

Aprendizaje adaptativo en serpientes y la aproximación etológica

Adaptive learning in Snakes and the Ethological Approach

Hugh Drummond y Constantino Macías García

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

RESUMEN

La antigua controversia entre etólogos y psicólogos sobre conducta innata y aprendida ha conducido al análisis de la ontogenia del comportamiento. Un área importante de la investigación contemporánea sobre ontogenia se refiere a aspectos del aprendizaje que sean adaptativos, en el sentido Darwiniano del término. Dicha investigación se basa en datos descriptivos sobre la ecología y conducta de los animales en su ambiente natural. Para ilustrar esta aproximación etológica al estudio del aprendizaje, damos una descripción de cómo un estudio de campo y laboratorio sobre un sistema depredador-presa dió lugar a una investigación sobre aspectos fundamentales del aprendizaje en una culebra mexicana —un miembro de una Clase de vertebrados virtualmente desconocida en el campo de la Psicología Comparada.

DESCRIPTORES: Etología, aprendizaje adaptativo, ontogenia de la conducta, serpientes.

¹ Numerosos estudiantes de la Facultad de Ciencias, UNAM, han ayudado en el trabajo de campo y en el laboratorio. En especial agradecemos a José Luis Osorno. El trabajo reportado aquí fue apoyado por el CONACYT (Proyecto PCBCBNA 001896) y por el Instituto de Biología, UNAM. Silvia Rojas Drummond ayudó en la revisión del manuscrito, y Serapio López Jiménez indentificó a las sanguijuelas. Se pueden obtener sobretiros de H.D. al Instituto de Biología, UNAM, Apdo. Postal 70-153, 04510 México, D.F.

ABSTRACT

Early controversy between ethologists and psychologists over innate and learned behavior has given way to analysis of ontogeny. An important area of contemporary research in ontogeny concerns aspects of learning that are adaptive, in the Darwinian sense. Such research is grounded in descriptive data on the animal's ecology and behavior in its natural habitat. To illustrate this ethological approach to learning, we describe how a field and laboratory study of a predator-prey system gave rise to research on fundamental aspects of learning in a Mexican snake— a member of a Class of vertebrates virtually unknown to Comparative Psychology.

DESCRIPTORS: Ethology, adaptive learning, behavioral ontogeny, snakes.

La Etología y el Aprendizaje

El estudiante de la conducta innata, acostumbrado a estudiar un número de especies diferentes y el patrón conductual en su totalidad, se confronta repetidas veces con el hecho de que un animal puede aprender algunas cosas con más facilidad que otras. Es decir, algunas partes del patrón, algunas reacciones, se pueden cambiar por medio del aprendizaje mientras que otras parecen estar fijas tan rígidamente que no es posible el aprendizaje. En otras palabras, parece haber “disposiciones para el aprendizaje” localizadas más o menos estrictamente. Diferentes especies están predispuestas para aprender diferentes partes del patrón. Hasta donde sabemos, estas diferencias entre especies tienen significancia adaptativa.

N. Tinbergen, 1951.

Los primeros etólogos adquirieron cierta fama entre los psicólogos por su tendencia a ignorar el aprendizaje, concretándose al estudio de pautas conductuales “innatas”. Como una reacción contra la falsa suposición de “Tábula rasa” de los psicólogos experimentales, dicha tendencia era comprensible y saludable pero seguramente obstruía el entendimiento de la ontogénesis de la conducta. Las críticas de ciertos psicólogos comparativos (por ej., Lehrmann 1953) provocaron un debate que fue productivo para la joven ciencia en dos aspectos: se reconoció que las suposiciones sobre la herencia de pautas conductuales necesitaban reemplazarse por el análisis de los factores que influían sobre diferentes aspectos de éstas (Tinbergen 1963); y se desarrollaron ideas nuevas sobre la naturaleza adaptativa de los mecanismos del aprendizaje (Lorenz 1965).

En la actualidad se considera que la controversia sobre conducta “aprendida” o “innata” está resuelta, pero la ontogénesis sigue siendo un campo

importante y vigoroso de la investigación etológica (ver por ej., Burghardt y Beckoff 1978, Bateson y Klopfer 1982).

Desde los inicios de la disciplina, y sobre todo en relación a la impronta, los etólogos han señalado que el aprendizaje no es un fenómeno unitario y general, sino que cada especie está dispuesta a aprender cosas más o menos específicas en períodos más o menos específicos (Tinbergen 1951). Inicialmente, esta idea se basó en parte en el razonamiento deductivo en el contexto del gran paradigma teórico de los biólogos, la teoría Darwiniana de la evolución por medio de la selección natural, y en parte en observaciones y experimentos poco rigurosos sobre la conducta natural de peces y aves.

Ultimamente se han publicado numerosos estudios sobre este tema, con el empleo de diversas especies y con un mejor diseño experimental, y con la publicación de dos volúmenes enfocados en él (Hinde y Stevenson-Hinde 1973, Zeiler y Harzem 1983) existe ya un reconocido aunque todavía controvertido campo de investigación sobre "limitantes biológicas del aprendizaje". Bajo este rubro puede ubicarse la investigación que se discute en este artículo. Sin embargo, dicha investigación está en un estado embrionario de desarrollo, y la presentamos aquí no como un ejemplo representativo de dicho campo (para ello, el lector deberá recurrir a los libros antes citados), sino para ilustrar cómo un etólogo puede abarcar el tema del aprendizaje. Para lograr ésto, se usará un formato no convencional, contando la historia del proyecto de investigación, en lugar de un reporte formal.

