

CURSO DE BIOLOGÍA ANIMAL C10 – Licenciatura en Gestión ambiental



CURE

Centro Universitario
Regional del Este

Natalia Arbulo

Asistente de Agroecología
Departamento de Sistemas agrarios y paisajes culturales
Centro Universitario Regional del Este - CURE
Sede Rocha
Universidad de la República

Comportamiento animal



Natalia Arbulo

Asistente de Agroecología
Departamento de Sistemas agrarios y paisajes culturales
Centro Universitario Regional del Este - CURE
Sede Rocha
Universidad de la República Oriental del Uruguay

¿Qué es el comportamiento?

¿Qué es el comportamiento?

Lo que los animales hacen y la forma en que lo hacen

Es la forma en la que un animal actúa en **respuesta** a un **estímulo**

Cambio en el estado interno o en el ambiente externo que influye directamente sobre la actividad del animal.

- Es el resultado de factores genéticos y ambientales
- Es esencial para la supervivencia y la reproducción
- Moldeado por la selección natural

Niveles de análisis en el estudio del comportamiento animal:

- **Causas próximas** *¿Cómo?*

Causas (mecanismos) y desarrollo (ontogenia)

Se enfocan en los estímulos que desencadenan y en los mecanismos genéticos, fisiológicos y anatómicos que subyacen a un comportamiento .

- **Causas últimas** *¿Por qué?*

Función (significado adaptativo) y evolución (historia filogenética)

Exploran cómo el comportamiento contribuye a la supervivencia y a la reproducción y buscan el significado evolutivo del comportamiento.

Niveles de análisis en el estudio del comportamiento animal:

- **Causas próximas** ¿Cómo?

Causas (mecanismos) y desarrollo (ontogenia)

Se enfocan en los estímulos que desencadenan y en los mecanismos genéticos, fisiológicos y anatómicos que subyacen a un comportamiento

.

Philanthus triangulum



¿Cómo hace la avispa para encontrar su nido?

Hipótesis: se orienta con objetos del ambiente.

Experimento: movió rocas.

Resultado: la avispa no podía encontrar el nido

• Causas últimas ¿Por qué?

Función (significado adaptativo) y evolución (historia filogenética)

Exploran cómo el comportamiento contribuye a la supervivencia y a la reproducción y buscan el significado evolutivo del comportamiento.



¿Por qué las gaviotas remueven las cáscaras de los huevos?

Hipótesis: evitan atraer depredadores.

Experimento: colocaron cáscaras en el suelo y luego contaban el acercamiento de los depredadores.

Resultados: las cáscaras atraen depredadores.



Estudio comparativo: otra especie que anida en acantilados y en colonias, no remueven las cáscaras.

¿Cómo los genes y el ambiente influyen en el desarrollo del comportamiento?



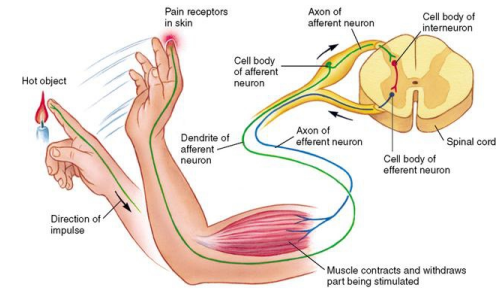
¿Genes o ambiente?

¿Innato o adquirido?

Comportamiento innato

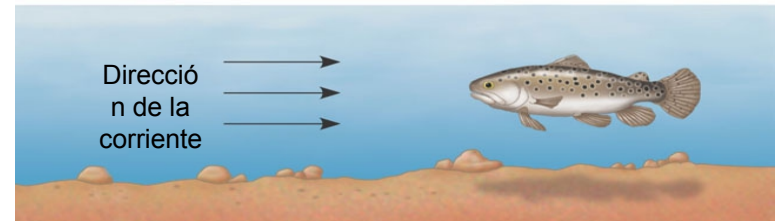
Heredado genéticamente, respuestas automáticas y fijas, no necesita de práctica

- **Reflejo** → respuesta simple a un estímulo que no involucra control conciente. Usualmente actúa para proteger al organismo del daño.

