

# LA GENÉTICA DEL COMPORTAMIENTO ANIMAL

Temple Grandin y Mark J. Deesing. 1998. Depto. de Ciencia Animal, Colorado State University, Fort Collins, Colorado 80523-1171

Publicado en: Temple Grandin (comp.), Genetics and the Behavior of Domestic Animals, San Diego, California: Academic Press, 1998 (Cap. 1) y en [www.grandin.com](http://www.grandin.com)

Traducción del Dr. Marcos Giménez Zapiola.  
[www.produccion-animal.com.ar](http://www.produccion-animal.com.ar)

Volver a: [Etología en general](#)

Un sol anaranjado brillante se está poniendo en el horizonte prehistórico. El cazador solitario vuelve al hogar tras un mal día de caza. Mientras atraviesa la última loma antes de llegar a casa, un movimiento rápido en unas rocas, a su derecha, atrae su atención. Al ir a mirar, descubre unos cachorros de lobo escondidos en una guarida poco profunda. Exclama "¡Huy... qué bueno! El enemigo... en su versión infantil".

Luego de una rápida revisión del lugar para ver si hay lobos adultos, se acerca con cautela. Los cachorros están visiblemente asustados y se amontonan unos contra otros mientras él se arrodilla ante la guarida... todos, excepto uno. El cachorro de pelaje más oscuro no demuestra ningún temor ante el acercamiento del hombre. "¡Ven aquí, pequeño enemigo! Déjame echarte un vistazo", le dice. Tras un intercambio mutuo de caricias del hombre y lamidas del cachorro, el hombre tiene una idea. "Si te llevo a casa conmigo esta noche, quizás mi mujer y mis hijos me perdonen por no haber cazado la cena... otra vez".

## INTRODUCCIÓN

Los párrafos antecedentes describen un escenario hipotético sobre el primer hombre que domesticó al lobo. Aunque hemos tratado de poner claridad en este asunto, el hecho es que nadie sabe con precisión cómo o por qué se produjo este primer encuentro. La estimación arqueológica más remota indica que sucedió en el Período Glacial tardío, aproximadamente 14.000 años AC (Boessneck, 1985). Otro escenario sería que los lobos se hayan domesticado a sí mismos. La presunción es que lobos tranquilos, con bajos niveles de miedo, fueron más propensos a alimentarse de carroña cerca de los agrupamientos humanos. Tanto Coppinger y Smith (1983) como Zeuner (1963) sugieren que las especies salvajes que luego fueron domesticadas comenzaron como seguidores de campamentos. Se cree que algunos lobos se alimentaban cerca de los grupos humanos o seguían a las partidas de cazadores; el ganado vacuno salvaje supuestamente invadía los sembradíos, y los felinos salvajes podrían haber incursionado en los graneros en busca de ratones. Sin embargo, las evidencias más recientes, obtenidas mediante secuencias del ADN mitocondrial de 67 razas de perros y lobos de 27 distintos lugares indica que los perros podrían haberse separado de los lobos hace más de 100.000 años (Vita y otros, 1997). En cualquier caso, los lobos convertidos en acompañantes tendrían que haber sido fáciles de tratar y dispuestos a relacionarse con los seres humanos. En el transcurso de unas pocas generaciones, los primitivos humanos podrían haber convertido a los lobos en perros mediante la selección y la crianza de los más mansos. Miles de años atrás, los seres humanos no sabían que el comportamiento animal era heredable. Sin embargo, incluso hoy las personas que crían perros, caballos, cerdos, vacunos o pollos notan que hay diferencias en el comportamiento de las crías. Algunos animales son amistosos y se acercan fácilmente a la gente, mientras que otros son tímidos y nerviosos.

## EFFECTOS GENÉTICOS DE LA DOMESTICACIÓN

Price (1984) definió la domesticación como un proceso por el cual una población de animales se adapta al hombre y al ambiente de cautiverio mediante una combinación de cambios genéticos, que suceden a lo largo de generaciones, y acontecimientos evolutivos inducidos por el ambiente, que se repiten en cada generación. En experimentos selectivos a largo plazo, diseñados para estudiar las consecuencias de la selección de animales de comportamiento del tipo manso o domesticado, Belyaev (1979) y Belyaev y otros (1981) estudiaron los zorros criados para la producción de pieles. El zorro colorado (*Vulpes fulva*) ha sido criado en granjas peleteras seminaturales durante más de 100 años, siendo seleccionado por características de su piel, no del comportamiento. Sin embargo, exhiben tres respuestas características distintivas en su respuesta al hombre. El 30% eran extremadamente agresivos hacia el hombre, el 60% eran temerosos o agresivos-temerosos, y el 10% demostraban una reacción exploratoria tranquila, sin miedo ni agresividad. El objetivo de los experimentos era producir animales cuyo comportamiento fuera similar al de los perros domésticos. Mediante la selección y la reproducción de los individuos más mansos, en 20 años el experimento logró convertir zorros salvajes en zorros-perros mansos, del tipo de los Border Collies. La población altamente seleccionada por mansedumbre de estos zorros-perros buscaba activamente el contacto humano, y gimoteaban y movían la cola cuando la gente se les acercaba

(Belyaev, 1979). Esta conducta contrastaba totalmente con la de los zorros salvajes, que exhibían una respuesta altamente agresiva y temerosa hacia los seres humanos. Keeler y otros (1970) describieron este comportamiento:

El zorro colorado salvaje (*Vulpes fulva*) es un manojito de nervios discordantes. Habíamos observado que el zorro colorado, cuando se lo somete por primera vez al cautiverio como adulto, despliega una cantidad de síntomas que se parecen mucho a los observados en casos de psicosis. Se parecen a una amplia gama de fobias, especialmente el miedo a los espacios abiertos, al movimiento, a los objetos de color blanco, a los sonidos, a los ojos, a los anteojos, a los objetos grandes y al hombre. Los animales exhiben pánico, ansiedad, miedo, aprehensión, y una desconfianza profunda en el entorno, que se manifiestan a través de: 1) posturas congeladas, de tipo cataléptico, acompañadas de una mirada perdida; 2) miedo a sentarse; 3) conducta retraída; 4) reacciones de fuga descontrolada, y 5) agresividad. Algunas veces, la tensión del cautiverio hace que se tornen profundamente perturbados y confusos, o les produce un estado de tipo depresivo. En algunos individuos, también se puede observar una excitación o inquietud extrema en respuesta a cambios múltiples en su entorno físico. Poco después de ser capturados, la mayoría de los zorros colorados adultos rompen sus dientes caninos contra las aberturas de nuestros cubículos de metal desplegado, en sus intentos por escapar. En un caso, un zorro recién capturado atacó frenéticamente la puerta de madera de su cubículo hasta caer muerto por agotamiento.

Aunque el estrés de la domesticación es grande, Belyaev (1979) y Belyaev y otros (1981) concluyeron que la selección por mansedumbre era efectiva a pesar de los muchos rasgos indeseables asociados con la mansedumbre. Por ejemplo, los zorros mansos tenían cría en la estación menos conveniente del año, desarrollaban un pelaje negro con rayas blancas y mostraban cambios en su patrón hormonal. Esto significa que su ciclo monoestral (celo una vez al año) se había perturbado, y los animales podían reproducirse en cualquier época del año. Además, hubo cambios de conducta simultáneos a los cambios en la posición de la cola y el perfil de las orejas, y a la aparición del hocico blanco, la raya blanca en la frente y el pelaje blanco en el hombro. El patrón de distribución del pelo blanco en la cabeza es parecido al de muchos animales domésticos (Belyaev, 1979). Los zorros más parecidos a los perros tenían manchas y franjas blancas en la cabeza, orejas caídas y colas alzadas en rulo, y se asemejaban más a los perros que a los zorros que evitaban a la gente. Los cambios en el comportamiento y en la morfología (aparición externa) también se correlacionaron con cambios en los niveles de las hormonas sexuales. Los zorros mansos tenían niveles más altos de serotonina neurotransmisora (Popova y otros, 1975). La serotonina es reconocida como inhibidora de ciertos tipos de agresión (Belyaev, 1979), y los niveles de serotonina aumentan en el cerebro de quienes consumen Prozac (fluoxetina).

El estudio de la genética del comportamiento puede contribuir a explicar por qué la selección a favor del temperamento calmo se relacionó con cambios físicos y neuroquímicos en los zorros de Belyaev. Los genetistas del comportamiento y los zootécnicos están interesados en entender los efectos que tienen sobre la conducta animal las influencias genéticas y los cambios en el ambiente o en el aprendizaje.

## **BREVE REVISIÓN HISTÓRICA DEL ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO ANIMAL**

Esta revisión histórica no pretende ser exhaustiva; nuestro objetivo es considerar algunos de los descubrimientos previos que tienen importancia para nuestro conocimiento actual del comportamiento animal, con énfasis particular en el tema de la influencia genética en la conducta de los animales domésticos.

En la primera mitad del siglo XVII, Descartes llegó a la conclusión de que "los cuerpos de los animales y los hombres actúan enteramente como máquinas, y se mueven de acuerdo con leyes meramente mecánicas" (citado en Huxley, 1874). Luego de Descartes, otros tomaron la tarea de explicar la conducta como una reacción a sucesos puramente físicos, químicos o mecánicos. Durante los siguientes tres siglos, el pensamiento científico acerca del comportamiento osciló entre la visión mecanicista, según la cual los animales son "autómatas" que se mueven por la vida sin conciencia ni sentido de su propia existencia, y una visión opuesta según la cual los animales tienen pensamientos y sentimientos similares a los de los seres humanos.

En El origen de las especies (1859), las ideas de Darwin sobre la evolución comenzaron a despertar serias dudas acerca de la visión mecanicista del comportamiento animal. Darwin observó que los animales comparten muchas características físicas, y fue uno de los primeros en ocuparse de la variación dentro de una misma especie, tanto en el comportamiento como en la apariencia física. Él creía que la selección artificial y la selección natural estaban íntimamente asociadas (Darwin, 1868), y delineó con gran sagacidad la teoría de la evolución sin tener ningún conocimiento de genética. En El origen del hombre (1871), llegó a la conclusión de que los rasgos del temperamento de los animales son heredados. También creía, como muchos otros científicos de su época, que los animales tienen sensaciones subjetivas y que pueden pensar. Escribió: "Las diferencias entre la mente del hombre y la de los animales superiores, por grandes que sean, son por cierto de grado y no de clase".

Otros científicos se hicieron eco de las implicancias de la teoría de Darwin en cuanto al comportamiento animal, y llevaron a cabo experimentos para investigar los instintos. Herrick (1908) observó el comportamiento de las aves salvajes con el objeto de determinar, primero, cómo se modifican sus instintos por obra de su capacidad de aprender, y segundo, el grado de inteligencia que alcanzan. Respecto del tema del pensamiento animal,

Schroeder (1914) concluyó: "La solución, si algún día llega, difícilmente evite ilustrar, si no la mente animal, al menos la del hombre". Para los científicos que estudiaban el comportamiento animal en situaciones naturales, ya era evidente a fines del siglo XIX que el enfoque mecanicista no podía explicar todas las conductas.