Específicamente, queremos demostrar la importancia de considerar la conducta animal en el contexto ecológico (es decir, en relación al medio ambiente para el cual fue diseñada), y la utilidad de analizar los cuatro aspectos de la conducta señalados por Tinbergen (1951): el mecanismo o causa inmediata (estímulos, hormonas, sistema nervioso, etc.), la ontogénesis (historia del desarrollo en el individuo), la función (consecuencia benéfica para el animal), y la evolución (historia de desarrollo en la especie y sus antepasados). Aunque el análisis ofrecido es preliminar y en parte especulativo, esperamos que comunique el rico potencial de una aproximación que en las últimas décadas ha sido notablemente productiva. Primero describiremos a los sujetos de la investigación, y luego contaremos, sección por sección, cómo un estudio ecológico nos condujo a describir la conducta y analizar sus causas, y cómo el deseo de interpretar la conducta en su contexto natural nos llevó a investigar el aprendizaje.

La Biología de las Serpientes

Dado que los mamíferos y las aves se derivaron de los reptiles, la psicología comparada tiene la obligación de investigar esta importante Clase de vertebrados. Sin embargo, la información sobre la ocurrencia y la naturaleza del aprendizaje en tortugas, lagartijas, serpientes, y cocodrilos es escasa y en muchos casos basada en experimentos realizados por investigadores que ignora-

ban la historia natural de sus sujetos (ver resúmenes en Burghardt 1977 y Brattstrom 1978).

Es difícil saber si los escasos resultados experimentales que se han obtenido con respecto a las serpientes se deben a una limitación intrínseca de los ofidios para el aprendizaje o a la falta de habilidad de los investigadores. No es de esperarse que su conducta se parezca mucho a la de un pichón o una rata, dadas las diferencias radicales en su biología.

Una serpiente deriva su calor corporal del medio, y su alcance de metabolismo aeróbico (= capacidad para sostener la actividad) es, muy aproximadamente, veinticinco veces menor que el de un ave o un mamífero y varía con la temperatura (Bennet 1978). Generalmente, pasa la mayor parte del tiempo totalmente inmóvil, y puede soportar semanas o meses entre comidas. Para muchas, la dieta está restringida a sólo 2-4 clases de presa y una comida consta típicamente de un solo acto de ingestión de una presa entera. La conducta alimenticia de la mayoría está dominada por la quimiorecepción más que por la visión. En marcado contraste con los mamíferos y las aves, no existe cuidado paterno de las crías en ninguna serpiente; la cría nace preparada para proceder en forma independiente en un medio en donde necesita buscar, reconocer, capturar, dominar e ingerir presas apropiadas; evitar depredadores; mantener una temperatura corporal dentro de ciertos límites; y reproducirse con otros individuos de la misma especie.

¿Qué clase de desarrollo conductual deberíamos esperar de este tipo de animal?. La cría recién nacida, sin experiencia alimenticia, puede manifestar en su primer contacto con el medio apropiado el repertorio conductual típico de su especie (Drummond 1983a), lo que no implica estabilidad ontogénica en todos los aspectos del repertorio. Estudios ecológicos y etológicos en el campo y el laboratorio, demuestran en algunas especies cambios de conducta alimenticia correlacionados con la edad (Burghardt 1978), pero tenemos poca idea de los factores internos o externos que producen tales cambios. Un estudio de la culebra *Nerodia erythrogaster* supuestamente demostró un cambio de preferencia dietética, de pez a rana, que ocurre a cierta edad en forma independiente de la experiencia alimenticia, es decir un cambio preprogramado que no implica ninguna clase de aprendizaje (Mushinsky y Lotz 1980). Es difícil saber qué pensar con respecto a la validez y la generalidad de este resultado.

Thamnophis eques y *T. melanogaster*, miembros de la gran familia Colubridae de serpientes inofensivas, pertenecen a una subfamilia que se caracteriza por sus costumbres semi-acuáticas (Malnate 1960): viven en la tierra y buscan su alimento en el agua. Las dos especies habitan el altiplano mexicano, encontrándose en ríos, pozas, canales de riego, lagunas, etc.

Ecología Alimenticia de Thamnophis eques y T. melanogaster

Originalmente, el trabajo de campo del primer autor fue diseñado para describir la dieta de estas especies a través de sus rangos geográficos, a fin de

sentar las bases para estudios de la microevolución de su conducta alimenticia. Se hicieron recorridos de los cuerpos de agua en varias partes del altiplano para localizar poblaciones de las culebras y capturar ejemplares. Estos fueron medidos y sexados y su contenido estomacal se obtuvo forzando la regurgitación. Luego las culebras se soltaron. Para saber qué presas potenciales había disponibles (datos ecológicos importantes para entender la selección del alimento), sacamos con un chinchorro muestras de ellas de los cuerpos de agua donde viven.

