

El análisis etológico del comportamiento: un ejemplo aplicado al estudio de primates*

Fernando Peláez del Hierro

Departamento de Psicobiología, U.A.M.

INTRODUCCION

Cualquier estudio del comportamiento, desde una perspectiva etológica, requiere de una base descriptiva sólida. Es necesario identificar la conducta y clasificarla junto a otros comportamientos con los que comparte factores causales o con los que posea una consecuencia adaptativa común.

En el conjunto de nuestras investigaciones del comportamiento social de primates, nos hemos encontrado con pautas de conducta que necesitaban de esta descripción y clasificación. En muchas ocasiones, dada la enorme cantidad de bibliografía existente, tanto la descripción como la clasificación han sido hechas de forma satisfactoria en estudios previos. Sin embargo, debido a la versatilidad del comportamiento (máxime en primates), no se puede contar nunca con que el etograma de una especie se encuentre definitivamente ultimado.

La existencia de unos comportamientos complejos, cuya aparición dentro del repertorio de conducta de los machos de babui-

nos estudiados (*Papio spp.*) era infrecuente y altamente contextual, nos llevó a la necesidad de reproducir el análisis etológico desde sus comienzos. Manejando un conjunto de patrones motores sencillos que configuraban unas pautas de conducta más complejas, hemos llegado a definir una categoría de comportamiento que denominamos «Movimientos de saludo» (Peláez, 1982a y b). El estudio de los movimientos de saludo no ha sido nunca un fin en sí mismo; pero ha servido para ampliar el etograma del género *Papio* (babuinos) y para demostrar la importancia que algunos comportamientos tienen como reguladores sociales (Peláez, 1982a y b, 1983, 1984 y Peláez *et al.*, en prensa).

Estudio de los movimientos de saludo

Cuando hablamos de «Movimientos de saludo» nos estamos refiriendo a un conjunto de pautas de conducta que hemos categorizado como tales. Debido a que care-

* Este artículo forma parte de un estudio más amplio que fue subvencionado por el Dpto. de Obras Sociales de La Caja de Ahorros y Monte de Piedad de Madrid. Desde aquí queremos manifestar nuestro agradecimiento.

ceмос de la información necesaria en torno a los factores causales que pudieran compartir con otras conductas y/o de las consecuencias adaptativas comunes a las que sirven, o de la naturaleza de los cambios ocurridos durante su evolución y desarrollo (Hinde, 1970), el nombre no corresponde al de una categoría de conducta en un sentido estricto. A pesar de que se han hecho algunas referencias funcionales, no ha habido ningún acuerdo que permitiera la categorización satisfactoria de este conjunto de conductas.

Algunos autores han dado distintos nombres a categorías obtenidas a partir de conductas más o menos parecidas: «respuestas de saludo» (Bernstein, 1967), «conductas de notificación» (Kummer, 1968), «ceremonias de saludo» (Anthoney, 1975), «saludo» (Anthoney, 1968; Altmann y Altmann, 1970; Nishida, 1970), «conductas de saludo» (Hall, 1962), «conductas de apaciguamiento-dominación» (Sugawara, 1979) y «movimientos de saludo» (Peláez, 1982a y b). En otras ocasiones, algunos autores se han referido a algunas pautas consideradas como saludos sin hacer referencia a la categoría: lipeo (DeVore, 1962; Andrew, 1963; Blurton Jones y Trollope, 1968; Rowell, 1966 y 1967; Van Hooff, 1962; etc.), palpación de grupa (DeVore, 1962; Hall y DeVore, 1965), presentación (Rowell, 1966; Bernstein y Sharpe, 1966; Jay, 1975; Kuroda, 1980; etc.), monta (Itani, 1954; Marler, 1965; Massey, 1977; Kuroda, 1980; Richards, 1974; etc.), hocico a hocico (Hall, 1962; Blurton Jones y Trollope, 1968), tirón de pene (Rowell, 1966 y 1967; DeVore, 1962; Ransom y Rowell, 1972; etc.). Por otra parte, se han considerado saludos o conductas asociadas a ellos, desde distintos puntos de vista, a conducta tales como abrazo (Goodall, 1965 y 1968; De Waal y Roosmalen, 1979; Anthoney, 1968 y 1975), beso (Hall, 1962; De Waal y Roosmalen, 1979; Van Hooff, 1973), espulgamiento (Hall, 1962; Anthoney, 1968 y 1975; Kuroda, 1980; etc.).

El conjunto de estas conductas o algunas de ellas, clasificadas como movimientos de saludo o no, aparecen descritas en varios grupos de primates: DeVore (1962), Hall

(1962), Hall y DeVore (1965), Anthoney (1968 y 1975), Kummer (1968, 1973 y 1975), Kummer *et al.* (1974 y 1978), Saayman (1971), Ransom (1971), Ransom y Rowell (1972), Altmann y Altmann (1970), Sugawara (1979), Owens (1973) y Peláez (1982a y b) en distintas especies de babuinos. En macacos (*Macaca*), Altmann (1962); Kawamura (1967), Blurton Jones y Trollope (1968), Massey (1977), Hanby (1972). En chimpancés (*Pan*), De Waal y Roosmalen (1979), Kuroda (1980), Nishida (1970), Van Hoof (1973). También se han descrito en lemures (*Presbytis entellus*) por Jay (1965), y en humanos (*Homo sapiens*) por Wickler (1967) y Eibl-Eibesfeldt (1977a y b). Una revisión de algunos movimientos de saludo puede verse en Wickler (1967) y Peláez (1982a y b).

A lo largo de la literatura se ha hecho referencia a este conjunto de pautas, haciendo hincapié en distintos aspectos de las mismas. Se ha planteado su origen sexual (p. e. Zuckerman, 1932; Maslow, 1936a y 1940; DeVore, 1962; Hall, 1962; Kawamura, 1967; Anthoney, 1968; Saayman, 1971; Wickler, 1967; Kummer *et al.*, 1974; Owens, 1973; Hanby, 1972; Hinde, 1977; Eibl-Eibesfeldt, 1977a y b; Peláez, 1982a y b) y su emancipación durante las ontogenias (Maslow, 1936b; Kawamura, 1967; Anthoney, 1968; Ransom y Rowell, 1972; Hinde, 1977; Owens, 1973; Hanby, 1972), el significado (Maslow, 1936b; DeVore, 1962; Hall y DeVore, 1965; Hall, 1962; Bernstein, 1967; Altmann, 1962; Van Hooff, 1962; De Wall y Roosmalen, 1979; Kuroda, 1980; Altmann y Altmann, 1970; Kummer, 1968) y valor específico de las especies para algunas de las pautas (Kummer, 1968; Sugawara, 1979; Peláez, 1982a y b), la relación con la organización social de los grupos (Kummer, 1968; Sugawara, 1979; Peláez, 1982a y b) y más concretamente con el mantenimiento del «código social» en los mismos (Bernstein, 1967 y Peláez, 1982a y b).