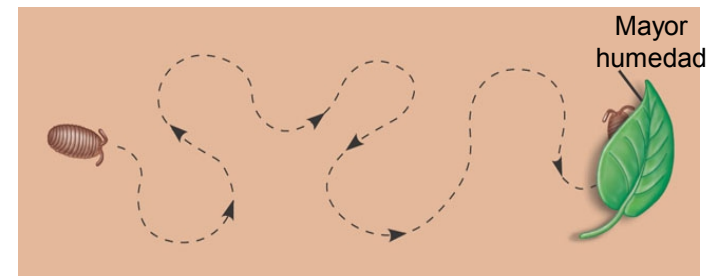


- **Orientaciones:**

Taxia → movimiento direccionado en respuesta a un estímulo



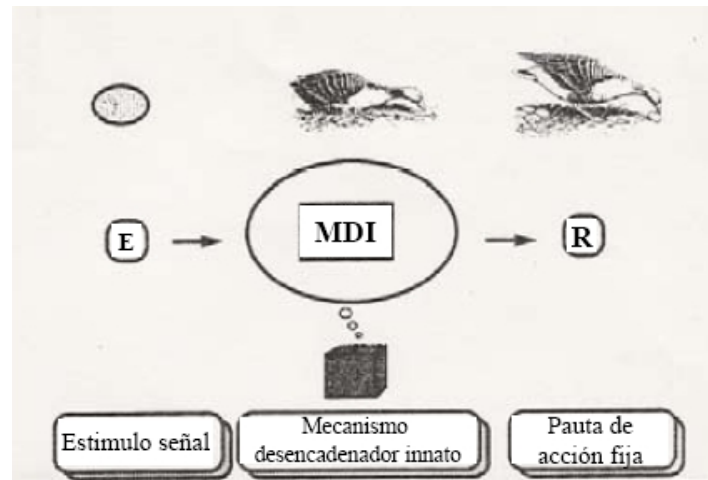
Cinesis → cambio en la actividad/movimiento en respuesta a un estímulo (no direccional)



- **Instinto** → serie más compleja de acciones comportamentales

Sistema heredado y adaptado del SNC sensible a determinados estímulos desencadenadores que al ser activado responde en forma de *patrones fijos de conducta* que contribuyen al mantenimiento del individuo.

Patrones de Acción Fijos → Conductas estereotipadas (muy ordenadas y predecibles) en respuesta a estímulos llave/clave. Están *prefijadas* y se desarrollan *siempre* de la misma manera.



Independiente del aprendizaje pero puede depender de ciertas interacciones durante el desarrollo del animal.

En muchos casos la maduración juega un papel importante en el desarrollo de ciertos comportamientos instintivos.

- Ventajoso bajo condiciones relativamente estables y predecibles.
- Respuestas inmediatas ante determinado(s) estímulo(s).
- **Importante para supervivencia** - especialmente en animales que no conocen a los progenitores.

INSTINTO

Comportamiento innato

Ejemplos:

Cortejo

Agresión - sumisión

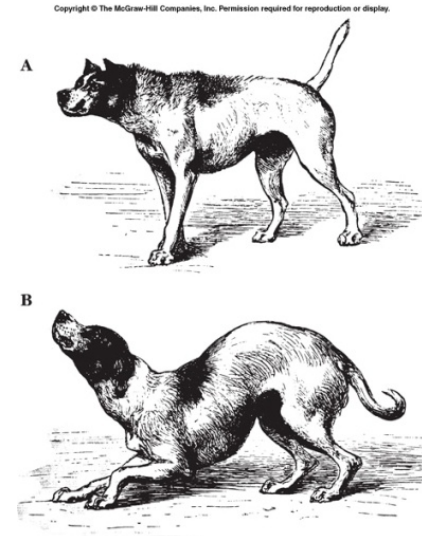
Ritmos biológicos

Comportamiento territorial

Construcción de nidos

Migración

...



Aprendizaje

Proceso que se manifiesta a través de cambios adaptativos en la conducta individual como resultado de la experiencia (Thorpe, 1963).

Beneficios:

- Obtener mayor información del medio.
- Mayor capacidad de adaptación en ambientes variables.

Permite cambiar el comportamiento en respuesta a condiciones ambientales cambiantes.

- Mayor diversidad comportamental.

Costos

- SNC (recibir, almacenar, recuperar y procesar información) más complejo → mayor costo energético.
- Genoma más complejo.

Habitación

Es la pérdida de respuesta ante un estímulo repetitivo que no brinda información.

Ej.. Un animal aprende a no responder a estímulos irrelevantes como movimientos debidos al viento, sombras, etc..

Ayuda a los animales a reconocer pistas o señales importantes y así adaptarse a ambientes que cambian constantemente.



Imprinting o impronta

Se distingue de otras formas de aprendizaje por la existencia de un **período sensible** en el desarrollo del animal en el cual ciertos comportamientos pueden ser aprendidos.

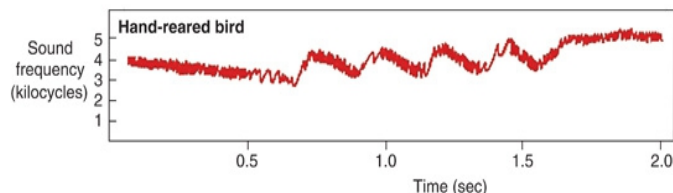
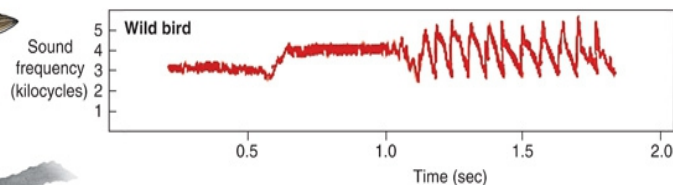
Usualmente ocurre tempranamente en la vida y permite que el animal reconozca a su madre y a otros de su especie.