## EL CONDUCTISMO

A mediados del siglo XX, el pensamiento científico revirtió nuevamente hacia el enfoque mecanicista, y en Estados Unidos se impuso el conductismo. Los conductistas dejaban de lado tanto los efectos genéticos sobre el comportamiento como la capacidad de los animales para adentrarse en soluciones flexibles a los problemas. El fundador del conductismo, J.B. Watson (1930), afirmó que las diferencias en el ambiente pueden explicar todas las diferencias en el comportamiento, y no creía que la genética tuviera efecto alguno sobre la conducta. En *The Behavior of Organisms* (El comportamiento de los organismos), el psicólogo B.F. Skinner (1958) escribió que todo comportamiento puede ser explicado por medio de los principios de estímulo-respuesta y del condicionamiento operativo. La autora principal entrevistó al Dr. Skinner en la Universidad de Harvard en 1968. Ante una pregunta de ella sobre la necesidad de hacer investigación sobre el cerebro, él respondió: "No necesitamos saber acerca del cerebro, porque tenemos el condicionamiento operativo" (T. Grandin, comunicación personal, 1968). El condicionamiento operativo utiliza recompensas y castigos alimenticios para entrenar a los animales y modelar su comportamiento. En un experimento simple de la caja de Skinner, una rata puede ser entrenada a empujar una palanca para obtener comida cuando se enciende una luz verde, o a presionar muy rápidamente una palanca para evitar un choque eléctrico cuando se enciende una luz roja. La señal lumínica es el "estímulo condicionado". Las ratas y otros animales pueden ser entrenados para cumplir con una secuencia compleja de comportamientos, mediante el encadenamiento de una serie de respuestas condicionadas simples. Sin embargo, el comportamiento de una rata en una caja de Skinner es muy limitado. Se trata de un mundo con muy pocas variantes, y la rata tiene pocas oportunidades de utilizar sus comportamientos naturales. Sólo aprende a empujar una palanca para obtener comida o evitar un choque. Los principios de Skinner explican por qué una rata se comporta de cierta manera en los confines estériles de una caja plástica de 30 cm x 30 cm, pero no revelan mucho sobre el comportamiento de una rata en el basural local. Fuera del laboratorio, la conducta de una rata es más compleja.

## INSTINTOS VERSUS APRENDIZAJE

La influencia de Skinner en el pensamiento científico se debilitó en 1961, tras la publicación del artículo "The misbehavior of Organisms" (La inconducta de los organismos), de Breland y Breland. En él se describía cómo los principios skinnerianos chocaban con los instintos. Los Breland eran conductistas de la línea de Skinner, que trataron de aplicar los principios fundamentales del condicionamiento operativo a los animales amaestrados de las ferias y las exhibiciones circenses. Diez años antes de este artículo clásico, los Breland (1951) habían escrito "somos totalmente afirmativos y optimistas en el sentido de que los principios derivados del trabajo de laboratorio pueden ser aplicados al control extensivo del comportamiento animal en condiciones diferentes a las del laboratorio". Sin embargo, para 1961, luego de entrenar más de 6000 animales tan diversos como renos, cacatúas, mapaches, delfines y ballenas para ser exhibidos en zoológicos, museos de historia natural, muestras en grandes tiendas, convenciones de negocios y ferias, y programas de televisión, los Breland escribieron un segundo artículo, que fue publicado en la revista *American Psychologist* en 1961, en el cual sostuvieron "nuestra preparación en el conductismo no nos había preparado para el choque de algunos de nuestros fracasos". Uno de estos fracasos ocurrió cuando los Breland trataron de enseñar a unos pollos a permanecer quietos durante 10 a 12 segundos sobre una plataforma antes de recibir una recompensa alimenticia. Los pollos se quedaban quietos sobre la plataforma al principio del entrenamiento, sin embargo, una vez que aprendían a asociar la plataforma con la recompensa alimenticia, la mitad de ellos (50%) comenzó a arañar la plataforma, y otro 25% desarrolló otras conductas tales como picotear la plataforma. Los Breland salieron del paso de este desastre al desarrollar una prueba totalmente imprevista, que realizaba un pollo que encendía un aparato de música y bailaba. Comenzaron por enseñarle a los pollos a tirar de un gancho de goma que ponía en marcha una música. Cuando ésta arrancaba, los pollos saltaban sobre la plataforma y empezaban a arañarla y a picotearla hasta que se les entregaba la recompensa alimenticia. La prueba aprovechaba el comportamiento instintivo de los pollos en su búsqueda de alimento. La autora principal recuerda haber visto, en su adolescencia, una prueba similar en la Feria Estadual de Arizona, en la cual una gallina tocaba un piano en un pequeño granero rojo. La gallina picoteaba las teclas de un piano de juguete cuando se metía una moneda de un cuarto de dólar en una abertura, y dejaba de hacerlo cuando le llegaba la comida por una canaleta. Esta prueba funcionaba porque era muy parecida a la caja de Skinner de los ensayos de laboratorio.

Los Breland experimentaron otro fracaso notable cuando trataron de enseñar a mapaches a poner monedas en una alcancía. Dado que los mapaches son propensos a manipular objetos con las manos, esta tarea fue fácil al principio. A medida que el entrenamiento avanzaba, sin embargo, los mapaches comenzaron a frotar las monedas

entes de depositarlas en la alcancía. Este comportamiento era semejante al movimiento de lavar, que los mapaches hacían instintivamente para pedir comida. Los animalitos tenían dificultades, al principio, para largar las monedas, y las retenían y frotaban. Cuando los Breland introducían una segunda moneda, los mapaches se hacían casi imposibles de entrenar. Mientras frotaban una moneda contra la otra "de una manera muy avarienta", los mapaches se pusieron cada vez peores a medida que pasaba el tiempo. Los Breland llegaron a la conclusión de que los comportamientos innatos se suprimían en las etapas iniciales del entrenamiento, y a veces, durante buena parte del mismo, pero a medida que éste avanzaba, los comportamientos instintivos para la obtención de alimentos reemplazaban gradualmente a los condicionados. Los animales eran incapaces de superar sus instintos, y entonces ocurría un conflicto entre los comportamientos condicionados y los instintivos.

## LA ETOLOGÍA

Mientras Skinner y sus compatriotas norteamericanos refinaban los principios del condicionamiento operativo trabajando con millares de ratas y ratones, en Europa comenzaba a desarrollarse la etología. Esta consiste en el estudio del comportamiento animal en su ambiente natural, y el interés primario de los etólogos es el comportamiento instintivo o innato (Eibl-Eibesfeldt y Kramer, 1958). Básicamente, los etólogos creen que los secretos del comportamiento se encuentran en los genes del animal y en la forma en que esos genes han sido modificados a lo largo de la evolución para enfrentar entornos particulares. La tendencia etológica se originó en Whitman (1898), quien consideraba a los instintos como reacciones congénitas, que son tan constantes y características de cada especie que pueden tener significación taxonómica, al igual que las estructuras morfológicas. Una opinión similar fue sostenida por Heinroth (1918). Este entrenó pájaros que acababan de salir del cascarón, separándolos de ejemplares adultos de su misma especie, y comprobó que había movimientos instintivos que estas aves hacían sin haber observado a otras, tales como limpiarse las plumas, trinar o rasguñar.

El interés primario de los etólogos es entender los mecanismos y la programación que producen patrones innatos de comportamiento, y las motivaciones por las cuales los animales se comportan de la forma en que lo hacen. Konrad Lorenz (1939, 1965, 1981) y Niko Tinbergen (1948, 1951) catalogaron el comportamiento de numerosos animales en su medio ambiente natural. Juntos desarrollaron el etograma, que es una lista completa de todas las conductas que un animal despliega en su entorno natural. El etograma incluye los comportamientos innatos tanto como los adquiridos. Una contribución interesante a la etología provino de los estudios sobre la conducta de hacer rodar huevos que tiene el ganso gris (Lorenz, 1965, 1981). Lorenz observó que cuando una gansa clueca veía un huevo fuera de su nido, se le desencadenaba un programa instintivo para recuperarlo. La gansa se concentraba en el huevo, se erguía para extender su cuello más allá del mismo, y lo hacía rodar hacia atrás hasta meterlo en el nido. Este comportamiento se desenvolvía de una manera muy mecánica. Si se retiraba el huevo mientras la gansa comenzaba a extender el cuello, igualmente ella completaba el patrón de hacer rodar un huevo inexistente hacia el nido. Lorenz (1939) y Tinbergen (1948) llamaron a esto "patrón fijo de acción". Sorprendentemente, Tinbergen también descubrió que una gansa clueca puede ser estimulada a hacer el trabajo de rodar el huevo con cosas tales como una lata de cerveza o una pelota de béisbol. El patrón fijo de acción de hacer rodar el huevo de vuelta al nido puede ser desencadenado por cualquier cosa que haya fuera del nido que se parezca aun marginalmente a un huevo. Tinbergen constató que las gansas poseen un mecanismo genético de activación de este patrón fijo de acción. Lorenz y Tinbergen denominaron "estímulo señal" al objeto que desencadena la activación de un patrón fijo de acción. Cuando un ave madre ve la boca abierta de sus crías, esto desencadena el comportamiento maternal de alimentarlas, y la madre alimenta a sus crías. La boca abierta es otro ejemplo de estímulo señal, que actúa como un interruptor que enciende un programa determinado genéticamente (Herrick, 1908; Tinbergen, 1951). Los etólogos también explicaron la respuesta innata de escape de los gansos pequeños que recién han roto el cascarón. Cuando éstos son puestos a prueba con una silueta de cartón con forma de halcón que se mueve sobre ellos, esto desencadena una respuesta característica de escape. Los pequeños gansos se agazaparán o correrán. En cambio, cuando la silueta se invierte para que parezca un ganso, no hace efecto (Tinbergen, 1951). Diversos integrantes de la comunidad científica dudaban de la existencia de un instinto tan invariable, pues algunos científicos no lograron repetir los resultados de estos experimentos (Hirsh y otros, 1955). Recientemente, Canty y Gould (1995) replicaron estos experimentos clásicos y explicaron por qué habían fallado los otros. En primer lugar, los gansitos sólo responden a la silueta cuando tienen menos de siete días de edad. Segundo, se debe usar una silueta grande, que haga sombra. Tercero, los gansitos responden a diferentemente la percepción del predador, según las circunstancias. Por ejemplo, las aves sometidas a la prueba individualmente tratan de escapar de la silueta del halcón, y las aves criadas y expuestas en grupos tienden a agazaparse (Canty y Gould, 1995). No obstante ello, la base de la respuesta tiende a ser el miedo. Se ha comprobado que patitos de corta edad tienen una mayor variación en el pulso cardíaco cuando ven la silueta del halcón (Mueller y Parker, 1980).

Investigaciones de Balaban (1997) indican que las vocalizaciones y movimientos de cabeza de los pollos, que son propios de la especie, son controlados por grupos distintos de células cerebrales. Para demostrarlo, Balaban

trasplantó células nerviosas de embriones de perdices a embriones de pollos. Los pollos nacidos de los huevos trasplantados tuvieron trinos y movimientos de cabeza típicos de las perdices.

¿Hay patrones fijos de acción similares en los mamíferos? Fentress (1973) dirigió un experimento con ratones, que mostró claramente que los animales tienen patrones de comportamiento instintivo propios de cada especie, que no requieren de aprendizaje. Ratones de un día de vida fueron anestesiados y se les amputó una parte de sus patas delanteras. Se les dejó una parte suficiente de esas patas como para que pudieran caminar con facilidad. Las operaciones fueron realizadas antes de que los ratones tuvieran movimientos plenamente coordinados, de modo que no tuvieron oportunidad para aprender. Cuando estos ratones se hicieron adultos, siguieron teniendo comportamientos propios de su especie, como el movimiento de lavarse la cara. Los ratones normales cierran los ojos justo antes de que las garras pasen sobre su cara, y los amputados también los cerraban antes de que la garra inexistente les tocara la cara. Fentress (1973) concluyó que este experimento demostraba la existencia de instintos en los mamíferos.

