

TEMA 5: ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO

5.1 UNA BREVE HISTORIA

- Williams James planteó el estudio de mente y conducta como procesos adaptativos
- **Psicología Comparada** (USA): Bittermann pone de manifiesto cómo los procesos de aprendizaje son resultado de la evolución (experimentos de lab., ratas y palomas)
- En contraposición, la **Etología** (Europa): zoológica, instinto, experimentos de campo (pájaros, peces, insectos)

5.1.1 El Concepto de Instinto y la Etología Clásica

Para los **conductistas** sólo hay conductas reflejas y aprendidas.

La Etología comprueba que muchas conductas son innatas: fabricación del nido, conductas de cortejo, lenguaje de las abejas. Con el redescubrimiento del instinto nace en 1930 la **Etología Clásica**: *Cualquier conducta instintiva consiste en un despliegue coordinado de reflejos ordenados secuencialmente provocados por estímulos biológicamente significativos* (Lorenz). Los patrones conductuales típicos son otra vía para establecer la continuidad filogenética entre especies próximas.

Comparte campo de estudio con la **Endocrinología Conductual**: los procesos endocrinos influyen en los procesos fisiológicos de la motivación (conductas reproductoras sexuales y parentales).

La **Neuroetología** surge de la síntesis de la Etología con la Neurociencia.

Los patrones típicos de especie, aunque innatos, pueden verse afectados por la experiencia: el proceso de **impronta** puede considerarse un aprendizaje instintivo.

Timbergen y las 4 preguntas

Nobel en 1973. Explicación biológica completa de la conducta:

- 1) CAUSACIÓN: ¿Cuáles son los mecanismos objetivos que explican la conducta?
- 2) ONTOGENIA: ¿Cómo se desarrolla una conducta concreta en el individuo?
- 3) FUNCIÓN: ¿Cómo la conducta favorece la supervivencia y reproducción de un individuo y/o la de sus descendientes?
- 4) EVOLUCIÓN: ¿Cuál es la historia filogenética de un patrón conductual?

La Conducta: Las Pautas de Acción Fija (PAF)

Para la Etología la conducta ha de ser objetivamente observable y cuantificable (conductismo).

Una PAUTA DE ACCIÓN FIJA (o *patrones innatos de conducta*) es una conducta:

- Estereotipada: refleja.
- Compleja: secuencia ordenada de reflejos.
- Exhibida por todos los miembros de la especie: típica de la especie.
- Provocada por un estímulo muy específico: Estímulo Desencadenador Innato (EDI).
- Autoinhibida: Si se ha desplegado una vez es más difícil provocarla la segunda.
- Independiente de la experiencia: innata.
- Que suele tener un carácter consumatorio.

Ejemplo: conducta del ganso salvaje para meter dentro del nido un huevo (EDI).

Es en las interacciones sociales donde las PAF son más probables y ejercen su función de comunicación.

5.2 LAS CAUSAS PRÓXIMAS DE LA CONDUCTA

5.2.1 El Estímulo

El **EDI** es un estímulo sumamente específico que desencadena una PAF. Ejemplos: petirrojos (plumas rojas en el pecho), crías de gaviota arenquera (picotazos en el pico), máscara con dos puntos de contraste provoca sonrisa en niños de 2 meses.

Prueba de las EDI's: **estímulos supernormales** evocan respuestas más intensas y frecuentes. Otra prueba es el parasitismo de algunas aves (huevos en nidos de otra especie).

5.2.2 El Organismo

El **mecanismo desencadenador innato** (MDI, Lorenz y Tinbergen) explica la conexión entre la EDI y la PAF. Los MDI son circuitos neurales específicos activados por el EDI. Cada PAF/EDI tiene su propio MDI.

La Neuroetología

Es la disciplina científica que trata de averiguar cuáles son y cómo funcionan los circuitos neurales que subyacen a las PAF y el efecto sobre la conducta de los estímulos-signo. Analiza los siguientes aspectos:

- Las vías por las que los organismos llegan a ser sensibles a los estímulos-clave
- Los mecanismos por los que los estímulos-clave llegan y se procesan en el SN
- Los efectos de este procesamiento sobre el estado interno del organismo
- Cómo estos cambios fisiológicos del medio interno influyen sobre la manera de reaccionar frente a los diferentes estímulos de su entorno

Ejemplo de PAF: **lordosis de la rata**. Los mecanismos nerviosos que regulan la respuesta de lordosis y los factores hormonales constituyen una descripción del MDI.

