



Universidad de Chile
Facultad de Ciencias Sociales
Departamento de Antropología

Cambios en el patrón de acicalamiento durante las fases del ciclo menstrual de *Papio ursinus* del Parque Nacional Gorongosa

Memoria para optar al Título Profesional de Antropóloga Física

Ambra Figueroa Torrejón

Profesor guía: Miriam Pérez de los Ríos
Tutor: Felipe Martínez

Santiago, Chile
2021

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, deseo expresar mi agradecimiento a la profesora Miriam Pérez de los Ríos por aceptar guiar esta memoria con gran entusiasmo, por sus correcciones, sugerencias y, principalmente, por su constante apoyo y motivación en cada uno de los pasos que he recorrido en este camino.

A Felipe Martínez de la Pontificia Universidad Católica de Chile por abrirme las puertas de este proyecto y decidir ser co-tutor de esta memoria a pesar de no pertenecer a la misma institución.

Al proyecto PPPG (Paleo Primate Project Gorongosa) dirigido por Susana Carvalho y René Bobe de la Universidad de Oxford y a las investigadoras Philippa Hammond, Dora Biro y Laura Bossino quienes registraron, junto a Felipe Martínez, el material audiovisual de los babuinos de Gorongosa el año 2017. Susana, René, Philippa, Dora, Laura y Felipe hicieron posible y permitieron que pudiera utilizar dicho material para esta memoria.

A mis amigas, en especial a Vicky y Anaís por acompañarme y alegrar mis días en el complejo mundo de la antropología física. Y a mis amigas Wali y Paula por siempre estar dispuestas a escucharme con una taza de té.

A mi familia por su cariño, apoyo incondicional, y por haber estado presente en todo momento. Y finalmente a Sebastián por su apoyo, compañía y gran amor.

Índice

1. Introducción	4
2. Antecedentes	5
2.1 Inicios de la Primatología	5
2.2 Comportamiento acicalamiento en hembras de la tribu Papionini	6
2.3 Ciclo Menstrual en hembras de la tribu Papionini	7
2.4 Investigaciones previas sobre <i>Papio ursinus</i>	9
3. Marco Teórico	11
4. Problema de Investigación, Hipótesis y Objetivos	14
4.1 Problema de Investigación	14
4.2 Hipótesis de investigación	15
4.3 Objetivos	15
4.3.1 Objetivo General	15
4.3.2 Objetivos Específicos	15
5. Metodología	16
5.1 Muestra	16
5.2 Metodología	16
6. Resultados	19
7. Discusión	33
7.1 Limitaciones	46
8. Conclusión	48
8.1 Proyecciones futuras	48
9. Bibliografía	50
10. Anexos	
10.1 Anexo 1	59
10.2 Anexo 2	62
10.3 Anexo 3	65
10.4 Anexo 4	67

1. Introducción

A principios del siglo XX, bajo el amparo de la antropología biológica, comienza el desarrollo de diversas áreas de estudio ligadas al conocimiento del ser humano antiguo, moderno, su biología, sus dinámicas sociales, entre otras. Entre estas áreas se encuentran disciplinas como la antropología forense, la paleoantropología y lo que se conoce en la actualidad como primatología (Madrigal & González-José, 2016). Esta última, ha demostrado ser importante para la investigación antropológica, sobre todo para el estudio del ser humano antiguo. Esto se debe a su objetivo de estudio, es decir, el estudio científico de los primates desde diversos ámbitos ya sea ecológico, conductual, conservacionista, entre otros, siendo la evolución humana el centro de atención principal de estas investigaciones (Larsen, 2018).

Este último punto, constituye la intersección y la necesaria colaboración entre ambas disciplinas, debido a que la primatología busca comprender el comportamiento de los primates, su biología, ecología, entre otros aspectos (Llorente, 2019), al mismo tiempo que investiga la evolución de los humanos modernos, su anatomía, conductas, y principios ecológicos, a través del estudio de la interacción de las presiones ecológicas y sociales a las que se enfrentan los primates no humanos en la actualidad (Strier, 2017). Mientras que, por otra parte, la antropología biológica busca conocer a la sociedad humana en contexto biológico, evolutivo, cultural y social (Calcagno, 2003), por lo que los primates no humanos cumplen un rol destacado en los conocimientos que se puedan adquirir sobre estos temas en futuras investigaciones.

A partir de esto, surge la necesidad de producir constantemente información que ayude a actualizar la bibliografía ya existente, además de identificar nuevos aspectos ecológicos, sociales, biológicos, entre otros, que influyeron en la evolución del ser humano moderno.

2. Antecedentes

2.1 Inicios de la Primatología

Desde sus inicios, esta área de investigación ha estado relacionada principalmente con el estudio experimental y comparativo entre primates humanos y no humanos. Ejemplo de esto, son los trabajos pioneros del psicólogo Robert Yerkes, en los que señala la necesidad de generar un plan de trabajo sistemático con los primates no humanos, ya que la similitud que presentan estos con los humanos modernos pueden contribuir en la resolución de problemas médicos, fisiológicos, psicológicos, entre otros (Yerkes, 1916).

Los trabajos de este autor, junto a los del primatólogo Clarence Ray Carpenter (1940, 1942, 1954) proporcionan una guía para los estudios futuros realizados en primates no humanos, los cuales se asocian, en su mayoría, a grupos de primates filogenéticamente próximos al suborden de los humanos, Anthrooidea (Fleagle, 2013). En este, a su vez, se encuentra el parvorden Catarrhini constituido por dos superfamilias con representantes vivos, Hominoidea y Cercopithecoidea, que habitan en el continente asiático y africano (Llorente, 2019).

La superfamilia Hominoidea abarca la mayor parte de la bibliografía en torno al desarrollo de los primates, ya que el género *Homo* se encuentra dentro de este grupo. Su estudio se convierte en una ventaja para comprender las modificaciones del comportamiento que dieron paso a nuestros patrones vitales como *Homo sapiens*. Por lo anterior, se han llevado a cabo investigaciones sobre la historia de vida (Zihlman, 1997), las relaciones grupales y los comportamientos sociales y sexuales de los grandes simios (Galdikas, 1985; Goodall, 1983; Stoinski, Perdue, & Legg, 2009).

Además, se debe considerar que la superfamilia Cercopithecoidea, en particular la subfamilia Cercopithecinae, también constituye una fuente de información sobre la evolución humana, por su cercanía filogenética con los hominoideos (Strum, 2012). Poseen un nicho ecológico similar al de los primeros humanos, una amplia distribución geográfica en África, diversidad de modos de vida, entre otras, por lo que sus características aportan información sobre los antepasados comunes entre hominoideos y cercopithecoideos (Codron, Lee-Thorp, Sponheimer, De Ruiter, & Codron, 2008; Kamilar, 2006).

Los estudios con la subfamilia Cercopithecinae, en especial con la tribu Papionini, se relacionan con un acercamiento a la evolución de su grupo hermano, los hominoideos. Entre las especies más estudiadas, se encuentra *Macaca fuscata* en investigación médica (Fujita, Sugiura, Mitsunaga, & Shimizu, 2004); *Mandrillus sphinx* por el desarrollo de caracteres sexuales secundarios llamativos en el macho (Setchell, Lee, Jean Wickings, & Dixson, 2001); y *Papio*, con quienes se han investigado las interacciones ecológicas y sociales de los individuos con su ambiente, y la similitud que estas podrían presentar con las desarrolladas por los primeros hominoideos (Bonnell, Henzi, & Barrett, 2019).

2.2 Comportamiento acicalamiento en hembras de la tribu Papionini

Para poder conocer a los individuos es necesario identificar su comportamiento, siendo uno de los más comunes e informativos el acicalamiento. Esta conducta está extendida en los mamíferos y corresponde a una forma de cuidado y atención a la superficie corporal en la que se recoge el pelo del individuo, se separa con las manos y así se elimina la suciedad y parásitos a través de mordiscos o con las propias manos (Saunders, 1988; Washburn & DeVore, 1961).

El acicalamiento es fundamental para comprender el comportamiento social de un grupo y las relaciones que se generan entre los individuos (Swedell & Leigh, 2006). Ejemplo de esto es que la estructura social de algunas especies de esta tribu, como *Macaca fuscata* o *Papio ursinus*, se han identificado mediante el estudio de los patrones de acicalamiento que mantienen los sujetos (Bolwig, 1959; Furuya, 1957).

Para comprender este comportamiento, en primer lugar, se debe conocer hacia quienes está dirigida la sesión de acicalamiento. Diversas investigaciones han determinado la ocurrencia de dos tipos de acicalamiento, denominados *self-grooming* y *allogrooming*, los que se complementan entre sí asegurando la limpieza de todas las partes del cuerpo (Akinyi, 2010; Pérez Pérez & Veá, 2000; Zamma, 2002). El primero de estos, denominado desde ahora como autoacicalamiento, se dirige hacia el propio cuerpo de quien lo realiza y se enfoca en las partes del cuerpo que son accesibles para un aseo personal, como la parte inferior de los brazos, las piernas, los genitales y la cola (Akinyi et al., 2013). Además, se caracteriza por ser un aseo superficial, ya que la eliminación de elementos adheridos al pelaje se realiza de manera rápida y poco minuciosa (Freeland, 1981).

Mientras que el *allogrooming*, denominado desde ahora solamente como acicalamiento, está dirigido hacia otro individuo, es parte del comportamiento sexual de los primates y se caracteriza por enfocarse en las partes del cuerpo que no son accesibles para el propio individuo, como la cabeza, cara, cuello, espalda alta, espalda media, espalda baja o base de la cola y la región anogenital o callosidades isquiáticas (Barton, 1985). Junto a esto, ocupa largos periodos de tiempo, la limpieza del pelaje se realiza de manera más pulcra (Rosenblum, Kaufman, & Stynes, 1966), la mayoría de las sesiones de acicalamiento son iniciadas por los machos y ocurren en el periodo de la mañana y la tarde (cerca de la noche) (Petersdorf, Weyher, Kamilar, Dubuc, & Higham, 2019).

El *allogrooming* se ve influenciado por una serie de elementos, siendo uno de ellos los cambios hormonales de las hembras (García, Shimizu, & Huffman, 2009; Johnson & Phoenix, 1978). Estos afectan la interacción sexual entre machos y hembras (Saayman, 1970), ya que durante el periodo de ovulación se observa la disminución de los episodios de acicalamiento de parte de la hembra hacia el macho, el aumento de los episodios de acicalamiento de parte del macho hacia la hembra, una duración prolongada de cada sesión de acicalamiento, la disminución de la agresividad del macho hacia la hembra y, en algunos

casos, que el macho aparte a la hembra del grupo para aumentar las probabilidades de apareamiento (Domb & Pagel, 2001; Michael & Herbert, 1963; Rowell, 1972).

También se destaca que en los periodos de ovulación, posterior al momento de cópula, ocurren episodios de acicalamiento de parte del macho hacia la hembra (Saayman, 1970).

Por último, se debe considerar que el comportamiento de acicalamiento puede diferir entre las poblaciones de primates (Dixon, 2012), por lo que deben continuar los estudios con diferentes especies y en diferentes contextos de interacción social.

2.3 Ciclo Menstrual en hembras de la tribu Papionini

El ciclo menstrual de la tribu Papionini se comienza a estudiar a inicios del siglo XX, describiendo características morfológicas del área genital de las hembras, y particularidades como la hinchazón observada en alguna fase del ciclo, en especial en los géneros *Macaca*, *Mandrillus* y *Papio* (Pocock, 1906). Estos trabajos iniciaron nuevas líneas de investigación en la reproducción animal para comprender los fenómenos fisiológicos o sociales que influyen en esos procesos (Hartman & Vollman, 1965; Zuckerman, 1930).

No obstante, los géneros *Macaca* y *Mandrillus* presentan un ciclo estacional, teniendo una temporada del año dedicada a la reproducción (Tardif, Carville, Elmore, Williams, & Rice, 2012), mientras que el género *Papio* tiene un ciclo menstrual no estacional, por lo que ovulan mensualmente como los humanos (Altmann, Gesquiere, Galbany, Onyango, & Alberts, 2010).

Es por esto que parte de los estudios sobre reproducción se han centrado en las hembras *Papio*, ya que presentan condiciones similares a la de los humanos para regular el ciclo menstrual y permitir su identificación cíclica (Wildt, Doyle, Stone, & Harrison, 1977). Entre las características de la vida reproductiva del género *Papio* se destacan dos: la madurez sexual de las hembras se alcanza a los 4,50 años en promedio (Onyango, Gesquiere, Altmann, & Alberts, 2013), y las hembras seniles pueden experimentar una menopausia similar a la de los humanos al llegar a los 20 años (Martin, Carey, & Comuzzie, 2003).

El ciclo menstrual de los papiones varía desde los 31 a 35 días en promedio (Figura 1) y está compuesto por dos fases, la fase folicular y la fase lútea (Shaikh, Celaya, Gomez, & Shaikh, 1982; Wildt et al., 1977), durante las que se pueden observar cambios en la piel sexual de la zona anogenital (Bauer, 2015).

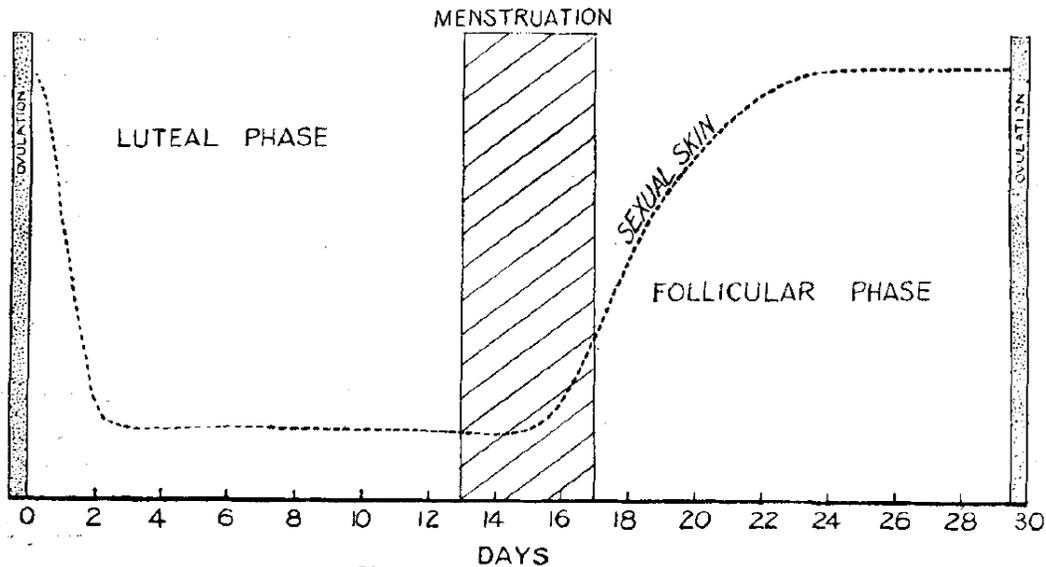


Figura 1. Fases del ciclo menstrual de *Papio hamadryas* no embarazada. El ciclo comienza con la fase lútea, continúa con la menstruación, le sigue la fase folicular y finaliza con la ovulación (Extraído de Zuckerman & Parkes, 1932, p.150).

En la fase folicular, la piel sexual se inflama y adquiere una coloración más roja en respuesta al estrógeno en los días previos a la ovulación (Higham, MacLarnon, Ross, Heistermann, & Semple, 2008). El tamaño máximo que puede adquirir la hinchazón dura entre 3 y 5 días, y suele coincidir con los días en que acontece la ovulación, ya que esta puede ocurrir durante los 5 días previos a la desinflamación de la zona o en el día anterior a la desinflamación (Street, Cross, & Brown, 2016). Luego de la ovulación, en los inicios de la fase lútea, el tejido disminuye de tamaño rápidamente, la piel se ve arrugada y vuelve a su coloración normal, un rosado oscuro, por el aumento de la hormona progesterona (Gauthier, 1999). Esta fase finaliza con el inicio de la menstruación que dura de 3 a 4 días con un bajo volumen de flujo (Zuckerman, 1937).

La similitud de las características reproductivas de *Papio* con los humanos, como el ciclo menstrual mensual o las fases de su ciclo, lo hacen un gran modelo para realizar estudios de reproducción en homínidos y aproximaciones teóricas evolutivas sobre diversos temas reproductivo (Emera, Romero, & Wagner, 2012; Martin, 2007).

Es importante considerar que las características del ciclo menstrual de *Papio* se pueden observar principalmente en trabajos de campo de larga duración, ya que, sin una observación sistemática, se complejiza el seguimiento de cada una de las fases del ciclo menstrual en las hembras.

2.4 Investigaciones previas sobre *Papio ursinus*

El género *Papio* (Erxleben, 1777), cuyos individuos son conocidos comúnmente como babuinos, está constituido por seis especies, *Papio hamadryas* o babuino sagrado (Linnaeus, 1758), *Papio cynocephalus* o babuino amarillo (Linnaeus, 1766), *Papio ursinus* o babuino chacma (Kerr, 1792), *Papio papio* o babuino de Guinea (Desmarest, 1820), *Papio anubis* o babuino oliva (Lesson, 1827), y *Papio kindae* o babuino Kinda (Lönnerberg, 1919). Es un género numeroso y sus representantes habitan una amplia variedad de espacios geográficos del continente africano, la península arábiga y numerosas áreas protegidas a nivel mundial, como parques nacionales y zoológicos (Strier, 2017).

La heterogeneidad de este género favorece las investigaciones de temáticas ecológicas, sociales o comportamentales. Sin embargo, los estudios tienden a circunscribirse a una especie en particular, como es el caso de *Papio ursinus* (Johnson, 2003).

Esta especie se distribuye geográficamente por todo el sur de África (Hoffmann & Hilton-Taylor, 2008) y mantiene una alta presencia en áreas protegidas, realizándose trabajos con ejemplares en Moremi Wildlife Reserve, Botsuana (Rhine, Bloland, & Lodwick, 1985); en Cape of Good Hope Nature Reserve, Sudáfrica (Davidge, 1978b); en Kafue National Park, Zambia (Jolly, Burrell, Phillips-Conroy, Bergey, & Rogers, 2011); en Gorongosa National Park, Mozambique (Martinez et al., 2019), entre otros.

Parte de las investigaciones relacionadas con los babuinos chacma dan cuenta de la estructura social uni-nivel (o multimacho/multihembra) en la que se organizan (Palombit, 2017), su sistema de apareamiento poliginándrico (Setchell & Huchard, 2010) o sobre la filopatría femenina y dispersión masculina de los individuos del grupo (Henzi, Barrett, Weingrm, Dixon, & Hill, 2000). Otro factor de su organización es el sistema matrilineal que presentan, ya que este influye directamente en la composición de las redes o díadas de acicalamiento que se generan en el grupo (Silk, Seyfarth, & Cheney, 1999).

El acicalamiento es característico en babuinos y es un aspecto importante de sus dinámicas sociales (Dunbar, 1991), ya que aspectos como el nivel de dominación entre las hembras se vinculan con el grado de reciprocidad en el acicalamiento (Barrett, Gaynor, & Henzi, 2002). Sin embargo, según la población en observación, el comportamiento de acicalamiento y, por ende, la organización social, puede variar. En particular, el comportamiento y las relaciones que mantienen las hembras son muy diversas (Henzi & Barrett, 2003). Por esto se deben generar estudios para comprender las relaciones sociales que se desarrollan a partir del acicalamiento y las diferencias sociales y comportamentales que se observan en las especies en diferentes contextos (Barrett, Henzi, Weingrill, Lycett, & Hill, 1999).

Investigaciones de la década de los sesenta profundizaron en las relaciones que se producen entre aspectos comportamentales con elementos o procesos fisiológicos de los individuos, considerando de gran relevancia la relación entre comportamientos sexuales y

el proceso fisiológico del ciclo menstrual (Bolwig, 1959; Hall, 1962), siendo un aporte a los estudios del ciclo reproductivo humano (Stinson, Bogin, & O'Rourke, 2007).

El ciclo menstrual de los babuinos chacma se describe por primera vez, en su totalidad, en los años cuarenta, determinándose que tiene una duración total en promedio de 35,6 días, desde el final de una menstruación hasta el final de la próxima menstruación, y se conforma de dos fases, la fase folicular de 19,45 días, y la fase lútea de 16,07 días (Gillman & Gilbert, 1946). Las últimas investigaciones sobre ciclo menstrual en esta especie se han centrado en aspectos médicos, como la inducción de la ovulación para la fertilización in vitro (Le R. Fourie, Snyman, Van Der Merwe, & Grace, 1987), o en aspectos fisiológicos como los cambios en la temperatura corporal y la actividad física durante el ciclo menstrual (Nyakudya, Fuller, Meyer, Maloney, & Mitchell, 2012).

Se debe considerar que, para tener una visión completa del comportamiento de los babuinos chacma, es necesario conocer los factores que afectan en el cambio de sus conductas. Bajo estos parámetros, el ciclo menstrual constituye una fuente de información de los cambios en el comportamiento de las hembras y del grupo en general, influyendo en las tasas de copulación de las hembras, la receptividad que estas pueden presentar o el aumento de la agresividad entre individuos (Dixon, 2012; Strier, 2017).

3. Marco Teórico

La investigación de primates no humanos es un tópico de gran importancia para la comprensión de la evolución de los mamíferos y sobre todo de los hominoideos (Darwin, 1871; Huxley, 1863). Tras décadas de ser considerada como apoyo a otras disciplinas como la biología, genética, ecología, entre otras (Larsen, 2018), a inicios del siglo XX se comienza a conformar lo que, en la actualidad, se denomina primatología (Kelley & Sussman, 2007).