El problema esencial para el estudio de los movimientos de saludo es que sin criterios que definan una categorización (aunque ésta siempre será operativa), la literatura se ha encontrado muy diversificada, sin

llegar a dibujar tan siquiera un campo de tratamiento que clarificase unas conductas complejas y de gran importancia social. Prueba de esta importancia resulta el gran número de analogías, siempre consideradas con precaución, encontradas para la especie humana (p. e. Kummer, 1968; Wickler, 1967 e Eibl-Eibesfeldt, 1977a y b). Quizá la dificultad que puede encontrarse para establecer esta clasificación provenga de la propia complejidad de las conductas, al tener éstas distintas funciones en los diferentes contextos sociales: la presentación puede servir como un saludo o gesto de reafirmación para un animal de bajo rango por parte de uno con rango más alto, como un elemento de conducta sexual, como una invitación a distintas actividades o como un gesto de sumisión (Ransom, 1971).

Teniendo en cuenta el enorme grado de distorsión que sufren los rituales a lo largo de la filogenia y durante su asentamiento en las ontogenias (Lorenz, 1978) y dado que existe una versatilidad considerable en la expresividad social de los individuos de un grupo, puede ocurrir que las comparaciones con conductas y ceremoniales de otras especies resulten inadecuadas (Hall, 1962). Algunas señales nuevas comienzan su evolución a partir de otras señales que poseían una función distinta y a las que el animal respondía de una forma definida. Estas respuestas pueden llegar a cambiar si el estímulo que las produce, aun siendo el mismo, se emite en situaciones o contextos nuevos. Un caso muy concreto podría ser el de los movimientos de saludo. Algunos gestos y displays, considerados generalmente como sexuales, se han emancipado y unido a motivaciones no sexuales, con la función de mantener o establecer las relaciones entre los individuos del grupo social. O como se ha llegado a plantear en el hombre, en el que las tendencias sexuales no dependen estrechamente de las fluctuaciones y cambios fisiológicos, el atractivo de los sexos puede estar determinado por factores emancipados de las relaciones sexuales mismas y caer en un ámbito sociosexual definido mediante otras formas de comunicación (Wickler, 1967) que también pueden explicar la estructura social de los grupos humanos.

Peláez (1982a y b) propuso una definición de los movimientos de saludo con la intención de clarificar el tema y asentar una base para futuras discusiones y estudios: «... los movimientos de saludo son conductas ritualizadas entre dos individuos y caracterizadas, de una forma general, por una aproximación, un intercambio de señales cohesivas y una posterior separación. Estos movimientos sirven para comunicar el ánimo de cada participante, como un sistema de control de la agresividad en orden a mantener el "código social"» (págs. 236-239). Los movimientos de saludo que se consideraron en estos estudios fueron las pautas denominadas: «lipeo aislado», «saludo en círculo», «saludo en semicírculo», «saludo cara a cara», «saludo con presentación de grupa», «saludo de monta» y «saludo con tirón de pene» (Peláez, 1982b).

Independientemente de que los movimientos de saludo hayan sido considerados como tales en la literatura anterior o que en esa misma literatura se tuviesen en cuenta otras pautas distintas de las mencionadas anteriormente, a continuación se revisarán exclusivamente aquellos que se ajustan a la definición propuesta por Peláez (1982b).

Lipeo (Lip-smackin)

El lipeo no es una conducta que se produce exclusivamente como un movimiento de salutación. A lo largo de la bibliografía se ha descrito antes y durante las sesiones de espulgamiento (DeVore, 1962; Hall y DeVore, 1965; Van Hooff, 1962), durante la monta sexual (Zuckerman, 1932; Wickler, 1967) y durante la ejecución de casi todos los saludos considerados (Van Hooff, 1962; Hall y DeVore, 1965; Peláez, 1982b). Sin embargo, el lipeo puede ser por sí mismo un movimiento de salutación cuando se produce aisladamente («isolated lip-smacking» en Peláez, 1982b).

El origen y desarrollo de esta pauta motora se ha considerado desde distintos puntos de vista. Para Anthony (1968), el lipeo es un patrón motor derivado del reflejo repetido de succión sobre el pezón de la

madre durante el amamantamiento. Esta idea surge como consecuencia de la semejanza encontrada entre los sonidos que se emiten durante la succión y los producidos al lipear el animal, aunque en el primer caso la frecuencia de los mismos sea más lenta. Durante las primeras semanas de vida, con frecuencia, algunas hembras cercanas al grupo social del joven lipean mientras espulgan a la madre de éste. Posteriormente, las hembras pasan a lipear al joven al tiempo que se agachan en dirección a sus genitales. Ante esta actividad el joven responde con una erección del pene, de forma que «según maduran los infantes, el patrón motor que aparecía como de amamantamiento se convierte durante el desarrollo en un patrón de salud y conducta sexual» (Anthony, 1968, pág. 362).

Otro posible origen ha sido apuntado por Andrew (1963) al considerar al lipeo como derivado de las presiones sucesivas ejercidas entre los labios para sujetar las partículas removidas durante el espulgamiento. Esta presión se iría combinando con cambios sucesivos en la abertura de los labios y con el golpear de la lengua contra la cavidad formada. El origen del lipeo y del beso podría derivarse, asimismo, de actividades alimentarias como el traspaso de comida desde la boca de la madre a la del hijo (Wickler, 1967); resultando en definitiva patrones de conducta de cuidado parental que, entre adultos, se convierten en pautas apaciguadoras.

