

TEMA 7

1) ENDOCRINOLOGÍA DE LA CONDUCTA

BASES QUÍMICAS DE LA TRANSMISIÓN EN NEUROETOLOGÍA

Las neuronas se distinguen de las otras células por sus propiedades moleculares responsables de las actividades de señalización. Estas actividades incluyen:

- ? Respuesta a determinadas sustancias químicas que alteran la permeabilidad de la membrana para los iones más comunes (Na⁺, Cl⁻; K⁺, Ca).
- ? Conducción de impulsos eléctricos.
- ? Comunicación con otras células post-sinápticas mediante el proceso conocido como transmisión sináptica.

En relación a éste último, la transmisión química puede dividirse en cuatro pasos:

- 1- Síntesis de la sustancia transmisora
- 2- Almacenamiento y liberación del transmisor
- 3- Interacción del transmisor con un receptor de la membrana postsináptica.
- 4- Retirada del transmisor del botón sináptico.

Los neurotransmisores son sustancias que están relacionadas sinápticamente con las neuronas y que afectan a otras neuronas u órganos efectores de modo específico. Son muchas las sustancias que tienen una acción clara como transmisores. Los cuatro tipos de sustancias transmisoras son:

1. Acetilcolina.
2. Aminas biogénicas
3. Aminoácidos:
4. Neuropeptidos.

Los neurotransmisores tienen cuatro características esenciales:

- a) Son sintetizados en las neuronas
- b) Se encuentran presentes en las terminales presinápticas y se liberan para ejercer su acción en la neurona receptora o en el órgano efector
- c) Cuando se aplican de modo exógeno (como drogas) se reproduce exactamente la acción biológica de los transmisores endógenos
- d) Tienen un mecanismo específico para ser retiradas del botón sináptico que es su lugar de actuación.

Las células nerviosas han sido caracterizadas de acuerdo a su bioquímica transmisora y se ha demostrado que una neurona madura utiliza la misma sustancia transmisora en todas sus sinapsis. La mayoría de las neuronas utilizan solamente una sustancia transmisora (especificidad neuronal). Característica determinada por el conjunto específico de enzimas biosintéticas que posee, y que son las responsables de la síntesis total del transmisor. Este paso enzimático hace que la neurona sea colinérgica, norepinefrinérgica (noradrenérgica), dopaminérgica, serotoninérgica, etc.

- ✍ La Acetilcolina (ACh) es el transmisor utilizado por las neuronas motoras del cordón espinal y opera en todas las uniones nervio-músculo esquelético de los vertebrados. La ACh está difusamente localizada en el cerebro, pero se encuentra en elevada concentración en las neuronas de los ganglios basales. Es importante en el sistema nervioso autónomo, siendo el transmisor para neuronas parasimpáticas.
- ✍ Los Transmisores amínicos (aminas biogénicas). Los más destacados son las catecolaminas (dopamina, noradrenalina o norepinefrina), indolaminas (serotonina) y histaminas; sustancias determinantes en el comportamiento. En el sistema nervioso periférico, la noradrenalina es el transmisor de las neuronas post-ganglionares y es, por tanto, el transmisor del sistema nervioso simpático. Las células poseedoras de dopamina se encuentran localizadas en tres regiones: la sustancia negra (desde donde las células se proyectan hacia el estrato), el cerebro medio (con proyección hacia al cortex límbico) y desde el hipotálamo hacia el tallo de la pituitaria. Los cuerpos celulares serotoninérgicos se localizan en la línea media del bulbo raquídeo. Estas células (como las células noradrenalínicas del núcleo cerúleo) mandan fibras a través del

cerebro y médula espinal. La histamina está concentrada en el hipotálamo.

✍ Transmisores aminoácidos Determinados aminoácidos, además intermediarios en las vías bioquímicas generales, actúan como neurotransmisores (resultado de un pequeño cambio en su síntesis en la neurona). La glicina, el glutamato y el GABA (ácido γ -aminobutírico) son 3 de los 20 aminoácidos de este tipo. El glutamato es un transmisor en el cerebelo y médula espinal. La glicina es un transmisor inhibitorio en las interneuronas de la médula espinal. El GABA está presente en las neuronas de los ganglios basales que se proyectan a la sustancia negra; células del cerebelo son GABA-minérgicas, como también en ciertas interneuronas inhibitorias de la médula espinal

✍ Neuropéptidos. Los neuropéptidos actúan en el Sistema Nervioso transmitiendo señales entre neuronas y contribuyen a la organización de las principales hormonas del cuerpo. Se han enumerado 17 categorías diferentes de péptidos en el cerebro. Aquellos que tienen propiedades opiáceas tales como la morfina se denominaron endorfinas y encefalinas. Estas sustancias son los controladores internos del dolor. La β -endorfina, por ejemplo es 100 veces más poderosa que la morfina. La mayoría de la actividad opiácea de la pituitaria es debida a la β -endorfina. Las encefalinas y algunas endorfinas suprimen la percepción del dolor. Pero también se ven involucradas en circuitos del cerebro reguladores de una amplia gama de funciones entre las que se incluye el control de la temperatura y de la presión sanguínea, el control de ciertos movimientos del cuerpo (sacudidas) y de algunos comportamientos (evitación, locomoción, copulación) y en el perfeccionamiento de los comportamientos aprendidos. La influencia de las encefalinas y endorfinas en el automantenimiento y en el comportamiento sexual parece ser importante, jugando un papel adaptativo en muchas situaciones. juegan un papel importante en la regulación de la excitabilidad límbica. La administración de β -endorfina incrementa los acicalamientos. Junto a las endorfinas y a las encefalinas, la sustancia P es el péptido del cerebro más estudiado. A la sustancia P se le atribuye

el papel de transmisor sensorial del dolor (nociceptor). Así sucede en las raíces de algunas células de ganglios espinales dorsales cuyos procesos se extienden a la piel y a la espina dorsal. Al ser la sustancia P un transmisor del dolor, si bloqueamos sus receptores en los ganglios espinales mediante sustancias opiáceas conseguimos un efecto analgésico. La sustancia P parece estar estrechamente asociada a la serotonina para la regulación de las sensaciones dolorosas. La amígdala es otra área del cerebro especialmente rica en sustancia P, serotonina y encefalina. Existe más de una ruta neuronal para la sustancia P o para los otros péptidos transmisores. Muchas de estas rutas se proyectan hacia el sistema límbico jugando un papel indudable en la producción o en la modificación de los comportamientos emocionales.

HORMONAS

Aunque los comportamientos se estudian considerando el estadio biológico de los individuos (gestación, puerperio, amamantamiento, prepubertad, adulto) y los ciclos estacionales, no hay que olvidar que la vida del animal es un proceso continuo de secuencias que son moduladas en esa continuidad. Las principales modulaciones se llevan a cabo por un sistema de glándulas sin conductos que se encuentran repartidas por el cuerpo y que producen y relacionan hormonas (mensajeros químicos que circulan dentro del cuerpo influyendo en muchas funciones del cuerpo y en el comportamiento). Este sistema endocrino y sus hormonas circulantes, juegan un papel clave en todas las fases del desarrollo físico y conductural siendo también reguladores del metabolismo. Conviene evaluar el papel y los efectos del sistema endocrino para la producción de hormonas.

