

Tesina de grado

Calidez Maternal y Actividad Infantil: Identificación
de estilos maternos en la colonia de *Papio
hamadryas* del Zoo Parque Lecocq

Estudiante: Carolina Menchaca

Orientador: MSc. Sylvia Corte

Tribunal:

MSc. Sylvia Corte

MSc. Graciela Izquierdo

Dr. Gabriel Francescoli

Sección Etología
Instituto de Biología
Facultad de Ciencias
Universidad de la República

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	3
RESUMEN	4
LISTA DE TABLAS	5
LISTA DE FIGURAS	6
1. INTRODUCCIÓN	
1.1. Taxonomía	7
1.2. Estructura social.....	7
1.3. El vínculo materno-filial.....	8
2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	12
3. MATERIALES Y MÉTODOS	
3.1. Población de estudio	13
3.2. Condiciones de instalación	13
3.3. Manejo y Alimentación	14
3.4. Muestra	15
3.5. Métodos de Muestreo y Registro	15
4. RESULTADOS	
4.1. Evolución temporal de la distancia madre-cría	19
4.2. Estilos maternos de las hembras	21
4.3. Influencia de sexo de la cría, edad y experiencia materna, y número de hembras del harén en el estilo maternal.....	24
5. DISCUSIÓN	25
6. CONCLUSIONES	30
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31
ANEXO I	37
ANEXO II	38

AGRADECIMIENTOS

A mis queridos amigos, que durante todos estos años me apoyaron incondicionalmente, depositaron en mí su confianza y dieron tanto amor, y en especial a Seba, mi fiel amigo, compañero de carrera y de viaje... ¡Gracias!

A Marcos, mi compañero de todas las horas, por su amor, su comprensión, su apoyo, y por hacerme tan feliz... ¡este camino es mucho más lindo desde que vamos de la mano!
¡Gracias!

A toda mi familia, en especial a mis padres, Mónica y Luis, por su apoyo, amor, y por incentivar me siempre a seguir mis sueños... ¡Gracias!

A mis docentes: a Sylvia por haberme acompañado en este camino, a Gra por sus valiosos aportes y por hacerme reír hasta llorar, a Betta por siempre darme para adelante, y a todos los que con sus aportes hicieron que me enamorara cada vez más, en todas las escalas de espacio y tiempo, de esta hermosa ciencia... ¡Gracias!

A mis queridos compañeros de la Farmacia del Hospital de Clínicas, Leo y Su, por su apoyo, su amistad, su contención, y su amor... ¡Gracias!

Al Fondo del Solidaridad, por su apoyo económico durante todos estos años, por atender siempre mis reclamos, y por ayudar a otros miles de jóvenes de “afuera”, que también tienen el sueño de estudiar... ¡Gracias!

RESUMEN

Estudios en primates en vida libre y cautiverio reportaron gran variabilidad intraespecífica en la forma que las hembras cuidan a sus crías, definida como “estilo”. Estos estilos representarían estrategias para resolver el conflicto materno-filial y abarcan la protección y el rechazo. Recientemente se identificó otra “cualidad”, la *calidez maternal*, que refiere a cómo la madre permite el amamantamiento. Sin embargo, hay autores que relacionan esta nueva cualidad con la distancia madre-cría y prefieren llamarla *actividad infantil*. Este trabajo tuvo por objetivos: 1-evaluar cómo cambia la proximidad entre la díada durante los tres meses posparto en babuinos hamadriades cautivos (Ho: la distancia madre-cría aumenta y la frecuencia de contacto disminuye); 2-clasificar las hembras según su calidez (Ho: las hembras más cálidas se asocian con “crías menos activas”); 3-vincular la calidez con: número de hembras del harén, sexo de la cría, experiencia y edad materna. Se analizaron registros instantáneos (1996-1997) de “estados espaciales” para los 3 meses posparto entre madre-cría (n=9). Se confeccionaron planillas por estado espacial y por hembra. Al (“*distancia madre-cría < 50cm*”) aumentó muy significativamente (9,81; $p < 0,007$), y CVap (“*contacto ventral con abrazo y contacto con el pezón*”) disminuyó significativamente (8,00; $p < 0,02$); CV (“*contacto ventral*”) disminuyó (7,00; $p = 0,03$) y CnoV (“*contacto no ventral*”) no varió significativamente. Las hembras se clasificaron en 4 categorías (muy cálidas, cálidas, poco, nada cálidas). La mayoría de las hembras fueron poco cálidas o cálidas. Una hembra “nada cálida” fue “muy protectora” (restrictiva) en Corte (2007). Esto sugiere que podría balancearse ser menos cálida con un estilo más restrictivo y así mantener a la cría más próxima. Todas las hembras mostraron fluctuaciones en la expresión de A1 pero no se observaron tendencias marcadas. No existió relación entre calidez y actividad cuando fueron analizadas individualmente, tampoco entre calidez y los parámetros mencionados. Estos resultados apoyan la hipótesis de que la tercera dimensión de variabilidad del estilo maternal en primates no-humanos estaría vinculada a cómo la hembra permite el amamantamiento, por lo que sería adecuado definirla como calidez maternal y no actividad infantil, al menos para *Papio hamadryas* en cautiverio. Los estados espaciales demostraron ser útiles para estudiar estilos maternales en babuinos cautivos.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Organización de la colonia de <i>Papio hamadryas</i> del Zoo Parque Lecocq en el período 1996-1997.....	14
Tabla 2. Datos reproductivos de las hembras de <i>Papio hamadryas</i> (n=9) en el período 1996-1997.....	17
Tabla 3. Estados espaciales registrados en díadas madre-cría de <i>Papio hamadyas</i> (n=9) del Zoo Parque Lecocq.....	17
Tabla 4. Modelos ajustados a las frecuencias de aparición de los estados espaciales cuyas medias mensuales fueron $m \leq 4$. Se muestran además los coeficientes de determinación (R^2).....	21
Tabla 5. Variación individual en la expresión de CVap y de A1 en díadas madre-cría de <i>Papio hamadryas</i> en cautiverio en los 3 meses posparto.	21
Tabla 6. Clasificación de las hembras de <i>Papio hamadryas</i> en base a la variación individual en la expresión de CVap en los 3 meses posparto.....	22
Tabla 7. Correlaciones cualitativas de los 4 grupos de hembras según calidez con sexo de la cría, edad y experiencia materna, y número de hembras del harén	24

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. (a) Jaulón de encierro de la colonia de *Papio hamadryas* del Zoo Parque Lecocq; (b) Hembra de *Papio hamadryas* con cría negra (edad<6 meses) en “*contacto ventral con abrazo y contacto con el pezón*” 16

Figura 2. Frecuencias de (a) CVap; (b) CnoV; (c) CV; y (d) A1, en díadas madre-cría de *Papio hamadryas* cautivos, en los 3 meses posparto (n=9; media±DS; **p<0.01; *p<0.05) 20

Figura 3. Frecuencias de (a) CVp y CVa; y (b) A2, A3, y A+3; en los 3 meses posparto de díadas madre-cría de *Papio hamadryas*. Los modelos ajustados y los coeficientes de determinación (R^2) se muestran en Tabla 4..... 20

Figura 4. En (a), (b), y (c) se muestran las variaciones individuales en la expresión de CVap; en (d), (e), y (f) las observadas en A1, en díadas madre-cría de *Papio hamadryas* en cautiverio (n=9) 23

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Taxonomía

Los babuinos hamadriades o *Papio hamadryas*, pertenecen a la familia Cercopithecidae (Jolly 1993). Son monos del viejo mundo que se distinguen morfológicamente de los simios por tener cola, y de los monos del nuevo mundo por no ser éstas prensiles (Millar 2006). Esta especie ocurre en el noreste africano, principalmente en Etiopía, aunque su rango se extiende desde el Mar Rojo y Sudán, hasta el norte de Somalía. También se encuentran al suroeste de la Península Arábiga (Gippoliti & Ehardt 2008).

1.2. Estructura Social

Los babuinos hamadriades se organizan en grupos complejos. Dentro de cada gran grupo o *tropa* de babuinos, hay varias *bandas* o divisiones afiliativas. En cada banda hay dos ó tres *clanes*, liderados por machos adultos (Kummer 1968), cada uno de los cuales tiene un harén compuesto por varias hembras y sus crías. Esta es la unidad distinguible más pequeña dentro de la tropa. Los machos adultos forman, dentro de la banda, una jerarquía de dominancia, la cual está determinada principalmente por la edad, el tamaño y la agresividad (Millar 2006). El macho adulto mantiene unido su harén mediante comportamientos agresivos, que incluyen conductas típicas de la especie como morder a sus hembras en el cuello (“*neck bite*”) y el arreo o pastoreo (“*herding*”) mediante el cual obliga a las hembras a seguirlo (Kummer 1968; Colmenares *et al.* 1994; Dunbar 1983). También tiene acceso sexual exclusivo a sus hembras. A veces se observa un segundo macho, generalmente sub-adulto o adulto joven, llamado *seguidor* (“*follower*”) del harén, el cual apoya al líder en sus enfrentamientos agonísticos, aunque no tiene acceso sexual a las hembras del mismo (Kummer 1968; Colmenares 1990; Silveira *et al.* 2001). Los babuinos en su ambiente natural, para enfrentar a los predadores o ante escasos recursos, presentan dinámicas grupales de “fisión-fusión” (Millar 2006), se dividen o unen en unidades unimacho (OMU “*one male unit*”), bandas o tropas, dependiendo de si la prioridad es el acceso a sitios para forrajear, o la seguridad del número para pernoctar.

