

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

Caracterización preliminar de comportamientos auto-dirigidos en *Cebuella pygmaea* (Primates: Callitrichidae) Proyecto de investigación

Valentina Gachet Carrillo

Biología

Trabajo de titulación presentado como requisito
para la obtención del título de Licenciada en Biología

Quito, 9 de mayo de 2018

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ
COLEGIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AMBIENTALES

**HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE TITULACIÓN**

Caracterización preliminar de comportamientos auto-dirigidos en *Cebuella pygmaea* (Primates: Callitrichidae)

Valentina Gachet Carrillo

Calificación:

Nombre del profesor, Título académico

Stella de la Torre, Ph.D.

Firma del profesor

Quito, 9 de mayo de 2018

Derechos de Autor

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma del estudiante:

Nombres y apellidos:

Valentina Gachet Carrillo

Código:

00121467

Cédula de Identidad:

1718822750

Lugar y fecha:

Quito, mayo de 2018

RESUMEN

Cebuella pygmaea es una especie de primate vulnerable en la que el estrés, causado por factores antropogénicos o medioambientales, puede afectar negativamente al éxito reproductivo de los individuos y a la dinámica y viabilidad de la población. Por ello es importante conocer sobre el nivel de estrés de los individuos en esta especie. Un buen indicador de comportamiento de estrés y ansiedad en primates no humanos son los comportamientos auto-dirigidos, como el auto rascarse. Los comportamientos auto-dirigidos también permiten caracterizar las relaciones sociales entre los miembros de un grupo. En nuestra investigación buscamos caracterizar estos comportamientos en grupos silvestres de leoncillos en las poblaciones de Tiputini y Sacha, evaluando la influencia de factores demográficos, como el sexo y la edad, en las potenciales diferencias entre grupos.

El estudio se realizó en 5 grupos de leoncillos, 3 en Tiputini (TBS1, TBS5 y TBS6) y 2 en Sacha (SH1 y SH2), en los años 2016 y 2017. Las observaciones fueron no invasivas (804 horas de observación directa) y se realizaron con muestreos focales de los individuos de cada grupo. Los comportamientos de interés fueron: auto-rascarse, auto-acicalarse, tocarse y bostezar. Se hicieron ANOVAs y pruebas de Ji cuadrado para comparar la duración (como proporción de tiempo) y la frecuencia de cada comportamiento entre clases de edad, sexo y grupos.

Auto-rascarse fue el comportamiento que se registró con mayor frecuencia en todos los grupos y periodos de estudio. Las diferencias entre clases de edad en la proporción de tiempo de auto-rascado fueron significativas en algunos grupos y periodos. Estas diferencias podrían estar relacionadas con el sistema de reproducción cooperativo de los leoncillos, pues el cuidado de las crías podría generar ansiedad social en el resto individuos del grupo. En los grupos en los que se encontraron diferencias significativas entre sexos, fueron las hembras las que más tiempo dedicaron a auto-rascarse. Las diferencias significativas en el tiempo de auto-rascado entre grupos y periodos podrían estar relacionadas con diferencias en el tamaño y composición grupal y/o a diferencias estacionales en la disponibilidad de alimento. Algunas de las diferencias podrían estar también relacionadas con un incremento en los niveles de estrés; se encontró un número alto de comportamientos auto-dirigidos y un elevado tiempo de auto-rascado en TBS6-sep17, lo que podría estar relacionado con la súbita desaparición de este grupo durante el periodo de estudio.

Se encontró una alta variabilidad en la frecuencia de comportamientos auto-dirigido entre las diadas del individuo focal y el individuo más cercano, estas diferencias sugieren que las relaciones entre individuos también dependen de la personalidad de cada animal.

Palabras clave: comportamientos auto-dirigidos, estrés, interacción social, reproducción cooperativa, leoncillos, edad, sexo, diada

ABSTRACT

Cebuella pygmaea is a vulnerable primate species. Stress, caused by anthropogenic or environmental factors, could generate negative effects on the reproductive success of individuals and on the dynamics and viability of the populations. Thus, it is important to know what are the stress levels of the individuals in this primate species. A good behavior indicator of stress and anxiety in non-human primates are self-directed behaviors, such as self-scratching. These behaviors are also indicators of social interaction among group members. In our research we seek to characterize these behaviors of wild groups of marmosets in the populations of Tiputini and Sacha, evaluating the influence of demographic factors, like sex and age, on the potential differences in self-directed behaviors among groups.

Five groups of marmosets were studied, three in Tiputini (TBS1, TBS5 y TBS6) and two in Sacha (SH1 y SH2), in the years 2016 and 2017. The observations were non-invasive (804 hours of direct observation) and were carried out with focal samplings of the individuals of each group. The behaviors of interest were: self-scratching, self-grooming, touching and yawning. ANOVAs and Chi-square tests were done to compare the duration (as a proportion of time) and the frequency of each behavior between age classes, sex and groups.

Self-scratching was the behavior that was recorded more frequently in all groups and periods of study. The differences between age classes in the proportion of self-scratching time were significant in some groups and periods. These differences could be related to the system of cooperative reproduction of the marmosets, since the care of the offspring could generate social anxiety in the rest of the group individuals. In the groups in which significant differences were found between sexes, the females dedicated most time to self-scratching. The significant differences in self-scratching time between groups and periods could be related to differences in group size and composition and/or seasonal differences in food availability. Some of the differences could also be related to an increase in stress levels; a high number of self-directed behaviors and a high self-scratching time were found in TBS6-sep17, which could be related to the sudden disappearance of this group during the study period.

A high variability in the frequency of self-directed behaviors between the dyads of the focal individual and the closest individual was found, these differences suggest that the relationships between individuals also depend on the personality of each animal.

Key words: self-directed behaviors, stress, social interaction, cooperative reproduction, pygmy marmoset, age, sex, dyad

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi directora de tesis, Stella de la Torre, por su guía, su conocimiento y ayuda durante el proyecto. A mi familia, sobre todo a mi papá Xavier por apoyarme en cada paso de mi carrera como Bióloga. Un agradecimiento especial a mi abuela Lolita, que me ha apoyado incondicionalmente. Finalmente quiero agradecer a la Estación de Biodiversidad Tiputini ya la Reserva Sacha Lodge por su apoyo a esta investigación y a los investigadores de campo que colectaron los datos. Esta investigación se realizó bajo el Contrato Marco MAE-DNB-CM-2015-0019 para Stella de la Torre.

TABLA DE CONTENIDO

| | |
|---|-----------|
| ÍNDICE DE TABLAS | 8 |
| ÍNDICE DE FIGURAS | 9 |
| INTRODUCCIÓN | 10 |
| DESARROLLO DEL TEMA | 12 |
| Objetivos | 12 |
| Justificación | 12 |
| Área de estudio | 13 |
| Metodología | 13 |
| Análisis de datos | 15 |
| RESULTADOS | 17 |
| DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES | 19 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 24 |
| ANEXO A: TABLAS | 27 |
| ANEXO B: FIGURAS | 30 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Tamaño y composición de los grupos de leoncillos estudiados a lo largo del tiempo de muestreo en Sacha y Tiputini entre los años 2016-2017 (A: adulto SA: subadulto, J: juvenil, I: infante, M: macho, H: hembra)..... | 27 |
| Tabla 2. Comportamientos auto-dirigidos..... | 27 |
| Tabla 3. Análisis estadístico para cada set de datos..... | 28 |
| Tabla 4. Frecuencias de comportamientos auto-dirigidos de cada set de datos..... | 28 |
| Tabla 5. Diadas de comportamientos auto-dirigidos en los grupos de estudio..... | 29 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Áreas de estudio..... | 30 |
| Figura 2. Medias \pm desv. est. de la proporción de tiempo de auto-rascado de grupos de edades (A: adulto, I: infante, J: juvenil, SA: subadulto)..... | 30 |
| Figura 3. Medias de proporción de tiempo de auto-rascado de SH1-Feb 17 (A: adulto, I: infante)..... | 31 |
| Figura 4. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de SH2-May17 (A: adulto, I: infante, J: juvenil)..... | 31 |
| Figura 5. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de sexos de adultos (H: hembra; M: macho)..... | 31 |
| Figura 6. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de adultos de SH1-Feb17 (H: hembra; M: macho)..... | 32 |
| Figura 7. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de adultos de TBS1-Sep17 (H: hembra; M: macho)..... | 32 |
| Figura 8. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de adultos de TBS1-Sep17 (H: hembra; M: macho)..... | 32 |
| Figura 9. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de adultos de todos los sets de datos..... | 33 |