Se ha aceptado generalmente el significado cohesivo del lipeo (Rowell, 1966). DeVore (1962) lo consideraba como un gesto apaciguador o neutral que aparecería en situaciones potencialmente agresivas, como la aproximación directa, contacto físico, etc. (véase también Rowell, 1967), de forma que en los casos de mayor tensión el lipeo se produciría de una manera más vigorosa y prolongada (véase también Hall y DeVore, 1965).

El lipeo se intercambia normalmente entre individuos que poseen relaciones establecidas (Van Hooff, 1962), manifestándose más claramente tres períodos de separación (como saludo). Esta conducta estaría motivada por una atracción social que pro-

movería una actitud positiva de acercamiento entre los individuos, más fuerte que la tendencia a huir (Van Hooff, 1976). En este sentido resultan clarificadores los estudios experimentales de Blurton Jones y Trollope (1968), con *Macaca arctoides*, en los que observaron cómo un macho lipeaba a una proyección de una diapositiva de sí mismo en posición amenazadora.

Se ha estudiado la relación entre lipeo y dominancia como criterio para llegar a establecer ésta. Rowell (1966) encontró que los animales dominantes solían lipear a los subordinados, de forma que la frecuencia de lipeo correlacionaba con el rango aparente de dominancia establecido mediante otros criterios. Sin embargo no encontró correlación de este rango con la frecuencia de lipeos recibidos. El lipeo podría interpretarse como una pauta de apaciguamiento utilizada para asegurar a otros animales, de mayor o menor rango, las intenciones amistosas del individuo que lo realiza. Los machos lipeaban más a las hembras que al revés (Rowell, 1967) y los machos adultos, más agresivos entre sí, se lipeaban en raras ocasiones (Saayman, 1971). Kummer *et al.* (1974) llegaron a una conclusión parecida al afirmar que el lipeo resultaba el indicador más real de una motivación social positiva, sin componentes agresivos de huida. Esta afirmación se encontraba basada en algunos experimentos en los que se crearon artificialmente relaciones triádicas entre dos machos y una hembra de la especie *Papio hamadryas*. El macho «poseedor» de la hembra era el único que lipeaba al «rival», independientemente de cualquier posición jerárquica previamente establecida entre ambos. Según Kummer y sus colaboradores, la dirección del lipeo era independiente de las relaciones de dominancia (véase el apartado de «presentación de grupa» en relación con este experimento).

Aunque como se ha visto, el lipeo puede aparecer en diversas situaciones sociales, antes y/o durante todos los movimientos de salud descritos y como un saludo en sí mismo, en nuestros estudios sólo hemos considerado el último caso, es decir, cuando el lipeo aparece aislado. Si bien en una interacción puede darse el intercambio de la

misma conducta entre ambos participantes (interacción simétrica), el lipeo como saludo no se encuentra combinado con ningún otro movimiento de salutación. De esta forma el saludo de lipeo se estudia en función de un único patrón motor que resulta ser la conducta misma (Peláez, 1982b).

Presentación de grupa

«Presentación de grupa» ha sido una de las interacciones sociales que más han aparecido en la literatura relacionada con los saludos y por tanto de la que tenemos un mayor número de referencias. No siempre se ha considerado como una pauta de salutación, aunque en muchos de los contextos en los que se ha definido haya aparecido como tal.

Se ha aceptado generalmente el origen sexual de esta conducta, dado el extraordinario parecido entre la presentación sexual como invitación a la cópula y la presentación social en contextos no sexuales. De hecho, algunos autores no han diferenciado ambos tipos de presentación por la dificultad de distinguirlos (Saayman, 1971; véase también Ransom, 1971). Este origen sexual de la presentación ha dado pie a interpretaciones curiosas en los primeros estudios primatológicos (para una visión más detallada de estas interpretaciones puede verse el apartado referido a «monta»).

En la mayoría de los primates del Viejo Mundo, los cuartos traseros poseen formas y coloraciones muy especiales que pudieran haber evolucionado con una función de señal. Este hecho parece patente entre todos los babuinos y sobre todo en los hamadriades, en los que los parches traseros son visibles incluso por los lados (Nagel, 1973). Así, la presentación puede haber derivado primariamente de una función sexual: los cuartos traseros de los machos parecen imitar la piel sexual de las hembras para que el valor de su presentación sea tan efectivo como el de éstas. Según Wickler (1967) aquí habría que encontrar la razón por la que la presentación de grupa se encuentre tan extendida entre los primates, incluyendo a aquellos cuyas hembras carecen de hinchazón sexual.

La presentación (y también la monta) son funcionales en el contexto sexual. Durante la presentación se muestran los genitales diseminando las feromonas y durante la monta, obviamente, se lleva a cabo el apareamiento. A tenor de esta relación podría pensarse que la presentación y la monta se hubieran formado juntas a lo largo de la filogenia y, por supuesto, con una función reproductiva (Hinde, 1977). Sin embargo, el hecho de que en muchas especies ambas conductas posean una función claramente diferenciada de la reproductiva, hace pensar que pudieran tener distintos orígenes evolutivos y que las analogías hechas entre la presentación sexual y la presentación social se hayan inferido por la observación de simples semejanzas de forma (Hanby, 1972).

Para Ransom y Rowell (1972) la presentación era ilustrativa de una conducta que ontogénicamente derivaba a una conducta especializada de saludo, al menos en babuinos: a los cinco o seis meses de edad los infantes comienzan las secuencias de «ascensión-inspección» por sí mismos, aproximándose a animales mayores que ellos, dando vueltas alrededor y caminando retrasados en los órdenes de marcha. A través de estos comportamientos tan activos, las grupos de los jóvenes llegan al nivel de las cabezas de los otros miembros del grupo. Este patrón de conducta se iría abreviando y ritualizando de forma que a la edad de doce a quince meses los jóvenes se presentan en un contexto *emancipado* del anterior.

