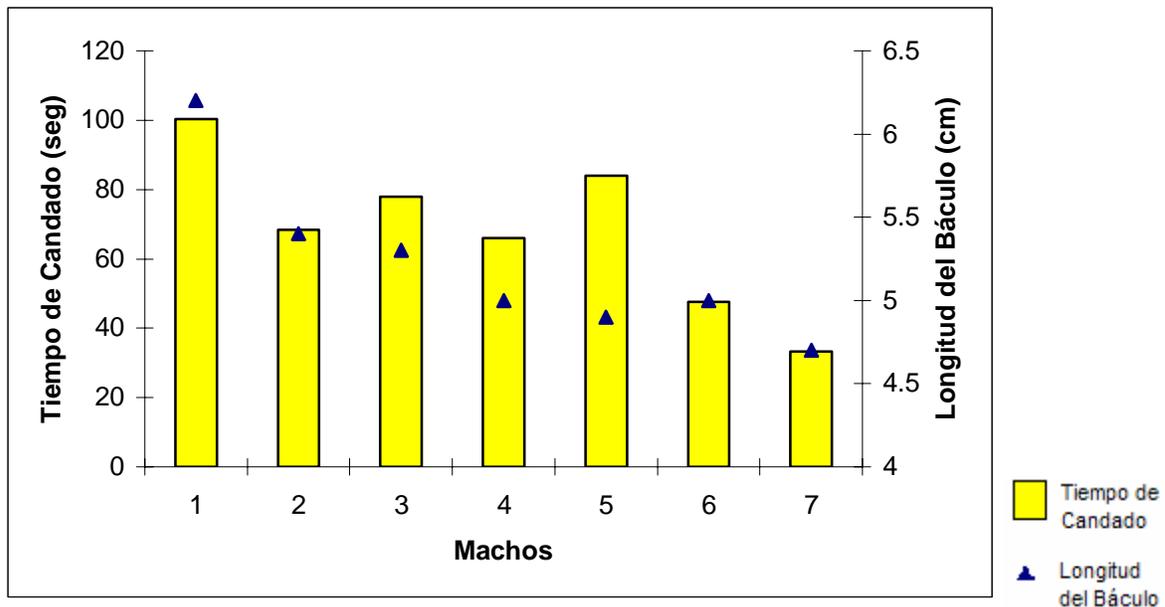


Figura 8. Los machos se encuentran acomodados de menor a mayor longitud del báculo

7.4. Duración del candado genital con respecto al tiempo de los movimientos pélvicos

En ésta prueba no se encontró ninguna diferencia significativa entre la duración del candado genital y el tiempo de movimientos pélvicos ($F=0.071$, $g.l.=1/88.744$, $P=0.791$); sin embargo, el análisis mostró una relación entre la interacción longitud del báculo X tiempo de movimientos pélvicos ($F=4.057$, $g.l.=1/70.899$, $P=0.048$).

Los resultados no mostraron ninguna relación entre la interacción rango social X tiempo de movimientos pélvicos ($F=2.268$, g.l.=3/58.305, $P=0.090$).

8. DISCUSIÓN

En este estudio no se encontraron diferencias entre los tratamientos con respecto a la duración del candado genital; lo que si se encontró es una clara diferencia en la participación de los machos subordinados en presencia de machos y hembras, mostrando conductas de cópula sólo en la condición de parejas. Este resultado apoya los hallazgos de Estep y col., (1988) quienes reportan que la presencia de individuos dominantes inhibe la conducta sexual de los subordinados.

Con respecto a la duración del candado genital nuestros resultados coinciden con lo reportado con Niemeyer y Chamove (1983), Drukker y col. (1991) y Bruce y Estep (1992), quienes señalan que los machos de alto rango social presentan duraciones de la conducta par-sentado mayores a las de los subordinados; sin embargo en estos tres trabajos no se consideraron los rangos individuales sino de manera global; además los diseños de los trabajos antes mencionados incluyen la presencia de hostigadores para evaluar la posibilidad de la interrupción de la cópula, en este estudio se tiene la certeza de que las duraciones de la conducta par-sentado (candado genital), corresponden a tiempos reales, ya que durante las pruebas de harén y parejas, los individuos no fueron manipulados, lo que garantiza que no fueron interrumpidos.