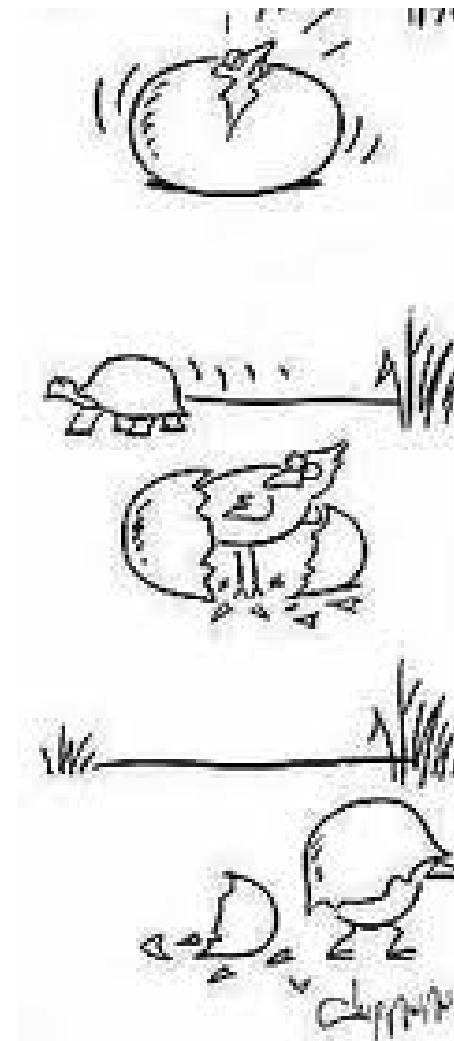
Konrad Lorenz y “amigos”



Zonotrichia leucophrys nuttalli



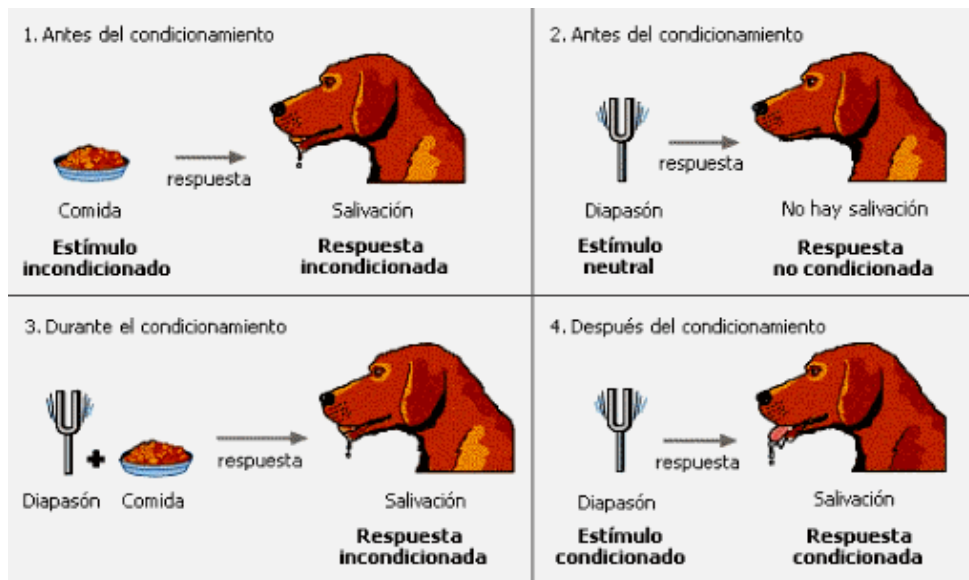
Aves jóvenes deben escuchar durante un período determinado el canto de su especie para aprenderlo correctamente



Aprendizaje asociativo: habilidad para asociar dos estímulos o sucesos que tienden a ocurrir con una determinada relación temporal.

- **Condicionamiento clásico**

Aprenden a asociar 2 estímulos



Valor adaptativo → reconocer señales del entorno que anticipan acontecimiento de importancia biológica

- **Condicionamiento operante o instrumental**

Aprendizaje por prueba y error

Aprenden a asociar un comportamiento propio con la consecuencia inmediata del mismo.



Ej.: intentar comer un puercoespín

En ambos tipos de condicionamiento el segundo suceso o estímulo es reforzante (*recompensa o castigo*).

Aprendizaje latente – *Aprendizaje exploratorio*

Al explorar su entorno los animales adquieren información que puede ser usada en una etapa posterior.

No tiene recompensa concreta e inmediata.

Proporciona información valiosa sobre las características de su ambiente



Aprendizaje súbito o intuitivo (Insight)

El animal emplea información obtenida en un contexto para resolver “mentalmente” un problema surgido en otro contexto diferente.

Resolución de problemas similares → *estrategias de aprendizaje*

Ej.: trabajo de Kohler (1917) con chimpancés → la experiencia previa de jugar con cajas (aprendizaje latente) ayudó a los chimpancés a apilar cajas y alcanzar las bananas colgadas del techo.



Aprendizaje social

Aprendizaje por observación del comportamiento de otros

Ej.: hembra de macaco (Imo) aprendió a lavar papas y este comportamiento se extendió a todo el grupo.