Esta investigación se basará en dos aspectos de esta disciplina. El primero de estos, se centra en el estudio de los primates como un beneficio para ellos mismos, es decir, los descubrimientos que se realicen sobre ellos ayudarán en su conservación y en el rescate de sus hábitats, sobre todo el de las especies en peligro de extinción (IUCN, 2019; Strier, 2017). En segundo lugar, el parentesco evolutivo de los primates con los humanos modernos los hace de vital importancia al momento de generar un modelo en el estudio del comportamiento, morfología, sociabilidad, entre otros aspectos, de los primeros hominoideos, así como de los humanos actuales (Strier, 2017).

El estudio de primates se relaciona con la comprensión de su ciclo de vida, como sus tasas de desarrollo y reproducción (Stearns, 1992). Estas investigaciones se agrupan bajo la teoría de la historia de vida (K. Hill, 2005), que explica la diversidad de estrategias mediante las cuales los organismos lograron subsistir e incrementar en número, y además, comprender las causas que provocan la variación entre especies en sus modos, tiempos de reproducción y ciclos de vida (Jones, 2011). Junto a esto, la teoría postula la distribución energética entre crecimiento, reproducción y mantenimiento, y cómo esto se puede relacionar directamente con las diferencias observadas en las historias de vida de las especies (Isler & van Schaik, 2009).

Para lograr el entendimiento de los ciclos de vida, gracias a la separación que existe entre los periodos de crecimiento, maduración sexual y periodo reproductivo (van Schaik & Isler, 2012), la teoría de la historia de vida se basa en una serie de rasgos preestablecidos en estas fases. Entre estos encontramos el tamaño y estado de desarrollo al nacer, el tamaño y edad del destete, la edad de la primera reproducción, el tiempo de gestación, el intervalo entre nacimientos, el número de la camada y la esperanza de vida (longevidad) (Kappeler & Pereira, 2004; van Schaik & Isler, 2012; Zimmermann & Radespiel, 2007).

Otro punto en esta teoría es el vínculo que se genera entre la historia de vida de los primates, los comportamientos y relaciones sociales que adquieren posteriormente (Kappeler & Pereira, 2004), ya que el ciclo de vida de los grupos produce una serie de consecuencias a nivel social (Strier, 2017). Por esto, se debe tener en cuenta la teoría de la historia de vida para conocer la organización de un grupo en una especie de primates. Un ejemplo sería la identificación de la estructura social (poliginia, monogamia, entre otras) y cómo esta se vincula con aspectos particulares de la historia de vida de los individuos.

Para comprender la organización social del grupo primate, en específico las relaciones de las hembras *Papio ursinus*, se tendrá como base la teoría de la historia de vida, ya que relaciona el tiempo de madurez sexual, el periodo reproductivo de la hembra, las fases del ciclo menstrual o las tasas de reproducción (Bulger & Hamilton, 1988) con la organización social de tipo uninivel que presenta este grupo y cómo se conforman las relaciones y los rangos sociales que presentan las hembras del grupo (Strier, 2017). No obstante, la teoría de la historia de vida no abarca el estudio de elementos específicos del comportamiento social como las vocalizaciones (Pfefferle & Fischer, 2006), las conductas agresivas (Bortolini & Bicca-Marques, 2011) o el acicalamiento (Leinfelder, De Vries, Deleu, & Nelissen, 2001).

La investigación de la conducta de los primates se encuentra bajo el marco de la disciplina denominada etología, dado que esta estudia los comportamientos, sus características, su evolución para la supervivencia de los grupos y las interacciones que realizan los animales ya sea en estado salvaje (estudios de campo) o en cautiverio con el medioambiente en el que se encuentran insertos (Lorenz, 1982). La pregunta principal que guía este estudio corresponde al por qué el animal se comporta como lo hace (Tinbergen, 1951).

Dada la pregunta inicial, para comprender este fenómeno en su totalidad se plantearon cuatro preguntas bajo las cuales guiar el estudio etológico, las causas, la función, la ontogenia y la evolución de las conductas (Tinbergen, 1951). En primer lugar, las causas aluden a los estímulos inmediatos que llevan al animal a realizar una determinada conducta, como su fisiología o bioquímica. En segundo lugar, la función refiere a por qué contribuye la conducta de la especie en su supervivencia, por ejemplo, la ventaja adaptativa que representa en un ambiente ecológico específico. En tercer lugar, la ontogenia alude al cómo se desarrolló la conducta de un animal durante su vida, por ejemplo, por los aprendizajes que tuvo. La cuarta pregunta hace referencia al por qué apareció determinada conducta en la especie, en comparación con otras especies que no la realizan (Carranza, 2010).

Es importante señalar que las preguntas sobre las causas y la ontogenia de los comportamientos explican el cómo se originan las conductas en un individuo específico, entendiéndose como las causas próximas del comportamiento. Mientras que las preguntas que refieren a la función y la evolución, se dirigen a responder el porqué del surgimiento de ciertas conductas en una especie, entendiéndose como las causas últimas del comportamiento (Tinbergen, 1951). A pesar de tener sujetos y objetos de estudio diferentes, las respuestas que se pueden obtener de estos cuatro enfoques etológicos se deben complementar, para adquirir una comprensión integral del comportamiento. Las conductas que han sido estudiadas por los etólogos son diversas, como la construcción de nidos (Gwinner, 2001), la agresión entre conoespecíficos (Lorenz, 1981) o las estrategias de apareamiento (Wells, 1977).

A partir de los planteamientos mencionados, y con el objetivo de ampliar los conocimientos que presenta la disciplina etológica, para conocer y entender los patrones de acicalamiento de las hembras *Papio ursinus*, se debe tener en cuenta lo postulado por la etología y, sobre

todo, las líneas de estudio que presentan las cuatro preguntas. Es por esto, que la pregunta etológica seleccionada para guiar el trabajo corresponde a una de tipo próximo, es decir, las causas que generan en las hembras primates de esta especie la conducta de acicalamiento, en especial, las causas fisiológicas de su comportamiento, como el ciclo menstrual.

Sin embargo, se debe tener en cuenta que, a partir de la información obtenida gracias a la primera pregunta planteada, se pueden inferir e hipotetizar aspectos relacionados con las causas últimas del comportamiento (Carranza, 2010), como cuales fueron los beneficios de practicar el acicalamiento en esta especie o el por qué se mantuvo esta conducta en el parvorden Catarrhini. Por lo que, a lo largo de este trabajo, también se tomarán en consideración las preguntas sobre la función y evolución de la conducta para abordar el problema desde las diversas perspectivas y matices que nos brinda el acicalamiento en primates.

4. Problema de Investigación, Hipótesis y Objetivos

4.1 Problema de Investigación

El tópico de la reproducción ha sido de interés para la antropología biológica y los estudios de evolución humana, especialmente, los cambios reproductivos que se generaron morfológica y fisiológicamente en la hembra durante los últimos cientos de años, los que luego, modificaron sus características biológicas y comportamentales (Bogin & Holly, 2012).

El cómo ocurrieron estos cambios en los ciclos reproductivos aún es una incógnita por la complejidad de encontrar evidencia en el registro fósil (Bogin & Holly, 2012). Por esto, una posibilidad es aproximarse a las respuestas mediante el estudio de los primates no humanos, como el género *Papio*, porque permite entender gracias a su observación: los tipos de morfologías y comportamientos que nuestros ancestros pudieron tener (Dixson, 2012); obtener información sobre los procesos ocurridos durante la evolución temprana del humano (Dal Pesco & Fischer, 2018); y, en este caso, de las presiones selectivas que condujeron a la evolución de rasgos relacionados con el cambio en los sistemas de apareamiento y en el ciclo reproductivo de la hembra primate (Petersdorf, Weyher, Kamilar, Dubuc, & Higham, 2019).

Al igual que el tópico de la reproducción, el estudio etológico de los primates ha captado la atención de los estudios sobre la evolución del linaje humano, principalmente gracias a la utilidad que estos presentan en los estudios comparados entre primates humanos y no humanos y para realizar aproximaciones evolutivas al comportamiento de los primeros homínidos (Larsen, 2018)

En particular, la conducta de acicalamiento ha sido ampliamente estudiada por ser un elemento clave del repertorio conductual de muchos mamíferos sociales, incluidos los grupos de primates no humanos (Grueter, Bissonnette, Isler, & van Schaik, 2013). Para esto, uno de los grupos más observados ha sido el género *Papio*, ya que el acicalamiento es una de las actividades sociales principales de su presupuesto de actividad, llegando a dedicar más del 10% de su tiempo diario a practicarla (Grueter et al., 2013; Washburn & DeVore, 1961).

A partir de lo mencionado anteriormente, se pueden encontrar tres razones para continuar con el uso del género *Papio* como modelo de estudio. En primer lugar, este género exhibe una gran diversidad ecológica, de comportamientos, fenotipos, entre otros, presentando así la oportunidad de investigar aspectos evolutivos como la genómica o adaptación de los primates (Rogers et al., 2019). En segundo lugar, en estos primates la ovulación es observable a simple vista, ya que la morfología de la hembra se ve alterada por los cambios hormonales que ocurren durante este proceso (Street et al., 2016) y el acicalamiento es frecuentemente practicado permitiendo realizar una gran cantidad de registros de esta conducta (Davidge, 1978a; Post, 1981). En último lugar, la factibilidad de observar a *Papio*

ursinus en material audiovisual del Paleo Primate Project, registrado en el Parque Nacional Gorongosa (PNG), en Mozambique (Gorongosa National Park, n.d.).

Para finalizar, no se han explorado lo suficiente en esta especie los cambios conductuales que presentan los babuinos chacma con relación a sus patrones de acicalamiento y fase del ciclo menstrual, pese a la importancia que representan para aportar al conocimiento de las interacciones sociales de esta especie y para aproximarse al entendimiento del desarrollo homínido durante la historia evolutiva. Es por esto, que esta oportunidad es relevante para comprender los comportamientos sociales y sexuales de estos primates y así, añadir información a lo que se conoce actualmente sobre los cambios que ocurrieron en el ciclo reproductivo a nivel biológico y de comportamiento durante la evolución humana.

Por esto, se trabajará con la pregunta de investigación: ¿Cuál es la relación entre el patrón de acicalamiento y las fases del ciclo menstrual en *Papio ursinus* en estado salvaje?

4.2 Hipótesis de Investigación

H0: Los cambios en el comportamiento de acicalamiento no están relacionados con las fases del ciclo menstrual de *Papio ursinus* en estado salvaje.

Dada esta condición, se esperaría que los comportamientos en torno al acicalamiento variaran a partir de situaciones que no se encuentran relacionadas con las fases del ciclo menstrual, sino que, con diversos aspectos de la vida grupal, tales como cambios en la alimentación o diferencias en las relaciones según la edad del individuo.

H1: Los cambios en el comportamiento de acicalamiento están relacionados con las fases del ciclo menstrual en *Papio ursinus* en estado salvaje.

Dada esta condición, se esperaría que los comportamientos en torno al acicalamiento variaran durante el ciclo menstrual, es decir, se observará que el comportamiento de acicalamiento variará si la hembra se encuentra en la fase folicular o en la fase lútea.

4.3 Objetivos

4.3.1 Objetivo General

- Asociar patrones de acicalamiento a las fases del ciclo menstrual de *Papio ursinus* del Parque Nacional Gorongosa.

4.3.2 Objetivos Específicos

- Identificar formas de acicalamiento en hembra *Papio ursinus*.
- Caracterizar comportamiento de acicalamiento en las dos fases del ciclo menstrual.
- Comparar el comportamiento de acicalamiento de las dos fases del ciclo menstrual.

5. Metodología

5.1 Muestra

La investigación desarrollada es de tipo básica, ya que se intentará conocer y explicar el fenómeno del acicalamiento a partir de las fases del ciclo menstrual en una población de babuinos chacma. Además, es de temporalidad transversal, porque se analiza material audiovisual registrado durante un periodo de tiempo delimitado, y de alcance correlacional, porque se espera explorar la correlación entre dos variables: el comportamiento de acicalamiento y el ciclo menstrual. Estas variables de observación son de tipo cualitativas (Hernández Sampieri, Fernández Collado, & Baptizta Lucio, 2014).

Para este trabajo, la población de estudio corresponde a la totalidad del grupo de babuinos chacma que es posible observar en el material audiovisual del PNG. La muestra seleccionada corresponde a las hembras en estado reproductivo, con el objetivo de observar a nivel corporal las fases del ciclo menstrual. Se debe considerar que con la información presentada por el registro audiovisual no es posible individualizar a las hembras por lo que la muestra estará constituida por las imágenes/videos y no por un número específico de individuos, cabiendo la posibilidad de que pueda haber observaciones de hembras diferentes o de una misma hembra en diferentes fases del ciclo menstrual.

De esta manera, serán excluidas del estudio las hembras que no presentan un ciclo menstrual, es decir, las que aún no han llegado a su edad fértil y las hembras que ya perdieron la continuidad de su ciclo menstrual. Por lo tanto, la unidad de análisis de este trabajo son las hembras en estado reproductivo que muestran tanto hinchazón como desinflación de la piel sexual.

A partir de lo anterior, la muestra está constituida por 129 fotografías y 41 videos (56 minutos y 40 segundos) en los que se observan hembras participando en sesiones de acicalamiento.

5.2 Metodología

En primer lugar, es necesario dejar en claro que, dada las limitaciones que presenta distinguir en el material audiovisual las dos fases del ciclo menstrual (fase folicular y fase lútea), para efectos conceptuales y metodológicos de este trabajo, el ciclo menstrual será entendido a partir de los cambios observados en la piel sexual, es decir, por la presencia o ausencia de la inflación y coloración distintiva del momento de la ovulación (Street et al., 2016). De esta manera, al hablar de fases del ciclo menstrual se estará aludiendo al momento de ovulación y no ovulación de la hembra.

Respecto a la recolección de los datos que se trabajarán en esta investigación, estos fueron reunidos durante la práctica profesional realizada en la Pontificia Universidad Católica con el docente Felipe Martínez de la Escuela de Antropología (Figueroa, 2020), quien realizó la

captura de estas imágenes en su trabajo de campo del año 2017 durante los meses de julio y agosto, junto al equipo del Paleo Primate Project Gorongosa (PPPG).

La técnica utilizada para alcanzar este objetivo fue la sistematización del material audiovisual de los babuinos chacma del PNG a través de la construcción de una tabla en Excel, con siete ítems de registro: fecha en que se capturó el material, nombre de los seguidores de los babuinos, tropa de babuinos, locación donde se registró el material, ID de la fotografía/video, descripción de la fotografía/video y los IDs (identidades de los babuinos).

Un aspecto para considerar es que se presentan dos tipos de grabaciones. Las primeras corresponden a 1m *Scan*, es decir, videos de inspección visual del área, de una duración de 60 segundos y grabados cada 15 minutos por los estudiantes o profesores seguidores de primates. Las segundas corresponden a grabaciones realizadas en diferentes momentos del día con un tiempo de duración variado, dependiendo de la conveniencia de los seguidores.

La metodología que se aplicará para el análisis de estos datos consistirá en seleccionar del material audiovisual las imágenes y videos donde se practique el acicalamiento y, posteriormente, construir una tabla en Excel con los IDs de la fotografía/video observado (número de imagen), con las categorías que serán estudiadas en este trabajo, y con la fase del ciclo menstrual en la que se encuentran las hembras, para poder evaluar la frecuencia de determinada categoría en el material audiovisual y, de esta manera, analizar el comportamiento de los babuinos chacma del PNG.

Las categorías estarán relacionadas con las variables en estudio y con lo que se observa en los datos, encontrándose como ejemplo las siguientes categorías: el acicalamiento se realiza de parte del macho hacia la hembra, el acicalamiento se realiza de parte de la hembra hacia el macho, hembra en fase ovulatoria, hembra en fase no ovulatoria, acicalamiento de la cabeza, acicalamiento de la cola, entre otras (Tabla 1).

Tabla 1. Frecuencia de observación de acicalamiento observado en el grupo de estudio

IDs	El acicalamiento se realiza de parte del macho hacia la hembra	El acicalamiento se realiza de parte de la hembra hacia el macho	La hembra que acicala está ovulando	La hembra que acicala no está ovulando
208-209*	0	1	1	0
329-333*	1	0	1	0

* Secuencia de imágenes de la misma situación

Por otra parte, será construida una segunda tabla que estará compuesta por los IDs de la fotografía/video donde se observe una pareja de acicalamiento y el estado de desarrollo de los individuos que practiquen la conducta (Tabla 2) (Altmann, Altmann, & Hausfater, 1981).

Tabla 2. Estados de desarrollo en el grupo de estudio. **IDs:** Número de imagen; **E:** emisor del acicalamiento; **R:** receptor del acicalamiento; *: Secuencia de imágenes de la misma situación. **(a, b, c):** Más de un acicalamiento en la imagen

IDs	Macho adulto	Macho juvenil	Hembra adulta	Hembra juvenil	Cría
329-333*; 1854-1857*; 2007; 2010(b); 2416-2417*	E			R	
2010(b); 2416-2417*; 2296-2298*+ 2308-2311*+ 2325(a)	R			E	

Junto a lo anterior, se calcularán las frecuencias en las que se acicalaron las partes del cuerpo que fue posible observar según cada una de las díadas de acicalamiento y los individuos en solitario, a partir de la tabla de Frecuencia de observación de acicalamiento observado en el grupo de estudio.

Una vez completado este proceso, se procesarán los videos con elementos de la estadística descriptiva, tales como la media y la desviación estándar (Hernández Sampieri et al., 2014). Y, por último, se procederá a analizar los resultados de ambas tablas y de los gráficos para comparar estos con la bibliografía existente sobre el acicalamiento y su relación con las fases del ciclo menstrual de los babuinos chacma.

6. Resultados

En relación con las subcategorías (Anexo 1), estas se agruparon bajo cuatro categorías que muestran distintas frecuencias de comportamientos según: los individuos que participan en el acicalamiento, si se encuentran dentro de un grupo o en solitario, la parte del cuerpo que está siendo acicalada y si la cópula ocurre previa o posteriormente al acicalamiento. A su vez, cada una de estas subcategorías de acicalamiento se encuentra junto a la fase del ciclo menstrual en que fue practicada (Tabla 3, Figura 2).

Tabla 3. Resumen de Frecuencia de observación de acicalamiento y fase del ciclo menstrual en el grupo de estudio. T) Frecuencia total de acicalamiento. F. T.) Frecuencia total de las fases del ciclo menstrual. F1) Frecuencia de fase ovulatoria. F2) Frecuencia de fase no ovulatoria. F3) Frecuencia de fase no distinguible. M) Frecuencia aparición exclusiva de machos. %: Porcentaje.

Categoría	Subcategorías	T	%	Fase	F. T.	%
Acicalamiento entre pares	El acicalamiento se realiza de parte del macho hacia la hembra	12	16,4%	F1	5	41,66%
				F2	5	41,66%
				F3	2	16,66%
				M	0	0%
	El acicalamiento se realiza de parte de la hembra hacia el macho	16	21,9%	F1	5	31,25%
				F2	8	50%
				F3	3	18,75%
				M	0	0%
	El acicalamiento se realiza entre hembras	6	8,2%	F1	1	16,66%
				F2	3	50%
				F3	2	33,33%
				M	0	0%
	El acicalamiento se realiza entre machos	0	0%	F1	0	0%
				F2	0	0%
				F3	0	0%
				M	0	0%
	El acicalamiento se realiza entre hembra y cría	17	23,3%	F1	1	5,88%
				F2	9	52,9%
				F3	7	41,17%
				M	0	0%
El acicalamiento se realiza entre macho y cría	0	0%	F1	0	0%	
			F2	0	0%	
			F3	0	0%	
			M	0	0%	
Hembra se autoacicala	9	12,3%	F1	3	33,3%	
			F2	3	33,3%	
			F3	3	33,3%	
			M	0	0%	
Macho se autoacicala	5	6,8%	F1	0	0%	
			F2	0	0%	
			F3	0	0%	

			M	5	100%	
			F1	0	0%	
	No es posible distinguir sexo	8	11%	F2	0	
			F3	8	100%	
			M	0	0%	
	Frecuencia acumulada	73	100%			
Acicalamiento grupal/pares	Acicalamiento dentro de un grupo	47	72,3%	F1	8	17%
				F2	17	36,2%
				F3	19	40,4%
				M	3	6,4%
	Acicalamiento fuera de un grupo	18	27,7%	F1	6	33,33%
				F2	7	38,9%
				F3	3	16,7%
				M	2	11,1%
	Frecuencia acumulada	65	100%			
	Parte del cuerpo acicalada	Acicalamiento de la cabeza	18	13,1%	F1	3
F2					9	50%
F3					6	33,3%
M					0	0%
Acicalamiento de la cola		11	8%	F1	3	27,3%
				F2	6	54,5%
				F3	2	18,2%
				M	0	0%
Acicalamiento de los brazos		22	16,1%	F1	5	22,7%
				F2	7	31,8%
				F3	5	22,7%
				M	5	22,7%
Acicalamiento de la zona genital		15	11%	F1	3	20%
				F2	8	53,3%
				F3	4	26,7%
				M	0	0%
Acicalamiento de la espalda		33	24,1%	F1	4	12,1%
				F2	15	45,5%
				F3	14	42,4%
				M	0	0%
Acicalamiento del pecho		6	4,4%	F1	3	50%
				F2	1	16,7%
				F3	2	33,3%
				M	0	0%
Acicalamiento del abdomen		6	4,4%	F1	1	16,7%
				F2	3	50%
				F3	2	33,3%
				M	0	0%
Acicalamiento de las piernas	16	11,7%	F1	4	25%	
			F2	6	37,5%	
			F3	5	31,25%	
			M	1	6,7%	
Acicalamiento del cuello	10	7,3%	F1	1	10%	
			F2	6	60%	
			F3	3	30%	
			M	0	0%	

		Frecuencia acumulada	137	100%			
Momento cópula/acicalamiento	Cópula previa al acicalamiento		1	1,5%	F1	1	100%
					F2	0	0%
					F3	0	0%
					M	0	0%
	Cópula posterior al acicalamiento		1	1,5%	F1	1	100%
					F2	0	0%
					F3	0	0%
					M	0	0%
	Sin cópula pre/post acicalamiento		63	96,9%	F1	11	17,7%
					F2	23	37,1%
					F3	22	35,5%
					M	6	9,7%
	Frecuencia acumulada		65	100%			

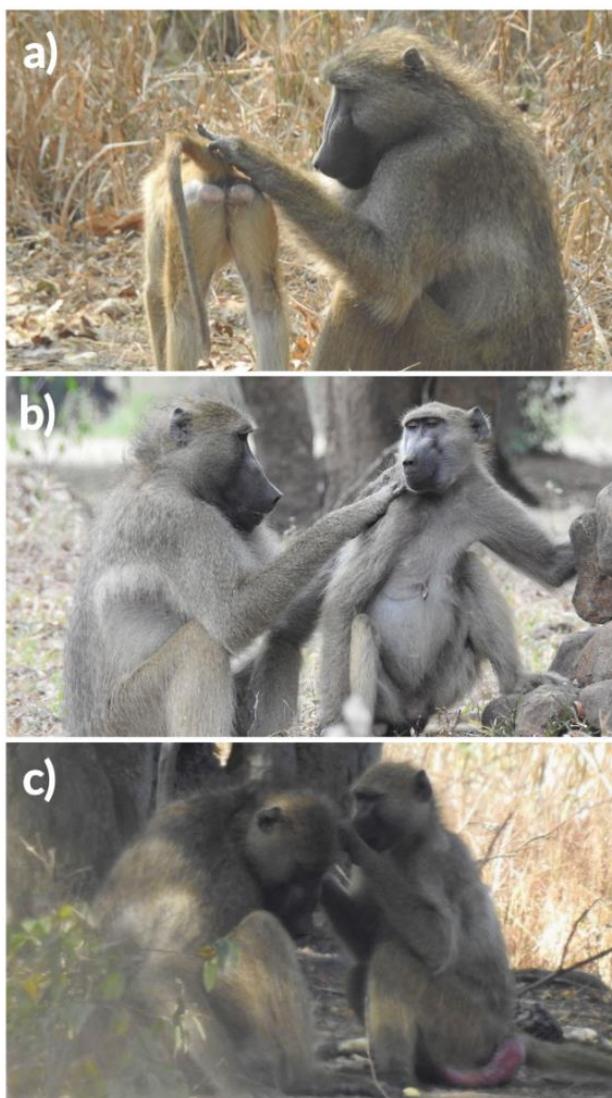


Figura 2. a) ID 209: Hembra en fase ovulatoria. b) ID 2729: No es posible distinguir la fase de la hembra. c) ID 2417: Hembra en fase no ovulatoria. [Fotografías de Felipe Martínez y PPPG]. (Parque Nacional Gorongosa, 2017).

