



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA

LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN

Relación entre el órgano vomeronasal y el comportamiento sexual en monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en el Noreste Argentino

Autor: Ifran, Nicolás.

Directora: Dra. Raño, Mariana.

Co-director: Dr. Kowalewski, Martin M.

Lugar de trabajo: Estación Biológica Corrientes (CECOAL - CONICET)

Año: 2022

Índice

DENOMINACIÓN	3
RESUMEN	3
INTRODUCCION	4
Modelo de estudio: Monos aulladores negros y dorados (<i>Alouatta caraya</i>)	8
Objetivos generales	9
Objetivos específicos	9
Hipótesis y predicciones	9
MATERIALES Y METODOS	9
RESULTADOS	11
DISCUSIÓN	19
CONCLUSIÓN	21
BIBLIOGRAFIA	22

DENOMINACIÓN

Relación entre el órgano vomeronasal y el comportamiento sexual en monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en el Noreste Argentino

RESUMEN

El órgano vomeronasal (OVN) es el órgano receptor de un sistema sensorial que está involucrado en la comunicación química, mediante la liberación de feromonas. Se sugiere que este órgano ha ido perdiendo funcionalidad a lo largo de la evolución de los primates no humanos (PNH), y conforme fue aumentando el tamaño del cerebro, el sentido de la visión fue tornándose más indispensable. Se ha sugerido que la pérdida de la funcionalidad del OVN podría asociarse a la presencia de una visión tricromática, por un proceso donde la visión se hace más prominente en desmedro del olfato. En el caso de los prosimios (Estrepshirinos) se ha detectado en varias especies un OVN funcional, asociada a la captación de las feromonas, las cuales brindan información sobre aspectos relevantes de su estado reproductivo, como el inicio de la pubertad, el momento de la ovulación, entre otras posibles funciones. Mientras que los catarrinos (monos del Viejo Mundo) se caracterizan por la regresión prenatal y la pérdida de todos los elementos neuronales del OVN; en los platirinos (monos del Nuevo Mundo o neotropicales) y tásidos el OVN es muy variable en microanatomía epitelial y posiblemente en función. Por lo tanto, esta propuesta tiene dos objetivos: 1) describir y evaluar el papel que cumple el OVN en algunas especies de prosimios, platirinos, y catarrinos para comprender su funcionalidad y su relación con el resto de los sentidos; y 2) explorar la funcionalidad del OVN en una especie de primate neotropical, *Alouatta caraya*, en relación con la visión tricromática y los comportamientos socio-sexuales. Para ello se llevó a cabo una revisión bibliográfica exhaustiva y un análisis cuantitativo de la información relevada. Se ha seleccionado la especie *Alouatta caraya*, ya que es una de las pocas especies del neotrópico que presenta dicromatismo y dimorfismo sexual además de contar con una base de datos acerca de las estrategias reproductivas implementadas según el sexo, que sugiere el uso de las feromonas como mecanismo de comunicación. Los resultados obtenidos en este trabajo permitieron generar nuevos conocimientos para la especie en relación con el OVN y continuar comprendiendo las estrategias reproductivas de la misma, en relación con la presencia de feromonas.

INTRODUCCION

El órgano vomeronasal (OVN) o de Jacobson está presente en muchas especies de primates; constituye un tejido con la función de coleccionar y atraer moléculas del aire que respiran (feromonas). Es parte de un sistema olfativo secundario donde se asienta la comunicación vía feromonas, una adaptación de suma importancia para, la comunicación sexual entre machos y hembras. Este sistema no estaría presente en todo el Orden Primates y es todavía una pregunta dentro de la disciplina su función con relación a la diversidad de especies existente. En esta tesis se propone evaluar la presencia del órgano vomeronasal (OVN) en el Orden Primates e intentar explorar la relación de este con la adquisición de una visión más desarrollada. En particular, se pretende explorar la función de este órgano en monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) a partir de datos comportamentales que indicarían en forma indirecta su presencia y realizar una comparación con el resto de las especies de Primates en un marco evolutivo.

Los primates son mamíferos placentarios con una amplia diversidad de especies. Se dividen principalmente en dos grupos o subórdenes: los Estrepsirrininos, que incluyen lémures (Lemuroidea) y lorises (Lorisoidea) y los Haplorrininos, que se dividen a su vez en dos Infraórdenes, los Tarsiiformes que tienen una única familia (Tarsiidae) y los Anthroipoidea que presentan un total de seis familias actuales agrupadas en dos parvórdenes respectivamente, los Platiirrininos y los Catarrininos (Rocatti y Perez 2019). Para este trabajo se utilizará la clasificación propuesta en Kowalewski *et al.* (2016) (Fig. 1).

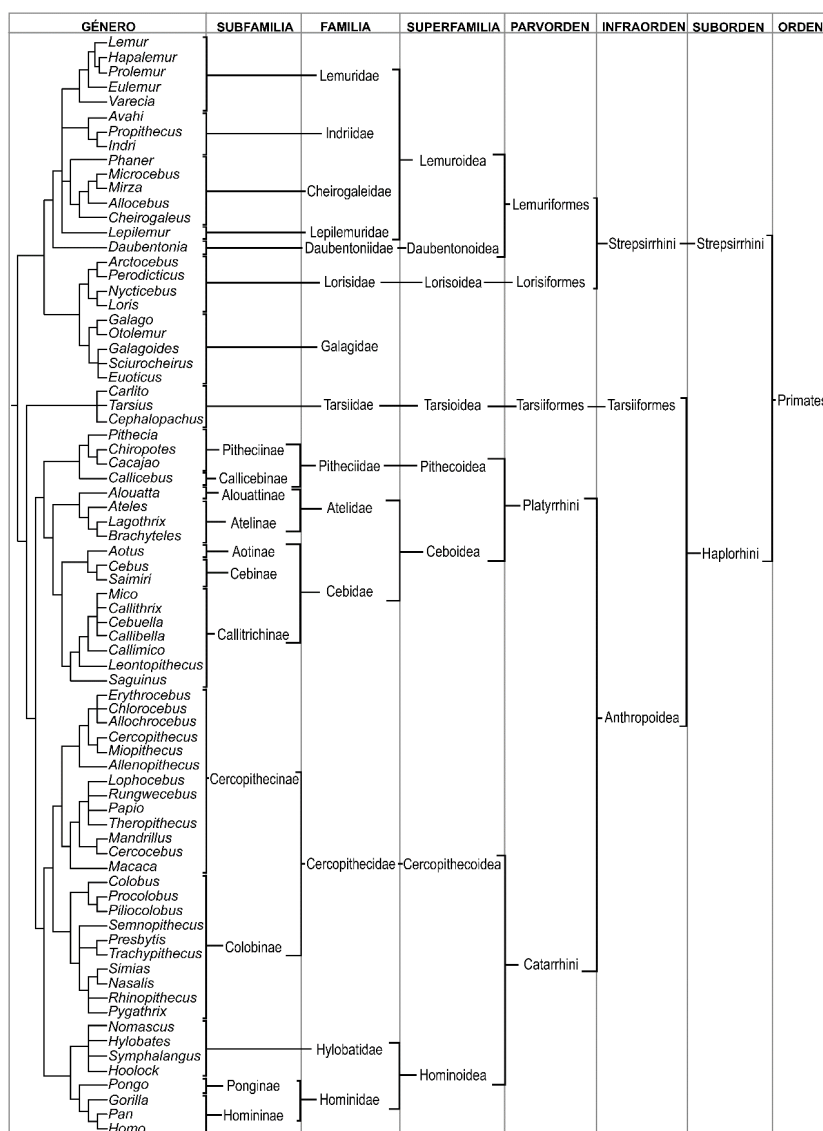


Figura 1. Cladograma que refleja las relaciones filogenéticas de los géneros de primates vivos (modificado de Fleagle 2013) en Kowalewski et al. 2016.

