



Modelos clásicos y causas externas

CAUSACIÓN DEL COMPORTAMIENTO

De los cuatro “porqués” del estudio del Comportamiento Animal (Tinbergen 1963)

Causación: mayor cantidad de enfoques y perspectivas y menor consenso entre los etólogos

Desarrollo ontogenético

Significado adaptativo

Historia filogenética



Causación: un nivel de estudio del comportamiento con varios nombres:

- *Causas inmediatas de la conducta*
 - *Motivación de la conducta*
 - *Mecanismos de la conducta*
- 

Motivación: un concepto con diferente amplitud

- Psicólogos: las fuerzas internas que determinan las metas de una persona o un animal (Sutherland, 1989).
- Etólogos:
- “El tema de la motivación animal se ocupa de cómo y por qué los animales realizan unas actividades concretas: qué mecanismos **internos** generan la conducta, cómo influyen sobre estos mecanismos los estímulos ambiente **exterior**, y cómo **beneficia** la conducta en cuestión al animal”(Colgan 1989)
- «...los distintos factores **internos** que contribuyen a que un animal se comporte de una manera determinada suelen recibir el nombre de “motivación”» (Manning y Dawkins , 1992)



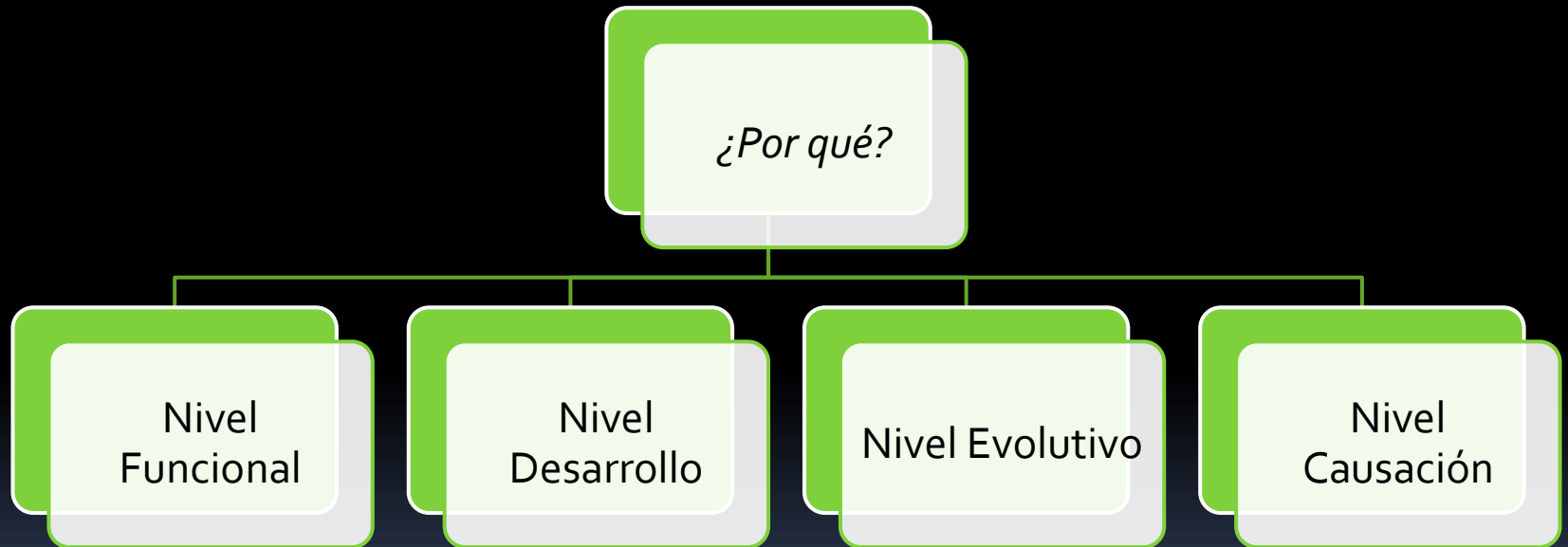
Mecanismos causales y motivación

- Mecanismos causales: factores internos y externos
 - Motivación: en el sentido de Manning y Dawkins (1992)
- 

Mecanismos causales: cómo se estudia el comportamiento según este enfoque?, ej. la impronta



¿Como estudiar la conducta de impronta o troquelado?





Causación: su lugar en los cuatro porqués

Impronta en gansos



¿Porqué siguen a su madre?

- *Nivel funcional*
- *Nivel evolutivo (filogenético)*
- *Nivel de desarrollo (ontogenético)*
- *Nivel de causación*

¿Porqué siguen a su madre?

- *Nivel funcional:* porque les proporciona protección y alimento, es decir les facilita su supervivencia.
- *Nivel evolutivo (filogenético):* La conducta de impronta en los gansos es el resultado de la historia evolutiva de esta especie.
- *Nivel de desarrollo (ontogenético):* los gansos siguen al primer objeto voluminoso en movimiento que contemplan.
- *Nivel funcional:* pero, por qué los gansos siguen a su madre y no permanecen en nidos si ambas conductas pueden ser adaptativas?
- *Nivel evolutivo:* pero cómo se explica que los gansos criados por K. Lorenz le siguiesen a él y no a su madre?
- *Nivel de desarrollo:* su conducta se explica por su *historia individual*. el que un polluelo siga a su madre depende de que la vea en el momento crítico después de su nacimiento.

¿Porqué siguen a su madre?

- *Nivel de causación : si el polluelo no pudiese ver a su madre o no fuese capaz de desplazarse, no podría seguirla.*
- *Nivel de causación : si no fuese capaz de retener de algún modo una especie de «imagen» de su madre en el momento de la impronta, no podría reconocerla como el objeto a seguir. Deben existir unos *mecanismos internos* capaces de realizar todas estas funciones que componen el fenómeno de la impronta. Determinar cuáles son esos mecanismos y cómo operan es otra manera de responder a esta pregunta*

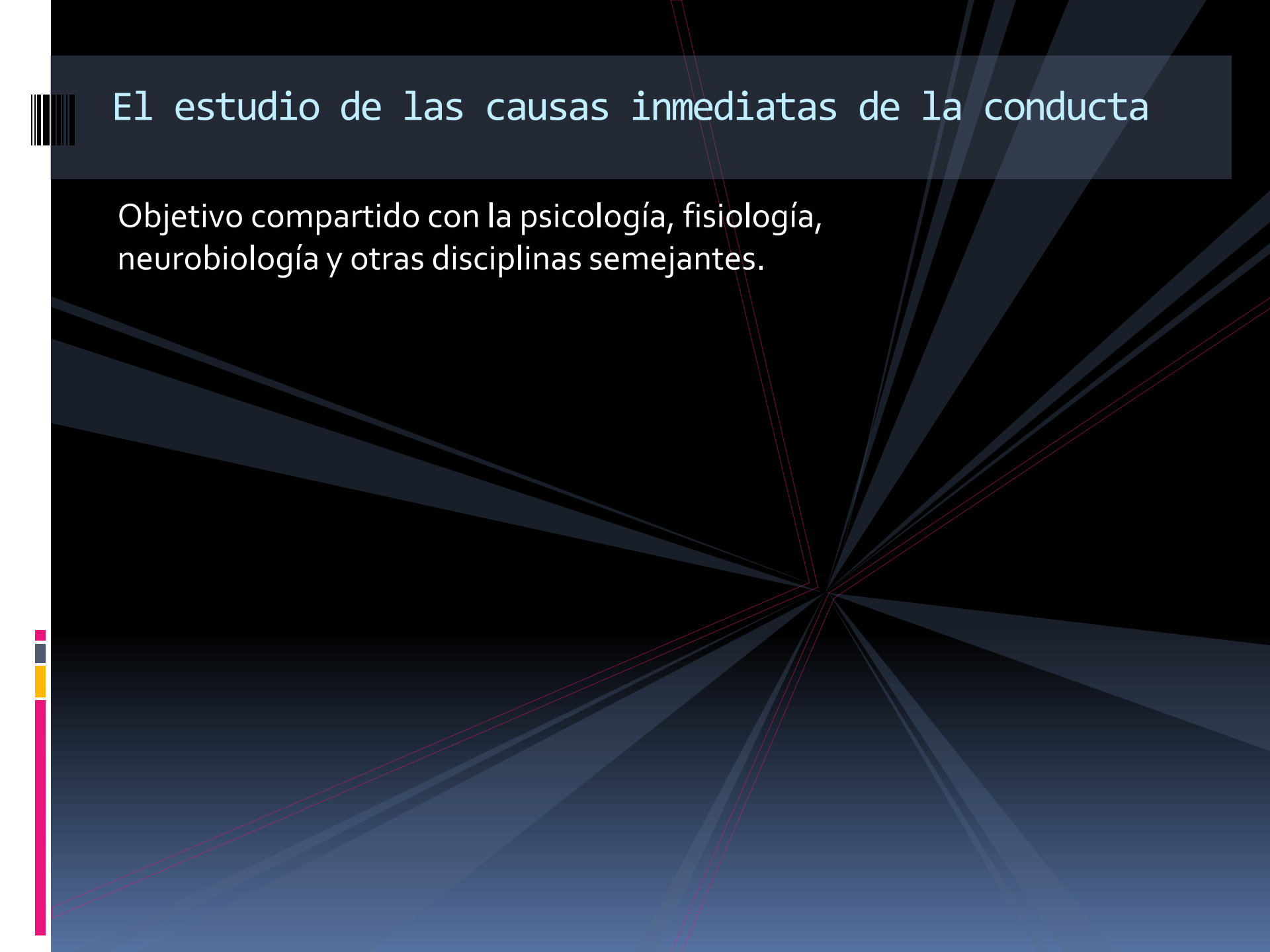
Una explicación completa del comportamiento sólo puede alcanzarse estudiándolo desde los cuatro niveles simultáneamente (Tinbergen)





El estudio de las causas inmediatas de la conducta

Objetivo compartido con la psicología, fisiología, neurobiología y otras disciplinas semejantes.