Respecto a la categoría de acicalamiento entre pares (Figura 3), el acicalamiento que presenta más repeticiones es el que ocurre entre hembras y crías (23,3%), y es realizado en su mayoría por hembras en fase no ovulatoria (52,9%), mientras que el acicalamiento entre machos y crías no se observa en el material audiovisual (0%).

Por otra parte, el acicalamiento realizado de parte de la hembra hacia el macho presenta una mayor frecuencia (21,9%) que el realizado de parte del macho hacia la hembra (16,4%). Sin embargo, en el primer caso predomina el acicalamiento de parte de hembras en fase ovulatoria (31,25%), mientras que, en el segundo caso, la frecuencia de hembras acicaladas en fase ovulatoria y no ovulatoria es la misma (41,66%).

Mientras que el autoacicalamiento se observa con mayor frecuencia en las hembras (12,3%), siendo igual para las que están en fase ovulatoria, no ovulatoria y no distinguible (33,3%), que en los machos (7%). En tanto que, el acicalamiento realizado entre hembras presenta una baja frecuencia (8,2%) y principalmente es practicado por hembras en las que no se distingue la fase del ciclo menstrual en que se encuentran (33,33%), mientras que el acicalamiento realizado entre machos no se observa en el registro audiovisual (0%).

Por último, se observa en una baja frecuencia la imposibilidad de distinguir el sexo de los individuos que están participando de la sesión de acicalamiento (11%).

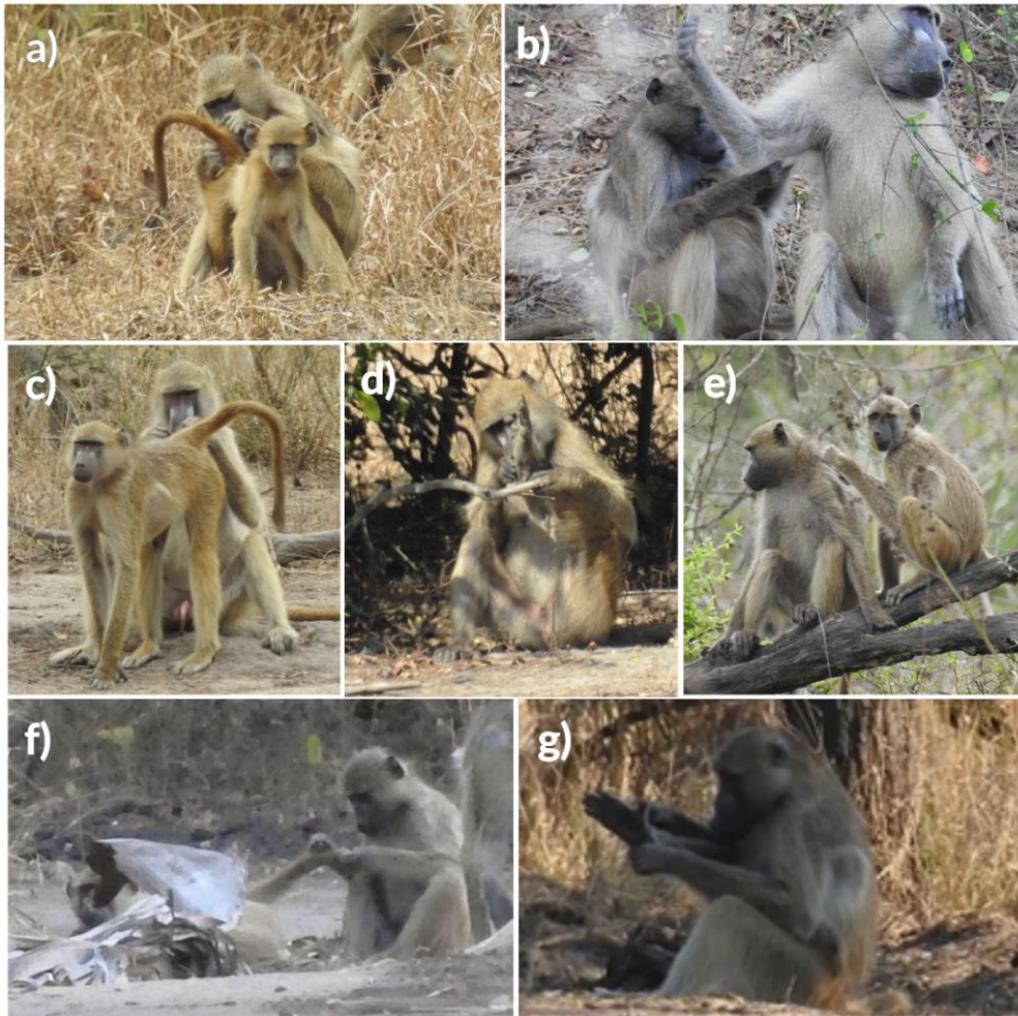


Figura 3. a) ID 461: el acicalamiento se realiza entre hembra y cría. b) ID 615: el acicalamiento se realiza de parte de la hembra hacia el macho. c) ID 332: el acicalamiento se realiza de parte del macho hacia la hembra. d) ID 1881: hembra se autoacicala. e) . ID 461: el acicalamiento se realiza entre hembras. f) ID 225: no es posible distinguir sexo. g) ID 1062: macho se autoacicala [Fotografías de Felipe Martínez y PPPG] (Parque Nacional Gorongosa, 2017).

En lo referente a la categoría del acicalamiento grupal/pares (Figura 4), se puede observar que los individuos que practican el acicalamiento dentro de un grupo se encuentran en mayor cantidad (72,3%), que los individuos que se acicalan fuera de un grupo (27,7%). Por otro lado, en el primer caso predomina la imposibilidad de distinguir la fase del ciclo menstrual en que se encuentra la hembra (40,4%) mientras que, en el segundo caso, se encuentran principalmente hembras en fase no ovulatoria (38,9%).

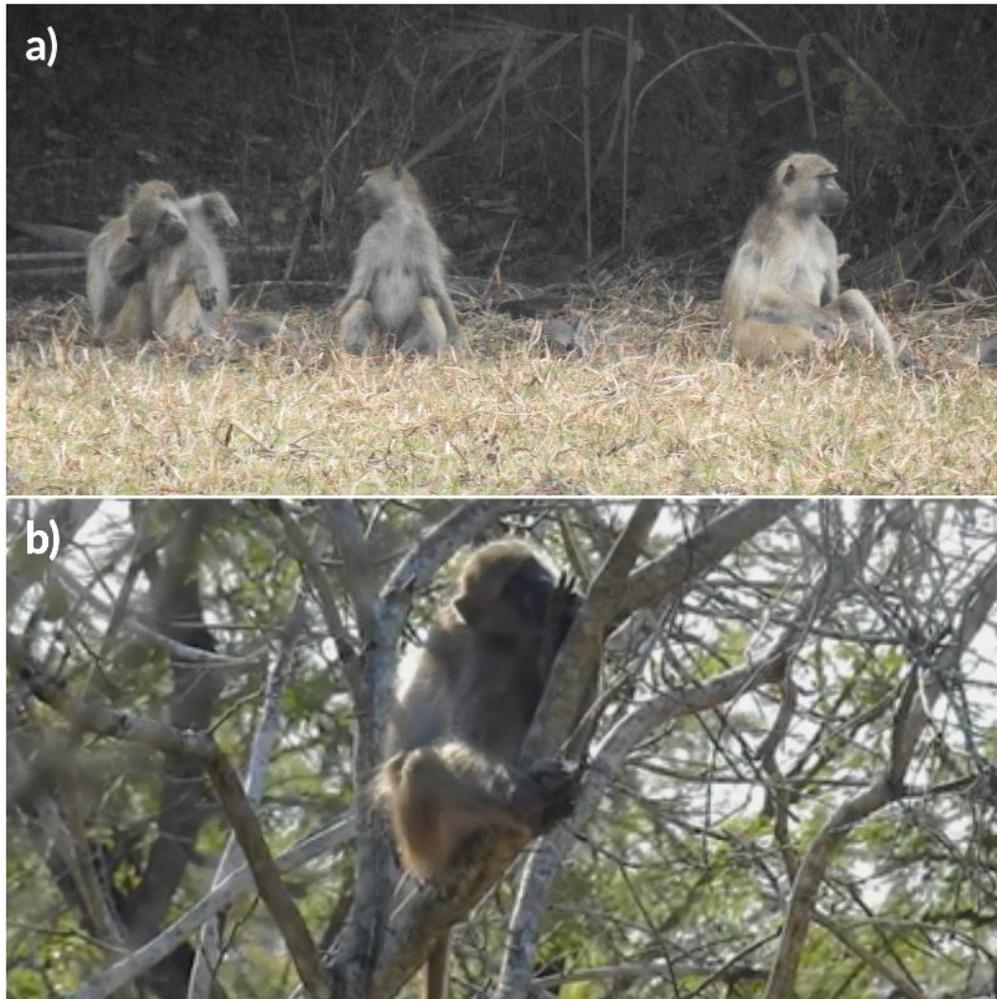


Figura 4. a) ID 428: acicalamiento dentro de un grupo. b) ID 1815: acicalamiento fuera de un grupo. [Fotografías de Felipe Martínez y PPPG]. (Parque Nacional Gorongosa, 2017).

En relación con la parte del cuerpo que es acicalada (Figura 5), las subcategorías que poseen la mayor frecuencia en el registro corresponden a la parte superior del cuerpo, entre las que se encuentran la espalda (24,1%), los brazos (16,1%) y la cabeza (13,1%). Además, en los tres episodios de acicalamiento se encuentran principalmente las hembras en fase no ovulatoria (45,5%; 31,8%; 50% respectivamente).

Mientras que la parte inferior del cuerpo se encuentra representada en menor frecuencia por las piernas (11,7%), la zona genital (11%) y la cola (8%). Además, en los tres episodios de acicalamiento se encuentran principalmente las hembras en fase no ovulatoria (37,5%; 53,3%; 54,5% respectivamente).

Para finalizar, las partes del cuerpo que presentan menor acicalamiento corresponden nuevamente a la zona superior del cuerpo: el cuello (7,3%) predominantemente con hembras en fase no ovulatoria (60%), el abdomen (4,4%) con una mayor frecuencia de hembras en fase no ovulatoria (50%) y el pecho (4,4%) que es practicado principalmente por hembras en fase ovulatoria (50%).



Figura 5. a) ID 2004: acicalamiento de la espalda. b) ID 288: acicalamiento de los brazos. c) ID 385: acicalamiento de la cabeza. d) ID 2428: acicalamiento de las piernas. e) ID 1855: acicalamiento de la zona genital. f) ID 1579: acicalamiento de la cola. g) ID 2023: acicalamiento del cuello. h) ID 1882: acicalamiento del abdomen. i) ID 1416: acicalamiento del pecho. [Fotografías de Felipe Martínez y PPPG]. (Parque Nacional Gorongosa, 2017).

En cuanto al momento de cópula/acicalamiento (Figura 6), en su mayoría se pudo dar cuenta que los individuos no practican cópula de manera previa ni posterior al acicalamiento (96,9%), además, se pudo observar que las hembras de estos registros se encuentran en su mayoría en fase no ovulatoria (37,1%).

Sin embargo, en los escasos momentos que se practica cópula, se observa que se realiza con la misma frecuencia tanto la cópula previa al acicalamiento (1,5%) como la cópula posterior al acicalamiento (1,5%). Junto a esto, se observa que en ambas las hembras se encuentran en fase ovulatoria (100%).

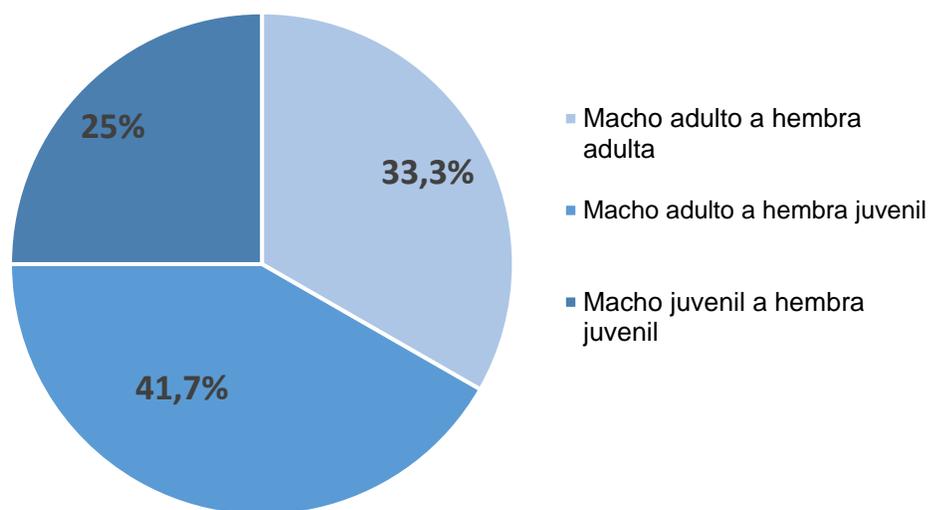


Figura 6. (a-b) ID 284+288. Cópula previa al acicalamiento. (c-d) ID 2052+2058. Cópula posterior al acicalamiento. [Fotografías de Felipe Martínez y PPPG]. (Parque Nacional Gorongosa, 2017).

En relación con los estados de desarrollo (Anexo 2), estos se agruparon en ocho categorías expuestas en el Anexo 3, asociadas a su vez, con siete subcategorías del acicalamiento entre pares: el acicalamiento se realiza de parte del macho hacia la hembra, el acicalamiento se realiza de parte de la hembra hacia el macho, el acicalamiento se realiza entre hembras, el acicalamiento se realiza entre hembra y cría, hembra se autoacicala y macho se autoacicala.

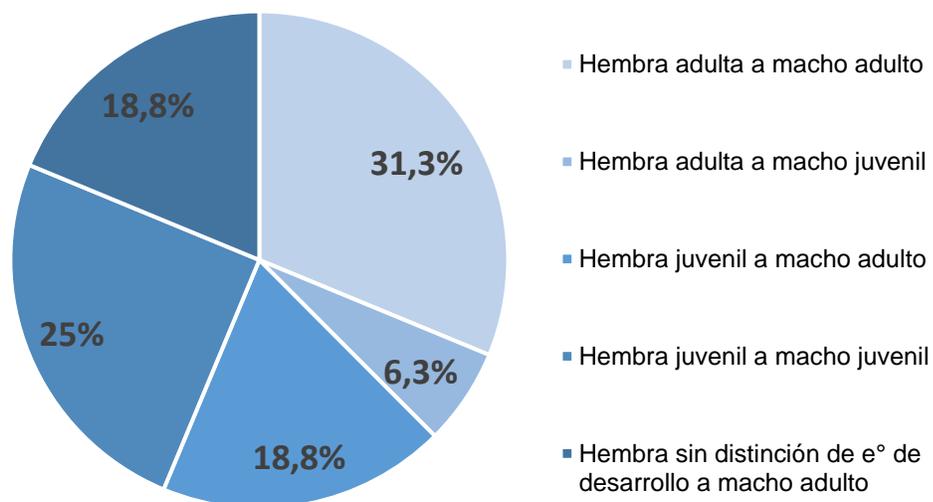
Respecto a la subcategoría del acicalamiento realizado de parte del macho hacia la hembra (Gráfico 1), se puede dar cuenta que se practica en mayor medida el acicalamiento de machos adultos a hembras juveniles (41,7%), por sobre el acicalamiento de macho adulto a hembra adulta (33,3%) y el de machos juveniles a hembras juveniles (25%).

Gráfico 1. El acicalamiento se realiza de parte del macho hacia la hembra.



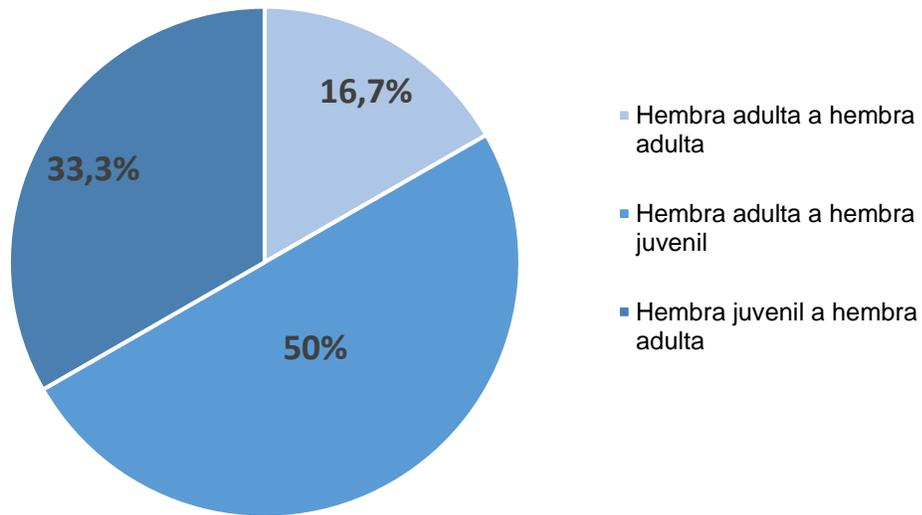
Sobre la subcategoría del acicalamiento realizado de parte de la hembra hacia el macho (Gráfico 2), las hembras adultas realizan el acicalamiento con mayor frecuencia a los machos adultos (31,3%), que a los machos juveniles (6,3%). Por otro lado, se observa que las hembras juveniles practican con mayor frecuencia el acicalamiento a machos juveniles (25%) que a machos adultos (18,8%), el que a su vez presenta el mismo porcentaje de observaciones que el acicalamiento de hembras sin estado de desarrollo claro a machos adultos (18,8%).

Gráfico 2. El acicalamiento se realiza de parte de la hembra hacia el macho.



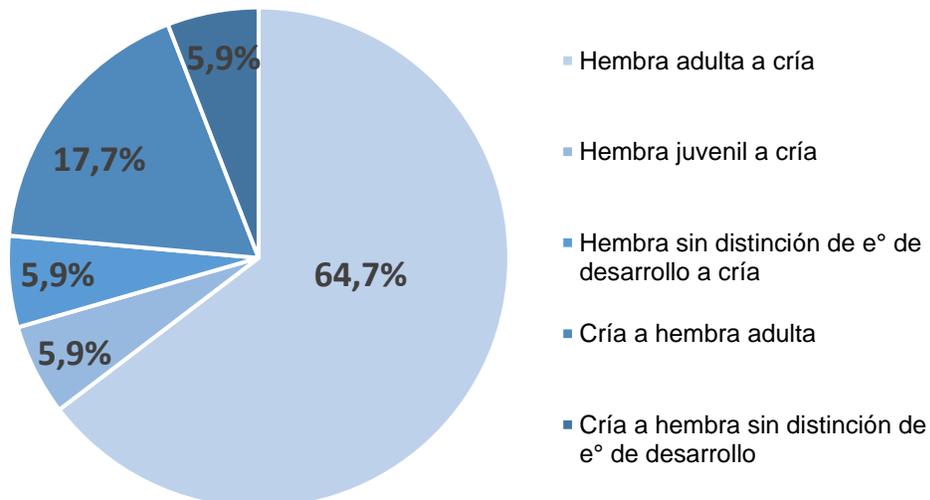
En lo referente al acicalamiento realizado entre hembras (Gráfico 3), el acicalamiento de hembras adultas a hembras juveniles presenta la mitad de las observaciones (50%), mientras que el acicalamiento de hembras juveniles a hembras adultas (33%) se encuentra por sobre el acicalamiento de hembras adultas a hembras adultas (17%).