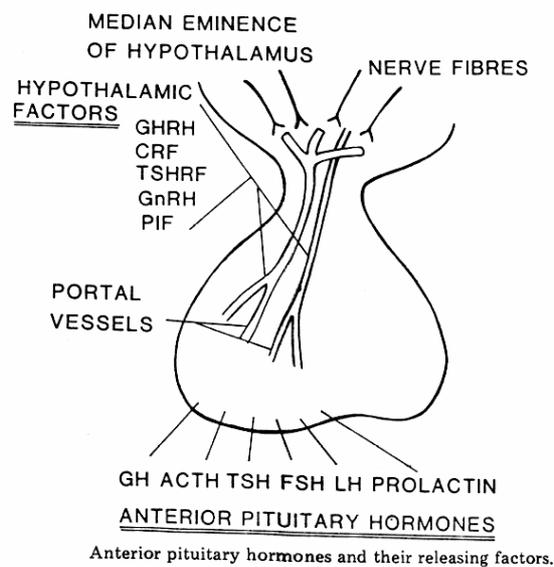
1. Hipotálamo

En general, el hipotálamo constituye el mecanismo que integra y coordina la actividad endocrina, la actividad nerviosa autónoma y las respuestas conductuales. El hipotálamo es el responsable del control de las secreciones tanto de los lóbulos anteriores como posteriores de la hipófisis o pituitaria y de sus hormonas. Además, en el hipotálamo juegan un papel importante los factores de relación y de inhibición, los mecanismos de

retroalimentación, el control de aquellos procesos cíclicos o rítmicos y el comportamiento sexual.

La estimulación de las glándulas endocrinas por el hipotálamo se realiza mediante los factores de liberación que controlan la secreción hipofisaria y que tienen algún efecto sobre el comportamiento. Por ejemplo, la hormona de liberación gonadotrópica (GnRH) actúa en el lóbulo anterior de la hipófisis para que se produzcan dos hormonas: hormona luteinizante (LH) y hormona folículo estimulante (FSH), con las que se inicia el ciclo ovárico y el comportamiento estral.

Los factores u hormonas que inciden sobre la hipófisis anterior son liberados desde las terminaciones nerviosas de la protuberancia medial del hipotálamo hacia los vasos portales de la hipófisis, pasando directamente a ésta donde regulan sus secreciones. Los principales factores se esquematizan en la siguiente figura.



La mayor parte de la actividad hipotalámica, es excitadora (mediante la acción de los factores de liberación), excepto para el control de la secreción de prolactina que se realiza mediante un factor de inhibición (PIF).

Las zonas hipotalámicas especializadas comunican con la sección anterior de la glándula pituitaria por vía vascular mediante el sistema porta. Pero el control de las dos hormonas producidas por el lóbulo posterior de la hipófisis (oxitocina y vasopresina) es neural. Así pues, ya sea por vía vascular

o por vía neural, el hipotálamo hace llegar estas sustancias a las células especializadas de la hipófisis. El hipotálamo regula su producción mediante un sistema de continua recepción de señales que por vía neuronal o humoral constituye un mecanismo de retroalimentación (feed-back).

Las principales hormonas hipotalámicas que inciden sobre la hipófisis son las siguientes:

- a) **CRH (hormona de liberación de corticotropina)**. Fue la primera en identificarse. Su acción hace que se libere ACTH (hormona adrenocorticotropa del lóbulo anterior de la hipófisis) que estimula la glucogenolisis. Se ha observado que en situaciones de estrés se reduce el glucógeno su reposición se consigue gracias a la liberación del cortisol de las adrenales.
- b) **TRH (hormona de liberación de tirotropina)**. Actúa liberando tirotropina (TSH) del lóbulo anterior de la hipófisis.
- c) **GnRH (hormona de liberación gonadotrópica)**. Se concentra en la protuberancia medial e induce la liberación de FSH y LH por parte de las células de la hipófisis anterior. **GHRH (hormona de liberación de la hormona del crecimiento)**
- d) **PIF (factor inhibidor de la prolactina)**. Ejerce un efecto inhibitorio de la secreción de prolactina en ambos sexos. Los estímulos tales como la succión estimulan la producción de prolactina porque se disminuye la secreción de PIF.
- e) **MRF (hormona estimulante de los melanocitos)**.

2. Glándula pituitaria o hipófisis

Es la principal glándula del sistema endocrino porque su función es controlar a otras glándulas endocrinas, que se consideran secundarias. Situada en la parte ventral del cerebro, es una glándula bulbosa que consta de dos lóbulos, anterior y posterior, y conectada por un tallo con el cerebro primitivo hipotalámico uniendo los centros del cerebro a la pituitaria. El lóbulo anterior de la hipófisis no mantiene conexión con el cerebro, pero está ligado al hipotálamo

por los vasos del sistema porta que la atraviesan. Mediante este sistema circulatorio, las sustancias hormonales pasan rápidamente desde el hipotálamo a las células de la porción anterior de la hipófisis. Estas dos porciones de la hipófisis secretan sustancias específicas hormonales dentro de los sistemas circulatorios.

2.1. Hipófisis anterior

La **hormona tiroestimulante (TSH)** estimula el tiroides y provoca la liberación de tiroxina, sustancia que interviene en el nivel metabólico, la provisión de energía, la homeostasis termal y también en el comportamiento reproductivo en general, ya que la mayoría de las actividades reproductivas precisan de una mayor liberación de energía.

Otra hormona de la hipófisis anterior involucrada en el control de otras glándulas es la **hormona adrenocorticotropa (ACTH)** o corticotropina que induce la liberación y la producción de diversos corticosteroides por parte de la corteza adrenal. El más característico es el cortisol, que aumenta su nivel en sangre, durante los estados de estrés, como consecuencia del incremento de la actividad de la ACTH. Cuando se producen desórdenes importantes en la cría animal se altera el ritmo de liberación de cortisol a consecuencia de las alteraciones en la producción de ACTH. En algunas ocasiones se ha denominado a la ACTH como *hormona adaptativa* puesto que se secreta en mayor medida durante los procesos o intentos de adaptación a circunstancias no habituales.

La liberación de **hormonas gonadotrópicas**, por parte de la hipófisis anterior, es fundamental para el comportamiento reproductivo. Las dos gonadotropinas, **hormona luteinizante (LH)** y **hormona folículo estimulante (FSH)**, se producen en ambos sexos (en niveles variables en las hembras y constantes en los machos), una en función de la otra. La FSH estimula la producción de gametos (espermatozoides y óvulos) y la LH promueve la actividad de las células gonadales (las células intersticiales del testículo y las del propio ovario). Así mismo, la LH puede estimular la producción de esteroides, tanto en el ovario como en el testículo. Los niveles elevados de andrógenos o estrógenos inhiben la secreción de FSH, así como la de LH, por un efecto de retroalimentación hacia el hipotálamo.

La **prolactina** es otra hormona de la hipófisis anterior también relacionada con la función reproductiva. Está considerada como la hormona que evoca la conducta maternal. Sin embargo, el comportamiento maternal no depende exclusivamente de la prolactina, parte de él está gobernado por la relación progesterona/estrógeno que se produce en el periodo del postparto. La prolactina también induce a comportamientos de acicalamiento.

2.2. Hipófisis posterior

Se corresponde anatómicamente con la neurohipófisis. Produce las hormonas oxitocina y vasopresina.

La **oxitocina** desempeña un papel importante en el parto, si bien es más conocida por su acción en la liberación del flujo de leche, "*hormona de la bajada de la leche*". Se produce subsecuentemente a las señales estimulantes provenientes de los animales recién nacidos, normalmente por una estimulación física de la región mamaria durante el amamantamiento.

La **vasopresina** está asociada con la ACTH y su liberación; juntas participan en la respuesta al estrés. Recientemente se ha reconocido a la vasopresina como un neuropéptido con función de neurotransmisor. Ciertamente, las células hipotalámicas dependen de la vasopresina como señal para otras células del cerebro y claramente esta hormona es iniciadora para algunas conductas. La liberación de vasopresina ayuda a la memoria y mejora la atención y el aprendizaje. En experiencias con animales a los que se les eleva la presión sanguínea mediante vasopresina, se mejoraba también la capacidad para el aprendizaje y los resultados en los entrenamientos. La vasopresina también se utiliza como señal para ver si la posibilidad de supervivencia del animal está afectada por los cambios. Su ausencia significa que el animal está fuera de peligro.