1.3. El vínculo materno-filial

Un aspecto fundamental de la biología reproductiva de los primates es el recambio reproductivo lento. Éstos se caracterizan por pequeñas camadas de crías bien desarrolladas o precoces (salvo las crías humanas, a las que se suele catalogar como altriciales debido a su gran dependencia y poco desarrollo con respecto al resto de los primates) con una gestación relativamente larga con crecimiento fetal lento, un largo período de lactancia asociado a un destete tardío, y un crecimiento posnatal lento que culmina con una adquisición de la madurez sexual también tardía (Martin 1995). La maternidad en los primates por tanto es una actividad muy costosa, en términos de energía y tiempo invertidos, y en la que se apuesta más a la calidad que a la cantidad. En efecto, las crías primates necesitan y utilizan a sus madres como fuentes de alimento, calor, transporte, estimulación, confort y protección frente a climas adversos, predadores o amenazas por parte de co-específicos (Hernández-Lloreda & Colmenares 2005; Corte 2007).

Las relaciones madre-cría parecen tener patrones bastante similares: los neonatos pasan la mayor parte del tiempo en contacto con el vientre de sus madres, y son cuidados, espulgados, transportados y protegidos por ellas. A medida que las crías crecen se hacen más independientes, aumentan el tiempo que permanecen lejos de sus madres, construyen vínculos sociales con otros miembros del grupo y exploran el ambiente que los rodea. Sin embargo, dentro de la aparente uniformidad que hay en el patrón general de las relaciones materno-filiales, hay un amplio grado de variación inter e intraespecífica (Gomendio 1995; Maestripiéri 1994a). En los primates gregarios, las relaciones sociales entre individuos no existen como unidades aisladas, sino que están embebidas en una red social compleja (Maestripiéri 1994b), es decir, que las diferencias interespecíficas en la organización social se acompañan de diferencias en las relaciones sociales y por lo tanto, en el vínculo madre-cría. Muchas teorías relacionan las diferencias ecológicas con diferencias en sistemas de apareamiento y patrones de cuidado de las crías (Carranza 1994). Las diferencias individuales en la forma como las madres tratan a sus crías entre los primates se han notado desde los primeros estudios de campo, donde se describían las relaciones materno-filiales en un escaso número de días pero entre las cuales la variación era enorme. Estas diferencias fueron atribuidas a la experiencia materna pero también a diferencias individuales de temperamento (Nash 1978; Fairbanks 1996). Las madres difieren en muchos aspectos, como en cuánto

tiempo permanecen cerca de sus crías o interactuando con ellas, que tanto rechazan los intentos por parte de sus crías de acceder al pezón, cuán a menudo inician contacto con ellas, si permiten o no que éstas interactúen con otros miembros del grupo, o bien que tan a menudo las castigan (Gomendio 1995).

¿Por qué evolucionaron distintas formas de cuidado maternal en primates? ¿Qué condiciones hacen que una hembra opte por una u otra? Si consideramos el concepto de Inversión Parental definido por Trivers (1974) como cualquier inversión realizada por un individuo en una progenie que aumente las chances de sobrevivir de ésta a costo de la posibilidad de invertir de la misma manera en una progenie futura, el cuidado parental es un excelente ejemplo de un conjunto de comportamientos que parecerían haber evolucionado para asegurar la supervivencia de la especie. Sin embargo, el cuidado parental ha evolucionado porque maximiza los intereses genéticos egoístas de cada individuo (Gross 2005), es decir, aumenta tanto su éxito reproductivo como su eficacia inclusiva a través del éxito reproductivo futuro de su descendencia. En este contexto nace el conflicto: las crías a su vez buscarán maximizar su propio *fitness*, y demandarán de sus parentales más inversión de lo que éstos están dispuestos a dar. Una de las preguntas más intrigantes dentro de la teoría de inversión maternal es si, y cómo, un “estilo” maternal puede relacionarse con estrategias de inversión (Gray 1985), es decir, cómo puede contribuir al éxito reproductivo de las hembras en los contextos sociales y ecológicos en los que se encuentren (Gomendio 1995). Diversos estudios han reportado que las madres primates muestran plasticidad comportamental suficiente como para responder de manera flexible a la variabilidad de los costos y beneficios que se derivan de la inversión parental (p.ej. babuino amarillo: Altmann 1978; babuinos: Barret *et al.* 2006; humanos: Barrett & Fleming 2010; mono rhesus: Gomendio 1995; babuino del desierto: Hernández-Lloreda & Colmenares 2005; babuinos de montaña: Lycett *et al.* 1998 ; mono aullador negro: Pavé *et al.* 2009; tití común: Tardif *et al.* 2001).

En un estudio de una tropa de babuinos *Papio cynocephalus*, en vida libre, Altmann (1978) concluyó que las madres podrían clasificarse de manera dicotómica dentro de dos categorías: “laissez-faire o rechazadora” vs “protectora o restrictiva” según los comportamientos dirigidos a sus crías. Las madres restrictivas trataban de mantener contacto físico con sus crías, mientras que las madres no restrictivas permitían que éstas adquirieran una mayor independencia más tempranamente. A su vez, las madres no restrictivas también exhibían mayores tasas de rechazo al contacto con las crías y las

destetaban más temprano que las madres restrictivas. Por otro lado, análisis de comportamiento sexual ha indicado que las madres no restrictivas presentan períodos de amenorrea más cortos que las madres restrictivas y además, se especula, que las madres primíparas han de exhibir un estilo maternal más restrictivo que las madres multíparas, lo que podría hacer más largo el período de anovulación debido a la lactancia (Gray 1985). Este estudio parece llevar a la conclusión de que las madres no restrictivas tienen una ventaja reproductiva sobre las madres restrictivas. Sin embargo, Altmann (1978) demuestra que las madres no restrictivas comienzan a ciclar antes que las restrictivas, pero también sufren más ciclos antes de concebir. Por lo tanto, el intervalo entre nacimientos consecutivos es igual en ambos estilos maternos. Los autores especulan que la ventaja potencial de las madres no restrictivas puede aparecer sólo cuando los recursos son abundantes.

Por otro lado, en un estudio realizado con babuinos en condiciones de cautiverio, la duración de la amenorrea posparto no se relacionó con un estilo más protector (Corte 2007).

La mayoría de los estudios sobre estilos maternos en primates se han llevado a cabo en monos del viejo mundo como macacos, babuinos y monos vervet, en los que la mayor variabilidad del estilo maternal ha ocurrido a lo largo de 2 dimensiones, la *protección maternal* y el *rechazo* (Bardi *et al.* 2001; Maestripieri *et al.* 2009). En algunos estudios se ha identificado una tercera cualidad: la *calidez maternal* (Maestripieri *et al.* 2009; Schino *et al.* 1995) o *actividad infantil* (Bardi *et al.* 2001). La *calidez maternal* refiere a la forma en la cual la madre permite el amamantamiento, y abraza y espulga a su cría, mientras que la *actividad infantil* se correlaciona con la proximidad espacial de la cría respecto a su madre y el tiempo en contacto ventroventral (Schino *et al.* 1995). Por otro lado, Bardi *et al.* (2001) sugieren que esta dimensión se llame *independencia* dado que la misma tiene una relación negativa con los indicadores de necesidad de cuidado de la cría. Parece entonces estar más cercanamente relacionada con el crecimiento de la cría y la adquisición de su independencia.

La variación en el estilo maternal está generalmente condicionada por una combinación de características maternas (por ej. edad, paridad, rango de dominancia, y temperamento), de características de las crías (sexo, edad, tasas basales de actividad) y de las inherentes al ambiente externo a la díada (por ej. stress y apoyo de otros miembros del grupo, variables ecológicas) (Maestripieri *et al.* 2009). Las diferencias individuales en el estilo maternal tienen efectos a largo plazo en la tendencia de las crías

a responder a los desafíos o explorar el ambiente. Por ejemplo, las crías de madres muy rechazadoras generalmente se vuelven independientes a una edad más temprana (pasan más tiempo fuera de contacto con sus madres, exploran más el ambiente, y juegan más con sus congéneres) que las crías de madres con niveles de rechazo menor. En contraste, las crías de madres más protectoras tienden a postergar la adquisición de su independencia y son relativamente más temerosas y cuidadosas cuando se enfrentan a situaciones nuevas (Maestripieri *et al.* 2009). El estilo maternal también afecta al comportamiento parental de la cría cuando ésta sea adulta, así como a menudo hay similitudes significativas en los estilos maternos adoptados por madres e hijas (Maestripieri *et al.* 2009; Fairbanks 1996).