Con base en las presas regurgitadas se caracterizaron las dietas de varias poblaciones, encontrándose como elementos más comunes, peces, ranas y renacuajos, y sanguijuelas (Sosa Nishizaki 1982, Drummond 1983b, Macías García 1984). Resultó que la sanguijuela *Erpobdella punctata* es el alimento más importante para las culebras jóvenes de algunas poblaciones, y que en algunos casos los adultos también dependen principalmente de ella. Lo que nos sorprendió fue el hecho de que, mientras que sólo dicha especie de sanguijuela aparecía en los contenidos estomacales, en las muestras de chinchorro casi siempre salían dos especies: *E. punctata* y *Haementeria officinalis*. Nuestro interés en esta "selección" de presa aumentó cuando, por medio de observaciones en el campo y en el laboratorio, logramos establecer una diferencia clave en la ecología alimenticia de estos animales: *E. punctata* se alimenta de cadáveres de diversos organismos y posiblemente de invertebrados pequeños, mientras *H. officinalis* es hematófaga chupa la sangre de vertebrados vivos, entre ellos ranas, vacas, ratas, y humanos.

Decidimos poner a prueba la hipótesis de que las culebras seleccionan entre estas dos presas, y plantear dos de las preguntas de Tinbergen: ¿Cuál es la ventaja adaptativa, si existe, de la selección? (pregunta sobre la función), y ¿Cómo logran discriminar entre *Erpobdella* y *Haementeria*? (pregunta sobre mecanismo).

Experimentos sobre Selección de Sanguijuela

Uno de los dogmas tradicionales de la metodología etológica, reiterado hace poco por Lorenz (1973), estipula que la descripción de la conducta debe ocurrir antes de su análisis experimental. Deberíamos conocer el fenómeno antes de manipularlo y disecarlo. En este aspecto, ya se había preparado el terreno con un estudio descriptivo (Drummond 1984) comparando el repertorio depredatorio de serpientes especialistas acuáticas de este género (incluyendo a *T. melanogaster*), con el de generalistas (parecidas a *T. eques*). Además, se habían realizado numerosos estudios de los estímulos químicos y visuales que influyen en esta depredación (por ej. Burghardt 1967, 1970; Drummond 1979, 1985). Lo que sigue es un breve resumen de los puntos más relevantes de estos estudios.

La captura de una presa depende de pautas conductuales relacionadas con la búsqueda y de otras relacionadas con el encuentro. En la segunda fase, los estímulos químicos y visuales influyen y en general los primeros son de

mayor importancia. En muchas especies, posiblemente en todas, las sustancias químicas pueden provocar un ataque, respuesta crítica que termina la fase de encuentro. Además, las culebras recién nacidas y sin experiencia alimenticia responden con una tasa elevada de lengüetazos a un isopo con el olor del integumento de la presa común de la especie, algunas inclusive lo atacan. Es decir, las sustancias químicas representan un estímulo signo, y las culebras tienen una tendencia congénita a responder a él.

Era lógico entonces suponer la existencia en *T. eques* y *T. melanogaster* de una tendencia congénita a responder en forma preferencial (con elevada tasa de lengüetazos y ataque) al olor de *Erpobdella*, pero no al de *Haementeria*. Se realizaron dos experimentos sobre preferencia con culebras nacidas en el laboratorio y sin experiencia alimenticia, cuatro camadas de *T. eques* (n = 54), y siete de *T. melanogaster* (n = 50). En el primero, se les presentaron isopos impregnados con el olor de *Haementeria* o *Erpobdella*, o con agua bidestilada (control), contando los lengüetazos emitidos durante 60s y registrando ataques. Cada sujeto recibió las pruebas en su jaula hogareña individual a los 10 días de edad. Los seis posibles órdenes de las tres pruebas fueron distribuidos en forma equitativa entre los miembros de cada camada, y el intervalo entre las pruebas fue de 30-45 min. La temperatura del aire fue de 24-26 C.

En el segundo experimento, se ofrecieron trozos de sanguijuela descongelada a los sujetos, empezando el día después de sus pruebas con isopo. Cada sujeto recibió cinco presentaciones simultáneas de *Haementeria* y *Erpobdella*, a intervalos de 48 horas. Los trozos se dejaron en dos esquinas de la jaula hogareña, alternándose estas últimas en cada oferta, y después de 24 h. se registró la ingestión o no ingestión de ellos.

En la prueba de isopos, tres de las cuatro camadas de *T. eques* demostraron una "preferencia" quimiorreceptiva para el olor de *Erpobdella* comparada con agua, pero dos de ellas también respondieron con una elevada tasa de lengüetazos a *Haementeria* comparada con el control. De la misma forma, seis de las siete camadas de *T. melanogaster* respondieron con más lengüetazos a *Erpobdella* que al agua, y cinco con más a *Haementeria* que al agua.

Se había predicho que la mayoría de las camadas emitirían significativamente más lengüetazos a *Erpobdella*, la sanguijuela que se había encontrado en docenas de estómagos en el campo. La respuesta positiva y significativa de varias camadas a *Haementeria* resultó sorprendente. Claro que la respuesta no fue tan positiva como a *Erpobdella*; no obstante, indicaba una responsividad a una sanguijuela que aparentemente no se come en el campo. Fue para resolver este tipo de contradicción que se habían aplicado dos clases de pruebas, basadas en respuestas distintas. En la segunda, la de los trozos, hay menos seguridad de que el estímulo sea (exclusivamente) químico, pero la respuesta, la ingestión, carece de ambigüedad.

El resultado fue claro: la gran mayoría de las culebras comió trozos de las dos sanguijuelas, y la frecuencia promedio de ingestión fue más alta para *Erpobdella* que para *Haementeria* en diez de las once camadas (Tablas 1,2). La contradicción se confirmó.

TABLA 1.

Ingestión de Trozos de Dos Sanguijuelas en Cinco Presentaciones Simultáneas por Parte de la Culebra, *Thamnophis eques*.

Número de Trozos Ingeridos.