Dos maneras básicas de afrontar el problema de los mecanismos del comportamiento

Enfoque fisiológico o “hardware”

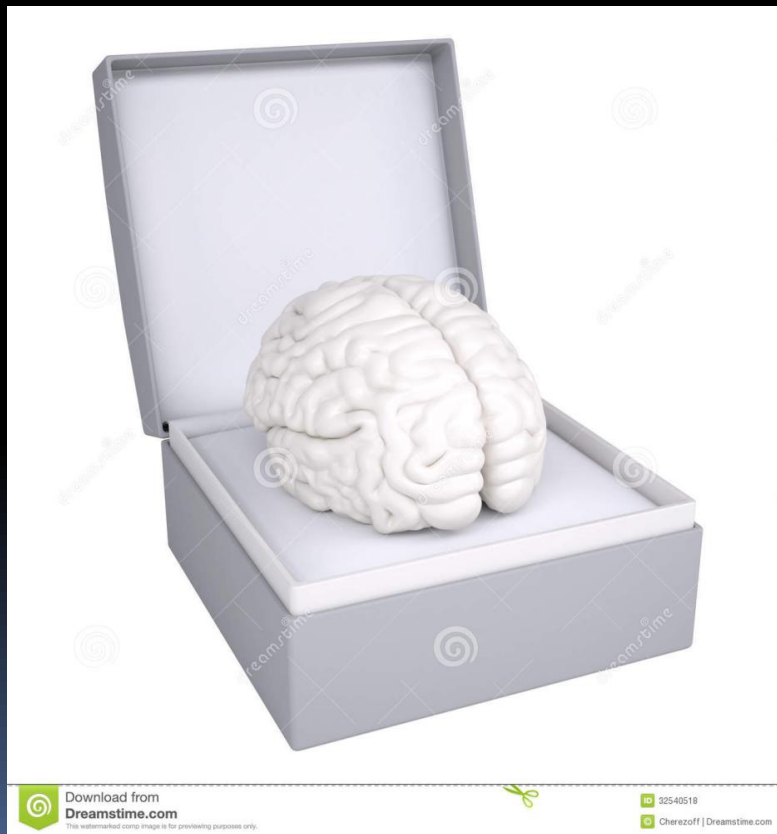
- Nivel anatómico: rol de los huesos, ligamentos, musculatura en la realización física de los movimientos del comportamiento.
- Nivel neurofisiológico: comprender la organización del sistema nervioso que controla toda esa maquinaria muscular.

Enfoque etológico , “software”, o de caja negra

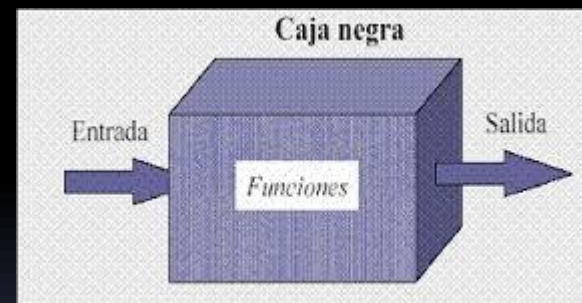
- El Sistema Nervioso es como una caja negra a cuyo interior no podemos tener acceso
- Y sobre cuyos contenidos sólo podemos hacer conjeturas e hipótesis

Dos enfoques del estudio de los mecanismos de la conducta

Enfoque fisiológico: abrir la caja negra



Enfoque etológico: hipótesis sobre los mecanismos de la caja negra



Dos enfoques del estudio de los mecanismos de la conducta

Enfoque fisiológico: “abrir ” la caja negra

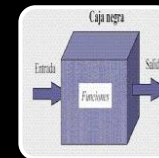
Enfoque etológico: hipótesis sobre los mecanismos de la caja negra