Los babuinos hamadriades se reproducen todo el año. Las crías nacen cubiertas por un pelaje negro, son muy dependientes de su madre, y permanecen en este estado durante los primeros meses (Altmann 1980). En este período, se desarrolla un fuerte vínculo madre-cría (Bowlby 1969; Suomi 2005). A los 3 meses, la cría ya es lo suficientemente madura, tanto física como socialmente, como para permanecer alejada de su madre por largos períodos dedicados al juego y a la exploración (DeVore 1965).

El destete usualmente comienza en torno a los 4 a 6 meses de edad, momento en el cual aumenta el conflicto dentro de la díada, por lo que el contacto decrece en forma gradual hasta que la cría se hace totalmente independiente, evento que ocurre aproximadamente a los 2 años de edad (Altmann 1980). En el estudio realizado por Corte (2007) la madre tendió a disminuir la búsqueda o el monitoreo de la cría, mientras que la cría pareció aumentar sus intentos de mantenerse en un rango cercano a su madre, sin embargo, no se observó mayor conflictividad al momento del estro y destete.

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la utilidad de los estados espaciales entre madre y cría, obtenidos por método de registro instantáneo (*point sampling*), para la identificación de estilos maternos en babuinos hamadriades *Papio hamadryas* en cautiverio.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

2.2.1. Evaluar cómo cambia la proximidad entre la madre y la cría a lo largo de los 3 primeros meses de vida.

Hipótesis: la distancia entre madre y cría aumenta con el tiempo, mientras que la ocurrencia de los estados espaciales que impliquen contacto disminuye a lo largo del mismo.

2.2.2. Clasificar las hembras en más cálidas o menos cálidas utilizando como criterios:

i) La frecuencia de aparición del estado espacial “*contacto ventral con abrazo y contacto con el pezón*”, definida como *calidez maternal*.

ii). La frecuencia de aparición de los estados espaciales de la cría que no impliquen contacto con su madre, definida como *actividad infantil*.

Hipótesis: las hembras que son más cálidas según el criterio “calidez maternal” se asocian con “crías menos activas”.

2.2.3. Vincular la variabilidad intraespecífica en la calidez maternal con el sexo de la cría, la experiencia materna, la edad de la hembra y el número de hembras del harén.

Hipótesis: la calidez maternal no está influida por ninguno de los parámetros mencionados.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Población de estudio

La colonia de babuinos del desierto *Papio hamadryas* del Zoo Parque Lecocq está compuesta por un gran número de individuos de ambos sexos y diferentes clases etarias. La misma se fundó en el año 1980, con la llegada de aproximadamente 30 ejemplares de ambos sexos, a través de un intercambio de fauna con un zoológico holandés (Corte 2007). Esta situación creó un medio social variado y complejo, ideal para investigaciones que involucren el análisis de las relaciones entre individuos, como las establecidas entre madres y crías (Silveira *et al.* 1992).

Con el comienzo de las observaciones sistemáticas de comportamiento social en el año 1992 se pudo establecer cuál era la estructura social que el grupo presentaba durante los años de estudio (Silveira *et al.* 1992) (Tabla 1). Varios estudios demuestran que la colonia residente en el Lecocq muestra las pautas comportamentales típicas de la especie en condiciones naturales (Kummer 1984; Stambach 1987; Colmenares 1992; Silveira *et al.* 1992).

3.2. Condiciones de Instalación

La colonia se encuentra instalada en un encierro con forma de domo geodésico, realizado con vigas de hormigón y malla de alambre, con un área circular de 2.570 m² y una altura de 25m. El suelo es de tierra y pasto, y el cúmulo rocoso central, que funciona como lugar de cobijo, semeja las elevaciones propias de la zona semidesértica donde vive naturalmente esta especie. Desde que se iniciaron las observaciones no se retiraron ni introdujeron individuos, por tanto, los cambios ocurridos en la colonia han sido el resultado de procesos demográficos naturales, como nacimientos y muertes, y no por efecto de la intervención humana (Figura 1a).

Tabla 1. Organización de la colonia de *Papio hamadryas* del Zoo Parque Lecocq en el período 1996-1997. Los sujetos de estudio se indican en cursiva; (♦) indica decesos.

<u>Harenes y Unidades Unimacho</u>		
Machos	Hembras	Crías
Colorado	Uqui <i>Cira</i>	Ugo Cedric
Pelado	Vieja Rabita	- -
Corto	<i>Mireya</i> Tuerta <i>Acola</i>	Marga Teo Atón
Curro	<i>Manchita</i> <i>Plumerita</i>	Mico Pebbles
Moncho	<i>Bulta</i> <i>Pompona</i> <i>Amandita</i>	Bilbo Petete (♦), Puc Ami
Blackface	Estrellita	Eva (♦)
10pelos	<i>Baby</i>	Bonita

3.3. Manejo y Alimentación

Las autoridades y el personal del Zoo Parque Lecocq, funcionarios de la Intendencia Municipal de Montevideo, son los encargados del manejo y alimentación de la colonia. La dieta es variable en cantidad y calidad. Generalmente consta de frutas como manzanas y naranjas, verduras como lechuga y zanahoria (a veces también remolachas), y una o dos veces semanales trozos de carne roja. A esto se le agrega pan, que puede venir mojado en leche o no y ocasionalmente granos de maíz y/o maníes. Los individuos, por su cuenta, ingieren gramíneas que crecen dentro de la instalación de forma espontánea así como animales que ellos mismos capturan (insectos, aves de pequeño tamaño y roedores).

Se los alimenta una vez al día, generalmente en la mañana, y tienen agua disponible *ad libitum*, en una pequeña pileta de agua corriente. La instalación tiene una gran pileta de

escasa profundidad, que al llenarse de agua de lluvia, brinda a los animales un lugar donde jugar y refrescarse.

3.4. Muestra

Los datos corresponden a registros instantáneos de estados espaciales de díadas madre-cría tomados por Sylvia Corte, durante el muestreo para su tesis de maestría, pero que no fueron incluidos en su análisis.

El estudio se llevó a cabo sobre todas las hembras cuyas crías nacieron viables en el período 1996-1997. El registro de datos se realizó ininterrumpidamente, para cada hembra, desde el momento en que se identificó que había parido, por observarla cargando a la cría recién nacida, hasta la finalización del primer estro posparto. Las observaciones se realizaron 3 veces semanales durante la mañana entre los meses de Enero de 1996 y Octubre de 1997 (Corte 2007).

Se reconocieron individualmente a todos los sujetos de la colonia, su repertorio conductual, la composición de los harenes y dinámica de los mismos a partir del año 1992 (Corte & Silveira 1995).

3.5. Métodos de Muestreo y Registro

Corte (2007) utilizó la técnica de muestreo *ad libitum* (Martin & Bateson 1986) para la obtención de los siguientes datos: nacimiento de crías, cambios en la composición de los harenes, fallecimiento de individuos, estado físico de todos los integrantes de la colonia (heridas, síntomas de enfermedades, alimentación) e hinchazón perineal de las hembras. Con éste último determinó preñeces y estimó fecha probable de parto (FPP). Se registró además: edad y experiencia reproductiva de la madre, número de hijos anteriores vivos, sexo de la cría, duración de lactancia y duración del período de amenorrea posparto (Tabla 2).

Por otro lado, utilizó la técnica de muestreo Animal Focal (Martin & Bateson 1986) y recogió un promedio de 10 muestreos focales de cada hembra por mes. El registro focal fue continuo y secuencial, con una duración de 15 minutos, divididos en 60 intervalos de 15 segundos. En los intervalos Nos. 15, 30, 45 y 60, se realizó el registro instantáneo o *point-sampling*, técnica de muestreo de barrido en donde se registraron los estados espaciales de cada madre con respecto a su cría.

Para el análisis de los datos, se confeccionaron planillas, por hembra y por estado espacial considerado como variable. Los estados espaciales se definieron según Corte (2007) (Tabla 3 y Anexo I). Se eligió como indicador de la calidez maternal al estado espacial “*contacto ventral con abrazo y contacto con el pezón*” (Figura. 1b) por ser el más representativo de esta cualidad, según las descripciones que aparecen de la misma en la literatura (Maestripieri *et al.* 2009; Schino *et al.* 1995). Si bien, en los datos originales, este estado estaba definido como “*contacto ventral con abrazo y amamantamiento*”, se optó por utilizar el término *contacto con el pezón* en vez de *amamantamiento* dada la dificultad de establecer si la cría estaba efectivamente succionando cuando tenía el pezón en la boca. El contacto con el pezón refiere a la oportunidad para la succión (Lycett *et al.* 1998), pero no distingue cuál de los componentes de la díada fue el promotor del mismo.