INTRODUCCIÓN

El leoncillo o tití pigmeo, *Cebuella pygmaea*, es el primate arbóreo más pequeño del Neotrópico. Habita en bosques verdes de tierras bajas inundables de la Amazonía alta en Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil (de la Torre et al. 2009). Es una de las especies más especialista de la familia Callitrichidae, debido a que su dieta consta principalmente de exudados de ciertas especies de árboles. Ser especializados los hace altamente vulnerables a actividades antropogénicas. Por esta razón en el 2011 la especie fue incluida en la lista de especies Vulnerables de mamíferos del Ecuador; además de estar incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas (CITES) (de la Torre et al. 2009; Tirira 2011).

Las actividades humanas que afectan a los leoncillos incluyen la deforestación y fragmentación de su hábitat, la cacería y la captura de animales vivos para el mercado ilegal de mascotas (de la Torre et al. 2009). Estas amenazas son factores potenciales de estrés para los individuos. Debido a que el estrés genera efectos negativos en el éxito reproductivo, y puede afectar la dinámica y viabilidad de la población, es importante evaluar el nivel de estrés de los individuos de esta especie vulnerable (Espinosa et al. 2015). Determinando las causas de los estresores, se pueden tomar medidas para reducirlos.

Estudios preliminares que evaluaron el nivel de estrés de grupos de leoncillos en la Amazonía ecuatoriana a través de la medición de cortisol fecal encontraron que, si bien grupos en cautiverio o afectados por la fragmentación de su hábitat tenían niveles relativamente altos de cortisol, los niveles más altos fueron encontrados en grupos silvestres que vivían en bosques bien conservados (Espinosa et al. 2015; Galindo y de la Torre 2016). Las múltiples interacciones interespecíficas en una comunidad diversa, con un alto número de potenciales depredadores, podrían explicar este patrón al menos parcialmente. Sin embargo, es evidente la necesidad de conocer más sobre los factores que generan estrés en los leoncillos utilizando metodologías complementarias.

Un buen indicador de comportamiento de estrés y ansiedad en primates no humanos son los comportamientos auto-dirigidos (Castles et al. 1999; Kutsukake 2003). Estos comportamientos son actividades incompletas, después de una situación estresante,

comparadas con la misma actividad llevada a cabo en su estado de ánimo y contexto normal (Troisi 2002). Factores externos, como el riesgo de depredación, incrementan los niveles de ansiedad en el grupo, y se ha visto que incrementan las tasas de comportamientos auto-dirigidos (Thierry et al. 2004).

Los comportamientos auto-dirigidos también son indicadores de interacción social pues generalmente se dan debido a la ansiedad social causada por interacciones entre individuos de un grupo, por su rango de dominancia y proximidad (Kutsukake 2003). Estos comportamientos reflejan los estados emocionales que surgen en una variedad de interacciones sociales entre primates (Maestriperi et al. 1992). Las relaciones sociales en primates pueden caracterizarse en tres dimensiones: 1) el valor, los beneficios a la aptitud biológica que se dan por la relación. 2) La compatibilidad, que refleja la facilidad en que las parejas interactúan. Y 3) la seguridad, que evalúa qué tan resistente es la relación ante una interacción negativa, y qué tan predecibles son las reacciones del otro. Cuando los individuos están cerca unos de otros, van a estar más relajados en presencia de compañeros con comportamiento predecible. En ese contexto, los comportamientos auto-dirigidos nos permiten distinguir entre distintos niveles de seguridad (Castles et al. 1999).

Las relaciones sociales en primates pueden generar estrés ya que causan incertidumbre, frustración y carencia de control sobre una situación dada con otros individuos (Sapolsky 2005). Los comportamientos auto-dirigidos son una respuesta adaptativa que busca contrarrestar el estrés para reestablecer la homeostasis, ya que se ha visto que generan efectos ansiolíticos. Por esto se utilizan como un método válido para medir la intensidad del estrés o ansiedad experimentado después de que se haya dado el estresor (Troisi 2002). En esta investigación buscamos caracterizar los comportamientos auto-dirigidos de grupos silvestres de leoncillos entre los que se incluyen algunos de los grupos en los que Espinosa y colaboradores (2015) y Galindo (2016) estudiaron sus niveles de cortisol fecal. En este análisis evalué algunos factores demográficos, ecológicos y fisiológicos que podrían explicar la potencial variación en la frecuencia de estos comportamientos entre grupos.

Objetivos

Objetivo principal

El objetivo general del estudio es contribuir al conocimiento de la relación entre el estrés y las interacciones sociales de *Cebuella pygmaea*.

Objetivos específicos

- Evaluar las diferencias de los comportamientos auto-dirigidos entre las poblaciones de Sacha y Tiputini
- Analizar qué nos dicen los comportamientos auto-dirigidos sobre las interacciones sociales entre los individuos de cada grupo
- Analizar qué nos dicen estos comportamientos sobre el nivel de estrés de las poblaciones, y las posibles causas de estrés

Justificación

En la evolución social de los mamíferos se han desarrollado varias estrategias para sobrevivir a las amenazas naturales que enfrentan. Esto se refleja en la relación directa entre la tasa de encefalización y la complejidad de un sistema social vinculado. Las relaciones más fuertes se encuentran en primates, donde estos vínculos son entre pares de individuos que forman relaciones cercanas y duraderas (Dunbar 2012). Se han presentado evidencias en grupos de primates de que la complejidad cognitiva y la calidad de las relaciones sociales presentan ventajas en la aptitud individual para sobrevivir, reproducirse y tener éxito competitivo (Silk 2017).

En el caso de los primates de la familia Callitrichidae, que son reproductores cooperativos, se han encontrado evidencias de que los ayudantes incrementan la probabilidad de supervivencia de los infantes y de ellos mismos. Estos se turnan entre actividades de cuidado de infantes, búsqueda de comida, vigilancia, defensa de territorio, entre otras. Se desconoce el mecanismo por el cual los ayudantes toman la decisión de participar en el cuidado de infantes en vez de otras actividades, pero es posible que las relaciones sociales con los demás miembros del grupo afecten a esta decisión (Bales et al. 2000). En este contexto, caracterizar las relaciones sociales dentro de los grupos es importante para evaluar su influencia sobre la dinámica de las poblaciones. Los comportamientos auto-dirigidos son una herramienta importante para caracterizar las relaciones sociales en un grupo y permiten también evaluar, de manera más general, el nivel de estrés de los individuos, otro de los

factores que pueden influir sobre el crecimiento de la población. Entender cómo diversos factores ambientales afectan los niveles de estrés en poblaciones vulnerables, como los leoncillos, es de suma importancia para dar un manejo adecuado a los factores estresantes y asegurar la viabilidad de las poblaciones (Galindo 2016).

Áreas de estudio

Población de Tiputini

Es población habita en bosques estacionalmente inundados de la Estación de Biodiversidad Tiputini (TBS), situada en la orilla norte del río Tiputini, dentro de la Reserva de la Biosfera Yasuní (Fig. 1). TBS tiene un área de 638 ha de bosque en buen estado de conservación (Universidad San Francisco de Quito 2014). La altitud es de alrededor de 200 m. El área ha experimentado alteraciones humanas mínimas por parte de científicos y estudiantes. Aparte de la estación misma, ha habido muy poca modificación del área. Aquí se estudiaron tres grupos diferentes de leoncillos (Tabla 1). Estos fueron denominados TBS1, TBS5 y TBS6.