Estímulo

Sistema nervioso

Pauta de conducta

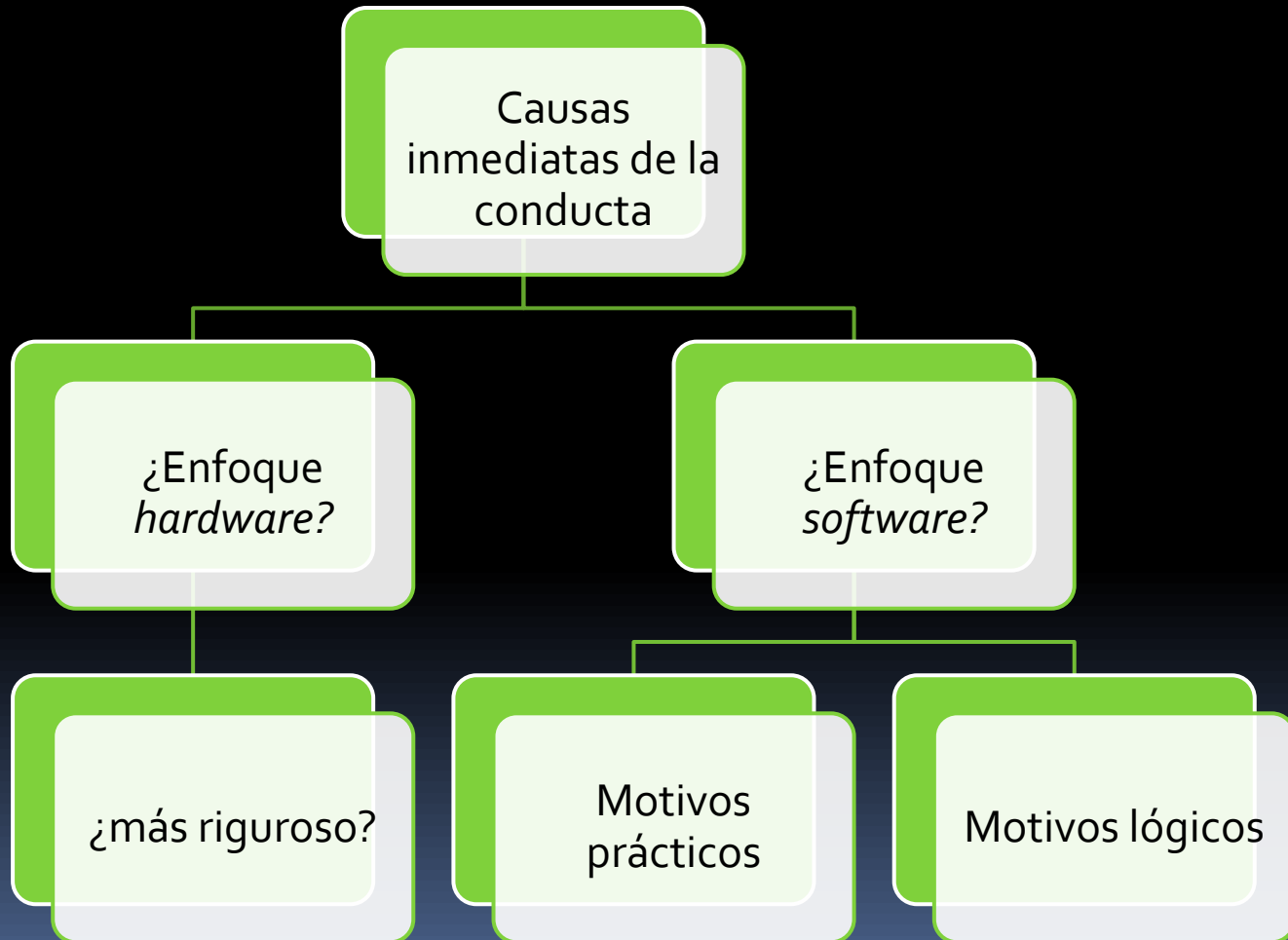


Estímulo

Modelos de los mecanismos internos

Pauta de conducta

Controversia sobre cómo estudiar las causas inmediatas de la conducta



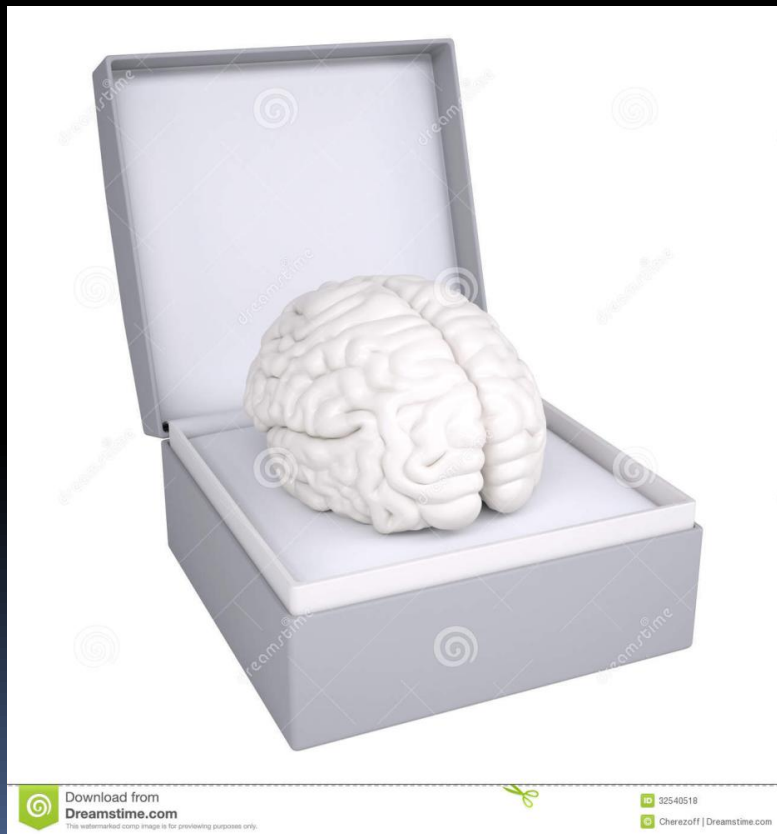


Enfoque “*software*”

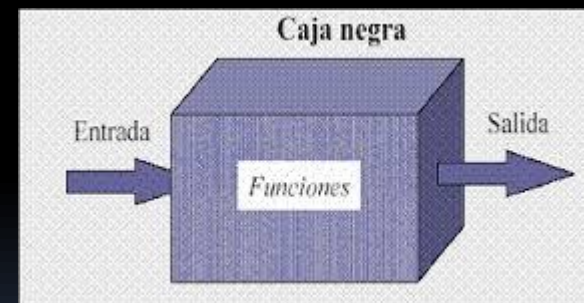
1. Motivos prácticos: si tuviéramos que esperar a disponer de la información y las técnicas necesarias para enfocar desde el punto de vista fisiológico cualquier comportamiento, casi todos los aspectos de la conducta de la mayoría de los animales no podría abordarse aún de forma científica.
 2. Motivos lógicos: para dar una explicación de cómo funcionan los centros nerviosos y de qué manera se relacionan con el comportamiento, es preciso que formulemos hipótesis e interpretaciones teóricas acerca de cómo están organizados y cuál es la lógica de su funcionamiento. La formulación de esos modelos teóricos es lo que hace el enfoque “*software*”
- 

Abordaje ingenuo de los dos enfoques del estudio de los mecanismos de la conducta

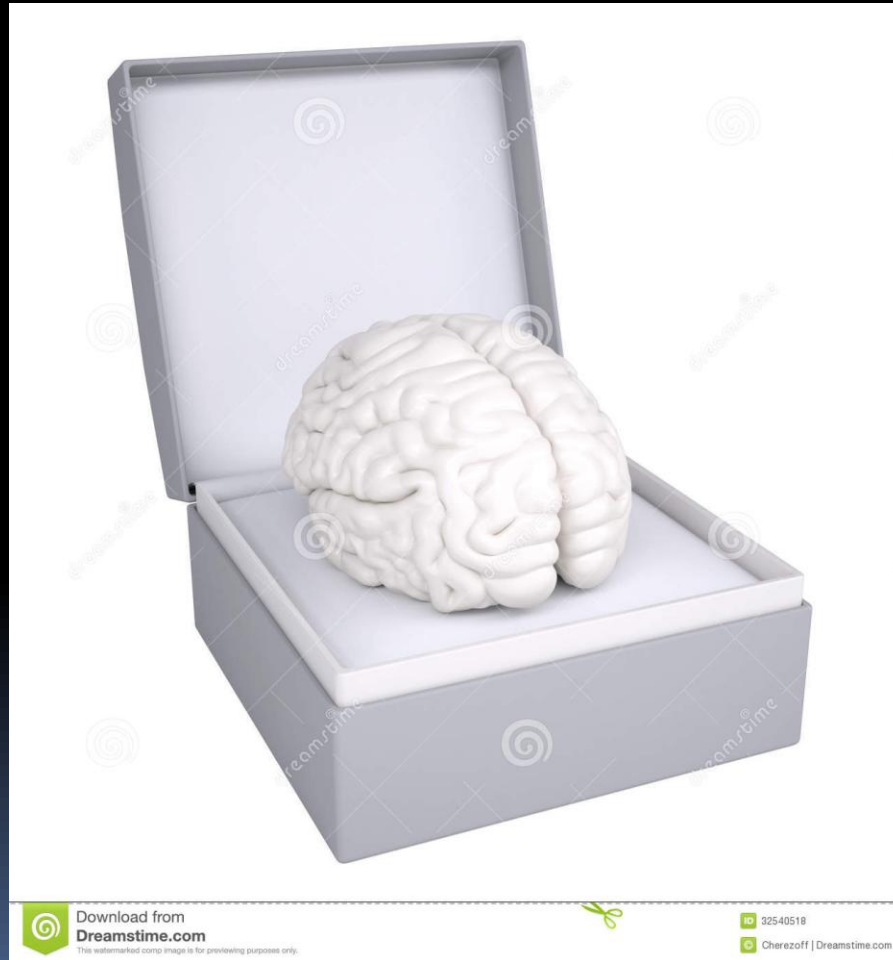
Enfoque fisiológico: *observación directa*



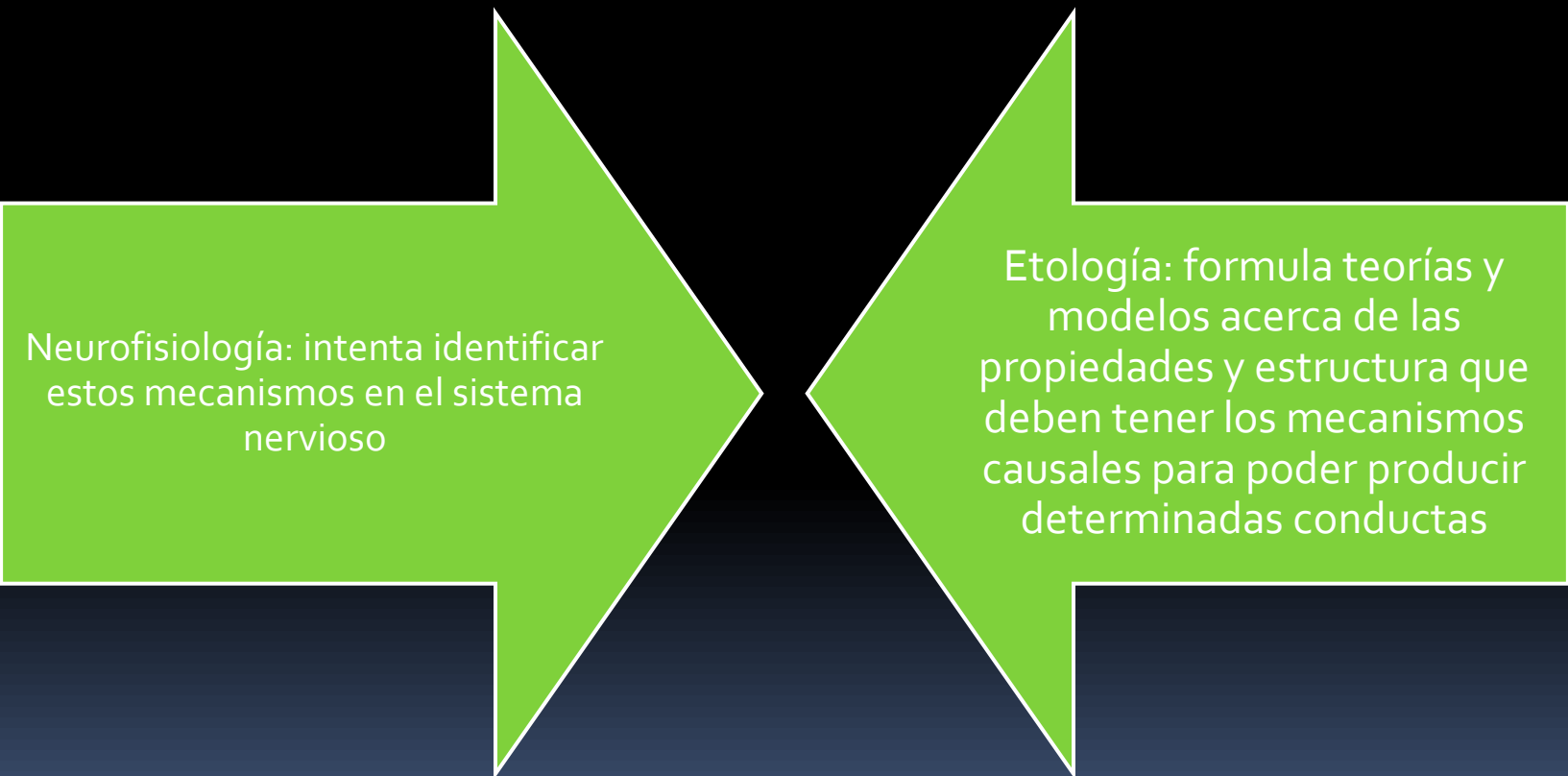
Enfoque etológico: *imagina lo que hay en la caja negra*



¡La organización del sistema nervioso no puede observarse directamente, hay que desentrañarla a base de hipótesis y teorías interpretativas !