En el tratamiento control, observamos que sólo los machos dominantes copulan, y que el macho alfa (de mayor jerarquía) no puede acaparar todas las cópulas, lo que permite que otros machos copulen; éstas copulas clandestinas son ejecutadas por los machos de alto rango social y en ocasiones éstos apareamientos se restringen a una oportunidad. En el tratamiento harén, no todos los machos copularon aún cuando a todos se les dio la oportunidad, y en el tratamiento de parejas, los machos subordinados siguen mostrando las duraciones más bajas a pesar de que no tenían la presión social de machos de mayor jerarquía que los estuvieran reprimiendo. Lo que permite concluir que las relaciones sociales son muy importantes en esta especie para su reproducción.

Nuestros datos apoyan la idea de que los machos dominantes tienen más oportunidades reproductoras que los subordinados (Zuuckerman, 1932; Estep y col., 1984; Eberhart, 1984; Zumpe, 1990); de hecho, notamos una clara inhibición del comportamiento sexual no sólo ejercida por los machos de alto rango, sino por la presencia de cualquier otro individuo que pertenezca al grupo social. Esta situación pudo apreciarse por la falta de interacciones con las hembras, en la situación de harén, a pesar de las solicitudes de aseo o contacto que hicieran las hembras. Por otro lado, las hembras no mostraron un significativo interés en los machos de bajo rango.

Larivière y Ferguson (2002) mencionan que la longitud del báculo, no está relacionada con una intromisión prolongada, sin embargo, Dixson (1995) y Dixson y col. (2004) afirman que la longitud del báculo sí está relacionada con una intromisión prolongada tras analizar varias especies de diferentes ordenes (Pinnípedos, Carnívoros, Quirópteros y Primates). Nuestros datos no sólo apoyan lo reportado por Dixson (1995) y Dixson y col. (2004), sino que también deja claro que esto ocurre intra-específicamente. También dejan en claro de forma empírica que el báculo es una estructura que permite la formación del candado genital.

Muehlenbein y col. (2004) encontraron que existe una asociación entre los niveles de testosterona y el rango social en chimpancés (*Pan troglodytes schweinfurthii*). También se ha reportado que el crecimiento del báculo es dependiente de testosterona (Fooden, 1975; Dixson y Nevison, 1997). El trabajo de Notelovitz (2002), menciona que los huesos deben su crecimiento a las hormonas sexuales (testosterona y estrógenos), y que en los huesos de los adultos, la testosterona incrementa la densidad de mineralización del hueso. En nuestras observaciones tuvimos la oportunidad de registrar un cambio de jerarquía del macho 5 y el incremento, aunque no significativo de su duración de candado genital. Sin embargo estas observaciones no cubren el tiempo suficiente para detectar un cambio en la longitud del báculo si es que esto es posible.

Dado lo anterior queda por averiguar si la longitud del báculo es un rasgo fenotípico constante o sujeto a variación de acuerdo con la situación social y cambios fisiológicos asociados al rango. Esta idea parte del haber encontrado que el macho de mayor rango poseía el báculo más largo y que el subordinado tenía el báculo más corto. Además como resultado del cambio de dominación observamos un individuo que se sale de este patrón y que está justo en la situación de cambiar de rango y se esperaría un cambio en la longitud del báculo como resultado de un incremento continuo de estimulación por hormonas esteroides.

Eberhard (1985; 1997; 2001) sugirió que la selección sexual, vía elección críptica, es la responsable de la evolución de los genitales. El trabajo de Briskie y Montgomerie (1997) sostiene que este proceso también ocurre en mamíferos. Morris (1967) propuso que el orgasmo tal vez juega un papel en el transporte de los espermias, lo que podría asegurar la fertilización. Huck y Lisck (1986) mencionan que en ratas, la estimulación a las hembras tiene un efecto sobre el éxito de fertilización. Dewsbury (1988) en un estudio con animales de ciclo estral, menciona que la estimulación vagino-cervical, durante la cópula, tiene varias funciones reproductivas importantes en los mamíferos, ya que facilita el transporte espermático por la hembra y estimula la ovulación y/o la secreción de progesterona. Larivière y Ferguson (2002) en un estudio realizado con carnívoros de Norte América, concluyen que la longitud del báculo esta relacionada con la estimulación a las hembras. Finalmente Stockley (2002), en un estudio con primates, encontró que las espinas peneanas estimulan a las hembras y reducen su periodo de ovulación. Esta relación no se encontró con la longitud del báculo.