Figura 1. (a) Jaulón de encierro de la colonia de *Papio hamadryas* del Zoo Parque Lecocq; (b) Hembra de *Papio hamadryas* con cría negra (edad < 6 meses) en “*contacto ventral con abrazo y contacto con el pezón*” (la foto no corresponde a ninguna de las díadas estudiadas)

Tabla 2. Datos reproductivos de las hembras de *Papio hamadryas* (n=9) en el período 1996-1997 (Mp= múltipara; P= primípara; M=macho; H= hembra).

Hembra	Sexo cría	Experiencia materna	Edad (años)	Hijos anteriores vivos	Amenorrea posparto (días)	Duración lactancia (días)
Aco	M	Mp	10	1	200	200
Ama	H	P	5	0	209	210
Bab	H	P	4	0	241	240
Bul	M	Mp	20	1	203	210
Cir	M	Mp	11	1	221	221
Man	M	Mp	7	0	250	234
Mir	H	Mp	17	1	180	180
Plu	H	Mp	6	1	268	270
Pom	M	Mp	7	0	295	300

Tabla 3. Estados espaciales registrados en díadas madre-cría de *Papio hamadryas* (n=9) del Zoo Parque Lecocq.

Estados espaciales registrados	
CV	<i>contacto ventral</i>
CVa	<i>contacto ventral + abrazo</i>
CVp	<i>contacto ventral + contacto con el pezón</i>
CVap	<i>contacto ventral con abrazo + contacto con el pezón</i>
CVg	<i>contacto ventral + grooming</i>
CnoV	<i>contacto no ventral</i>
A1	<i>distancia madre-cría <50cm</i>
A2	<i>50cm < distancia madre-cría < 100cm</i>
A3	<i>100cm < distancia madre-cría < 150cm</i>
A+3	<i>distancia madre-cría > 150cm</i>

Respecto de los análisis estadísticos, un factor que a menudo limita la utilización de tests paramétricos, que tiene entre sus supuestos principales, la distribución normal de la variable en la población, es el tamaño de la muestra (n) (StatSoft 2011). Si el número de individuos para los que tenemos datos sobre esa variable es muy pequeño, casi nunca se dispondrá de evidencias para rechazar la normalidad, a pesar de que existan desviaciones patentes de la normalidad (Martínez-González *et al.* 2006). En este sentido, y considerando además que en general los supuestos de la estadística paramétrica no pueden alcanzarse en la investigación etológica (Lehner 1979), es que optamos por realizar las comparaciones mediante tests no paramétricos. Se utilizó Test de Wilcoxon para muestras pareadas a fin de comparar las diferencias en la frecuencia de aparición de cada variable entre meses consecutivos, y el Análisis de Varianza (ANOVA) de Friedman para evaluar las mismas durante los 3 meses de estudio. Se eligieron estos estadísticos ya que las muestras son dependientes (se analizaron los registros de cada variable para las mismas hembras en los 3 meses) (Lehner 1979). Los análisis se realizaron con el software Statistica 7.

Para clasificar a las hembras por su calidez, se calculó la variación individual (v_i) de CVap y de A1, para cada mes, como la diferencia entre el registro individual (r_i) y la media (m_i) del mes, ponderada por el desvío estándar (DS_i) de la muestra en dicho mes (Ecuación 1). Posteriormente se graficaron los valores individuales y se visualizaron las tendencias generales.

$$(1) \quad v_i = \frac{(r_i - m_i)}{ds_i}$$

4. RESULTADOS

4.1. Evolución temporal de la distancia madre-cría

A lo largo de los primeros 3 meses de vida, la cría de *Papio hamadryas* adquiere cada vez mayor independencia de su madre, representada en parte por el aumento progresivo de la distancia entre la díada. Esto es importante porque es en este período en donde la cría comienza a construir vínculos sociales con el resto de los integrantes del harén al cual pertenece su madre, así como también con otros individuos fuera del mismo. Durante estos 3 primeros meses, se observó un descenso muy significativo de la frecuencia de CVap ($n= 9$, $df= 2$, Friedman ANOVA = 8,000; $p < 0,018$). Esta disminución fue muy significativa entre el primer y tercer mes posparto (Wilcoxon $n= 9$, $**p= 0,007$). Sin embargo, no hubo diferencias entre meses consecutivos (Figura 2a). Por otro lado, la frecuencia de CnoV no varió significativamente durante el período de estudio ($n= 9$, $df= 2$, Friedman ANOVA = 0,743; $p < 0,690$) (Figura 2b), y la frecuencia de CV disminuyó a lo largo del mismo ($n= 9$, $df= 2$, Friedman ANOVA = 7,000; $p = 0,030$). La diferencia en esta disminución fue muy significativa entre el primer y segundo mes (Wilcoxon $n= 9$, $*p= 0,013$) y entre el primer y el tercer mes (Wilcoxon $n= 9$, $*p= 0,029$), pero no hubo diferencias entre el segundo y tercer mes (Wilcoxon $n= 9$, $p= 0,787$) (Figura 2c).

Respecto de los estados espaciales vinculados a la actividad infantil, sólo A1 fue registrado el número de veces suficiente como para ser analizado estadísticamente. Se observó un aumento muy significativo de su frecuencia ($n= 9$, $df= 2$, Friedman ANOVA = 9,8125; $p < 0,007$), siendo este aumento significativo entre el primer y el segundo mes (Wilcoxon $n= 9$, $*p= 0,027$) y muy significativo entre el primer y el tercer mes (Wilcoxon $n= 9$, $**p= 0,011$); pero no hubieron diferencias entre el segundo y tercer mes (Wilcoxon $n= 9$, $p= 0,09$) (Figura 2d).

Los restantes estados espaciales asociados a la distancia (A2, A3, A+3) y al contacto (CVa, CVp, CVg) madre-cría, presentaron medias mensuales entre 0 y 4. Sin embargo, las frecuencias mensuales de aparición de estos estados, mostraron tendencias, de crecimiento y decremento, respectivamente (Figura 3 y Tabla 4). Las medias y desvíos de cada uno de los estados espaciales, considerados en este estudio, se muestran en el Anexo II.

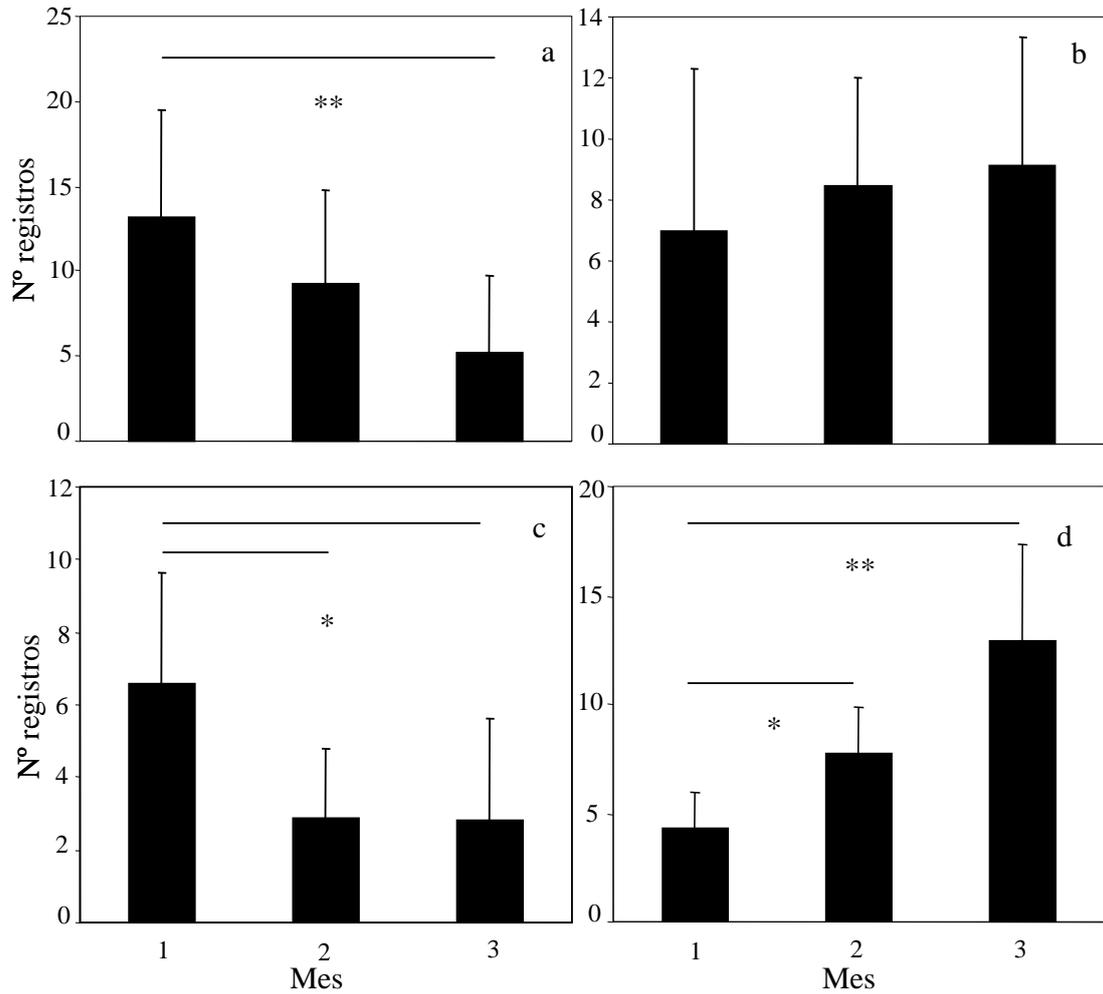


Figura 2. Frecuencias de (a) CVap; (b) CnoV; (c) CV; y (d) Al, en días madre-cría de *Papio hamadryas* cautivos, en los 3 meses posparto (n=9; media+DS; **p<0.01; *p<0.05).