3. Glándula pineal

Es una glándula impar pequeña y redondeada de consistencia sólida que está localizada dentro del cerebro, en la línea media de la parte superior del tálamo. En los mamíferos, la glándula pineal está influida por los estímulos luminosos del medio ambiente a través del sistema visual. La **melatonina** secretada se libera a la circulación general, por ello la glándula pineal es una

verdadera glándula neuroendocrina. La producción de melatonina está influida por el fotoperiodo y resulta fundamental en numerosos procesos cíclicos y estacionales. Aún queda mucho por conocer sobre el papel de la melatonina en los comportamientos de ciclos diurnos y estacionales.

4. Tiroides

El tiroides, mediante la secreción de **tiroxina**, es activador de muchas funciones. La hormona tiroidea influye en el comportamiento energético ya que afecta al metabolismo del nitrógeno y a la energía disponible. También, conjuntamente con las gonadotropinas, activa el funcionamiento gonadal y mantiene la lactación. Una prueba de ello es que en la mayoría de las especies se producen alteraciones del ciclo estral tanto por hipotiroidismo como por hipertiroidismo. Sus efectos sobre el ciclo pueden ser tanto alargarlo como alterar la regularidad o anularlo por completo. En bovinos la tiroidectomía hace que las novillas no muestren los habituales signos de celo y se den celos silenciosos.

5. Testículos

La testosterona se produce por las células intersticiales de Leydig de los animales adultos, bajo la influencia de la LH de la hipófisis anterior. Es responsable de los comportamientos típicos del macho, pero los niveles sanguíneos de testosterona no son los únicos que intervienen en la libido o comportamiento sexual del macho, ya que éste no desaparece totalmente en ausencia de testosterona. Una producción excesiva de testosterona afectará a la hipófisis por mecanismo feedback de manera que se reducirá la producción de LH.

En aquellas especies con variaciones estacionales en la expresión de la libido del macho (el caballo y el carnero), existe una fluctuación en la producción de testosterona. En la mayoría de los casos, la reducción o cese de la producción de testosterona se asocia con una reducción en el tamaño de las células intersticiales testiculares. Las células de Leydig parecen encogerse periódicamente en los reproductores estacionales. En el carnero, de libido con variación estacional, es difícil encontrar células de Leydig que sean

histológicamente comparables a las del toro, el cual posee una libido casi constante durante todo el año.

6. Ovario

Tanto las células intersticiales como los folículos ováricos producen hormonas. Conforme los folículos maduran, durante el rápido crecimiento que manifiestan en el pro-estro, su producción de **estrógeno**, hormona sexual femenina, aumenta sensiblemente. A medida que se va alcanzando el umbral de respuesta, el comportamiento del animal se verá afectado y aparecerán las señales típicas del estro de la especie en cuestión. Parece ser que la progesterona pre-ovulatoria es necesaria para que junto al estrógeno se produzcan plenamente las características del estro. El comportamiento estral dura el tiempo en el que el folículo ovárico tiene su máximo grado de madurez. Con la parada folicular se disminuye ligeramente la producción de estrógeno. A consecuencia de la desaparición del estrógeno en la circulación general, finaliza el comportamiento estral. Así, en condiciones normales, el estro solamente se manifestará durante la presencia de un folículo maduro en el ovario, condición que sucede de manera breve y periódica. En esto se diferencia de la libido del macho la cual se mantiene por un largo periodo de tiempo debido a la permanente producción de testosterona por las células intersticiales que no desaparecen. Aunque el cuerpo lúteo inicia las funciones endocrinas en la gestación, enseguida se producen hormonas por parte de las células de la placenta, convirtiéndose así el cuerpo lúteo en prescindible, como una glándula endocrina provisional.

7. Placenta

Durante la gestación, la placenta sintetiza hormonas esteroideas (progesterona y estrógeno). A medida que progresa la gestación, van aumentando los niveles de progesterona y estrógenos en el tejido placentario, en la sangre y orina materna.

Parece que la placenta contiene una elevada concentración de β -endorfinas. Se piensa que las modificaciones uterinas del parto provocan la liberación de β -endorfinas por la placenta, pasando éstas a la sangre maternal,

produciéndose entonces un estado opioide que bloquea algo el dolor durante el parto.

8. Glándula adrenal

Desde una perspectiva endocrina, la glándula adrenal consta de una porción externa, el cortex, y una porción interna, la médula.

En el cortex adrenal se dan varios compuestos esteroideos: las hormonas corticales-adrenales (**glucocorticoides**), con actividad glicogénica, y las hormonas sexuales masculinas (**andrógenos**).

El glucocorticoide más activo en los ungulados y en el hombre es el *cortisol*, pero en roedores y aves es la *corticosterona*. Bajo su influencia se reducen los efectos de los diversos agentes estresores. Estas hormonas son capaces de activar el metabolismo de los carbohidratos para así aumentar el azúcar sanguíneo necesario ante demandas súbitas de energía.

La producción hormonal de la médula adrenal es la **adrenalina** (epinefrina) que es biológicamente parecida a la noradrenalina (norepinefrina).

Los efectos de la adrenalina en el cuerpo son complejos y variados: principalmente, la hormona prepara al animal para actividades físicas en situaciones de emergencia. Es también responsable del aumento temporal de la presión sanguínea en respuesta a un estímulo estresante. Las elevaciones súbitas de la producción de adrenalina por lo general están asociadas a actos agonísticos, y a sus formas específicas de manifestación, tales como peleas entre machos y protección materna. La adrenalina también provee la base para las respuestas de alarma en general.

9. Otras hormonas

En el cuerpo se producen muchas otras hormonas no mencionadas anteriormente, algunas de ellas cuya secreción está controlada, por lo menos en parte, por mecanismos completamente distintos. Entre éstas se incluye a la **aldosterona** de la corteza adrenal, la **insulina** y el **glucagón** pancreáticos, la **hormona paratiroidea**, y muchas **hormonas renales y gastrointestinales**. No parece ser importante su significado en el comportamiento por lo que omitimos su descripción y mecanismos de acción.

2) GENÉTICA DE LA CONDUCTA

Como ya se discutió, desde hace mucho tiempo existe, entre los etologistas (interesados en el proceso evolutivo y en la genética) y los conducturalistas (más dedicados al proceso de aprendizaje) una controversia sobre si un comportamiento es innato o es aprendido.

Von Holst mediante experiencias de estimulación de determinadas áreas del cerebro demostró “cómo los genes pueden controlar un comportamiento innato” y por lo tanto que existirá también una base genética en los procesos de aprendizaje.

Conceptualmente, las características del comportamiento no difieren de los otros caracteres de los animales. En el momento de la concepción, un individuo heredaría de sus padres el potencial genético para determinar ciertas conductas y una predisposición genética para la manera en que se plasmaría el fenotipo. Durante el desarrollo, el ambiente puede modificar o influir en la expresión conductural, de tal forma que el comportamiento observado al final tiene un componente genético y otro ambiental.

Los genes afectan al modo de expresión de estos comportamientos por alguna de las siguientes vías:

Genes ?	Estructura neural ?	Comportamiento
Genes ?	Estructura física ?	Comportamiento
Genes ?	Defecto fisiológico ?	Comportamiento

El que esto sea así da lugar a que existan diferencias en la conducta entre especies o razas (diferencias macrogenéticas), o dentro de una raza o población (diferencias microgenéticas).