Gráfico 3. El acicalamiento se realiza entre hembras.



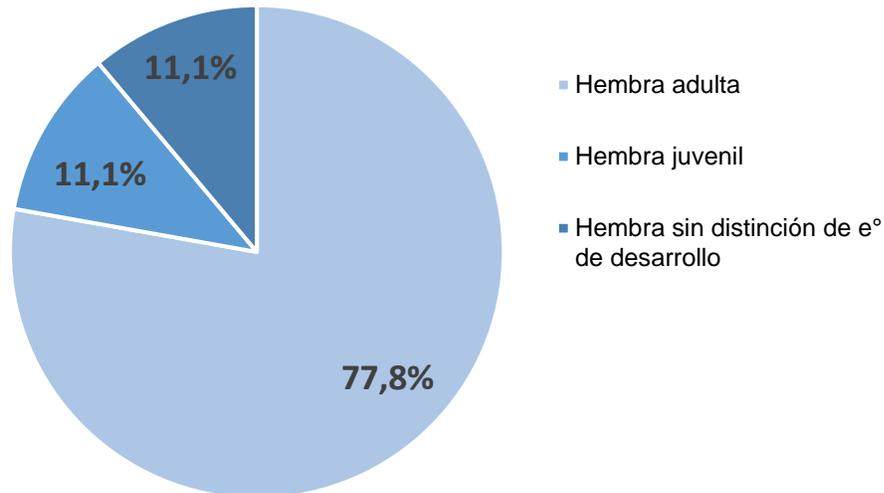
En cuanto al acicalamiento realizado entre hembra y cría (Gráfico 4), se presenta la mayor cantidad de observaciones en el practicado por hembras adultas a crías (64,7%), mientras que en menor medida se encuentra el practicado por crías a hembras adultas (17,7%). Por otro lado, se observa la misma frecuencia en el acicalamiento realizado por hembras juveniles a crías (5,9%), hembras sin distinción de estado de desarrollo claro a crías (5,9%) y de crías a hembras sin estado de desarrollo claro (5,9%).

Gráfico 4. El acicalamiento se realiza entre hembra y cría



En relación con el autoacicalamiento de las hembras (Gráfico 5), se observa que en su mayoría lo practican hembras adultas (77,8%), mientras que se encuentra la misma frecuencia para las hembras juveniles y para las que no fue posible distinguir su estado de desarrollo (11,1%).

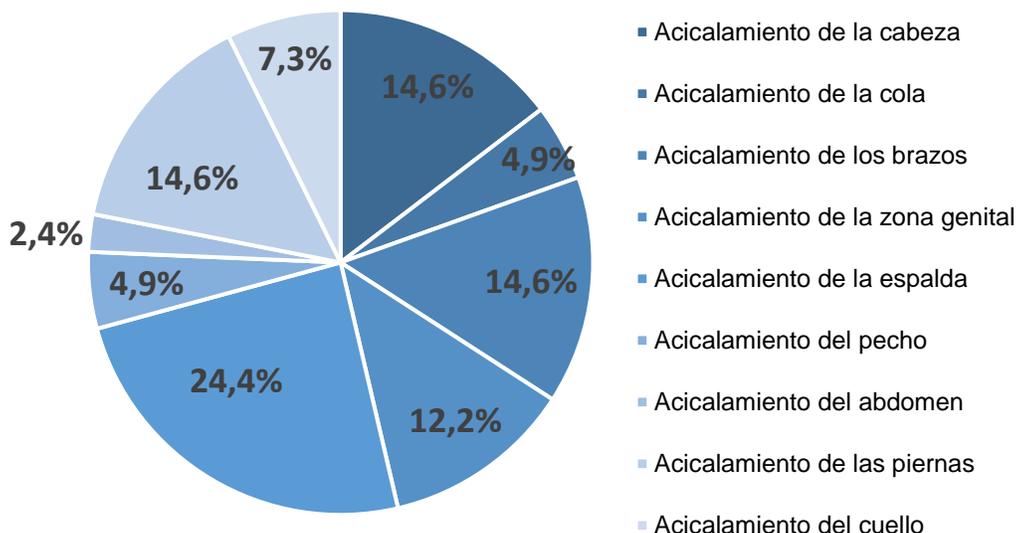
Gráfico 5. Autoacicalamiento de las hembras



Para la última subcategoría, correspondiente al autoacicalamiento de los machos, se pudo observar que solamente fue practicado por machos en estado de desarrollo adulto (100%).

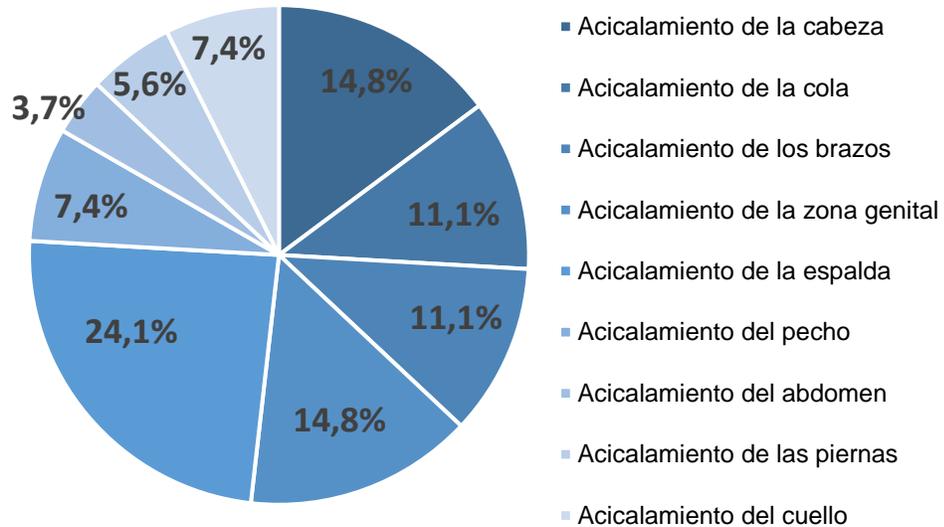
En lo que respecta a las partes del cuerpo acicaladas, para las sesiones de las hembras con las crías (Gráfico 6) se encontró que se practica con mayor frecuencia el acicalamiento de la espalda (24,4%), seguido por el acicalamiento de la cabeza, brazos y piernas en partes iguales (14,6%) y la zona genital (12,2%). En menor frecuencia, bajo el 10%, se encuentra el acicalamiento del cuello (7,3%), la cola y el pecho en igual grado (4,9%) y por último el abdomen (2,4%).

Gráfico 6. Partes del cuerpo acicalamiento hembras con crías



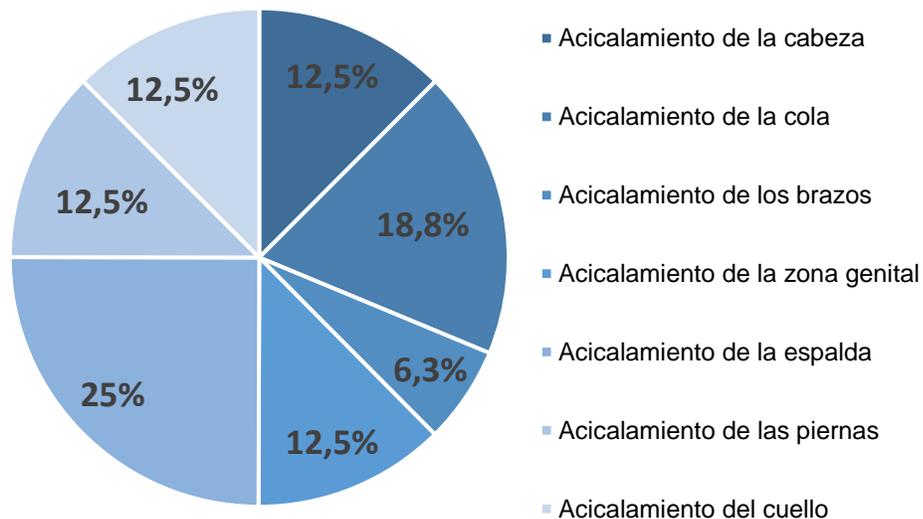
En cuanto a las sesiones de acicalamiento de machos con hembras y viceversa (Gráfico 7), se presentó en mayor medida el acicalamiento de la espalda (24,1%), seguido por la cabeza, la zona genital (14,8%) y la cola y los brazos en partes iguales (11,1%). Con una menor frecuencia, bajo el 10%, se observó el acicalamiento de los brazos y el pecho (7,4%), el acicalamiento de las piernas (5,6%) y el acicalamiento del abdomen (3,7%).

Gráfico 7. Partes del cuerpo acicalamiento machos con hembras



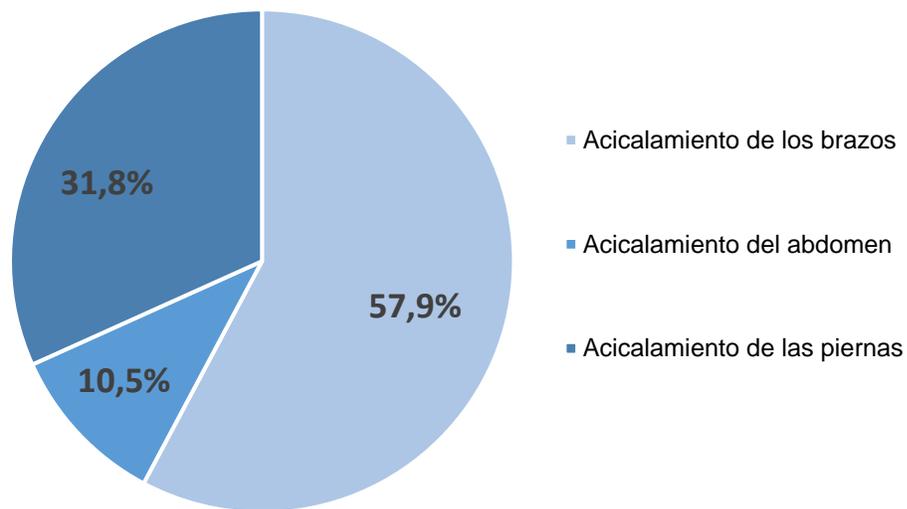
Por otra parte, para las sesiones de acicalamiento de hembras con hembras (Gráfico 8), se observó que se dirige en mayor frecuencia hacia la zona de la espalda (25%) y de la cola (18,8%). Mientras que se encuentra la misma frecuencia para el acicalamiento de la cabeza, de la zona genital, las piernas y el cuello (12,5%). Por último, la menor frecuencia de esta muestra se observa en el acicalamiento dirigido hacia los brazos (6,3%) ya que no se presentaron acicalamientos del pecho ni del abdomen (0%).

Gráfico 8. Partes del cuerpo acicalamiento hembras con hembras



Por último, para el autoacicalamiento de machos y hembras (Gráfico 9) solamente se encontró que tres partes del cuerpo fueron acicaladas. Entre ellas, más de la mitad del autoacicalamiento se dirigió hacia los brazos (57,9%), mientras que en menor grado hacia las piernas (31,8%) y del abdomen (10,5%).

Gráfico 9. Partes del cuerpo autoacicaladas



Para finalizar, del total de minutos de los videos se cuenta con 32:43 minutos dedicados exclusivamente al acicalamiento, los que equivalen a un 57,74%. Además, el promedio de acicalamiento que se puede encontrar por video corresponde a 48 segundos con una desviación estándar de 56 segundos, es decir, un 56% del video está dedicado a practicar el acicalamiento. Por otro lado, se estableció que, del total de minutos, el 15,3% corresponde a acicalamientos en los que participan hembras en fase ovulatoria, el 65,6% a hembras en fases no ovulatoria y el 14,6% son de hembras en las que no es posible distinguir la fase del ciclo menstrual (Tabla 4).

Tabla 4. Medias de acicalamiento en segundos según la fase del ciclo menstrual. A) Hembra en fase ovulatoria. B) Hembra en fase no ovulatoria. C) No es posible distinguir la fase de la hembra. D) Macho se autoacicala. **IDs:** Número de video. *: Secuencia de imágenes de la misma situación.

IDs	A	B	C	D
385	61 s			
444			25 s	
446			16 s	
450			5 s	
624		11 s		
1062-1063*				38 s
1328-1329*		419 s		
1416	11 s			
1579		246 s		
1587			39 s	
1674			42 s	
1700-1710*	89 s			
1739		11 s		
1809				8 s
1815		26 s		
1857	61 s			
2003			11 s	
2009-2010*		87 s		
2013		49 s		
2025		48 s		
2052	18 s			
2098	14 s			
2110		12 s	18 s	
2114		10 s		
2149	47 s			
2235-2237*		216 s		
2293			18 s	
2297-2298*		107 s		
+2309				
2325		25 s	51 s	
2326			61 s	
2336				34 s
2407		21 s		
Total	301 s	1288 s	286 s	88 s

7. Discusión

Acicalamiento entre adultos y crías

Según los resultados presentados en el punto anterior, se observa que gran parte del tiempo disponible del total de los videos fue dedicado por los babuinos del parque a practicar el acicalamiento (57,74%). Diversos autores han presentado hallazgos similares sobre la preponderancia de este comportamiento dentro del presupuesto de actividad de los diferentes grupos de babuinos chacma (aproximadamente un 20% del total) (Henzi & Barrett, 1999). Se ha identificado este comportamiento especialmente dentro de la conducta de las hembras quienes, a diferencia de los machos, realizan la mayor parte del acicalamiento dentro de la especie debido a que se hipotetiza que son las responsables de mantener la proximidad, no así los machos (Barrett et al., 2002, 1999; Swedell & Leigh, 2006).

Esto último se ve reflejado en la interacción de los machos chacma con las crías en Gorongosa, ya que no se observaron sesiones de acicalamiento entre ellos. Estos hallazgos están en concordancia con lo señalado en trabajos anteriores, ya que es poco común observar a los machos de esta especie realizar comportamientos afiliativos con las crías, siendo reportado inclusive variados casos de infanticidio en grupos de babuinos chacma de la Reserva de Moremi, Botsuana (Palombit et al., 2009; Tarara, 1987). Mientras que, en el caso de las hembras del PNG, principalmente adultas y en fase no ovulatoria, se observó una gran cantidad de acicalamiento con las crías, lo que se condice con otros hallazgos en babuinos amarillos, *Papio cynocephalus*, donde las hembras pasan la mayor parte de su tiempo con las crías (Altmann, 1980; Nicolson, 1986) y dedican el acicalamiento casi por completo a estas mismas, por sobre individuos juveniles o adultos (Cheney, 1978).

Es importante señalar que probablemente en el registro audiovisual no todas las hembras que están practicando el acicalamiento a las crías sean sus madres, como se ha observado en otras poblaciones de babuinos chacma. En ciertos casos, las hembras del grupo, ya sean juveniles o adultas, pueden intercambiar acicalamiento con las madres de las crías para tener acceso a la manipulación de estas últimas, llegando a recibir más atención las hembras que han sido madres recientemente que las hembras en cualquier otro estado reproductivo (Henzi & Barrett, 2002; Ron, 1993; Saayman, 1971b; Silk, Rendall, Cheney, & Seyfarth, 2003).

Acicalamiento entre individuos del mismo sexo

Sin embargo, el acicalamiento entre hembras no solo tendría este objetivo, sino que también podría realizarse para facilitar el acceso a recursos escasos como los alimentos (Silk et al., 1999), o ser un mecanismo para probar la fuerza de los lazos sociales entre los individuos (Frank & Silk, 2009). No obstante, en los resultados de este trabajo, el acicalamiento entre hembras se presentó en bajo grado y con una leve diferencia en los estados del desarrollo y las fases del ciclo menstrual en que se encuentran. Estas

diferencias se centran en que el mayor número de hembras que practican el acicalamiento son adultas con juveniles y se encuentran en fase no ovulatoria.

Este hallazgo se puede relacionar con lo postulado por diversas investigaciones en las que se ha identificado que las hembras adultas suelen preferir acicalarse con hembras juveniles cuando las primeras se encuentran principalmente en estado de lactancia/no ovulatorio (Cheney, 1978), un comportamiento similar a lo encontrado en los babuinos de Gorongosa aquí estudiados. Además, las hembras en fase ovulatoria suelen acicalarse en menor frecuencia con otras hembras, ya que pasan una mayor proporción de tiempo socializando con los machos (Ron, 1993).

No obstante, a pesar de que los hallazgos de este estudio concuerden con otras investigaciones, el bajo número encontrado de hembras que se acicalan entre ellas no permite dar cuenta del todo sobre el efecto del estado reproductivo en la frecuencia del acicalamiento de las hembras. Aunque cabe mencionar que el bajo número reportado se puede deber a que, en general, el acicalamiento entre hembras aumenta cuando hay una cría de por medio, si no es de esta forma, las hembras serán menos activas entre ellas y se concretarán con menor frecuencia episodios de aseo (Frank & Silk, 2009).

Además, se ha observado que las hembras concentran mayoritariamente su acicalamiento en pocas hembras, específicamente en las que son parientes cercanos y les brindan la mayor cantidad de acicalamiento, formando fuertes lazos sociales con estas y limitando así la posibilidad de registrar más interacciones de aseo (Crockford, Wittig, Whitten, Seyfarth, & Cheney, 2008; Ron, 1993; Silk et al., 1999). Estudios previos en papiones señalan que el acicalamiento refuerza la formación de alianzas o coaliciones entre las hembras (Saunders, 1988), aunque se ha hipotetizado que en el caso de las hembras chacma de las Montañas de Drakensberg, Sudáfrica, no las forman (Barrett & Henzi, 2001; Barrett et al., 1999; Henzi & Barrett, 1999). Esto podría ser debido a que, al igual que sus patrones de interacción social, dependen en gran medida del nivel de la competencia por recursos que exista dentro del grupo o del riesgo de depredación, obedeciendo en cierta forma a las condiciones ecológicas que presente cada uno (Barton, Byrne, & Whiten, 1996). Por ejemplo, para los babuinos chacma del delta de la Reserva de Moremi la presión de depredación es mayor, por lo que las hembras adultas deben formar fuertes alianzas de parentesco basadas en relaciones de acicalamiento (Cheney et al., 2004; Pahad, 2010).

Para el caso de los babuinos chacma del PNG, se podría interpretar que existe un bajo riesgo de depredación y por eso las hembras no estarían formando fuertes alianzas, ya que no necesitarían mayor protección de otros individuos. Esto se sugiere porque una de las consecuencias ecológicas de la guerra civil en Mozambique (1977-1992) fue la exterminación de numerosos depredadores, dejando a muchos animales residentes del parque sin potenciales riesgos. Hasta la fecha, gracias a las medidas de restauración y conservación, se ha logrado reintroducir con éxito a los perros salvajes (*Lycaon pictus*) y va en aumento el número de leones (*Panthera leo*) (Gorongosa Restoration Project, 2014; Stalmans, Massad, Peel, Tarnita, & Pringle, 2019). Sin embargo, los babuinos en rara

ocasión son presa de estos animales (siendo su depredador más común los leopardos, *Panthera pardus*), por lo que no se enfrentan directamente a esta problemática. Inclusive se estima que en la actualidad el número de tropas de babuinos en el parque se encuentra por sobre las 220, compuestas por más de 30 individuos cada una (Bossino, 2017; Stalmans et al., 2019).

En relación con los recursos, se podría sugerir que existe una débil competencia por estos dentro del parque, lo que justificaría, en algún grado, la baja frecuencia de este comportamiento en las hembras de esta muestra, debido a que no tendrían que fortalecer sus alianzas ni intercambiar acicalamiento por ningún otro recurso. Se debe tener en consideración para el análisis de la muestra, que Mozambique es uno de los países más propensos a los cambios climáticos (como ciclones, inundaciones y sequías), con una época de lluvias máximas desde diciembre a febrero y otra de altas temperaturas y sequías en el resto de meses, alcanzando el punto máximo de sequía desde septiembre hasta noviembre (F. Martínez, comunicación personal, octubre 25, 2021; Matos, Barraza, & Ruiz-Mallén, 2021; Stalmans et al., 2019), por lo que durante los meses en que se registró el material (de julio a agosto) el parque estaba viviendo un descenso en la disponibilidad de recursos debido a la escasez de agua.

A partir de esto se pueden buscar diferentes explicaciones para el comportamiento de acicalamiento de las hembras. En primer lugar, siguiendo con la explicación anterior, es probable que durante los meses del registro del material se mantuviera una débil competencia por los recursos ya que, gracias a sus condiciones ecológicas, como las inundaciones dentro del parque, se puede haber conservado la disponibilidad de agua y de recursos por un tiempo, por lo que las hembras no necesitaron fortalecer sus alianzas a través de sesiones de acicalamiento, al menos hasta que los recursos comenzaran a escasear. Otra justificación se podría relacionar con que, a nivel general, el parque cuente con una disponibilidad de recursos constante y que estos no se vean tan fuertemente afectados por los cambios climáticos.