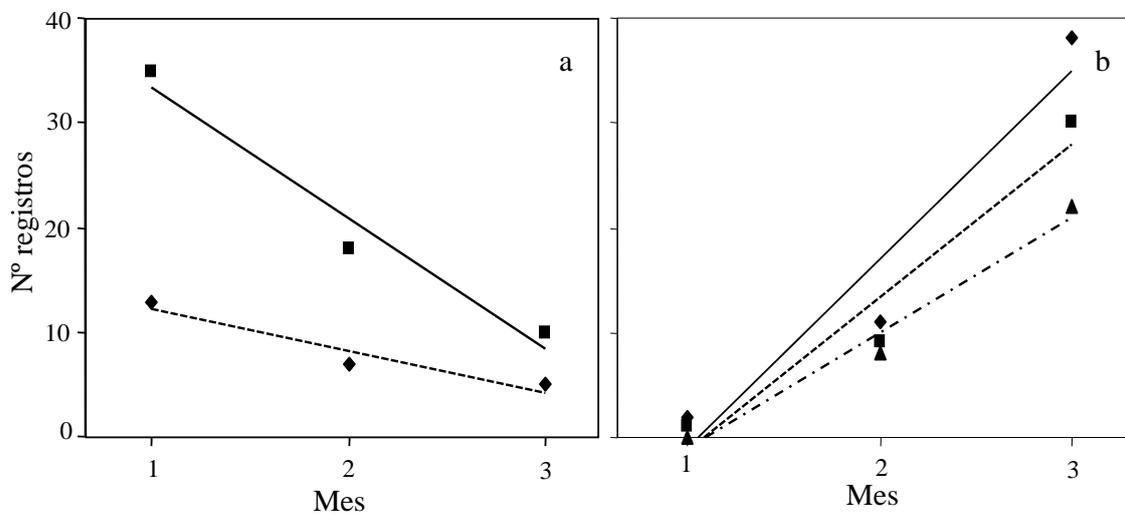


Figura 3. Frecuencias de (a) ■ \underline{CVp} y ◆ \underline{CVa} ; y (b) ◆ $\underline{A2}$, ■ $\underline{A3_}$, y ▲ $\underline{A+3}$; en los 3 meses posparto de días madre-cría de *Papio hamadryas*. Los modelos ajustados y los coeficientes de determinación (R^2) se muestran en Tabla 4.

Tabla 4. Modelos ajustados a las frecuencias de aparición de los estados espaciales cuyas medias mensuales fueron $m \leq 4$ (Figura 3). Se muestran además los coeficientes de determinación (R^2).

Estado espacial	Modelo	R^2
CVa	$y = -4x + 16,333$	0,92
CVp	$y = -12,5x + 46$	0,96
A2	$y = 18x - 19$	0,92
A3	$y = 14,5x - 15,667$	0,94
A+3	$y = 11x - 12$	0,98

4.2. Estilos maternos de las hembras

La calidez maternal, como dimensión para el estudio de los estilos maternos en primates, es una variable continua. Por lo tanto, la clasificación de las hembras en más o en menos cálidas constó en ubicarlas dentro un rango de calidez, mediante el cálculo de variabilidad individual en la expresión de CVap y de A1, considerando los registros individuales, las medias y los desvíos estándar de cada variable en cada mes (Tabla 5).

Tabla 5. Variación individual en la expresión de CVap y de A1 en díadas madre-cría de *Papio hamadryas* en cautiverio en los 3 meses posparto.

Hembras	Mes 1		Mes 2		Mes 3	
	CVap	A1	CVap	A1	CVap	A1
Aco	1,25	-0,50	1,05	1,14	-0,05	-0,81
Ama	0,46	-1,78	-0,04	1,14	-0,95	1,92
Bab	-0,02	1,42	0,87	-0,20	-0,05	-0,13
Bul	-0,97	-0,50	1,05	-1,54	-0,73	0,56
Cir	0,30	-0,50	-1,50	-0,64	0,40	0,56
Man	-0,49	0,78	-1,13	1,14	-0,95	-0,13
Mir	-0,65	-0,50	-0,77	-0,20	0,63	-1,49
Plu	1,57	0,78	0,87	-1,09	2,20	-0,81
Pom	-1,44	0,78	-0,40	0,25	-0,50	0,33

A lo largo del período de estudio, todas las hembras mostraron fluctuaciones en la expresión de CVap, con registros mensuales variables, mayores o menores que la media de cada mes (Figura 4a, 4b y 4c). Sin embargo, se pudieron diferenciar 4 categorías:

- Grupo 1. “Nada cálidas”.- el registro individual fue menor a la media de cada mes, durante los 3 meses ($r_i < m_i$).
- Grupo 2. “Poco cálidas”.- el registro individual fue menor o mayor a la media de cada mes, pero se cumplió con cada condición al menos una vez ($r_i < m_i$ y $r_i > m_i$).
- Grupo 3. “Cálidas”.- el registro individual fue igual o superior a la media de cada mes, pero se cumplió con cada condición al menos una vez ($r_i = m_i$ y $r_i > m_i$).
- Grupo 4. “Muy cálidas”.- el registro individual fue siempre mayor a la media del mes, durante los 3 meses ($r_i > m_i$).

La mayoría de las hembras fueron poco cálidas (Tabla 6).

Respecto de la variación individual en el registro de A1, para 7 de las 9 hembras no se observó una tendencia marcada, y mostraron fluctuaciones, con registros por encima y por debajo de la media de cada mes. Para una de ellas, clasificada como “nada cálida” (Pom), se observaron frecuencias siempre por encima de la media, y para la otra, clasificada como “poco cálida” (Mir), frecuencias por debajo de la media, durante el período de estudio (Figuras 4d, 4e y 4f).

Tabla 6. Clasificación de las hembras de *Papio hamadryas* en base a la variación individual de la expresión de CVap en los 3 meses posparto.

Grupo 1 nada cálidas ($r_i < m_i$)	Grupo 2 poco cálidas ($r_i < m_i$ ó $r_i > m_i$)	Grupo 3 cálidas ($r_i = m_i$ ó $r_i > m_i$)	Grupo 4 muy cálidas ($r_i > m_i$)
Pom Man	Bul Mir Ama Cir	Aco Bab	Plu