Camada: #3		#4		#8				#16	
H	E	H	E	H	E	H	E	H	E
5	5	5	5	3	4*	2	5*	5	5
5	5	5	5	5	5	4	5*	2	4*
5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
4	5*	5	5	5	5	5	5	5	5
5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
5	5	5	5	5*	4	5*	4	3	5*
5	5	5*	4	5	5	5	5	5	5
5	5	5	5	0	4*	5	5	2	5*
5	5	3	5*	5	5	5	5	3	5*
				5	5	5	5	5	5*
								5	5
X =		4.9	5.0*	4.8	4.9*	4.5	4.8*	4.2	4.9*

El asterisco indica qué valor es el mayor.

H = *Haementeria officinalis*

E = *Erpobdella punctata*

Frecuencias de culebras individuales.

Existe la posibilidad de que las culebras, aún siendo programadas con una tendencia a atacar a *Haementeria* en respuesta a los estímulos químicos, no lo hagan porque ciertos estímulos en otra modalidad, por ejemplo visual, inhiben dicha tendencia. Se decidió entonces enfrentar a las culebras con sanguijuelas enteras y vivas —una prueba con alta validez externa.

Observación Directa de Encuentros con Sanguijuelas

Para describir la interacción conductual con sanguijuelas vivas, las culebras primero se dejaron 24 h en sus jaulas hogareñas con 1 cm de agua. Luego una sanguijuela de tamaño ingerible fue introducida y se observó la conducta de ambos animales durante aproximadamente una hora. Se usó una

TABLA 2.

Ingestión de Trozos de Dos Sanguijuelas en Cinco Presentaciones Simultáneas por Parte de la Culebra, *Thamnophis melanogaster*

Número de Trozos ingeridos

Camada:		#5		#6		#11		#12		#13		#14		#15	
H	E	H	E	H	E	H	E	H	E	H	E	H	E	H	E
5	5	1	1	0	4*	2	5*	0	0	0	1*	0	1*		
4	4	0	2*	5	5	2	4*	0	0	1	5*	1	3*		
4	4	0	0	3	5	5	5	0	0	5	5	0	0		
5	5	0	0	5	5	4	4	0	0	1	1	0	2		
		0	0	2	5*	5	5	0	0	1	5*	0	0		
				5	5	5*	4	0	0	1*	0				
				5	5	1	4*	0	0	0	0				
						5	5	1	4*	5	5				
						5	5	1	4*						
						0	1*	0	0						
								0	2*						
\bar{X} = 4.5		4.5	0.2	0.6*	3.6	4.9*	3.4	4.2*	0.2	0.9*	1.8	2.8*	0.2	1.2*	

El asterisco indica qué valor es el mayor.

H = *Haementeria officinalis* E = *Erpobdella punctata*

Frecuencias de culebras individuales.

sola camada de *T. eques*, después de su participación en los experimentos uno y dos, enfrentándose a once culebras con *Haementeria* y a once con *Erpobdella*. Luego tuvieron otras dos pruebas con la misma especie de sanguijuela.

Los resultados fueron intrigantes. Primero, con una sola excepción, todas las 5 anguijuelas de las dos especies fueron atacadas y los ataques fueron seguidos por intentos de ingerirlas. Quedó confirmado, de esta manera, que *T. Eques* tiene una tendencia congénita a atacar e ingerir tanto *Haementeria* como *Erpobdella* (aunque podría ser que la experiencia previa con trozos facilitó la responsividad a las sanguijuelas vivas).

Segundo, en los casos de ingestión exitosa, a las culebras les tomó más tiempo lograrla con *Haementeria* que con *Erpobdella* (Fig. 1). *Haementeria* resistió la ingestión pegando su ventosa en la cabeza de la culebra o en el muro de la jaula y, jalando desde ese punto, muchas veces logró safarse

de las mandíbulas. Otra defensa de esta sanguijuela fue la adopción de una postura rígida como un disco de hule, enchucando las mandíbulas de la culebra que finalmente fue obligada a soltarla. En resumen, *Haementeria* generalmente escapó de la culebra, lo cual en el campo seguramente pondría fina la interacción, y cuando hubo ingestión ocurrió sólo después de varios ataques/capturas ($X = 3.8$ rango = 1-13). *Erpobdella* también se defendió pero generalmente fue vencida con la primera captura ($X = 1.3$, rango = 1-3).

Tercero, mientras *Erpobdella* fue ingerida en 32 de los 33 encuentros, sólo 60% de los encuentros con *Haementeria* terminaron con ingestión (Tabla 3). Y este resultado no se debió sólo a la capacidad defensiva de la segunda: en 20% de los encuentros, esta sanguijuela desató un ataque parasitario a la