Sin embargo, tal como se comentó anteriormente, el material se registró durante los meses previos al punto máximo de sequía dentro del parque. Sumado a esto, Mozambique se encontraba desde hace un par de años en un ciclo de menores precipitaciones en la época de máximas lluvias (F. Martínez, comunicación personal, octubre 25, 2021), por lo que debería estar comenzando a desarrollarse la competencia por los recursos entre los individuos. A partir de esto, se puede sugerir que las hembras ya están formando alianzas entre ellas, a través del comportamiento de acicalamiento, por la falta de recursos dentro del parque. No obstante, esto no se ve reflejado en el material audiovisual, ya sea por la forma en que fue registrado el material o porque no se desarrolla habitualmente la formación de alianzas entre las hembras chacma del PNG. Por otra parte, al no contar con registros de acicalamiento que comprendan un periodo más extenso, como podría ser el punto máximo de sequía y, por ende, de competencia, no se puede contrastar esta última propuesta.

Junto a lo anterior, se debe considerar que el ambiente térmico del lugar puede ser una variable que influya en las dinámicas de las díadas de acicalamiento, independiente de su sexo y estado de desarrollo (Brent, Koban, & Evans, 2003). Así, se ha encontrado que para algunas poblaciones, como la de los babuinos chacma de la Reserva Natural De Hoop, (Sudáfrica), al aumentar la temperatura se ve un aumento en la frecuencia del descanso y del acicalamiento, ya que se ven favorecidos estos comportamientos de carácter más sedentario (R. A. Hill, 2006). Esto puede ser de gran importancia para el grupo del PNG, ya que estaban en época de altas temperaturas, promediando 30° en esta estación (Herrero et al., 2020), por lo que se puede estar observando un punto álgido del desarrollo de este comportamiento o, por el contrario, al no haber llegado aún el punto de las altas temperaturas se encontró esta baja frecuencia en el acicalamiento entre las hembras. Sin embargo, se deben profundizar los estudios sobre acicalamiento y realizar comparaciones entre distintas épocas del año, ya que también cabe la posibilidad de que no se encuentre una correlación estrecha entre ambas variables, como ocurre para los babuinos amarillos del Parque Nacional de Amboseli (Kenia) donde no se encontró evidencia de la relación entre el aumento del acicalamiento y el aumento de las temperaturas (Stelzner, 1988).

Continuando con la discusión sobre el acicalamiento entre hembras, en la actualidad persiste el debate sobre la formación de alianzas entre las hembras chacma, principalmente entre las que se encuentran estrechamente relacionadas, ya que su sistema de filopatría femenina facilita la formación de redes cohesivas entre ellas (Palombit, 2017), y permite que los episodios de acicalamiento se practiquen con mayor frecuencia, fortaleciendo así el apoyo social en situaciones de estrés o conflictos (Engh, Beehner, et al., 2006; Henzi, Lycett, Weingrill, & Piper, 2000; Silk et al., 2010). De hecho, se ha observado que el acicalamiento con otras hembras se incrementa gradualmente en los periodos de inestabilidad, como en momentos de incertidumbre sobre el estatus del macho dominante, en los que seleccionan a la menor cantidad de compañeras y para sesiones de acicalamiento más largas (Chowdhury, 2018).

Sumado a lo ya mencionado, diversos autores han sugerido que a medida que aumenta el número de hembras en un grupo, disminuye la diversidad de hembras con las que se practica el acicalamiento (Silk et al., 1999). Esto generaría a su vez la disminución de la cohesión social dentro del grupo (Cheney, Silk, & Seyfarth, 2012; Silk et al., 1999). Además, cuando aumenta el tamaño del grupo, se prioriza que haya una mayor duración de las sesiones de acicalamiento en vez de un mayor número de hembras con las que relacionarse (Henzi, Lycett, et al., 2000; Henzi, Lycett, & Weingrill, 1997). Estas explicaciones también podrían ser aplicable a los babuinos del PNG, aunque se desconoce de forma exacta el número de individuos de cada sexo que conforman los grupos.

Cabe destacar que en esta muestra el acicalamiento entre individuos del mismo sexo no destaca dentro del total, ya que tal como se mencionó anteriormente, en hembras presenta una baja frecuencia, y en machos se encuentra completamente ausente. Esto último es consistente con lo hallado en trabajos previos, donde se observó que este comportamiento es poco común entre machos de esta especie, independiente de su estado de desarrollo

(Hall, 1962; Kalbitzer, Heistermann, Cheney, Seyfarth, & Fischer, 2015). Sin embargo, se debe considerar que la frecuencia del comportamiento tal vez esté siendo proporcional con el número de machos que se encuentran en el grupo (Saayman, 1971a) y que además, en esta especie los machos no mantienen comportamientos de colación, por lo que no necesitan recurrir a episodios de acicalamiento para formar lazos sociales (Bulger, 1993; Henzi, Weingrill, & Barretta, 1999).

Acicalamiento intersexual

Por otra parte, a pesar de que los machos no se acicalen en una alta frecuencia con otras hembras, sí se observa en los resultados una clara preferencia de estas por acicalarse con los machos, al igual que en otros grupos de babuinos chacma, como los de las montañas de Drakensberg, del Parque Nacional Kruger, la Reserva Natural Honnet, en Sudáfrica, y los de la Reserva de Moremi en Botsuana (Barton et al., 1996; Bolwig, 1959; Crockford, Wittig, Seyfarth, & Cheney, 2007; Saayman, 1971b). Cabe destacar, que en una investigación posterior se encontró que las hembras de las Montañas de Drakensberg tenían preferencia por el acicalamiento con otras hembras en vez de con los machos, por lo que la metodología de estudio o el comportamiento de los mismos babuinos puede haber variado a lo largo del tiempo (Henzi, Lycett, et al., 2000).

Se ha señalado que el comportamiento del acicalamiento es particularmente importante en las relaciones entre las hembras con los machos, debido a que sirve para mantener la cohesión social en el grupo, estableciendo vínculos temporales durante el periodo de cortejo y ayudándolas a proteger a sus crías contra los machos infanticidas (Pahad, 2010; Palombit et al., 2009; Weingrill, Lycett, & Henzi, 2000). Además, a diferencia de lo que ocurre en el caso del acicalamiento entre hembras, las sesiones de acicalamiento de los machos con las hembras no están sujetas al aumento del tamaño del grupo, por lo que es más probable encontrar cierta estabilidad en estas (Henzi et al., 1997). No obstante, esta práctica se encuentra debatida en la literatura, ya que en diferentes tropas, como las de las Montañas de Drakensberg, se ha encontrado que la preferencia del acicalamiento de las hembras es por otras hembras, principalmente al ser entendido como un intercambio por recursos en lugares con una alta competencia (Henzi, Lycett, et al., 2000).

En el caso de los babuinos del PNG se encontró que el acicalamiento era practicado con mayor frecuencia por parte de las hembras hacia los machos, tal como ocurre en otro grupo de babuinos chacma de la Reserva Natural De Hoop (Clarke, Halliday, Barrett, & Henzi, 2010; Swedell & Leigh, 2006). Además, en el PNG este es practicado principalmente por las hembras adultas en fase no ovulatoria practican el acicalamiento a machos adultos. Esto está acorde a lo reportado en otros estudios donde señalan que babuinos chacma sudafricanos, como los de la Reserva del Cabo de Buena Esperanza o los de la tropa w de la Reserva Natural Honnet, las hembras en fase no ovulatoria, específicamente en fase lútea, acicalan en mayor medida que las hembras en cualquier otro estado reproductivo (Hall, 1962; Saayman, 1971a). Se ha postulado que esto puede ocurrir en las especies que forman parejas sexuales por periodos de tiempo prolongados, ya que las sesiones de

acicalamiento con los machos se comienzan a desarrollar antes de que la hembra alcance el punto máximo de hinchazón sexual (Saayman, 1971b).

No obstante, esto difiere de lo hallado en una tropa no especificada de la Reserva Natural Honnet, donde se señala que la mayor parte del acicalamiento de hembras (sin distinción de su estado de desarrollo) hacia machos adultos es generado por hembras en fase ovulatoria, mientras que las hembras en fase no ovulatoria acicalarían con mayor frecuencia a los machos juveniles (Saayman, 1971b). Se postula que esta conducta está respondiendo al patrón copulatorio de este grupo ya que, en primer lugar, es la hembra quien suele iniciar el apareamiento al presentarse frente al macho (Bolwig, 1959). En segundo lugar, la eyaculación en babuinos chacma no se alcanza mediante una sola montura, sino que requiere de una cadena de conductas, por lo que para mantener la interacción continúa entre machos y hembras se intercalan las monturas con acicalamientos intercopulatorios (Saayman, 1970).

Por otro lado, para poblaciones de babuinos chacma como la tropa c de la Reserva de Moremi y los de la Reserva del Cabo de Buena Esperanza, se ha señalado que las hembras en fase ovulatoria acicalan con mayor frecuencia a machos juveniles de alto rango que a machos adultos (Bulger, 1993; Hall, 1962), por lo que no hay acuerdos sobre este comportamiento en los distintos grupos de la especie.

Junto a esto se pudo observar que, en los dos casos registrados en el PNG de acicalamiento previo y posterior a la cópula, fueron las hembras en fase ovulatoria quienes se lo realizaban a los machos, lo que se relaciona con lo descrito para los babuinos chacma de la Reserva Natural Honnet y de la Reserva Natural De Hoop, donde se observó que en ambos momentos fueron las hembras en fase ovulatoria quienes practicaron con mayor frecuencia el acicalamiento (Clarke et al., 2010; Saayman, 1970). En particular, Clarke y colaboradores (2010) asociaron positivamente el acicalamiento femenino con la probabilidad de iniciar con éxito una cópula, vinculando este fenómeno con el control que ejercen los machos sobre las hembras y con la supresión de la competencia masculina en los babuinos chacma. Esto debido a que la baja competencia les brindaría a los machos beneficios que no pueden ser extraídos por la fuerza física, como el intercambio de acicalamiento y la seguridad de paternidad (por el conservadurismo masculino en torno a la asignación de esperma) (Clarke et al., 2010).

En lo que respecta a los episodios de acicalamiento realizado por los machos, se pudo observar para los chacma del PNG que el acicalamiento de machos hacia hembras suele ser más practicado por machos adultos a hembras juveniles, sin importar su estado reproductivo, ya que se encontró la misma frecuencia para la fase ovulatoria y para la no ovulatoria. Sin embargo, esto no es así en todos los grupos de la especie, ya que en la tropa chacma de la Reserva del Cabo de Buena Esperanza y de la Reserva Natural Honnet se encontró que los machos adultos acicalan en mayor grado a las hembras en fase ovulatoria que a las hembras en fase no ovulatoria (Hall, 1962; Saayman, 1971a).

Como explicación al acicalamiento de machos hacia hembras, se suele proponer que este es parte de su patrón típico de comportamiento copulatorio, siendo en este caso un tipo de intercambio por el acceso sexual (Barrett & Henzi, 2001; Silk et al., 1999). Particularmente, se puede señalar esto porque los cambios en las fases del ciclo menstrual parecerían afectar en la práctica del acicalamiento entre hembras y machos como ya se ha mencionado anteriormente (Saayman, 1971b), basándose en hallazgos como el de Hall (1962) que señala que los machos acicalan con mayor frecuencia a hembras en fase ovulatoria que en otro momento del ciclo. No obstante, como ya se mencionó anteriormente, en el Parque Nacional de Gorongosa se encontró la misma frecuencia tanto para el acicalamiento de machos con hembras en fase ovulatoria como no ovulatoria, por lo que no serían un factor de preferencias para este grupo.

Esto ha sido señalado anteriormente en otras investigaciones, donde se ha sugerido que el estado reproductivo de la hembra no sería un indicador de preferencia para el macho, sino que más bien estaría relacionado con dos factores. En primer lugar, con la frecuente proximidad que mantengan ambos sexos, ya que en las sociedades multimacho/multihembra se ven favorecidos los lazos a largo plazo, pues al subdividirse con regularidad los machos no tienen la oportunidad de observar la condición reproductiva de todas las hembras del grupo, por lo que se podrían beneficiar de formar una pareja en etapas tempranas (Anderson, 1983; Swedell & Leigh, 2006). Y, en segundo lugar, que la hembra le haya practicado con anterioridad acicalamiento al macho, lo que parecería muy probable al mantener una relación tan estrecha como la descrita recientemente (Clarke et al., 2010).

De esta manera, se podría formar un vínculo persistente de los machos con las hembras durante todas las fases del ciclo menstrual, llegando a tener una duración de varios días, debido a que los machos deben mostrar interés en el ciclo reproductivo de la hembra antes de la fase ovulatoria para incrementar la exclusividad del apareamiento y evitar la competencia futura con otros machos por una hembra en estado ovulatorio, en un sistema grupal donde la tendencia es que el macho de mayor rango monopolice gran parte de los apareamientos (Seyfarth & Seyfarth, 1978; Swedell & Leigh, 2006). De esta forma, a su vez, se aminora el efecto de la competencia sexual y, por ende, de los comportamientos agresivos entre los individuos (Barrett et al., 2002).

Junto a lo anterior, estos consorcios al abarcar normalmente todo el periodo de la hembra, incluyendo los momentos previos a su inicio, genera una seguridad de paternidad en el macho al identificar con cierta certeza a la descendencia, disminuyendo así los riesgos de infanticidio con las crías (Jolly, 2020), por lo que las hinchazones sexuales no serían señales preponderantes para esta población o por ejemplo estar dando indicios de una alta calidad genética para su descendencia como se ha sugerido en investigaciones previas (Pagel, 1994). Por otro lado, Rooker & Gavrilets (2018) señalaron que estas hinchazones podrían presentar beneficios para la descendencia, ya que encontraron que un mayor riesgo de infanticidio se correlaciona con tener signos visuales de ovulación más fuertes, por lo que en estos casos aumentarán la señalización de la ovulación con hinchazones

sustanciales o coloraciones más brillantes alrededor de las regiones genitales. De esta forma, en conjunto con las uniones a largo plazo, aumentarán las probabilidades de asegurar la paternidad de los machos y disminuir las agresiones contra las crías. Estos aspectos permitirían explicar, en cierta medida, las frecuencias de acicalamiento encontradas tanto para las hembras en fase ovulatoria como no ovulatoria dentro del grupo de babuinos estudiados.

Junto a esto, las hembras que mantienen un vínculo poco persistente y de baja frecuencia con los machos, serían quienes inician la mayoría de los episodios de acicalamiento. Estos se caracterizarían por ser menores en número y a su vez, menos recíprocos de parte de los machos hacia las hembras (Seyfarth & Seyfarth, 1978), justificando también la mayor frecuencia de esta práctica de hembras hacia machos que viceversa.

De igual forma, a pesar de las diferencias en las frecuencias con que se practican los acicalamientos en cualquiera de los casos mencionados, en la literatura también se destaca que las diferencias encontradas en el tiempo de acicalamiento, es decir, la duración de cada sesión, tendría mayor importancia social, ya que esto se relacionaría con la minuciosidad con que se realiza el aseo, como la búsqueda cuidadosa en la mayor parte del cuerpo (Hall, 1962). No obstante, al no contar con esta información detallada no se puede concluir que ese es el caso de los babuinos del parque, pero de igual forma se debe tener en cuenta como un factor de influencia en las sesiones y díadas de acicalamiento.

Acicalamiento grupal o de pares

En cuanto a la categoría del acicalamiento grupal/pares, se observó que mayoritariamente los individuos practicaban las sesiones de acicalamiento con más individuos a su alrededor, no aislados. Esto ya fue identificado previamente para babuinos chacma de las Montañas de Soutpansberg, Sudáfrica, y del Parque de Leopardos Tsaobis, Namibia, donde en la mayoría de los casos los individuos realizan actividades sedentarias como acicalarse y descansar dentro de un grupo, debido a que esto disminuye el riesgo al permitir una mayor visibilidad de posibles depredadores (Ayers, 2019; Cowlshaw, 1997b).

En los babuinos chacma del PNG, los registros muestran a los individuos acicalándose en amplias planicies que les permiten mantener la vigilancia, por lo que se estaría manteniendo el comportamiento de cuidado a pesar del bajo riesgo de depredación que pueda existir dentro del parque, como se comentó anteriormente. Junto a esto, independiente de la fase del ciclo menstrual en que se encuentren las hembras, estas se agruparán junto a otros miembros del grupo con el objetivo de buscar protección, llegando inclusive a pasar más tiempo que los machos en estos lugares (Cowlshaw, 1997a).

Por otra parte, en los babuinos del PNG se registró un menor número de sesiones de acicalamiento fuera de un grupo, y principalmente estas se realizaron entre machos y hembras, con una leve diferencia entre las hembras en fase ovulatoria y no ovulatoria de su ciclo menstrual. Es probable que el bajo porcentaje reportado para el acicalamiento fuera

del grupo sea porque esto suele ocurrir en limitados contextos, como por ejemplo en los momentos de consorte entre machos y hembras en fase ovulatoria que se suelen practicar en la periferia de la tropa, con el objetivo de lograr el apareamiento (Saayman, 1971b).

Áreas corporales de acicalamiento

Las partes del cuerpo más acicaladas entre los individuos (incluyendo machos, hembras y crías) correspondieron a la espalda y la cabeza. Junto a esto, también destaca para el acicalamiento de hembras con crías zonas como los brazos y las piernas, mientras que para la pareja de hembras con hembras resalta el área de la cola y para la díada de machos con hembras sobresale el acicalamiento de la zona genital. De igual forma, aunque en una proporción mucho menor, se pudo observar el acicalamiento en partes como el cuello, el pecho y el abdomen.

Estos hallazgos son consistentes con investigaciones previas en las que se encontró que este aseo se dirige a las áreas del cuerpo que el individuo no puede alcanzar y, por lo tanto, una gran proporción del acicalamiento se destina hacia la zona de la espalda y la cabeza, mientras que en menor grado a las piernas, los genitales y la cola (Akinyi, 2010; Saunders, 1988). Sin embargo, a diferencia de lo encontrado para los chacma de Gorongosa, se ha observado que el cuello y el abdomen tienen mayor preponderancia en las sesiones de acicalamiento en pareja (Akinyi et al., 2013).

Por otro lado, en lo relacionado con el acicalamiento de los brazos (principalmente en la parte baja), se ha detallado que este, al ser una zona de fácil acceso para los individuos, se practica mayoritariamente en sesiones de autoacicalamiento (Akinyi et al., 2013; Saunders, 1988).

Las partes del cuerpo que más frecuentemente se autoacicalaron tanto las hembras como los machos del PNG se relacionaron con los lugares de más fácil acceso para ellos, predominando los antebrazos por sobre el acicalamiento de las piernas y del abdomen respectivamente. De forma similar se describe en la literatura que las zonas corporales que más frecuentemente se acicalan corresponden a las mismas ya mencionadas y, en menor medida, las zonas de la cabeza y la espalda (Akinyi, 2010; Saunders, 1988), las cuales no fueron acicaladas en el registro de esta muestra.

Por otro lado, se observó que las hembras adultas, sin diferencias en sus estados reproductivos, practicaron el autoacicalamiento en mayor frecuencia que los machos adultos. Esto se podría relacionar con dos hipótesis: la primera de estas hace alusión al autoacicalamiento como una respuesta a situaciones de estrés psicosocial como agresión o muerte de un compañero, debido a que en estos periodos aumentan este tipo de conductas (Castles, Whiten, & Aureli, 1999; Maestripieri, Schino, Aureli, & Troisi, 1992). Sin embargo, el autoacicalamiento, ya sea en machos o hembras, se encontró en baja frecuencia en el registro, por lo que se puede suponer que estos babuinos no se encontraban sometidos a fuertes eventos estresantes. De igual manera, estos cambios en

los comportamientos autodirigidos se pueden medir de mejor forma estudiando a cada uno de los individuos del grupo, para dar cuenta si en ciertas situaciones el autoacicalamiento aumenta o se mantiene en la misma frecuencia y duración a lo largo del tiempo.

Por otra parte, se presenta la hipótesis funcional higiénica del autoacicalamiento que propone que este se realiza para limpiar el pelaje, eliminar los ectoparásitos, y prevenir infecciones (Hutchins & Barash, 1976; Pérez Pérez & Veá, 2000). Además, los trabajos de campo han dado cuenta de que durante la época de alta densidad de parásitos las hembras practican más sesiones de acicalamiento individual y por un tiempo más prolongado (Saunders, 1988). Este fenómeno es independiente del estado reproductivo al corresponder a una actividad de cuidado personal que no se relaciona con un comportamiento sexual o social (Akinyi et al., 2013).

Se debe considerar que para la población de estudio de Saunders (1988), los babuinos amarillos de Amboseli, la época de mayor densidad de parásitos corresponde a la temporada de lluvias, entre los meses de abril y junio. Mientras que este aspecto se desconoce para los babuinos chacma del PNG, por lo que no se podría justificar la frecuencia de acicalamiento encontrada en esta muestra con una época de baja o alta densidad de parásitos. También se debe señalar que, durante esa época, no solo se practica con mayor frecuencia el autoacicalamiento, sino que también las hembras tienden a recibir más acicalamiento de otros miembros del grupo (Saunders, 1988). Esto se podría relacionar con la mayor frecuencia observada de acicalamiento entre hembras del PNG que entre individuos de diferentes sexos.

De igual manera, se debe tener en consideración que el trabajo de Saunders (1988) se llevó a cabo con babuino amarillo, por lo que los comportamientos podrían no ser equivalentes y, además, tampoco se cuentan con datos específicos de la densidad de parásitos en el PNG. Estos aspectos son fundamentales, ya que el acicalamiento se podría ver influenciado por el número de parásitos de un hábitat, es decir, si son hábitats con altas densidades de parásitos o hábitats con bajas concentraciones de parásitos (Saunders, 1988).

En relación con el estado de desarrollo de los individuos, a pesar de que en la literatura no se aborda ampliamente el tema, se señala que los individuos juveniles tienden a ser menos eficientes en el autoacicalamiento, por lo que suelen tener más parásitos que los individuos adultos (Saunders, 1988). Además, los jóvenes prefieren otro tipo de actividades como el juego por sobre el acicalamiento (Tomlin, 2016), lo que se corresponde con la observación de una mayor cantidad de individuos adultos practicando el autoacicalamiento en los chacma de Gorongosa.