Nuestros datos muestran que el tiempo de estimulación (duración de movimientos pélvicos) no es importante para la duración del candado genital en los macacos cola de

muñón. Sin embargo, el tiempo de estimulación es importante cuando interactúa con la longitud del báculo. Lo que apoyaría a lo encontrado por Larivière y Ferguson (2002).

Estep y col. (1986) proponen que el candado genital en macacos cola de muñón es importante para el transporte de los espermatozoides, lo cual tiene implicaciones en el éxito reproductivo. Bruce y Estep (1992) reportaron evidencia que apoya lo anterior.

Se sabe que los macacos cola de muñón presentan orgasmos; lo que aún queda por averiguar es si la longitud del báculo puede promover dichos orgasmos y si la estimulación puede promover elección críptica, ya que se ha observado que las hembras, en ocasiones se remueven un tapón seminal después de las cópulas. Además se sabe que un consorcio tiene como resultado que otros machos acaparen a las hembras (Shively y col., 1982), lo que reduciría la competencia pos-cópula.

También queda por averiguar si la hembra tiene una participación en la duración del candado genital, para lograr dilucidar como ocurre la evolución de genitales en esta especie y poder abordar la especialización de los genitales de las hembras.

Recapitulando, los resultados de este trabajo apoyan empíricamente que una larga duración de candado genital tiene implicaciones en el éxito reproductivo, además, los datos muestran de forma empírica, que el báculo es una estructura importante en la formación del candado genital y que este carácter probablemente ha evolucionado por un proceso de selección post-cópula. Es decir, los machos dominantes tienen efectivamente más oportunidades de copular y presentan duraciones de candado genital más largas lo cual facilitaría el transporte de los espermatozoides para propiciar la fertilización. Encontramos también una relación positiva entre la longitud del báculo y la duración del candado genital, así como una relación entre el nivel de estimulación y la longitud del báculo; lo cual señala a esta estructura como un promotor de la formación del candado genital a través de la estimulación a la hembra. Finalmente se ha encontrado, por medio de estudios de paternidad, que los machos dominantes efectivamente son los padres de un número mayor de crías en contraste con el resto de los machos. Al parecer los machos dominantes no son exitosos en términos reproductivos en la selección pre-cópula por acaparamiento de las hembras, sino por poseer rasgos que le confieren ventajas reproductivas en la selección post-cópula.

9. CONCLUSIONES

- Se encontró que la duración del par-sentado (candado genital) no es una constante y que hay diferencias entre los individuos.
- Los machos de mayor jerarquía presentaron duraciones de candado genital, más largas en comparación a los subordinados, lo que nos permite concluir que el rango social juega un papel muy importante en las oportunidades reproductivas.
- Un báculo de mayor longitud, permite presentar una intromisión prolongada. Este hecho no solo ocurre inter-específicamente, sino también intra-específicamente.
- El macho de mayor jerarquía presentó el báculo más largo, mientras que el de menor rango social presentó el báculo de menor longitud.
- Es importante hacer un trabajo que ayude a identificar si la longitud del báculo es un carácter fenotípicamente constante o si esta sujeto a cambios fisiológicos asociados con la dominación.
- La estimulación a la hembra esta asociada con la longitud del báculo, esto quiere decir que los machos de báculos más largos estimulan más a las hembras que los de báculos cortos.
- El pene de los macacos cola de muñón, no solo presenta un báculo, también presenta espinas peneanas. Es importante revisar si la estimulación a la hembra sólo es promovida por la longitud del báculo, o si las espinas peneanas también intervienen en la duración del candado genital.
- Las hembras deben jugar un papel importante en la formación y duración del candado genital.