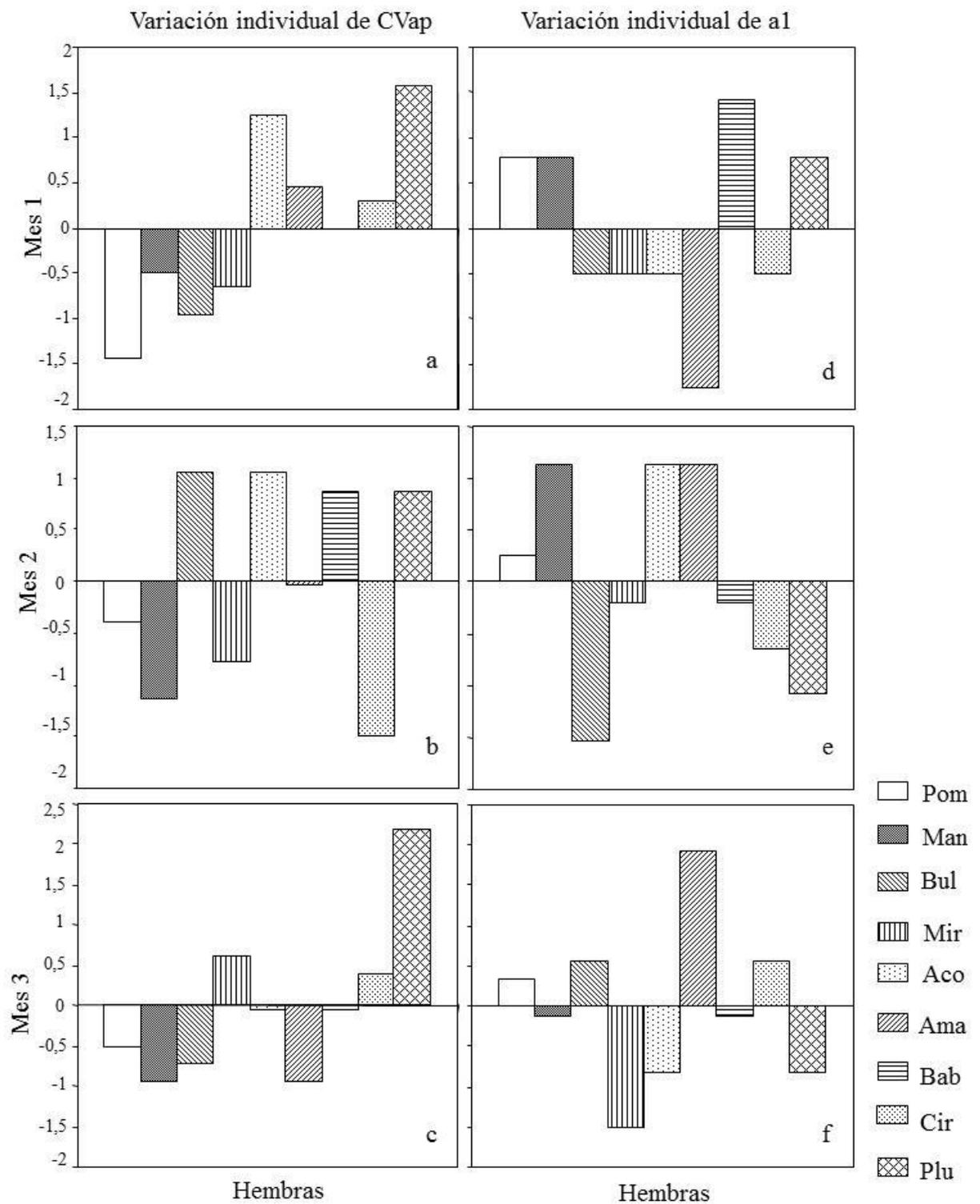


Figura 4. En (a), (b), y (c) se muestran las variaciones individuales en la expresión de CVap; en (d), (e), y (f) las observadas en A1, en díadas madre-cría de *Papio hamadryas* en cautiverio (n=9).

4.3. Influencia de sexo de la cría, edad y experiencia materna, y número de hembras del harén en el estilo maternal

Los 4 grupos que surgieron de la clasificación de las hembras según su expresión de calidez en los 3 primeros meses posparto (Tabla 6), no pudieron relacionarse ni cualitativa ni cuantitativamente con las variables propuestas para explicar la variabilidad intraespecífica en los estilos maternos. Los pequeños tamaños de cada categoría dentro de la muestra no permitieron realizar comparaciones mediante análisis estadísticos. Las correlaciones cualitativas se muestran en Tabla 7. Por otro lado, las hembras clasificadas dentro del grupo “nada cálidas” (Pom y Man) son también las únicas multíparas para las que no se registraron hijos anteriores vivos. Estas hembras no forman parte del mismo harén.

Tabla 7. Correlaciones cualitativas de los 4 grupos de hembras según calidez con sexo de la cría, edad y experiencia materna, y número de hembras del harén (H= hembra; M = macho; P= primípara; Mp= multípara).

		Grupo 1		Grupo 2			Grupo 3	Grupo 4
Sexo cría	H			X	X		X	X
	M	X	X			X	X	
Experiencia materna	P			X			X	
	Mp	X	X		X	X	X	X
Edad materna (años)	$0 \geq e \geq 10$	X	X	X			X	X
	$10 \geq e \geq 20$				X	X	X	
Hembras harén	1						X	
	2	X		X				X
	3		X		X	X	X	

5. DISCUSIÓN

En este trabajo se demuestra que existe un aumento progresivo en la distancia madre-cría en los 3 primeros meses posparto para *Papio hamadryas* en cautiverio. Este resultado es coherente con el hecho de que, a medida que la cría crece en edad, se vuelve más activa e independiente (Gomendio 1995; Maestripieri 1994a), lo cual significa un aumento en la expresión de los comportamientos exploratorios y de afiliación con otros miembros del grupo al cual pertenece su madre (DeVore 1965). La relación negativa que mostraron las frecuencias de CV y CVap con A1 sugiere que este aumento en la distancia entre la diada estaría vinculado a una menor necesidad de cuidados por parte de la madre y por tanto una mayor independencia de la cría también en estos términos. El descenso en la frecuencia de expresión de CVap y la tendencia negativa que se observó en la frecuencia de CVp se pueden explicar en términos de la evolución temporal del proceso de lactancia y el camino hacia el destete que ocurre entre los 4 y 6 meses de edad (Altmann 1980). Como es bien sabido, en la mayoría de los mamíferos, el estímulo de succión de la leche tiene un efecto inhibitorio sobre la actividad ovárica, diseñado para optimizar los tiempos entre nacimientos consecutivos, con el fin de maximizar la supervivencia de las crías (Mc Neally 1997) y tanto la intensidad como la frecuencia de succión parecen determinar el grado de inhibición, pudiendo alcanzar la supresión folicular total (Gomendio 1995). En este sentido, los descensos en las frecuencias de estos dos estados espaciales podrían interpretarse como la representación puntual de una estrategia por parte de las hembras para minimizar la frecuencia de succión mediante la disminución paulatina de la posibilidad de contacto con el pezón, y de esta manera promover un destete lo menos conflictivo posible. Esta explicación coincide además con la observación reportada en Corte (2007) de bajos niveles de rechazo, agresividad y conflicto para estas mismas hembras, al momento del estro. A su vez, y en el marco de la teoría evolutiva, estos resultados concuerdan menos con Trivers (1974) y más con Bateson (1994), quien sugiere que el proceso de destete es menos conflictivo de lo que parece, y que la interacción madre-cría en el momento del destete es mucho más dinámica de lo que se espera. Bateson (1994) supone la necesidad de monitoreo mixto, por parte de la hembra y de la cría, de las señales y pistas (*cues*) que cada uno reciba del otro, y que el mismo resultaría en la elección de un momento óptimo del destete tanto para la hembra como para su cría. Si bien es cierto que, como la técnica utilizada en este trabajo tiene la limitante de no brindar información acerca de

ciertos detalles, (p. ej. cuál de los componentes de la díada era el promotor o interruptor de los contactos) no podemos estar seguros del rol que cumple cada miembro de la díada sobre los descensos en los contactos, si los mismos fueron causados efectivamente por la hembra, por la cría, o por ambos. Por otro lado, la no variación de CnoV es razonable dado que el mismo incluye otras formas de contacto, p. ej. *retener*, conducta cuya expresión no varía en los 3 meses posparto (Corte 2007). Con respecto a los restantes estados espaciales registrados, si bien no fue posible someterlos a análisis estadísticos debido a sus bajas frecuencias, se observaron las tendencias esperadas de crecimiento y decremento de las mismas en los estados espaciales asociados a la distancia madre-cría y al contacto madre-cría respectivamente.

En cuanto a la identificación de estilos maternos, la frecuencia de aparición del estado espacial CVap fue claramente variable entre las hembras, y por tanto cumple con el requisito necesario para ser asociado a una de las dimensiones de variabilidad del cuidado maternal, la *calidez maternal* en este caso, según las definiciones que han sido dadas en la literatura (Altmann 1978; Schino *et al.* 1995; Fairbanks 1996; Bardi *et al.* 2001; Maestripieri *et al.* 2009). No fue así con A1, estado que se tomó como indicador de la *actividad infantil* (Schino *et al.* 1995; Bardi *et al.* 2001). La no observación de variabilidad individual en A1 puede explicarse por dos razones: en primer lugar, que simplemente no existan diferencias entre estas hembras en la evolución de la distancia madre-cría en los 3 meses posparto, es decir, que no existan diferencias suficientes como para visualizar tendencias que se mantengan en el tiempo; ya que las diferencias individuales generalmente son consistentes en el tiempo y entre crías (Hinde & Spencer-Booth 1971; Fairbanks 1996) o bien, en segundo lugar, que efectivamente existan diferencias y tendencias, pero que la utilización de la frecuencia del estado espacial A1 no haya sido suficiente como para detectar esta posible variabilidad. Por tanto, no fue posible clasificar a las hembras según este criterio. No se cumplió la hipótesis de asociación “hembras más cálidas con crías menos activas”, y sí se observó, en cambio, que una hembra “nada cálida” mostró frecuencias de A1 por encima de la media a lo largo del período de estudio. Sin embargo, el que no se haya observado lo mismo en las otras hembras con bajos niveles de calidez sugiere que tampoco es correcto hacer la asociación “hembras menos cálidas con crías más activas”. De hecho, las expresiones muy tempranas de A1, incluso en la hembra “muy cálida”, podrían explicarse por la elevada proporción de secuestros (35.5%) reportados en su momento,