Población de Sacha

Esta población habita bosques estacionalmente inundados en la Reserva Sacha Lodge (SLR), en el margen norte del río Napo (Fig. 1). La SLR comprende 3000 hectáreas de bosque primario y secundario donde la altitud es de aproximadamente 200 m (Sacha Lodge 2017). La Reserva está sustentada por el turismo, lo que resulta en visitas humanas más regulares que en Tiputini. Se observaron dos grupos de leoncillos, denominados SH1 y SH2 (Tabla 1).

Metodología

Las observaciones en Sacha se realizaron en tres periodos distintos. Para el grupo SH1 se hicieron una vez, en febrero del 2017. Mientras que para el grupo SH2, se hicieron en los meses de mayo y junio del 2017, y en noviembre del 2017. El número total de horas de observación directa de los grupos en esta población fue de 360 horas. En Tiputini las observaciones se hicieron en dos periodos distintos, en noviembre del 2016 se observaron los tres grupos, TBS1, TBS5 y TBS6; en septiembre 2017 se volvió a observar al grupo TBS6.

El número total de horas de observación directa de los grupos en esta población fue de 444 horas. En la Tabla 1 se muestran las fechas en las que se tomaron los datos, las abreviaciones para cada set de datos, y la composición grupal de los grupos familiares de leoncillos estudiados.

Los grupos fueron observados por uno o dos investigadores. Los datos se consiguieron de manera no invasiva, a una distancia de observación aproximada de 5 metros de los monos. Los grupos fueron observados a lo largo de todo el día, en períodos de 3-4 horas de observación continua, cubriendo el tiempo de actividad de los leoncillos. El método de observación fue de animal focal. En este, se identifica a un individuo con base a sus características morfológicas, utilizando marcas en el pelaje, proporción corporal y el dimorfismo sexual en individuos adultos. Los individuos de cada grupo fueron identificados y clasificados en una de las siguientes categorías: adultos, sub-adultos, juveniles e infantes. (Soini 1982). En la mayoría de las observaciones de adultos y en algunas observaciones de subadultos y juveniles se pudo identificar el sexo de los individuos.

Los adultos son de mayor tamaño que el resto de los individuos, y presentan manchas marcadas en el dorso de color amarillo, y marcas de pelo blanco en los bigotes y nariz. En las hembras se puede observar la vulva, color rosado pálido, y en los machos los testículos blancos. Los sub adultos son de menor tamaño que los adultos, pero mayor a los demás individuos, y muestran un patrón de manchas no tan marcado. En cambio, los juveniles no presentan manchas definidas en la cara, y sus genitales aún no están visibles. Los infantes se diferencian claramente por su tamaño y porque usualmente son cargados por otros individuos (Soini 1982).

Una vez identificado el individuo focal, se le siguió durante la mayor cantidad de tiempo posible. Se procuró seguir a un mismo individuo durante todo el día de observación, para así tener datos completos de cada integrante del grupo, pero si el individuo focal se perdía por más de una hora, se elegía un nuevo focal. Cada vez que el focal realizaba un comportamiento auto-dirigido de interés (Tabla 2), se registró el evento y la duración en segundos (para los comportamientos auto-rascarse y auto-acicalarse), y la frecuencia (para los comportamientos tocarse y bostezar). Cuando el individuo dejaba de realizar el comportamiento por más de 3 minutos, el focal terminaba. Si después de este tiempo el individuo focal volvía a realizar otro comportamiento auto-dirigido, se le consideró como un

focal distinto. Por último, cuando era posible, al registrar un comportamiento auto-dirigido se registró la identidad del individuo más cercano al focal, y la distancia del mismo, además de cualquier otra información considerada relevante para explicar el comportamiento.

Análisis de datos

Los datos de cada población fueron separados en grupos por fechas debido a que la composición grupal de los grupos varió a lo largo del estudio (Tabla1). Para analizar los comportamientos auto-rascarse y auto-acicalarse calculé la proporción de tiempo de cada evento de estos comportamientos en cada uno de los focales realizados. Para ello, dividí la duración de cada comportamiento para la duración total del muestreo focal correspondiente. Después normalicé estas proporciones calculando la raíz cuadrada de la proporción, y el arco seno de esa raíz cuadrada (Atkinson 1985). En la Tabla 3 se muestra un resumen de los distintos análisis para cada set de datos. A continuación, detallo los análisis realizados para cada comportamiento.

Auto-rascarse

Registré en una tabla la ocurrencia de eventos de auto rascado de cada set de datos. Realicé un ANOVA con cada set de datos de cada grupo, para evaluar si existían diferencias de duración de tiempo de auto-rascado entre clases de edades (adulto, sub-adulto, juvenil e infante), y de igual manera para encontrar diferencias entre sexos. Para edades, no analicé el set de datos de TBS5-nov16, ya que solo se identificaron adultos. Para evaluar la diferencia entre sexos hice un ANOVA con datos solo de adultos, no analicé el set de datos TBS6-nov16, ya que no tuve datos suficientes. Analicé también la diferencia entre sexos de sub-adultos en dos sets de datos, SH2-nov17 y TBS1-nov16, y de juveniles del set SH2-nov17. También hice un ANOVA para identificar si existían diferencias intergrupales en la proporción de tiempo de auto rascado de los adultos. Solo trabajé con datos de adultos, ya que estos se encontraron presentes en todos los grupos, y presentaron auto-rascado en todos los sets de datos.

Auto-acicalarse

Registré en una tabla la ocurrencia de eventos de auto-acicalamiento de cada set de datos. Realicé un ANOVA para encontrar las diferencias en la proporción de tiempo de auto-

acicalamiento entre los individuos de diferente edad en cada grupo, solo con los grupos que presentaron más de 10 registros de este comportamiento: TBS1-nov16 y TBS6-nov16.

Tocarse y bostezar

Realicé una tabla con la ocurrencia de cada uno de los dos comportamientos en cada set de datos de cada grupo. Hice un análisis de Ji cuadrado por comportamiento para evaluar si hay diferencias en las frecuencias de estos comportamientos entre grupos.

Evaluación del efecto del individuo más cercano

Para evaluar si la frecuencia de comportamientos auto-dirigidos del individuo focal variaba dependiendo de la identidad del individuo más cercano, hice tablas de diadas para cada grupo para identificar las diadas con mayor probabilidad (frecuencia) de comportamientos auto-dirigidos (Linn et al. 1995). En mi análisis no incluí las interacciones adulto-infante cuando el infante se encontraba en la espalda del adulto pues es difícil evaluar si el comportamiento auto-dirigido se relacionaba con la presencia del infante o de otro individuo. No analicé diadas del set SH1-Feb17, ya que en ninguno de los focales se registró al individuo cercano.

En los resultados presento el promedio \pm la desviación estándar de las proporciones de tiempo reales, sin transformar.

RESULTADOS

Auto-rascarse

Este fue el comportamiento auto-dirigido que se dio con mayor frecuencia (Tabla 4). En todos los sets de datos de todos los grupos se registraron eventos de auto-rascado en adultos (Fig. 2).

Se encontraron diferencias significativas en las frecuencias de rascado entre clases de edad en dos grupos: SH1-Feb17 ($F_{1,32}=5,644$, $p=0,024$) y SH2-May17 ($F_{2,63}=3,430$, $p=0,039$). En SH1-Feb17 los infantes mostraron un mayor promedio de tiempo de rascado que los adultos (Fig. 3), mientras que en SH2-May17 fueron los adultos los que mostraron un mayor tiempo de rascado (Fig. 4). En los demás grupos, las diferencias en la duración de este comportamiento entre clases de edad no fueron significativas.