La genética del comportamiento

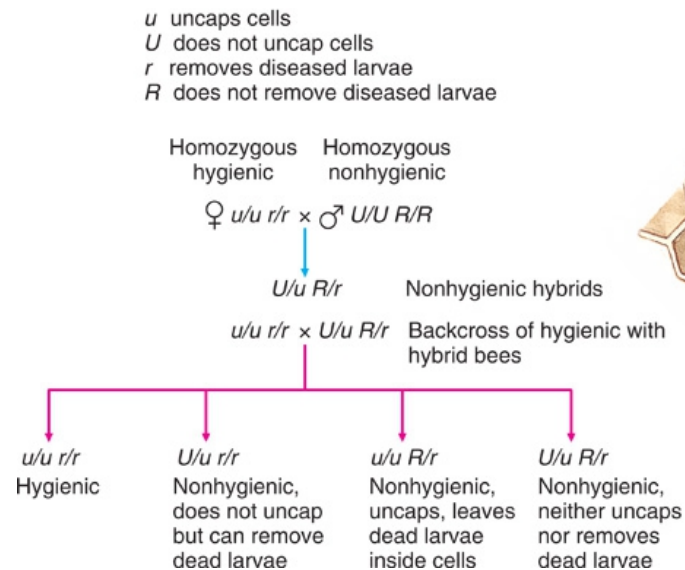
El control genético del comportamiento y su transmisión hereditaria son a menudo muy complejos.

No obstante...existen algunos comportamientos que siguen las leyes de Mendel.

Comportamiento higiénico en abejas melíferas (*Apis mellifera*)

Controlado por 2 genes.

Individuos homocigotas recesivos muestran el comportamiento.



La mayor parte de las interacciones entre individuos implican el uso de señales comunicativas.

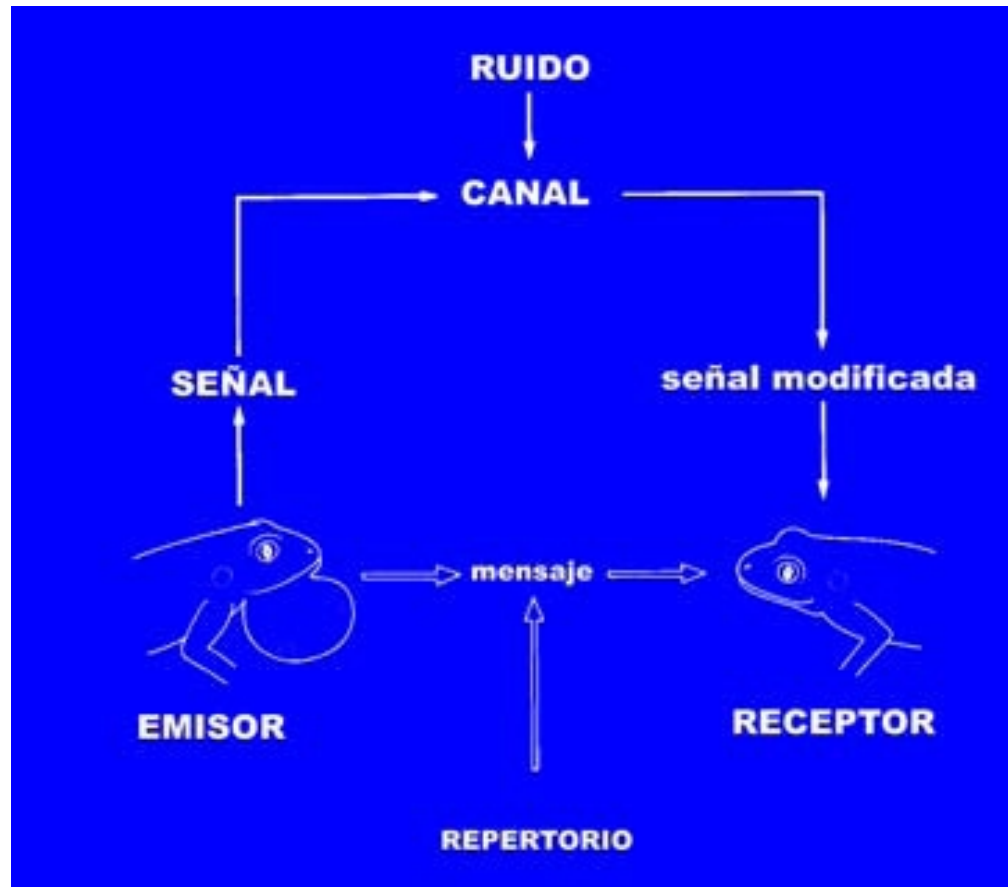
Señal comunicativa:

- Características comportamentales, morfológicas o fisiológicas, modeladas o mantenidas por selección natural debido a que transmiten (comparten) información a (con) otros organismos.
- Comportamiento o estructura anatómica especialmente adaptados para influir sobre el comportamiento de otro animal.



El tipo de señal utilizada se relaciona con el modo de vida y el ambiente del animal.