Algunas particularidades de la genética conducturalista:

Las generalidades que resumimos a continuación son importantes no sólo desde el punto de vista práctico, sino también para entender las diferencias individuales en el desarrollo de la conducta:

1) Los caracteres de conducta son observables y medibles, es decir, son caracteres fenotípicos. Por consiguiente, todos los caracteres de conducta son el resultado de efectos ambientales y genéticos; en otras palabras, todos

los caracteres de conducta sin excepción están influidos por el genotipo del animal. Es frecuente que exista interacción genotipo-ambiente en la expresión de caracteres comportamentales; en otras palabras, la superioridad de un genotipo sobre otro depende a menudo del ambiente en que se mide el carácter e incluso del ambiente en que se ha mantenido al animal en etapas tempranas del desarrollo.

2) Si después de varias generaciones de selección artificial para un carácter considerado, se observan diferencias cuantitativas del mismo, se asume que existe control genético en el mismo ya que responde a la selección.

3) La mayoría de las características conductuales están influidas por muchos genes cuyo efecto genético suele ser aditivo. Es decir, son caracteres poligénicos y suelen tener herencia intermedia (la cantidad de comportamiento expresado en la descendencia es la mitad de la cantidad del mismo expresado en los padres) aunque también puede darse heterosis conductural si el genotipo conductural expresado en la descendencia excede al de los padres (realizando siempre los testajes en condiciones ambientales controladas para que un ambiente favorable a la descendencia no sea la causa de tales diferencias).

4) La inmensa mayoría de caracteres de conducta presentan variación continua. Tradicionalmente, esta variación continua se ha explicado mediante el llamado «modelo infinitesimal», que presupone que un carácter está afectado por muchos genes, cada uno de los cuales tiene un efecto pequeño sobre el carácter. No obstante, recientemente se ha sugerido que una parte importante de la variabilidad de algunos caracteres podría ser debida a la acción de unos pocos genes. Ello supone un cambio importante con respecto al modelo infinitesimal. Una parte importante de las investigaciones más recientes sobre genética del comportamiento se refieren a trastornos de la conducta humana. Dichas investigaciones han mostrado que algunos trastornos se deben a la acción de un solo gen, es decir que la presencia de una mutación en un solo gen es necesaria y suficiente para que aparezca el problema. En otros muchos casos, sin embargo, el carácter depende de la acción de varios genes, aunque algunos de ellos tienen un efecto mayor que otros. Así sucede, por ejemplo, con la relación entre una forma de la enfermedad de Alzheimer y el alelo denominado Apo-E4. Dicho alelo parece explicar el 17 por ciento de la

variabilidad en la tendencia a desarrollar el problema; sin embargo, su presencia no es ni necesaria ni suficiente para que aparezca el problema. Muchas personas que padecen la forma en cuestión de la enfermedad de Alzheimer no tienen el alelo Apo-E4 y, a la inversa, muchas personas que sí lo tienen no desarrollan la enfermedad. En definitiva, estos trabajos parecen sugerir que los estudios sobre genética del comportamiento deben basarse en la combinación de genética molecular y genética cuantitativa.

5). Es posible también utilizar líneas consanguíneas, por lo tanto homogéneas para sus caracteres y buscar las diferencias conductuales que identifiquen a la estirpe.

6) El concepto más utilizado para determinar en qué medida un carácter es debido a factores ambientales o es inherente es la heredabilidad. Expresa en qué medida el grado de variación del comportamiento es debido a diferencias en la dotación genética de los individuos o a diferencias ambientales. Para determinarla se realizan comparaciones de parientes bajo condiciones ambientales controladas (si los caracteres a estudiar sólo se expresan en un sexo se recurre a test de progenie para establecer comparaciones).

Una heredabilidad alta para un carácter indica que se puede conseguir, mediante la selección, modificar en poco tiempo el patrón de conducta de un carácter.

El hecho de que los efectos genéticos sean importantes en la conducta de las personas no debe hacer olvidar la importancia de los factores ambientales. En efecto, las heredabilidades más altas estimadas para alteraciones de la conducta en personas son de aproximadamente 0,5. El concepto de heredabilidad hace referencia a la proporción de la variabilidad en un determinado carácter que es debida a factores genéticos. La heredabilidad oscila entre 0 y 1. Por consiguiente, una heredabilidad de 0,5 significa que el 50 por ciento de la variabilidad de un carácter se debe a factores genéticos, y el otro 50 por ciento a factores ambientales.

Los caracteres instintivos que tienen un valor fundamental para la supervivencia de la especie tienen un valor de heredabilidad 0 porque se expresa de modo idéntico en todos los individuos, por ello los caracteres

conductuales relacionados con la reproducción tienen valores de heredabilidad muy bajos y son difícilmente seleccionables.

En resumen, los cambios que ha experimentado el estudio de la genética del comportamiento podrían esquematizarse en tres etapas. En primer lugar, se aceptó que la variabilidad en la conducta se debe tanto a factores genéticos como a factores ambientales. Esto permitió superar la controversia entre aquellos que abogaban por el papel exclusivo de uno u otro tipo de factores. En segundo lugar, se aplicó la metodología de la genética cuantitativa al estudio de la conducta, estimándose la heredabilidad de diferentes caracteres. Finalmente, se intentó combinar la aproximación molecular y genética. En nuestros animales domésticos todavía no se ha llegado a la tercera fase.

Metodología.

Desde el punto de vista metodológico, el comportamiento se puede analizar en dos direcciones contrarias:

- partiendo de genotipos mutantes tratar de analizar las posibles variaciones en el patrón de conducta (método genotípico)
- a partir de la variabilidad fenotípica del comportamiento, analizar su base genética (método fenotípico).

1. Método genotípico. El cortejo sexual en *Drosophila melanogaster* incluye varias fases: la orientación del macho hacia la hembra, la vibración por parte del macho de una de sus alas previamente extendida, la colocación del macho detrás de la hembra para realizar el lamido de sus genitales y, por último la cópula que podrá realizarse si la hembra extiende sus alas. Pues bien, BASTOCK (1956) demostró que los machos yellow (mutación recesiva ligada al sexo que produce un color amarillento del cuerpo) compiten con desventaja en el apareamiento porque durante el cortejo vibran las alas menos tiempo y con mayor intervalo entre vibraciones consecutivas, lo cual permite que las hembras se distraigan con otros estímulos y se alejen del macho.

2. Método fenotípico. El comportamiento puede estar determinado por uno o pocos genes de efectos drásticos perfectamente identificables (*genes*

mayores) o por la acción simultánea de muchos genes de efectos individuales pequeños, generalmente aditivos, y en muchas ocasiones enmascarados por la influencia ambiental (genes menores o poligenes). La existencia de estos dos tipos de determinismo genético para el comportamiento aconseja un tratamiento metodológico independiente.

2.1. Mendelismo simple.- Cuando el comportamiento está controlado por uno o pocos genes mayores, el análisis genético resulta elemental.

Uno de los primeros casos descritos de anomalías del comportamiento atribuibles por lo general a un solo gen recesivo es el de los “ratones danzarines”: ratones que se mueven en círculo como queriendo morderse la cola y que cuando están parados su cabeza está en movimiento continuo de vaivén y además son sordos. DEOL (1956) demostró que el gen recesivo produce anomalías en el oído interno que conducen al desequilibrio y a la sordera por la degeneración de los canales semicirculares y la coclea, respectivamente.

En individuos que presentan variabilidad en la expresión de acciones instintivas también puede encontrarse este determinismo genético. Tal es el caso estudiado por ROTHENBUHLER (1967) sobre las llamadas “abejas higiénicas y no higiénicas” con relación a que realizasen el destapado y limpieza de las celdillas de la colmena que contenían larvas o pupas muertas para poder ser reutilizadas de nuevo por la reina y sin el riesgo de ser contaminadas por el *Bacillus larvae*.