Para comprender los resultados expuestos es importante poner especial énfasis en las diferencias interespecíficas de estos babuinos con las otras poblaciones de comparación, ya que estas posiblemente están desempeñando un rol en los patrones de acicalamiento que presenta la población del PNG. En investigaciones previas se ha evaluado la posibilidad de que los patrones de acicalamiento, al igual que el sistema de organización social que

adopta cada especie, esté influenciado tanto por la genética como por la tradición social, debido a los grados de especificidad en el acicalamiento que pueden alcanzar los distintos grupos de cada especie (Mitchell & Tokunaga, 1976).

Es relevante remarcar que los babuinos chacma del PNG, podrían ser fruto de la hibridación entre *Papio ursinus griseipes* y *Papio cynocephalus* (Martinez et al., 2019). Esta condición se podría dar debido al alto flujo génico entre las poblaciones de babuinos gracias a su flexibilidad comportamental y su capacidad para utilizar diferentes hábitats (Strum, 1987). La hibridación en papiones se está evaluando entre *Papio anubis* y *Papio hamadryas* del Parque Nacional de Awash, Etiopía, (Nagel, 1973; Phillips-Conroy & Jolly, 1986) o entre *Papio anubis* y *Papio cynocephalus* del Parque Nacional Amboseli, Kenia (Charpentier et al., 2012; Samuels & Altmann, 1986).

Lo antes mencionado podría llevar a comprender, en cierto grado, los resultados disímiles expuestos en este trabajo, poniendo en valor los estudios morfológicos y comportamentales como un importante complemento a las investigaciones genéticas. Este trabajo aplica una metodología observacional que ofrece una serie de ventajas para la investigación de este grupo, como mayor accesibilidad a los datos (observación directa de aspecto físico y conductas), uso de menor presupuesto, baja dificultad de conseguir materiales, entre otros (Quera, 1997).

Implicaciones evolutivas

Junto a lo anterior, los estudios comportamentales de primates ofrecen una aproximación al desarrollo de la evolución del linaje homínido, sobre todo considerando la interacción del comportamiento con variables ecológicas, genéticas o sociales (Jolly, 2001; Strum, 2012). En particular, los hallazgos de este trabajo permiten un acercamiento a la evolución del acicalamiento dentro de los grupos sociales, ya que diversas investigaciones han postulado que este presenta una función utilitaria de cuidado de la piel para los primates, proponiendo que la principal ventaja selectiva del acicalamiento radica en su importancia como protección contra los parásitos (Hutchins & Barash, 1976). Es por esto que mantuvo un papel preponderante en la higiene de aquellos linajes que tuvieron mayor exposición a ectoparásitos y suciedad, es decir, principalmente en las especies terrestres de primates (Barton, 1985; Hutchins & Barash, 1976).

De esta forma, el acicalamiento surge como un comportamiento que en sí mismo tiene un valor utilitario para los primates, pero que a su vez, puede cumplir una función doblemente adaptativa al favorecer la elaboración de patrones de comportamiento que permitan la comunicación dentro del grupo (Hutchins & Barash, 1976), cumpliendo una importante función social. Esta habría permitido mantener la tolerancia social y la cohesión grupal durante la evolución del linaje homínido, sobre todo a medida que aumenta el tamaño del grupo, ya que esto impone desafíos sociales mayores para los individuos (Barrett et al., 2002; Boccia, 1983; Dunbar, 1991).

Un aspecto importante en la mantención de la cohesión social se relaciona con la forma de organización social que presenta cada especie. Los humanos actuales se organizan en sociedades de tipo multinivel, que consisten en estructuras de tropas con varios niveles, estando la tropa compuestas por bandas, las cuales contienen diversos clanes con unidades básicas de un solo macho (Kummer, 1984). Se ha hipotetizado que esta organización podría haber surgido a partir de grupos multimacho/multihembra divididos en unidades más pequeñas (Grueter, Chapais, & Zinner, 2012), que corresponde a la forma de organización actual de los babuinos chacma.

Esta sociedad normalmente se organiza en grupos grandes y relativamente cohesivos que están unidos por las hembras gracias a que estas, por su filopatría, permanecen estables en su grupo natal (Palombit, 2017). Además se forman fuertes lazos sociales, tanto con hembras como con machos, los que compiten por el contacto sexual a través de la formación de parejas de largo plazo mediante las diadas de acicalamiento (Bulger, 1993; Grueter et al., 2012).

Por otro lado, dentro de los grupos sociales multimacho/multihembra se pueden encontrar caracteres sexuales visualmente llamativos, como las hinchazones sexuales externas exageradas de las hembras (Clutton-Brock & Harvey, 1976). En los primates las señales sexuales externas se encuentran en ambos subordenes de Primates (Strepsirrhini y Haplorrhini) y suelen ser de pequeño tamaño, como es en el caso de los lémures coronados, *Lemur coronatus* (Kappeler, 1987), tarseros, *Tarsius bancanus* (Wright, Izard, & Simons, 1986), y monos aulladores, *Alouatta palliata* (Glander, 1980). Sin embargo, en algunas especies de las superfamilias Cercopithecoidea y Hominoidea, estas se han vuelto “exageradas”, es decir, más llamativas que en los otros taxones (Dixson, 2012; Street et al., 2016). De estas especies, aproximadamente un 71% de los taxones de primates cercopitécidos que están clasificados como sociedades multimacho/multihembra muestran hinchazones exageradas (Nunn, 1999).

Es por esto que se ha investigado el posible vínculo entre las sociedades multimacho/multihembra con la evolución de las señales sexuales exageradas en las hembras y la reproducción no estacional (van Schaik, van Noordwijk, & Nunn, 1999). En grupos de primates que viven en sistemas poligínicos como *Macaca mulatta*, *Mandrillus sphinx* o los estudiados en este trabajo, *Papio ursinus*, los individuos masculinos aumentan los niveles de agresividad entre ellos por la prioridad de apareamiento con las hembras más hinchadas (Clutton-Brock & Harvey, 1976; Dixson, 2012). Esto es debido a que entre las características de las hinchazones exageradas está confundir la paternidad, ya que la ovulación no ocurre necesariamente en el momento de hinchazón máxima y las hembras a menudo se aparean con diversos machos en los momentos que son potencialmente fértiles, es decir, el tiempo de duración de la hinchazón (Nunn, 1999).

Los machos dominantes, quienes suelen ganar esta competición, tienen un mayor acceso a las hembras con hinchazón. Además, este acceso involucra el comportamiento de consorcio, es decir, la asociación sexual entre un macho y una hembra, encontrándose

asociaciones a largo plazo, como se ha observado en los babuinos amarillos, con un promedio de duración de 6 días (Hausfater, 1975) y en babuinos oliva, de 7 días (Smuts, 1985).

Estos consorcios podrían tener un rol beneficioso para las hembras, como la protección de los machos, al reducir el hostigamiento por parte de otros individuos (Smuts & Smuts, 1993; Wrangham, 1979) o aumentar la defensa frente a depredadores, según lo postulado por van Noordwijk (1985) en su hipótesis de los servicios masculinos. Por último, la duración de los consorcios se extiende porque la ovulación se produce inmediatamente antes de la desinflamación de la hinchazón, por lo que se hace aún más difícil predecir el momento preciso de la fertilidad. Esto alienta a los machos dominantes a proteger a las hembras durante un periodo más extenso, y aumenta los beneficios para las hembras (Nunn, 1999; van Noordwijk, 1985). Así mismo, también se ve favorecida la relación entre machos y hembras al estrecharse la proximidad entre sí y favorecerse las interacciones de acicalamiento (Crockford et al., 2007).

Sin embargo, la evolución y función de las hinchazones sexuales exageradas sigue siendo enigmática, debido a que las hipótesis planteadas pueden explicar algunas características de las hinchazones exageradas y realizar generalizaciones comunes para las especies, pero ninguna explica las características individuales de estas especies, ya que se deja de lado la variabilidad inter e intraespecífica de las especies (Nunn, 1999). Es por esto que conocer los patrones comportamentales, sociales y sexuales de especies como los babuinos pueden brindar luces acerca de la evolución y funciones que cumplen estas hinchazones en las especies, además de aportar conocimiento a la evolución de los sistemas sociales de primates humanos y no humanos.

En relación con las sociedades humanas, en el transcurso de la evolución de estas ha cobrado gran importancia la cooperación de los individuos (como los consorcios mencionados anteriormente) por sobre la competencia, resultando en variados cambios en su estructura social (Apicella & Silk, 2019; Boyd & Richerson, 2009). Entre estos cambios se propone que la desaparición de las señales sexuales entre los humanos ocurrió para facilitar los lazos masculinos, disminuyendo el nivel de competencia por la prioridad de apareamiento (Etkin, 1963; Pfeiffer, 1972). Por otra parte, se evalúa la posibilidad de que el ocultamiento de la ovulación evolucionó para aumentar la certeza de paternidad y así, se enfatizara el esfuerzo en el cuidado paterno para contribuir en el éxito de la descendencia por sobre la competencia por el apareamiento (Alexander & Noonan, 1979; Strassmann, 1981). Por último, se baraja la posibilidad de que se haya conformado una nueva estrategia reproductiva a partir de la cópula clandestina con machos subordinados, donde la falta de hinchazón sexual contribuyó a que la hembra pudiera engañar al macho alfa y mejorar de esta forma las opciones de elección femenina y reducir el riesgo de infanticidio (Benshoof & Thornhill, 1979; Hrdy, 1981).

A pesar de lo mencionado, en la actualidad la hipótesis más aceptada en evolución humana se relaciona con que el ocultamiento de la ovulación es un efecto secundario del bipedismo,

ya que la postura erguida cambió progresivamente la posición de los genitales externos femeninos y los ocultó entre las piernas, volviendo poco efectiva la señalización de la hinchazón sexual y estableciendo una receptividad que requería vigilancia continua para asegurar la fecundación (Lovejoy, 1981; Tanner, 1981). Junto a esto, se postuló que la eliminación progresiva de las señalizaciones externas de la ovulación requería de una vigilancia continua en ambos sexos para asegurar la fecundación, por lo que este proceso aumentaría la adhesión del vínculo entre machos y hembras, implicando un comportamiento copulatorio regular (Lovejoy, 1981).

A raíz de estos cambios en las relaciones sociales entre los individuos, se debe considerar que la ocultación de la ovulación implicó un fenómeno de carácter integral, en el que interactúan las características sexuales de los individuos con diversos factores, como ecológicos, sociales y culturales, más allá de las presiones sexuales o el hecho único de la bipedestación (Pawłowski, 1999).

7.1 Limitaciones

Es importante tener en cuenta las limitaciones que se presentaron en este trabajo debido a que influyeron en su desarrollo y podrían afectar los resultados presentados.

En primer lugar, esta investigación se iba a llevar a cabo presencialmente con la especie *Papio hamadryas*, no obstante, por el estado de catástrofe provocado por la pandemia covid-19, no fue posible acceder a lugares de observación como el zoológico nacional. Es por esto que se solicitaron los permisos correspondientes para trabajar con material de los babuinos chacma del PNG, pertenecientes a la Dr. Susana Carvalho, directora del Proyecto Paleo-Primate, al Dr. Felipe Martínez, y a los miembros del proyecto quienes realizaron los registros audiovisuales.

Esto dio la posibilidad de utilizar material que no han sido trabajado con anterioridad y, junto a esto, poner en valor el uso de datos secundarios en investigaciones científicas. Se trata de una herramienta ventajosa gracias a beneficios como su rentabilidad (bajos costos) y amplitud de las preguntas y datos a los que proporciona acceso (Callejo & Viedma, 2005).

Sin embargo, su uso también presentó limitaciones en el desarrollo de la investigación, ya que, al no ser el propósito principal el estudio del comportamiento de acicalamiento en la recolección de datos, no se pudo tener control sobre el material registrado y, por ende, se vieron mermados los resultados que se pudo extraer de estos. En primer lugar, el que la toma de datos no estuviera sistematizada implicó que los videos fueran de diferentes duraciones y que según el día de recolección se encuentren más o menos registros fotográficos o audiovisuales. Además, tampoco se tiene certeza del horario en que fue registrado el material, lo que resulta de gran importancia para estudios de acicalamiento, ya que, por lo general, presenta un sesgo hacia el inicio y el final de cada día. Al no poder hacer las comparaciones horarias se podría estar generando una subrepresentación de la muestra de acicalamiento (Dubay, 2018).

Junto a lo anterior, es de gran importancia conocer el presupuesto de actividad de esta tropa de babuinos, ya que si bien, el acicalamiento suele ser un comportamiento que se practica en un alto porcentaje diariamente, se debe tener en cuenta el tiempo que destina esta población particular de babuinos chacma. De esta forma, se puede profundizar en las alteraciones conductuales del acicalamiento, y si estas están siendo influenciadas por modificaciones en otras actividades de su presupuesto diario (van Doorn, O'Riain, & Swedell, 2010).

Por otro lado, solamente se cuenta con la información de acicalamiento de una estación (estación seca) por lo que no se pueden hacer comparaciones respecto a las características de este en los babuinos a lo largo del año. En investigaciones previas se ha encontrado que las variables ecológicas, como los cambios estacionales en la duración del día también generarían sesgos de comportamientos en los babuinos y una alteración de los patrones de acicalamiento (Dubay, 2018; Hill, 2006; Silk et al., 2010).

Por otra parte, los babuinos aún no se encuentran del todo habituados a la presencia humana, lo que ha dificultado la identificación de los individuos y, sumado a eso, tampoco se tiene seguridad de que el material haya sido registrado de múltiples tropas de babuinos dentro del parque o solo de una (Bossino, 2017), por lo que se ven limitadas las posibilidades de identificar el ciclo menstrual completo de las hembras, las redes de acicalamiento de cada uno de los individuos, el nivel de emparentados en que se encuentran o su rango social. Estos aspectos son de gran importancia en la conformación de las díadas de acicalamiento, tanto entre hembras, crías y machos en diferentes etapas de desarrollo (Crockford et al., 2008). Junto a esto, tampoco se pudo determinar si alguna de las hembras estaba en estado de embarazo, lo que también habría influido en los patrones de acicalamiento llevados a cabo (Beehner, Bergman, Cheney, Seyfarth, & Whitten, 2005).

Para finalizar, la categoría de acicalamiento previo y posterior a la cópula puede presentar sesgos en los hallazgos ya que, al observarse solamente en imágenes, no se cuenta con la secuencia completa del comportamiento, que podría ser observada de mejor forma en videos.

8. Conclusión

El acicalamiento es un comportamiento habitual de las especies de primates no humanos, y abarca una gran parte de su presupuesto de actividad diario. En algunas ocasiones, esta conducta se puede ver alterada por distintos tipos de factores, como el estrés ambiental, las presiones sociales o las alteraciones fisiológicas como el ciclo menstrual.

En este trabajo se evaluó la relación e influencia de este último aspecto sobre el comportamiento del acicalamiento practicado entre los sujetos y de forma individual. En los resultados se pudo observar que las hembras adultas en fase no ovulatoria practican mayoritariamente el acicalamiento hacia las crías y los machos adultos. Y, junto a esto, que los individuos realizaron este comportamiento principalmente estando dentro de un grupo, y no en las afueras de este.

Por otro lado, se observó que el acicalamiento se practica en menor medida entre hembras adultas en fase no ovulatoria y que el autoacicalamiento se practica en bajo grado en hembras y en machos.

Por último, se identificó que las zonas corporales mayormente acicaladas correspondieron a la espalda, los brazos y la cabeza. Mientras que las partes del cuerpo con menor tasa de acicalamiento fueron el abdomen y el pecho.

A partir de lo anterior y, en base a los datos presentados a lo largo de este trabajo, se puede concluir que no sería posible relacionar el comportamiento de acicalamiento con las fases del ciclo menstrual en los babuinos chacma del PNG a priori. Esto debido a que, tal como se discutió, el acicalamiento se ve influenciado por una serie de aspectos que van más allá de lo fisiológico y que se puede vincular en gran medida con las variaciones sociales y ambientales a las que se ven sujetos los individuos. Por lo que, al no poder conocer a través del material audiovisual la historia del ciclo menstrual de cada una de las hembras ni los patrones de acicalamiento diarios de los individuos, se ve limitada la posibilidad de observar el grado de influencia de este aspecto por sobre los otros mencionados. Es por ello que se dificulta la correlación entre el acicalamiento y el estado sexual de la hembra.

Es por esto, que los resultados de este trabajo deben ser tomados con precaución al poseer datos no del todo contextualizados sobre el entorno de los individuos. Podríamos afirmar que se trataría de un trabajo exploratorio que presenta conclusiones preliminares del comportamiento de *Papio ursinus* del Parque Nacional Gorongosa.

8.1 Proyecciones Futuras

Un aspecto que podría mejorar los resultados registrados en esta investigación sería la toma de una mayor cantidad de datos durante los meses de trabajo de campo con los babuinos en el parque. Además, los terrenos se deberían desarrollar en diferentes estaciones climáticas con el objetivo de que se pueda estudiar si las diferencias ambientales, como la presencia de más o menos parásitos, influye en los patrones de acicalamiento que desarrollan los individuos.

Por otro lado, en los trabajos futuros se deben evaluar las diferencias que puedan surgir con otras tropas de babuinos chacma en el mismo PNG y profundizar en la variabilidad intraespecie, ya sea con babuinos chacma en estado de cautiverio o entre las mismas poblaciones silvestres. Esto debido a que el comportamiento puede variar ampliamente según las presiones adaptativas de cada hábitat y lugar geográfico.

Por otra parte, es importante especificar que las futuras líneas de investigación deben considerar el estudio de elementos presentados en las limitaciones de este trabajo (falta de sistematización en la toma de datos, desconocimiento del presupuesto de actividad de los babuinos, analizar más de una estación climática, falta de habituación a la presencia humana, pérdida de las secuencias de comportamiento en la fotografías) y otros eventos relevantes durante el acicalamiento, como las vocalizaciones. Según los estudios de Engh y colaboradores (2006) los individuos podrían ser capaces de reconocer la identidad del comunicador y el objetivo de su llamada, lo que podría predisponer a los sujetos a actuar de determinada manera antes, durante, o posterior a una sesión de acicalamiento.

Finalmente, la elaboración constante de nuevas líneas de investigación, como este trabajo, mantiene actualizada la bibliografía sobre las condiciones de vida en las que se encuentran los grupos de primates no humanos con los que se trabaja. Y, por otra parte, brinda nueva información a los debates existentes en torno al desarrollo de los primates, así como a las presiones adaptativas, de carácter social y sexual, que tuvieron que enfrentar a lo largo de su evolución. Estas aproximaciones son fundamentales para la comprensión de los mismos procesos en las especies del linaje homínido.

En el caso de los babuinos chacma del PNG, la aproximación de este trabajo abordó diversos factores, observándose que su patrón de acicalamiento en relación con el ciclo menstrual difiere en cierta medida del encontrado para otros grupos de babuinos chacma, por lo que se deben continuar los estudios que profundicen este vínculo. Junto a esto, se debe continuar explorando las diferencias y semejanzas que presenten con sus congéneres, las cuales pueden ayudar a explicar características individuales de las especies que se escapen de las generalizaciones evolutivas realizadas para fenómenos como las hinchazones sexuales exageradas en primates no humanos o la ocultación de la ovulación en los humanos. De esta forma, estas investigaciones permitirán dar luz sobre la selección sexual y la evolución del ciclo reproductivo en las especies de primates fósiles y actuales, junto con la construcción de sus relaciones sociales, a través de comportamientos que generen vínculos de proximidad como el acicalamiento.