por Corte (2007), para esta colonia. De esta manera, la evolución de la distancia madre-cría, a nivel de la díada, podría estar siendo influida por terceros, y por tanto no sería únicamente consecuencia directa de la interacción diádica o producto de un estilo maternal particular. En este sentido, sería interesante evaluar si es posible que una hembra pueda transformarse en más cálida o viceversa después de sufrir un secuestro, o de protagonizar uno, pero los datos disponibles no nos permiten hacer suposiciones al respecto, ya que los secuestros fueron registrados en muy bajas frecuencias para estas hembras a lo largo del período de estudio. Para esto, deberían hacerse más estudios, en donde se evalúen los cambios en el estilo maternal tras sufrir secuestros y/o protagonizarlos en eventos maternales consecutivos. También es cierto que, para las hembras, el tiempo que dedican a la socialización es muy importante, fundamentalmente con los parientes cercanos que son fuente de apoyo en interacciones agonísticas (Gomendio 1994). A su vez, las crías, son muy curiosas (Harlow 1953), y una vez que han establecido el vínculo con sus madres, aprenden rápidamente a utilizarlas como una base segura desde donde exploran el ambiente (Suomi 2005). Esto implica una asignación del presupuesto temporal destinado a interacciones sociales cada vez mayor. Una de las interacciones que muestra mayor expresión en esta etapa de la vida es el juego, y éste parece facilitar el desarrollo y establecimiento de los vínculos con otros individuos (Maestripieri & Ross 2004). En este sentido, las expresiones muy tempranas de A1 podrían deberse también a un aumento en la expresión de los patrones de comportamiento asociados al juego, con otros individuos distintos de su madre. Para evaluar la posible existencia de diferencias intraespecíficas en el rol que cumplen las crías sobre la evolución de la distancia madre-cría, sería necesario realizar observaciones sobre las crías, con registros sistemáticos de patrones de comportamiento asociados a la adquisición de independencia, p. ej. estudio de la evolución de las frecuencias de succión de leche, patrones de movimiento, e interacciones con otros individuos.

Por otro lado, si bien la clasificación de las hembras según variabilidad de CVap durante los 3 meses posparto resultó en 4 categorías (nada cálidas, poco cálidas, cálidas, muy cálidas), y que la misma difiere con las clasificaciones dicotómicas tradicionales (p.ej. Altmann 1978; Maestripieri *et al.* 2009), pensamos que es igual de válida, porque describe la variabilidad a lo largo de un continuo, al igual que las anteriores clasificaciones.

La ausencia de relación entre calidez y sexo de la cría, edad y experiencia materna, y número de hembras del harén, podría deberse a que los tamaños de cada categoría dentro de la muestra sean muy pequeños como para detectarla y no a que estos parámetros no influyan verdaderamente sobre el despliegue de un estilo maternal en particular. Si bien su influencia ya ha sido ampliamente documentada en estudios anteriores (Maestripieri *et al.* 2009), varios estudios han mostrado también que existen diferencias tanto intra como interespecíficas en la importancia que estos parámetros, y otros (p.ej. rango materno: Altmann 1978, Gomendio 1995; niveles de estrógeno: Bardi *et al.* 2001; disponibilidad de recursos: Lycett *et al.* 1998; aspectos filogenéticos: Martin 1995) puedan tener, sobre el despliegue de un estilo maternal en particular. Una de las hembras “nada cálidas” (Pom) había sido reportada como “muy protectora” (restrictiva) en Corte (2007), lo que sugiere que podría balancearse ser menos cálida con un estilo más restrictivo y así mantener a esta nueva cría más próxima. Sin embargo, las dos hembras que resultaron ser “nada cálidas” eran también las únicas multíparas para las que no se registraron hijos vivos anteriores. Desde este punto de vista, un estilo “nada cálido” parece ser más maladaptativo que exitoso. Su despliegue podría deberse a que las hembras hayan sufrido de estrés, de depresión, o bien a causa del tratamiento que ellas recibieron de sus madres, factores que no han sido evaluados en estas hembras, pero para los cuales hay gran cantidad de evidencia que confirma su influencia negativa sobre los patrones normales de comportamiento maternal en primates (p.ej. transmisión intergeneracional del comportamiento maternal: Maestripieri 2008; privación del contacto social: Keverne 1995; estrés e historia de vida prenatal: Halpérin 1995; cambios neuroendócrinos durante gestación y lactancia: Bardi *et al.* 2001; depresión posparto: Cox 1995). El comportamiento maternal en los primates tiene importantes consecuencias de por vida en los individuos. La figura materna es fundamental no sólo para la supervivencia de la cría, sino también como vehículo facilitador de la socialización y la regulación de las emociones, lo que repercute en el comportamiento social de la cría cuando ésta sea adulta y, en el caso de las hembras, en su futuro comportamiento maternal. En este sentido, creemos que el despliegue de un estilo maternal en particular posiblemente sea el producto de una retroalimentación positiva entre la hembra y su cría, del monitoreo que cada miembro de la díada hace del otro, en función de las características propias de cada hembra y cría individual, y del contexto social y ecológico en el cual se establezca el vínculo materno-filial.

Estos resultados apoyan la hipótesis de que la tercera cualidad del estilo maternal en primates no-humanos estaría más vinculada a cómo la hembra permite el amamantamiento, por lo que sería adecuado definirla como *calidez maternal* y no *actividad infantil* al menos para *Papio hamadryas* en cautiverio. Los estados espaciales demostraron ser útiles para estudiar estilos maternos en babuinos cautivos.

6. CONCLUSIONES

- La distancia entre madre y cría aumenta con el tiempo, y la ocurrencia de los estados espaciales que impliquen contacto disminuye lo largo del mismo.
- Las hembras muestran diferencias en la forma en la que permiten el amamantamiento, y su desarrollo; pero no se pudieron evidenciar diferencias en la evolución de la distancia madre-cría.
- Podría balancearse el despliegue de un estilo maternal menos cálido con uno a su vez más restrictivo, y así mantener a la cría más próxima.
- Sería adecuado definir como *calidez* a la tercera cualidad del estilo maternal, al menos para babuinos hamadríades (*Papio hamadryas*) en cautiverio.
- La técnica de muestreo instantáneo (point-sampling) es útil para estudiar estilos maternos en babuinos cautivos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Altmann, J. 1978. Infant Independence in Yellow Baboons. En: *The Development of Behavior*. Burghardt, G. M. & Bekoff, M. (Eds.) Garland STPM Press, N.Y. 253-277.

Altmann, J. 1980. Baboon Mothers and Infants. Cambridge. Harvard University Press. 237pp.

Bardi, M., Shimizu, K., Fujita, S., Borgognini-Tarli, S. and Huffmann, M.A. 2001. Hormonal Correlates of Maternal Style in Captive Macaques (*Macaca fuscata* and *M. mulatta*). *International Journal of Primatology*. 22(4): 647-662.

Bateson, P. 1994. The Dynamics of Parent-Offspring Relationships in Mammals. *TREE*. 9 (10): 399-403.

Bowlby, J. 1969. Attachment and Lost: Vol. 1. Attachment. London: Hogarth Press. 401pp.

Carranza, J. 1994. Sistemas de apareamiento y Selección sexual. En: Carranza, J. (Ed), Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento. Universidad de Extremadura. Servicio de Publicaciones. 590pp.

Colmenares, F. 1990. Greeting Behaviour in Male Baboons I: Communication, Reciprocity and Symmetry. *Behaviour*. 113: 81-116.

Colmenares, F. 1992. Clans and Harems in a Colony of Hamadryas and Hybrid Baboons: Male kinship, Familiarity and the Formation of Brother-teams. *Behaviour*. 121: 61-94.

Colmenares, F.; Lozano, M & Torres, P. 1994. Harem Social Structure in a Multiharem Colony of Baboons (*Papio spp.*): A Test of the Hypothesis of the “start-shaped” Sociogram. En J. Roeder, B. Thierry, J. Anderson and N. Herrenschmidt (Eds.). *Current Primatology. Vol. II: Social Development, Learning and Behaviour*. Strasbourg:

Université Louis Pasteur. 93-101.

Corte, S. 2007. Comportamiento Materno-filial en el Babuino de Desierto *Papio hamadryas* (Primates, Cercopithecidae): Estudio de un Grupo en Cautiverio. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Zoología, Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA).

Corte, S. & Silveira, F. 1995. Dinámica en una Sociedad Multinivel de Primates. VII Jornadas Científicas de la Sociedad Uruguaya de Biociencias, 119. Uruguay.

Cox, J.L. 1995. Postnatal Depression in Primate Mothers: A Human Problem? En Pryce, C.R., Martin, R.D., & Skuse, D. (Eds): *Motherhood in Human and Nonhuman Primates*. Basel. Karger. 134-141.

DeVore, I. 1965. Mother-Infant Relations in Free-Ranging Baboons. *Readings in Animal Behavior*. Thomas E. McGill, Holt, Rinehart & Winston (Eds.). U.S.A.