10. Anexo

10.1. Conductas agonistas

Agresivas	
Cara de amenaza:	Las comisuras de la boca están parcialmente retraídas; la boca no está muy abierta; pueden mostrarse los dientes inferiores y la punta de los superiores, y puede ocurrir con gruñidos ásperos repetidos.
Cara de amenaza con dientes	La boca está totalmente abierta con las comisuras completamente retraídas; dientes expuestos, orejas retraídas; cejas levantadas; ocurre frecuentemente con chillidos; parece ser una amenaza defensiva.
Cara de amenaza con boca abierta	Forma circular de la boca con las comisuras frecuentemente adelantadas; los labios están tensos y pueden mostrarse las puntas de los dientes inferiores; mirada directa. Parece ser una amenaza confiada.
Prende	El emisor sujeta a otro animal con la fuerza suficiente para inmovilizarlo, al menos en parte.
Finta	Ademán de golpe, bofetada o persecución que se interrumpe tan pronto se inicia.
Carga	Movimiento galopante hacia otro animal que termina en un alto súbito, enfrentando de cerca al interactuante, el cual no corre o se desplaza.
Empuja	El emisor arroja o impele a otro animal.
Golpea	El emisor pega con la mano alguna parte del cuerpo de otro animal.
Bofetada	El emisor hace impacto con la mano en la cara de otro animal.
Muerde	Hinca los dientes en alguna parte del cuerpo de otro animal.
Persigue	Movimiento hacia otro animal quien Huye de él.
Lucha	Intercambio rápido de golpecitos, tirones y asimientos con intenso contacto corporal, usualmente acaban rodando por el piso.
Manotazo en objeto	Golpe con la mano sobre el suelo o en algún objeto, amedrentando así a otro animal.
Pone dientes	Coloca los dientes en alguna parte del cuerpo de otro animal, ejerciendo poca presión y mirando a los ojos del interactuante.
Busca cara	Coloca la cara cerca de la cara de otro animal y lo mira ojo a ojo.
Busca cara con castañeteo	Coloca la cara cerca de la cara de otro animal con los ojos entornados y castañeteando.
Sostiene mirada	Fijación visual directa, intensa y frecuentemente prolongada (mayor a 3 segundos) en los ojos de otro animal; actitud corporal rígida, con contracción de los músculos faciales.
Jala	Atrae una parte del cuerpo de otro animal hacia sí mismo.
Sacude	Agita violentamente a otro.

Sumisitas	
Agazapado	Posición pasiva, con las piernas encogidas debajo del cuerpo y la cabeza frecuentemente entre los brazos.
Encogido	Posición pasiva, con el cuerpo encorvado y las extremidades contraídos hacia el vientre.
Evita	Movimiento de retirada, tímido o rápido, de un individuo cuando otro se acerca, mira, hace contacto o dirige alguna otra conducta conspicua hacia él.
Presentación pudenda inhibitoria	Las caderas y la región perineal, del individuo son dirigidas hacia el interactuante, que antes lo agredió; el presentador frecuentemente mira al presentado; la cabeza puede estar en el piso; las piernas traseras extendidas con los brazos parcial o completamente flexionadas o rectas; la cola frecuentemente levantada.
Congelamiento	Posición pasiva, como agazapado, pero los brazos y piernas pueden estar extendidas y el animal "helado" en una posición.
Desvía mirada	Mira fuera de la mirada de otro, a veces incluye alguna ojeada rápida hacia otro animal.
Revolverse	Esfuerzos para liberarse de otro que lo está inmovilizando.
Presentación frontal	El individuo levanta el brazo y la pierna, mostrando el vientre, quedando expuestos los genitales.
Presentación lateral	Un individuo, muestra su vientre a otro, levantando la mano y/o la pata.
Huye	Trote o galope alejándose de otro.
Chillido	Aullido de intensidad intermedia que puede subir para después bajar.