Otros autores han visto el desarrollo de la presentación exclusivamente ligado a la conducta sexual, en la que la presentación y la monta van surgiendo gradualmente. Estas pautas sexuales aparecían casi completas a la edad de diez-trece meses en los babuinos (Owens, 1973) y todos los elementos copulatorios se desarrollaban al tiempo que iban formando parte de contextos agresivos o de juego. Los cambios que van ocurriendo con la edad no contribuyen exclusivamente al desarrollo de la pauta funcional de la cópula, como si entendiésemos que ésta surge a partir de la reordenación y ajuste de unos patrones aislados o mal orientados. En realidad lo que aparece es el resul-

tado de una diferenciación progresiva de dos conjuntos de pautas de conducta: la conducta sexual con función reproductora y algunas formas de conducta estrictamente sociales que se producen también entre miembros del mismo sexo (Hanby, 1972). No obstante puede haber un origen común: la postura de cabalgamiento sobre la madre puede ser el origen tanto de la presentación como de la monta sexuales y de otros tipos de monta y presentación meramente sociales (Anthony, 1968; Hanby, 1972; Owens, 1973).

Aparte del origen evolutivo y de su diferenciación a lo largo de la ontogenia, la presentación se ha considerado, al igual que otros movimientos de saludo, como un elemento importante en las dinámicas sociales de los grupos. «Hay poca duda de que los saludos sirvan, en parte, para mantener la cohesión del grupo, aunque su relación con la dominación individual y agresividad probablemente sea muy compleja...» (Hall, 1962, pág. 130). Estas dos relaciones han sido las más manejadas en toda la literatura sobre saludos y más concretamente en el caso de la presentación. A pesar de ello, los resultados no han esclarecido, ni mucho menos, el auténtico significado social de la presentación y como veremos existen numerosas contradicciones.

La presentación se ha considerado como una pauta de conducta amistosa (Rowell, 1966), significando apaciguamiento por parte del animal sumiso y atendiendo a las diferencias de sexo, edad o estatus social (Saayman, 1971). Al igual que otros rituales se producía cuando en el encuentro entre dos individuos aparecía una clara incertidumbre ante la posibilidad de una amenaza o ataque potencial (Hall, 1962) y era el resultado de un conflicto entre las tendencias de permanecer y huir (Blurton Jones y Trollope, 1968; Altmann, 1962; Van Hooff, 1962). Las interacciones agonísticas suelen ir seguidas de otras interacciones amistosas (Anthony, 1975; Seyfarth, 1976; De Waal y Roosmalen, 1979; Peláez, 1982b), ya que parece evidente que a pesar de su significado adaptativo, la agresión intraespecífica tiende a dispersar a los individuos y a dislocar los grupos sociales (p. e. Wilson, 1980; Peláez *et al.*, en prensa, a). Según esto, pa-

rece haber una clara relación entre la agresividad intraespecífica y la necesidad de amortiguarla. Algunos comportamientos evolucionan paralelamente (Krummer *et al.*, 1974), evitando que las consecuencias mal adaptativas de alguno de ellos se tradujesen en una dispersión del grupo.

La presentación tiene elementos motivacionales de sumisión o conciliación por parte del animal que se presenta, como una estrategia de «cut-off» (Chance, 1962) que reduce la tensión entre los miembros del grupo social (Jay, 1965). En este sentido, la función de la presentación dependería en gran medida de la flexibilidad de la organización social y de la tolerancia mutua entre los miembros del grupo, ya que ambos parámetros repercuten directamente en el grado de tensión en el seno del mismo.

Esta asunción entronca directamente con la idea de una estrecha relación existente entre la presentación y la dominancia social (véanse otros apartados y Peláez *et al.*, en prensa b). Durante la presentación, por su analogía con la presentación sexual, el animal dominante toma siempre «el papel de macho», mientras el subordinado «adquiere el de hembra» (sobre esta interpretación puede verse Maslow, 1936b y 1940; Zuckerman, 1932; Wickler, 1967). Los subordinados se presentaban generalmente a los dominantes, de forma que recibir presentación de grupa correlacionaba con el rango aparente, mientras que presentarse no lo hacía (Rowell, 1966; Seyfarth, 1976); los individuos de alto rango se presentaban menos (Seyfarth, 1976) que los de rango inferior (Sugawara, 1979; Anthony, 1975). La presentación se consideraba como un índice de dominancia social (Jay, 1965), posiblemente de los mejores (Hall y DeVore, 1965), aunque en muchos casos no se hiciese referencia a la dirección de las interacciones y a algunas excepciones a las mismas. Lo que sí parecía evidente era que la presentación no resultaba ser una conducta que apareciese al azar entre todos los miembros del grupo, sino que se daban «preferencias» en el momento de la ejecución y en cuanto a las respuestas obtenidas (Hall y DeVore, 1965; Bernstein y Sharpe, 1966; Bernstein, 1967; Saayman, 1971; Peláez, 1982b).

A pesar de todo este conjunto de datos han aparecido otros resultados que contradicen la idea de una relación directa entre presentación y dominancia. Bernstein y Sharpe (1966) observaron presentaciones (y montas) mutuas entre algunos machos, coincidiendo con períodos de una mayor frecuencia de agresiones severas dentro de las mismas diadas que se presentaban mutuamente. La presentación de machos adultos hacia jóvenes era también muy frecuente en determinados contextos (Blurton Jones y Trollope, 1968; Kummer, 1968; Peláez, 1982a) y podía considerarse que, en ocasiones, la presentación de un animal de alto rango podría ser una conducta de reafirmación para el de rango más bajo (Altmann, 1962; Van Hooff, 1962) o una conducta afirmativa en general, independiente de los rangos relativos de los individuos participantes (Lawick-Goodall, 1968; Kuroda, 1980).

Entre los babuinos geladas (*Theropithecus gelada*), después de un conflicto abierto el ganador lipeaba y se presentaba al perdedor. La función de la presentación no sería mostrar la superioridad, sino el establecer o restablecer una relación positiva después de alguna confrontación causada por la dislocación de rangos o «posesiones» (Kummer *et al.*, 1974). Este hecho estaría relacionado con la observación de algunas presentaciones por parte de un individuo hacia el resto de los miembros del grupo, antes de ser separado en una situación experimental (Blurton Jones y Trollope, 1968).