Etología y Neurofisiología: dos enfoques complementarios que indagan desde extremos distintos



Neurofisiología: intenta identificar estos mecanismos en el sistema nervioso

Etología: formula teorías y modelos acerca de las propiedades y estructura que deben tener los mecanismos causales para poder producir determinadas conductas



Causas externas

ENFOQUE CLÁSICO DE LA CAUSACIÓN DEL COMPORTAMIENTO

Enfoque clásico de la causación del comportamiento



Estudio de las causas externas de la conducta

Recuperación del huevo por el ganso (Lorenz y Tinbergen 1938)

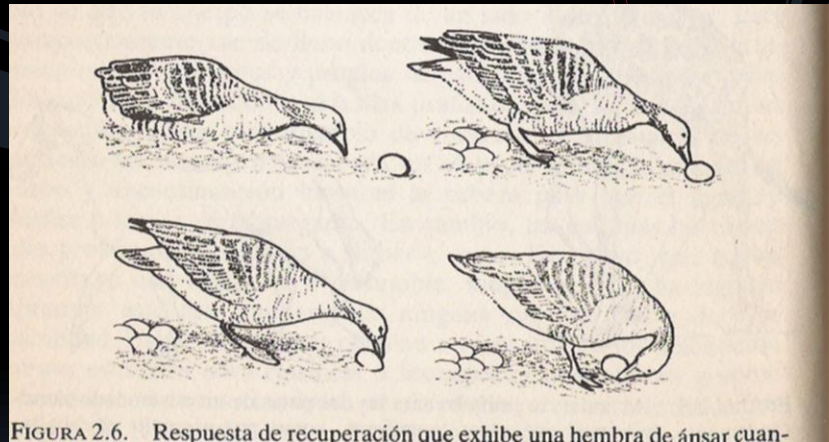


FIGURA 2.6. Respuesta de recuperación que exhibe una hembra de ánsar cuan-

Según la Etología Clásica esta conducta puede analizarse en tres elementos



Estímulos Señal

- Los animales no responden a todos los estímulos que inciden sobre ellos.
- Muestran *selectividad* hacia ciertas estimulaciones procedentes del ambiente exterior

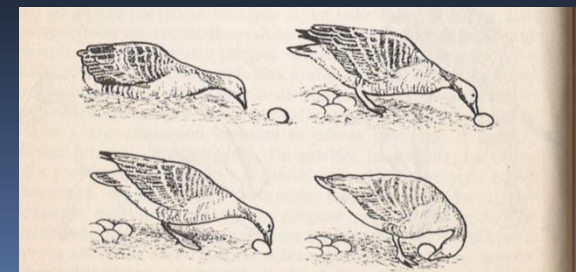
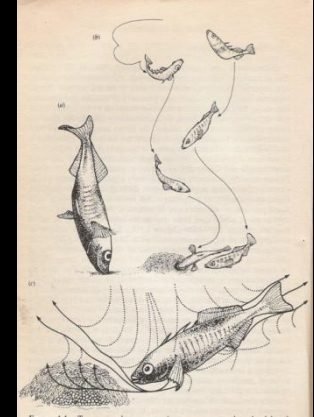
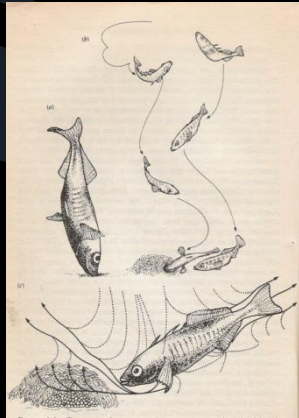


FIGURA 2.6. Respuesta de recuperación que exhibe una hembra de ánsar cuan-

Desencadenador social

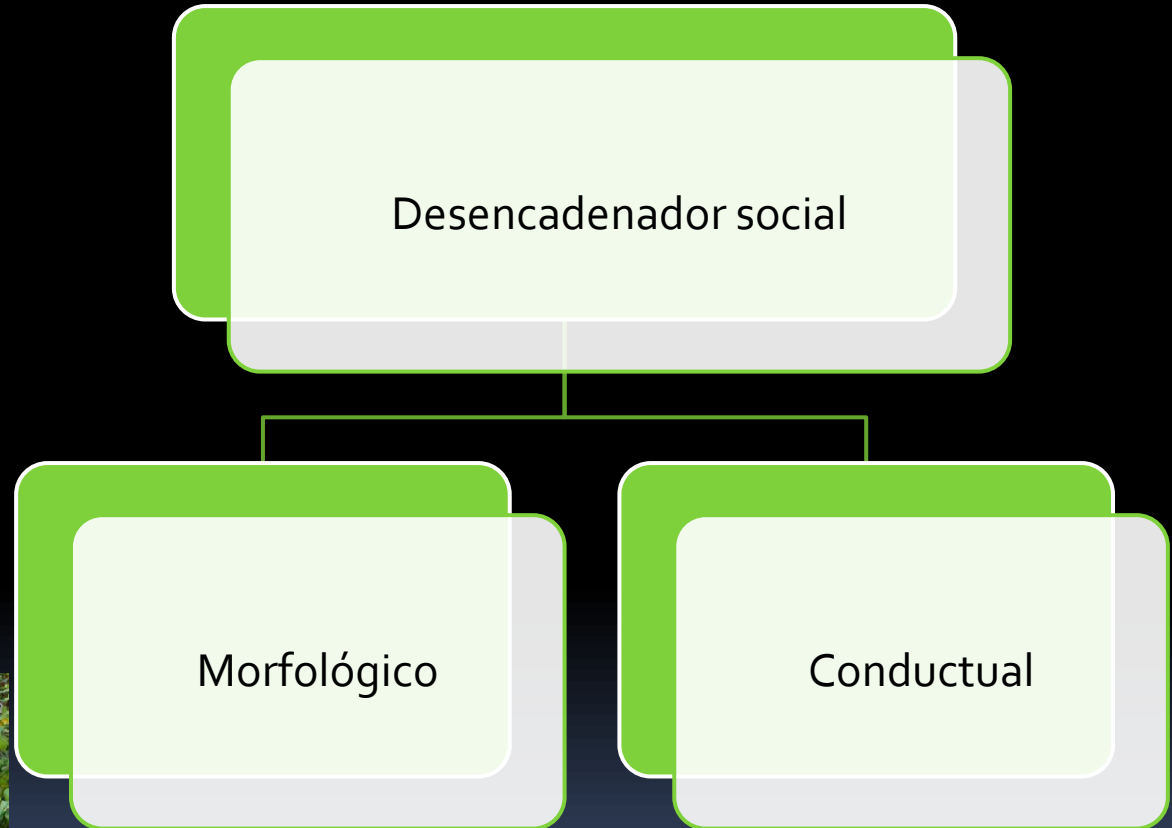
Cuando el estímulo señal es una característica morfológica o una conducta de otro animal



Desencadenador social

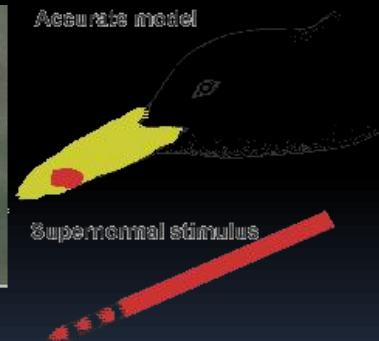
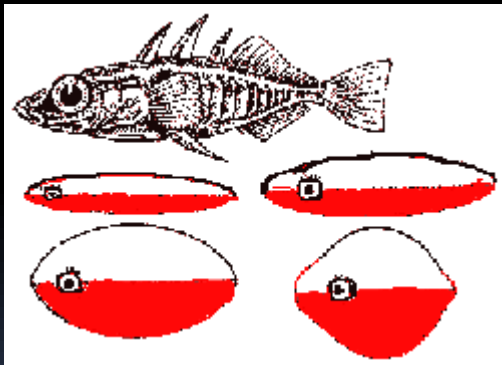
Han evolucionado para desempeñar la función de señales comunicativas y regular las interacciones entre individuos.