En todos los sets de datos, hembras y machos adultos presentaron diferencias en el comportamiento de auto-rascarse (Fig. 5), pero esta diferencia fue significativa solo en dos grupos, SH1-Feb17 ($F_{1,21}=4,452$, $p=0,047$) y TBS1-Sept17 ($F_{1,15}=5,770$, $p=0,030$). En ambos grupos, las hembras mostraron un mayor promedio de tiempo de rascado (Fig. 6 y 7). Las diferencias entre adultos de los dos sexos en los demás grupos no fueron significativas.

Se analizó la diferencia entre sexos de sub-adultos de SH2-Nov17 y TBS1-Nov16, este último mostró una diferencia significativa ($F_{1,11}=15,464$, $p=0,0023$), y las hembras tuvieron un mayor promedio de tiempo de rascado ($0,091\pm 0$, Fig. 8). Por último, no encontré diferencias significativas en la duración de este comportamiento entre los juveniles de los dos sexos del set de datos SH2-Nov17.

Encontré diferencias significativas en la duración del auto-rascado de adultos entre los sets de datos de los grupos ($F_{6,164}=52,405$, $p<0,0001$). La mayor proporción de tiempo de auto-rascado se dio en SH2-Nov17, mientras que la menor proporción fue en el mismo grupo en mayo 2017 (Fig. 9).

Auto-acicalarse

Este comportamiento fue más raro que el anterior, se registró en todos los grupos con una frecuencia relativamente baja, comparada con el auto-rascado (Tabla 4). La mayor

frecuencia fue en el set TBS1-Nov16, con 14 eventos, y TBS6-Nov16, con 10 eventos. No se encontró una diferencia significativa entre edades en la duración de este comportamiento en ninguno de los dos sets de datos analizado.

Tocarse y bostezar

Estos comportamientos fueron poco frecuentes, pero fueron registrados en casi todos los sets de datos (Tabla 4). Siempre fue más frecuente tocarse que bostezar. En SH1-Feb17 y TBS5-Nov16, no se registró ningún bostezo. Ambos comportamientos se dieron con mayor frecuencia en Tiputini pero estas diferencias no fueron significativas.

Evaluación del efecto del individuo más cercano

Se encontró una alta variabilidad entre las diadas de individuo focal e individuo más cercano para todos los comportamientos auto-dirigidos, en todos los sets de datos de cada grupo. No se encontró ningún patrón definido de cómo responde un mismo focal a distintos individuos. Para el grupo SH2 se observaron más diadas en el periodo de noviembre 2017, con frecuencias más altas de comportamientos auto-dirigidos entre juveniles (Tabla 5). En los grupos TBS1-Nov16 y TBS5-Nov16 se registraron pocos comportamientos por diadas, mientras que el grupo TBS6 en los periodos de noviembre 2016 y noviembre 2017, se registró un número mayor de comportamientos por diadas. En los grupos de Tiputini, las diadas entre adultos registraron una mayor frecuencia de auto-rascado.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este estudio reportamos cuatro comportamientos auto-dirigidos: auto-rascado, auto-acicalamiento, tocarse y bostezar; estos comportamientos se registraron en todos los grupos de leoncillos. De igual manera a lo reportado en otros estudios, el auto-rascado fue el comportamiento con mayor ocurrencia (Maestriperi et al. 1992). Los grupos SH2 en el periodo de noviembre 2017 y TBS6 en septiembre 2017 fueron los que más tiempo dedicaron al comportamiento de auto-rascado.

Las diferencias en el tiempo dedicado por los individuos focales a rascarse pueden estar relacionadas con el tamaño y composición grupal. El grupo SH2 en noviembre 2017 tuvo el mayor tamaño de todos los grupos estudiados, con 9 individuos: 2 adultos, 3 sub-adultos, 2 juveniles y 2 infantes. En esta especie, ese tamaño es el máximo que un grupo puede alcanzar antes de dividirse (Soini 1982; de la Torre et al. 2009) por lo que es posible que en este grupo haya existido una mayor tensión, en especial entre los sub-adultos, que son normalmente los que se dispersan (Soini 1982). Aunque la diferencia entre grupos de edades para auto-rascado no fue significativa para este grupo, los sub-adultos mostraron un mayor tiempo de rascado. En otras especies de primates, se ha visto que los comportamientos auto-dirigidos se asocian con la incertidumbre de ser atacados por individuos del mismo grupo que presenten un mayor rango de dominancia (Troisi 2002). Dado que los comportamientos agresivos entre miembros de un grupo son raros en los leoncillos, es posible que el rascarse sea una manifestación del estrés o ansiedad de los subadultos porque deben salir del grupo natal y buscar pareja.

El menor tiempo que los individuos del grupo SH2 dedicaron a rascarse en mayo 2017 en comparación con noviembre 2017, puede estar relacionado a un menor tamaño grupal en ese periodo (8 vs. 9 individuos). Sin embargo, dado que los dos periodos de estudio corresponden a dos épocas climáticas diferentes es posible también que el registro de este comportamiento se haya visto afectado por una menor visibilidad de los individuos en la época lluviosa (mayo). Si ese fuera el caso, deberíamos encontrar el mismo patrón en los otros grupos (duración menor de comportamientos en época lluviosa), pero esto no ocurre (Fig. 4). La toma de datos por parte de diferentes investigadores también podría haber influido; sin embargo, dado que en todas las épocas al menos un 40% del tiempo total de

observación fue realizado por parejas de observadores previamente entrenados, y que el registro de datos se basó en un consenso entre los dos, es poco probable que esto, por sí solo, explique las diferencias encontradas.

El comportamiento auto-dirigido puede verse influenciado por factores externos, y variar dependiendo la actividad del animal en ese momento. Por ejemplo, se ha visto que la tasa de estos comportamientos es menor cuando el individuo se encuentra buscando alimento (Kutsukake, 2003). En los leoncillos se han reportado diferencias interpoblacionales en el tiempo que los leoncillos dedican a sus distintas actividades: descanso, viaje, búsqueda de alimentos y alimentación de exudados (Yépez et al. 2005). Si bien los leoncillos basan su alimentación en exudados durante todo el año, existen diferencias en el tiempo que dedican a la cacería de presas animales que podrían estar relacionadas con diferencias estacionales en su disponibilidad (Yépez et al. 1995). En ese contexto, si los leoncillos en época lluviosa dedican más tiempo a la búsqueda y cacería de presas animales, esto podría explicar, al menos en parte, la reducción del tiempo del auto-rascado encontrada en el grupo SH2.

En los grupos SH1 y SH2 encontré diferencias significativas en el tiempo que las distintas clases de edad dedicaron a auto-rascarse; sin embargo, cada grupo mostró un patrón diferente. En SH1, un grupo de 4 individuos, los 2 infantes registraron un mayor promedio de tiempo de rascado, mientras que en SH2, en mayo 2017, fueron los adultos quienes se rascaron más que los infantes. La razón de esta diferencia podría estar relacionada con la reproducción cooperativa de esta especie, en la que usualmente la madre se encarga de amamantar a los infantes, mientras que el macho adulto e hijos de mayor edad se encargan su cuidado y transporte (Burkart y Schaik 2010; de la Torre 2017). Como en SH1 solo estaban los dos adultos a cargo de los dos infantes, estos podrían haber experimentado mayor ansiedad al pasar tiempo solos cuando los padres estaban buscando alimento, reflejando esta ansiedad en un mayor tiempo de auto-rascado. También se puede reflejar ansiedad, y por ende comportamientos auto-dirigidos en los adultos de este grupo, debido a que se encuentran coordinando otras actividades, además del cuidado de las crías, como vigilancia, protección del grupo y del territorio (Burkart y Schaik 2010).