## **LA CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO, HOY**

Dos años después del artículo de los Breland, Jerry Hirsh, de la Universidad de Illinois, escribió un artículo (1963) donde ponía énfasis en la importancia de estudiar las diferencias individuales. Según él: "Las diferencias individuales no son por accidente. Son generadas por propiedades de los organismos, que son tan fundamentales para la ciencia de la conducta como las propiedades termodinámicas lo son para la ciencia física". Hoy en día, los científicos reconocen las contribuciones tanto de los enfoques conductistas como de los etológicos para entender el comportamiento. La neurología moderna sostiene la visión darwiniana del comportamiento. Los cerebros de las aves y los mamíferos están contruidos con el mismo diseño básico. Todos tienen tronco, sistema límbico, cerebelo y corteza cerebral. Esta es la parte del cerebro que se utiliza para el pensamiento y la solución flexible de problemas. La mayor diferencia entre los cerebros de las personas y los animales es el tamaño y la complejidad de la corteza. Los primates tienen una corteza más grande y compleja que los perros o los cerdos, los cerdos tienen una corteza más compleja que las ratas o los ratones. Además, todos los animales poseen patrones motores innatos y propias de cada especie, que interactúan con la experiencia y el aprendizaje para formar la conducta. Ciertas conductas de los animales, salvajes o domésticos, se rigen básicamente por programas innatos e invariables. Sin embargo, hay otras conductas donde los factores más importantes son la experiencia y el aprendizaje. Un principio básico a tener en cuenta es que los animales con cerebros grandes y complejos se rigen menos por los patrones innatos de conducta. Por ejemplo, el comportamiento de las aves se rige más por el instinto que el de los perros, mientras que un insecto tendrá patrones de comportamiento más invariables. Este principio estaba claro para Yerkes, quien escribió (1905):

Ciertos animales son marcadamente plásticos o voluntarios en su comportamiento, mientras otros son tan marcadamente fijos o instintivos. En los primates, la plasticidad ha alcanzado su mayor nivel conocido de desarrollo; en los insectos, la fijación ha triunfado, la acción instintiva es predominante. La hormiga parece haber sacrificado la capacidad de adaptarse al desarrollo de la capacidad para reaccionar de cierta manera con rapidez, exactitud y uniformidad. A grandes rasgos, los animales pueden ser divididos en dos clases: aquellos que tienen en un alto grado la capacidad de adaptarse inmediatamente a sus condiciones, y aquellos que parecen ser automáticos, pues dependen de sus tendencias instintivas más que en su adaptación rápida.

## **INTERACCIÓN DE LA GENÉTICA Y LA EXPERIENCIA**

Algunos patrones de conducta son semejantes entre especies distintas, y algunos se encuentran solamente en una especie. Por ejemplo, los programas neurológicos que permiten a los animales caminar son similares en la mayoría de los mamíferos (Melton, 1991). Por otra parte, los rituales de cortejo de las aves son muy específicos a cada especie (Nottebohm, 1977). Algunos patrones innatos de comportamiento son muy rígidos, y la experiencia tiene escaso efecto sobre ellos; otras conductas instintivas pueden ser modificadas por el aprendizaje y la experiencia. El flehmen, que es la reacción de fruncido del labio superior del toro cuando olfatea una vaca en celo, o la reacción de arrodillarse (lordois) que tiene la rata en estro, son ejemplos de comportamientos rígidos. En los mamíferos recién nacidos, la conducta de mamar a la madre es otro caso de sistema de comportamiento muy arraigado. La respuesta de mamar no varía: los mamíferos recién nacidos chupan prácticamente cualquier cosa que se les ponga en la boca.

Un ejemplo de conducta innata que es afectada por el aprendizaje es la construcción de cuevas en las ratas. Boice (1977) descubrió que las ratas de Noruega silvestres y las ratas albinas de laboratorio cavan madrigueras complejas. El aprendizaje tiene algún efecto sobre la eficiencia del cavado, pero la configuración de las cuevas era la misma para las ratas silvestres y las domésticas. Las ratas albinas de laboratorio cavaban excelentes madrigueras la primera vez que se las colocaba en una jaula con piso de tierra. La construcción de nidos por parte de las cerdas paridas es otro ejemplo de interacción entre instinto y aprendizaje. Cuando una cerda tiene su primera parición, muestra un impulso incontrolable de hacer un nido. Se trata de una conducta muy arraigada que

responde a cambios hormonales, pues se la puede inducir con inyecciones de prostaglandina F2a (Widowski y Curtis, 1989). No obstante, las cerdas ganan experiencia, con cada parición exitosa, acerca de cómo hacer un mejor nido.

Otros comportamientos son casi totalmente aprendidos. Algunas gaviotas aprenden a arrojar ostras sobre rocas para romperlas y comer su contenido, mientras que otras las arrojan en los caminos para que las rompan los automóviles (Grandin, 1995). Muchos animales, desde los monos hasta las aves, utilizan instrumentos para obtener comida. Griffin (1994) y Dawkins (1993) presentan numerosos ejemplos de animales que exhiben comportamientos aprendidos complejos y soluciones flexibles a problemas.

Las conductas innatas orientadas a obtener alimento, tales como pastorear, buscar carroña o cazar, dependen más del aprendizaje que las conductas usadas para consumir el alimento una vez obtenido. El comportamiento sexual, el anidamiento, las conductas de comer o de matar las presas, tienden a ser regidas más por el instinto (Gould, 1977). Dado que la búsqueda de alimento depende más del aprendizaje, los animales salvajes son más flexibles y pueden adaptarse a distintos medios ambientes. Las conductas usadas para matar o consumir alimentos pueden ser iguales en cualquier ambiente. Mayr (1974) denominó a estos distintos sistemas de comportamiento "abiertos" o "cerrados" a los efectos de la experiencia. Una leona que caza su presa, en una secuencia en la cual la reconoce a la distancia y la acecha cuidadosamente mientras se le aproxima, es un caso de sistema abierto. Herrick (1910) sostiene que "los detalles de la cacería varían cada vez que ella caza; por ende, ninguna combinación de arcos reflejos instalados en el sistema nervioso será adecuado para enfrentar las infinitas variaciones en los requerimientos para obtener alimento".

## INTERACCIONES COMPLEJAS

Algunas de las interacciones entre la genética y la experiencia poseen efectos muy complejos en el comportamiento. En las aves, el pinzón aprende a cantar un trino exclusivo de su especie, incluso cuando se lo cría en una caja insonorizada, donde es incapaz de oír a otras aves (Nottebohm, 1970, 1979). Sin embargo, cuando se permite a los pinzones escuchar el canto de otros pájaros, desarrollan un trino más complejo. El patrón básico del canto del canario emerge aun en ausencia de modelos auditivos de la propia especie (compañeros de bandada) (Metfessel, 1935; Poulsen, 1959). Los canarios jóvenes imitan el canto de los canarios adultos que pueden escuchar, y cuando se los cría en grupos desarrollan patrones de canto compartidos por todos los miembros (Nottebohm, 1977). Muchas aves, como el gorrión de cresta blanca, el pinzón y el loro, pueden desarrollar cantos que equivalen a dialectos locales (Nottebohm y otros, 1976). Los gorriones pueden aprender cantos cuando se les hace oír grabaciones de tonos puros o sobretonos armónicos. Las aves entrenadas con sobretonos armónicos aprenden a cantar canciones con dichos sobretonos, pero pasado un año de aprendidas, el 85% de sus cantos vuelven a los patrones innatos, compuestos de tonos puros (Nowicki y Marler, 1988). Otros experimentos, dirigidos por Mundinger (1995), trataron de determinar la contribución relativa de la genética y el aprendizaje en el canto de los pájaros. Líneas endocriadas de canarios roller y border fueron estudiadas junto con cruza híbridas de ambas. Además, ejemplares de cada línea fueron criados por hembras de la otra, para controlar los efectos del comportamiento maternal. Los machos de cada línea (roller y border) preferían cantar los patrones de canto innatos, en vez de copiar los de sus tutoras. Los híbridos preferían aprender algo de ambos cantos. Además, los canarios eran capaces de aprender trozos de cantos ajenos a su especie, pero mostraban una preferencia marcada por los propios. Comparando estos animales con los de las pruebas de Breland y Breland (1961), se observa que las aves pueden ser entrenadas para cantar un canto diferente al de su especie, pero los patrones de base genética tienen una fuerte tendencia a imponerse al aprendizaje. En esta revisión bibliográfica, se observa claramente que los patrones innatos pueden ser corregidos en los mamíferos, pero que finalmente los animales tienden a retornar a las conductas innatas.

## LA PARADOJA DE LA NOVEDAD

Novedad es todo aquello que es nuevo o extraño en el entorno de un animal. La novedad es una paradoja, porque atrae a la vez que provoca miedo. Esta paradoja se acentúa en aquellos animales que tienen un temperamento nervioso o excitable. Skinner (1922) observó que un animal huidizo, como el antílope americano, se aproximará a una persona echada en el piso sosteniendo una bandera roja. Einarsen (1948) observó también que ciertos animales salvajes se acercan a diversos objetos de gran tamaño que son potencialmente peligrosos, como una pala mecánica. Más recientemente, Kruuk (1972) también constató esta atracción y reacción ante la novedad en las gacelas Thompson del África. En grupos pequeños, las gacelas Thompson están muy alertas a sus predadores (Elgar, 1989). Los animales que subsisten en medios salvajes mediante la fuga están más atentos a las novedades que los animales más plácidos. Las gacelas también pueden distinguir entre un predador peligroso en actitud de caza y otro que no está cazando. Los predadores más peligrosos suscitan los grados más altos de atracción en las gacelas Thompson. A menudo se acercan al leopardo cuando éste no está cazando. Cuando un

predador camina a través de una manada de gacelas Thompson, el tamaño de la zona de fuga varía según la especie del predador.

## **REACCIÓN A LA NOVEDAD**

Confrontados con una novedad súbita, los animales altamente reactivos son más propensos a tener una fuerte reacción de miedo. Los ejemplos de novedad súbita incluyen el ser colocados en una nueva jaula, el transporte en un vehículo extraño, un ruido fuerte inesperado o ser largado en un espacio abierto. Mediante el uso de diversos ambientes experimentales, Hennessy y Levine (1978) descubrieron que las ratas exhiben distintos grados de estrés y niveles de la hormona del estrés, que son proporcionales a cuán novedoso sea el ambiente en que se las coloca. Una jarra de vidrio, por ejemplo, les parece totalmente nueva en comparación con el cubículo de laboratorio al que los animales ya están acostumbrados. Para las ratas, era más estresante ser puestas en una jarra de vidrio que en un cubículo limpio de laboratorio sin paja en el piso.

## **REACCIONES DEL GANADO Y LAS AVES DE CORRAL ANTE LAS NOVEDADES**

Distintos estudios sobre la reacción de animales de granja ante la novedad han sido dirigidos por Moberg y Wood (1982), Stephens y Toner (1975) y Dantzer y Mormede (1983). Cuando se sitúa a terneros en una pista de pruebas abierta que difiere mucho de sus corrales de origen, exhiben los niveles más altos de estrés (Dantzer y Mormede, 1983). Los terneros criados bajo techo sufrieron más estrés al ser llevados a una pista abierta, y los terneros criados en lugares abiertos sufrieron más estrés al ser llevados a una pista techada. El segundo autor de este artículo ha observado con dolor numerosas reacciones similares en caballos. Cuando los caballos son llevados por primera vez a las montañas, hasta aquellos animales bien entrenados, que están habituados a distintas pistas de exhibición, pueden entrar en pánico al ver una mariposa u oír una rama que se quiebra en una senda de montaña.

## **LOS FACTORES GENÉTICOS Y LA NECESIDAD DE NOVEDADES**

En mamíferos y aves, el desarrollo normal del cerebro y de los órganos sensoriales requiere del contacto con novedades y estímulos sensoriales variados. La investigación de Hubel y Wiesel (1970), que les valió el premio Nobel, demostró que el sistema visual de los gatos recién nacidos sufre un daño irreparable si ellos no reciben estímulos visuales variados durante su desarrollo. Cuando los perros se crían en entornos opacos y carentes de estímulos, son más excitables (Walsh y Cummins, 1975; Melzak y Burns, 1965). Schultz (1965) sostuvo que "cuando la variación en los estímulos es limitada, la regulación central de los umbrales de sensibilidad funcionará a niveles más bajos de estimulación". Krushinski (1960) estudió la influencia de las condiciones aisladas de crianza en el desarrollo de reacciones de defensa pasiva (agresión temerosa) en perros, y encontró que la expresión de reacciones bien definidas de miedo depende del genotipo del animal. Perros de razas Airedale y ovejeros alemanes fueron criados en condiciones de libertad (en hogares) y en aislamiento (en caniles). Este autor descubrió que la reacción de defensa pasiva se desarrollaba más agudamente, y alcanzaba un nivel superior, en los ovejeros alemanes que en los Airedale, criados todos ellos en aislamiento. En general, los animales criados en aislamiento se tornan más susceptibles a los estímulos sensoriales, porque su sistema nervioso procura readaptarse a la carencia previa de estimulación.