Estímulo desencadenador innato más estudiado por los etólogos clásicos



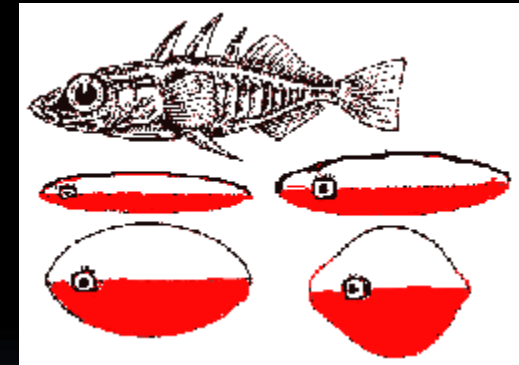
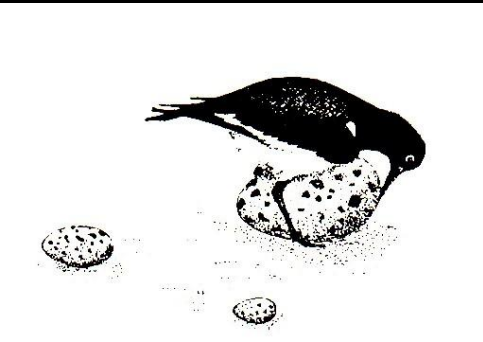
Desencadenador social

- Tinbergen (1951): estímulo señal para desencadenar la conducta de lucha en el gasterósteo; estímulo señal para desencadenar la conducta de abrir el pico en las crías de gaviota argentea.



Modelos artificiales para estudiar los estímulos desencadenadores: permiten aislar las características estimulares que controlan el desencadenamiento de la conducta

- Mecanismos de control externos de la conducta → estímulos supra-normales: modelos artificiales más eficaces que los originales naturales.



Pautas de Acción Fija (PAF)

- son formas de comportamiento estereotipadas o innatas que ocurrirían siempre de la misma manera no sólo en el mismo individuo sino en todos los representantes de la misma especie



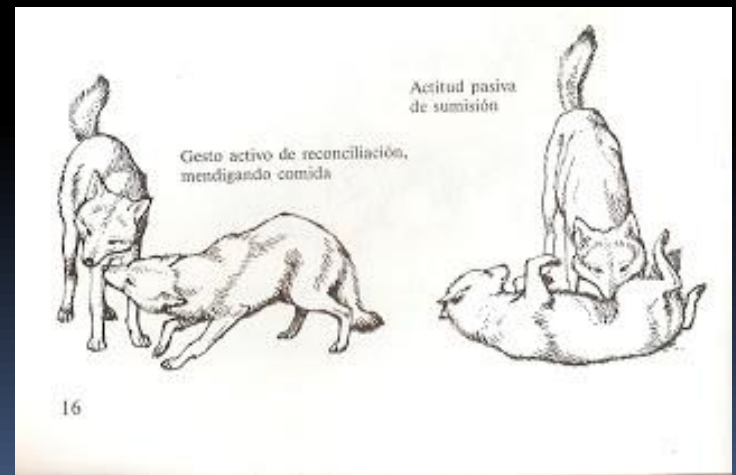
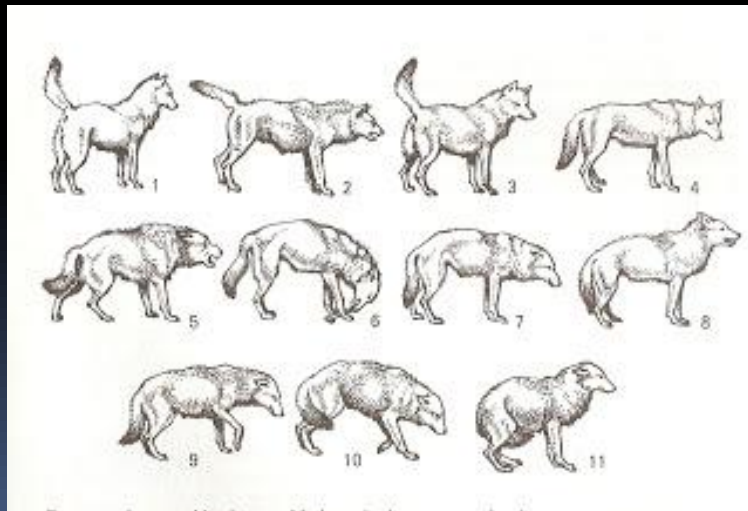
Pautas de Acción Fija (PAF)

- Lorenz (1981): concebía estas pautas como equivalentes a caracteres morfológicos pasibles de ser usados como criterios de clasificación taxonómica.
- PAF: desencadenadas por su correspondiente estímulo señal.



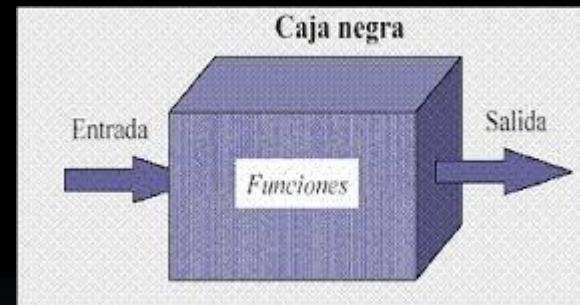
Pautas de Acción Fija (PAF)

- Desempeñan funciones específicas y son producto de la historia evolutiva de cada especie.
- Etología clásica: concebía el repertorio de la conducta de un organismo como un conjunto de PAF cuya descripción y catalogación conocida como la elaboración del *etograma* de la especie era la primera tarea del etólogo.



Mecanismos desencadenadores innatos (Lorenz y Tinbergen 1938)

- ¿Qué mecanismos hay en el interior de la caja negra para hacer que determinados estímulos produzcan determinadas respuestas específicas?



Mecanismos desencadenadores innatos (Lorenz y Tinbergen 1938)

- Estructuras internas hipotéticas que estarían conectadas, por una parte, a los órganos de los sentidos del animal, y, por otra, a los órganos efectores.

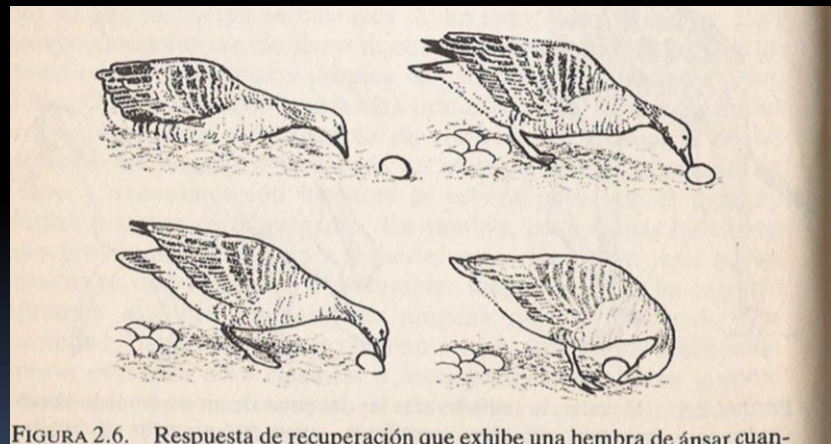
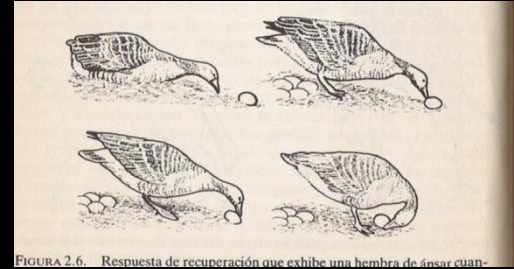
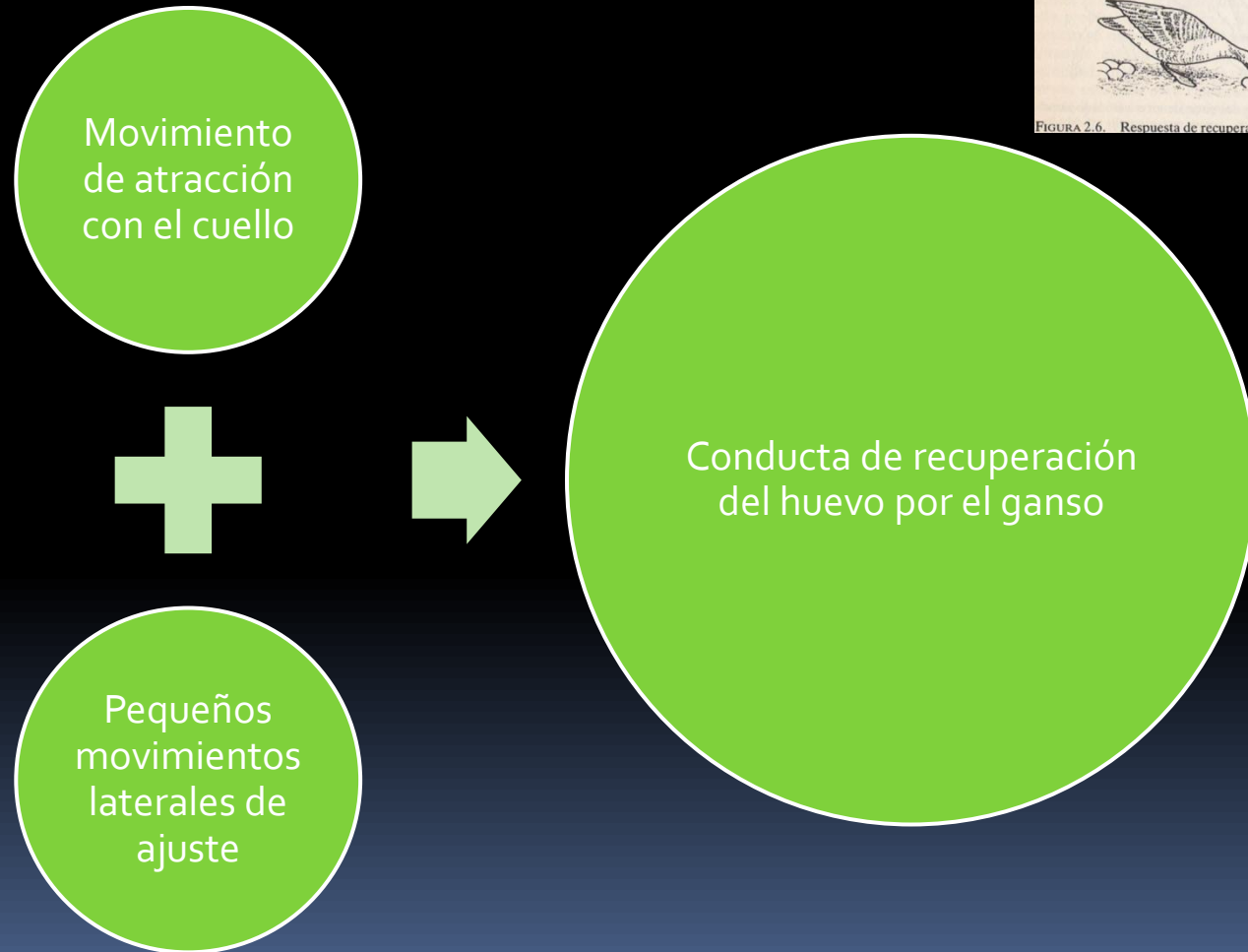