La comunicación animal es un proceso complejo que se ha moldeado en el transcurso de la evolución, por lo que está vinculado al desarrollo anatómico y fisiológico de las especies. A su vez, esto ha permitido que un organismo sea capaz de distinguir en un entorno heterogéneo aquellas señales que le son relevantes para su supervivencia (Albone 1984; Drea 2015). El sistema olfatorio de los mamíferos se ha especializado en la percepción de componentes químicos que regulan una gran diversidad de funciones (Cerdeja Molina *et al.* 2000; Stoddart 1980). En los mamíferos, en general, la comunicación química es un importante regulador de la estructura social y de la reproducción (Ziegler *et al.* 2011; Garrett *et al.* 2013; Hohenbrink 2013). Las funciones más importantes vinculadas al reconocimiento individual y del grupo son el marcaje territorial y el del área de acción (Dulac y Torello 2003; Bigiani *et al.* 2003; Smith *et al.* 2011). La manera en la que ocurre este marcaje depende de la especie, puede realizarse en sitios específicos del ambiente, sobre el cuerpo de otro animal o sobre su propio cuerpo, mediante

secreciones provenientes de las glándulas exócrinas, de heces, de orina o vaginales (Albone 1984). Las señales olfativas tienen ventajas en relación con otras modalidades sensoriales, dado que los olores suelen ser una mezcla de muchas sustancias y pueden proporcionar simultáneamente varios niveles de información (Dulac y Torello 2003). Además, el olfato es útil cuando las señales visuales son difíciles de ser detectadas y es frecuentemente utilizado en especies de hábitats nocturnos (Snowdon *et al.* 2006). Por otro lado, las señales olfativas pueden ser energéticamente menos costosas de producir respecto a otros tipos de señales y son más duraderas en el tiempo en relación con las señales visuales (Snowdon *et al.* 2006).

Uno de los componentes químicos que más utilizan distintas especies de mamíferos para contextos de comunicación son las feromonas, cuyos efectos se pueden encontrar en el ámbito fisiológico o conductual, dependiendo del mensaje que se emita y del contexto en el cual se perciba (Molina *et al.* 2000; Dulac y Torello 2003; Snowdon *et al.* 2006; Stoddart 1980). Son compuestos volátiles, se caracterizan por ser especie-específicos y son detectados mediante la presencia de un OVN (órgano situado en la base de la cavidad nasal y separado del MOE (epitelio olfatorio principal) (Keverne 1999; Cerda-Molina *et al.* 2000; Zhang y Webb 2003).

Entre otras funciones, el OVN se asocia a respuestas comportamentales como la agresión entre machos; o fisiológicas, tales como el inicio de la pubertad, el estro o la inducción al apareamiento (Keverne 1999; Zhang y Webb 2003; Sarria-Echegaray *et al.* 2014; Villán-Gaona *et al.* 2016). En el caso de los primates no-humanos, se reportó la comunicación química asociada a las interacciones socio-sexuales. Algunos ejemplos son los estudios realizados por Snowdon *et al.* (2006) en calitricidos (tamarinos y titíes) en cautiverio, por Campos *et al.* (2007) en *Cebus capucinus* silvestres con relación al marcaje y olfato de orina, y Rushmore *et al.* (2012) donde analizaron el comportamiento de recolección/selección de alimentos de diferente calidad en lémures (*Varecia variegata*, *Varecia rubra*).

Estudios relativamente recientes (Garrett *et al.* 2013; Smith 2011; Rocatti *et al.* 2014; Drea 2015) señalan la existencia de conexiones directas entre el OVN y el sistema límbico y otras áreas del cerebro, implicando al hipotálamo anterior (HA) y las áreas preópticas medial (MPOA), posiblemente involucradas en la participación de la excitación sexual. Por ejemplo, en titíes comunes (*Callithrix jacchus*), Dixon y Lloyd (1988) lesionaron el HA y MPOA y lo asociaron a una reducción del comportamiento copulatorio y al interés sexual de los machos hacia las hembras sin afectar el comportamiento de acicalamiento o afiliación de las parejas. Actualmente hay una gran cantidad de estudios referidos a las feromonas y el OVN, no solamente en primates sino también en otros mamíferos (Smith *et al.* 1997; 2002; 2005; 2007; 2011; 2014; Meredith 2001; Dominy y Lucas 2001; Ziegler *et al.* 2011; Garrett *et al.* 2013; Crawford y Drea 2015).

Los datos anatómicos, fisiológicos, comportamentales y genéticos generalmente muestran la falta de sensibilidad a las feromonas mediada por el OVN en humanos, simios y Haplorhini respecto a otros mamíferos placentarios que sí presentarían sensibilidad a las feromonas, así como también los animales domésticos (perro, gato) u otras especies de animales silvestres como el *Procyon cancrivorus* (aguará papé o mayuato), y también roedores como *Pedetes capensis* (liebre saltarina) (Loo 1973; Stoddart 1980; Keverne 1999; Meredith 2001;

Zhang y Webb 2003; Liman e Innan 2003; Dulac y Torello 2003). En este sentido, se ha propuesto una hipótesis evolutiva, desarrollada gradualmente durante los últimos 20 años, la cual afirma que el rol de la comunicación de las feromonas fue reemplazado por la visión del color en los Catarrhini (Dixson 1983; Liman *et al.* 2003; Zhang y Webb 2003). En estas especies, la visión del color es conferida por tres genes que codifican respectivamente las opsinas sensibles a los colores azul, verde y rojo (Nathans *et al.* 1986). Los genes del color verde y rojo se encuentran en el cromosoma X, mientras que el gen del color azul es autosómico. Los genes del color verde y rojo se generaron por duplicación de genes en el ancestro común de los Catarrhini (Yokoyama *et al.* 1989).

En lo que respecta a la visión de la mayoría de los primates Platyrrhini, se sabe que presentan un gen azul y un gen rojo/verde. Pero las hembras pueden ser tricromáticas, ya que un alelo verde y un alelo rojo pueden coexistir en el *locus* de opsina rojo/verde en un heterocigoto (Boissinot *et al.* 1998). La duplicación del gen rojo/verde hizo que ambos sexos fueran tricromáticos; lo que se denomina tricromacia total. La tricromacia permite que los tonos amarillos, naranjas, rosados y rojos se perciban claramente; y posiblemente ayudó a los primates a detectar hojas jóvenes y frutos maduros sobre un fondo de follaje con diversos tonos de colores verdes y amarillos (revisado en Surridge *et al.* 2003).

Por otro lado, cabe destacar que las hembras de varias especies de primates Catarrhini (por ejemplo, chimpancés, gorilas, babuinos, cercopitecinos) desarrollan un enrojecimiento e hinchazón prominentes de la vulva al momento de la ovulación, lo que se denomina una ovulación conspicua (Dixson 1983; Zhang y Webb 2003). En este sentido, con una visión tricromática completa, los machos pueden percibir cambios sutiles en la coloración y tamaño de la vulva, facilitando la evolución de la hinchazón de la misma y un nuevo mecanismo sensorial de señalización basado en la visión (Zhang y Webb 2003). Este sistema puede ser más eficiente que el sistema de feromonas, ya que los colores se pueden registrar a distancia, mientras que las feromonas solo es posible que sean detectadas por contacto físico y/o a menor distancia, al menos para los mamíferos. No obstante, este mecanismo únicamente dominado por la visión limitaría a las especies a manejarse en lugares donde el ingreso de luz sea amplio, por ejemplo, en ambientes similares a la sabana en África. Al ser diurnos la mayoría de los primates, la disponibilidad de luz no sería un problema. Sin embargo, las especies que hacen un mayor uso del suelo para desplazarse es probable puedan detectar a otros animales en dos dimensiones más fácilmente que los primates arbóreos donde los movimientos en tres dimensiones dificultan la visibilidad entre individuos por las ramas y el follaje. Los Platyrrhini son arbóreos exclusivos. Esta característica, de alguna manera pondría en evidencia la necesidad del uso de feromonas para ciertos tipos de comunicación. En la especie propuesta para este estudio, *Alouatta caraya*, las hembras presentan una ovulación críptica, lo contrario a las hembras de, por ejemplo, chimpancés, debido a una ausencia de cambios morfológicos en los genitales durante el período fértil del ciclo ovulatorio. Esto genera ciertos *displays* comportamentales por parte de los machos de los aulladores hacia ellas, en determinados momentos del ciclo ovulatorio (por ejemplo, la inspección exhaustiva de genitales incluyendo mano y lengua) (Raño 2016). Tales

comportamientos podrían estar relacionados con la detección de feromonas y señales indicadoras del *timing* del ciclo ovulatorio (Engelhardt et al 2005; Raño 2016).