Rothenbuhler, utilizando colonias resistentes y susceptibles a este bacilo, demostró que este comportamiento “higiénico” instintivo está determinado por dos genes recesivos: el *u* que induce la acción destapar las celdillas y el *r* la de limpiar el interior de la misma sacando los restos de larvas o pupas muertas.

		Retrocruzamientos				
Tipos parentales		F1 Hembras	Zángano (hapolides)	Reina (higiénica)	Obreras (diploides)	
Higiénica	uu rr	u+ r+ no higiénica	u r	X uu rr	uu rr	(1)
			u +		uu r+	(2)
+ r	u+ rr		(3)			
++	u+ r+		(4)			
No higiénica	++ ++					

Los fenotipos correspondientes a obreras obtenidos del retrocruzamiento de una reina higiénica con los zánganos originados a partir de las reinas de la F₁ son de cuatro tipos:

1. ur higiénicas que destapan y limpian
2. u+ que sólo destapan
3. +r que sólo limpian cuando se ha destapado previamente de forma artificial
4. ++ no higiénicas, no destapan ni limpian.

2.2. Poligenismo. Cuando el comportamiento se puede cuantificar, sea en valores de número de aciertos o errores en un aprendizaje, sea en velocidad de apareamiento sexual, etc., la metodología a emplear entra de lleno en el campo de la Genética Cuantitativa..

De particular interés es la selección para intentar determinar las bases genéticas del aprendizaje. Son clásicas las experiencias de TRYON (1940) en las que seleccionaba, generación tras generación, las ratas “listas” y las “tontas” para un laberinto, múltiple en T, cuantificando el comportamiento por los errores cometidos. Cruzando entre sí las ratas más “listas” por un lado y las más “tontas” por otro, llegó a establecer dos líneas perfectamente diferenciadas a partir de la octava generación en las que ya apenas si había solapamiento: las ratas más “tontas” de la familia de las “listas” cometían los mismos errores que las más “listas” de las familias de las “tontas”. Por otro lado, al cruzar ratas “listas” con “tontas” la descendencia presentaba un comportamiento intermedio. Todos estos hechos justifican la presencia de un control genético del aprendizaje.

El análisis de la base genética molecular del aprendizaje presenta las dificultades inherentes al estudio del comportamiento. Por un lado con la propia definición de aprendizaje se cae en un círculo vicioso: "se trata de definir un fenómeno aún no bien descrito y luego se usa esa definición tanto para ampliar la definición como para buscarle una explicación; por otro lado hay que considerar la distinción entre almacenaje de la información y realización de lo aprendido sobre la base de la información almacenada: al no poder medirse directamente la memoria hay que basarse en su ejecución y sobre ésta pueden incidir multitud de factores difícilmente controlables tales como la motivación, el cansancio, etc. Es decir no se puede establecer "a priori" con absoluta seguridad una proporción entre lo aprendido y lo olvidado y la magnitud de los cambios experimentados en el Sistema Nervioso. No obstante, a pesar de estas dificultades las investigaciones van poco a poco arrojando luz sobre el problema.

Diferencias genéticas en el comportamiento

Puesto que el comportamiento es frecuentemente relacionado con ajustes a cambios en las condiciones ambientales, una amplia parte de la variación comportamental es causada por diferencias en la estimulación ambiental. Sin embargo, aún cuando la estimulación ambiental es uniforme, los individuos siempre reaccionan de manera diferente unos de otros. Los machos actúan de manera diferente a las hembras, y varias razas y líneas de animales frecuentemente difieren unos de otros.

1. Diferencias de conducta entre especies o razas (macrogenéticas)

Además de la variación entre individuos y razas dentro de las especies, existen amplias diferencias en el comportamiento entre especies, y éstas son usualmente proporcionales a su posición taxonómica. Por ejemplo. las aves son muy diferentes de otras especies animales, y muchas de estas diferencias están relacionadas a sus métodos primarios de adaptación. Con pocas excepciones la clase Aves está adaptada para el vuelo, y esto se refleja en sus órganos de los sentidos, su cuerpo cubierto de plumas y su pequeño tamaño y peso. Sus patrones de comportamiento son igualmente relacionados al vuelo, como es el rápido desarrollo de tal comportamiento. Las aves generalmente se

desarrollan más rápido que el resto de los animales y consecuentemente tienen menos tiempo para adquirir comportamientos aprendidos.

En muchas áreas del mundo, ovejas y cabras pastan y se trasladan en la misma piara, si bien difieren en algunos aspectos de comportamiento en pastoreo: las primeras son consideradas animales consumidores de pastos mientras que las otras son preferentemente ramoneadoras. Esto resulta beneficioso para aprovechar el forraje de ambientes heterogéneos de un modo más eficiente. Otra diferencia es que los corderos de corta edad siguen junto a sus madres cuando ellas se desplazan y pastan, mientras que las cabras esconden sus chivos antes de salir a pastar y vuelven hacia ellos en intervalos periódicos; esta diferencia hace que el pastoreo conjunto de cabras y ovejas sea más difícil, especialmente durante la lactación.

En Canadá, híbridos de Bisonte Americano-Bos Taurus manifestaron conductas en pastoreo, en inviernos severos, diferentes a la de las razas tradicionales británicas. El híbrido está más dispuesto a pastar en condiciones climáticas desfavorables, se aventuran a pastar más lejos de las áreas de albergues y lo hacen juntos como un "todos o ninguno".

El Bos Taurus y el Indicus, considerados como especies diferentes, se aparean libremente entre ellos y son capaces de dar descendencia viable y fértil. En Bangladesh se han estudiado las diferencias de conducta en pastoreo entre bovinos locales (Bos Indicus) y europeos (Bos Taurus): en las estaciones más cálidas, las razas europeas, a diferencia de las locales, reducen su tiempo de pastoreo, incrementando el tiempo de búsqueda de sombra, eligen las sombras más grandes y disminuyen la ingestión de alimentos concentrados. Bemet y col. sugirieron seleccionar por la tolerancia al calor, para reducir el tiempo gastado en búsqueda de sombra, lo cual aumentaría adaptabilidad a las altas temperaturas.

Para el comportamiento ingestivo, también se han realizado comparaciones entre las razas Hereford y la Santa Gertrudis (con sangre del Bos Taurus y del Bos Indicus): la Hereford gasta un 15% más de tiempo pastando, pero tienen igual tiempo de rumia, difieren moderadamente en las preferencias de forraje, según la estación. Así mismo, la Santa Gertrudis admite con más facilidad la adopción de terneros extraños.

Examinando, en heces, los restos de paredes celulares de plantas, se ha puesto de manifiesto que los bovinos del grupo *Bos Taurus* tienen una dieta más variada que los descendientes del *Bos Indicus*. Esto puede ser una ventaja o una desventaja, según las condiciones en las que vivan; puede ser beneficioso al permitir, en épocas de disponibilidad de nutrientes limitadas, aprovechar gran proporción del pasto, y podría ser perjudicial dada la gran variabilidad de plantas tóxicas que existen.

En comportamiento en pastoreo, las ovejas egipcias Ossimi, comparadas con otras razas importadas (Texel, Merino Ruso y Fleischschaff) en condiciones áridas subtropicales, caminan más rápido y durante más tiempo, rumian menos y son las que menos discriminan al pastar. La Texel es la más selectiva al pastar y los Merinos Fleischschaff parecen ser los más sensibles a la radiación solar.

En la comparación de 6 razas ovinas en Australia (Romney, Dorset Horno, Border Leicester, Suffolk, Southdown y Cheviot), la Border Leicester es la que modificó más drásticamente su conducta de ingestión como respuesta a los cambios climáticos, en tanto que la Dorset Horno se mostró como la menos sensible a las fluctuaciones medioambientales.