En un experimento con pollos, Murphy (1977) halló que los miembros de una línea genética huidiza eran más propensos a entrar en pánico cuando se introducía una pelota en su corral, pero también mostraban más atracción por un alimento nuevo que las aves de líneas genéticas más calmas. Cooper y Zubeck (1958), y más tarde, Henderson (1968) comprobaron que las ratas seleccionadas por su temperamento opaco mejoraban notablemente en el aprendizaje de laberintos cuando se las alojaba en un cubículo lleno de objetos diferentes. Las ratas seleccionadas por su alta inteligencia, en cambio, no respondían mayormente al enriquecimiento del entorno. Grenough y Juraska (1979) constataron que la crianza de las ratas en un medio ambiente pleno de objetos nuevos mejoraba el aprendizaje y aumentaba el crecimiento de sus dendritas o terminales nerviosas del cerebro.

Los cerdos criados en corrales de hormigón también buscan estímulos (Grandin, 1989a y b; Wood-Gush y Vestergaard, 1991; Wood-Gush y Beilharz, 1983). Los cerditos, cuando se les permite elegir entre un objeto conocido y uno nuevo, prefieren al nuevo (Wood-Gush y Vestergaard, 1991). Los cerdos criados en instalaciones de cemento sienten una fuerte atracción por objetos nuevos, a los que manipulan y muerden. La autora principal ha observado frecuentemente que los cerdos de líneas híbridas nerviosas y excitables suelen morder con fuerza las botas y la vestimenta de los operarios. Este comportamiento es menos común en las líneas genéticas de temperamento plácido.

Aunque los cerdos de líneas híbridas sienten una gran atracción por las novedades, si se arroja un objeto nuevo en sus corrales, habrá una fuerte reacción inicial de fuga. En comparación con las líneas genéticas calmas, los cerdos de las líneas híbridas más nerviosas se amontonan unos sobre otros y chillan más cuando se asustan. Los productores de cerdos informan que los porcinos híbridos, nerviosos, de crecimiento rápido y magros, se muerden las colas entre ellos con más frecuencia que los de líneas genéticas más mansas. Esta conducta de comerse las

colas también es más frecuente cuando los cerdos están alojados en corrales con piso de hormigón, que les impide hojar.

La autora principal también ha observado esta atracción y reacción ante las novedades en el ganado vacuno. El bovino se aproxima a un pedazo de papel tirado en el piso y lo lame, siempre que pueda hacerlo voluntariamente. En contraste, el mismo pedazo de papel volando al viento puede desencadenar una respuesta masiva de fuga. La experiencia práctica de ambos autores sugiere que los caballos muy reactivos son más propensos a desarrollar vicios tales como morder el comedero o moverse en zigzag cuando se los encierra mucho tiempo en establos en los que no pueden hacer ejercicio. Si se les niega el acceso a la variedad y la novedad en sus entornos, los animales más reactivos se adaptarán peor que los animales pertenecientes a líneas genéticas más tranquilas (Price, 1984).

En resumen, la novedad es algo a la vez temido y buscado, tanto por los animales salvajes como por los domésticos. Lo novedoso se hace más deseable para el animal cuando éste se le puede aproximar lentamente. Cuando los animales son confrontados súbitamente con una novedad, en cambio, ésta les produce miedo.

## TEMPERAMENTO

Los factores genéticos influyen sobre las diferencias de temperamento en animales tan distintos como las ratas, los pollos, las vacas, los cerdos y los humanos (Murphey y otros, 1980b; Kagan y otros, 1988; Grandin, 1993b; Fordyce y otros, 1988; Fujita y otros, 1994; Hemsworth y otros, 1990; Broadhurst, 1975; Reese y otros, 1983; Murphy, 1977; Tulloh, 1961; Blizard, 1971). Algunos individuos son cautelosos y temerosos, y otros son calmos y plácidos. Boissy (1995) sostuvo que "la temerosidad es una característica psicológica básica de cada individuo, que lo predispone a percibir y a responder de una forma similar a una amplia gama de sucesos potencialmente temibles". En todos los animales, los factores genéticos influyen sobre las reacciones a situaciones que producen miedo (Davis, 1992; Murphey y otros, 1980b; Kagan y otros, 1988; Boissy y Bouissou, 1995). Por lo tanto, el temperamento está determinado en parte por la respuesta del individuo ante el miedo. Rogan y LeDoux (1996) sugieren que el miedo es el producto de un sistema neural que evolucionó para detectar el peligro, y que hace que el animal genere una respuesta que lo proteja. Plomin y Daniels (1987) hallaron una influencia genética sustantiva en la timidez (temerosidad) de los niños. La conducta tímida en situaciones novedosas es una característica psicológica estable de ciertos individuos. La timidez es considerada, además, como uno de los aspectos más heredables del temperamento humano a lo largo de la vida.

En un experimento diseñado para controlar los efectos maternos sobre el temperamento y la emocionalidad, Broadhurst (1960) dirigió ensayos de crianza adoptiva cruzada con dos corrientes genéticas de ratas, llamadas reactivas a Maudsley (MR) y no-activas a Maudsley (MNR). Estas líneas de ratas han sido seleccionadas según sus niveles altos o bajos de reactividad emocional. Los resultados mostraron que los efectos maternos no fueron lo suficientemente fuertes para tapar las diferencias de temperamento de ambas líneas (Broadhurst, 1960). El efecto materno puede afectar el temperamento, pero no alcanza a cambiar el temperamento de un animal que ha sido criado por una madre de la línea opuesta. En una revisión amplia de la bibliografía, Broadhurst (1975) examinó el papel de la herencia en la formación del comportamiento, y encontró que las diferencias de temperamento entre ratas persisten cuando todos los individuos son criados en el mismo medio ambiente.

## LA MEDICIÓN DE COMPORTAMIENTOS BASADOS EN EL MIEDO

Un método para poner a prueba la temerosidad es el ensayo a campo abierto (Hall, 1934). La colocación repentina de un animal en una pista de pruebas abierta sirve para medir diferencias en la temerosidad, y ha mostrado diferencias entre líneas genéticas distintas de una misma especie de animales. El piso de la pista de pruebas suele estar marcado con una grilla, a fin de medir cuánto se mueven y exploran los animales. Huck y Price (1975) demostraron que las ratas domésticas son menos temerosas, y caminan más alrededor de la pista abierta que las ratas salvajes. Price y Loomis (1973) explicaron que algunas corrientes genéticas de ratas son menos temerosas que otras, y que exploran más la pista de pruebas abierta que otras. Eysenck y Broadhurst (1964) encontraron que los roedores con alta reactividad emocional eran más temerosos, y que exploran menos el espacio abierto que las líneas genéticas plácidas.

En su estudio de los efectos de la genética en el comportamiento, Fuller y Thompson (1978) concluyeron que "no es suficiente proveer simplemente el mismo ambiente definido y controlado a cada grupo genético. Las condiciones no sólo deben ser uniformes para todos los grupos, sino que además deben ser favorables al desarrollo de la conducta bajo estudio". Por ejemplo, durante la Segunda Guerra Mundial, Krushinski (1960) investigó en la Unión Soviética la aptitud de los perros para recibir entrenamiento para servicios antitanques o como sabuesos preparados para olfatear el rastro de personas. Los perros eran atados a una estaca clavada en el suelo, y la persona que habitualmente los atendía los dejaba darle una lamida al plato de comida y luego los invitaba a seguirlo mientras retrocedía 10 a 15 metros. La actividad del perro era medida con un podómetro durante los siguientes dos minutos. Se descubrió que los perros más activos eran los mejores para el servicio antitanque. Además, no le



tenían miedo a nada. En el servicio antitanque, se entrenaba a los perros a acercarse a un tanque y correr al costado o a meterse abajo del mismo. Para hacer esto, los perros debían sobreponerse al miedo natural que les provocaba un tanque moviéndose rápidamente hacia ellos. Los perros menos activos (según la medición del podómetro) resultaron ser los mejores sabuesos: seguían lentamente un rastro y mantenían sus narices cuidadosamente apuntadas hacia el olor que seguían, mientras iban virando a lo largo del rastro. Los perros más activos seguían el rastro demasiado rápidamente, y a veces seguían de largo cuando éste giraba, lo que los hacía cambiar de rastro.

Mahut (1958) demostró un ejemplo de las diferencias de la respuesta al miedo entre dos razas caninas, los beagles y los terriers. Cuando se asustan, los beagles se quedan paralizados, y los terriers corren frenéticamente alrededor. En el ganado doméstico, la medición de las reacciones de miedo durante la inmovilización o en pruebas a campo abierto ha revelado diferencias de temperamento tanto entre razas como entre individuos de una misma raza (Grandin, 1993a; Tulloh, 1961; Dantzer y Mormede, 1983; Murphey y otros, 1980b, 1981). Los animales miedosos y huidizos se agitan más y luchan más violentamente cuando se los sujeta para vacunaciones y otros tratamientos (Fordyce y otros, 1988; Grandin, 1993a). El miedo tiende a ser la causa principal de agitación durante la restricción al movimiento del ganado vacuno, los caballos, los cerdos y los pollos. Los efectos de la genética en la conducta durante el transporte, el manejo y la inmovilización de estos animales son tratados nuevamente en el capítulo 4 de esta compilación.

## **DIFERENCIAS DE LAS ESPECIES EN LA REACCIÓN DE MIEDO**

En pruebas en espacios abiertos, los roedores asustados tienden a permanecer cerca de las paredes de la pista, mientras que el ganado bovino asustado puede correr en vueltas sin control y tratar de escapar. Los roedores se quedan cerca de las paredes porque temen naturalmente los espacios abiertos, en tanto que los vacunos corren alocadamente en círculos porque temen quedar separados de la manada. Este es un ejemplo de las diferencias entre las especies en su respuesta a una situación atemorizante similar. El miedo puede manifestarse de muchas maneras. Por ejemplo, en una situación, un animal asustado puede correr frenéticamente en vueltas y tratar de escapar, mientras que en otra situación el mismo animal puede quedarse paralizado o limitar sus movimientos. Los pollos suelen quedarse inmóviles cuando son manejados por humanos. Jones (1984) lo denominó "inmovilidad tónica": los pollos están tan asustados que no se pueden mover. En animales salvajes, la captura violenta puede provocarles un ataque cardíaco fatal. Los biólogos de especies silvestres lo llaman "miopatía de la captura". En síntesis, se sabe mucho sobre el complejo fenómeno del miedo, pero sigue habiendo muchas preguntas sin responder.