FIGURA 2.6. Respuesta de recuperación que exhibe una hembra de ánsar cuan-

Mecanismos desencadenadores innatos (Lorenz y Tinbergen 1938)



Conducta de recuperación del huevo por el ganso: el movimiento de atracción con el cuello

Visión del huevo:
estímulo
desencadenador

Mecanismo
desencadenador innato

PAF: no para hasta
ejecutarse por
completo

Conducta de recuperación del huevo por el ganso: movimientos laterales de ajuste

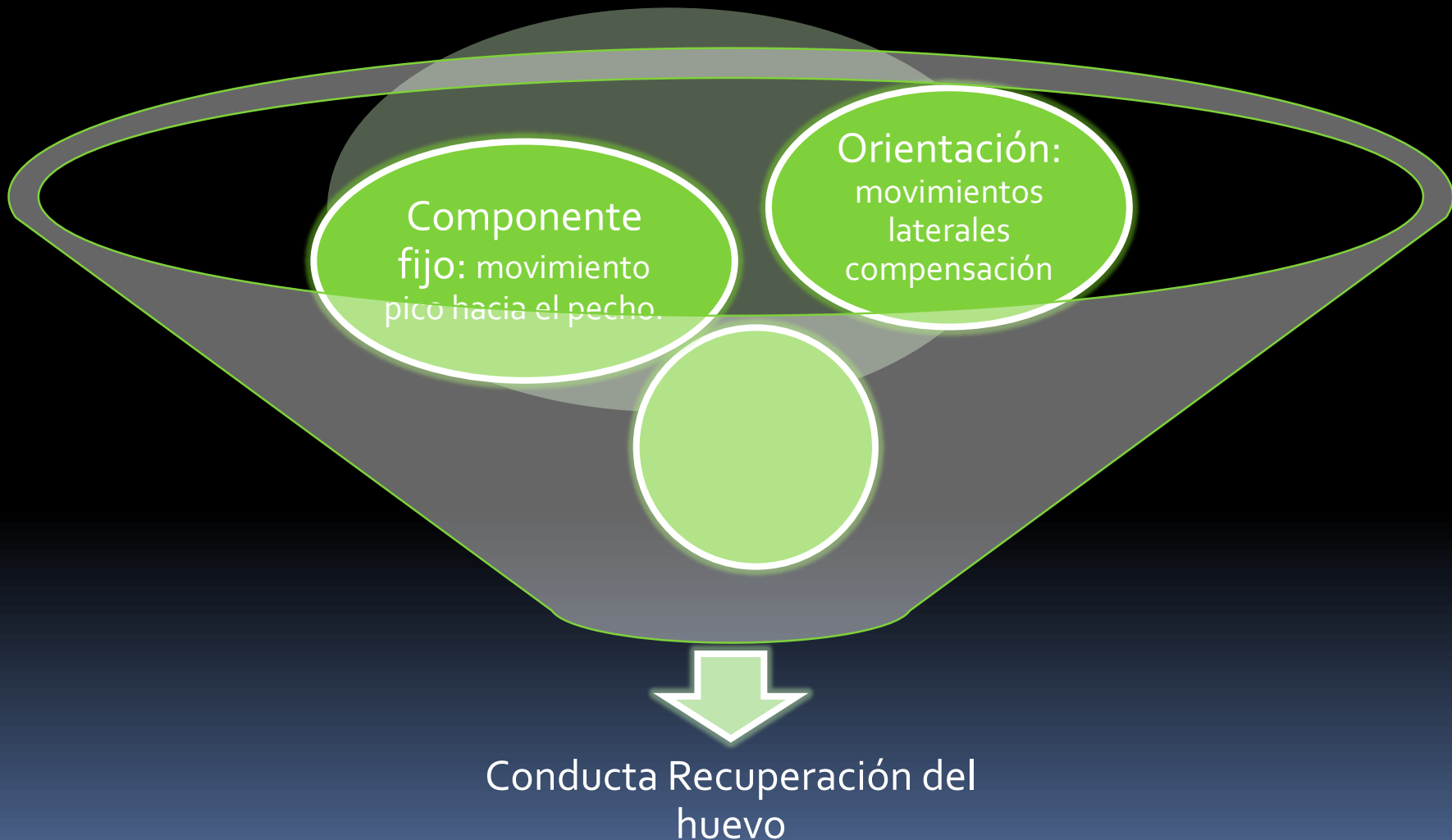
Sólo si

Huevo rueda

Se produce

Movimientos laterales de
ajuste

Conducta de recuperación del huevo por el ganso (Tinbergen 1951)



Mecanismos desencadenadores innatos





Causas internas

ENFOQUE CLÁSICO DE LA CAUSACIÓN DEL COMPORTAMIENTO

Conducta: vasto sistema de pautas de acción fija (Lorenz y Tinbergen)



Conducta de alimentación: cuando los estímulos procedentes del exterior no son el único factor que controla los mecanismos desencadenadores



Conducta de alimentación

- La presencia de comida puede provocar una ávida respuesta de ingestión o no...
- Intuitivamente recurrimos a algún factor interno que fluctúa en el tiempo para explicar por qué unas veces un estímulo desencadena una respuesta, y otras, no.
- El hecho que los animales puedan responder a los mismos estímulos de distinta manera en función del momento en que los perciben se toma como indicio que existen *causas internas* que controlan la conducta.



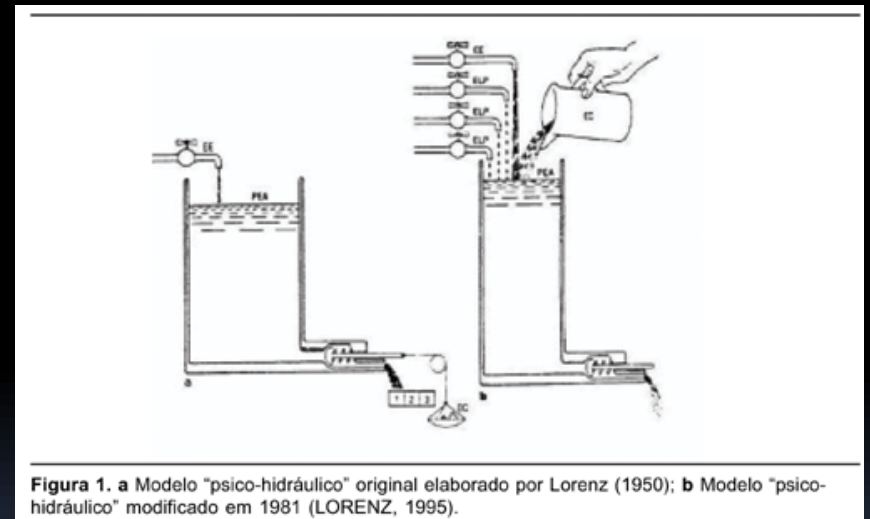
Causas internas de la causación del comportamiento

- El efecto de los estímulos señal depende de cuál sea el estado interno del organismo
- La visión del alimento desencadena la respuesta de ingerirlo sólo si el animal tiene *hambre, es decir, si su estado motivacional* interno es receptivo a ese estímulo y favorece esa respuesta.