También se han descrito diferencias en el comportamiento maternal y reproductivo de diversas razas ovinas. En comportamiento de apareamiento, los carneros Rambouillet se mostraron como los mejores en número de ovejas cortejadas y montadas. El mejor comportamiento maternal se observó en ovejas cruzadas Border Leicester-Romney. Las ovejas Cheviot abandonan rápidamente a sus corderos ante la aproximación de un extraño, pero también son rápidas para reclamar los corderos cuando el intruso se ha marchado.

Ante condiciones climáticas desfavorables de fuertes vientos y lluvia, las ovejas Merinas son las primeras que reaccionan resguardándose. Ello sugiere una tolerancia innata muy baja al frío húmedo, pero dado el comportamiento imitativo de las ovejas, en grupos con dos razas mezcladas, todas se comportan como si fueran Merinos. Es decir, el comportamiento de los animales en un grupo puede verse afectado por el de sus compañeros.

En comportamiento social y temperamento, también se han encontrado diferencias entre razas de bovinos: en vacas de leche, la Parda Alpina tiende a dominar a la Holstein, ésta a la Guernsey que dominará sobre la Ayrshire y ésta sobre la Jersey, lo que coincidió directamente con el peso corporal. Pero en bovinos de carne, se vio que la Angus era más temperamental que la Hereford y dominaban sobre ellos a pesar de tener un peso más ligero. Las razas cárnicas británicas son, en general, más dóciles que las razas de carne del resto de Europa. Las razas bovinas de carne son más cautelosas o remisas ante la presencia del hombre que las de leche, ello es posible que se deba a una selección efectiva, intencionada o no, en favor de la docilidad en vacas lecheras.

Las diferencias entre razas en cuanto a habilidad de aprendizaje han sido estudiadas por comparación de cerdos Hampshire y Duroc, sometidos a las tres semanas de edad a unas pruebas que controlan la respuesta ante una señal de aviso de una amenaza de descarga eléctrica (condicionamiento de evitación). Los Duroc tienen mayor proporción de respuestas correctas y aprendieron más rápidamente, son más dóciles y menos emocionales, especulándose que esto pueda influir en la habilidad de aprendizaje. Por otra parte, se ha visto que razas cruzadas de cerdos aprendieron más despacio que los grupos puros, lo que parece apuntar hacia una heterosis negativa para la inteligencia.

Durante los años 50 y 60, dos científicos americanos -Scott y Fuller compararon la conducta de perros de cinco razas distintas criados exactamente en las mismas condiciones. Las razas estudiadas fueron el Basenji, el Foxterrier, el Cocker spaniel, el Beagle y el perro de Shetland.

Scott y Fuller hallaron diferencias significativas entre las razas para todos los caracteres estudiados y atribuyeron estas diferencias a factores genéticos. Por otra parte, la variabilidad dentro de cada raza fue también considerable.

Las estimaciones de la heredabilidad de la conducta se han centrado a menudo en caracteres relacionados con la utilización del perro como animal de trabajo. Muchos de estos caracteres son probablemente difíciles de definir y de cuantificar. En general, la heredabilidad estimada es baja y en muchos casos

no es significativamente distinta de cero. Ello podría ser debido en parte a la dificultad anteriormente mencionada

La única excepción importante es el carácter definido como «excitabilidad», «miedo», «nerviosismo» o «emocionalidad», y que concierne a la tendencia del perro a mostrar una respuesta de miedo cuando se encuentra en un ambiente extraño. Las estimaciones de la heredabilidad de este carácter, pese a ser variables, oscilan a menudo entre 0,4 y 0,5. Es interesante señalar que los estudios acerca de este carácter en roedores de laboratorio indican también una heredabilidad alta. Por otra parte, el carácter «miedo» condiciona considerablemente la utilización del perro como animal de trabajo y, según algunos autores, una respuesta de miedo excesiva es la causa principal de rechazo de animales en centros dedicados al adiestramiento de perros guía

Un estudio relativamente reciente analizó las diferencias entre un total de 56 razas de perros con relación a 13 caracteres de conducta. El estudio se realizó a partir de la puntuación otorgada a cada raza para cada carácter por un grupo de veterinarios y jueces de exposiciones caninas. El estudio concluyó que el efecto raza era significativo en todos los caracteres. No obstante, el cociente entre la varianza interracial y la varianza intrarracial fue muy distinto en función del carácter. En otras palabras, algunos caracteres son más predecibles que otros en función de la raza del animal. En cualquier caso, el estudio mostró diferencias significativas entre razas en caracteres de gran interés práctico, tales como la tendencia a mostrar agresividad competitiva o por dominancia.

Comportamiento	Valor F
Excitabilidad	9,6
Actividad general	9,5
Facilidad de adiestramiento	6,6
Agresividad hacia otros perros	5,0
Dominancia hacia el propietario	4,3

Valor F (cociente entre la varianza interracial y la varianza intrarracial) para diferentes características comportamentales en razas de perros. Cuanto

mayor es el valor F , mayor es el valor predictivo del factor raza con relación a la característica que se está estudiando.

Razas de tendencia baja	Razas de tendencia alta
Retriever dorado	Chihuahua
Pastor australiano	Lhasa Apso
Pastor de Shetland	Terrier de West Highland
Collie	Rottweiler
Spaniel bretón	Terrier de Airedale
Perro de san Huberto	Fox Terrier
Springer spaniel	Husky Siberiano
Retriever del Labrador	Afgano
Caniche grande	Schnauzer Enano
Bichón de pelo rizado	Chow Chow
Vizsla	Terrier Escocés

Razas de perro con predisposición muy alta o muy baja a mostrar agresividad por dominancia hacia el propietario sobre un total de 56 razas (modificado a partir de Hart, B.L.; Hart, L.A. [1985] Selecting Pet Oogs on the Basis of Cluster Analysis of Breed Behavior Profiles and Gender. Journal of the American Veterinary Medical Association, 186: 1181-1185)

2. Diferencias genéticas en comportamiento dentro de razas (microgenéticas)

La puesta en evidencia de las diferencias microgenéticas está basada en establecer comparaciones entre parejas de gemelos idénticos. Se maneja a los animales de manera que el mimetismo entre gemelos en un grupo no sea posible, para que no influya materialmente en la concordancia gemelo-grupo.

Se han detectado similitudes entre gemelos para aspectos tales como: tiempo de esparcimiento en pastoreo, tiempo que permanecen tumbados, número de veces que beben y defecan, temperamento, comportamiento de apareamiento (p.e. postura durante la monta, tiempo de latencia precedente).

Se ha estimado una heredabilidad de 0'4-0'5 para el temperamento en bovinos, pero puede influir, no sólo el efecto genético sino también el maternal. Es posible que una vaca críe terneros nerviosos o dóciles según ésta sea nerviosa o dócil. Es decir, existe un "efecto cultural": el ternero puede aprender parte de su temperamento por imitación consciente o inconsciente de su madre. Este tipo de influencias podrían salvarse si se utilizase la transferencia

de embriones en estas investigaciones basadas en la comparación de gemelos monocigóticos.

Si un carácter conductural cambia como respuesta directa a la selección, éste tiene que ser heredable. Si cambia correlacionado con otro carácter, es heredable y correlacionado genéticamente con el carácter hacia el que la selección va dirigida.

Estudiando el comportamiento de apareamiento de carneros Rambouillet, se vio que aquellos procedentes de líneas de alta prolificidad montaban más veces por unidad de tiempo y tenían menor tiempo de latencia para la primera monta.

La selección para prolificidad, intensifica al mismo tiempo la conducta sexual. Ello sugiere que incluir los caracteres de conducta en los diseños de índices de selección para incrementar la prolificidad, incrementará la tasa de respuesta a la selección.