11. BIBLIOGRAFÍA

1. Alexander y Borgia (1979) On the origin and basis of the male–female phenomenon. *In* Sexual selection and reproductive competition in insects. *Edited by* M.F. Blum and N.A. Blum. Academic Press, New York. pp. 417–440.
2. Andersson, M. (1994) Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.
3. Arnold, E. N. (1973) Relationships of the palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammomordromus* (Reptilia: Lacertidae) Buletin of the British Museum of Natural History. (Zoology) 25:291-366.
4. Arnqvist, G. (1989) Sexual selection in water strider: the function, nature of selection and heritability of a male grasping apparatus. *Oikos*. 56:344-350.
5. Arnqvist, G. (1997) The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypothesis by single species studies. *Biological Journal of the Linnean Society*. 60: 365-379.
6. Arnqvist, G. (1998) Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature*. 393:784-786.
7. Arnqvist, G. and Rowe, L. (1995) Sexual conflict and arms races between the sexes: a morphological adaptation for control of mating in a female insect. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 261:123-127.
8. Bateman, A.J. (1948) Intra-sexual selection *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
9. Beach, A.F. (1970) Coital behavior in dogs. VI. Long term effects of castration upon mating in the male. *J. Comp. Physiol. Physiol. Monogr*. 70:1-32.
10. Bertrand, M. (1969) The behavioral repertoire of the stump-tail macaque. *Bibliotheca Primatol*. 11:1-273. Karger, Basel.
11. Birkhead, T.R.; Pizzari, T. (2002) Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews*. 4:262-273.
12. Breed, W.G. (1981) Unusual anatomy of the male reproductive tract in *Notomys alexis* (Muridae). *J. Mammal*. 62:373-375.
13. Briskie, J.V. and Montgomerie, R. (1997) Sexual selection and the intromittent organ of birds. *J. Avian Biol*. 28:73-86.
14. Bruce, K.E. y Estep, D.Q. (1992) Interruption of and harassment during copulation by stump-tail macaques, *Macaca arctoides*. *Anim. Behav*. 44:1029-1044.
15. Charles-Dominique, P. (1977) Ecology and behavior of nocturnal primates. Duckworth, London.
16. Chevalier-Skolnikoff, S. (1975) Heterosexual copulatory patterns in stump-tail macaques (*Macaca arctoides*) and in other macaque species. *Arch. Sex. Behav*. 4:199-220.

17. Cordoba-Aguilar, A. (2000) Evolución y diversidad de la morfología de los genitales masculinos en insectos. *Folia Entomol. Mex.* 110:95-111.
18. Darwin, C. (1859) *On the origin of the species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life.* John Murray, London.
19. Darwin, C. (1871) *The descent of man and selection in relation to sex.* John Murray, London.
20. De Rutter, J.R.; Van Hooff, J.A.R.M. (1993) Male Dominance rank and reproductive success in primate groups. *Primates.* 34(4):513-523.
21. de Vries, H. (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behavior.* 55:827-843.
22. Dewsbury, D.A. (1988) A test of the role of copulatory plugs in sperm competition in deer mice. (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Mammalogy.* 69:854–857.
23. Dewsbury, D.A.; Pierce, J.D., Jr. (1989). Copulatory patterns of primates as viewed in broad mammalian perspective. *Am. J. Primatol.* 17:52-72.
24. Dixson, A.F. (1987a) Baculum length and copulatory behavior in primates. *Am. J. Primatol.* 13:51-60.
25. Dixson, A.F. (1987b) Observations on the evolution of the genitalia and the copulatory behaviour in male primates. *Zool. Lond.* 213:423-443.
26. Dixson, A.F. (1995) Baculum length and copulatory behaviour in carnivores and pinnipeds (Grand Order Ferae).
27. Dixson, A.F. (1998) *Primate sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings.* Oxford University Press Inc. New York. Pp. 546.
28. Dixson, A.F. and Nevison, C.M. (1997) The socioendocrinology of adolescent development in male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Hom. Behav.* 31:126-135.
29. Dixson, A.F., Nyholt, J. and Anderson, M. (2004) A positive relationship between baculum length and prolonged intromission patterns in mammals. *Acta Zoologica Sinica.* 55(4):490-503.
30. Dixson, A.F., Scruton, D.M., and Herbert, J. (1975) Behaviour of the talapoin monkey (*Miopithecus talapoin*) studied in groups, in the laboratory. *J. Zool. Lond.* 176:177-210.
31. DrukKer, B. ; Nieuwenhuijsen, K. ; van der Werff ten Bosch, J.J.; Van Hooff, J.A.R.A.M. ; Slob, A.K. (1991) Harassment of sexual interactions among stump-tail macaques, *Macaca arctoides*. *Anim. Behav.* 42 :171-182.
32. Dufour, L. (1844) Anatomie générale des Diptères. *Annuaire de Science Naturelle* 1:244-264.