Canales:

Atributo Señal	Química	Acústica	Visual	Táctil	Electrica	Sísmica
Rango	Largo	Largo	Medio	Corto	Medio	Largo
Velocidad de cambio de la señal	Lenta	Rápida	Rápida	Rápida	Rápido	Media
Habilidad de sobrepasar obstáculos	Buena	Buena	Pobre	Pobre	Buena	Buena
Localización	Variable	Media	Alta	Alta	Alta	Buena
Costo energético	Bajo	Alto	Variable	Alto	Alto	Alto

Comportamiento social

En sentido amplio incluye cualquier interacción que resulta de la respuesta de un animal a otro de la misma especie:

- **Socialidad** (vida en grupo vs vida solitaria).
- **Territorialidad.**
- Comportamientos agonísticos y competitivos.
- **Sistemas de apareamiento.**

Comportamiento social

Se pueden definir niveles de asociación en base a la naturaleza de las interacciones entre los individuos.

En cada nivel los individuos asociados actúan de modo de minimizar costos e incrementar los beneficios.

Solitarios → **Sociedades complejas**

La selección natural actúa sobre los individuos según un balance entre beneficios y costos determinando tamaño de grupos y grado de interacción entre sus integrantes.

Especies solitarias

Solitarios para todas las actividades.



Especies gregarias → grupos de composición inestable.

Permanecer o no depende estrictamente de la relación entre costos y beneficios que involucra estar en el grupo.

- Agregación para al menos una actividad.
- Agregación para la mayoría de las actividades.



Especies sociales → grupos responden a reglas complejas en las que interviene el parentesco, el reconocimiento individual y el mantenimiento social a través de interacciones.

Definición de sociedad:

- Grupo cooperativo de organismos coespecíficos (Wilson, 1975).
- Grupo formado por individuos de la misma especie que presentan cierto grado de cooperación, basado en capacidad mutua de cooperación (Alcock, 1978).

- Agregación para algunas actividades, asociaciones estables para otras.



- Agregación para algunas actividades, solitarios algunas, asociaciones estables para otras.



- Asociaciones estables para todas las actividades (sociedades complejas).



- Actividades solitarias realizadas dentro de asociaciones estables.



Especies eusociales

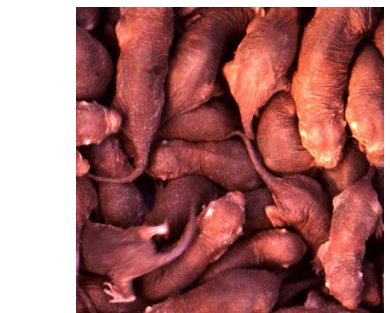
Características de la eusocialidad

1. División de la tarea reproductiva
2. Cuidado cooperativo de la cría
3. Superposición de generaciones adultas

Ej: hormigas, avispas, abejas, termitas, rata topo pelada.



Abejorros nativos
Bombus bellicosus



Heterocephalus glaber

Beneficios

- Menor depredación (mejor defensa, efectos de dilución y confusión, mayor vigilancia)
- Mejor acceso alimento (defensa, localización, información compartida sobre abundancia y calidad, caza cooperativa)
- Mejora intercambio de señales, las chances de aprender y de transmitir información útil.
- Aumenta la posibilidad de apareamientos (sincronización, acceso a parejas, evaluación de parejas) y la supervivencia de las crías.
- Brinda posibilidad de encontrar ayudantes de cría (mejora protección y alimentación de juveniles, reduce costos maternos)
- Mejora la termorregulación. Protección frente al clima.



Costos

- Aumento de la depredación (grupos son más conspicuos, ocupan áreas más grandes)
- Reducción de tasa de ingesta individual (aumento de competencia, incremento costos energéticos para cubrir grandes áreas o mantener al grupo)
- Aumento de la competencia por acceso a parejas; apareamientos diferenciales según estatus con alta varianza en éxito reproductivo.
- Aumento de enfermedades y carga de parásitos



- **Dominancia social**
- Sistemas de apareamientos
- Grupos familiares

**Especies eusociales:
estructuración rígida**

Dominancia social

Costos/beneficios no se distribuyen equitativamente entre los individuos de un grupo. Existen diferencias de acuerdo al sexo, edad, tamaño, ubicación espacial.

Individuos intentan obtener los máximos beneficios y que los costos los asuman otros integrantes del grupo → se establecen sistemas de dominancia.

Jerarquía Social o de Dominancia: ordenación de los individuos según su rango social (lineales, no lineales, despotismo).

Enfrentamientos repetidos → dominante-subordinado.

La dominancia social evolucionó de forma de reducir los costos de encuentros agresivos cuando el resultado es predecible.



¿Que hace que un individuo sea dominante?

Generalidades:

- Machos sobre hembras
- Adultos sobre jóvenes
- Mayor tamaño sobre menor tamaño
- Familiarizados con una zona sobre recién llegados

¿Por qué los subordinados se quedan en el grupo?

- Si la condición de dominante depende de tamaño o edad quedarse en el grupo es buena estrategia.
- Pueden reemplazar a los dominantes cuando mueran.
- Aumenta la posibilidad de encontrar alimento.
- Disminuyen riesgos de depredación.
- Pueden actuar como ayudantes de cría aumentando su eficacia inclusiva y adquiriendo experiencia.
- Pueden acceder a cópulas.