La Motivación y las Emociones

La explicación de la variabilidad en la respuesta de un organismo hay que buscarla en los cambios sufridos por su medio interno (en el caso de la lordosis, esos cambios son de tipo hormonal):

- Cambios temporales y reversibles: **motivación** (hambre, sed, crianza, afiliación)
- Cambios no reversibles: **genética, ontogenética** (del envejecimiento), **aprendizaje**

Los **estados motivacionales** modifican la capacidad sensorial y perceptiva (madres con recién nacidos).

Las **emociones** facilitan la expresión de conductas biológicamente significativas y acompañan la ejecución de las conductas consumatorias o su bloqueo (ira).

5.2.3 Ontogenia de la Conducta

La Etología afirma que los rasgos conductuales son resultado de la interacción entre herencia y ambiente.

Impronta o troquelado (imprinting, Lorenz): proceso por el cual un miembro de una especie adquiere preferencia por interactuar social o sexualmente con determinado tipo de individuos como consecuencia de la experiencia:

- **Impronta filial**: tiene lugar durante el período crítico y es irreversible
- **Impronta sexual**: puede determinar una preferencia por aparearse con individuos de la misma especie pero con un fenotipo particular (apareamiento selectivo)

5.3 LA SOCIOBIOLOGÍA, LA PSICOLOGÍA EVOLUCIONISTA Y EL ADAPTACIONISMO

La Sociobiología y la Psicología Evolucionista son adaptacionistas: la conducta es un factor esencial de la aptitud biológica y el acervo conductual de cada especie forma parte del conjunto de adaptaciones de esa especie.

5.3.1 La Sociobiología

Es el estudio sistemático de las bases biológicas de todas las conductas sociales. Sus herramientas se las proporciona la moderna teoría sintética de la evolución, síntesis de la teoría de la evolución y la genética. Se apoya en la Ecología, Etología, Psicología Comparada, Biología de Poblaciones y Genética de la Conducta.

Hamilton: el **altruismo reproductivo** basado en el parentesco permite lograr aptitud biológica (favorece que los genes altruistas pasen a la siguiente generación)-> **selección por parentesco**.

Aptitud biológica inclusiva= **directa** (nº hijos) + **indirecta** (ayudar a familiares a reproducirse)

5.3.2 La Psicología Evolucionista

Los animales se limitan a ejecutar adaptaciones (vs. Sociobiología y Ecología del Comportamiento, que postulan que los animales son máquinas biológicas ansiosas de maximizar su aptitud), que son rasgos fenotípicos resultado de la selección.

La **mente** está formada por un conjunto de programas funcionales (p.e. **lenguaje humano** es resultado del módulo que permite representarse la realidad desde el punto de vista de otro-> **teoría de la mente**). Los módulos son adaptaciones, como lo son la mano o el ojo.

Cada **módulo adaptativo** (también **algoritmo darwiniano**) es independiente de los demás y específico para cada tipo de actividad (dependiente de dominio)-> **teoría modular de la mente**. Ejemplos: autistas superdotados, niños con Síndrome de Williams.

Ambiente de Adaptación Evolutiva (AAE): trata de conectar la historia evolutiva con el momento actual. Hay conductas que hoy no parece adaptativas (fobias a arañas, serpientes): es porque el ecosistema ha cambiado mucho más deprisa que los módulos psicológicos.

5.4 LA ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO

Como rama de la Biología Evolucionista, la EC tiene por objetivo establecer hasta qué punto es cierto que la conducta de los organismos animales maximiza su aptitud inclusiva:

- La **conducta** es un conjunto de rasgos fenotípicos diseñados por la selección natural
- El **comportamiento** se explica por las llamadas **causas próximas**: el organismo y el ambiente con sus estímulos (comemos porque tenemos hambre)

Conexión causas próximas- aptitud: La selección natural ha diseñado mecanismos conductuales que permiten a los animales aplicar **estrategias optimizadoras**.