Modelo de estudio: Monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*)

El mono aullador negro y dorado, *Alouatta caraya* es la especie del género *Alouatta* más ampliamente distribuida y alcanza el extremo sur de la distribución de todos los primates Haplorrhini (Di Fiore y Campbell 2007). Se lo puede encontrar en Paraguay, sur de Brasil, este de Bolivia, norte de Uruguay, y norte de Argentina hasta la provincia de Santa Fe (Zunino 2004; Di Fiore y Campbell 2007, Jardim et al. 2020). Es una especie que presenta dicromatismo y dimorfismo sexuales. Los machos son de color negro, pueden pesar hasta 10 kg y las hembras son de color dorado y pueden pesar hasta 6 kg (Cabrera 1939; Rumiz 1990). Las crías cuando nacen tienen el color de la madre y en el caso de ser machos, van oscureciendo el pelaje hasta alcanzar la madurez sexual, momento en que ya son totalmente negros (Raño 2016). Los aulladores negros y dorados viven en grupos sociales que pueden tener de 1 a 4 machos reproductivos, hasta 4 hembras adultas y subadulto/as, juveniles e infantes, alcanzando tamaños de grupos de hasta 20 individuos (Rumiz 1990; Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski y Zunino 2004; Holzmann et al. 2012; Kowalewski et al. 2019). Tanto las hembras como los machos implementan diversas estrategias reproductivas (Kowalewski y Garber 2010), sumado a su marcado dicromatismo y dimorfismo sexual, hacen que esta especie resulte en un buen modelo para explorar preguntas relacionadas con el comportamiento sexual, las estrategias reproductivas y el posible uso de feromonas en estos contextos comportamentales. Así, esta especie sirve para estudiar la relación entre el órgano vomeronasal y el comportamiento sexual en términos evolutivos. Considerando que los Estrepsirrhini tienen OVN, algunas especies de Haplorrhini también y los Catarrhini no poseen OVN, entonces esta especie de estudio constituye un intermedio interesante en ese sentido.

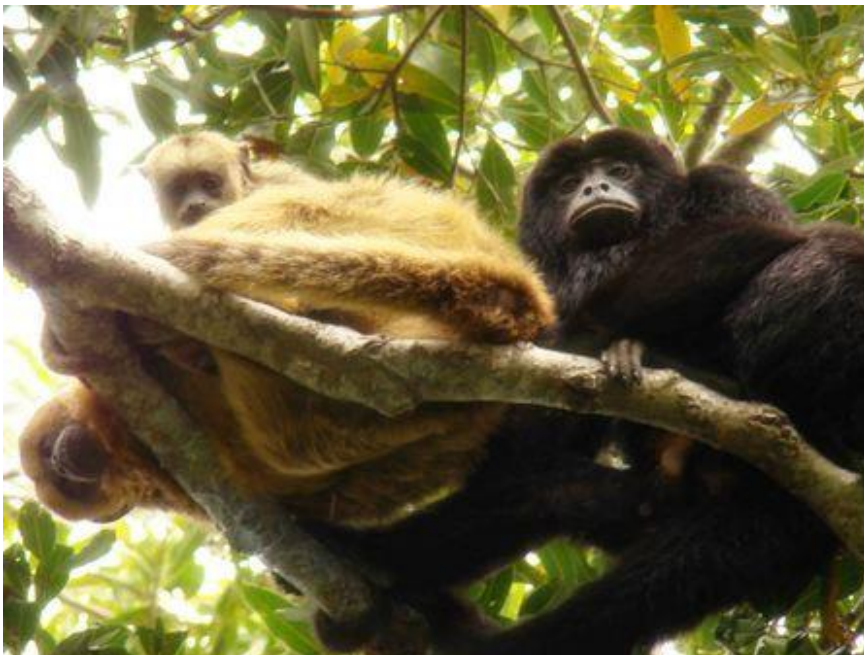


Figura 1. Hembra con cría y macho adulto de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) (Foto: Mariana Raño).

Objetivos generales

Explorar por qué el OVN perdió su funcionalidad en algunos grupos de PNH, así como también comprender las funciones y potenciales beneficios en las diferentes especies de PNH que poseen un OVN desarrollado y funcional.

Objetivos específicos

- Evaluar las posibles funciones del OVN en las especies de primates que presentan un OVN funcional y explorar posibles explicaciones al progresivo deterioro del OVN en especies “más derivadas” de primates.
- Explorar si los monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) cuentan con un OVN; así como su posible relación con la visión tricromática y con la presencia de feromonas (particularmente en contextos sexuales).

Hipótesis y predicciones

Las siguientes son las hipótesis propuestas (**H**) y sus predicciones (**P**) asociadas:

H1: Los Catarrhini tienen una visión más desarrollada en desmedro del olfato que los Platyrrhini, y como consecuencia de ello no presentan OVN funcional. Por lo tanto, el repertorio de sus comportamientos sexuales y su anatomía estarán mayoritariamente relacionados a su capacidad visual en comparación con los Platyrrhini.

P1: En los Catarrhini serán identificados con mayor frecuencia comportamientos mayormente regulados por la visión (cortejos, patrón temporal –diurnos o nocturnos- donde desarrollan sus actividades diarias como la del comportamiento sexual en época reproductiva).

P2: Los Platyrrhini presentarán evidencia de comportamientos regulados por el OVN relacionados principalmente a la búsqueda de pareja tales como, marcaje de sustratos, inspección de genitales.

H2: Los monos aulladores negros y dorados (*A. caraya*) presentan comportamientos asociados a un OVN funcional (en contextos reproductivos).

P2: En estudios comportamentales de *A. caraya* se detectarán un conjunto de comportamientos potencialmente regulados por el OVN; tales como comportamientos relacionados a las estrategias reproductivas de ambos sexos, inspección de genitales y comportamientos de marcaje.

MATERIALES Y METODOS

Para explorar la presencia y funcionalidad del OVN en el orden Primates se realizó una revisión de la información bibliográfica utilizando los buscadores SCOPUS, ISI, Web of Science,

Google Scholar y Research Gate utilizando las siguientes palabras clave en inglés y español: órgano vomeronasal (OVN), primates, comportamiento sociosexual, feromonas, marcaje, y tricomacia desde Marzo/2022 hasta Mayo/2022. La información registrada (Tabla 1) se volcó en una planilla de datos con la que se elaboró la Tabla 2. Esta planilla de datos se utilizó para analizar en forma cuantitativa toda la información pertinente de cada especie de primate no humano con datos disponibles. En el caso de *A. caraya* la información obtenida a partir de la literatura, fue complementada con el análisis de los patrones comportamentales en contextos sexuales de *A. caraya* en silvestría, registrados y analizados por Raño (2016); donde se evaluaron las estrategias reproductivas de las hembras de *A. caraya* en correlación con sus respectivos perfiles de hormonas sexuales (progesterona y estradiol). En ese proyecto, llevado a cabo durante Agosto 2011- Agosto 2012, se registraron datos de comportamiento (técnica *animal-focal*) desde el amanecer hasta el atardecer en dos grupos vecinos de monos aulladores negros y dorados que habitan en bosques en galería en San Cayetano (27° 30' S, 58° 41'O) a orillas del río Riachuelo en el noroeste de la provincia de Corrientes (alrededores de la Estación Biológica Corrientes y Parque Provincial San Cayetano). En ese trabajo se describieron los perfiles hormonales de 5 hembras pertenecientes a 2 grupos vecinos durante 12 meses y su relación con datos de comportamiento registrados *ad libitum* desplegados por machos en contextos en los que se espera la liberación de feromonas por las hembras. El área de estudio tiene 24 fragmentos de bosque identificados que contienen monos aulladores negros y dorados. El tamaño medio de los fragmentos es de 9,24 ha, SD=7,26 (n=24 fragmentos), con una superficie que oscila entre 1,4 y 29,3 ha.

Categoría taxonómica (Catarrhini/Platyrrhini u otro)
Especie
Nombre vulgar o común
Sitio de Estudio
Silvestre o cautiverio
N (grupos)
N (individuos)
Presenta OVN (Si/No)
Comportamientos asociados al OVN
Función propuesta del OVN
Análisis de químicos volátiles (Si/No)
Estudios moleculares
Fuente bibliográfica

Tabla 1. Variables exploradas en la revisión de literatura para diferentes especies de primates no humanos.