Para Kummer (1968), la presentación de los cuartos traseros formaba parte de un conjunto de conducta perteneciente a una categoría más amplia que denominó «conductas de notificación». A partir de sus observaciones de campo de babuinos hama-driade (*P. hamadryas*), Kummer hizo las aproximaciones más sistemáticas, aunque indirectas, respecto a los movimientos de salutación. Kummer y sus colaboradores diseñaron un conjunto de experimentos a realizar tras haber observado a los mismos sujetos en su medio natural (véase Kummer, 1973 y 1975; Kummer *et al.*, 1974 y 1978). En libertad se encontraba que durante los

movimientos de acercamiento entre los individuos, la tensión aumentaba como consecuencia de que la distancia normal (entre machos 2,5 metros) se sobrepasaba hasta llegar a una aproximación de unos pocos centímetros, momento en el que se producía la presentación (véase también Peláez, 1982b).

Entre machos la presentación no aparecía como una señal de sumisión, sino como una señal entre ambos participantes que anunciaba un próximo cambio en sus respectivas situaciones espaciales o el inicio de un viaje, de forma que el receptor podía seguir al notificador una vez iniciado el orden de progresión (Kummer, 1968).

Posteriormente, en cautividad, las conductas de notificación se relacionaban con el principio de «posesión» en un sentido amplio (hembra, alimento, objeto, etc.). El animal «poseedor» (véanse otros apartados) se presentaba frecuentemente a su «rival», el cual se inhibía por las relaciones previamente establecidas entre el poseedor y su posesión. La inhibición resultaba mayor cuanto más estrechas eran las relaciones poseedor-poseído, y más presentaciones recibía el rival. Esta inhibición no se producía cuando poseedor y rival eran desconocidos entre sí por pertenecer a distintas tropas. Sólo el poseedor se presentaba al rival y la inhibición de éste parecía independiente de las relaciones de dominancia establecidas previamente entre ambos machos (Kummer, 1973; Kummer *et al.*, 1974).

Sin embargo, resultaba que los rivales más peligrosos de un líder de harén eran sus propios seguidores, con los cuales había mantenido las relaciones más estrechas (hasta estados de espulgamiento, Kummer, 1975). Los seguidores, antes de tomar sus propias hembras, podían evaluar la relación entre los costes de la competición durante la usurpación de éstas al poseedor y los posibles beneficios reportados por la toma de dichas hembras. Parece ser que los rivales podían obtener la suficiente información para tomar la iniciativa en la usurpación a partir de dos factores: la actitud de la hembra hacia el macho poseedor, que se manifestaba en su respuesta a las conductas de

pastoreo («herding behaviour») realizadas por su macho y el número de presentaciones que el poseedor dirigía al rival. Mediante las presentaciones, el poseedor, utilizando una conducta reafirmativa, notificaba al rival la seguridad que tenía de mantener su posesión (Kummer *et al.*, 1978).

Como hemos podido ver, a lo largo de la bibliografía no aparece una noción clara del significado y función de este movimiento de salutación. Sin embargo, puede resultar chocante, dada la amplia difusión de este comportamiento en primates, el que no se hayan realizado investigaciones sistemáticas para su esclarecimiento. No obstante, las dificultades de ese estudio, al igual que para otros movimientos de saludo, hacen pensar que su valor social se encuentra precisamente en su enorme versatilidad y posibilidad de acomodación a un gran número de contextos sociales diferentes. Estas distintas situaciones deberán tratarse por separado y en su conjunto, a partir de estudios longitudinales de grupos concretos.

Monta, palpación de grupa y tirón de pene

La razón para situar juntos estos tres tipos de movimientos de saludo radica en que, unido con la presentación de los cuartos traseros, aparecen muy próximos en una cadena secuencial (por ejemplo DeVore, 1962; Richards, 1974; Peláez, 1982a y b).

Al igual que para la presentación, se ha discutido el valor sociosexual de estos tres tipos de movimientos de salutación, habiéndose llegado a considerar la monta no sexual como una conducta de «prostitución» (Maslow, 1936b y Zuckerman, 1932). Kempf (1917, cit. en Maslow, 1936b) utilizó por primera vez el término de conducta prostitutiva para describir aquellas conductas sexuales que se producían con la función de obtener «ventajas económicas» como alimento o inmunidad en el ataque, en contextos no sexuales.

La monta podía observarse en ambos sexos y a todas las edades, encontrándose asociada a la presentación durante el desarrollo, como distintos patrones motores de una

misma actividad copulatoria (Hanby, 1972; Hinde, 1977). El tirón de pene podría ser una pauta sustitutiva de la presentación entre machos (Ransom y Rowell, 1972) que empieza a desarrollarse en estadios tempranos de sus ontogenias (véase Anthoney, 1968). También para Anthoney (1968), la monta pudiera tener un origen común con el abrazo y la palpación de grupa, ambos derivados del reflejo de agarrarse al pelo de la madre durante el transporte. La monta, el abrazo y la palpación de grupa serían en esencia los mismos patrones motores: los jóvenes comienzan pronto a responder a la presentación de las hembras adultas, subiéndose a ellas y haciendo intromisiones con movimientos pelvianos. Posteriormente se iría produciendo una disociación entre la pauta copulatoria y lo que serán los movimientos de salutación (véase el apartado de presentación y Hanby, 1972; Owens, 1973). Kummer (1968), observando machos jóvenes de babuinos hamadríade, describió algunas montas que se producían al tiempo que los individuos se agarraban y amenazaban a los observadores. Este hecho reforzaba la posibilidad, como ya se apuntaba anteriormente, de un origen común para ambos comportamientos.

La monta y la palpación de grupa pueden producirse como actividades conciliatorias, posteriores a una confrontación entre machos (Kummer, 1968; Kuroda, 1980; Peláez, 1982a y b; Peláez *et al.*, en prensa a). Richards (1974), por el contrario, opinaba que tanto una como otra no se producirían tras una agresión abierta, sino en situaciones de tensión para distraer el ataque (véase también Kawamura, 1976 y Peláez *et al.*, en prensa a, desde el punto de vista de la prevención de la pérdida de intimidad relativa).

La visión de los cuartos traseros o de los flancos reduciría la emisión de señales agnósticas que pudieran elicitar una respuesta agresiva (Hinde, 1966), aunque el tirón de pene pareciese provocar caza o lucha más que la evitación o reducción de la tensión (DeVore, 1962). Para Marler (1965), el agresor potencial sería el dador más que el receptor de los estímulos táctiles evocados por la invitación a montar del oponente. El

agresor poseería un feed-back táctil asociado con la monta que le distraería de la agresión abierta, aunque no existiese intrusión. En el caso del receptor, la respuesta evocada por la monta dependería de su sexo y de su estado fisiológico.