En el grupo SH2, en mayo 2017, fueron los infantes los que menos tiempo dedicaron a auto-rascarse, lo cual puede explicarse por el hecho de que son dos infantes cuidados por 7 individuos. Los altos promedios de tiempo de rascado de adultos y juveniles pueden deberse

a las interacciones que estos reproductores cooperativos presentan para coordinar el cuidado de los infantes. Se ha visto que, para transferir un infante de un cuidador a otro, estos se coordinan; y que una transferencia exitosa requiere de altos niveles de tolerancia social de los cuidadores y la habilidad de coordinar el comportamiento en espacio y tiempo. En otras especies con reproducción cooperativa, se ha visto también que los cuidadores pueden competir por llevar al infante, como una motivación social para recibir un reconocimiento de los dominantes (Burkart y Schaik 2010). El miedo a fallar en esta actividad de cuidado de las crías, generaría ansiedad y un mayor tiempo de auto-rascado, pues el fallo podría afectar las relaciones de ese individuo con el resto del grupo (Troisi 2002). En los sistemas de reproducción cooperativa, las relaciones entre los individuos del grupo son importantes, debido a que, si se alteran, la supervivencia de las crías podría correr peligro (Solomon y French 1997). En este contexto, el tiempo dedicado a comportamientos auto-dirigidos de adultos, sub adultos y juveniles, podría estar relacionados con ansiedad social, debido a la falta de seguridad y miedo al fracaso (Troisi 2002).

Entre machos y hembras, la diferencia del tiempo de auto-rascado fue significativa para los grupos SH1 y TBS6 en septiembre 2017. Estos resultados concuerdan con estudios realizados en otras especies de primates, en los que se ha visto que los auto-rascados difieren entre sexos (Kutsukake 2003). En el caso de chimpancés estudiados, las hembras fueron las que presentaron mayor tiempo de auto-rascado, lo cual sugiere una mayor ansiedad social (Kutsukake 2003). En los grupos de leoncillos también fueron las hembras las que dedicaron más tiempo a este comportamiento.

En Tiputini el grupo TBS6 en septiembre 2017 presentó el mayor número de eventos de auto-rascado. Este grupo desapareció en ese periodo, mientras se lo estaba estudiando en el campo, y fue el último grupo en desaparecer de Tiputini. Los grupos TBS1 y TBS5 desaparecieron entre julio y agosto de 2017. La desaparición de los 4 individuos del grupo TBS6 se dio en un lapso de 2 días. Se desconoce la razón de la pérdida de los grupos, pero los altos promedios de tiempo de rascado podrían relacionarse con un mayor estrés de los individuos.

La alta variabilidad entre las diadas del individuo focal e individuo más cercano era esperable debido a que las relaciones entre individuos de un grupo no solo dependen de la edad y sexo, sino también de la personalidad de cada miembro del grupo. Un mismo

individuo mantiene distintas relaciones sociales con cada uno de los demás individuos del grupo, y por ende interactúa de una manera distinta con cada uno. Cada individuo tiene un comportamiento social distinto; en macacos se ha visto que esto es el resultado de la experiencia emocional dada por la variedad de estímulos sociales y no sociales (Thierry et al. 2004). Aunque no encontré un patrón definido de cómo responde un mismo focal a otro con distinto sexo o grupo de edad, en los grupos TBS5 y TBS6 en noviembre 2017, hubo un número relativamente alto de comportamientos auto-dirigidos en las diadas entre hembras y machos adultos. En estudios en otras especies de primates se ha visto que hay una correlación positiva entre la frecuencia y tiempo de auto-acicalado cuando el macho se encontraba a un metro de la hembra. También se ha visto un incremento en las frecuencias de auto-rascado de hembras cuando el macho está cerca (Castles et al. 1999).

TBS6, en el periodo de noviembre 2017, mostró una alta frecuencia de comportamientos auto-dirigidos en las diadas, mayormente en adultos. Este fue el último grupo en desaparecer en Tiputini, por lo que los comportamientos, además de estar relacionados con estresores sociales, pueden haberse dado por otros factores ambientales que estaban afectando a los leoncillos. Se ha estudiado en otras especies de primates, como en macacos japoneses, que estos comportamientos se asocian no solo con interacciones sociales e influencias medioambientales, sino también están influidos por la carga parasítica de los individuos (Duboscq et al. 2016).

El auto-acicalamiento, se registró en todos los grupos y periodos de estudio, pero con menor frecuencia que el auto rascado (Tablas 4 y 5). También se registraron eventos de tocado y bostezo en todos los sets de datos, con mayor frecuencia en Tiputini. La mayor frecuencia de estos comportamientos en esta población podría estar relacionada con los niveles altos de cortisol fecal reportados para algunos de estos grupos en años anteriores (Galindo 2016). Otros estudios han reportado que niveles altos de estrés que se mantienen por periodos prolongados tienen efectos negativos sobre la reproducción y supervivencia de los individuos (Rangel-Negrín et al. 2009). Si este fue el caso de la población en Tiputini, esto podría estar relacionado con la desaparición de los grupos de estudio en el 2017. Sin embargo, mis resultados no me permiten evaluar si la duración y la frecuencia de los comportamientos auto-dirigidos se relaciona directamente con los niveles de estrés de los individuos pues las mediciones de cortisol y los registros de comportamiento se hicieron en tiempos diferentes.

Lo que mis resultados si sugieren es que el ambiente social, definido por el tamaño y composición grupal, así como por la personalidad de los individuos, afecta la duración y frecuencia de los comportamientos auto-dirigidos. Esto ha sido reportado en otros estudios (p.e. Freeman y Gosling 2010; Kutsukake 2003) y evidencia la importancia de este tipo de comportamientos para entender las interacciones sociales entre individuos.

Mis resultados son preliminares y deben ser complementados con estudios que nos ayuden a entender mejor las interacciones sociales en los grupos de leoncillos que facilitan tanto su reproducción cooperativa como su sistema de cooperación en la alimentación por exudados (de la Torre et al. 2018). Por medio del estudio de comportamientos auto-dirigidos entre diadas, se podría evaluar las relaciones entre la hembra sexualmente madura y los demás integrantes del grupo. Como se ha estudiado en babuinos, las tasas de comportamientos auto-dirigidos aumentan cuando el individuo cercano es un subordinado, lo que puede ayudar a medir la incertidumbre durante las relaciones sociales, que tan segura es la relación, y si esta tiene un valor alto (Castles et al. 1999). Adicionalmente, los comportamientos auto-dirigidos pueden utilizarse no solo como un indicador de las relaciones sociales, sino para ayudarnos a determinar si estresores externos están debilitando las poblaciones, complementando los resultados de estudios de cortisol fecal.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Atkinson, A. C. (1985), *Plots, Transformations, and Regression*, New York: Oxford University Press.
- Bales, K., Dietz, J., Baker, A., Miller, K., y Tardif, S. (2000). Effects of Allocare-Givers on Fitness of Infants and Parents in Callitrichid Primates. *Folia Primatol*, 27-38.
- Burkart, J., y Schaik, C. (2010). Cognitive consequences of cooperative breeding in primates? *Animal Cognition*, 13, 1-19.
- Castles, D., Whinten, A., y Aureli, F. (1999). Social anxiety, relationships and self-directed behaviour among wild female olive baboons. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 58, 1207-1215.
- de la Torre, S., Yépez, P., y Snowdon, C. (2009). Conservation. En L. C. Davis, S. M. Ford, & L. Porter, *The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation* (págs. 541-464). Springer Science-Business Media.
- de la Torre S, Yopez P, Payaguaje A y Payaguaje H (2018) Ecología de la alimentación y comportamiento reproductivo de *Cebuella pygmaea* en Ecuador. En: Urbani B, Kowalewski M, Cunha RGT, de la Torre S & L Cortes-Ortiz (eds.). *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas(IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 453-462.
- De la Torre Herrera, A. L. (2017). Caracterización de las relaciones sociales de un grupo en cautiverio de *Cebuella pygmaea*. Trabajo de Titulación previo a la obtención del título de Licenciada en Biología. Universidad San Francisco de Quito, Quito
- Duboscq, J., Romano, V., Sueur, C., y MacIntosh, A. (2016). Scratch that itch: revisiting links between self-directed behaviour and parasitological, social and environmental factors in a free-ranging primate. *ROYAL SOCIETY OPEN SCIENCE*, 3 : 160571.<http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160571>
- Dunbar, R. (2012). Bridging the bonding gap: the transition from primates to humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 1837–1846.