Los resultados se decidieron analizar de manera descriptiva, dado que no hay una importante disponibilidad de datos publicados acerca del tema en cuestión, por lo que no nos permitió un abordaje de análisis mediante pruebas no paramétricas (Di Rienzo et al., 2011) y/o pruebas con modelos lineales mixtos mediante el paquete de programas provisto por R (Pinheiro y Bates, 2000; Pinheiro et al., 2014). No obstante, la cantidad de información obtenida fue suficiente, debido a la exhaustiva revisión bibliográfica y permitieron evaluar las dos hipótesis planteadas en esta TFG.

RESULTADOS

Dado el escaso número de estudios sobre este tema se decidió agrupar a las especies en 3 grupos taxonómicos: Platyrrhini, Catarrhini (incluidos los homínidos) y Prosimii (Figura 1). Se obtuvieron datos a partir de la literatura de 40 especies de primates no humanos y se siguió la clasificación descrita en la Fig. 1 para la organización taxonómica. Con los datos compilados en la Tabla 2 se exploró el rol que cumple el OVN en cada uno de los diferentes grupos de Primates, asimismo, se pudo evaluar cómo se adaptan algunas especies a la ausencia de este órgano y cómo se fue moldeando la historia de vida de un grupo específico dependiendo de su anatomía corporal y, por supuesto, su fisiología y comportamiento asociado.

De un total de 9 especies estudiadas de Catarrhini, un escaso 22.2% arroja la posibilidad, en alguna etapa de su vida, de presentar OVN (o vestigios de este). En contrapartida con los Catarrhini, los Prosimii presentan un porcentaje muy alto de presencia de OVN, el 100% de las especies estudiadas lo presenta bien desarrollado. Los Platyrrhini no se alejan demasiado de la realidad de los Prosimios en cuanto a la presencia del OVN, ya que, de las más de 20 especies estudiadas, el 100% presentó el órgano en cuestión. De las especies estudiadas, la mayoría presentó comportamientos sociales que se relacionan directa o indirectamente con la presencia de un OVN funcional.

Espece	Nombre vulgar	Categoría taxonómica	Silvestre (S)/ Cautiverio (C)	N (grupos)	N (individuos)	Tiene OVN	Función	Comportamiento. asociados	Estudios moleculares	Análisis de químicos volátiles	Fuente
<i>Alouatta sp</i>	Mono aullador	Platyrrhini	C	3	ND	Si	ND	ND	SI	NO	Webb et al. 2004
<i>Callithrix sp</i>	Callitrichidos (Tamarinos Y Tities)	Platyrrhini	S	ND	ND	Si	Socioso sexual	17* Olfativos/Maraje	SI	SI	Snowdon et al. 2006
<i>Pan troglodytes</i>	Chimpance	Catarrhini	C	ND	ND	NO (vestigial prenatal)	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Gorilla gorilla</i>	Gorila	Catarrhini	C	ND	ND	NO	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Pongo pygmaeus</i>	Orangutan	Catarrhini	C	ND	ND	NO	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Hylobates leucogenys</i>	Gibon	Catarrhini	C	ND	ND	NO	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Papio hamadryas</i>	Babuino	Catarrhini	C	ND	ND	NO	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Colobus guereza</i>	Guereza	Catarrhini	C	ND	ND	NO	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Saguinus oedipus</i>	Tití	Platyrrhini	C	ND	ND	SI	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Saimiri sciureus</i>	Mono ardilla	Platyrrhini	C	ND	ND	SI	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Aotus trivirgatus</i>	Mono búho	Platyrrhini	C	ND	ND	SI	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Pithecia irrorata</i>	Saki	Platyrrhini	C	ND	ND	SI	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003

<i>Ateles geoffroyi</i>	Mono araña	Platyrrhini	C	ND	ND	SI	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Leontopithecus rosalia</i>	Tamarino león dorado	Platyrrhini	C	1	6	SI	ND	ND	SI	NO	Zhang y Webb 2003
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	Tamarino león de cabeza dorada	Platyrrhini	C	1	1	SI	Sociosexual	ND	NO	NO	Smith et al. 2003
<i>Saguinus geoffroyi</i>	Tití panameño	Platyrrhini	C	1	6	SI	Sociosexual	ND	NO	NO	Smith et al. 2003
<i>Callithrix jacchus</i> *2	Tití común	Platyrrhini	C	1	2	SI	Sociosexual	18* Olfativos/ Marcaje	SI	SI	Smith et al. 2003, Ziegler et al. 2011, Giorgi y Rouquier 2002
<i>Microcebus murinus</i> *3	Lémur ratón gris	Prosimio	C	4	8	SI	Sociosexual	19* Olfativos/ Marcaje/ otros	SI	NO	Garrett et al. 2013/ F. Aujard 1997.
<i>Lemur catta</i> *4	Lémur de cola anillada	Prosimio	C	N/C	12(H)	SI	Sociosexual	20* Olfativos/ Marcaje	SI	NO	Crawford y Drea 2014/15, Smith et al. 2014
<i>Saguinus fuscicollis</i>	Tití de lomo de Spix	Platyrrhini	S	1	3(2M)(1H)	SI	Sociosexual	21* Olfativos/ Marcaje	NO	NO	Ferrer et al. 2010
<i>Macaca mulatta</i>	Macaco	Catarrhini	ND	ND	ND	NO	ND	N/D *11	NO	NO	Cerda Molina et al. 2006
<i>Cebus capucinus</i>	Capuchino	Platyrrhini	S	2	35	SI	Sociosexual	22* Marcaje	NO	NO	Campos et al. 2007
<i>Lagothrix lagotricha</i> *5	Mono lanudo	Platyrrhini	S	2	ND	SI	Sociosexual	23* Otros	NO	NO	Di Fiore et al. 2006
<i>Aotus trivirgatus</i>	Mirikiná norteño	Platyrrhini	C	1	2	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.

<i>Alouatta caraya</i>	Carayá	Platyrrhini	C	1	1	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.; Webb et al. 2004
<i>Ateles fusciceps</i>	Mono araña de cabeza negra	Platyrrhini	C	1	1	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.
<i>Cebuella pygmaea</i>	Tití pigmeo	Platyrrhini	C	3	5	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.
<i>Cebus spp</i>	Capuchinos gráciles	Platyrrhini	C	2	8	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.
<i>Leontopithecus spp</i>	Tamarinos leones	Platyrrhini	C	3	4	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.
<i>Pithecia pithecia</i>	Saki cariblanco	Platyrrhini	C	2	2	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.
<i>Saimiri spp</i>	Monos ardilla	Platyrrhini	C	2	7	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.
<i>Saguinus spp</i>	Tamarino manos blancas	Platyrrhini	C	2	10	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.
<i>Alouatta seniculus</i>	Aullador colorado	Platyrrhini	C	1	1	SI	Sociosexual	ND	SI	NO	Smith et al. 2011.
<i>Aotus nancymae</i>	Mono búho	Platyrrhini	C	1	104	SI	Sociosexual	24* Olfativo/ Marcaje/ Inspeccion	SI	SI	Spence-Aizenberg et al. 2017.
<i>Aotus azaroe</i>	Mono búho, mirikiná	Platyrrhini	S	1	33	SI	Sociosexual	25* Olfativo/ Marcaje/ Inspeccion	SI	SI	Spence-Aizenberg et al. 2017.
<i>Homo sapiens sapiens</i>	Humano	Catarrhini	ND	ND	ND	NO/SI 28*	ND	ND	SI	SI	Trotier 2011, Bhatnagar y Smith 2010
<i>Nycticebus bengalensis</i> *6	Loris lento	Prosimio	C	ND	ND	SI	Sociosexual	ND	SI	SI	Hagey et al. 2007.