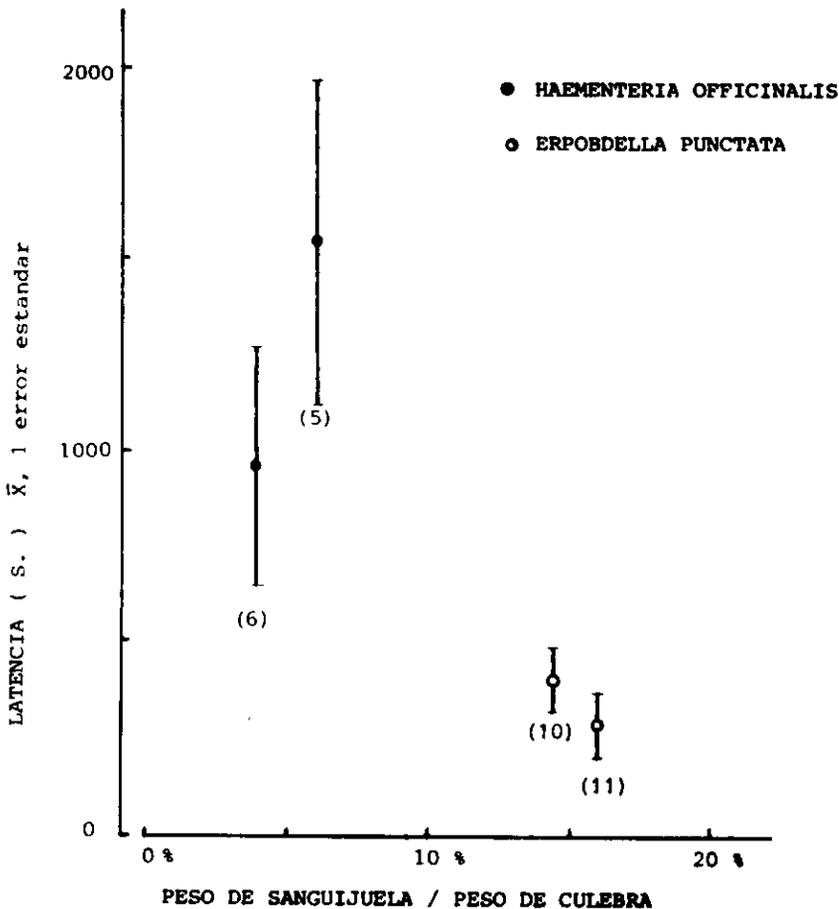


Fig. 1. Latencia para ingerir a sanguijuelas vivas. Intervalo en segundos entre el primer ataque de la ingestión completa de la sanguijuela. Se muestran solo los encuentros exitosos, de una camada de *Thamnophis eques* (n = 22). Los números de encuentros están entre paréntesis.

culebra, chupando su sangre a través de la ventosa anterior pegada entre las escamas infralabiales, y terminó matándola. En un caso, la interacción *empezó* con el ataque parasitario, en los demás la culebra atacó a la sanguijuela y esta última respondió con un “contra-ataque”. Cabe mencionar que una culebra (*T. melanogaster*) que comió exitosamente una de estas sanguijuelas se encontró al día siguiente muerta en su jaula ¡junto con su “presa” viva!.

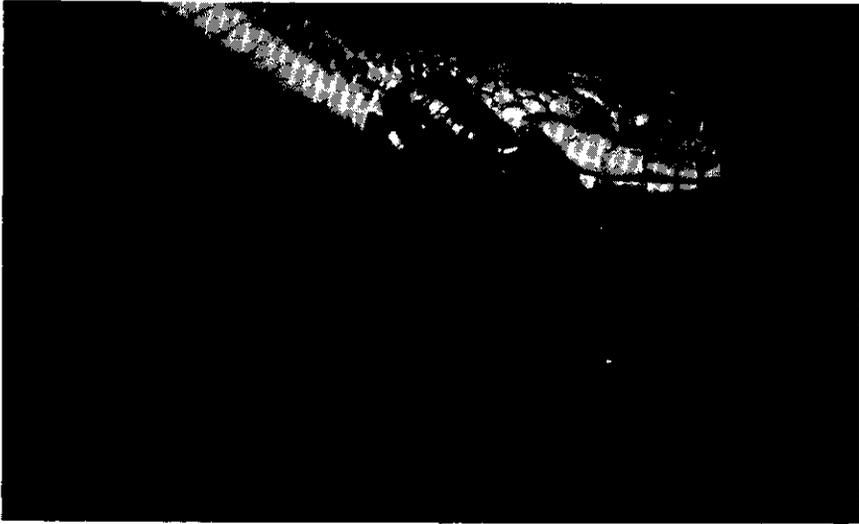


Fig. 2. Tres sanguijuelas *Haementeria officinalis*) jóvenes succionan en la región del labio inferior de una culebra (*Thamnophis melanogaster*) juvenil. Generalmente flacas, las sanguijuelas se ven hinchadas de sangre. (Foto de Hector Arita).

Los datos ecológicos y los de observación y experimentos sobre conducta son, en su conjunto, inquietantes: 1) en el campo las culebras comen solo *Erpobdella*, aunque *Haementeria* siempre está presente; 2) *Haementeria* tiene buenas defensas conductuales y puede ser letal a la culebra; 3) las culebras nacen dispuestas a atacar e ingerir a *Haementeria* (y *Erpobdella*).

Para explicar estos fenómenos, tenemos dos hipótesis tentativas, no mutuamente exclusivas, las cuales se desarrollaron de acuerdo con la teoría moderna de la evolución. Las ofrecemos aquí, a pesar de ser muy provisionales, para ilustrar cómo puede proceder la investigación etológica. Posteriormente se pondrán a prueba; mientras tanto, podemos reportar algunos experimentos piloto sobre una de ellas.