## **LA BASE BIOLÓGICA DEL MIEDO**

La genética influye sobre la intensidad de las reacciones de miedo. Los factores genéticos aumentan o reducen la reacción de miedo de los animales domésticos (Price, 1984; Parsons, 1988; Flint y otros, 1995). La investigación en seres humanos ha revelado claramente algunos de los mecanismos genéticos que gobiernan la herencia de la ansiedad (Lesch y otros, 1996). LeDoux (1992) y Rogan y LeDoux (1996) afirman que todos los vertebrados pueden ser condicionados a tener miedo. Recientemente, Davis (1992) ha hecho una revisión de estudios sobre la base biológica del miedo. Hay evidencias incontestables en el sentido de que la amígdala es el centro cerebral del miedo. La amígdala, una pequeña estructura bilateral situada en el sistema límbico, es donde están localizados los detonadores de la reacción de fugar o luchar. Se ha comprobado que la estimulación eléctrica de la amígdala aumenta las hormonas del estrés en las ratas y los gatos (Matheson y otros, 1971; Setckleiv y otros, 1961). La destrucción de la amígdala puede convertir en mansa a una rata salvaje, así como reducir su emotividad (Kemple y otros, 1984). La destrucción de la amígdala también hace imposible provocar una respuesta de miedo en los animales (Davis, 1992). Blanchard y Blanchard (1972) demostraron que las ratas pierden completamente el miedo a los gatos cuando su amígdala está lesionada. Cuando una rata aprende que una señal luminosa significa un choque eléctrico inminente, su respuesta normal es quedarse inmóvil, pero la destrucción de la amígdala elimina esta respuesta (Blanchard y Blanchard, 1972, LeDoux y otros, 1988, 1990). Por último, la estimulación eléctrica de la amígdala desencadena un patrón de respuestas del sistema nervioso autónomo similar al que tienen los humanos cuando sienten miedo (Davis, 1992).

El pulso cardíaco, la presión sanguínea y la respiración también cambian cuando se activa la respuesta de fugar o luchar (Manuck y Schaefer, 1978). Todas estas funciones autónomas cuentan con circuitos nerviosos ligados a la amígdala. Se puede medir el miedo en los animales mediante el registro de la actividad autónoma. En los humanos, Manuck y Schaefer (1978) encontraron tremendas diferencias en la reactividad cardiovascular en respuesta al estrés, lo que refleja una característica genética estable de los individuos.

## TEMEROSIDAD E INSTINTO

La temerosidad y el instinto pueden contraponerse. Este principio fue observado personalmente por el segundo autor durante su experiencia como criador de perros de la raza Queensland Blue Heeler. La primera parición de la perra Annie fue para ella una experiencia novedosa, porque nunca había visto a otra perra pariendo o amamantando cachorros. Ella se sentía claramente asustada cuando el primer cachorro nació, y era obvio que ella no sabía qué era eso. Sin embargo, ni bien lo olió, su instinto maternal se puso al mando y comenzó a lamerlo de manera constante e incontrolable. Dos años más tarde, una hija de Annie, llamada Kay, tuvo su primera camada de cachorros. Kay tenía más miedo que su madre, y su temperamento muy nervioso fue más fuerte que su programa innato de lamer las crías. Cada vez que uno de sus cachorros nacía, Kay corría alocadamente alrededor de la habitación, sin siquiera acercarse a ellos. El segundo autor tuvo que intervenir y colocar a los cachorros bajo la nariz de Kay, pues de otra manera, podrían haber muerto. El temperamento nervioso de Kay y su temerosidad eran más fuertes que su instinto maternal.

## LA REACTIVIDAD DEL SISTEMA NERVIOSO, CAMBIADA POR EL MEDIO AMBIENTE

La crianza de animales jóvenes en entornos despojados, carentes de variedad y de estímulos sensoriales, tendrá efectos en el desarrollo del sistema nervioso. Podrá hacer que el animal sea más reactivo y excitable cuando se convierta en adulto. Este es un cambio persistente, inducido experimentalmente, en la forma en que el sistema nervioso reacciona a diversos estímulos. Los efectos de las privaciones durante el desarrollo temprano también son relativamente persistentes. Melzak y Burns (1965) descubrieron que los cachorros criados en caniles carentes de estímulos se convertían en adultos hiperexcitables. En un experimento, los perros privados de estímulos reaccionaron con "excitación difusa" y corrieron más alrededor de un cuarto que los perros del grupo de control, criados en hogares. La presentación de objetos novedosos también produjo "excitación difusa" en los perros criados en caniles. Además, el electroencefalograma de estos perros siguió dando resultados anormales incluso después de haber abandonado el canil (Melzak y Burns, 1965). Simons y Land (1987) demostraron que la corteza somato-sensorial de los cerebros de ratas recién nacidas no se desarrolla normalmente si se recortan los bigotes a fin de privarlas de insumos sensoriales. La carencia de estos insumos hace que el cerebro sea hipersensible a los estímulos, y los efectos persisten incluso después de que los bigotes hayan vuelto a crecer. El desarrollo de la reactividad emocional del sistema nervioso comienza durante la fase temprana de la gestación. Denenberg y Whimbey (1968) demostraron que el manejo de una rata preñada puede hacer que su descendencia sea más emotiva y explore menos en un espacio abierto que los animales del grupo de control. Este experimento es significativo porque muestra que el manejo de la madre preñada tenía el efecto opuesto en el comportamiento de sus crías. El manejo, y posiblemente el estrés consiguiente en las madres preñadas cambia el ambiente hormonal del feto, lo que resulta en una descendencia más nerviosa. Sin embargo, el manejo de las ratas recién nacidas, tomándolas brevemente y poniéndolas en un contenedor, reduce la reactividad emocional de esas ratas una vez que se convierten en adultas (Denenberg y Whimbley, 1968). Las ratas expuestas a este manejo desarrollan temperamentos más calmos.

Es sabido que las glándulas adrenales tienen efectos sobre el comportamiento (Fuller y Thompson, 1978). Las porciones internas de las adrenales segregan las hormonas adrenalina y noradrenalina, mientras que la corteza externa segrega las hormonas sexuales andrógenas y estrógenas (hormonas reproductivas), y varios corticoesteroides (hormonas del estrés). Yeakel y Rhoades (1941) descubrieron que las ratas emotivas de los estudios de Hall (1938) tenían glándulas adrenales y tiroideas más grandes que las ratas no-emotivas. Richter (1952, 1954) encontró que en las ratas noruegas la domesticación iba acompañada de una disminución en el tamaño de las adrenales. Desde estos primeros estudios, se ha descubierto que existen varias diferencias según líneas y corrientes genéticas. Más adelante, Levine (1968) y Levine y otros (1967) encontraron que un manejo breve de las ratas recién nacidas reduce la respuesta de la glándula adrenal al estrés. Denenberg y otros (1967) concluyeron que el manejo temprano puede llevar a cambios importantes en el sistema neuroendócrino.

## CAMBIOS EN LA REACTIVIDAD VS. DOMESTICACIÓN

Las ratas adultas salvajes pueden ser domesticadas y acostumbrarse al manejo por parte de la gente (Galef, 1970). Este es un comportamiento estrictamente aprendido. El amansamiento de animales salvajes adultos, para que se acostumbren al manejo de las personas, no disminuirá su reacción a los estímulos novedosos súbitos. Este principio quedó demostrado por Grandin y otros (1994) durante el entrenamiento de antílopes salvajes en el Zoológico de Denver para la extracción de muestras de sangre sin provocarles altos niveles de estrés. Los nyala son antílopes africanos dotados de una respuesta instantánea de fuga que usan para escapar de sus predadores. Durante su manejo para los tratamientos veterinarios en los zoológicos, los nyala sufren a menudo altos niveles de estrés, llegando al extremo de entrar en pánico y lesionarse a sí mismos. Durante un período de tres meses, Grandin y otros (1995) entrenaron a los nyala a ingresar a una casilla y quedarse quietos para los estudios de sangre mediante el suministro de premios alimenticios. Cada paso nuevo en el entrenamiento debía ser dado lenta

y cuidadosamente. Se necesitaban diez días para habituar a los nyala al sonido de cierre de las puertas de la casilla.

Todo el entrenamiento y el tratamiento cariñoso de los cuidadores del zoológico no habían alterado la respuesta de los nyala a los estímulos súbitos y novedosos. Cuando vieron a un operario que reparaba el techo del galpón, reaccionaron repentinamente con una respuesta fuerte de miedo y atropellaron una cerca. Se habían acostumbrado a ver gente en el perímetro de las instalaciones, pero la gente en el techo fue una novedad muy atemorizante. Los movimientos súbitos, tales como alzar una cámara fotográfica para sacar una foto, también hacen que los nyala huyan.

## ANIMALES DOMÉSTICOS VS. SALVAJES

Las especies salvajes de manada exhiben respuestas de miedo ante las novedades repentinas mucho más fuertes que los rumiantes domésticos como los vacunos y los ovinos. Los rumiantes domésticos han atenuado sus respuestas de fuga debido a los años de crianza selectiva (Price, 1984). Los rumiantes salvajes en cautiverio aprenden a adaptarse, y asocian a la gente con la comida, pero cuando se asustan por algún estímulo súbito son muy propensos a entrar en pánico y a lesionarse a sí mismos (Grandin, 1993b, 1997). Esto es particularmente probable si están impedidos de huir por alguna cerca o barrera física. Los principios para el entrenamiento y el manejo son similares para todos los animales de manada. Los procedimientos de entrenamiento utilizados con los huidizos antílopes o las plácidas ovejas domésticas son los mismos. La única diferencia es el tiempo que se requiere. Grandin (1989c) lo demostró entrenando a ovejas Suffolk, muy tranquilas, a entrar en un dispositivo para voltearlas de costado, trabajo que le tomó una tarde, mientras que los nyala le exigieron tres meses de entrenamiento.

En síntesis, la experiencia puede afectar el comportamiento en dos maneras básicas: mediante el aprendizaje convencional o mediante el cambio de la reactividad del sistema nervioso. Lo más importante es que las condiciones ambientales (ricas vs. carentes de estímulos) tienen un impacto muy grande en el sistema nervioso de los animales de corta edad.

## LA NEOTENIA

La neotenia es la retención de rasgos juveniles por parte del animal adulto. Los factores genéticos influyen sobre el nivel de neotenia de los individuos. Esta se manifiesta tanto en la conducta como en el físico. En su prólogo a *The Wild Canids* (Los caninos salvajes) (Fox, 1975), Konrad Lorenz aporta algunas observaciones sobre la neotenia y los problemas de la domesticación:

Los problemas de la domesticación han sido para mí una obsesión durante muchos años. Por un lado, estoy convencido de que el hombre debe la persistencia a lo largo de su vida de su curiosidad constitutiva y de su orientación juguetona a la exploración a una neotenia parcial que es indudablemente una consecuencia de la domesticación. De una manera curiosamente análoga, el perro doméstico debe su ligazón permanente a su amo a una neotenia del comportamiento, que le impide la búsqueda del liderazgo de la jauría. Por el otro lado, la domesticación puede causar una desintegración igualmente alarmante de rasgos de comportamiento valiosos, así como una exageración no menos alarmante de rasgos menos deseables.

Las características infantiles de los animales domésticos son analizadas por Price (1984), Lambooy y van Putten (1993), Coppinger y Coppinger (1993), Coppinger y Scheider (1993) y Coppinger y otros (1987). Un ejemplo es el acortamiento del hocico en los perros y los cerdos. Los animales domésticos han sido seleccionados en favor de un perfil juvenil de la cabeza, hocico corto y otros rasgos (Coppinger y Smith, 1983). Además, la retención de rasgos juveniles hace que los animales sean más tratables y fáciles de manejar. Los cambios físicos también se relacionan con cambios en el comportamiento.

Los estudios genéticos señalan al lobo como el antepasado del perro doméstico (Isaac, 1970). Durante el proceso de domesticación, los perros han conservado muchos comportamientos propios de los lobitos. Por ejemplo, los lobitos ladran mucho, pero los lobos adultos rara vez lo hacen. Los perros domésticos ladran mucho (Fox, 1975; Scott y Fuller, 1965). Los lobos tienen patrones de comportamiento instintivo muy arraigados, que determinan la dominancia o la sumisión en sus relaciones sociales. En los perros domésticos, las pautas ancestrales de conducta social del lobo aparecen de modo fragmentario e incompleto. Frank y Frank (1982) observaron que la rígida conducta social del lobo se desintegraba en "una colección de fragmentos independientes de comportamiento". Los perros de tiro para los trineos, criados junto con cachorros de lobos, no logran captar las señales de comportamiento social de los lobitos. Otras comparaciones demostraron que el desarrollo físico de las habilidades motrices es más lento en los perros de tiro para trineos. Goodwin y otros (1997) estudiaron diez razas distintas de perros, que iban desde los ovejeros alemanes y huskies siberianos hasta los bulldogs, los cocker spaniels y los terriers. Encontraron que las razas que retenían el mayor repertorio de conductas sociales propias de los lobos eran aquellas que se parecían físicamente a los lobos, como los ovejeros alemanes y los huskies siberianos. Tanto Barnett y otros (1979) como Price (1985) concluyeron que la experiencia también puede hacer

que los animales retengan rasgos juveniles. Gould (1977) también consideró los efectos de la neotenia y afirmó que ella está determinada por cambios en unos pocos genes que dirigen la secuencia temporal de las distintas etapas de desarrollo.