33. Eberhard, W.G. (1985) Sexual selection and animal genitalia. Harvard University Press. Massachusetts and London.
34. Eberhard, W.G. (1996) Females control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton, NJ: Princeton University Press.
35. Eberhard, W.G. (1997) Sexual selection by cryptic female choice in insects and arachnids. In the evolution of mating systems in insects and arachnids (Choe, J.C. and Crespi, B.J., eds) pp. 32-57, Cambridge University Press.
36. Eberhard, W.G. (2001) Species-specific genitalic copulatory courtship in sepsid flies (Diptera: Sepsidae, Microsepsis) and theories of genitalic evolution, *Evolution* 55:93-102.
37. Eberhart, J.A.; Yudyngyuad, U.; Keverne, E.B. (1984) Subordination in male talapoin monkeys, lower sexual behaviour in the absence of dominants. *Phys and Behav.* 33:673-677.
38. Estep, D.Q.; Gordon, T.P.; Wilson, M.E.; Walker, M.L.(1986) Social stimulation and the resumption of copulation in rhesus (*Macaca mulatto*) and stump-tail (*Macaca arctoides*) macaques. *Int. J. Primatol.* 7:507-517.
39. Estep, D.Q., Nieuwenhuisen, K., Bruce, K.E.M., De Neef, K.J., Walters, P.A., Baker, S.C., and Slob, A.K. (1988). Inhibition of sexual behaviour among subordinate stump-tail macaques, *Macaca arctoides*. *Anim. Behav.*, 36:854-864.
40. Fooden, J. (1967) Complementary specialization of male and female reproductive structures in the bear macaque, *Macaca arctoides*, *Nature* 214(5091):939-941.
41. Fooden, J. (1975) Taxonomy and evolution of lion-tail and pig-tail macaques (Primates: Cercopithecidae). *Fieldiana Zool.* 67:1-169.
42. Fooden, J.; Quan Guoqiang; Wang Zongren; Wang Yingxiang. (1985). The stump-tail macaques of China. *Am. J. Primatol.* 8:11-30.
43. Frey, G. (1973) Neue Macroductylini (Col., Scarab, Melolonthinae), *Entomologische Arbeiten.* 24:255-279.
44. Goldfoot, D.A., Slob, A.K., Scheffler, G., Robinson, J.A., Wiegand, S.J. and Cords, J. (1975). Multiple ejaculations during prolonged sexual test and lack of resultant serum testosterone increase in male stump-tail macaques (*Macaca arctoides*) *Arch. Sex. Behav.* 4: 547-560.
45. Gouzoules, H. (1974) Harassment of sexual behavior in the stump-tail macaque (*Macaca arctoides*) *Folia Primatologica.* 22:208-217.
46. Greenwald, G.S. (1965) The reproductive cycle of the field mouse, *Microtus californicus*. *Journal of Mammalogy* 30:213-222.