Según la primera, la tendencia congénita de atacar una “presa” peligrosa representa una falla de la selección natural. Actualmente, muchos biólogos rechazan la suposición “seleccionista” de que los organismos, en todas sus características, se acercan a la perfección (Gould y Lewontin 1979, Dawkins 1982). Se reconocen pues, ciertas limitantes al proceso de la selección natural, entre ellas la de la “correlación genética”. Si un sólo gene, para sim-

TABLA 3

Exito Depredatorio de la Culebra *Thamnophis eques*
en Encuentros con una Sanguijuela en la Jaula Hogareña

Resultado del Encuentro

Especie de sanguijuela	Se ingirió sanguijuela	Sanguijuela resistió ingestión	Sanguijuela mató culebra	Total de encuentros
<i>Haementeria officinalis</i>	12	4	4	20
<i>Erpobdella punctata</i>	32	1	0	33

Culebras, 2.36 — 3.69 g. Sanguijuelas: *H. officinalis*, 0.04 — 0.30 g.
E. punctata, 0.15 — 0.62 g.

Once culebras tuvieron 3 encuentros con *H. officinalis* y once (misma camada) tuvieron 3 con *E. punctata*.

plificar un poco, está asociado con dos efectos en el fenotipo (es decir, produce dos características en el organismo), uno positivo y otro negativo, y el positivo es de suficiente magnitud para asegurar que este gene aumente su frecuencia en la población, los integrantes de éste tendrán una característica mal adaptativa como consecuencia de la selección natural. En nuestra situación, es posible que las dos sanguijuelas posean en su integumento la misma sustancia química que provoca ataques, o sustancias parecidas. Esto implicaría que la tendencia hereditaria de atacar a una sanguijuela estaría correlacionada con la de atacar a la otra, y mientras la inclusión de *Erpobdella* en la dieta esté favorecida por la selección, no se puede renunciar a *Haementeria*. (La heredabilidad de este tipo de tendencia quimioreceptiva ha sido demostrada por Arnold 1981).

La primera hipótesis explica la tendencia de atacar a *Haementeria*; la segunda explica la ausencia de ésta en el estómago de las culebras en el campo. Podría ser que las culebras no encuentren a estos animales en el agua, o que las sanguijuelas siempre escapen, o que las culebras que las capturan suelen morir como consecuencia. Falta información ecológica sobre estos aspectos, pero una vez encontramos a un adulto de *T. eques* con un ejemplar grande de *Haementeria* (cubierto de sangre) en el estómago y otra vez una juvenil de *T. melanogaster* con un ejemplar pequeño pegado a su cabeza e inflado de sangre. Estas observaciones indican que las dos especies hacen contacto en el campo y que la sanguijuela representa un peligro real.

Los etólogos (y Skinner, 1966) han señalado que la modificación de un repertorio conductual puede ocurrir por medio del "castigo" y "reforzamiento" de la selección natural a través de tiempo evolucionario (la sobrevivencia diferencial de individuos más o menos aptos), o por medio del castigo y reforzamiento del individuo durante la ontogénesis (el aprendizaje). ¿No es razonable suponer, entonces, que la selección natural favorecería en nuestras serpientes la capacidad de aprender a no atacar a *Haementeria*? Dado que a veces encuentran a la sanguijuela hematófaga, que están dispuestas a atacarla, y que esta conducta puede conducir a la culebra a la muerte, es de esperarse que habrá evolución en este sentido, siempre y cuando hubiese suficiente tiempo y variabilidad genética.

Aprendizaje por fin. La larga historia que precede a la mención de este término nos ubica en un contexto biológico. Ahora tiene sentido investigar el posible aprendizaje; disponemos de información ecológica y conductual que nos permite diseñar experimentos válidos y sabemos que nuestra pregunta es relevante al organismo focal.

Experimentos Piloto sobre Aprendizaje

Dos experimentos piloto fueron diseñados para averiguar si *T. eques* es capaz de aprender a no atacar *Haementeria* sin perder la tendencia a responder a *Erpobdella*. En las pruebas observacionales, las culebras que no lograron ingestión de su sanguijuela experimentaron un descenso a corto plazo en su tendencia a atacarla. Después de unos intentos fracasados, ignoraban a la presa; cuando éstas se movían en sus cercanías y aún cuando fueron fortuitamente lengüetadas, los estímulos visuales y químicos aparentemente no provocaban ninguna respuesta alimenticia. Evidentemente se presentaba el tipo de aprendizaje más rudimentario, la habituación, aunque no se puede descartar la influencia de la fatiga. Sin embargo, la habituación no ayudaría a evitar encuentros peligrosos en el campo. La serpiente necesitaría un tipo de aprendizaje a más largo plazo, específicamente "passive avoidance learning".

Primer experimento

Para detectar tal efecto, el primer experimento consistió simplemente en comparar las respuestas de las culebras a isopos y trozos de sanguijuela antes y después de interacciones con *Erpobdella* y *Haementeria* vivas. La camada de *T. eques* que se empleó en las observaciones conductuales había tenido pruebas de isopos y trozos diez días después de nacer. Luego, mientras se mantenían con dieta de peces, la mitad de ellas había tenido dos encuentros con *Haementeria* y la otra mitad dos con *Erpobdella*. Desafortunadamente para nuestros propósitos, algunos encuentros con la sanguijuela hematófaga habían sido positivos para la culebra. Entonces se organizó un tercer encuentro para cada sujeto, con la misma especie de sanguijuela que antes

pero con una diferencia: las sanguijuelas eran de un tamaño que, en el caso de *Erpobdella*, permitió su ingestión, pero en el caso de *Haementeria* facilitó la defensa exitosa. De esta manera se aseguró que la última interacción de las culebras con *Erpobdella* terminara positivamente mientras que con *Haementeria* fuera negativa.