Comportamiento social

En sentido amplio incluye cualquier interacción que resulta de la respuesta de un animal a otro de la misma especie:

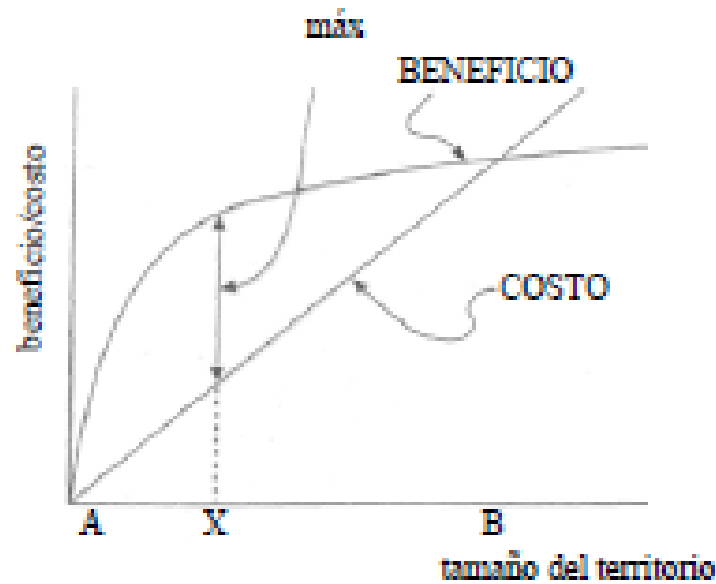
- Socialidad (vida en grupo vs vida solitaria).
- **Territorialidad.**
- Comportamientos agonísticos y competitivos.
- Sistemas de apareamiento.

TERRITORIO: área ocupada más o menos exclusivamente por un animal o grupo mediante repulsión → defendido activamente contra otros miembros de la misma especie.



- Beneficios: acceso a recursos limitados (o de mejor calidad)
reduce competencia intraespecífica
- Costos: tiempo
energía
riesgos de lesión
pérdida de oportunidades.

Recursos económicamente defendibles → Beneficios > costos



Territorios son dinámicos → cambian de tamaño dependiendo de la estación, de la densidad poblacional, de la edad y otros factores.

“Discos elásticos”

TERRITORIALIDAD

Defensa puede involucrar:

- Agresión directa
- Persecución
- Señalizaciones “manténgase fuera” (a corta o larga distancia)
 - .exhibiciones (señales ritualizadas)
 - .cantos
 - .olores (marcación)



Recursos defendibles:

Alimento

Sitios de apareamiento

Sitios de cría (ej. anidación)

Sitios protegidos contra depredadores

Sitios de abrigo

Lugares soleados (en reptiles)

TERRITORIALIDAD

- Gran área defendida para cobijo, cortejo, apareamiento, anidamiento, alimentación (“territorio todo propósito”).



- Gran área defendida para actividades de apareamiento y cría.



- Pequeña área defendida alrededor del nido.
Ej. Aves acuáticas coloniales



TERRITORIALIDAD

- Área de encuentro de la pareja y/o unión.

Ej. Insectos, aves, ungulados. spp con lek.



- Posiciones de refugio y descanso.

Ej. Murciélagos, palomas



Comportamiento social

En sentido amplio incluye cualquier interacción que resulta de la respuesta de un animal a otro de la misma especie:

- Socialidad (vida en grupo vs vida solitaria).
- Territorialidad.
- Comportamientos agonísticos y competitivos.
- **Sistemas de apareamiento.**

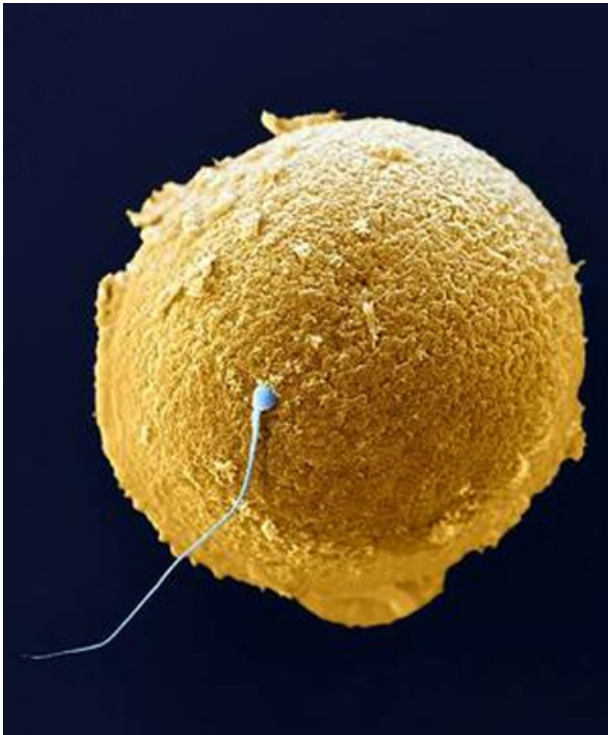
Sistemas de apareamiento

Una breve introducción...