47. Hart, B.L. and Kitcehl. R.L. (1966) Penile erection and contraction of penile muscles in the spinal and intact dog. *Am. J. Physiol.* 210:257-261.
48. Hosken, D.J.; Jones, K.E.; Chipperfield, K.; Dixson, A. (2001) Is the bat os penis sexually selected?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50:450-460.
49. Huck, U.W. and Lisk, R.D. (1986) Mating induced inhibition of receptivity in the female golden hamster. I. Short term and long term effects. *Behav. Neur. Biol.* 45:107-119.
50. Larivière, S. and Ferguson, S.H. (2002) On the evolution of the mammalian baculum: vaginal friction, prolonged intromission or induced ovulation? *Mammal Rev.* 32:283-294.
51. Lemmon, W.B. and Oakes, E. (1967) Tying between stump-tail macaques during mating. *Lab. Primate Newsletter.* 6:14-15.
52. Lencioni, L.J. (1971) *El Colpocitograma.* Cap. 2y 5. Ed. Panamericana Argentina.
53. Marlow, B.J. (1961) Reproductive behaviour of the marsupial mouse, *Antechinus flavipes*. (Waterhouse) (Marsupialia) and the development of the pouch young. *Aust. J. Zool.* 9:203-217.
54. Martin, P. and Bateson, P. (1991) *La medición del comportamiento.* España. Alianza.
55. Maslow, A.H. (1936) The role of dominance in the social and sexual behavior of infra-human primates: III. A theory of sexual behavior of infra-human primates. *J. Genet. Psychol.*
56. Mayr, E. (1963) *Animal species and evolution.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
57. Muehlenbein, M.P.; David P. Watts, P.D.; Whitten, L.P. (in press, 2004). Dominance rank and fecal testosterone levels in adult male Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Am. J. Primatol.* 64:71-82.
58. Morris, D. (1967) *The naked ape: a zoologist's study of the human animal.* Jonathan Cape, London.
59. Niemeyer, C.L. y Chamove, A.S. (1983) Motivation and harassment of matings in stump-tail macaques. *Behaviour.* 87:298-323.
60. Notelovitz, M. (2002). Androgen effects on bone and muscle. *Fertil. Steril.* 4:S34-41.
61. Parker, G.A. (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences. *Biological Reviews.* 45:525-567.
62. Parker, G.A.; Baker, R.R.; Smith, V.G.F. (1972) The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-male phenomenon. *J. Theor. Biol.* 36:529-553.
63. Parker, G.A. (1998) Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base. In T. Birkhead and A. Møller (eds) *Sexual selection and sperm competition.* Academic, Press. London. pp. 3-54.

64. Parker, G.A. (1984) Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In: Smith, R.L., ed. Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Orlando: Academic Press, 1-60.
65. Paul, A. (2002) Sexual selection and mate choice. *Int. J. Primatol.* 23(4):877-904.
66. Rice, W.R.; Holland, B. (1997) The enemies within: intergenomic conflict, interlocus context evolution (IEC), and the intraspecific Red Queen. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41:1-10.
67. Romer, A.S. (1970) *The vertebrate body*, (3rd edn). Saunders, Philadelphia.
68. Rutberg, A.T. (1983) The evolution of monogamy in primates. *Theoret. Biol.* 104:93-112.
69. Sakaluk, S.K.; Bangert, P.J.; Eggert, A-K.; Gack, C.; Swanson, L.V. (1995) The gin trap as a device facilitating coercive mating in sagebrush crickets. *Proceedings of the Royal Society of London B.* 261:65-71
70. Shively, C.; Clarke, S.; King, N.; Schapiro, S.; Mitchell, G. (1982) Patterns of sexual behavior in male macaques. *Am. J. Primatol.* 2:373-384.
71. Smith, R.L. (ed). (1984) Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Orlando: Academic Press.
72. Stockley, P. (2002) Sperm competition risk and male genital anatomy: comparative evidence for reduced duration of female sexual receptivity in primates with penile spines. *Evolutionary Ecology.* 16:123-137.
73. Thornhill, R. (1984) Alternative hypotheses for trait believed to have evolved by sperm competition. In: Smith, R.L., ed. Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Orlando: Academic Press, 151-178.
74. Thornhill, R. and Alcock, J. (1983) *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
75. Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. In *sexual selection and the descent of man 1871-1931* (Ed. B. Campbell), pp. 136-179. Aldine, Chicago.
76. Vachier, D.A. (1993) Informe de servicio social. El cortejo femenino y el olor vaginal ¿Determinantes para la realización de la cópula en: *Macaca arctoides* en cautiverio? División de ciencias biológicas y de la salud departamento "El hombre y su ambiente". UAM-Xochimilco.
77. Waage, J.K. (1979) Dual function of the damselfly penis sperm removal and transfer. *Science.* 203:916-918.
78. Zuckerman, S. (1932) *The social life of monkeys and apes*. Harcourt Brace and Co., New York.

79. Zumpfe, D. and Michael, R.P. (1990). Effects of the presence of a second male on pair-tests of captive cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*): Role of dominance. *Am J Primatol.* 22:145-158.