La monta, palpación de grupa y tirón de pene se han asociado también a la dominancia social. Una de las características del animal dominante consiste en provocar respuestas de «prostitución» (véanse páginas anteriores de este mismo apartado) en los animales subordinados (Zuckerman, 1932). Tan sólo durante cortos períodos de juego entre jóvenes, las relaciones de dominancia se suprimían temporalmente y los subordinados podían montar a los más dominantes. «Cuando se producían estos tipos de supresiones, parecía como una orgía sexual de grupo en la que todos se presentaban frecuente e indiscriminadamente a cualquier otro animal cercano. Posteriormente había montas meramente nominales que ocurrían durante breves segundos y en las que se producía una inversión de los roles que continuaba durante el juego...» (Maslow, 1936b, pág. 271). Así, «... la homosexualidad (en hamadriades) es una expresión de la dominancia. Podríamos esperar encontrar más homosexualidad donde existe mayor dominancia. Por supuesto la esperamos como un producto del celibato forzado al que están sometidos los jóvenes hamadriades» (Maslow, 1940, pág. 319).

Al margen de ciertas connotaciones que aparecen en las reseñas anteriores, los estudios de A. H. Maslow hacían referencia a hechos considerados posteriormente en la literatura de forma más objetiva. La monta no sexual aparecía como una conducta de juego a partir de un origen común con la monta copulatoria, emancipándose de ésta durante la ontogenia (Hanby, 1972) y convirtiéndose en una conducta afirmativa de rango en contextos no sexuales (Kawamura, 1967). La monta se había considerado como una actividad propia de animal dominante (Hall y DeVore, 1965; Kuroda, 1980; Sugawara, 1979), pero aunque los individuos montados tuviesen rangos más bajos en una jerarquía de dominancia (Richards, 1974), el ser montado no era indicativo de

subordinación (Sugawara, 1979). Además, como ya observara Maslow, podría producirse una inversión en los roles con la consiguiente variación en la dirección de la conducta (véase Kummer, 1968) y frecuencia de montas. Hall y DeVore (1965) encontraron pocas montas cuando estudiaban grupos con, aparentemente, alta estabilidad y DeVore (1962) anotó las mayores frecuencias de aparición entre los machos que pertenecían a la jerarquía central con aquellos que se encontraban fuera de ella, deduciendo que la monta ocurría entre individuos con baja tolerancia mutua.

Kummer (1975) no encontró ninguna relación entre la monta y la jerarquía de dominancia, considerando que la monta se producía indistintamente en ambas direcciones de la escala. De nuevo, en situaciones triádicas, el macho «poseedor» podía presentarse y ser montado por el «rival» en lugar de su propia hembra, asegurándose de esta forma su posesión. Nuestros propios resultados (p. e. Peláez *et al.*, en prensa a) indican que la monta podría ser un comportamiento con la función de reafirmar los niveles de intimidad relativa entre individuos con relaciones amistosas establecidas.

La palpación de grupa entre machos es más frecuente que la monta. La diferencia esencial radica en quién lleve la iniciativa, ya que en la palpación parece ser el dominante el que se presenta para ser palpado por el subordinado. En otros casos, la presentación se realizaba con la grupa en posición muy baja (Peláez, 1982b) y nunca aparecía seguida de monta (DeVore, 1962; Hall y DeVore, 1965).

El tirón de pene fue considerado como una actividad de dominante por Rowell (1966). Sin embargo, Sugawara (1979) distinguió entre la realización de la pauta en situaciones asimétricas, en las que sí parece confirmarse una correlación con el rango de dominancia del actor, y en situaciones simétricas, en las que ambos machos la realizan mutuamente pareciendo que la dominancia estuviese ausente.

Aunque además de la presentación, la monta, palpación de grupa y tirón de pene pudieran tener orígenes comunes y aparezcan frecuentemente en una misma secuen-

cia, deben considerarse separadamente en los estudios sistemáticos de los movimientos de salutación. El hecho de que muy a menudo aparezcan separadas puede interpretarse como una falta de correlación entre los factores causales que provocan estas conductas (Hinde, 1977) o como una prueba de que los mecanismos que las producen varían en los distintos contextos sociales (Ransom, 1971).

Cara a cara

Los movimientos de saludo de cara a cara son los únicos que se han considerado al margen de un posible origen sexual. Sólo tres autores han descrito este tipo de movimientos, observados exclusivamente entre hamadriades o híbridos de esta especie con otros babuinos. En función de este hecho se han considerado como específicos de la especie *P. hamadryas* (Kummer, 1968; Sugawara, 1979; Peláez, 1982a y b). Peláez (1982a y b) describió los movimientos de saludo cara a cara («Face to face greetings») entre los machos adultos de una tropa híbrida de babuinos (*P. hamadryas* × *P. cynocephalus*). Estos movimientos parecían coincidir con la «conducta de giro» («Turning behaviour») observada por Sugawara (1979) entre hamadriades e híbridos de éstos y anubis (*P. anubis*) en libertad. A su vez Sugawara hacía mención de la semejanza entre estas conductas y la «presentación de cara» («Face presentation») descrita por Kummer (1968) entre machos hamadriades en libertad (Sugawara, 1979 y comunicación personal).

Peláez (1982b) describió otros movimientos de salutación que denominó «saludo en círculo» y «saludo en semicírculo» («Circular and Semicircular greetings») que poseían unos patrones motores semejantes al saludo cara a cara. Seguramente, Sugawara y Kummer omitieron esta diferenciación porque en libertad no les fue posible distinguir estas pautas o porque su tratamiento por separado producía dificultades de tipo metodológico.

Sugawara y Kummer habían observado estos movimientos como asimétricos, es decir, uno de los individuos se aproximaba

mientras el otro permanecía estático. En el Parque Zoológico de la Casa de Campo de Madrid, los dos únicos machos adultos que participaban en los movimientos de saludo los realizaban de una forma simétrica, con un acercamiento mutuo y una posterior separación (Peláez, 1982b). Los saludos de cara a cara se producían sólo entre los machos hamadriade e híbrido que, por otra parte, eran los únicos líderes de sus respectivos harenes. Aunque se plantearon algunas hipótesis, no se pudo establecer ninguna conclusión sobre el significado y función de esta conducta, debido sobre todo a la baja frecuencia con que se producían estos movimientos.