3) INFLUENCIAS AMBIENTALES SOBRE EL COMPORTAMIENTO

En condiciones naturales cada especie ocupa un nicho ecológico determinado al que los organismos están bien adaptados al ambiente y sus fluctuaciones. Estas pequeñas fluctuaciones ambientales pueden ser compensadas mediante cambios fisiológicos y/o comportamentales, pero los cambios importantes del medio ambiente deben ser compensados por cambios comportamentales. Por ejemplo un animal de sangre caliente responde fisiológicamente ante un día caluroso de verano reduciendo su tasa metabólica de producción de calor y empleando todos los mecanismos disponibles para disipar calor. Comportamentalmente reducirá la tasa metabólica mediante una ingestión de alimento menor y mediante posturas que permiten el enfriamiento del cuerpo. Si el calor persiste mucho tiempo y puede desencadenar una situación de estrés, se cambiarán las horas de alimentación hacia las horas frescas de la mañana o a la caída de la tarde, o incluso hacia la noche, reservándose el medio día para estar tumbado a la sombra. Si el cambio ambiental supera sus capacidades fisiológicas, puede verse forzado a emigrar, a estivar, a volverse de hábitos nocturnos u otras estrategias.

Están bastante aceptadas, las teorías de Allen sobre las adaptaciones del color y forma del pelaje en función del clima y su papel evolutivo. Pero no existen unos postulados equivalentes que correlacionen el comportamiento con el clima, si exceptuamos la relación inversa entre la temperatura y la productividad (carne, leche, trabajo, etc). En climas tropicales calurosos la productividad es menor que en climas fríos.

3.1. Comportamiento termoregulatorio.

En un animal homeotermo la eficacia y la continuidad en sus actividades dependen de la capacidad que tenga para mantener constante su temperatura corporal. Por ello, los receptores externos envían continuamente información sobre la temperatura al Sistema Nervioso Central, el cual activa los mecanismos para evitar cambios en la Temperatura Corporal.

Existe un gradiente entre la temperatura en las partes partes más superficiales del cuerpo y las más internas. Lo cual permite el flujo de intercambio de calor a estos niveles. Ante un descenso de la temperatura, se debe incrementar la tasa de producción de calor interno y/o disminuir las pérdidas por flujo de calor hacia el exterior, por ejemplo, mediante desplazamientos hacia una zona más cálida. Los ajustes de comportamiento más importantes se realizan cuando la temperatura ambiental excede la interna (la del cerebro) en este caso el flujo de calor se produce desde el exterior hacia el interior.

a) Ambientes calurosos.

Por lo tanto, un animal que es llevado repentinamente de una zona fría a otra con temperatura ambiental muy elevada tendrá que reducir su producción de calor interno y poner en marcha los correspondientes mecanismos de disipación del calor.

La producción de calor se puede reducir disminuyendo las actividades cinéticas y la ingestión de alimentos. La exposición a altas temperaturas suele venir acompañada de un incremento del letargo y de una pérdida de apetito. Pero existen limitaciones a ello, la producción de calor interno no puede reducirse por debajo de los límites basales y la actividad muscular no puede suprimirse totalmente durante periodos de tiempo muy largos. Aunque no produjese

ningún calor, si la temperatura externa excede la corporal, el animal ganaría calor de cualquier manera. En estas condiciones la disipación de calor mediante radiación o evaporación es la clave de la supervivencia. La radiación de calor sólo puede darse si el área que rodea al animal está más fresca que el propio cuerpo. En estas condiciones la evapo-transpiración de agua es el principal mecanismo, ya sea mediante sudor o transpiración no perceptible. La efectividad de la evaporación dependerá de que exista aire circulante alrededor y de que ese aire no esté ya saturado de agua.

En la tabla pueden verse los comportamientos que realizan aves y mamíferos para adaptarse al calor asumiendo que no tiene posibilidad de escapar hacia sitios más frescos.

Temperatura corporal	Estrategia de enfriamiento	Ajuste comportamental
Normal	Reducir producción de calor Radiación termal Evaporación	Disminuye ingestión de comida Disminuye actividad cinética Evitar radiación solar directa Buscar superficies frías Evitar superficies calientes (dispersión del grupo) Incrementar consumo de agua. Incrementar tasa respiratoria Humedecer el cuerpo mediante lameteos, revolcones, etc Aumentar el área de superficie de cuerpo por estiramiento, etc. Aumentar los movimientos aéreos sobre del cuerpo abanicando, etc.
Incremento moderado no crítico	Reducir producción de calor Radiación termal Evaporación	La anorexia El letargo Los mismo que antes Frecuencia respiratoria máxima (jadeando y abriendo la boca)
Incremento crítico	Ninguno	Anorexia, debilidad y estupor, Desequilibrio postural, convulsiones

En los bovinos, estos aspectos se han estudiado en profundidad para comparar el Cebú (*Bos Indicus*) con los bovinos europeos (*Bos taurus*). En los europeos La zona termoneutral de confort se encuentra entre los 1,5-21 °C, mientras que en el Cebú está 10-27 °C. Ambos tendrán que realizar ajustes por encima de los 27 °C pero los europeos en mayor medida que los Cebús.

La frecuencia respiratoria sólo puede incrementarse hasta un tope máximo que depende de la edad y de la raza. Las vacas Jersey (*B. Taurus*) adultas tienen el tope en 130 respiraciones por minuto, mientras que su cruce con Cebú lo tienen en 110.

Las temperaturas en las zonas del mundo más calurosas no suele exceder los 37-38 °C en unas pocas horas del día, pero es común que existan zonas geográficas que mantienen 34-35 °C durante periodos muy largos y bajo presiones de vapor de 25-30 mm de Hg. En estas condiciones la evaporación está muy dificultada así que la estrategia más eficaz es reducir la producción de calor e incrementar la pérdida por radiación.

En las áreas más secas del planeta las temperaturas pueden llegar a superar los 43° C, los animales pueden llegar a adaptarse a estas temperaturas si se desproporciona agua y comida suficientes ya que el exceso de calor sí que podrá ser disipado mediante el enfriamiento evaporativo para lo que se incrementa el consumo de agua. En estos ambientes la radiación también es un factor importante por lo que los comportamientos van orientados hacia la búsqueda de sombras, en especial para la región de la cabeza y la cara.

El tiempo y los momentos de salida a pastoreo varían de unas zonas a otras del planeta y con la estación. Por ejemplo, durante un verano en Lousiana, los bovinos pastan 2 horas en el día, y 6 1/2 en la noche. Sin embargo, en días fríos, gastan una media de 4 ½ en pastar por el día y durante la noche disminuye en 5 horas. El tiempo total de pastoreo en días fríos puede ser 1 hora mayor en días fríos que en calurosos.

Las aves responden al estrés termal de manera similar a los mamíferos mediante incremento de la frecuencia respiratoria y disminuyendo la ingestión de comida. Al tener una temperatura basal mayor también pueden resistir una temperatura ambiental mayor. Puesto que la cubierta de plumas suponen un aislamiento, tienen un sistema de disipación de calor adicional basado en la evaporación por la mucosa oral y el saco aéreo (haciendo temblar el buche). Debajo de las alas las plumas son más escasas, así que se agachan separando las alas del cuerpo para que el aire pueda circular entre ellas. También se les puede ver tumbadas sobre el suelo estirando la cabeza y el cuello con lo que al aplastar las plumas del pecho se facilita la pérdida de calor

hacia la tierra fresca. Son conductas frecuentes en las aves acaloradas las actitudes letárgicas abriendo y cerrando la boca.

El albatros se ha observado también que ante días caurosos apoyan su cuerpo sobre los talones y levantan la parte anterior de las patas para separar la zona vascularizada del suelo y facilitar la dispersión de calor.

b) Ambiente frío.