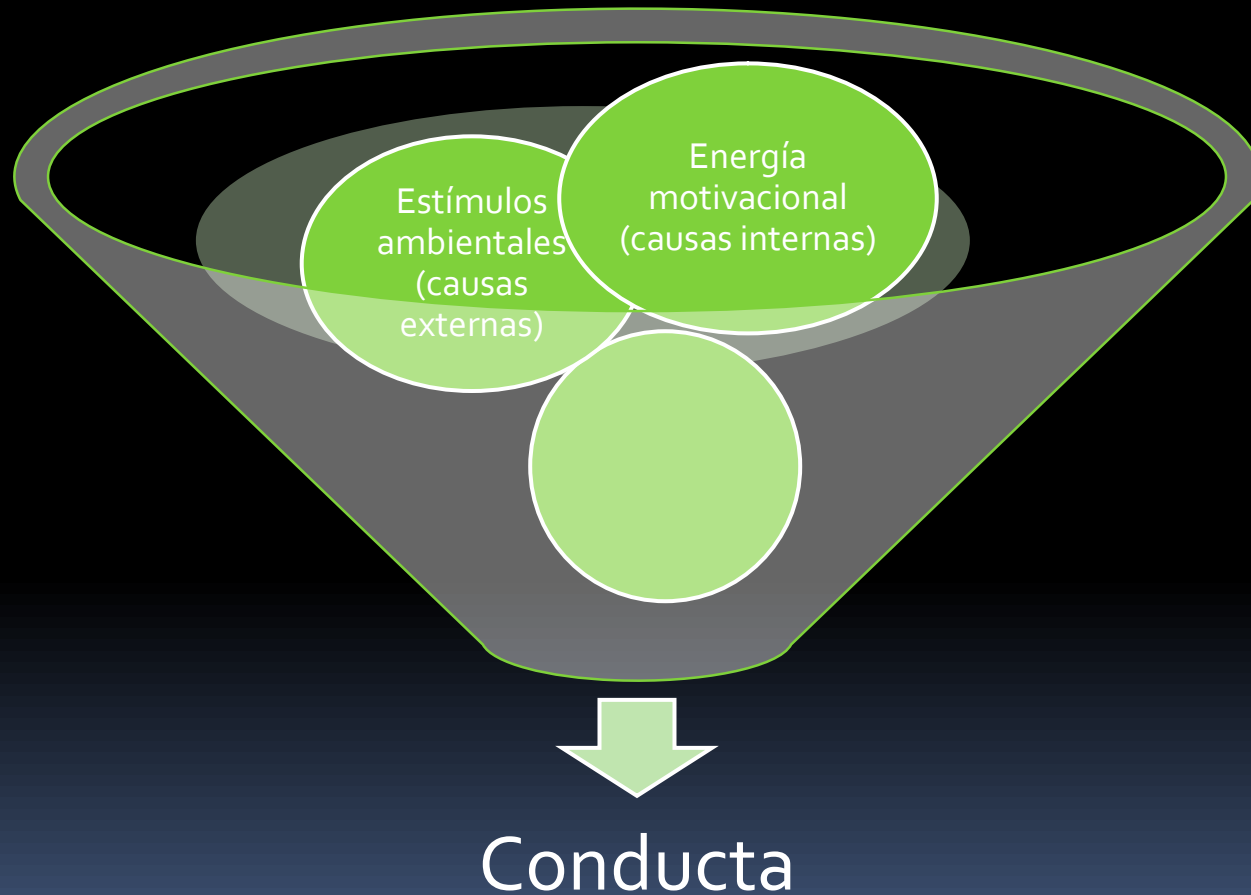


Modelos clásicos de motivación: Modelo Hidráulico de Lorenz (1950, 1981)

- los mecanismos de la conducta funcionan como cisternas, activando las pautas de conducta mediante la liberación de energía.
- La liberación de energía puede producirse por dos causas: la presencia de un estímulo externo que *tire del dispositivo que tapona la salida de la cisterna*, o la acumulación de una gran cantidad de energía que *empuje* el cierre aun en ausencia de un estímulo apropiado.
- Este modelo explicaría por qué los estímulos señal actúan o no, y por qué la intensidad de las respuestas del animal puede variar de un momento a otro.
- También explicaría las *actividades en el vacío: la realización de pautas de conducta en ausencia de las condiciones y estímulos pertinentes*.



Aparición de una conducta (Tinbergen 1951)



Modelos clásicos de motivación: modelo de Tinbergen: conducta reproductora del pez espinoso

- ESTÍMULO DESENCADENADOR

- Aumento de la temperatura y de la duración del día

Centro reproductivo

- Lugar apropiado para el territorio

- Freno activo

- Freno desactivado

Centro territorial

Macho intruso vientre rojo

Centro nidificación

Centro Agresión

Centro Cortejo

Centro Persecución

Centro Mordisco

Centro Amenaza

Mordisco

-



Etología clásica

- Desarrolló una serie de conceptos y modelos relativos a las causas externas e internas del comportamiento que durante muchos años constituyeron el modelo explicativo de la conducta animal.
 - Estos modelos fueron fecundos en la medida en que estimularon la realización de nuevas investigaciones.
 - Las investigaciones de los últimos 30 años han puesto de manifiesto que hay muchas conductas cuyos mecanismos son demasiado complejos para ser explicados satisfactoriamente mediante estos modelos.
 - Sin embargo, en la actualidad no existe un modelo de las causas de la conducta unánimemente aceptado por todos los etólogos.
- 



Causas externas

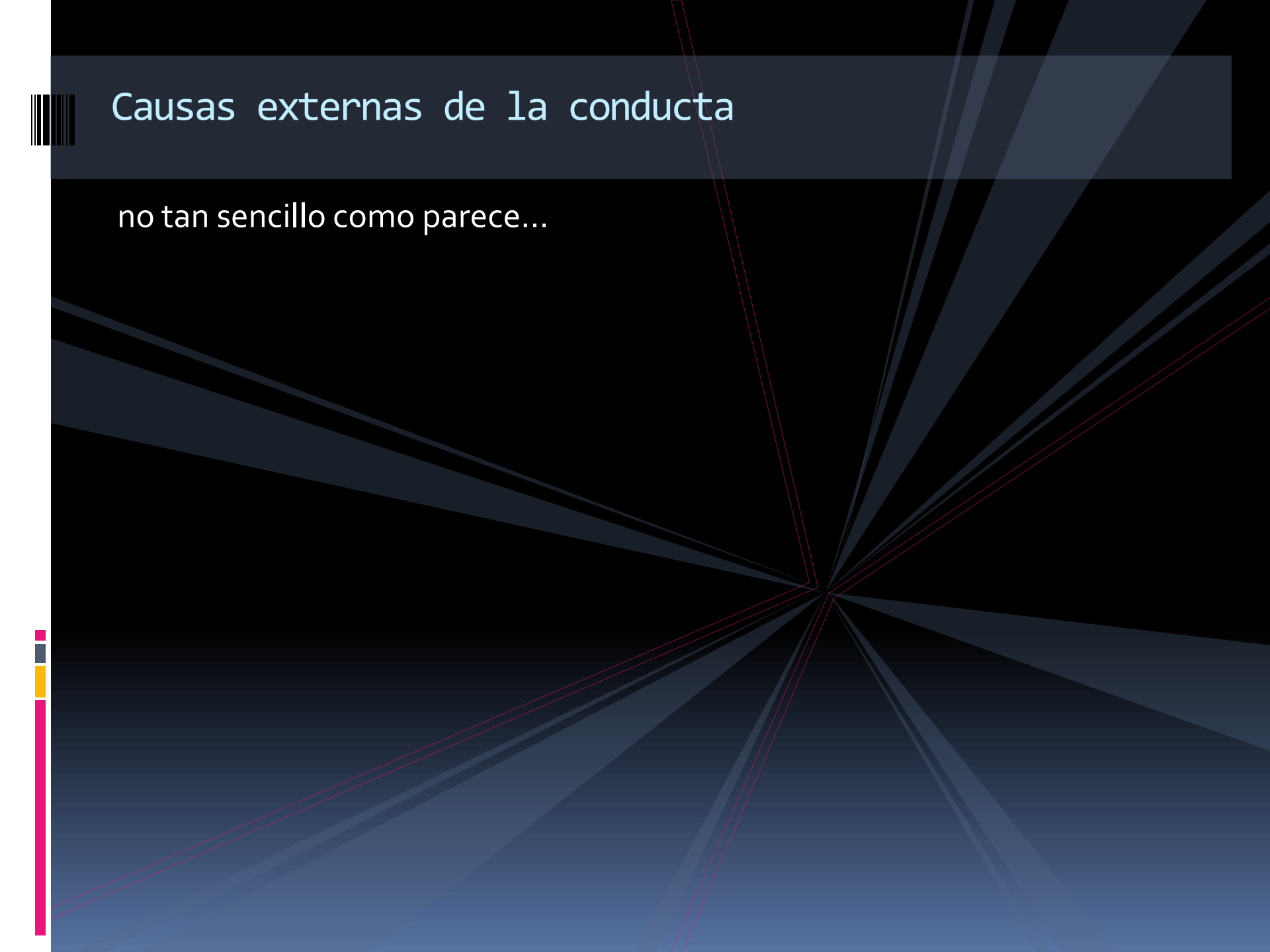


ENFOQUES ACTUALES



Causas externas de la conducta

no tan sencillo como parece...