En la literatura sobre otras especies de primates han aparecido descripciones de acercamientos frontales asimétricos que eran denominados interacciones boca a boca («Mouth to mouth behaviours»). Esta conducta se observaba, por lo general, inmediatamente después de que el animal receptor se hubiese introducido algún alimento en la boca (Hall, 1962; Struhsaker, 1967; Blurton Jones y Trollope, 1968), por lo que llegó a pensarse en un mecanismo de trasvase de información alimentaria.

Como se ha visto a lo largo de esta revisión de los movimientos de salutación, no existe ningún conocimiento definitivo sobre el significado y función de los mismos. La única forma de llegar a esclarecer todos los puntos de vista sería el estudio parcial de cada uno de ellos para contrastar los resultados con cada una de las hipótesis aparecidas en la bibliografía. Sin embargo, nuestra idea era esencialmente la aportación de un material bibliográfico que unido a nuestra experiencia observacional permitiera dar una visión global de la forma de confeccionar, discutir y utilizar la descripción exhaustiva de unos comportamientos. Obviamente, la descripción no es, en sí misma, un fin en el estudio de la conducta; pero junto con el conocimiento de los factores causales y/o función de los comportamientos, se hace un requisito previo para cualquier consideración más amplia de las interacciones, relaciones y organización social de los grupos, así como de las dinámicas o procesos que se producen en los mismos.

Resumen

Desde una perspectiva etológica, el estudio del comportamiento requiere una base descriptiva. La descripción no es en sí misma un fin, pero sí una herramienta necesaria para llegar a conocer el significado y/o función de la conducta. Partiendo de la descripción hecha en artículos anteriores, hemos utilizado los movimientos de saludo como un ejemplo de lo que la perspectiva etológica puede aportar al conocimiento de algunos aspectos relevantes de la conducta social en primates.

Summary

From an ethological point of view, the study of behaviour requests a descriptive base. Description is not an end in itself, but a necessary tool to know meaning and/or function of behaviour. From description made in articles before, we have use greeting movements to give an example of ethological approach in order to study relevant aspects of social behaviour in primates.

Résumé

D'après une perspective éthologique l'étude du comportement demande une base descriptive. La description n'est pas de soi un fin mais un outil nécessaire pour arriver à la connaissance du signifié et/ou de la fonction de la conduite. Selon la description faite en articles antérieurs, nous avons utilisé les mouvements de salutation comme un exemple de ce que la perspective éthologique peut apporter à la connaissance de quelques aspects relevés de la conduite sociale des primates.

Referencias

- ALTMANN, S. A. (1962): A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 102: 338-435.
- y ALTMANN, J. (1970): *Baboon Ecology: African Field Research*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- ANDREW, R. J. (1963): Evolution of facial expression. *Science*, 142: 1034-1041.
- ANTHONEY, T. R. (1968): The ontogeny of greeting, grooming, and sexual motor patterns in captive baboons (Superspecies *P. cynocephalus*). *Behaviour*, 31: 358-372.
- (1975): *Evolution of Social Structure in Baboons (Papio SPP.): Detailed Analysis of Social Structure in a Captive Group of Guinea Baboons (P. Panio) and a Comparative Review and of Social Structure in all Species of the Genus*. Tesis doctoral sin publicar, Univ. de Chicago.
- BERNSTEIN, I. S. (1967): Discussion in «Agression as studied in troops of Japanese monkeys» (S. Kawamura). En Clemente C. D. y Lindsley D. B. (eds.): *Aggression and Defense: Neural Mechanisms and Social Patterns*, págs. 195-223. *Brain Function vol. 5, UCLA Forum Med. Sci. N.º 7*. Univ. of California Press, Los Angeles.
- y SHARPE, L. G. (1966): Social roles in a rhesus monkey group. *Behaviour*, 26 (1, 2): 91-104.
- BLURTON JONES, N. G. y TROLLOPE, J. (1968): Social behaviour of stump-tailed macaque in captivity. *Primates*, 9: 365-394.
- CHANCE, M. R. A. (1962): An interpretation of some agonistic postures; the role of «cut-off» act and postures. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 8: 71-89.
- DEVORE, I. (1962): *The Social Behavior and Organization of Baboons Troops*. Tesis doctoral sin publicar, Univ. de Chicago.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1977a): *El Hombre Preprogramado*. Alianza Universidad, Madrid.
- (1977b): *Amor y Odio*. Siglo XXI, Méjico.
- GOODALL, J. (1965): Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. En DeVore, I. (ed.): *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*, págs. 425-473. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- HALL, K. R. L. (1962): The sexual, agonistic and derived social behavior pattern of the wild chacma baboon, *Papio ursinus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 139: 283-327.