Los ajustes comportamentales al frío suelen ser los contrarios a los que ya se han visto para el calor. La superficie del cuerpo se minimiza para conservar el calor. La tasa respiratoria se reduce, incrementa la producción interna de calor y la actividad motora también incrementa en la tabla de abajo pueden verse los ajustes necesarios.

Temperatura corporal	Estrategia de calentamiento	Ajuste comportamental
Normal	Producción de calor Radiación termal Evaporación	Incrementa ingestión de comida Incrementa la actividad cinética Buscar los cuerpos más calurosos (agrupándose) Buscar luz del sol directa Disminución de la frecuencia respiratoria. Disminución de la superficie del cuerpo expuesta (encogido). Minimizar el movimiento del aire sobre el cuerpo.
Descenso moderado no crítico	Incrementar producción de calor. Radiación termal Evaporación	Hiperfagia Temblores Disminución de la actividad general. Igual que antes. Aumentar la flexión del cuerpo al máximo Disminuir la respiración
Descenso crítico	Ninguno	Cesan los temblores, se deprime el metabolismo, letárgico, reducción de la actividad mental.

La mayoría de nuestros animales domésticos están mejor adaptados a desenvolverse en climas fríos que calurosos. Los rangos de confort termal en los bovinos europeos están cerca de las temperaturas de congelación. Las temperaturas próximas a los -18°C no tienen efecto apreciable sobre la

producción de calor de bovinos Holstein, pero sí que incrementan rápidamente la ingestión de alimento en los Cebús.

Algunos mamíferos y los pájaros son capaces de alterar el grado de rizado de sus plumas o pelaje para incrementar la capacidad aislante y reducir la pérdida de calor. La pilorección es otro mecanismo para atrapar el aire entre la piel y el pelo.

En los pájaros la postura para dormir (momento en el que el metabolismo está más bajo), con la cabeza bajo el ala, también reduce la pérdida de calor.

Se ha conseguido el condicionamiento operante para controlar los dispositivos que activan voluntariamente la fuente de calor no sólo en ratas de laboratorio sino también en cerdos.

c) Comportamientos maternales termoregulatorios

Aunque entre las especies homeotermas existen diferencias en cuanto al grado de desarrollo de sus crías al nacimiento, en general, en todas las especies el recién nacido tiene un control térmico muy deficiente (en los humanos se estima que no queda establecido hasta 1-2 años de edad).

Los padres deben buscar los mecanismos necesarios para proveer el calor a las crías hasta que éstas desarrollan sus propios mecanismos reguladores. El agrupamiento de la camada en un nido tal como lo realizan las especies plótocas es una estrategia eficaz para mantenerlos en calor. Ese agrupamiento puede perdurar hasta que los cerditos son adultos y pesan 90 Kg. En las especies monotocas que paren una sola cría al aire libre, se aprecia un incremento de la mortalidad neonatal en la estación fría.

En ratas albinas se ha investigado la actividad de construcción del nido (aparece a los 20 días de edad en ambos sexos) en relación a la temperatura exterior. Un aumento de la humedad relativa bajo condiciones de temperaturas muy bajas incrementará las actividades de construcción de nido, en cambio, dicha actividad se ve inhibida a temperaturas superiores a los 27°C.

En aves, el tiempo que pasan echadas sobre los huevos también es superior ante temperaturas bajas que altas. La transferencia de calor de los pájaros a los huevos es mediante unas placas o áreas de la zona ventral que están

especialmente capilarizadas durante la estación reproductiva. Los movimientos que realiza la hembra cuando está sobre el nido están encaminados a maximizar el área de contacto entre esta zona y los huevos y a aislarlos del ambiente exterior. En zonas calurosas, el problema puede ser el sobrecalentamiento de los huevos que propicia su desecamiento.

3.2. Ritmos biológicos y respuestas al fotoperiodo

La radiación solar, tanto por las variaciones lumínicas como termales, tiene, directa o indirectamente, un efecto marcado sobre el comportamiento de los animales. La radiación visible (la luz) proporciona un fotoperiodo que condiciona mucha de la actividad diurna y estacional hasta tal punto que algunos animales parecen tener un reloj interno que marca sus actividades. Cuando un proceso se repite en un intervalo de tiempo constante, se habla de un “ritmo biológico” y puede ser el resultado de ritmos físico externos tales como la longitud de los días, temperatura, humedad, presión, etc. En otras ocasiones, los ritmos están condicionados a la actividad humana, p. e. el ordeño.

La mayoría de los ritmos se dan en ciclos de 24 horas y se llaman circadianos. Los ritmos circadianos se definen como oscilaciones de la actividad innata que puede modificarse por factores medioambientales dependientes de la longitud y de la temperatura del día. Para actividades desarrolladas con ritmo circadiano, la actividad podría volverse continua bajo condiciones de luz/oscuridad constantes. Los ejemplos más significativos son la puesta de las aves y la búsqueda de alimento de los mamíferos.

Respuestas fotoperiódicas

Muchas de las actividades reproductivas de nuestros animales domésticos tienen una naturaleza cíclica estacional dependiente de la longitud del día (cambio del fotoperíodo). La actividad de puesta de las aves es dependiente del % de luz-oscuridad. También lo es la duración y la intensidad de la actividad sexual de la oveja en celo cuya incidencia estacional está en relación inversa con la longitud del día y puede controlarse y modificarse mediante cambios en el fotoperiodo.

Como se ha descrito, la vía de estimulación de estos cambios es la vía hipotálamo-hipofisaria interconectada con la retina y los nervios ópticos. Estos sistemas estimulan la descarga de FSH y LH por parte de la adenohipófisis, la cual fue, a su vez, activada por las hormonas de liberación hipotalámicas. Para estas actividades, la activación hipotalámica comienza 25' antes de la salida del sol y finaliza 25' después del crepúsculo.

El efecto de la luz de la luna también podría dejarse notar de manera fotoperiódica en el ganado.

3.3. Factores químicos y fisoquímicos.

Realmente no parecen tener un efecto realmente importante sobre el comportamiento de los animales domésticos, ya que son controlado por el hombre. El Oxígeno, el Nitrógeno y el Dióxido de Carbono suelen estar en las cantidades adecuadas, si exceptuamos las condiciones de elevada altitud con baja presión de O₂ que pudieran afectar a las posibilidades motoras del animal que no esté aclimatado. Los ajustes fisiológicos suelen ser suficientes para compensar y aclimatar pero las características del medio ambiente en cuanto a sus recursos pastables puede verse afectada por la elevada altitud que permite un menor desarrollo de la longitud de la hierba con lo que el animal necesitará aumentar su tiempo de pastoreo para cubrir sus requerimientos alimenticios,.

La lluvia u los movimientos de aire sí que afectan al comportamiento por sus repercusiones sobre el control térmico, como ya se ha explicado, Tanto la lluvia como el viento resultan nefastos bajo condiciones de frío por lo que el animal pondrá en marcha mecanismos de conservación del calor y buscará refugio para evitar la lluvia y el viento.

3. 4. Espacio Disponible

El concepto de territorio es la base de la relación entre el comportamiento social y el espacio. El restringir el espacio tiene consecuencias directas sobre el comportamiento. En aves, por ejemplo, que se crían aisladas y con poco espacio, se desarrollan movimientos rotatorios de la cabeza. Los movimientos estereotipados (repetitivos) están especialmente relacionados con la falta de espacio. En otras ocasiones, la estabilidad en la organización social está

posibilitadas por las dimensiones del espacio y la distribución del alimento en el mismo.

En unas experiencias sobre diferentes niveles de densidad en aves, se vió que no existían diferencias en la productividad si se satisfacían las necesidades de alimento y agua de cada ave, pero sí que incrementaba el canibalismo en aquellos con menor superficie del animal.