Comportamiento reproductivo

REPRODUCCIÓN SEXUAL

Anisogamia



óvulos

grandes y escasos

gasto energético alto



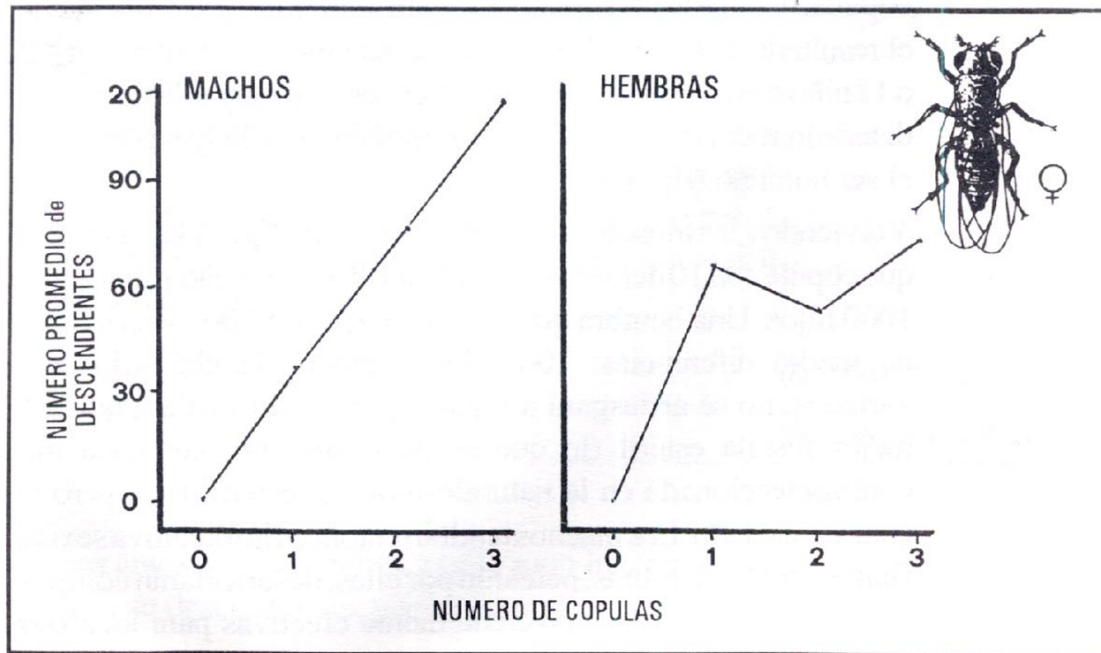
espermatozoides

pequeños, abundantes y
móviles

gasto energético bajo

Comportamiento reproductivo

Éxito reproductivo (eficacia darwiniana o fitness) \diamond número de descendientes viables y fértiles (proporción de genes) de un individuo en la siguiente generación.



Éxito reproductivo

♂ \rightarrow \uparrow con n° de apaream.

♀ \rightarrow \uparrow recursos energéticos

Comportamiento reproductivo

La inversión reproductiva asimétrica se traduce en un **conflicto**



diferentes estrategias

machos

- competir por parejas
- desarrollar comportamientos y estructuras para localizar y atraer a las hembras

hembras

- evitar errores
- selectivas

Principio de Bateman (1948)

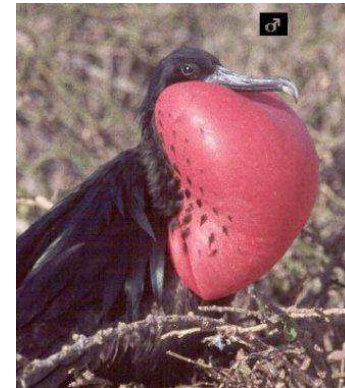
Comportamiento reproductivo

♀ recurso limitante para el éxito reproductivo de los ♂

competencia - alta varianza en la división del recurso

éxito reproductivo diferencial

evolución de caracteres sexuales secundarios en el sexo más competitivo



Comportamiento reproductivo

Pero...

características ostentosas de cantos, colores, diseños, cuernos, etc.
reducen la sobrevivencia → ¿cómo pudieron modelarse por SN?

Selección sexual

Proceso especial que modela los mecanismos anatómicos, fisiológicos y de comportamiento que tienen lugar poco antes o al mismo tiempo que el apareamiento y son útiles en el proceso de obtener pareja (Darwin, 1882).

Proceso que modela los mecanismos que optimizan la obtención de pareja, la cópula y el cuidado de las crías (E.O. Wilson 1975).

Comportamiento reproductivo

La **selección sexual** es selección natural actuando sobre la habilidad de los individuos para obtener pareja.

No depende de la lucha por la existencia, sino por la posesión de las hembras....

El sexo que invierte más constituye el sexo limitante y ejerce una presión de selección sobre los miembros del otro sexo a través de su selectividad en la elección de pareja.