## **LA SELECCIÓN EXCESIVA EN FAVOR DE RASGOS ESPECÍFICOS**

En la bibliografía médica existen innumerables ejemplos de los graves problemas que causa la selección continua en favor de un rasgo aislado (Steinberg y otros, 1994; Dykman y otros, 1969). La gente que tiene experiencia en la crianza de animales sabe que el exceso de selección en favor de un solo rasgo puede arruinarlos. Los buenos criadores de perros lo saben. Algunas veces, hay rasgos que no parecen estar vinculados pero que en realidad lo están. Wright (1922, 1978) lo demostró claramente mediante la selección continuada por el color del pelo y los patrones del pelaje en corrientes endocriadas de cobayos. Todas las corrientes sufrieron una depresión en la capacidad reproductiva. Además, se produjeron diferencias de temperamento, conformación corporal, tamaño y forma de los órganos internos. Belyaev (1979) también demostró que la selección continuada de zorros en favor de un temperamento calmo tuvo como resultado efectos negativos en el comportamiento maternal y problemas neurológicos. Los experimentos con zorros comprobaron que había cambios graduales en muchos rasgos a lo largo de muchos años de selección continuada de animales de carácter manso. Los problemas fisiológicos y de comportamiento aumentaban en cada generación sucesiva. De hecho, algunas de las zorras más mansas desarrollaron una conducta maternal anormal y se comían sus propias crías. Belyaev y otros (1981) denominaron a esto "selección desestabilizante", en contraste con la "selección estabilizante" que se encuentra en la naturaleza (Dobzhansky, 1970; Gould, 1977). La bibliografía médica veterinaria provee innumerables ejemplos de estructuras óseas anormales y de otros defectos fisiológicos causados por la sobre-selección dentro de las razas caninas sobre la base de la apariencia externa (Ott, 1996). Las anomalías abarcan desde los problemas respiratorios de los bulldogs a los problemas de cadera de los ovejeros alemanes. Scott y Fuller (1965) informaron sobre los efectos negativos de la selección continuada en favor de determinada forma de la cabeza en la raza Cocker Spaniel:

En nuestros experimentos, partimos de las que se consideraban buenas corrientes de sangre, que contaban con un buen número de campeonatos en su linaje. Cuando cruzamos a estos animales con sus parientes cercanos por una o dos generaciones, cada raza puso de manifiesto graves defectos... Los Cocker Spaniels son seleccionados por una frente ancha, con ojos prominentes y un tope o ángulo pronunciado entre la frente y la nariz. Cuando examinamos los cerebros de algunos de estos animales durante su autopsia, encontramos que exhibían un grado leve de hidrocefalia; es decir que, al seleccionar por la forma del cráneo, los criadores habían seleccionado accidentalmente en favor de un defecto cerebral en algunos individuos. Además de todo esto, en la mayoría de las corrientes sólo un 50 por ciento de las hembras era capaz de criar camadas normales y saludables de cachorros, incluso bajo condiciones de cuidado casi ideales.

## **LA SOBRE-SELECCIÓN EN EL GANADO**

La selección unilateral en favor de rasgos productivos tales como la ganancia rápida de peso o la musculatura magra han terminado en porcinos y bovinos de carácter más excitable (Grandin, 1994). En comparación con las líneas genéticas más antiguas, que tenían más grasa, las observaciones de la autora principal, que abarcan miles de cerdos, indican que los híbridos magros son más excitables y difíciles de arrear a lo largo de los callejones. Los cerdos híbridos magros también tienen una tendencia más fuerte a asustarse. Es más difícil separar un animal individual del grupo. Investigaciones recientes realizadas en nuestro laboratorio han demostrado que el ganado vacuno de temperamento excitable tiene ganancias de peso menores y más problemas con la calidad de su carne (Voisinet y otros, 1997 a, b). Estas investigaciones muestran que sería beneficioso seleccionar con el fin de excluir el temperamento muy excitable. Sin embargo, la sobre-selección en favor de un temperamento excesivamente calmo podría derivar en algunos rasgos perjudiciales todavía desconocidos.

## **LAZOS ENTRE LOS DISTINTOS RASGOS**

Las observaciones informales de la autora principal también indican que los porcinos y bovinos más excitables y huidizos tienen un cuerpo alargado y esbelto, con huesos finos. Algunos de los cerdos híbridos tienen patas débiles, y unos cuantos ya no tienen ojos pardos sino azules. Los ojos azules suelen estar asociados con problemas neurológicos (Bergsma y Brown, 1971; Schaible, 1963). Es más, los porcinos y bovinos de musculatura grande y sobresaliente suelen tener un temperamento más calmo que los animales magros con musculatura menos definida. Sin embargo, los animales que tienen un rasgo de hipertrofia conocido como doble músculo poseen un temperamento más excitable (Holmes y otros, 1972). La doble musculatura es un desarrollo anormal extremo, que puede tener un efecto sobre el temperamento opuesto al de la musculatura normal. Otro ejemplo de rasgos aparentemente inconexos que resultan asociados es la sordera en perros de raza Pointer seleccionados por su carácter nervioso (Klien y otros, 1987, 1988).

Parece haber una relación entre termorregulación y agresividad. Los ratones silvestres seleccionados por su agresividad utilizaban cantidades mayores de algodón para construir sus nidos que sus compañeros de menor agresividad (Sinyter y otros, 1995). Este efecto se verificó con corrientes de ratones de laboratorio tanto como en las silvestres. Los investigadores que utilizan procedimientos genéticos de alta tecnología, que les permiten descartar genes individuales, han sido derrotados hasta ahora por la complejidad de las interacciones genéticas. En estos procedimientos, algunos genes son excluidos mediante técnicas que los detectan y se les impide cumplir con su función normal. Estos experimentos han mostrado que el bloqueo de distintos genes puede tener efectos inesperados en el comportamiento. En un caso, la desactivación de los genes del aprendizaje produjo ratones ultra-agresivos (Chen y otros, 1994). Los ratones mutantes tenían poco o nada de miedo, y se peleaban hasta quebrarse el lomo. En otro experimento, las hembras mutantes exhibían un comportamiento normal hasta que tenían cría, y allí se desinteresaban totalmente por su descendencia (Brown y otros, 1996). En un tercer experimento, König y otros (1996) anularon el gen que produce la encefalina (una sustancia cerebral opioide) y se encontraron con resultados imprevistos. La encefalina es una sustancia ligada normalmente a la percepción del dolor; sin embargo, los ratones que tenían deficiencia en esta sustancia eran muy nerviosos y ansiosos. Corrían frenéticamente alrededor de sus cubículos en reacción a los ruidos. La conclusión final de varios experimentos de anulación de genes es que el cambio en un gen tiene efectos imprevisibles en otros sistemas. Los rasgos están ligados, y quizás sea imposible aislar completamente los efectos de un único gen. Los investigadores señalan que se debe ser cuidadoso y no saltar a conclusiones en el sentido de que se ha descubierto "el gen de la agresión", "el gen maternal" o "el gen de la ansiedad". Para utilizar una analogía de la ingeniería, no se puede concluir que se ha encontrado el "centro de la imagen" de un televisor porque se ha cortado un circuito interno y la imagen ha desaparecido. Gerlai (1996) y Crawley (1996) también alertan que la neutralización del mismo gen en dos especies diferentes puede tener distintos efectos en el comportamiento. Esto se debe a las interacciones complejas que hay entre muchos genes distintos. Hace veinte años, los genetistas del comportamiento llegaron a la conclusión de que la herencia de la conducta es un proceso complejo. Fuller y Thompson (1978) concluyeron que "se ha encontrado reiteradamente que ningún mecanismo genético da cuenta de un tipo particular de comportamiento".

## **FACTORES ALEATORIOS**

Los genetistas de la conducta han descubierto que es imposible controlar totalmente la variación en algunos rasgos. Gartner (1990) descubrió que la crianza de líneas endocriadas genéticamente similares no alcanzaba a controlar las variaciones en el peso. Incluso bajo condiciones de laboratorio, altamente estandarizadas, los pesos corporales siguieron fluctuando en los distintos individuos. Los criadores porcinos también han observado que las líneas híbridas producidas comercialmente no tienen la misma tasa de ganancia de peso. Hay factores aleatorios desconocidos que afectan la variabilidad incluso en animales genéticamente idénticos. Una causa pueden ser los factores intrauterinos; las otras causas son desconocidas. Darrel Tatum y sus alumnos de la Colorado State University encontraron variaciones en la conformación corporal y en la calidad de la carne de ganado que era 50 % británico (*Bos taurus*) y 50 % índico (*Bos indicus*). Algunos animales tenían más características índicas, con gibas más grandes y orejas más largas, y la conformación corporal de muchos animales no era mitad británica y mitad índica. Las características de la carne también variaban, y los animales que parecían más índicos tenían carne más dura. Los animales tenían una variación de alrededor del 10% respecto de la conformación corporal y las características de la carne de las cruza índicas de media sangre.

Gartner (1990) concluyó que hasta un 90 % de las causas de la variabilidad aleatoria no puede ser explicada por diferencias en el medio ambiente físico del animal. Tanto en ratones como en vacunos, los factores aleatorios afectan los pesos corporales. Gartner (1990) cree que los factores aleatorios pueden tener influencia ya sea antes o apenas después de la fertilización. Las interacciones entre los factores ambientales y los genéticos son complejas. Tanto la conformación genética del animal como su ambiente determinan la forma en que se comportará. Estas interacciones serán tratadas con mayor detalle en capítulos subsiguientes de esta compilación. La genética tiene profundos efectos sobre el comportamiento de un animal.

## **CONCLUSIONES**

Existe una compleja interacción entre los factores genéticos y ambientales, que determina la forma en que se comportará un animal. Otro principio es que los cambios en un rasgo, como el temperamento, pueden tener efectos imprevistos en otros rasgos aparentemente desvinculados. La sobre-selección en favor de un único rasgo puede terminar en cambios indeseables en otros rasgos de comportamiento y de conformación física.

## **BIBLIOGRAFÍA CITADA**

Adler, A. (1996). How songbirds get their tunes. *Sci. News* 149, 280-281.