5.4.1 Estrategias Conductuales y Toma de Decisiones

Optimización: conjunto de estrategias encaminadas a la obtención del máximo beneficio con el mínimo coste. Dos vías de investigación para estudiar las estrategias conductuales:

Modelos de Optimización (*Optimality Models*)

Se basan en los mismos principios que en la economía: la utilidad o beneficio se mide en términos de aptitud, y ha de medirse el rendimiento de cada conducta en el contexto concreto

Teoría del Forrajeo Óptimo

La obtención de comida supone una inversión energética en buscarla, procesarla y digerirla. Los animales han de decidir cuál es el rendimiento que han de lograr integrando calidad, tiempo de búsqueda, de preparación, etc. El **rendimiento o beneficio neto** es la diferencia entre la energía obtenida de la comida y la gastada en obtenerla. En otros contextos se valora en términos de aptitud: acceso a las hembras, supervivencia. Ejemplos:

- Los **Estorninos**: alimentan a sus polluelos con larvas de insectos que transportan en su pico. Tasa de ganancia= Energía (comida)/ (t. viaje+ t. manipulación para recogida y almacenamiento). **Teorema de los rendimientos decrecientes**: cuanto más largo sea el viaje de ida y vuelta, mayor será el número de larvas para cada viaje.
- La **Dieta del Alce**: el sodio lo buscan en las plantas acuáticas justo el tiempo imprescindible; el resto del tiempo se alimentan en tierra (tasa de energía mayor).

La Teoría de Juegos y las Estrategias Evolutivamente Estable (EEE)

Presupuesto básico: los jugadores son egoístas racionales. A partir de la información que poseen seguirán la estrategia que les proporcione la máxima utilidad.

Juego del conflicto de Halcones y Palomas (John Maynard). La tabla de pagos es:

	HALCÓN	PALOMA
HALCÓN	$E(H,H) = \frac{1}{2}(V-C)$	$E(H,P) = V$
PALOMA	$E(P,H) = 0$	$E(P,P) = V/2$

Una EEE es la que, si es desplegada por toda o la mayor parte de la población, no puede ser invadida por ninguna otra. Cualquier mutante de la población que despliegue una estrategia alternativa se verá seleccionado en contra, tendrá menos éxito reproductivo. Condiciones:

- $E(K1, K1) > E(K2, K1)$ Para la Estrategia Halcón: $V > C$. La E Paloma no es EEE ($V/2 < V$)
- Si $E(K1, K1) = E(K2, K1) \rightarrow E(K1, K2) > E(K2, K2)$ Una población mixta de palomas y halcones puede perdurar si la proporción de halcones es $p = V/C$, de $p E(H,H) + (1-p) E(H,P) = p E(P,H) + (1-p) E(P,P)$

El Dilema del Prisionero

Uno confiesa y otro no: 20 años, 0. Ambos confiesan: 5 años c/uno. Ninguno confiesa: 1 año c/uno. 20 años \rightarrow 0, 5 años \rightarrow 15, 1 año \rightarrow 19

	Confiesa (D)	No confiesa (C)
Confiesa (D)	D, D: 15, 15	D, C: 20, 0
No confiesa (C)	C, D: 0, 20	C, C: 19, 19

- La estrategia C no es EEE: $E(C,C) = 19 < E(D,C) = 20$
- La estrategia D sí es EEE: $E(D,D) = 15 > E(C,D) = 0$

La selección natural no proporciona la mejor solución (C), que no es EEE. En la medida que las estrategias confesar y no confesar tengan una base genética, la selección natural haría que la primera se implantara en la población haciendo que la segunda se extinguiera.

En la conducta humana: **Estrategia de los Comunes**. Se explota un recurso público. Una explotación comedida y que permita la regeneración será más rentable para todos. Pero si todos actúan así, uno que explote al máximo obtendrá más beneficio \rightarrow todos van a sobreexplotar, el recurso se acabará y todos acabarán perdiendo:

- Restringir voluntaria e individualmente la explotación de un recurso no es evolutivamente estable

- A veces una estrategia no es mejor que otra, sino sólo la que la mayoría ha adoptado, y una vez implantada no puede ser desplazada por otra igualmente válida porque es evolutivamente estable

5.5 LA REPRODUCCIÓN: EL APAREAMIENTO Y EL ESFUERZO PARENTAL

La **historia vital** es la que da cuenta del total de aptitud y tiene en cuenta las estrategias de supervivencia y el conjunto de cambios anatomofisiológicos y conductuales que se producen a lo largo del ciclo de la vida. El **esfuerzo reproductivo** tiene que ver con la selección sexual (apareamiento) y la selección por parentesco (relaciones familiares).