<i>Nycticebus coucang</i> *7	Loris lento	Prosimio	S	ND	ND	SI	Sociosexual	ND	SI	SI	Hagey et al. 2007.
<i>Nycticebus pygmaeus</i> *8	Pigmeo	Prosimio	C	ND	ND	SI	Sociosexual	ND	SI	SI	Hagey et al. 2007.
<i>Homo sapiens sapiens</i>	Humano	Hominoid e	ND	ND	150	12* SI	ND	ND	NO	SI	Sarría-Echegaray et al. 2014
<i>Homo sapiens sapiens</i>	Humano	Hominoid e	ND	ND	1000	13* SI	ND	ND	NO	SI	García-Velasco y Mondragón 1991
<i>Homo sapiens sapiens</i>	Humano	Hominoid e	cadáver	ND	7(fetos)	14* SI	ND	ND	NO	SI	Zeller 2007
<i>Homo sapiens sapiens</i>	Humano	Hominoid e	cadáver	ND	22	15* SI	ND	ND	NO	SI	Won 2000
<i>Homo sapiens sapiens</i>	Humano	Hominoid e	ND	ND	200	16* SI	ND	ND	NO	SI	Gaafar et al. 1998
<i>Saguinus mystax</i> *9	Titi bigotudo	Platyrrhini	S	4	ND	SI	Sociosexual	26* Otros	NO	NO	Heymann 1998
<i>Aotus azaroe</i> *10	Mono lechuza de azara	Platyrrhini	S	ND	ND	SI	Sociosexual	27* Otros	NO	NO	Corley et al. 2014
<i>Alouatta palliata</i>	Aullador de manto	Platyrrhini	ND	1	1	SI	ND	ND	SI	NO	Webb et al. 2004.
<i>Alouatta belzebul</i>	Aullador de manos rojas	Platyrrhini	ND	1	1	SI	ND	ND	SI	NO	Webb et al. 2004.
<i>Alouatta seniculus</i>	Aullador rojo venezolano	Platyrrhini	ND	1	1	SI	ND	ND	SI	NO	Webb et al. 2004.

Tabla 2. Datos revisados de fuentes bibliográficas. ND: dato no informado; H: hembras, M: machos.

*1 Percepción de olores sociales (calidad de la pareja por ej.)

**Autor no especifica especies

*2 Función sexual y social, cuidado de la cría, en menor escala en la búsqueda de alimento

*3 Detectar estímulos químicos durante la alimentación, reproducción (muy similar a roedores). El VNO es una estructura epitelial tubular con un prominente neuroepitelio ventromedial

*4 Asociado con la fecundidad, la ovulación o la calidad de la pareja

*5 Defensa del territorio

*6 Sexo, la edad, el estado nutricional, la salud y el dominio del emisor

*7 Sexo, la edad, el estado nutricional, la salud y el dominio del emisor

*8 Sexo, la edad, el estado nutricional, la salud y el dominio del emisor

*9 Captar señales en marcas de olor

*10 Percepción de señales olfativas

Tienen OVN

*12 39.33%

*13 80%

*14 100%

*15 59.1%

*16 76%

Comportamientos asociados

17* Cuidado parental, formación de pareja monógama

18* Formación de parejas monógamas

19* Búsqueda de alimento y la detección de presas, y el comportamiento social.

20* Marcaje y competencia por sobremarcado

21* Marcaje y competencia por sobremarcado

22* Lavado de orina

23* Frotar el pecho y la región anogenital

24* Marcaje de olor, marcaje de la pareja, inspección

25* Marcaje de olor, marcaje de la pareja, inspección

26* Una única hembra se reproduce, demás quedan inhibidas

27* Defensa del territorio

11* A pesar de no tener OVN, los machos inspeccionan la vulva de la hembra en época reproductiva.

28* Bhatnagar y Smith (2001) definen OVN quimiosensorial o vestigio no quimiosensorial del VNO, el segundo está presente en humanos.

En la Tabla 2 quedo reflejado que el 100% de las especies estudiadas de Platyrrhini y Prosimii presentan OVN funcional. Esto queda evidenciado por la presencia de ciertos comportamientos regulados por la acción que causan las feromonas en el sistema nervioso de estos primates. Por su parte los Catarrhini en su gran mayoría presentaron evidencia de ausencia del OVN por sus comportamientos asociados a una visión más sofisticada y un olfato tal vez menos desarrollado, aunque excepciones como el chimpancé, los humanos y el mandril presentan ciertas características que podrían asociarse con la presencia del OVN. De las especies de primates que presentan OVN, el 63,4% se registró que lo utilizan en contextos reproductivos y el resto lo utilizaría con fines sociales, de supresión hormonal, o no se detectó información acerca de la función. Se refuerza lo postulado en la primera hipótesis del presente trabajo. La figura 2 muestra el porcentaje de especies de primates que presentan OVN de las 48 especies de primates estudiadas.

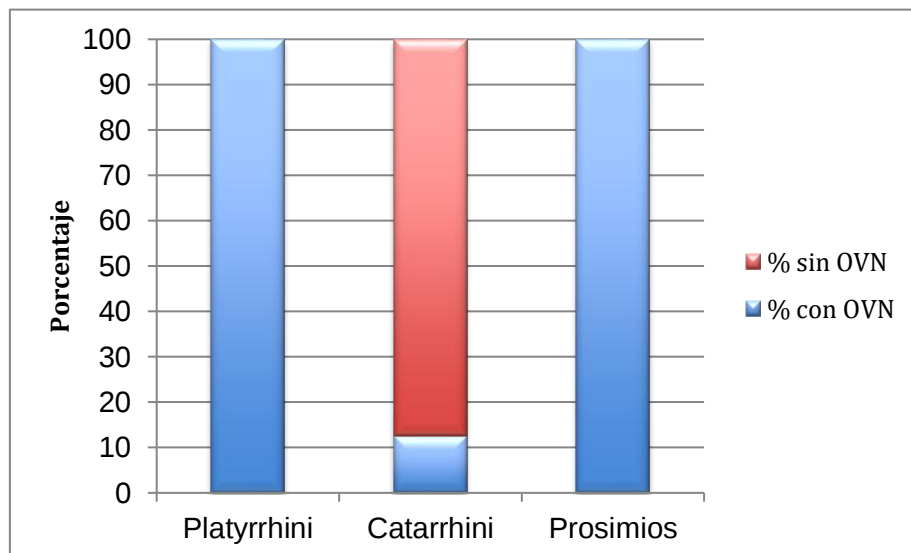


Figura 2.

Presencia del órgano vomeronasal (OVN) en Platyrrhini (31 especies estudiadas), Catarrhini (8 especies estudiadas) y Prosimios (5 especies estudiadas).

La figura 3 muestra que la mayoría de los trabajos sobre OVN se han realizado con primates en cautiverio (31 de 48), y da cuenta de la complejidad de abordar los estudios sobre este órgano en silvestría.

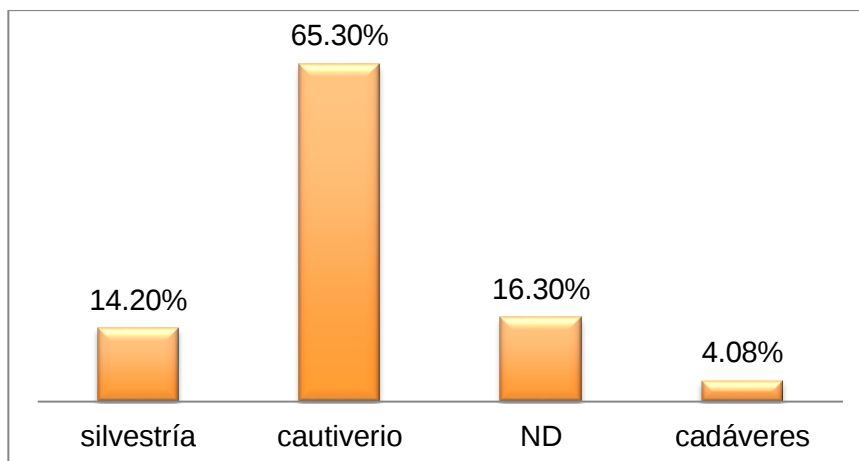


Figura 3. Porcentaje de trabajos revisados realizados en silvestría, cautiverio, cadavéricos o sin información (ND).