- y DEVORE, I. (1965): Baboon social behaviour. En DeVore, I. (ed.): *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*. págs. 53-110. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- HANBY, J. P. (1972): *The Homosexual Nature of Mounting and Related Behaviors in a Confined Troop of Japanese Macaques (Macaca fuscata)*. Tesis doctoral sin publicar, Univ. de Oregon.
- HINDE, R. A. (1966): Ritualization and social communication in rhesus monkey. *Pil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 251: 285-294.
- (1970): *Animal Behaviour: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. McGraw-Hill, New York.
- (1977): *Bases Biológicas de la Conducta Social Humana*. Siglo XXI, Méjico.
- HOOFF, J. A. R. A. M. VAN (1962): Facial expression in higher primates. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 8: 97-125.
- (1973): A structural analysis of the social behaviour of a semicaptive group of chimpanzee. En Cranach, M. von y Vine, I. (eds.): *Social Communication and Movement*. págs. 75-162. Academic Press, New York.
- (1976): The comparison of facial expression in man and higher primates. En Cranach, M. von (ed.): *Methods of Inference from Animal to Human Behaviour*. págs. 165-196. Aldine, Chicago.
- ITANI, J. (1954): Japanese monkeys at Takasakiyama. En Imanishi, K. (ed.): *Social Life of Animals in Japan*. Kobunsha, Tokyo.
- JAY, P. C. (1965): The common langur of North India. En DeVore, I. (ed.): *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*. págs. 197-249. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- KAWAMURA, S. (1967): Aggression as studied in troops of Japanese monkeys. Clemente, C. D. y Lindsley, D. B. (eds.): *Aggression and Defense*. págs. 195-223. Univ. of California Press, Los Angeles.
- KEMPF, E. J. (1917): The social and sexual behavior of infra-human primates, with some comparable facts in human behavior. *Psychoanal. Rev.*, 4: 127-154.
- KUMMER, H. (1968): *Social Organization of Hamadryas Baboons*. *Bibl. Primat. Vol. 6*. Karger, Basel.
- (1973): Dominance versus possession. An experiment on Hamadryas baboons. *Proceed 4th Int. Congr. Primat., Vol. 1: Precultural Primate Behavior*, págs. 226-231. Karger, Basel.
- (1975): Rules of dyad and group formation among captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*). En Kondo, S., Kawai, M., Ehara, A. y Kawamura, S. (eds.): *Symp. 5th Congr. Int. Primat. Soc.*, Nagoya, 1974, págs. 129-159. Japan Science Press, Tokyo.
- , ABEGGLEN, J. J., BACHMANN, CH., FALETT, J. y SIGG, H. (1978): Grooming relationships and object competition among hamadryas baboons. *Zoologisches Institut, Universität Zurich*, págs. 31-38.
- , GOTZ, W. y ANGST, W. (1974): Triadic differentiation: an inhibitory process protectin pair bonds in baboons. *Behaviour*, 49: 62-87.
- KURODA, S. (1980): Social behavior of the pygmy chimpanzees. *Primates* 21(2): 181-197.
- LAWICK-GOODALL, J. VON (1968): A preliminary report on expressive movements and communication in the Gombe Stream chimpanzees. En Jay, P. C. (ed.): *Primates: Studies in Adaptation and Variability*, págs. 313-374. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- LORENZ, K. (1978): *Sobre la Agresión, el pretendido mal*. Siglo XXI, Méjico.
- MARLER, P. (1965): Communication in monkeys and apes. En DeVore, I. (ed.): *Primate Behavior: Field Studies on Monkeys and Apes*, págs. 544-584. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- MASLOW, A. H. (1936a): The role of dominance in the social and sexual behavior of infra-human primates. IV. The determination of hierarchy in pairs and in a group. *J. Genetic Psychol.*, 49: 161-198.
- (1936b): The role of dominance in the social and sexual behavior of infra-human primates. I. Observations at the Vilas Park Zoo. *J. Genetic Psychol.* 48: 261-277.
- (1940): Dominance quality and social behavior in infra-human primates. *J. Soc. Psychol.* 2: 313-324.
- MASSEY, A. (1977): Agonistic aids and kinship in a group of Pigtail macaques. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2: 31-40.
- NAGEL, U. (1973): A comparison of Anubis baboons, Hamadryas baboons and their hybrids at a species border in Ethiopia. *Folia primatol.*, 19: 104-165.
- NISHIDA, T. (1970): Social behavior and relationship among wild chimpanzees of the Mahali mountains. *Primates*, 11: 47-87.
- OWENS, N. W. (1973): *The Development of Behaviour in Free-Living Baboons*. Tesis doctoral sin publicar, Univ. Cambridge.
- PELÁEZ, F. (1982a): Estructura social y conductas de saludo en dos especies de babuinos. *Estudios de Psicología*, 10: 34-52.
- (1982b): Greeting movements among adult males in a colony of baboons: *Papio hamadryas*, *P. cynocephalus* and their hybrids. *Primates*, 23(2): 233-244.
- (1983): *Organización Social en una Colonia de Babuinos: Jerarquía de Dominación, Movimientos de Saludo y Grupos Sociales de los Machos*. Tesis doctoral, Univ. Complutense de Madrid.
- (1984): Social group and greeting movements among males in a colony of baboons. *Xth Congr. Int. Primat. Soc.*, Nairobi.
- , BECERRA, A., IGLESIAS, J., NARANJO, J. M. y RODRÍGUEZ SANABRA, F. (en prensa a): Classification des mouvements de salutation parmi mâles d'un groupe de babouins en captivité. En Haro, A. de y Espalder, X. (eds.): *Processus d'acquisition Précoce. Les Communications*. S.F.E.C.A.
- , BECERRA, A., GAVIRA, E., IGLESIAS, J. y NARANJO, J. M. (en prensa b): Dominancia social: una perspectiva primatológica. *Estudios de Psicología*.
- RANSOM, T. W. (1971): *Ecology and Social Behavior of Baboons (Papio anubis) in the Gombe National Park*. Tesis doctoral sin publicar, Univ. de California.

- y ROWELL, T. E. (1972): Early social development of feral baboons. En Poirier, F. E. (ed.): *Primate Socialization*, págs. 105-144. Random House, New York.
- RICHARDS, S. M. (1974): The concept of dominance and methods of assessment. *Anim. Behav.*, 22: 914-930.
- ROWELL, T. E. (1966): Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Anim. Behav.*, 14: 430-443.
- (1967): A quantitative comparison of the behaviour of a wild and caged baboon group. *Anim. Behav.*, 15: 499-509.
- SAAYMAN, G. S. (1971): Behaviour of the adult males in a troop of free-ranging chacma baboons (*P. ursinus*). *Folia primatol.*, 15: 36-57.
- SEYFARTH, R. M. (1976): Social relationships among adult female baboons. *Anim. Behav.*, 24: 917-938.
- SUGAWARA, K. (1979): Sociological study of a wild group of hybrids baboons between *Papio anubis* and *P. hamadryas* in the Awash Valley, Ethiopia. *Primates*, 20(1): 21-56.
- WAAL, F.B.M. DE y ROOSMALEN, A. VAN (1979): Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5: 55-66.
- WICKLER, W. (1967): Socio-sexual signals and their intraspecific imitations among primates. En Morris, D. (ed.): *Primate Ethology*, págs. 69-147. Weidenfeld & Nicholson, London.
- WILSON, E. O. (1980): *Sociobiología. La Nueva Síntesis*. Omega, Barcelona.
- ZUCKERMAN, S. (1932): *The Social Behaviour of Monkeys and Apes*. Kegan Paul, London.