- Espinosa, E., de la Torre, S., Arahana, V., y Torres, M. (2015). Evaluación del nivel de estrés en leoncillos (*Cebuella pygmaea*) mediante la medición de cortisol en heces. *Avances en Ciencias e Ingenierías*, B24-B29.
- Freeman, H., y Gosling, S. (2010). Personality in Nonhuman Primates: A Review and Evaluation of Past Research. *American Journal of Primatology*, 72, 653-671.
- Galindo, JB. (2016) Evaluación del nivel de estrés en leoncillos (*Cebuella pygmaea*) mediante la medición de cortisol en heces. Trabajo de Titulación previo a la obtención del título de Ingeniero en Procesos Biotecnológicos. Universidad San Francisco de Quito, Quito
- Kutsukake, N. (2003). Assessing Relationship Quality and Social Anxiety among Wild Chimpanzees Using Self-Directed Behaviour. *Behaviour*, 1153-1171.
- Linn, G., Mase, D., Lafrancois, D., O'Keeffe, R., y Lifshitz, K. (1995). Social and menstrual cyclephase influences on the behavior of group-housed *Cebus apella*. *American Journal of Primatology*, 35, 41-57.
- Maestriperi, D., Schino, G., Aureli, F., y Troisi, A. (1992). A modest proposal: displacement activities as an indicator of emotions in primates. *Animal Behaviour*, 44, 967-979.
- Rangel-Negrín, A., Alfaro, J., Valdez, R., y Romano, M. (2009). Stress in Yucatan spider monkeys: effects of environmental conditions on fecal cortisol levels in wild and captive populations. *Animal Conservation*, 496-502.
- Sapolsky, R. (2005). The Influence of Social Hierarchy on Primate Health. *Science*, 648-652.
- Silk, J. (2017). Social Components of Fitness in Primate Groups. *SCIENCE*, 1347-1351.
- Soini, P. (1982). Ecology and Population Dynamics of the Pygmy Marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatol.*, 39, 1-21.
- Solomon, N., y French, J. (1997). *Cooperative Breeding in Mammals*. New York: Cambridge University Press.
- Thierry, B., Singh, M., y Kaumans, W. (2004). *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Troisi, A. (2002). Displacement Activities as a Behavioral Measure of Stress in Nonhuman Primates and Human Subjects. *Stress*, 47-54.

USFQ. (2014). *Tiputini*. Recuperado el 10 de Abril de 2018, de Universidad San Fransisco de Quito: http://www.usfq.edu.ec/programas_academicos/Tiputini/Paginas/About-us.aspx

Yépez, P., de la Torre y Snowdon, C.T. (2005). Interpopulation differences in exudate feeding of pyfmy marmosets in ecuadorian amazonia. *American Journal of Primatology*. 66: 145-158.

Welcome to Sacha Lodge. (2017). Recuperado el 10 de Abril de 2018, de Sacha Lodge: <http://www.sachalodge.com/>

ANEXO A: TABLAS

Tabla 1. Tamaño y composición de los grupos de leoncillos estudiados en Sacha y Tiputini entre los años 2016-2017 (A: adulto SA: subadulto, J: juvenil, I: infante, M: macho, H: hembra)

| Sitio | Fecha | Grupo | Número de individuos | Composición grupal | Abreviación |
|----------|------------------|-------|----------------------|--|-------------|
| Sacha | Febrero, 2017 | 1 | 4 | 1 AM, 1 AH, 2 I | SH1-Feb17 |
| Sacha | Noviembre, 2017 | 2 | 9 | 1 AM, 1 AH, 1 SAH, 2 SA, 1 JM, 1 JH, 2 I | SH2-Nov17 |
| Sacha | Mayo, 2017 | 2 | 8 | 1 AM, 1 AH, 2 SA, 2 J, 2 I | SH2-May17 |
| Tiputini | Noviembre, 2016 | 1 | 7 | 1 AM, 1 AH, 1 SAH, 1 SAM, 1 SA, 2 J | TBS1-Nov16 |
| Tiputini | Noviembre, 2016 | 5 | 2 | 1 AM, 1 AH | TBS5-Nov16 |
| Tiputini | Noviembre, 2016 | 6 | 5 | 1 AM, 1 AH, 2 SA, 1 J | TBS6-Nov16 |
| Tiputini | Septiembre, 2016 | 6 | 5 | 1 AM, 1 AH, 1 SA, 1 J | TBS7-Sep16 |

Tabla 2. Comportamientos auto-dirigidos

| Comportamiento Auto-dirigido | Descripción |
|------------------------------|--|
| Auto-rascarse | El individuo utiliza las puntas de los dedos y las uñas de las manos o pies, para rascar cualquier parte del cuerpo, con frecuencia la cabeza en forma repetitiva. |
| Acicalamiento | Con una o ambas manos, el individuo se hurga y/o cepilla lentamente el pelaje. |
| Tocarse | Otras formas de tocarse el cuerpo con la mano, como limpiarse los ojos, inspeccionar pies, y colocar su mano en la boca. |
| Bostezar | Movimiento breve de la boca. No se considera como auto-dirigido si es que esta acompañado de señales de agresión o excitación. |

Fuente: (Troisi 2002; Castles et al. 1999)

Tabla 3. Análisis estadístico para cada set de datos

| Set de datos | Análisis |
|---------------------|--|
| SH1-Feb17 | ANOVA edades: auto-rascarse ANOVA sexos adultos: auto-rascarse |
| SH2-Nov17 | ANOVA edades: auto-rascarse ANOVA sexos adultos: auto-rascarse |
| SH2-May17 | ANOVA edades: auto-rascarse ANOVA sexos adultos: auto-rascarse |
| TBS1-Nov16 | ANOVA edades: auto-rascarse ANOVA edades: auto-acicalarse ANOVA sexos adultos: auto-rascarse ANOVA sexos sub-adultos: auto-rascarse |
| TBS5-Nov16 | ANOVA sexos adultos: auto-rascarse |
| TBS6-Nov16 | ANOVA edades: auto-rascarse ANOVA edades: auto-acicalarse |
| TBS7-Sep16 | ANOVA edades: auto-rascarse ANOVA sexos adultos: auto-rascarse |
| TODOS | ANOVA intergrupales adultos: auto-rascarse |

Tabla 4. Frecuencias de comportamientos auto-dirigidos de cada set de datos

| Grupo | Auto-rascado | Auto-acicalado | Tocarse | Bostezar |
|--------------|---------------------|-----------------------|----------------|-----------------|
| SH1-Feb17 | 34 | 5 | 1 | 0 |
| SH2-May17 | 66 | 5 | 2 | 1 |
| SH2-Nov17 | 86 | 4 | 1 | 1 |
| TBS1-Nov16 | 34 | 14 | 12 | 2 |
| TBS5-Nov16 | 24 | 5 | 4 | 0 |
| TBS6-Nov16 | 29 | 10 | 4 | 1 |
| TBS6-Sep17 | 70 | 5 | 1 | 3 |