9. Bibliografia

- Akinyi, M. Y. (2010). *Grooming and its effect on the prevalence of tick borne diseases: a case study of wild yellow baboons (Papio cynocephalus cynocephalus)*. University of Nairobi.
- Akinyi, M. Y., Tung, J., Jeneby, M., Patel, N. B., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2013). Role of grooming in reducing tick load in wild baboons (*Papio cynocephalus*). *Animal Behaviour*, *85*(3), 559–568. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.012>
- Alexander, R. D., & Noonan, K. (1979). Concealment of Ovulation, Parental Care, and Human Social Evolution. In N. A. Chagnon & W. G. Irons (Eds.), *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological perspective* (1st ed., pp. 436–453). Duxbury Press.
- Altmann, J. (1980). *Baboon Mothers and Infants* (1st ed.). Chicago: University of Chicago Press.
- Altmann, J., Altmann, S., & Hausfater, G. (1981). Physical maturation and age estimates of yellow baboons, *Papio cynocephalus*, in Amboseli National Park, Kenya. *American Journal of Primatology*, *1*(4), 389–399.
- Altmann, J., Geschiere, L. R., Galbany, J., Onyango, P. O., & Alberts, S. C. (2010). Life history context of reproductive aging in a wild primate model. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1204*, 127–138.
- Anderson, C. M. (1983). Levels of social organization and male–female bonding in the genus *Papio*. *American Journal of Physical Anthropology*, *60*, 15–22. <https://doi.org/10.1002/AJPA.1330600104>
- Apicella, C. L., & Silk, J. B. (2019). The evolution of human cooperation. *Current Biology*, *29*, R447–R450. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2019.03.036>
- Ayers, A. M. (2019). *The behavioural ecology and predator-prey interactions of leopards (Panthera pardus) and chacma baboons (Papio ursinus) in an Afromontane environment*. Durham University.
- Barrett, L., Gaynor, D., & Henzi, S. P. (2002). A dynamic interaction between aggression and grooming reciprocity among female chacma baboons. *Animal Behaviour*, *63*(6), 1047–1053.
- Barrett, L., & Henzi, S. P. (2001). The utility of grooming in baboon troops. In R. Noë, J. A. R. A. M. Van Hooft, & P. Hammerstein (Eds.), *Economics in Nature: Social Dilemmas, Mate Choice and Biological Markets* (pp. 119–145). <https://doi.org/10.1017/cbo9780511752421.009>
- Barrett, L., Henzi, S. P., Weingrill, T., Lycett, J. E., & Hill, R. A. (1999). Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *266*(1420), 665–670.
- Barton, R. A. (1985). Grooming site preferences in primates and their functional implications. *International Journal of Primatology*, *6*(5), 519–532.
- Barton, R. A., Byrne, R. W., & Whiten, A. (1996). Ecology, Feeding Competition and Social Structure in Baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *38*(5), 321–329.
- Bauer, C. (2015). The baboon (*Papio sp.*) as a model for female reproduction studies. *Contraception*, *92*(2), 120–123.
- Beehner, J. C., Bergman, T. J., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., & Whitten, P. L. (2005). The effect of new alpha males on female stress in free-ranging baboons. *Animal Behaviour*, *69*, 1211–1221.
- Benshoof, L., & Thornhill, R. (1979). The evolution of monogamy and concealed ovulation in humans. *Journal of Social and Biological Systems*, *2*, 95–106. [https://doi.org/10.1016/0140-1750\(79\)90001-0](https://doi.org/10.1016/0140-1750(79)90001-0)
- Boccia, M. L. (1983). A functional analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, *4*(4), 399–418. <https://doi.org/10.1007/BF02735602>
- Bogin, B., & Holly, S. B. (2012). Evolution of the Human Cycle. In S. Stinson, B. Bogin, & D. O'Rourke (Eds.), *Human Biology: An Evolutionary and Biocultural Perspective* (2nd ed., pp. 377–424). New York, USA: John Wiley & Sons, Inc.
- Bolwig, N. (1959). A Study of the Behaviour of the Chacma baboon, *Papio ursinus*. *Behaviour*, *14*(1–4), 136–162.
- Bonnell, T. R., Henzi, S. P., & Barrett, L. (2019). Functional social structure in baboons: Modeling interactions between social and environmental structure in group-level foraging. *Journal of Human Evolution*, *126*, 14–23.
- Bortolini, T. S., & Bicca-Marques, J. C. (2011). The effect of environmental enrichment and visitors

- on the behaviour and welfare of two captive hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Animal Welfare*, 20(4), 573–579.
- Bossino, L. (2017). *Testing the “human territory” hypothesis: the effect of distance to the road on the response of unhabituated baboons to humans*. University of Oxford.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (2009). Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 3281–3288. <https://doi.org/10.1098/RSTB.2009.0134>
- Brent, L., Koban, T., & Evans, S. (2003). The Influence of Temperature on the Behavior of Captive Mother-Infant Baboons. *Behaviour*, 140(2), 209–224.
- Bulger, J. B. (1993). Dominance rank and access to estrous females in male savanna baboons. *Behaviour*, 127(1–2), 67–103. <https://doi.org/10.1163/156853993X00434>
- Bulger, J. B., & Hamilton, W. J. (1988). Inbreeding and reproductive success in a natural chacma baboon, *Papio cynocephalus ursinus*, population. *Animal Behaviour*, 36(2), 574–578.
- Calcagno, J. M. (2003). Keeping Biological Anthropology in Anthropology, and Anthropology in Biology. *American Anthropologist*, 105(1), 6–15.
- Callejo, J., & Viedma, A. (2005). *Proyectos y estrategias de investigación social: la perspectiva de la intervención*. Madrid: McGraw Hill Interamericana.
- Carpenter, C. R. (1940). Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) for American Laboratories. In *Science, New Series* (Vol. 92).
- Carpenter, C. R. (1942). Section of Anthropology: Characteristics of Social Behavior in Non-Human Primates. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 4(8 Series II), 248–258.
- Carpenter, C. R. (1954). Tentative Generalizations on the grouping behavior of Non-Human Primates. *Human Biology*, 26(3), 269–276.
- Carranza, J. (2010). *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento* (1st ed.; J. Carranza, Ed.). Cáceres, España: Universidad de Extremadura.
- Castles, D. L., Whiten, A., & Aureli, F. (1999). Social anxiety, relationships and self-directed behaviour among wild female olive baboons. *Animal Behaviour*, 58(6), 1207–1215. <https://doi.org/10.1006/ANBE.1999.1250>
- Charpentier, M. J. E., Fontaine, M. C., Chereil, E., Renoult, J. P., Jenkins, T., Benoit, L., ... Tung, J. (2012). Genetic structure in a dynamic baboon hybrid zone corroborates behavioural observations in a hybrid population. *Molecular Ecology*, 21(3), 715–731.
- Cheney, D. L. (1978). Interactions of immature male and female baboons with adult females. *Animal Behaviour*, 26, 389–408. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90057-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90057-X)
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Fischer, J., Beehner, J., Bergman, T., Johnson, S. E., ... Silk, J. B. (2004). Factors Affecting Reproduction and Mortality Among Baboons in the Okavango Delta, Botswana. *International Journal of Primatology*, 25(2), 401–428.
- Cheney, D. L., Silk, J. B., & Seyfarth, R. M. (2012). Evidence for intrasexual selection in wild female baboons. *Animal Behaviour*, 84(1), 21–27. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.010>
- Chowdhury, S. (2018). *Sociality and Stress in Female Chacma Baboons (Papio ursinus) in the Cape Peninsula of South Africa: Behavioral Flexibility and Coping Mechanisms*. University of New York.
- Clarke, P. M. R., Halliday, J. E. B., Barrett, L., & Henzi, S. P. (2010). Chacma baboon mating markets: Competitor suppression mediates the potential for intersexual exchange. *Behavioral Ecology*, 21(6), 1211–1220. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq125>
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1976). Evolutionary rules and primate societies. In P. P. G. Bateson & R. A. Hinde (Eds.), *Growing Points in Ethology* (pp. 195–237). Cambridge: Cambridge University Press.
- Codron, D., Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., De Ruiter, D., & Codron, J. (2008). What insights can baboon feeding ecology provide for early hominin niche differentiation? *International Journal of Primatology*, 29(3), 757–772.
- Cowlshaw, G. (1997a). Refuge use and predation risk in a desert baboon population. *Animal Behaviour*, 54, 241–253. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0466>
- Cowlshaw, G. (1997b). Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour Behav*, 53, 667–686.
- Crockford, C., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2007). Baboons eavesdrop to deduce mating opportunities. *Animal Behaviour*, 73(5), 885–890.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.016>

- Crockford, C., Wittig, R. M., Whitten, P. L., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2008). Social stressors and coping mechanisms in wild female baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Hormones and Behavior*, *53*(1), 254–265.
- Dal Pesco, F., & Fischer, J. (2018). Greetings in male Guinea baboons and the function of rituals in complex social groups. *Journal of Human Evolution*, *125*, 87–98.
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (1st ed.). London, England: John Murray.
- Davidge, C. (1978a). Activity Patterns of Chacma Baboons (*Papio Ursinus*) at Cape Point. *Zoologica Africana*, *13*(1), 143–155.
- Davidge, C. (1978b). Ecology of Baboons (*Papio Ursinus*) at Cape Point. *Zoologica Africana*, *13*(2), 329–350.
- Desmarest, A. G. (1820). *La Mammalogie: ou description des espèces de Mammifères (Encyclopédie méthodique)*. Paris, Francia: Chez Mme. Veuve Agasse, imprimeur-libraire.
- Dixon, A. F. (2012). *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans* (2nd ed.; A. F. Dixon, Ed.). Oxford, England: Oxford University Press.
- Domb, L. G., & Pagel, M. (2001). Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature*, *410*(6825), 204–206.
- Dubay, S. (2018). *Behavioural and physiological responses of chacma baboons (Papio ursinus) to wildfire in the Cape Peninsula of South Africa*. University of Cape Town.
- Dunbar, R. (1991). Functional Significance of Social Grooming in Primates. *Folia Primatologica*, *57*, 121–131.
- Emera, D., Romero, R., & Wagner, G. (2012). The evolution of menstruation: A new model for genetic assimilation: Explaining molecular origins of maternal responses to fetal invasiveness. *BioEssays*, *34*(1), 26–35.
- Engl, A. L., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Whitten, P. L., Hoffmeier, R. R., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2006). Female hierarchy instability, male immigration and infanticide increase glucocorticoid levels in female chacma baboons. *Animal Behaviour*, *71*(5), 1227–1237. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.009>
- Engl, A. L., Hoffmeier, R. R., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2006). Who, me? Can baboons infer the target of vocalizations? *Animal Behaviour*, *71*, 381–387. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.009>
- Erxleben, J. C. P. (1777). *Systema regni animalis per classes, ordines, genera, species, varietates, cum synonymia et historia animalium: classis I. Mammalia*. Lipsiae, Germany: Impensis Weygandianis.
- Etkin, W. (1963). Social Behavioral Factors in the Emergence of Man. *Human Biology*, *35*(3), 299–310.
- Figueroa, A. (2020). *Sistematización y análisis del material audiovisual de babuinos del Parque Nacional Gorongosa* (p. 19). p. 19. Santiago, Chile: Universidad de Chile.
- Fleagle, J. G. (2013). *Primate Adaptation and Evolution* (3rd ed.; J. G. Fleagle, Ed.). USA: Elsevier Inc.
- Frank, R. E., & Silk, J. B. (2009). Grooming Exchange between Mothers and Non-Mothers: The Price of Natal Attraction in Wild Baboons (*Papio anubis*). *Behaviour*, *146*(7), 889–906.
- Freeland, W. J. (1981). Functional Aspects of Primate Grooming. *Ohio Acad. Sci.*, *81*(4), 173–177.
- Fujita, S., Sugiura, H., Mitsunaga, F., & Shimizu, K. (2004). Hormone profiles and reproductive characteristics in wild female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, *64*(4), 367–375.
- Furuya, Y. (1957). Grooming behavior in the wild Japanese monkeys. *Primates*, *1*(1), 47–72.
- Galdikas, B. M. F. (1985). Orangutan sociality at Tanjung Puting. *American Journal of Primatology*, *9*(2), 101–119.
- Garcia, C., Shimizu, K., & Huffman, M. A. (2009). Relationship between sexual interactions and the timing of the fertile phase in captive female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, *71*(10), 868–879.
- Gauthier, C.-A. (1999). Reproductive Parameters and Paracallosal Skin Color Changes in Captive Female Guinea Baboons, *Papio papio*. *American Journal of Primatology*, *47*, 67–74.
- Gillman, J., & Gilbert, C. (1946). The reproductive cycle of the Chacma baboon (*Papio ursinus*) with

- special reference to the problems of menstrual irregularities as assessed by the behaviour of the sex skin. *The South African Journal of Medical Sciences*, 11(Biol Suppl), 1–54.
- Glander, K. E. (1980). Reproduction and Population Growth in Free-Ranging Mantled Howling Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 25–36. <https://doi.org/10.1002/AJPA.1330530106>
- Goodall, J. (1983). Population Dynamics during a 15 Year Period in one Community of Free-living Chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 61(1), 1–60.
- Gorongosa National Park. (n.d.). Paleo Primate Project. Retrieved June 16, 2020, from Gorongosa National Park website: <https://www.gorongosa.org/science-and-conservation/paleo-primate-project>
- Gorongosa Restoration Project. (2014). Gorongosa: Restoring Mozambique's National Treasure. Retrieved from hhmil|BioInteractive website: <https://www.biointeractive.org/classroom-resources/gorongosa-restoring-mozambiques-national-treasure>
- Grueter, C. C., Bissonnette, A., Isler, K., & van Schaik, C. P. (2013). Grooming and group cohesion in primates: Implications for the evolution of language. *Evolution and Human Behavior*, 34(1), 61–68.
- Grueter, C. C., Chapais, B., & Zinner, D. (2012). Evolution of Multilevel Social Systems in Nonhuman Primates and Humans. *International Journal of Primatology*, 33, 1002–1037. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9618-z>
- Gwinner, H. (2001). Birds Nests and Construction Behaviour. *Ethology*, 107(9), 857–858.
- Hall, K. R. L. (1962). The Sexual, Agonistic and Derived Social Behaviour Patterns of the Wild Chacma Baboon, *Papio Ursinus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 139(2), 283–327.
- Hartman, C. G., & Vollman, R. F. (1965). *Fifty Years of Research on Mammalian Reproduction: A Bibliography of the Scientific Publications of Carl G. Hartman*. Washington D.C., USA: U.S. Dept. of Health, Education, and Welfare, Public Health Service, National Institutes of Health.
- Hausfater, G. (1975). Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*): a quantitative analysis. *Contributions to Primatology*, 7, 1–150.
- Henzi, S. P., & Barrett, L. (1999). The value of grooming to female primates. *Primates*, 40(1), 47–59. <https://doi.org/10.1007/bf02557701>
- Henzi, S. P., & Barrett, L. (2002). Infants as a commodity in a baboon market. *Animal Behaviour*, 63(5), 915–921. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1986>
- Henzi, S. P., & Barrett, L. (2003). Evolutionary Ecology, Sexual Conflict, and Behavioral Differentiation Among Baboon Populations. *Evolutionary Anthropology*, 12(5), 217–230.
- Henzi, S. P., Barrett, L., Weingrm, A., Dixon, P., & Hill, R. A. (2000). Ruths amid the alien corn: males and the translocation of female Chacma baboons. *Research in Action South African Journal of Science*, 96, 61–62.
- Henzi, S. P., Lycett, J. E., Weingrill, A., & Piper, S. E. (2000). Social bonds and the coherence of mountain baboon troops. *Behaviour*, 137(5), 663–680. <https://doi.org/10.1163/156853900502277>
- Henzi, S. P., Lycett, J. E., & Weingrill, T. (1997). Cohort size and the allocation of social effort by female mountain baboons. *Animal Behaviour*, 54, 1235–1243. <https://doi.org/10.1006/ANBE.1997.0520>
- Henzi, S. P., Weingrill, T., & Barretta, L. (1999). Male behaviour and the evolutionary ecology of chacma baboons. *South African Journal of Science*, 95, 240–242.
- Hernández Sampieri, R., Fernández Collado, C., & Baptizta Lucio, P. (2014). *Metodología de la Investigación* (6ta ed.). D. F., México: McGraw Hill.
- Herrero, H., Waylen, P., Southworth, J., Khatami, R., Yang, D., & Child, B. (2020). A Healthy Park Needs Healthy Vegetation: The Story of Gorongosa National Park in the 21st Century. *Remote Sensing*, 12(476), 1–23. <https://doi.org/10.3390/rs12030476>
- Higham, J. P., MacLarnon, A. M., Ross, C., Heistermann, M., & Semple, S. (2008). Baboon sexual swellings: Information content of size and color. *Hormones and Behavior*, 53(3), 452–462.
- Hill, K. (2005). Life history theory and evolutionary anthropology. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 2(3), 78–88.
- Hill, R. A. (2006). Thermal Constraints on Activity Scheduling and Habitat Choice in Baboons.

- American Journal of Physical Anthropology*, 129, 242–249. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20264>
- Hoffmann, M., & Hilton-Taylor, C. (2008). *Papio ursinus*, Chacma Baboon. In *The IUCN Red List of Threatened Species*.
- Hrdy, S. B. (1981). *The woman that never evolved*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hutchins, M., & Barash, D. P. (1976). Grooming in primates: Implications for its utilitarian function. *Primates*, 17(2), 145–150.
- Huxley, T. H. (1863). *Evidence as to Man's Place in Nature* (1st ed.). London/Edinburgh, England: William and Norgate.
- Isler, K., & van Schaik, C. P. (2009). The Expensive Brain: A framework for explaining evolutionary changes in brain size. *Journal of Human Evolution*, 57(4), 392–400.
- IUCN. (2019). How the Red List is Used. Retrieved January 16, 2020, from IUCN Red List of Threatened Species website: <https://www.iucnredlist.org/about/uses>
- Johnson, D. F., & Phoenix, C. H. (1978). Sexual behavior and hormone levels during the menstrual cycles of rhesus monkeys. *Hormones and Behavior*, 11(2), 160–174.
- Johnson, S. E. (2003). Life history and the competitive environment: trajectories of growth, maturation, and reproductive output among Chacma baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 120(1), 83–98.
- Jolly, C. J. (2001). A Proper Study for Mankind: Analogies From the Papionin Monkeys and Their Implications for Human Evolution. *Yearbook of Physical Anthropology*, 44, 177–204. <https://doi.org/10.1002/AJPA.10021>
- Jolly, C. J. (2020). Philopatry at the frontier: A demographically driven scenario for the evolution of multilevel societies in baboons (*Papio*). *Journal of Human Evolution*, 146, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2020.102819>
- Jolly, C. J., Burrell, A. S., Phillips-Conroy, J. E., Bergey, C., & Rogers, J. (2011). Kinda baboons (*Papio kindae*) and grayfoot chacma baboons (*P. ursinus griseipes*) hybridize in the Kafue River Valley, Zambia. *American Journal of Primatology*, 73(3), 291–303.
- Jones, J. H. (2011). Primates and the Evolution of Long-Slow Life Histories. *Current Biology*, 21(18), 1–23.
- Kalbitzer, U., Heistermann, M., Cheney, D., Seyfarth, R., & Fischer, J. (2015). Social behavior and patterns of testosterone and glucocorticoid levels differ between male chacma and Guinea baboons. *Hormones and Behavior*, 75, 100–110. <https://doi.org/10.1016/J.YHBEH.2015.08.013>
- Kamilar, J. M. (2006). Geographic Variation in Savanna Baboon (*Papio*) Ecology and its Taxonomic and Evolutionary Implications. In S. M. Lehman & J. G. Fleagle (Eds.), *Primate Biogeography. Progress and Prospects* (1st ed., pp. 169–200). Springer US.
- Kappeler, P. M. (1987). Reproduction in the crowned lemur (*Lemur coronatus*) in captivity. *American Journal of Primatology*, 12, 497–503. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350120405>
- Kappeler, P. M., & Pereira, M. E. (2004). Primate Life Histories and Socioecology. In P. Kappeler & M. E. Pereira (Eds.), *Primate Life Histories and Socioecology* (pp. 1–20). Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Kelley, E. A., & Sussman, R. W. (2007). An Academic Genealogy on the History of American Field Primatologists. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 406–425.
- Kerr, R. (1792). *The Animal Kingdom, or Zoological System, of the celebrated Sir Charles Linnaeus; being a translation of that part of the Systema Naturæ, as lately published, with great improvements, By Professor Gmelin of Goettingen. - Together with numerous additions f* (A. Strahan, T. Cadell, & W. Creech, Eds.). London/Edinburgh, England.
- Kummer, H. (1984). From laboratory to desert and back: A social system of hamadryas baboons. *Animal Behaviour*, 32, 965–971. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80208-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80208-0)
- Larsen, C. S. (2018). *Essentials of biological anthropology* (4th ed.; J. Schindel, Ed.). New York, USA: w.w. Norton & Company.
- Le R. Fourie, F., Snyman, E., Van Der Merwe, J. V., & Grace, A. (1987). Primate In vitro fertilization research: preliminary results on the folliculogenic effects of three different ovulatory induction agents on the chacma baboon, *Papio ursinus*. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, 87(4), 889–893.
- Leinfelder, I., De Vries, H., Deleu, R., & Nelissen, M. (2001). Rank and Grooming Reciprocity Among Females in a Mixed-Sex Group of Captive Hamadryas baboons. *American Journal of Primatology*, 55(1), 25–42.