En la segunda hipótesis planteada en este trabajo, nos preguntamos si *A. caraya* presenta comportamientos que adviertan la presencia de un OVN funcional. Los resultados indicaron que los machos presentaron comportamiento de inspección olfativa de genitales de las hembras, preferentemente hacia las hembras ciclantes (N=57 cópulas, 56% con inspección, 44% sin inspección). Esto apoyaría la hipótesis de que los machos serían capaces de detectar el estado reproductivo mediante señales olfativas y feromonas liberadas por las hembras. Este patrón de comportamiento fue informado para otras especies como los sakis (*Pithecia pithecia*) (Thompson et al. 2011), cuyo ciclo ovulatorio coincide con el de *A. caraya*.

DISCUSIÓN

Para el caso de los Catarrhini, los estudios genéticos evolutivos de los componentes de la vía de transducción de feromonas por el OVN sugirieron que la pérdida de sensibilidad a las feromonas en los primates ocurrió poco antes de la separación de los homínidos y los Catharrini (hace aproximadamente 23 M.A.), pero después de la divergencia de estos organismos de los Platyrrhini que fue hace 35 M.A a 45 M.A. (Zhang y Webb 2003; Liman e Innan 2003, Seiffert et al. 2020). Definidos como microsmáticos por su pobre sentido del olfato, se obtuvieron datos para 9 especies de Catarrhinos (Tabla 2) las cuales arrojaron –como se esperaba- un alto porcentaje de ausencia o relictos del OVN con algunas excepciones.

En el caso de los humanos, a partir de la pubertad, el funcionamiento de las gónadas depende de la secreción hormonal de la hipófisis anterior, y esto está gobernado por células secretoras de péptido GnRH en el núcleo arqueado del hipotálamo. Embriológicamente, estas células secretoras de GnRH derivan de la placoda olfativa, a partir de la cual se desarrollan los órganos olfatorios y vomeronasales, y migran a lo largo de los axones vomeronasales hacia el cerebro. En los seres humanos, la migración defectuosa de las células GnRH induce el síndrome de hipogonadismo hipogonadotrópico (defecto de la secreción de la hormona pituitaria LH y FSH), que se asocia con ausencia o aplasia de los bulbos olfatorios, alteración de la corteza

orbitofrontal en el surco olfativo y reducción o ausencia de la sensibilidad olfativa. Sin embargo, después de este desarrollo inicial, el órgano vomeronasal sufre una regresión, dejando solo unos pocos vestigios en los adultos (Trotier 2011).

En el caso del mandril (*Mandrillus sphinx*), se documentaron rasgos morfológicos y de comportamiento inusuales que normalmente se asocian con la captación de señales químicas conespecíficas para el procesamiento por parte de un sistema olfativo accesorio. En particular, se confirmó que ambos sexos poseen conductos nasopalatinos abiertos y, en respuesta a la presentación de odorantes de conespecíficos, se encontró que ambos sexos mostraron un comportamiento estereotipado consistente con el reflejo de Flehmen. Este comportamiento es usualmente desplegado por algunas especies de ungulados, felinos y otros mamíferos, consiste en la apertura y retracción de labios facilitando la detección químicos por el OVN (Charpentier *et al.* 2013).

Los prosimios tienen similitudes básicas con los roedores en cuanto al crecimiento y las características de maduración de las neuronas sensoriales vomeronasales, lo que indica que es probable que un sistema vomeronasal funcional esté presente en todos los prosimios. Garrett *et al.* (2013) encontraron que las características osteológicas como el surco vomeronasal (una depresión en la porción palatina del maxilar) son visibles en los huesos del tercio medio facial. Los fósiles de primates se pueden evaluar para determinar si los ancestros de los primates poseían un complejo vomeronasal morfológicamente similar al de los Estrepsirrinos.

En el caso de *Lemur catta* (o lémur de cola anillada) presenta evidencia de comportamientos que revelan la sensibilidad de estos primates a las feromonas, así por ejemplo: las señales gestacionales pueden reducir el conflicto intragrupal en especies que compiten intensamente por parejas (Gerald *et al.* 2009) o pueden preparar a los machos que se reproducen cooperativamente para los cambios energéticos y de comportamiento necesarios para el cuidado paterno (Ziegler *et al.* 2006).

Todavía existe una discusión en las formas de visión de los monos aulladores y su potencial relación a presiones ecológicas (por ejemplo, dieta predominantemente folívora). La visión del color de los primates depende de una matriz de fotorreceptores, una estructura post-receptora neuronal y una combinación de genes que culminan en diferentes sensibilidades a lo largo del espectro visual. Los Platyrrhini tienen solo un gen de opsina cónica para longitudes de onda medianas y largas por cromosoma X, mientras que los Catarrhini (incluidos los humanos) tienen dos genes activos (Jacobs *et al.* 2005.). Por lo tanto, mientras que las hembras de platirrinios pueden ser tricrómatas, los machos siempre son dicrómatas. En este caso el género *Alouatta* es una excepción a esta regla, ya que los análisis electrofisiológicos, de comportamiento y moleculares indicaron un potencial de tricromacia de machos (Jacobs *et al.* 1996; Saito *et al.* 2004; Muniz *et al.* 2014; Silveira *et al.* 2014). Henriques *et al.* (2021) realizaron un estudio donde se tuvo en cuenta una combinación de análisis genéticos y de comportamiento y sugirieron, sin embargo, que tanto machos como hembras de aulladores tricromacia uniforme que les permitiría tener una sensibilidad similar a los Catarrhini. A pesar, de tener esta capacidad visual, en otras especies de aulladores y en *A. caraya*, se ha observado que los machos huelen y lamen el área

genital de las hembras (Glander 1980; Raño 2016); los machos se frotan la cola, las piernas, los pies y las manos con su propia orina (Milton 1975); las hembras de *A. palliata* en celo frotan su área vaginal en una rama y luego los machos se acercan y huelen la rama y se quedan alrededor de las hembras (Cortés-Ortiz 1998). Carrera-Sánchez (1993) reportó que machos y hembras de *A. palliata* huelen las manchas de orina de otros individuos y que los machos huelen y lamen el flujo de orina proveniente de las hembras en cautiverio. Cortés-Ortiz (1998) observó en *A. palliata* que cuando una hembra es receptiva, puede presentar su espalda al macho y soltar algo de orina, y el macho inmediatamente olfatea las manchas de orina o el área genital de la hembra y luego copula con ella. Comportamientos similares de frotar, marcar, olfatear y/o lamer se han observado en diversos estudios de aulladores (Candland *et al.* 1980; Epplé y Smith 1985; Klein 1971 -cautiverio-; Raño 2016). Finalmente es posible que exista una selección relajada sobre los genes asociados a la función del OVN en platirrinos (Liman *et al.* 2003). Aunque los platirrinos muestran un marcado comportamiento de marcado de olores, no se ha demostrado que esta forma de comunicación química actúe a través del OVN o que cumpla una función única, y resta entonces explorar estas cuestiones a nivel fisiológico y ecológico.

CONCLUSIÓN

El uso de las feromonas en la comunicación química de los mamíferos tiene importantes funciones reguladoras de los procesos reproductivos, ya que pueden afectar las interacciones socio-sexuales dentro de las poblaciones. Los Prosimios y los primates Platirrinos utilizan este órgano para conductas de marcaje de territorio, reconocimiento entre con-específicos y comportamiento socio-sexual. En cambio, los primates Catarrinos carecen del órgano vomeronasal, o si lo presentan, es vestigial. En este trabajo se puede confirmar que el OVN es un órgano predominantemente más presente en Prosimios y Platirrinos. Por otro lado, los monos aulladores negros y dorados presentan los comportamientos que indicarían que tienen OVN, pero faltaría corroborar su presencia a nivel anatómico. Sería interesante seguir insistiendo con este estudio, para confirmar de manera objetiva la presencia anatómica del OVN en *A. caraya*, dado que la funcional ya estaría confirmada de manera indirecta mediante comportamientos asociados a ese órgano.