Tabla 5. Frecuencia de comportamientos auto-dirigidos entre diadas en los grupos de estudio

| Diada | | SH2- May17 | SH2- Nov17 | TBS1- Nov16 | TBS5- Nov16 | TBS6- Nov16 | TBS6Nov17 |
|-------|---------|---------------|---------------|----------------|----------------|----------------|-----------|
| Focal | Cercano | | | | | | |
| AH | AM | | 4 | | 4 | | 11 |
| AM | AH | | | | 1 | | 10 |
| A | A | | | | 2 | | 21 |
| A | J | | | 1 | | | |
| AM | SA | | | | | 1 | |
| AH | J | | | | | 4 | |
| A | I | 1 | | | | | |
| SA | SA | | 6 | 1 | | | |
| SA | A | | | 2 | | | 11 |
| SA | J | | 2 | | | 3 | |
| J | J | 1 | 12 | | | | |
| J | A | 1 | | | | | |
| I | I | 2 | | | | | |
| I | J | 2 | | | | | |

ANEXO B: FIGURAS

Figura 1. Áreas de estudio

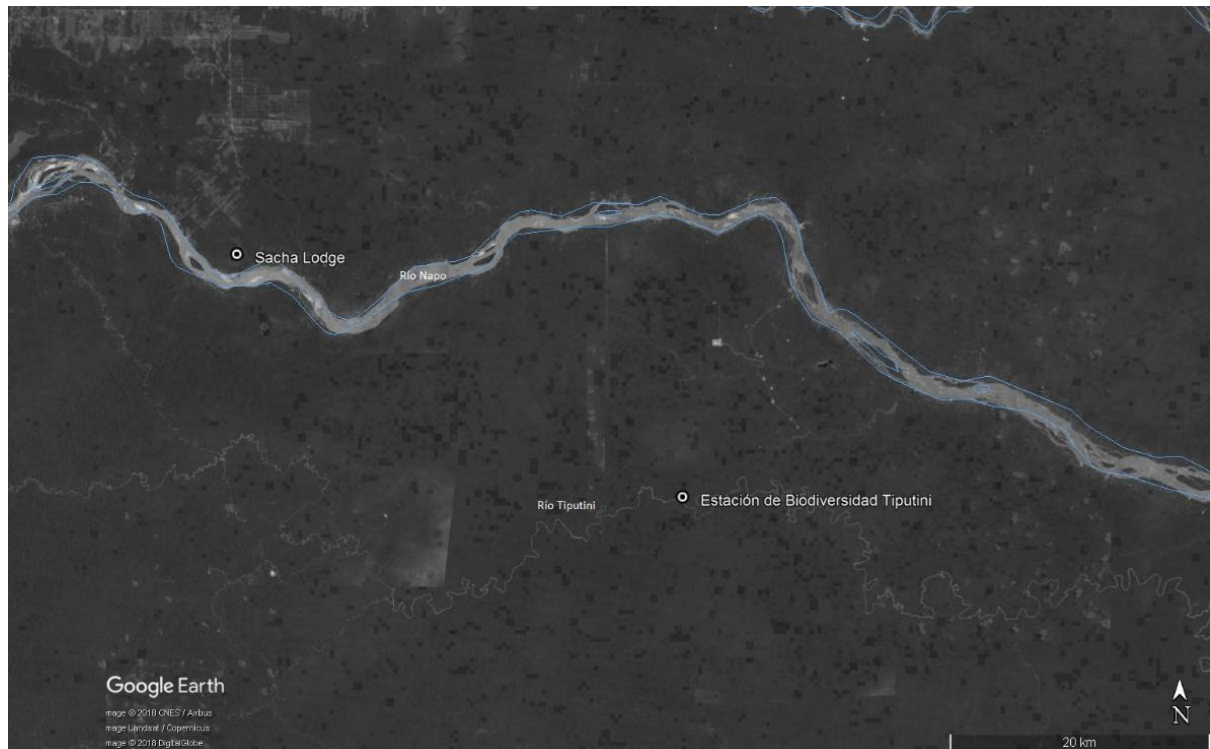


Figura 2. Medias \pm desv. est. de la proporción de tiempo de auto-rascado de grupos de edades (A: adulto, I: infante, J: juvenil, SA: subadulto)

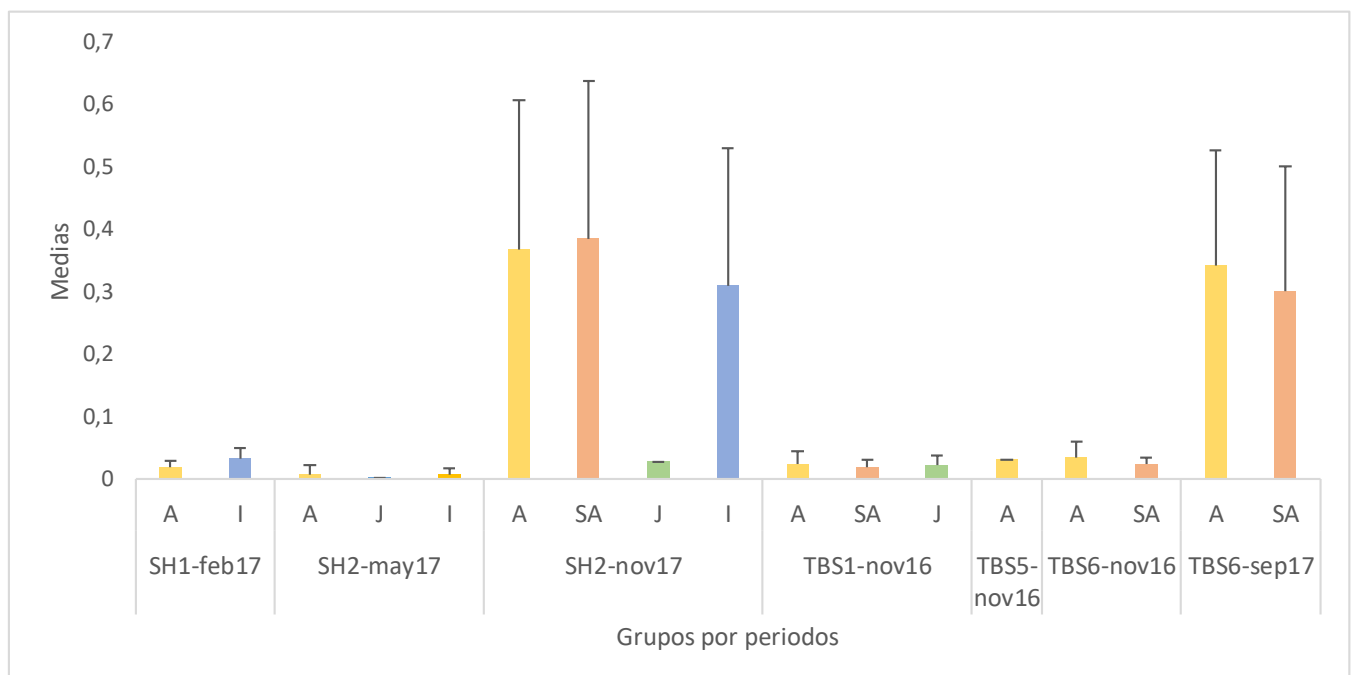


Figura 3. Medias de proporción de tiempo de auto-rascado de SH1-Feb 17 (A: adulto, I: infante)

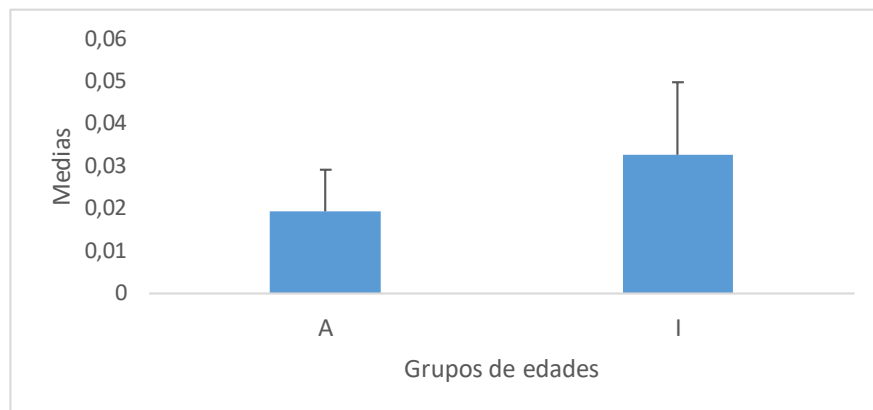


Figura 4. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de SH2-May17 (A: adulto, I: infante, J: juvenil)