- Lesson, R. P. (1827). *Manuel De Mammalogie: Ou Histoire Naturelle Des Mammifères*. Paris, Francia: Roret, Libraire, Rue Hautefeuille.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regan tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I.* (10th ed.). Stockholm, Sweden: Laurentii Salvii.
- Linnaeus, C. (1766). *Systema naturae per regan tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Parte I.* (12th ed.). Stockholm, Sweden: Laurentii Salvii.
- Llorente, M. (2019). *Primates: Biología, Comportamiento y Evolución* (1st ed.). Lynx edicions.
- Lönnberg, E. (1919). Några ord om Vänerns hornsimpa. *Fauna Och Flora (Uppsala)*, 14(5), 163–172.
- Lorenz, K. (1981). *Sobre la agresión: el pretendido mal* (11va ed.). México: Siglo XXI.
- Lorenz, K. (1982). The Foundations of Ethology. In *The American Journal of Psychology* (1st ed., Vol. 95). New York: Springer Science+Business Media New York.
- Lovejoy, C. O. (1981). The Origin of Man. *Science*, 211(4480), 341–350.
- Madrigal, L., & González-José, R. (2016). Introducción a la Antropología Biológica. In L. Madrigal & R. González-José (Eds.), *British Journal of Cancer*. Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica.
- Maestriperi, D., Schino, G., Aureli, F., & Troisi, A. (1992). A modest proposal displacement activities as indicator of emotions in primates.pdf. *Animal Behaviour*, 44, 967–979.
- Martin, L. J., Carey, K. D., & Comuzzie, A. G. (2003). Variation in menstrual cycle length and cessation of menstruation in captive raised baboons. *Mechanisms of Ageing and Development*, 124(8–9), 865–871.
- Martin, R. D. (2007). The Evolution of Human Reproduction: A Primatological Perspective. *Yearbook of Physical Anthropology*, 50, 59–84.
- Martinez, F. I., Capelli, C., Ferreira da Silva, M. J., Aldeias, V., Alemseged, Z., Archer, W., ... Carvalho, S. (2019). A missing piece of the *Papio* puzzle: Gorongosa baboon phenostructure and intrageneric relationships. *Journal of Human Evolution*, 130, 1–20.
- Matos, A., Barraza, L., & Ruiz-Mallén, I. (2021). Linking Conservation, Community Knowledge, and Adaptation to Extreme Climatic Events: A Case Study in Gorongosa National Park, Mozambique. *Sustainability*, 13, 1–15. <https://doi.org/10.3390/su13116478>
- Michael, R. P., & Herbert, J. (1963). Menstrual Cycle Influences Grooming Behavior and Sexual Activity in the Rhesus Monkey. *Science*, 140, 500–501.
- Mitchell, G., & Tokunaga, D. H. (1976). Sex Differences in Nonhuman Primate Grooming. *Behavioural Processes*, 1, 335–345.
- Nagel, U. (1973). A Comparison of Anubis Baboons, Hamadryas Baboons and Their Hybrids at a Species Border in Ethiopia. *Folia Primatologica*, 19, 104–165.
- Nicolson, N. A. (1986). Infants, Mothers, and Other Females. In Barbara B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, & R. W. Wrangham (Eds.), *Primate Societies* (pp. 330–342). Chicago/London: University of Chicago Press.
- Nunn, C. L. (1999). The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour*, 58(2), 229–246.
- Nyakudya, T. T., Fuller, A., Meyer, L. C. R., Maloney, S. K., & Mitchell, D. (2012). Body Temperature and Physical Activity Correlates of the Menstrual Cycle in Chacma Baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *American Journal of Primatology*, 74(12), 1143–1153.
- Onyango, P. O., Gesquiere, L. R., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2013). Puberty and dispersal in a wild primate population. *Hormones and Behavior*, 64, 240–249.
- Pagel, M. (1994). The evolution of conspicuous oestrous advertisement in Old World monkeys. *Animal Behaviour*, 47, 1333–1341. <https://doi.org/10.1006/ANBE.1994.1181>
- Pahad, G. (2010). *Social Behaviour and Crop Raiding in Chacma Baboons of the Suikerbosrand Nature Reserve*. University of the Witwatersrand, Johannesburg.
- Palombit, R. A. (2017). Baboon (*Papio*). *The International Encyclopedia of Primatology*, 1–3.
- Palombit, R. A., Cheney, D. L., Fischer, J., Johnson, S., Rendall, D., Seyfarth, R. M., & Silk, J. B. (2009). Male infanticide and defense of infants in chacma baboons. In *Infanticide by Males and its Implications* (pp. 123–152). <https://doi.org/10.1017/cbo9780511542312.008>
- Pawlowski, B. (1999). Loss of Oestrus and Concealed Ovulation in Human Evolution. *Current Anthropology*, 40(3), 257–276. <https://doi.org/10.1086/200017>

- Pérez Pérez, A., & Veá, J. J. (2000). Allogrooming Behavior in *Cercocebus torquatus*: The Case for the Hygienic Functional Hypothesis. *Primates*, 41(2), 199–207.
- Petersdorf, M., Weyher, A. H., Kamilar, J. M., Dubuc, C., & Higham, J. P. (2019). Sexual selection in the Kinda baboon. *Journal of Human Evolution*, 135, 1–12.
- Pfefferle, D., & Fischer, J. (2006). Sounds and size: identification of acoustic variables that reflect body size in hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. *Animal Behaviour*, 72(1), 43–51.
- Pfeiffer, J. E. (1972). *The Emergence of Man* (2nd ed). New York: Harper & Row.
- Phillips-Conroy, J. E., & Jolly, C. J. (1986). Changes in the structure of the baboon hybrid zone in the Awash National Park, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 71(3), 337–350.
- Pocock, R. I. (1906). Notes upon Menstruation, Gestation and Parturition of some Monkeys that have lived in the Society's Gardens. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 2, 169–180.
- Post, D. G. (1981). Activity Patterns of Yellow Baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya. *Animal Behaviour*, 29, 357–374.
- Quera, V. (1997). Los Métodos Observacionales en la Etología. In F. Peláez & J. J. Veà (Eds.), *Etología. Bases biológicas de la conducta animal y humana* (pp. 43–83). Madrid, España: Pirámide.
- Rhine, R. J., Bloland, P., & Lodwick, L. (1985). Progressions of Adult Male Chacma Baboons (*Papio ursinus*) in the Moremi Wildlife Reserve. *International Journal of Primatology*, 6(2), 115–122.
- Rogers, J., Raveendran, M., Harris, R. A., Mailund, T., Leppälä, K., Athanasiadis, G., ... Walter, L. (2019). The comparative genomics and complex population history of *Papio* baboons. *Science Advances*, 5(1), 1–15.
- Ron, T. (1993). *The Dynamics of Social Relationships Among Female Chacma Baboons (Papio cynocephalus ursinus) in Zululand*. University of Natal, Pietermaritzburg.
- Rooker, K., & Gavrillets, S. (2018). On the evolution of visual female sexual signalling. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 1–10. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2875>
- Rowell, T. E. (1972). Female Reproduction Cycles and Social Behavior in Primates. *Advances in the Study of Behavior*, 4, 69–105.
- Saayman, G. S. (1970). The Menstrual Cycle and Sexual Behaviour in a Troop of Free Ranging Chacma Baboons (*Papio ursinus*). *Folia Primatologica*, 12, 81–110.
- Saayman, G. S. (1971a). Behaviour of the Adult Males in a Troop of Free-ranging Chacma Baboons (*Papio ursinus*). *Folia Primatologica*, 15, 36–57.
- Saayman, G. S. (1971b). Grooming Behaviour in a Troop of Free-ranging Chacma Baboons (*Papio ursinus*). *Folia Primatologica*, 16, 161–178.
- Samuels, A., & Altmann, J. (1986). Immigration of a *Papio anubis* male into a group of *Papio cynocephalus* baboons and evidence for an *anubis-cynocephalus* hybrid zone in Amboseli, Kenya. *International Journal of Primatology*, 7(2), 131–138.
- Saunders, C. D. (1988). *Ecological, social and evolutionary aspects of baboon (Papio cynocephalus) grooming behavior*. Cornell University, Ithaca.
- Setchell, J. M., & Huchard, E. (2010). The hidden benefits of sex: Evidence for MHC-associated mate choice in primate societies. *BioEssays*, 32(11), 940–948.
- Setchell, J. M., Lee, P. C., Jean Wickings, E., & Dixson, A. F. (2001). Growth and ontogeny of sexual size dimorphism in the mandrill (*Mandrillus sphinx*). *American Journal of Physical Anthropology*, 115(4), 349–360.
- Seyfarth, R. M., & Seyfarth, R. M. (1978). Social Relationships Among Adult Male and Female Baboons. II. Behaviour throughout the Female Reproductive Cycle. *Behaviour*, 64(3–4), 227–247.
- Shaikh, A. A., Celaya, C. L., Gomez, I., & Shaikh, S. A. (1982). Temporal relationship of hormonal peaks to ovulation and sex skin deturgescence in the baboon. *Primates*, 23(3), 444–452.
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., ... Cheney, D. L. (2010). Female chacma baboons form strong, equitable, and enduring social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 1733–1747. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-0986-0>
- Silk, J. B., Rendall, D., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2003). Natal attraction in adult female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) in the Moremi Reserve, Botswana. *Ethology*, 109(8), 627–644. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00907.x>
- Silk, J. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1999). The Structure of Social Relationships among

- Female Savanna Baboons in Moremi Reserve, Botswana. *Behaviour*, 136(6), 679–703.
- Smuts, B. B. (1985). *Sex and Friendship in Baboons*. New York: Aldine.
- Smuts, B. B., & Smuts, R. W. (1993). Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior*, 22, 1–63.
- Stalmans, M. E., Massad, T. J., Peel, M. J. S., Tarnita, C. E., & Pringle, R. M. (2019). War-induced collapse and asymmetric recovery of large-mammal populations in Gorongosa National Park, Mozambique. *PLoS One*, 14(3).
- Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Stelzner, J. K. (1988). Thermal Effects on Movement Patterns of Yellow Baboons. *Primates*, 29(1), 91–105.
- Stinson, S., Bogin, B., & O'Rourke, D. (2007). Human Biology. An Evolutionary and Biocultural Perspective. In S. Stinson, B. Bogin, & D. O'Rourke (Eds.), *Human Biology: An Evolutionary and Biocultural Perspective (review)* (2nd ed., Vol. 74). New Jersey, USA: John Wiley & Sons, Inc.
- Stoinski, T. S., Perdue, B., & Legg, A. M. (2009). Sexual behavior in female western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*): evidence for sexual competition. *American Journal of Primatology*, 71(7), 587–593.
- Strassmann, B. I. (1981). Sexual selection, paternal care, and concealed ovulation in humans. *Ethology and Sociobiology*, 2, 31–40. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(81\)90020-0](https://doi.org/10.1016/0162-3095(81)90020-0)
- Street, S. E., Cross, C. P., & Brown, G. R. (2016). Exaggerated sexual swellings in female nonhuman primates are reliable signals of female fertility and body condition. *Animal Behaviour*, 112, 203–212.
- Strier, K. B. (2017). *Primate behavioral ecology* (5th ed.; K. B. Strier, Ed.). New York, USA: Routledge.
- Strum, S. C. (1987). *Almost Human: A Journey into the World of Baboons* (1st ed.). Random House.
- Strum, S. C. (2012). Darwin's monkey: Why baboons can't become human. *Yearbook of Physical Anthropology*, 55, 3–23.
- Swedell, L., & Leigh, S. R. (2006). *Reproduction and fitness in baboons: behavioral, ecological, and life history perspectives* (L. Swedell & S. R. Leigh, Eds.). Chicago, USA: Springer.
- Tanner, N. M. (1981). *On Becoming Human* (1st ed). Cambridge University Press.
- Tarara, E. B. (1987). Infanticide in a Chacma Baboon Troop. *Primates*, 28(2), 267–270.
- Tardif, S., Carville, A., Elmore, D., Williams, L. E., & Rice, K. (2012). Reproduction and Breeding of Nonhuman Primates. In C. R. Abee, S. Tardif, K. Mansfield, & T. Morris (Eds.), *Nonhuman Primates in Biomedical Research: Biology and Management* (2nd ed., pp. 197–249). Elsevier Inc.
- Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct* (1st ed.). Oxford, England: Clarendon Press.
- Tomlin, P. R. (2016). *Juvenile primates in the context of their social group: a case study of chacma baboons (Papio ursinus) in an afro-montane environment*. Durham University.
- van Doorn, A. C., O'Riain, M. J., & Swedell, L. (2010). The Effects of Extreme Seasonality of Climate and Day Length on the Activity Budget and Diet of Semi-Commensal Chacma Baboons (*Papio ursinus*) in the Cape Peninsula of South Africa. *American Journal of Primatology*, 72, 104–112. <https://doi.org/10.1002/AJP.20759>
- van Noordwijk, M. A. (1985). Sexual behavior of Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 70, 277–296.
- van Schaik, C. P., & Isler, K. (2012). Life History Evolution Primates. In J. C. Mitani, J. Call, P. Kappeler, R. A. Palombit, & J. B. Silk (Eds.), *The Evolution of Primate Societies* (pp. 220–244). Chicago, USA: University of Chicago Press.
- van Schaik, C. P., van Noordwijk, M. A., & Nunn, C. L. (1999). Sex and social evolution in primates. In P. C. Lee (Ed.), *Comparative Primate Socioecology* (pp. 204–240). Cambridge: Cambridge University Press.
- Washburn, S. L., & DeVore, I. (1961). The Social Life of Baboons. *Scientific American*, 204(6), 62–71.
- Weingrill, T., Lycett, J. E., & Henzi, S. P. (2000). Consortship and mating success in chacma baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Ethology*, 106, 1033–1044. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00616.x>
- Wells, K. D. (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25(PART 3),

666–693.

- Wildt, D. E., Doyle, L. L., Stone, S. C., & Harrison, R. M. (1977). Correlation of perineal swelling with serum ovarian hormone levels, vaginal cytology, and ovarian follicular development during the baboon reproductive cycle. *Primates*, *18*(2), 261–270.
- Wrangham, R. W. (1979). On the evolution of ape social systems. *Social Science Information*, *18*, 335–368.
- Wright, P. C., Izard, M. K., & Simons, E. L. (1986). Reproductive Cycles in *Tarsius bancanus*. *American Journal of Primatology*, *11*, 207–215. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350110302>
- Yerkes, R. M. (1916). Provision for the Study of Monkeys and Apes. *Science, New Series*, *43*(1103), 231–234.
- Zamma, K. (2002). Grooming site preferences determined by lice infection among Japanese Macaques in Arashiyama. *Primates*, *43*(1), 41–49.
- Zihlman, A. L. (1997). Natural History of Apes: Life-History Features in Females and Males. In M. E. Morbeck, A. Galloway, & A. L. Zihlman (Eds.), *The Evolving Female: A Life History Perspective* (pp. 86–103). New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Zimmermann, E., & Radespiel, U. (2007). Primate Life Histories. In W. Henke & I. Tattersall (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology* (2nd ed.). Springer, USA: Berlin Heidelberg.
- Zuckerman, S. (1930). The Menstrual Cycle of the Primates. - Part I. General Nature and Homology. *Proceedings of the Zoological Society of London*, (XLV).
- Zuckerman, S. (1937). The Duration and Phases of the Menstrual Cycle in Primates. *Journal of Zoology*, *A107*(3), 315–329.
- Zuckerman, S., & Parkes, A. S. (1932). The Menstrual Cycle of the Primates. - Part V. The Cycle of the Baboon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 139–196.

10. Anexos

10.1 Anexo 1. Frecuencia de observación de acicalamiento observado en el grupo de estudio. A) El acicalamiento se realiza de parte del macho hacia la hembra; B) El acicalamiento se realiza de parte de la hembra hacia el macho; C) El acicalamiento se realiza entre hembras; D) El acicalamiento se realiza entre machos; E) El acicalamiento se realiza entre hembra y cría; F) El acicalamiento se realiza entre macho y cría G) Hembra se autoacicala; H) Macho se autoacicala; I) No es posible distinguir sexo; J) Hembra en fase ovulatoria; K) Hembra en fase no ovulatoria; L) No es posible distinguir la fase de la hembra; M) Acicalamiento de la cabeza. **IDs:** Número de imagen; *: Secuencia de imágenes de la misma situación. **(a, b, c):** Más de un acicalamiento en la imagen; f) fotografías; v) vídeos.

IDs	Fotografía /Video	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M
208-209*	f	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
224-225*	f	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
274	f	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
283-284*+ 287-291*	f	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
329-333*	f	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
381-398*	f - v	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
425	f	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
428-432 (a)*	f	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
432 (b)	f	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
433-436*	f	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
444 (a)	v	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
444 (b)	v	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
446-448*	v - f	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
450	v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
459-462*	f	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
508-511*	f	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
572-581*	f	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
610-620*	f	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
624	v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

1058-1059*	f	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1062-1063*	v	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
1328 (a)	v	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
1328 (b)- 1329	v	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1328 (c)	v	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
1416	v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
1579	v	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
1582-1587*	f - v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
1673- 1674(a)*	f - v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
1674(b)*	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
1700-1710*	v - f	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
1739-1740*	v - f	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
1809	v	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
1815	v	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
1854-1857*	f - v	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
1881- 1883*	f	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
2003- 2004*	v - f	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2006	f	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
2007	f	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2009(a)	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
2009(b)	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
2009(c)- 2010(a)	v	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2010(b)	v	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2013	v	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
2022- 2025*	f - v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
2035	f	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0

2048-2052*+2058-2059*	f - v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
2098	v	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
2110(a)	v	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
2110(b)	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
2110(c)	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
2114	v	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2149	v	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
2235-2237	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
2293	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2296-2298*+2308-2311*+2325(a)	f - v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2312-2313*	f	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
2325(b)	v	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
2326	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2336	v	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
2407(a)	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2407(b)	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2411	f	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
2414	f	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
2416-2417*	f	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2428-2432*	f	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2727-2730*	f	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Total		12	16	6	0	17	0	9	5	8	13	24	23	18	

10.2 Anexo 2. Frecuencia de observación de acicalamiento observado en el grupo de estudio. N) Acicalamiento de la cola; O) Acicalamiento de los brazos; P) Acicalamiento de la zona genital; Q) Acicalamiento de la espalda; R) Acicalamiento del pecho; S) Acicalamiento del abdomen; T) Acicalamiento de las piernas; U) Acicalamiento del cuello; V) Cópula previa al acicalamiento; W) Cópula posterior al acicalamiento; X) Sin cópula pre/post acicalamiento; Y) Acicalamiento dentro de un grupo; Z) Acicalamiento fuera de un grupo. **IDs:** Número de imagen; *: Secuencia de imágenes de la misma situación. **(a, b, c):** Más de un acicalamiento en la imagen; f) fotografías; v) vídeos.

IDs	Fotografía /Video	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z
208-209*	f	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
224-225*	f	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
274	f	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
283-284*+	f	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
287-291*														
329-333*	f	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
381-398*	f - v	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0
425	f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
428-432(a)*	f	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0
432 (b)	f	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
433-436*	f	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
444(a)	v	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
444(b)	v	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
446-448*	v - f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
450	v	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
459-462*	f	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1
508-511*	f	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
572-581*	f	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
610-620*	f	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1
624	v	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1058-1059*	f	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1062-1063*	v	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
1328 (a)	v	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0

1328 (b)-1329	v	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0
1328 (c)	v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1416	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
1579	v	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1
1582-1587*	f - v	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
1673-1674(a)*	f - v	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1674(b)*	v	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1700-1710*	v - f	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
1739-1740*	v - f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1809	v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1815	v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1854-1857*	f - v	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1881-1883*	f	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
2003-2004*	v - f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2006	f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2007	f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2009(a)	v	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2009(b)	v	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2009(c)-2010(a)	v	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2010(b)	v	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2013	v	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2022-2025*	f - v	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
2035	f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
2048-2052*+2058-2059*	f - v	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
2098	v	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
2110(a)	v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2110(b)	v	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2110(c)	v	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0

2114	v	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2149	v	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
2235-2237	v	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0
2293	v	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
2296-2298*+ 2308-2311*+ 2325(a)	f - v	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1
2312-2313*	f	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2325(b)	v	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
2326	v	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0
2336	v	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2407(a)	v	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
2407(b)	v	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2411	f	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2414	f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2416-2417*	f	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
2428-2432*	f	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
2727-2730*	f	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Total		11	22	15	33	6	6	16	10	1	1	62	45	17

10.3 Anexo 3. Estados de desarrollo en el grupo de estudio A) Macho adulto; B) Macho juvenil; C) Hembra adulta; D) Hembra juvenil; F) Cría; G) Adulto sin distinción de sexo; H) Juvenil sin distinción de sexo; I) No es posible distinguir el estado de desarrollo. **IDs:** Número de imagen; **E:** emisor del acicalamiento; **R:** receptor del acicalamiento; **a:** autoacicalamiento; *: Secuencia de imágenes de la misma situación. (**a, b, c**): Más de un acicalamiento en la imagen.

IDs	A	B	C	D	F	G	H	I
208-209*; 283-284*+287-291*; 610-620*; 1058-1059*	R		E					
274; 444; 508-511*; 1328 (a); 1700-1710*; 1815; 1881-1883*			a					
224-225*; 2006; 2325(b)								E - R
329-333*; 1854-1857*; 2007	E			R				
381-398*; 1328(b)-1329		E - R		E - R				
425							R	E
428-432(a)*; 446-448*; 2414							E - R	
432(b)								a
450; 2312-2313*		R		E				
433-436*; 1582-1587*; 1673- 1674(a)*; 1674(b)*; 1739- 1740*; 2035; 2110(b); 2235- 2237; 2326; 2407(a); 2428- 2432*			E		R			
459-462*			R	E				
572-581*; 2013; 2727-2730*	E		R					
624; 1416; 2048-2052*+2058- 2059*	R							E
1062-1063*; 1328 (c); 1809; 2110(a); 2336	a							
1579			E - R	E - R				
2003-2004*	E - R		E - R					
1579; 2009(a); 2110(c)			R		E			
1854-1857*				a				

2009(b)			E	R
2009(c)-2010(a); 2149			E	R
2010(b); 2416-2417*	E - R			E - R
2022-2025*		R	E	
2098		E		R
2114; 2411			E - R	
2296-2298*+ 2308-2311*+	R			E
2325(a)				
2407(b)				E
2293				R
				E

10.4 Anexo 4. Resumen de Frecuencia de observación de acicalamiento observado en el grupo de estudio junto a los estados de desarrollo

Categorías	Subcategorías	Frecuencia	Porcentaje
Acicalamiento entre pares	El acicalamiento se realiza de parte del macho hacia la hembra	12	16,4%
	Macho adulto a hembra adulta	4	33,3%
	Macho adulto a hembra juvenil	5	41,7%
	Macho juvenil a hembra juvenil (mutuo)	3	25%
	El acicalamiento se realiza de parte de la hembra hacia el macho	16	21,9%
	Hembra adulta a macho adulto	5	31,3%
	Hembra adulta a macho juvenil	1	6,3%
	Hembra juvenil a macho adulto	3	18,8%
	Hembra juvenil a macho juvenil	4	25%
	Hembra sin distinción de e° de desarrollo a macho adulto	3	18,8%
	El acicalamiento se realiza entre hembras	6	8,2%
	Hembra adulta a hembra adulta	1	16,7%
	Hembra adulta a hembra juvenil	3	50%
	Hembra juvenil a hembra adulta	2	33,3%
	El acicalamiento se realiza entre hembra y cría	17	23,3%
	Hembra adulta a cría	11	64,7%
	Hembra juvenil a cría	1	5,9%
	Cría a hembra adulta	3	17,7%
	Hembra sin distinción de e° de desarrollo a cría	1	5,9%
	Cría a hembra sin distinción de e° de desarrollo	1	5,9%
El acicalamiento se realiza entre macho y cría	0	0%	
Hembra se autoacicala	9	11,4%	
Hembra adulta	7	77,8%	
Hembra juvenil	1	11,1%	
Hembra sin distinción de e° de desarrollo	1	11,1%	
Macho se autoacicala	5	7,1%	
Macho adulto	5	100%	
No es posible distinguir sexo	8	11%	
Frecuencia acumulada	73	100%	