5.5.1 Sistemas de Apareamiento y Elección de Pareja (y Selección Sexual)

La **selección sexual** es el resultado de la competencia por los recursos reproductivos. Ventajas de la reproducción sexual. La **supervivencia** es condición necesaria pero no suficiente para explicar el éxito reproductivo. Explicaciones de por qué existe la reproducción sexual:

1. **Teoría de la Reparación Genética:** Las **mutaciones** suelen tener efectos negativos para la aptitud, lo que perjudica especialmente a las especies con reproducción asexual (se transmiten a los clones). En la reproducción sexual siempre se mantiene una línea reproductiva sin la mutación (50% de los gametos).
2. **Teoría de la Reina Roja:** Las especies con reproducción sexual prolifera mejor que las asexuales en ambientes con abundantes amenazas infecciosas, gracias a las posibilidades combinatorias de los genes responsables de la respuesta inmunitaria. A mayor frecuencia de mutación de los agentes infecciosos se responde promoviendo nuevas posibilidades de respuesta. Este hecho tiene relevancia a la hora de elegir pareja.

Sistemas de Apareamiento

Son un compromiso en el conflicto reproductivo de la reproducción sexual donde cada participante trata de optimizar su aptitud en función de sus posibilidades: **conjunto de inversiones** para transferir los genes con éxito:

- **Anisogamia:** los óvulos son grandes, costosos de producir y escasos. Los espermatozoides son pequeños, baratos y abundantes. **Ley de Bateman:** los machos pueden tener tantos descendientes como hembras puedan fecundar, las hembras sólo pueden tener tantos como puedan gestar. La variabilidad entre los machos es mucho mayor que entre las hembras.
- **Forma de fecundación: externa o interna.** Explica las estrategias reproductivas (peces que vierten sus gametos al agua: el macho se queda con las crías porque están en su territorio).
- Según **dónde se desarrolle el embrión** los cuidados serán monoparentales (mamíferos) o biparentales (aves).

Conflictos: los machos entre sí y los machos con las hembras. La competencia entre hembras tiene que ver con la obtención y control de los recursos necesarios para sus crías.

1. **Poliginia:** primera opción desde el punto de vista del macho. Ej.: elefante marino: las **hembras tienden a agruparse** (como defensa ante los depredadores) y un macho las pastorea-> enorme **dimorfismo sexual**. Otra forma de competir, y en este caso las hembras pueden elegir, es el **cortejo** (pavo real). Fisher lo llamó selección sexual desenfrenada, y produce rasgos específicos grandes, vistosos y complejos (rasgos conductuales también). **Hipótesis del hijo sexy:** las hembras eligen a los machos más atractivos, lo que permite aumentar casi exponencialmente el número de nietos.
2. **Promiscuidad/ Poliginandria:**
 - Grupos de leones: hembras y 2 machos para dos funciones: fecundación de las hembras (muchas cópulas necesarias) y proteger al grupo frente a otros machos (si el grupo invasor es vencedor, las crías son eliminadas)
 - Chimpancés: las hembras promueven activamente la atención sexual de los machos-> se bloquea el infanticidio
 - Acéntor común: machos y hembras ocupan territorios independientes que pueden solaparse. Las hembras se arriman a los machos de territorios abundantes en recursos. Este ejemplo ilustra el **umbral de la poliginia:** a veces, en especies supuestamente monógamas, se da la poliginia por razón de los recursos (la hembra prefiere ser la segunda en un territorio con abundancia, lo cual supe el esfuerzo de colaboración del macho)
3. **Poliandria:** una hembra pone sucesivas nidadas y deja cada una a cargo del padre. Sólo es posible cuando el adulto puede incubar los huevos (jacana, andarríos, manchado, falaropo). Hembras y machos intercambian los papeles clásicos: las hembras son más grandes, compiten por los machos y llegan al infanticidio. Las cópulas sucesivas hacen que la nidada no esté necesariamente al cuidado del padre biológico.
4. **Monogamia:** acceso sexual exclusivo entre un macho y una hembra concretos-> abolición de la ley de Bateman. La monogamia no existe. La principal explicación entre las aves (con polluelos *altriciales*, eclosionan completamente desvalidados) es que se requiere la colaboración de los 2 adultos. ¡¡Cuando el macho no es fértil, el nido no suele carecer de crías!! Ventajas para las hembras de la **infidelidad:** aumenta la variabilidad genética de las crías y se evita la infertilidad del macho.

5.6 MONOGAMIA, FAMILIA, ALTRUISMO REPRODUCTIVO Y SELECCIÓN POR PARENTESCO (Kin Selection)

Cuando el emparejamiento entre macho y hembra es prolongado, el macho puede mejorar su aptitud colaborando en la crianza-> **altruismo reproductivo**.