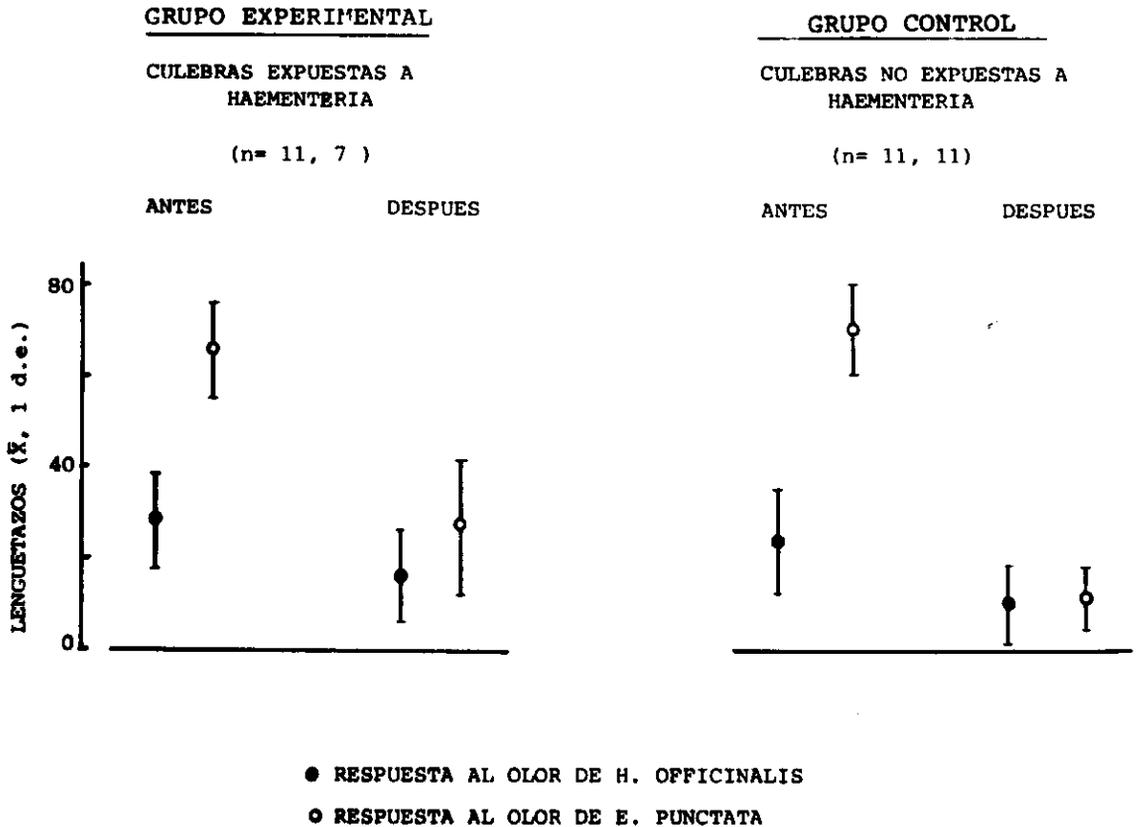


Fig. 3. Efecto de la experiencia con sanguijuelas vivas sobre la respuesta quimiorreceptiva. Frecuencia de lengüetazos en un período de 60s. a las sustancias químicas de las dos sanguijuelas, *Haementeria officinalis* y *Erpobdella punctata*, por parte de una camada de *Thamnophis eques*, antes y después de encuentros con sanguijuelas vivas (las culebras del grupo control tuvieron encuentros con *E. punctata*).

El hambre de los dos grupos de culebra se igualó durante los siguientes 12 días alimentándolas con peces, y tres semanas después del encuentro se les aplicaron pruebas de isopos impregnados con olor de las dos sanguijuelas y de ingestión de trozos de las mismas.

La comparación de los resultados obtenidos antes de tener experiencia con sanguijuelas vivas (a diez días de edad) y después de dicha experiencia, se reporta en las Figs. 2 y 4. En resumen, no hubo ninguna indicación del tipo

de aprendizaje que se buscaba: los encuentros con *Haementeria* no produjeron una disminución en la respuesta quimiorreceptiva ni en la frecuencia de trozos ingeridos. Esto no comprueba nada, pero nos impulsó a hacer otro experimento, más sensible para detectar un efecto.