- Balaban, E. (1997). Changes in multiple brain regions underlie species differences in complex, congenital behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 2001-2006.
- Barnett, S. A., Dickson, R. G. y Hocking, W. E. (1979). Genotype and environment in the social interactions of wild and domestic "Norway" rats. *Aggressive Behav.* 5, 105-119.
- Belyaev, D. K. (1979). Destabilizing selection as a factor in domestication. *J. Hered.* 70, 301-308.
- Belyaev, D. K., Ruvinsky, A. O. y Trut, L. N. (1981). Inherited activation-inactivation of the star gene in foxes. *J. Hered.* 72, 267-274.
- Bergsma, D. R. y Brown, K. S. (1971). White fur, blue eyes y deafness in the domestic cat. *J. Hered.* 62, 171-185.
- Blanchard, D. C. y Blanchard, R. J., (1972). Innate and conditioned reactions to threat in rats with amygdaloid lesions. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 81, 281-290.
- Blizard, D. A. (1971). Autonomic reactivity in the rat: Effects of genetic selection for emotionality. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 76, 282-289.
- Boesneck, J. (1985). [Domestication and its sequelae] Die Domestikation und ihre Folgen. *Tieraerztl. Prax.* 13(4), 479-497 (en alemán).
- Boice, R. (1977). Burrows of wild and albino rats; Effects of domestication, outdoor raising, age, experience and maternal state. *J. Comp. Physiol. Psych.* 91, 649-661.
- Boissy, A. (1995). Fear and fearfulness in animals. *Q. Rev. Biol.* 70(2), 165-191.
- Boissy, A. y Bouissou, M.-F. (1995). Assessment of individual differences in behavioral reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *App. Anim. Behav. Sci.* 46, 17-31.
- Breland, K. y Breland, M. (1951). A field of applied animal psychology. *Am. Psychol.* 6, 202-204.
- Breland, K. y Breland, M. (1961). The misbehavior of organisms. *Am. Psychol.* 16, 681-684.
- Broadhurst, P. L. (1960). Analysis of maternal effects in the inheritance of behavior. *Anim. Behav.* 9, 129-141.
- Broadhurst, P. L. (1975). The Maudsley reactive and non-reactive strains of rats. A survey. *Behav. Genet.* 5, 299-319.
- Brown, J. R., Ye, H., Bronson, R. T., Dikkes, P. y Greenberg, M. E. (1996). A defect in nurturing in mice lacking the immediate early gene *fosB*. *Cell* 86, 297-309.
- Canty, N. y Gould, J. (1995). The Hawk/Goose experiment; sources of variability. *Anim. Behav.* 50, 1091-1095.
- Chen, C., Rainnie, D. G., Greene, R. W. y Tonegawa, S. (1994). Abnormal fear response and aggressive behavior in mutant mice deficient for a-calcium-calmodin kinase II. *Science* 266, 291-294.
- Cooper, R. M. y Zubek, J. P. (1958). Effects of enriched and restricted early environments on learning ability of bright and dull rats. *Can. J. Psychol.* 12, 159-164.
- Coppinger, L. y Coppinger, R. (1993). Dogs for herding livestock. En: "Livestock Handling and Transport" (T. Grandin, comp.), pp. 179-196. CAB International, Wallingford, UK.
- Coppinger, R. y Schneider, R. (1993). Evolution of working dog behavior. En: "The Domestic Dog: Its Evolution, Behavior and Interactions with People" (J. Serpell, comp.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Coppinger, R., Glendinning, J., Torop, E., Matthey C., Sutherland, M. y Smith, C. (1987). Degree of behavioral neoteny differentiates canid polymorphy. *Ethology* 75, 85-108.
- Coppinger, R. P. y Smith, C. K. (1983). The domestication of evolution. *Environ. Conserv.* 10, 283-292.
- Crawley, J. N., (1996). Unusual behavioral phenotypes of inbred mouse strains. *Trends Neurosci.* 19(5), 181-182.
- Dantzer, R. y Mormede, P. (1983). Stress in farm animals. A need for re-evaluation. *J. Anim. Sci.* 57, 618.
- Darwin, C. R. (1859). "On the Origin of Species." Oxford University Press (reeditado en 1958 por Mentor, Nueva York).
- Darwin, C. R. (1868). "The Variation of Plants and Animals under Domestication," Vol.1 y 2. John Murray, Londres.
- Darwin, C. (1871). "The Descent of Man and Selection in Relation to Sex." Modern Library, Nueva York.
- Davis, M. (1992). The role of the amygdala in fear and anxiety. *Annu. Rev. Neurosci.* 15, 353-375.
- Dawkins, M. S. (1993). "Through our Eyes Only: The Search for Animal Consciousness." Freeman, Nueva York.
- Denenberg, V. H. y Whimbey, A. E. (1968). Experimental programming of life histories: Towards an experimental science of individual differences. *Dev Psychobiol.* 1(1), 55-59.
- Denenberg, V. H., Brumaghim, J. T., Haltmeyer, G. C. y Zarrow M. X. (1967). Increased adrenocortical activity in the neonatal rat following handling. *Endocrinology (Baltimore)* 81, 1047-1052.
- Dobzhansky, T. (1970). "Genetics of the Evolutionary Process." Columbia University Press, Nueva York.
- Dykman, R. A., Murphee, O. D. y Peters J. E. (1969). Like begets like: Behavior tests, classical autonomic and motor conditioning in two strains of pointer dogs. *Ann. N. Y Acad. Sci.* 159, 976-1007.
- Eibl-Eibesfeldt, I. y Kramer, S. (1958). Ethology, the comparative study of animal behavior. *Q. Rev Biol.* 33, 181-211.
- Einarsen, A. S. (1948). "The Pronghorn Antelope." Wildlife Management Institute, Washington, DC.
- Elgar, M. A. (1989). Predators vigilance and group size in mammals and birds. A critical review of the empirical evidence. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 64, 13-33.
- Eysenck, H.J. y Broadhurst, P. L. (1964). Experiments with animals: Introduction. En "Experiments in Motivation" (H.J. Eysenck, comp.), pp. 285-291. Macmillan, New York.
- Fentress, J. C. (1973). Development of grooming in mice with amputated forelimbs. *Science* 179, 204-205.
- Flint, J., Corley, R., DeFries, J. C., Fulker, D. W., Gray, J. A., Miller, S. y Collins, A. C. (1995). A simple genetic basis for a complex physiological trait in laboratory mice. *Science* 269, 1432-1435.
- Fordyce, G., Dodt, R. M. y Wythes, J. R. (1988). Cattle temperaments in extensive herds in northern Queensland. *Aust. J. Exp. Agric.* 28, 683-687.
- Fox, M. W., comp. (1975). "The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution." Van Nostrand-Reinhold, Nueva York.

- Frank, H. y Frank, M. G. (1982). On the effects of domestication on canine social development and behavior. *Appl. Anim. Ethol.* 8, 507-525.
- Fujita, O., Annen, Y. y Kitaoka, A. (1994). Tsukuba high and low emotional strains of rats (*Rattus norvegicus*): An overview. *Behav. Genet.* 24, 389-415.
- Fuller, J. L. y Thompson, W. R. (1978). "Foundations of Behavior Genetics." Mosby, St. Louis, Missouri.
- Galef, B. G., Jr., (1970). Aggression and timidity: Responses to novelty in feral Norway rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 70, 370-381.
- Gartner, K. (1990). A third component causing random variability besides environment and genotype. A reason for the limited success of a thirty-year long effort to standardize laboratory animals? *Lab. Anim.* 24, 71-77.
- Gerlai, R. (1996). Gene-targeting studies of mammalian behavior: Is it the mutation or the background genotype? *Trends Neurosci.* 19(5), 177-181.
- Gloor, P., Oliver, A. y Quesney, L. F. (1981). The role of the amygdala in the expression of psychic phenomenon in temporal lobe seizures. En: "The Amygdaloid Complex" (Y. Ben-Ari, comp.), pp. 489-507. Elsevier/North-Holland, Nueva York.
- Goodwin, D., Bradshaw, J. W. S. y Wickens, S. M. (1997). Paedomorphosis affects visual signals of domestic dogs. *Anim. Behav.* 53, 297-304.
- Gould, S.J. (1977). "Ontogeny and Phylogeny." Harvard University Press (Belknap Press), Cambridge, MA y Londres.
- Grandin, T. (1989a). Effects of rearing environment and environmental enrichment on behavior and neural development in young pigs. Ph.D. Dissertation, University of Illinois, Urbana.
- Grandin, T. (1989b). Environmental causes of abnormal behavior. *Large Anim. Vet.*, June 13-16, 4(3)13-16.
- Grandin, T. (1989c). Voluntary acceptance of restraint by sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 23, 257-261.
- Grandin, T. (1993a). Behavioral agitation during handling of cattle is persistent over time. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 36, 1-9.
- Grandin, T. (1993b). Behavioral principles of cattle handling under extensive conditions. In "Livestock Handling and Transport" (T. Grandin, comp.), pp. 43-57. CAB International, Wallingford, UK.
- Grandin, T. (1994). Solving livestock handling problems. *Vet. Med.* 89,989-998.
- Grandin, T. (1995). "Thinking in Pictures." Doubleday, New York.
- Grandin, T. (1997). Assessment of stress during handling and transport. *J. Anim. Sci.* 75, 249-257.
- Grandin T., Rooney, M. B., Phillips, M. Cambre, R. C., Irlbeck, N. A. y Graffam, W. (1995). Conditioning of nyala (*Tragelaphus angasi*) to blood sampling in a crate with positive reinforcement. *Zoo Biol.* 14, 261-273.
- Greenough, W. T. y Juraska, J. M. (1979). Experience induced changes in fine brain structure: Their behavioral implications. En: "Development and Evolution of Brain Size: Behavioral Implications" (M. E. Hahn, C. Jensen y B. C. Dudek, comps.) pp. 295-320. Academic Press. Nueva York.
- Griffin, D. (1994). "Animal Minds." University of Chicago Press, Chicago.
- Hall, C. S. (1934). Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *J. Comp. Psychol.* 18, 385-403.
- Hall, C. S. (1938). The inheritance of emotionality. *Sigma Xi Q.* 26, 17-27.
- Heinroth, O. (1918). Reflektorische Bewegungen bei Voegeln. *J. Ornithol.* 66, Nos. 1 y 2.
- Heinroth, O. (1938). "Aus dem Leben der Vogel." Berlín.
- Hemsworth, P. H., Barnett, J. L., Treacy, D. y Madgwick, P. (1990). The heritability of the trait fear of humans and the association between this trait and subsequent reproductive performance of gilts. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 25, 85-95.
- Henderson, N. D. (1968). The confounding effects of genetic variables in early experience research: Can we ignore them? *Dev. Psychobiol.* 1, 146-152.
- Hennessy, M. G. y Levine, S. (1978). Sensitive pituitary adrenal responsiveness to varying intensities of psychological stimulation. *Physiol. Behav.* 21, 295-297.
- Herrick, C. J. (1910). The evolution of intelligence and its organs. *Science.* 31, 7-18.
- Herrick, F.H. (1908). The relation of instinct to intelligence in birds. *Science.* 27, 847-850.
- Hirsh, J. (1963). Behavior genetics and individuality understood. *Science.* 142, 1436-1442.
- Hirsh, J., Lindley, R. H. y Tolman, E. C. (1955). An experimental test of an alleged sign stimulus. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 48, 278-280.
- Holmes, J. H. G., Itobinson, D. W. y Ashmore, C. R. (1972). Blood lactic acid and behavioral cattle with hereditary muscular hypertrophy. *J. Anim. Sci.* 55,1011-1014.
- Hubel, D. H. y Wiesel, T. N. (1970). *J. Physiol. (Londres)* 206, 419.
- Huck U. W. y Price, E. O. (1975). Differential effects of environmental enrichment on the open-field behavior of wild and domestic Norway rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 89,892-898.
- Huxley, T. H. (1874). On the hypothesis that animals are automata y its history. En: "Collected Essays, Vol.1. Methods and Results: Essays," p. 218. (Publicado en 1901 por Macmillan, Londres)
- Isaac, E. (1970). "Geography of Domestication." Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Jones, R. B. (1984). Experimental novelty and tonic immobility in chickens (*Gallus domesticus*). *Behav. Processes* 9, 255-260.
- Kagan, J., Reznick, J. S. y Snidman, N. (1988). Biological bases of childhood shyness. *Science.* 240, 167-171.
- Keeler, C., Mellinger, T., Fromm, E. y Wade, L. (1970). Melanin. Adrenalin and the legacy of fear. *J. Hered.* 61, 81-88.
- Kemble, E. D., Blanchard, D. C., Blanchard, R.J. y Takushi, R. (1984). Taming in wild rats following medial amygdaloid lesions. *Physiol. Behav.* 32, 131-134.
- Klien, E., Steinberg, S. A., Weiss, S. R. B., Matthews, D. M. y Uhde, T. W. (1988). The relationship between genetic deafness and fear-related behaviors in nervous pointer dogs. *Physiol. Behav.* 43, 307-312.