BIBLIOGRAFIA

- Albone ES. 1984. Mammalian Semiochemistry: the Investigation of Chemical Signals Between Mammals. John Wiley & Sons Ltd., Londres.
- Araújo AC, Didonet JJ, Araújo CS, Saletti PG, Borges Z, Pessoa VF. 2008. Color vision in the black howler monkeys (*Alouatta caraya*). Visual Neuroscience 25: 243– 248.
- Bhatnagar KP & Smith TD. 2001. The human vomeronasal organ. III. Postnatal development from infancy to the ninth decade. J.Anat. 199, pp. 289±302,
- Ben-Arie N, Lancet D, Taylor C, Khen M, Walker N, Ledbetter D. H, Carrozo R, Patel K, Sheer D. Lehrach H, North M. A. 1994. Olfactory receptor gene cluster on human chromosome 17: possible duplication of on ancestral receptor repertoire. Human Molecular Genetics 3:229-235.
- Bigiani A, Mucignat-Caretta C, Montani G, Tirindelli R. 2005. Pheromone reception in mammals. Rev Physiol Biochem Pharmacol 155:1–35.
- Boissinot S, Tan Y, Shyue S-K, Schneider H, Sampaio I, Neiswanger K, Hewett-Emmett D, Li W-H. 1998. Origins and antiquity of X-linked triallelic color vision systems in New World monkeys. PNAS 10: 13749-13754.
- Borgarelli MP. 2007. Aporte para el conocimiento anatomo-funcional del órgano vomeronasal humano y su probable relación con la conducta socio-sexual. Revista Argentina de Clínica Neuropsiquiátrica, 14(1): 5-48.
- Bravo SP, Sallenave A. 2003. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. International Journal of Primatology, 24: 825-846.
- Cabrera A. 1939. Los monos de la Argentina. Physis 16:3-29
- Campos F, Manson JH, Perry S. 2007. Urine Washing and Sniffing in Wild Whitefaced Capuchins (*Cebus capucinus*): Testing Functional Hypotheses. International Journal of Primatology, 1(28).
- Candland DK, Blumer ES, Mumford MD. 1980. Urine as a communicator in a New World primate, *Saimiri sciureus*. Animal Learning & Behavior 8:468–480.
- Carrera-Sánchez E. 1993. Etograma del Mono Aullador (*Alouatta palliata mexicana* Merriam, 1902) en la Isla agaltepec, Lago de Catemaco, Veracruz (Doctoral dissertation, BSc. Thesis. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, Mexico).

- Cerdeña-Molina AL, Mondragón Ceballos R, Díaz Sánchez V. 2000. Comunicación química en primates. *Salud mental* 23(6): 25-32.
- Charpentier MJE, Mboumba S, Ditsoga C, Drea CM. 2013. Nasopalatine Ducts and Flehmen Behavior in the Mandrill: Reevaluating Olfactory Communication in Old World Primates. *Am. J. Primatol.* 75:703-714
- Cortés-Ortiz, L. 1998. Sistema de apareamiento y comportamiento sexual del mono aullador *Alouatta palliata mexicana* en Semilibertad. Xalapa, Ver: MSc Thesis, Instituto de Neuroetología.
- Crawford JC, Drea CM. 2015. Baby on board: olfactory cues indicate pregnancy and fetal sex in a non-human primate. *Biol. Lett* 11 (2).
- Di Fiore A, Link A, Stevenson PR. 2006. Scent Marking in Two Western Amazonian Populations of Woolly Monkeys (*Lagothrix lagotricha*). *American Journal of Primatology* 68:637–649.
- Di Fiore A., Campbell CJ. 2007. The Atelines: variations in ecology, behavior, and social organization. Pp: 155 185 En: Campbell CJ, Fuentes A MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, (Eds). *Primates in perspective*. New York: Oxford Univ. Press.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. (2011) InfoStat. Manual del Usuario. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, 334 pp.
- Dixson AF. y Lloyd SAC. 1988. Effects of hypothalamic lesions upon the sexual and social behaviour of the male common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Brain Research* 463:317-329
- Dixson AF. 1983. Observations on the Evolution and Behavioral Significance of "Sexual Skin" in Female Primates. *Advances in the Study of Behavior* 13:63-106
- Dominy, N. y Lucas, P. 2001. Importancia ecológica de la visión tricromática para los primates. *Nature* 410, 363-366.
- Drea CM. 2015. D'scent of man: A comparative survey of primate chemosignaling in relation to sex. *Hormones and Behavior* 68: 117-133.
- Dulac C. y Torello AT. 2003. Molecular detection of pheromone signals in mammals: from genes to behaviour. *Nat Rev Neurosci* 4:551–562.

- Engelhardt A, Hodges JK, Niemitz C, Heistermann M. 2005. Female sexual behavior, but not sex skin swelling, reliably indicates the timing of the fertile phase in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Hormones and Behavior* 47:195–204.
- Epple G, Smith, AB. 1985. The Primates II: a case of study of the saddle back tamarin. *Social odours in mammals*. Clarendon Press, Oxford, UK, 739-769.
- Fleagle J. 2013. *Primate adaptation and evolution*. 3rd Edition. Academic Press
- Garrett EC, Dennis JC, Bhatnagar KP, Durham EL, Burrows AM, Bonar CJ, Steckler NK, Morrison EE, Smith TD. 2013. The vomeronasal complex of nocturnal strepsirrhines and implications for the ancestral condition in primates. *Anat Rec (Hoboken)*.
- Gerald MS, Waite C, Little AC. 2009. Pregnancy coloration in macaques may act as a warning signal to reduce antagonism by conspecifics. *Behav.* 80:7–11.
- Glander KE. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Primatology* 53:25-36
- Gilad Y, Wiebe V, Przeworski M, Lancet D, Pääbo S. 2004. Loss of Olfactory Receptor Genes Coincides with the Acquisition of Full Trichromatic Vision in Primates. *PLOS Biology* 5(6): e148.
- Hellen E & Kern AD. 2015. El papel de las inserciones de ADN en la diferenciación fenotípica entre humanos y otros primates, *Biología y evolución del genoma* 7: 1168–1178.
- Henriques LD, Hauzman E, Bonci DMO, Chang BSW, Muniz JAPC, da Silva Souza G, de Lima Silveira LC, de Faria Galvão O, Goulart PRK, Ventura DF. 2021. Uniform trichromacy in *Alouatta caraya* and *Alouatta seniculus*: behavioural and genetic colour vision evaluation. *Front Zool.* Jul 8;18(1):36
- Hepper PG & Wells DL. 2012. Olfactory discrimination in the western lowland gorilla, *Gorilla gorilla gorilla*. *Primates* 53: 121–126.
- Heymann. 1998. Sex differences in olfactory communication in a primate, the moustached tamarin, *Saguinus mystax* (Callitrichinae). *Behav Ecol Sociobiol.* 43: 3745.
- Hohenbrink, P, Mundy, NI, Zimmermann, E., Radespiel, U., 2013. First evidence for functional vomeronasal 2 receptor genes in primates. *Biol. Lett.* 9, 20121006.

- Holzmann I, Agostini I, Di Bitetti M. 2012. Roaring Behavior of Two Syntopic Howler Species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): Evidence Supports the Mate Defense Hypothesis. *Int J Primatol* 33:338–355.
- Jacobs GH, Neitz M, Deegan JF, Neitz J. 1996. Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature*. 382(6587):156–158. doi: 10.1038/382156a0.
- Jacobs GH, Deegan JF. 2005. Polymorphic New World monkeys with more than three M/L cone types. *J Opt Soc Am A*. 22(10):2072.
- Jardim MM, Queirolo D, Peters FB, Mazim FD, Favarini MO, Tirelli FP, Mourthe I. 2020. Southern extension of the geographic range of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Mammalia*, 84(1), 102-106.
- Kaverne EB. 1999. El órgano vomeronasal. *Ciencias* 286:716-720.
- Klein LL. 1971. Observations on copulation and seasonal reproduction of two species of spider monkeys, *Ateles belzebuth* and *A. geoffroyi*. *Folia Primatologica*, 15: 233-248.
- Kowalewski MM, Zunino GE. 2004. Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 25(2), 383-400.
- Kowalewski MM, Garber PA. 2010. Mating promiscuity and reproductive tactics in female black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island on the Parana River, Argentina. *Am J Primatol*. 72(8):734-48.
- Kowalewski MM, Urbani B, Tejedor MF, Oklander LI. 2016. Explorando al orden primates: la primatología como disciplina bioantropológica; University of South Florida Scholar Commons; Capitulo 6:121-173.
- Kowalewski MM, Pavé R, Fernández VA, M Raño. 2019. Life-history traits and group dynamic in black and gold howler monkeys in flooded forests of northern Argentina. En AA Barnett, I Matsuda, K Nowak (Eds) *Primates in Flooded Habitats: Ecology and Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press pp: 263-269.
- Liman ER e Innan H. 2003 Relaxed selective pressure on an essential component of pheromone transduction in primate evolution. *PNAS* 100 (6) 3328-3332.
- Llendo-Ferrer Y, Peláez F, Heymann EW. 2010. Can Overmarking Be Considered as a Means of Chemical Mate Guarding in a Wild Callitrichid? *Folia Primatol*. 81:200–206 -

-Loo SK. 1973. A comparative study of the nasal fossa of four nonhuman primates, *Folia primatol* 20:410-422.