5.6.1 El Altruismo Reproductivo

Sólo tiene sentido cuando beneficia biológicamente al que realiza la acción altruista (**aptitud biológica inclusiva**). Ej.: conductas de las castas no reproductivas de los insectos eusociales (obreras de abejas y hormigas).

Ley o Regla de Hamilton: el producto del beneficio (B) por el parentesco (r) que tiene que ser mayor (o igual) que el coste C ($Br > C$). Cuanto mayor parentesco, mayor altruismo.

La **monogamia genética** constituye el primer escalón evolutivo para la aparición del altruismo. En las especies de himenópteros eusociales (abejas, avispas, hormigas) la monogamia es la forma de apareamiento filogenéticamente más primitiva: el grado de parentesco entre las obreras es máximo y mayor que entre hermanos cuando la hembra se aparea con más de un macho.

El Altruismo Reproductivo en el Reino Animal

La **Selección por Parentesco**, ampliación de la Teoría de la Evolución, se desarrolló para explicar el comportamiento de las castas no reproductivas de las especies ausociales. Las castas estériles sólo logran aptitud indirecta.

El Altruismo en los Himenópteros: Haplodiploidía

Las hembras son diploides y los machos haploides: las hembras descendientes comparten entre sí el 75% de sus genes: $r=0,75$ frente $r=0,5$ de las hermanas .

El Altruismo entre Diploides: termitas y ratas topo lampiñas

Sólo hay una hembra reproductora que se aparea con un solo macho o dos. Cuando la hembra dominante muere, las jóvenes superan la inhibición reproductiva, y una de ellas hereda el papel. El parentesco puede llegar a 0.8, mucho mayor que el de hermanos completos de parejas monógamas exogámicas.

El Conflicto Reproductivo y la Historia Vital

El Conflicto Padres/Hijos

Por cada hijo que se tiene, el progenitor obtiene una aptitud de $r=0.5$, ya que pasa a la siguiente generación la mitad de sus alelos. Cualquier esfuerzo paterno/materno (C) que produzca en el hijo un beneficio que sea poco más del doble del esfuerzo realizado, será rentable para el progenitor. Cualquier individuo estará el doble de interesado en sí mismo que su padre, pues $r=1$ consigo mismo: una cría intentará conseguir que sus padres inviertan el doble de lo que están dispuestos ($0.5 \times 0,5 >= 0.25$ vs. $0.5 \times 1 >= 0.5$).

En situaciones de escasez se aseguran y prefieren a las crías en mejores condiciones físicas. La madre que cría un macho óptimo ganará mucho en aptitud inclusiva gracias al elevado número de nietos que llegará a tener. Esta **hipótesis** se conoce como la **de Trivers-Willard**.

Conflicto Prenatal Madre/ Hijo

Alteraciones fisiológicas del embarazo: **diabetes gestacional**. La placenta posee receptores de insulina lo que mantiene elevados los niveles de glucosa en sangre-> conducta atribuible al feto. Además controlan las arteriolas maternas y elevan la presión sanguínea. Hay correlación positiva entre la presión arterial de la madre y el peso del recién nacido.

Impresión genómica: genes que se comportan de forma diferente si proceden del padre o de la madre. Ejemplo: gen que codifica el factor de crecimiento; en el feto sólo se expresa el que procede del padre y el de la madre permanece inactivado. Cuando se expresan los dos aparece el síndrome de gigantismo prenatal. Si ambos se inactivan el desarrollo se ve reducido en un 40%.

El Aborto Espontáneo

El 80% de los embarazos humanos acaban en aborto, la mayoría inadvertidos. Son una forma de elección materna que prima la calidad biológica de lo engendrado: la madre es el doble de exigente que el feto respecto a lo engendrado. Cuanto más cerca se halla el fin de la vida reproductiva de una mujer, menor es la exigencia de calidad de la madre.

Conflictos Postnatales e Infanticidio

El infanticidio humano es fundamentalmente cometido por la madre, siendo el factor determinante la edad del hijo: la decisión de criar o abandonar cuando aún no se ha invertido demasiado puede ser adaptativa. Esperar a que las condiciones mejoren puede ser biológicamente adaptativo:

- A medida que aumenta la edad de la madre se reduce el nº de infanticidio
- Cuanto más pequeña es la cría, mayor es la probabilidad de infanticidio-> se explica porque el valor reproductivo de un hijo aumenta con la edad

Los recién nacidos tratan siempre de dar muestras de salud, viabilidad y atractivo: los bebés son irresistibles.