Causas externas: recuperación de huevos en la gaviota argentea (*Larus argentatus*) (Baerends y Kruijt 1973)

- No parece depender del control sencillo y directo de un estímulo señal (el huevo fuera del nido), sino que depende de muchas otras variables:
 1. Los huevos deben estar a menos de 15 cm del nido
 2. En este intervalo de distancia, hay posiciones más eficaces que otras.
 3. Hay parámetros estimulares que son más eficaces en disparar la respuesta de recuperación.

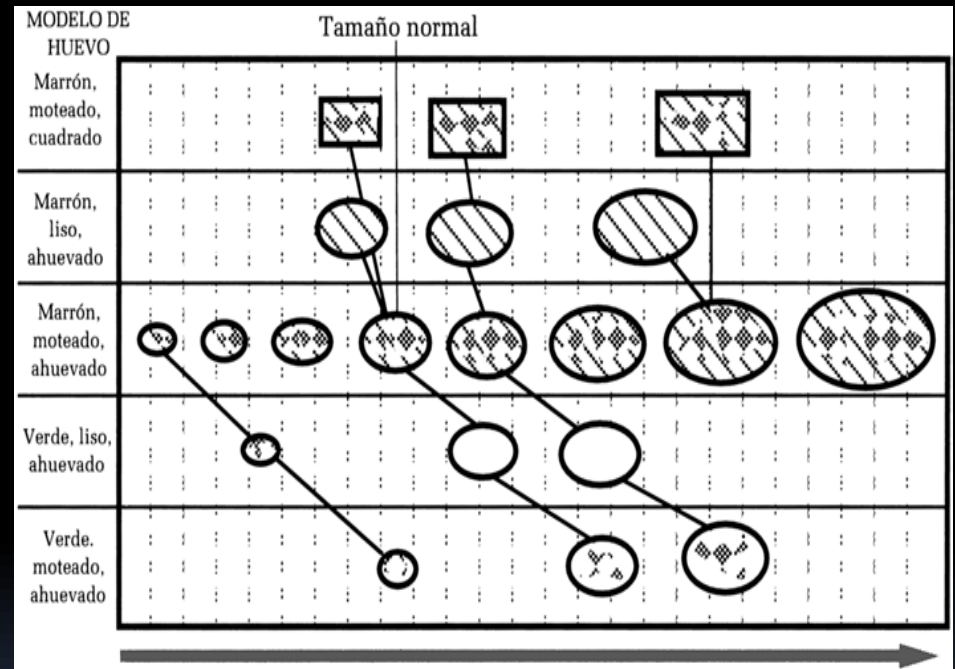


Recuperación de huevos en la gaviota argentea (Baerends y Kruijt 1973)

- Mediante modelos artificiales, estos autores determinaron que eran importantes:
 1. La posición con respecto al nido.
 2. Tamaño: cuanto más grande más fácilmente provocaba la conducta.
 3. El color: verdes y amarillo más eficaces que los azules.
 4. Textura: moteada evocaban más respuestas que los lisos.
 5. Forma: único aspecto estimular que apenas tenía efecto sobre la conducta de las gaviotas.

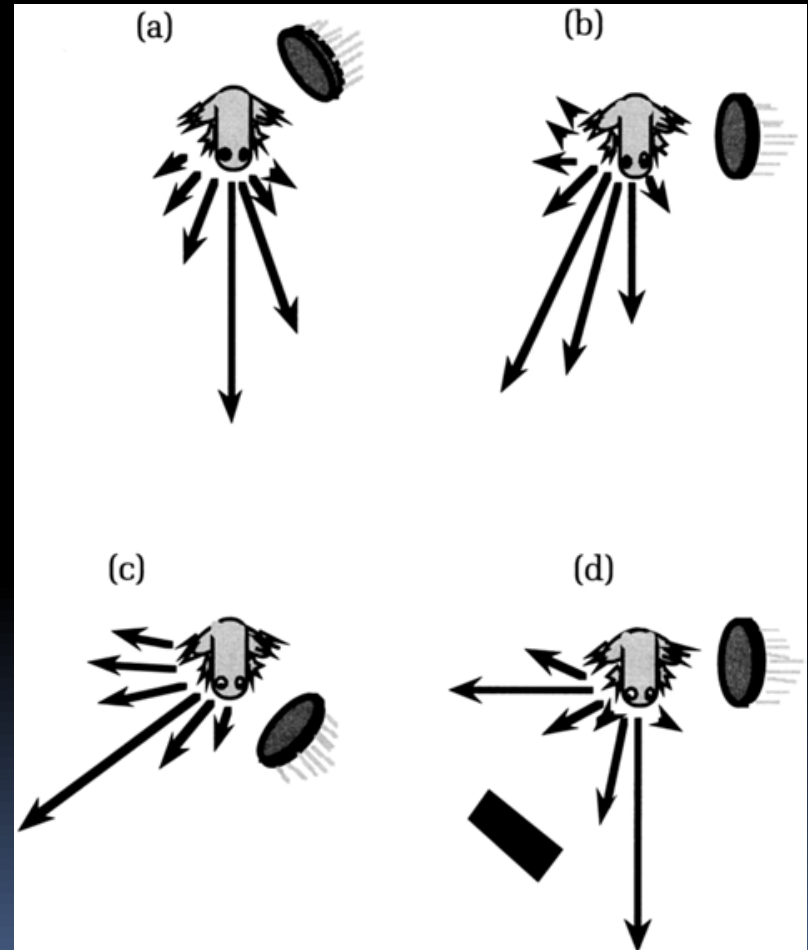
Pero lo más interesante fue...

- Que cuando esas características se sumaban en un modelo artificial parecía aumentarse la eficacia provocadora de la conducta de recuperación
- Así una conducta aparentemente tan sencilla como ésta, ocurre en respuesta a configuraciones estímulares complejas más que simples estímulos señal.



Causas externas: dirección de los saltos efectuados por la rana (*Rana pipiens*) en respuesta a la aparición de un objeto que se acerca amenazadoramente

- Puede parecer que la reacción de la rana es una simple respuesta automática que ocurre en función de la dirección desde la que incide el objeto amenazador, siendo la dirección de huida preferida la que forma un ángulo de unos 135 grados respecto a dicho objeto.
- Pero si se coloca un obstáculo a la vía de fuga más probable: la respuesta es el resultado de un proceso de cómputo más complejo de la información ambiental.



Causas externas: respuesta de chimpancé (*Pan troglodites*) cuando otro le dirige una vocalización de amenaza

- Su reacción puede variar en función de:
 1. Intensidad de la vocalización percibida
 2. Identidad del emisor.
 3. La posición de su oponente en la jerarquía de dominancia.
 4. Presencia de otros animales potenciales aliados o enemigos.
 5. Configuración estimular de naturaleza social constituida no sólo por los individuos presentes en ese momento sino también por la historia reciente de sus interacciones.





La investigación etológica actual

- Asume que sobre los mecanismos internos de los animales incide en todo momento una gran cantidad de información (externa e interna) que el organismo tiene que analizar e integrar.
 - Incluso en los casos que la etología clásica había identificado como simples estímulos señal, se comprueba que el animal tiene que percibir en realidad configuraciones estimulares relativamente complejas.
- 

Pautas de Acción Fija (PAF)

- Su carácter innato y estereotipado deben matizarse.
- Aún pautas básicamente innatas no son totalmente impermeables a la experiencia.
- El análisis detenido de la manera en que se ejecutan las pautas supuestamente «fijas» de acción pone de manifiesto que existe un grado considerable de variabilidad entre individuos e incluso dentro de un mismo individuo.
- Barlow (1977): *pautas de acción modales*
- Hay muchas las especies cuyo repertorio conductual difícilmente puede reducirse a un conjunto de pautas específicas que puedan describirse en detalle y de forma inequívoca. Ej: pautas de explotación de recursos alimenticios de *P. troglodytes*.
- Hoy se sabe que la mayor parte de la conducta de los animales no ocurre de acuerdo con las suposiciones acerca de las PAF y, por eso, se recomienda o prescindir del término o actuar con cautela al usarlo (Dawkins, 1986).

Mecanismos desencadenadores

- Quizás el concepto clásico que más ha sufrido con el paso del tiempo.
- Típicamente, la conducta de los animales parece estar controlada por mecanismos de *retroalimentación o feedback*.
- En el caso de la pauta de recuperación de huevos por el ganso, había un componente –los movimientos laterales de ajuste del pico– cuya ejecución dependía de la información de *retroalimentación que el* animal recibía táctilmente acerca de los efectos de sus movimientos sobre la posición del huevo.
- Asimismo, el hecho de que la estimulación que desencadena las pautas sea más compleja de lo que inicialmente se creía indica que los mecanismos internos para captar e integrar esa estimulación han de ser también mucho más complejos de lo que el concepto de mecanismo desencadenador suponía.

fine