Dunbar, R. 1983. Structure of Gelada Baboon Reproductive Units, 3: The Male's Relationship with His Females. *Animal Behavior*. 31: 565-575.

Fairbanks, L. 1996. Individual differences in Maternal Style: Causes and Consequences for mothers and offspring. En: Rosenblatt, J. & Snowdon, C. (Eds.). *Parental Care: Evolution, Mechanisms and Adaptive Significance*. Vol. 25. Academic Press. 579-611.

Gippoliti, S. & Ehardt, T. 2008. *Papio hamadryas*. En: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org>.

Gomendio, M. 1994. La Evolución del Cuidado Parental. En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres. 407-442.

Gomendio, M. 1995. Maternal Styles in Old World Primates: Their Adaptive Significance. En Pryce, C.R., Martin, R.D., & Skuse, D. (Eds): *Motherhood in Human and Nonhuman Primates*. Basel. Karger. 59-68.

Gray, J. P. 1985. Parental Investment Theory. En: *Primate Sociobiology*. Hraf Press, Connecticut. 141-192

Gross, M. 2005. The Evolution of Parental Care. *The Quaterly Rewiew of Biology*. 80: 37-45.

Halpérin, D.S. 1995. Risk Factors for Child Abuse and Neglect in Human Parents. A Review of the Literature and a Single Institution Experience. En Pryce, C.R., Martin, R.D., & Skuse, D. (Eds): *Motherhood in Human and Nonhuman Primates*. Basel. Karger. 125-133.

Harlow, H. F. 1953. Mice, Monkeys, Men, and Motives. *Psychological Review*. 60: 23-35.

Hernández-Lloreda, M.V. & Colmenares, F. 2005. Mother-Infant Relationships in Baboons (*Papio hamadryas*): Predictors of Differences and Discontinuities in Developmental Pathways. *Journal of Comparative Psychology*. 119(3): 311-324.

Hinde, R. & Spencer-Booth, Y. 1971. Towards Understanding Individual Differences in Rhesus Mother-Infant Interaction. *Animal Behavior*. (19): 165-173.

Jolly, C. 1993. Species, Subspecies, and Baboon systematics. En: Kimbel, W. Martin, L. (Eds.). *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*. New York: Plenum Publishing. 67-107.

Keverne, E.B. 1995. Neurochemical Changes Accompanying the Reproductive Proces: Their Significance for Maternal Care in Primates and Other Mammals. En Pryce, C.R., Martin, R.D., & Skuse, D. (Eds.): *Motherhood in Human and Nonhuman Primates*. Basel. Karger. 69-77.

Kummer, H. 1968. Social Organization of Hamadryas Baboons. A Field Study. Basel Karger.

Kummer, H. 1984. From Laboratory to Desert and Back: A Social System of Hamadryas Baboons. *Animal Behavior*. 32: 965-971.

Lehner, P. N. 1979. Handbook of Ethological Methods. Garland STPM Press. 395pp.

Lycett, J. E., Henzi, S.P. and Barrett, L. 1998. Maternal Investment in Mountain Baboons and The Hypothesis of Reduced Care. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42: 49-56.

Mc Neally, A.S. 1997. Lactation and Fertility. *Journal of Mammary Gland Biology and Neoplasia*. 2 (3): 291-298.

Maestripieri, D. 1994a. Mother-Infant Relationships in Three Species of Macaques (*Macaca mulata*, *M. Nemestrina* and *M. arctoides*). I. Development of the Mother-Infant Relationship in the First Three Months. *Behavior*. 131: 75-113.

Maestripieri, D. 1994b. Mother-Infant Relationships in Three Species of Macaques (*Macaca mulata*, *M. Nemestrina* and *M. arctoides*). II. The Social Environment. *Behavior*. 131: 97-113.

Maestripieri, D. & Ross, S.R. 2004. Sex Differences in Play Among Western Lowland Gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) Infants: Implications for Adult Behavior and Social Structure. *American Journal of Physical Anthropology*. 123:52-61.

Maestripieri, D. 2008. Neuroendocrine Mechanisms Underlying the Intergenerational Transmission of Maternal Behavior and Infant Abuse in Rhesus Macaques. En Pfaff, D.; Kordon, C.; Chanson, P. & Christen, Y. (Eds.): *Hormones and Social Behaviour: Research and Perspectives in Endocrine Interactions*. Springer Berlin Heidelberg. 121-130.

Maestripieri, D., Hoffman, C.L., Anderson, G.M., Carter, C.S. and Higley, J.D. 2009. Mother-infant Interactions in Free-Ranging Rhesus Macaques: Relationships Between Physiological and Behavioral Variables. *Physiology & Behavior*. 96: 613-619.

Martin, R.D. 1995: Phylogenetic Aspects of Primate Reproduction: The Context of Advanced Maternal Care. En Pryce, C.R., Martin, R.D., & Skuse, D. (Eds): *Motherhood in Human and Nonhuman Primates*. Basel. Karger. 16-26.

Martin, P. & Bateson, P. 1986. *La Medición del Comportamiento*. Madrid: Alianza Editorial.

Martínez-González, M.A., Sanchez-Villegas, A., Toledo, E. 2006. Probabilidad: Distribuciones de probabilidad. En: *Bioestadística Amigable*. Martínez-González, M.A.; Sanchez-Villegas, A. & Faulín, F.J. (Eds.). España. 79-154.

Millar, L. 2006. Effects of Mother and Infant Characteristics on Parenting Style, Relationship Quality, and the Social Development of Infant Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas*). Dissertation towards the degree of Master of Science by advanced study in Animal Behaviour. University of Exeter. England.

Nash, L. 1978. The Development of the Mother-Infant Relationship in Wild Baboons. *Animal Behavior*. 26: 746-789.

Silveira, F.; Corte, S. & Duarte, G. 2001. Relaciones y Estructura Social en un grupo de Babuinos (*Papio hamadryas*) en Cautiverio. *Revista de Etología*. 3: 95-104.

Silveira, F.; Gottlieb, S.; Hegedüs, N.; Silva, C. & Corte, S. 1992. Estudios Ecoetológicos en una Población de Primates en Cautiverio, *Papio hamadryas*. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 2ª época. 7: 86.

Schino, G., D'Amato, F.R., & Troisi, A. 1995. Mother-infant Relationships in Japanese macaques: Source of Interindividual Variation. *Animal Behavior*. 49:151-158.

Stammbach, E. 1987. Desert, Forest, and Mountain Baboons: Multilevel Societies. En: Smuts, B. Cheney, D. Seyfarth, R. Wrangham, R. Struhsaker, T. (Eds.) *Primate Societies*. The University of Chicago Press. 112-120.

StatSoft, Inc. 2011. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, U.S.A.
<http://www.statsoft.com/textbook/>.

Suomi, S. J. 2005. Mother-Infant Attachment, Peer Relationships, and the Development of Social Networks in Rhesus Monkeys. *Human Development*. 48: 67-79.

Trivers, R. L. 1974. Parent-Offspring Conflict. *Amer. Zool.* 14: 249-264.

ANEXO I. Etograma de *Papio hamadryas* según Corte (2007). Se incluyen únicamente los comportamientos asociados a los estados espaciales registrados en la colonia del Zoo Parque Lecocq.

Comportamiento	Descripción
CV <i>Contacto ventral</i>	La cría tiene el pecho y el vientre en contacto con la región ventral de su madre.
CnoV <i>Contacto no Ventral</i>	Incluye cualquier tipo de contacto que no sea ventral, p. ej. <i>apoyarse abrazar, estar encima de</i> . Excluye toda forma de <i>transporte y tocar</i> .
T <i>Transporte</i>	Cualquier forma de transporte que no sea TV ni TD.
TD <i>Transporte dorsal</i>	La cría transportada va “cabalgando” sentada o en contacto ventro-dorsal sobre la madre.
TV <i>Transporte ventral</i>	La cría es sostenida por la madre, que puede estar en movimiento o no, mientras ambos están en <i>contacto ventral</i> .
t <i>tocar</i>	Hacer contacto con la palma de las manos ó pies.
g <i>grooming</i>	Acción por parte de la hembra de remover el pelo de la cría utilizando manos y boca.

ANEXO II. Frecuencias de aparición (media±DS) de todos los estados espaciales registrados en díadas de *Papio hamadryas* (n=9) del Zoo Parque Lecocq.

Estado espacial	Mes		
	1	2	3
CV	6,55±3,09	2,88±1,90	2,77±2,81
CVa	1,44±1,94	0,77±1,09	0,55±1,13
CVp	3,88±2,62	2,00±1,41	1,11±1,66
CVap	13,11±6,31	9,22±5,49	5,22±4,43
CVg	0,11±0,33	0	0
CnoV	7,00±5,26	8,44±3,53	9,11±4,20
A1	2,77±1,56	5,44±2,24	8,55±4,39
A2	0,22±0,44	1,22±1,20	4,22±3,45
A3	0,11±0,33	1,00±1,32	3,33±3,00
A+3	0	0,88±1,36	2,44±2,74