Comportamiento reproductivo

MECANISMOS DE SELECCIÓN SEXUAL

Competencia entre machos: selección intrasexual

- Precopulatoria

-capacidad de encuentro de la pareja

-exclusión territorial

-dominancia

permanente - jerarquías

estacional - lek

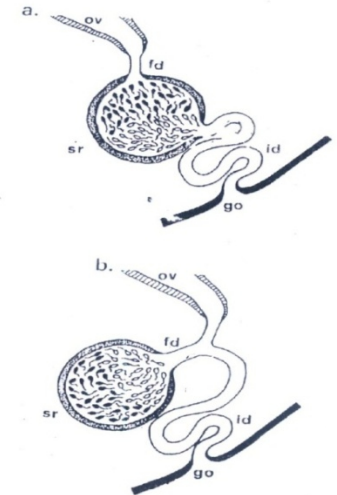
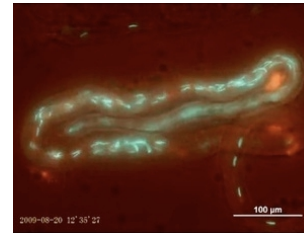


Comportamiento reproductivo

Competencia entre machos: selección intrasexual

• Postcopulatoria

- desplazamiento de esperma
- tapones espermáticos
- inducción al aborto y reinseminación
- infanticidio y reinseminación
- cópula prolongada
- vigilancia de la hembra
- alejamiento de la hembra de otros machos



Comportamiento reproductivo

Hembras selectivas: selección intersexual

- elección entre pretendientes
- elección entre “propiedades” de los pretendientes
- prioridad de llegada
- elección críptica u oculta (Eberhard, 1985)
(acoplamiento genital, intromisión, inseminación, lugares de almacenamiento / fertilización, fertilización de los óvulos)



Beneficios directos e indirectos

Comportamiento reproductivo

La intensidad de la selección sexual depende del grado de competencia por parejas y esto depende de:

- Las diferencias en la **inversión parental** entre los sexos.

Cualquier comportamiento hacia la descendencia que aumente las oportunidades de sobrevivencia de la misma, a costa de la capacidad paterna para invertir en otra descendencia (Trivers 1972).

- La relación machos/hembras disponibles para el apareamiento en un momento dado (*proporción sexual operacional*)

Los efectos de la selección sexual dependen del sistema de apareamiento.

Comportamiento reproductivo

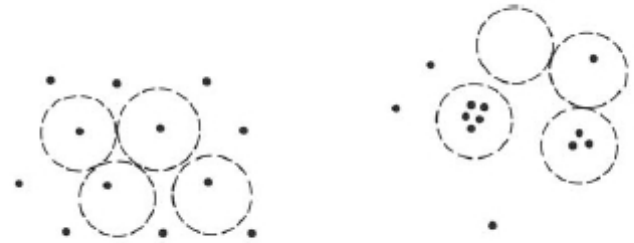
Sistemas de apareamiento

Conjunto de estrategias e interacciones sociales que ocurren entre los individuos de una población sexual y que forman el contexto dentro del cual tiene lugar la unión de los gametos (Carranza, 1994)

Clasificación ecológica de los sistemas de apareamiento (Emlen y Oring 1977)

Potencial poligámico del medio → posibilidad de que múltiples parejas o los recursos críticos para acceder a éstas sean **económicamente defendibles**

-Distribución espacial de las hembras



-Sincronía del celo de las hembras

Comportamiento reproductivo

Monogamia: ♀♂ (no hay oportunidad de monopolizar ♀♀)

Hipótesis para explicar el valor adaptativo:

- Factores ecológicos que favorecen cuidado parental del macho
→ mayor supervivencia de la descendencia.
- Vigilar a la hembra.
- Las hembras buscan monopolizar ayuda en el cuidado parental mediante agresión al macho o a otras hembras.

Furnarius rufus



Hirundo rustica



Comportamiento reproductivo

Poliginia: ♂ gana acceso a múltiples ♀ ♀

Poliginia por defensa de las hembras (Harem)

- Suele ocurrir cuando las hembras viven en grupos.
- Los movimientos y uso del espacio de las hembras no proporcionan lugares estratégicos defendibles.
- Se presenta en mamíferos, aves e insectos.

Otaria flavescens



Comportamiento reproductivo

Poliginia por defensa de recursos

- Los machos pueden controlar o monopolizar los recursos que las hembras visitan ocasionalmente.
- Los recursos pueden ser alimentos o espacios requeridos por la hembra.



Indicator xanthonotus



Arctocephalus forsteri

Comportamiento reproductivo

Poliginia tipo "Lek"

- Los machos pelean por el control de un área pequeña que usan para llevar a cabo exhibiciones y se ordenan en el lugar según jerarquías establecidas mediante competencia.
- Las hembras visitan el lek y eligen ♂.
- Común en aves, algunos peces, insectos y mamíferos

Centrocercus urophasiannus (urogallos)



Comportamiento reproductivo

Poliandria: ♀ controla acceso a los ♂ ♂

Jacana spinosa



Actitis macularia

Beneficios:

- Las hembras pueden reproducirse con varios machos para asegurar ciertos recursos:
 - Los machos pueden permitirles forrajear en su territorios
 - Acceso al alimento o nutrientes
- Las hembras copulan con varios machos con el fin de asegurar genes superiores de al menos uno de estos.

Comportamiento reproductivo

No es tan así...

Apareamientos múltiples en las hembras...?????

- estimulación de la reproducción
- certeza de fertilización
- acceso a regalos nupciales o alimento
- cuidado parental (certeza de paternidad o machos adicionales)
- obtención de camadas extra
- retención del macho
- evaluación del macho
- acoso del macho
- elección de paternidad
- evitación de defectos genéticos por esperma almacenado
- elección de paternidad mixta
- hembras egoístas