- Konig, M., Zimmer, A. M., Steiner, H., Holmes, P. V., Crawley J. N., Brownstein, M.J. y Zimmer, A. (1996). Pain responses, anxiety and aggression in mice deficient in preproenkephalin. *Nature (Landau)* 383, 535-538.
- Krushinski, L. V (1960). En: "Animal Behavior. Its Normal and Abnormal Development" (J. Wortis, comp.). International Behavioural Sciences Service, Consultants Bureau, New York. (Versión original en ruso publicada por la Editorial de la Universidad de Moscú).
- Kruuk, H. (1972). "The Spotted Hyena." University of Chicago Press, Chicago.
- Lambooj, E. y van Putten, G. (1993). Transport of pigs. En: "Livestock Handling and Transport" (T. Grandin, comp.). CAB International, Wallingford, UK.
- LeDoux, J. E. (1992). Brain mechanisms of emotion and emotional learning. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2(2), 191-197.
- LeDoux, J. E., Iwata, J., Cicchetti, P. y Reis, D.J. (1988). Different projections of the central amygdaloid nucleus mediate autonomic and behavioral correlates of conditioned fear. *J. Neurosci.* 8, 2517-2529.
- LeDoux, J. E., Cicchetti, P., Xagoraris, A. y Romanski, L. M. (1990). The lateral amygdaloid nucleus; sensory interface of the amygdala in fear conditioning. *J. Neurosci.* 10, 1062-1069.
- Lesch, K. P., Bengel, D., Heils, A., Sabol, S. Z., Greenburg, B. D., Petri, S., Benjamin, J., Muller, C. R., Hamer, D. H. y Murphy, D. L. (1996). Association of anxiety-related traits with a polymorphism in the serotonin transporter gene-regulatory region. *Science* 274, 1527-1551.
- Levine, S. (1968). Influence of infantile stimulation on the response to stress during preweaning development. *Dev. Psychobiol.* 1(1), 67-70.
- Levine, S., Haltmeyer, G. C., Karas, G. G. y Denenburg, V. H. (1967). Physiological and behavioral effects of infantile stimulation. *Physiol. Behav.* 2, 55-59.
- Lorenz, K. Z. (1939). Vergleichende Verhaltensforschung. *Zool. Anz., Suppl.* 12, 69-109.
- Lorenz, K. Z. (1965). "Evolution and Modification of Behavior." University of Chicago Press, Chicago.
- Lorenz, K. Z. (1981). "The Foundations of Ethology." Springer-Verlag. Nueva York.
- Mahut, H. (1958). Breed differences in the dog's emotional behavior. *Can. J. Psychol.* 12(1), 35-44.
- Manuck, S. B. y Schaefer, D. C. (1978). Stability of individual differences in cardiovascular reactivity. *Physiol. Behav.* 21, 675-678.
- Matheson, B. K., Branch, B.J. y Taylor, A. N. (1971). Effects of amygdaloid stimulation on pituitary-adrenal activity in conscious cats. *Brain Res.* 32, 151-167.
- Mayr, E. (1974). Behavioral programs and revolutionary strategies. *Am. Sci.* 62, 650-659.
- Melton, D. A. (1991). Pattern formation during animal development. *Science* 252, 234-241.
- Melzack, R. y Burns, S. K. (1965). Neurophysiological effects of early sensory restriction. *Exp. Neurol.* 13, 163-175.
- Meffessel, M. (1935). Roller canary song produced without learning from external source. *Science* 81,470.
- Moberg, G. P. y Wood, V. A. (1982). Effects of differential rearing on the behavioral and adrenocortical response of lambs to a novel environment. *Appl. Anim. Ethol.* 8, 269-279.
- Mueller, H. C. y Parker, P. (1980). Cardiac responses of domestic chickens to hawk and goose models. *Behav. Processes* 7, 255-258.
- Mundinger, P. C. (1995). Behavior genetic analysis of canary song; interstrain differences in sensory learning and epigenetic rules. *Anim. Behav.* 50, 1491-1511.
- Murphy, L. B. (1977). Responses of domestic fowl to novel food and objects. *Appl. Anim. Ethol.* 3, 335-349.
- Murphey, R. M., Moura Duarte, F. A., Coelho Novaes, W. y Torres Penedo, M. C. (1980a). Age group differences in bovine investigatory behavior. *Dev. Psychobiol.* 14(2), 117-125.
- Murphey, R. M., Moura Duarte, F. A. y Torres Penedo, M. C. (1980b). Approachability of bovine cattle in pastures: Breed comparisons and a breed X treatment analysis. *Behav. Genet.* 10, 171-181.
- Murphey R. M., Moura Duarte, F. A. y Torres Penedo, M. C. (1981). Responses of cattle to humans in open spaces: Breed comparisons and approach-avoidance relationships. *Behav. Genet.* 11(1), 37-48.
- Nottebohm, F. (1970). Ontogeny of bird song. *Science* 167, 950-956.
- Nottebohm, F. (1977). Asymmetries in neural control of vocalization in the canary. En: "Lateralization of the Nervous System" (S. Harnard, comp.). Academic Press, Nueva York y Londres.
- Nottebohm, F. (1979). Origins and mechanisms in the establishment of cerebral dominance. En: "Handbook of Behavioral Neurobiology" (M. Gazzaniza, comp.). Plenum, Nueva York.
- Nottebohm, F., Stokes, T. M. y Leonard, C. M. (1976). Central control of song in the canary (*Serinus canaria*). *J. Comp. Neurol.* 165, 457-486.
- Nowicki, S. y Marler, P (1988). How do birds sing? *Music Percept.* 5, 391-421.
- Ott, R. S. (1996). Animal selection and breeding techniques that create diseased populations and compromise welfare. *J. Am. Vet. Med.* 208, 1969-1974.
- Parsons, P. A. (1988). Behavior, stress and variability. *Behav. Genet.* 18(3), 293-308.
- Plomin, R. y Daniels, D. (1987). Why are children in the same family so different from one another? *Behav. Brain Sci.* 10, 1-60.
- Popova, N. K., Voitenko, N. N. y Trut, F. N. (1975). Changes in serotonin and 5-hydroindoleacetic acid content in the brain of silver foxes under selection for behavior. *Proc. Acad. Sci. USSR* 233, 1498-1500 (en Ruso).
- Poulsen, H. (1959). Song learning in the domestic canary. *Z. Tierpsychol.* 16, 173-178.
- Price, E. O. (1984). Behavioral aspects of animal domestication. *Q. Rev. Biol.* 59, 1-32.
- Price, E. O. y Loomis, S. (1973). Maternal influence on the response of wild and domestic Norway rats to a novel environment. *Dev. Psychobiol.* 6, 203-208.



- Reese, W. G., Newton, J. E. O. y Angel, C. (1983) A canine model of psychopathology. En: "Psychosomatic Medicine" (A. J. Krakowski y C. P. Kimball comps.) pp. 25-31. Plenum, Nueva York.
- Richter, C. P. (1952). Domestication of the Norway rat and its implications for the study of genetics of man. *Am.J. Hum. Genet.* 4, 273-285.
- Richter, C. P. (1954). The effects of domestication and selection on the behavior of the Norway rat. *J. Nat. Cancer Inst. (EE.UU.)* 15, 727-738.
- Rogan, M. T. y LeDoux, J. E. (1996). Emotion: Systems, cells and synaptic plasticity. *Cell (Cambridge, Moss.)* 83, 369-475.
- Royce, J. R., Carran, A. y Howarth, E. (1970), Factor analysis of emotionality in ten strains of inbred mice. *Multidisciplinary Res.* 5, 19-48.
- Schaible, R. (1963). Clonal distribution of melanocytes in piebald spotting and variegated mice. *J. Explor. Zool.* 172, 181-200.
- Schroeder, C. (1914). Thinking animals. *Nature (Londres)* 94, 426-427.
- Schultz, D. (1965). "Sensory Restriction." Academic Press, Nueva York.
- Scott, J. P. y Fuller, J. L. (1965). "Genetics and the Social Behavior of the Dog." University of Chicago Press, Chicago.
- Setckleiv J., Skaug, O. E. y Kaada, B. R. (1961). Increase of plasma 17-hydroxy-corticosteroids by cerebral cortical and amygdaloid stimulation in the cat. *J. Endocrinol.* 22, 119-126.
- Simons, D. y Land, P. (1987). Early experience of tactile stimulation influences organization of somatic sensory cortex. *Nature (Londres)* 326, 694-697.
- Skinner, B. F. (1958). "Behavior of Organisms." Appleton-Century-Crofts, Nueva York.
- Skinner, M. P. (1922). The pronghorn. *J. Mammal.* 3, 82-106.
- Sluyter, F., Bult, A., Lynch, C. B., VanOortmerssen, G. A. y Kookhaus, J. S. (1995). A comparison between house mouse lines selected for attack latencies or nest building: Evidence for a genetic basis of alternative behavioral strategies. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 91, 649-661.
- Steinberg, S. A., Klien, E., Killens, R. L. y Udhe, T. W. (1994). Inherited deafness among nervous pointer dogs. *J. Hered.* 85, 56-59.
- Stephens, D. B. y Toner, J. N. (1975). Husbandry influences on some physiological parameters of emotional responses in calves. *Appl. Anim. Ethol.* 1, 233-243.
- Tinbergen, N. (1948). Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.* 60, 6-52.
- Tinbergen, N. (1951). "The Study of Instinct." Oxford University Press, Nueva York (reimpreso en 1961).
- Tulloh, N. M. (1961). Behavior of cattle in yards II. A study of temperament. *Anim. Behav.* 9, 25-30.
- Vita, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorim, I. R., Rice, J. E., Honeycutt, R. L., Crandall, K. A., Lundeberg, J. y Wayne, R. K. (1997). Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276, 1687-1689.
- Voisinet, B. D., Grandin, T., Tatum, J. D., O'Connor, S. F. y Struthers, J. (1997). Feedlot cattle with calm temperaments have higher average daily gains than cattle with excitable temperaments. *J. Anim. Sci.* 75, 892-896.
- Voisinet, B. D., Grandin, T., O'Connor, S. F., Tatum, J. D. y Deesing, M.J. (1997). Bos-indicus cross feedlot cattle with excitable temperaments have tougher meat and a higher incidence of borderline dark cutters. *Meat Sci.* (en prensa).
- Walsh, R. N. y Cummins, R. A. (1975). Mechanisms mediating the production of environmentally induced brain changes. *Psychol. Bull.* 82, 986-1000.
- Watson, J. B., (1930). "Behaviorism." W. W. Norton, Nueva York.
- Whitman, C. O. (1898). "Animal Behavior," Biol. Lec. Marine Biological Laboratory, Woods Hole, MA.
- Widowski, T. M. y Curtis, S. E. (1989). Behavioral responses of periparturient sows and juvenile pigs to prostaglandin F2a. *J. Anim. Sci.* 67, 3266-3276.
- Wood-Gush, D. G. M. y Beilharz, R. G. (1983). The enrichment of a bare environment for animals in confined conditions. *Appl. Anim. Ethol.* 10, 209.
- Wood-Gush, D. G. M. y Vestergaard, K. (1991). The seeking of novelty and its relation to play. *Anim. Behav.* 42, 599-606.
- Wright, S. (1922). The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs. *U.S. Dep. Agric. Bull.* 1090.
- Wright, S. (1978). The relation of livestock breeding to theories of evolution. *J. Anim. Sci.* 46(5), 1192-1200.
- Yeakel, E. H. y Rhoades, R. P. (1941). A comparison of the body and endocrine gland (adrenal, thyroid and pituitary) weights of emotional and nonemotional rats. *Endocrinology (Baltimore).* 28, 357-340.
- Yerkes, R. M. (1905). *J. Comp. Neurol. Psychol.* 15, 137.
- Zeuner, F. E. (1963). "A History of Domesticated Animals." Harper & Roy, Nueva York.

Volver a: [Etología en general](#)