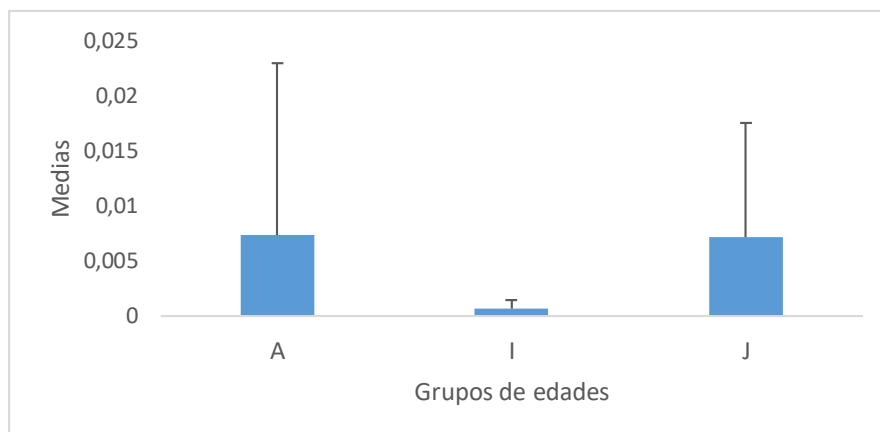


Figura 5. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de sexos de adultos (H: hembra; M: macho)

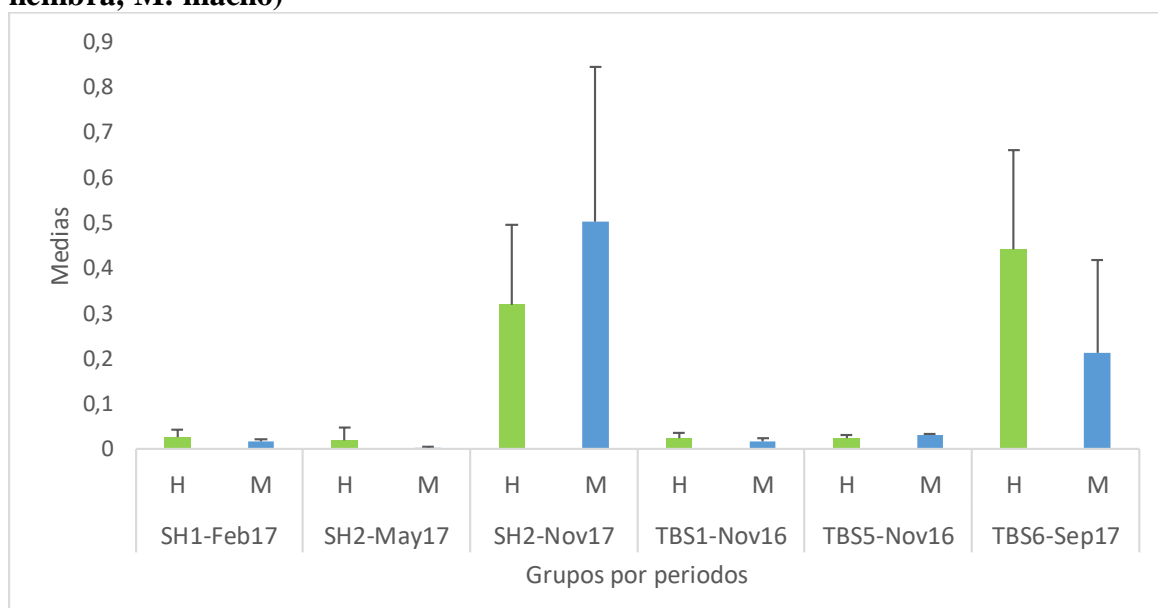


Figura 6. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de adultos de SH1-Feb17 (H: hembra; M: macho)

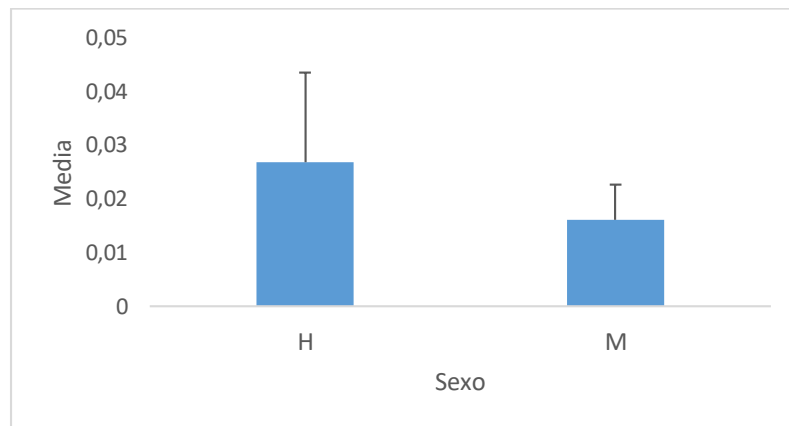


Figura 7. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de adultos de TBS1-Sep17 (H: hembra; M: macho)

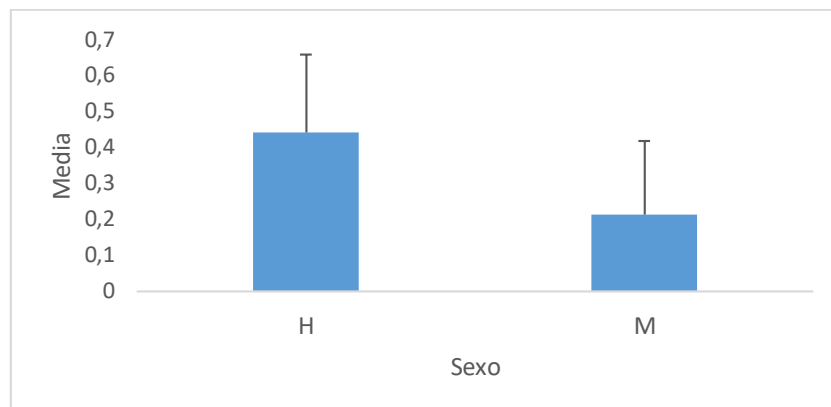


Figura 8. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de sub-adultos de TBS1-Nov16 (H: hembra; M: macho)

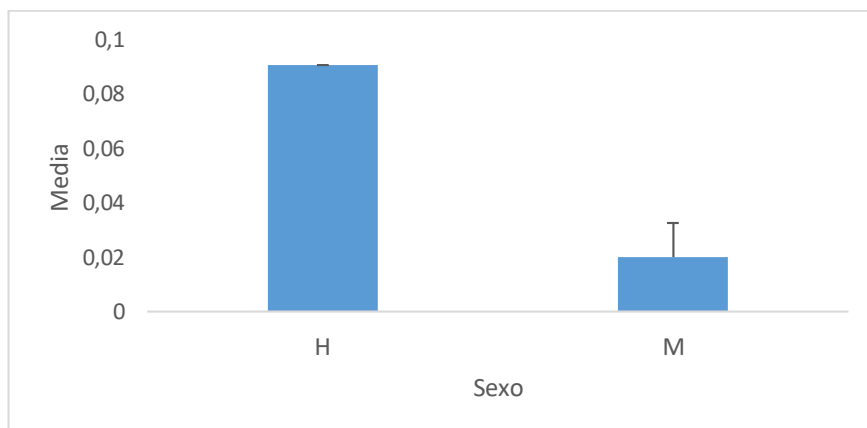


Figura 9. Medias de la proporción de tiempo de auto-rascado de adultos de todos los sets de datos