-Matsushita Y, Oota H, Welker BJ, Pavelka MS, Kawamura S. 2014. Color vision variation as evidenced by hybrid L/M opsin genes in wild populations of trichromatic *Alouatta* New World monkeys. *Int J Primatol* 35: 71–87.

-Meredith M. 2001. Función de los órganos vomeronasales humanos: una revisión crítica de los mejores y peores casos. *Chemical Senses* 26:433-445.

-Milton K. 1975. Urine-Rubbing Behavior in the Mantled Howler Monkey *Alouatta palliata*. *Folia Primatol* 23:105–112

-Molina ALC, Mondragón Ceballos R, Díaz Sánchez V. 2000. Comunicación química en primates. *Salud Mental* V. 23, No. 6.

-Muniz JAPC, De Athaide LM, Gomes BD, Finlay BL, De Lima Silveira LC, de Athaide LM, et al. 2014. Ganglion cell and displaced amacrine cell density distribution in the retina of the howler monkey (*Alouatta caraya*). *PLoS One*. 9(12):1–28

-Nathans J, Thomas D, Hogness DS. 1986. Molecular Genetics of Human Color Vision: The Genes Encoding Blue, Green, and Red Pigments. *SCIENCE* 232:193-202

-Oliveira DGR, Macedo RH. 2010. Functional Context of Scent-Marking in *Callithrix penicillata*. *Folia Primatol*. 81:73–85.

-Phillips KA, Buzzell CA, Holder N, Sherwood CC. 2011. Why Do Capuchin Monkeys Urine Wash? An Experimental Test of the Sexual Communication Hypothesis Using fMRI. *American Journal of Primatology* 73:578–584.

-Pinheiro J.C., Bates D.M. (2000). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Statistics and Computing Series, Springer-Verlag, New York, NY.

-Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team (2014). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3. 1-120.

-Raño M. 2016. Estrategias reproductivas de las hembras de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en el Noreste de Argentino. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires.

- Rocatti G, Pucciarelli HM, Muñe MC, Perez SI. 2014. Convergencia en las proporciones craneanas entre primates del nuevo mundo y el viejo mundo: Un analisis craneofuncional. *Revista argentina de antropologia* 16:93-102
- Rocatti G, Perez SI. 2019. La radiación evolutiva de los homínidos: un estudio comparativo filogenético. *Sci Rep* 9, 15267
- Rumiz D.I. (1990). *Alouatta caraya*: population density and demography in Northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21: 279–294.
- Rushmore J, Leonhardt SD, Drea CM (2012) Sight or Scent: Lemur Sensory Reliance in Detecting Food Quality Varies with Feeding Ecology. *PLOS ONE* 7(8): e41558.
- Saito CA, Filho M da S, Lee BB, Bowmaker JK, Kremers J, LCL S. 2004. *Alouatta* trichromatic color vision –single–unit recording from retinal ganglion cells and microspectrophotometry. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 45(13):4276.
- Sarria-Etchegaray PL, Artigas-Sapiaín C, Rama-López J, Soler-Vilarrasa R, TomásBarberán MD. 2014. Órgano Vomeronasal. Estudio de prevalencia y su función. *Rev. Otorrinolaringol. Cir. Cabeza Cuello* 115-122.
- Shepherd G.M. 2004. The human sense of smell: are we better than we think? *PLoS Biol.* 2, 572–575.
- Seller A. 1987. Communication by sight and smell. En: Smuts B, Seyfarth D, Wrangham R, Struhsaker T (eds.). *Primate Societies*. University of Chicago Press, 433-439, Chicago.
- Seiffert ER, Tejedor MF, Fleagle JG, Novo NM, Cornejo FM, Bond M, Dorian de Vries KE, Campbell JR. A parapihthecid stem anthropoid of African origin in the Paleogene of South America. 2020. *SCIENCE* 10 194-197. DOI: 10.1126/science.aba1135
- Setchell J.M., Vaglio S., Abbott K.M., Moggi-Cecchi J., Boscaro F., Pieraccini G., Knapp L.A 2011. Odour signals major histocompatibility complex genotype in an Old World monkey. *Proc. R. Soc. Lond. B* 278, 274–280.
- Silveira LCL, Saito CA, da Silva Filho M, James JK, Barry B, Lee B. 2014. *Alouatta Trichromatic Color Vision: Cone Spectra and Physiological Responses Studied with Microspectrophotometry and Single Unit Retinal Electrophysiology*. *Revista plus one.* 9(11) e113321.

- Smith TD, Bhatnagar KP, Shimp KL, Kinzinger JH, Bonar CJ, Burrows AM, Mooney MP, Siegel MI, 2002. Histological definition of the vomeronasal organ in humans and chimpanzees, with a comparison to other primates. *Anat Rec.* 267(2):166-76.
- Smith TD, Dennis JC, Bhatnagar KP, Bonar CJ, Burrows AM, Morrison EE. 2004. Ontogenetic observations on the vomeronasal organ in two species of tamarins using neuron-specific beta-tubulin III. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol.* 278(1):409-18.
- Smith TD, Garrett EC, Bhatnagar KP, Bonar CJ, Bruening AE, Dennis JC, Kinzinger JHJ, Morrison EWE. 2011. The vomeronasal organ of New World monkeys (platyrrhini). *Anat Rec (Hoboken)*.294(12):2158-78.
- Snowdon CT, Ziegler TE, Schultz-Darken NJ, Ferris CF. 2006. Social odours, sexual arousal and pairbonding in primates. *Phil. Trans. R. Soc. B* 361 2079–2089.
- Surridge AK, Osorio D, Mundy NI. 2003. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in ecology y Evolucion* 18:198-205.
- Stoddart DM. 1980. Sources and chemistry of vertebrate scent. *The Ecology of Vertebrate Olfaction* 34-62.
- Thompson CL, Whitten PL & Norconk MA. 2011. Can male white-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia*) detect female reproductive state? *Behaviour*, 148(11-13), 1310-1328.
- Villán-Gaona JL, Camargo J, Contreras EM, Duran M, Dussán A, Guerrero N, Herrera S. 2016. Órgano Vomeronasal. *Revista semilleros*, Vol 10 (1): 48-57. ISSN: 1909 – 9061.
- Webb M.D, Cortés-Ortiz L, Zhang J. 2004. Genetic Evidence for the Coexistence of Pheromone Perception and Full Trichromatic Vision in Howler Monkeys. *Biología molecular y evolucion* 21(4) 697–704.
- Yokoyama S y Yokoyama R. 1989. Molecular evolution of human visual pigment genes. *Mol. Biol. Evol.* 6:186-197.
- Zhang y Webb. 2003. Deterioro evolutivo de la vía de transducción de feromonas vomeronasales en primates catarrinos. Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Universidad de Michigan, Ann Arbor, MI 48109.
- Zeller FL. 2007. Anatomía normal y frecuencia del órgano vomeronasal de Jacobson (OVN) en fetos humanos. *Rev. Arg. de Urol.* Vol. 72 (1):17-19.

- Ziegler TE, Peterson LJ, Sosa ME, Barnard AM. 2011. Differential endocrine responses to infant odors in common marmoset (*Callithrix jacchus*) fathers. *Hormones and Behavior*. 59: 265-270.
- Ziegler TE, Prudom SL, Schultz-Darken NJ, Kurian AV, Snowdon CT. 2006. Pregnancy weight gain: marmoset and tamarin dads show it too. *Biol. Lett.* 2:181–183.
- Zunino G.E. 2004. Forest disturbance effects on a population of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northern Argentina. *ASP Bulletin* 28(3): 6-7.