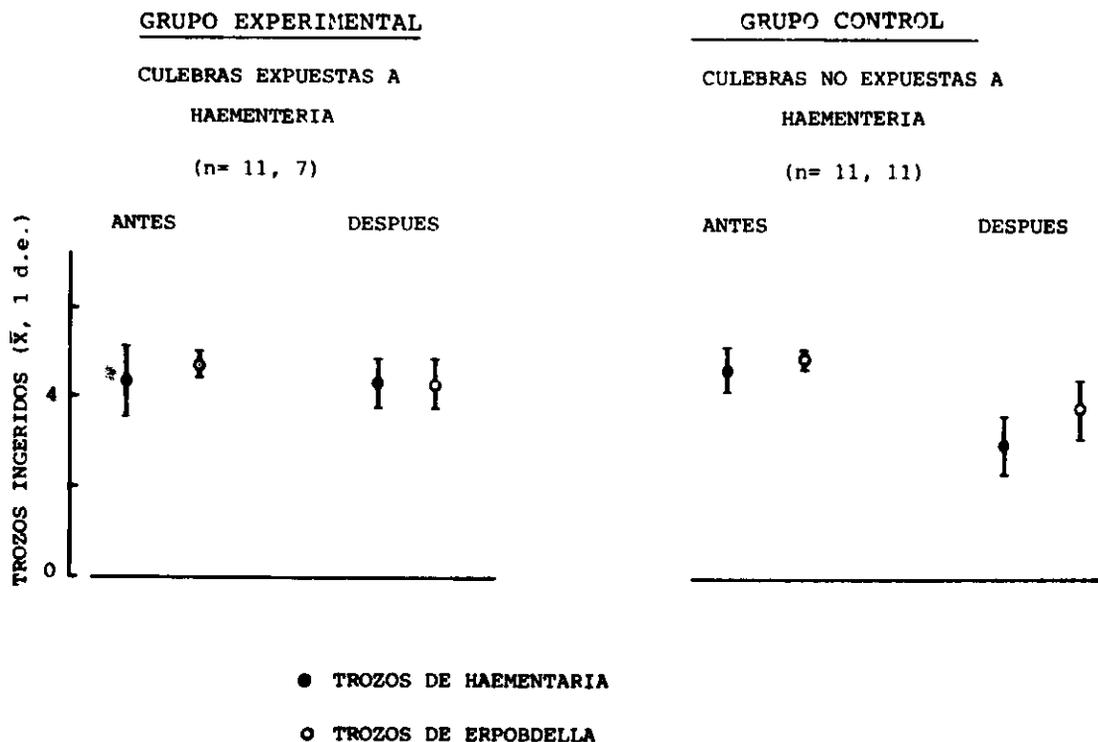


Fig. 4. Efecto de la experiencia con sanguijuelas vivas sobre la tendencia a comerlas. Frecuencia de trozos de sanguijuela ingeridos en cinco ofertas simultáneas de *Haementeria officinalis* y *Erpobdella punctata*. Las culebras (*Thamnophis eques*) se probaron antes y después de encuentros con sanguijuelas vivas (las del grupo control tuvieron encuentros con *E. punctata*).

Segundo experimento

En este siguiente paso, se pretendió aplicar un tratamiento experimental más extremo, seguido de una prueba más sensible, la cual se aplicaba inmediatamente. Esencialmente, se trataba de dejar a la culebra con una sanguijuela viva e invulnerable durante doce horas y medir, inmediatamente después, la latencia para ingerir un trozo de la misma. Los sujetos fueron los mismos (aunque el número disponible para pruebas con *Haementeria* había sido reducido por los ataques de las sanguijuelas).

Las culebras se mantuvieron diez días sin alimento, los tres últimos en unas nuevas jaulas "de prueba", que eran idénticas a las jaulas hogareñas. Lue-

go se dejaron 12 horas en "jaulas de tratamiento", otra vez idénticas, excepto que contenían 1 cm de agua con olor a *Haementeria*. Luego se pasaron directamente a sus respectivas jaulas de prueba donde fue administrada la prueba de alimentación, para obtener la línea base sobre la latencia. Después se volvieron a dejar durante 12 h en sus jaulas de tratamiento, donde otra vez había 1 cm de agua con olor a *Haementeria*. Esta vez, las del grupo experimental tenían una sanguijuela (*Haementeria*) viva en la jaula, y las del grupo control sólo agua. Terminándose las doce horas, se transfirieron a sus jaulas de prueba, en donde se administró por segunda vez la prueba de alimentación.

La prueba de alimentación consistió en dejar un trozo de sanguijuela (*Haementeria*) en el piso de la jaula y registrar la latencia de ingestión de éste. Esperábamos encontrar que las culebras que habían estado doce horas con una sanguijuela que no pudieron vencer e ingerir, demorarían más en atacar e ingerir un trozo de la misma presa que las culebras que no fueron expuestas a una sanguijuela viva.

En los resultados no hubo ninguna indicación de tal aprendizaje. Una culebra experimental fué muerta por su sanguijuela, y de las otras cuatro ninguna aumentó su latencia después de estar 12 h con la sanguijuela (Fig. 5). Extrañamente, varias culebras control si aumentaron su latencia en la segunda prueba. Desafortunadamente, la muestra fue muy pequeña para sacar muchas conclusiones, pero el experimento parece indicar una sorprendente incapacidad para aprender.

Discusión

Sería prematuro llegar a conclusiones con respecto al aprendizaje; la investigación apenas empieza. Sin embargo, de los resultados piloto se desprende una serie de preguntas interesantes.

Por ejemplo, nos preguntamos si estas serpientes, siendo animales de dieta restringida, no tienen la capacidad de reducir en forma permanente su responsividad a una de sus pocas presas. Para un animal con esta característica ecológica, podría ser fatal el renunciar a un importante componente de la dieta sólo porque tuvo un (os) encuentro (s) fracasado (s) con ella. Es muy posible que las culebras se enfrente a veces con presas demasiado grandes como para ser dominadas, lo que no debería implicar una renuncia permanente a esa clase de presa.

Generalmente, una serpiente sigue intentando ingerir cualquier presa que atrapa, hasta que queda claro que simplemente no se puede acomodar; la lucha ingestiva puede durar cinco, quince o hasta sesenta minutos. Con *Haementeria* las culebras podrían estar actuando según un programa conductual general y sencillo: si parece presa, atacarla; luego intentar la ingestión, si no se logra después de equis tiempo, soltarla; cuando se encuentre otra presa parecida, seguir la misma rutina.

En vista de que se ha demostrado el efecto García en este género (Bur-

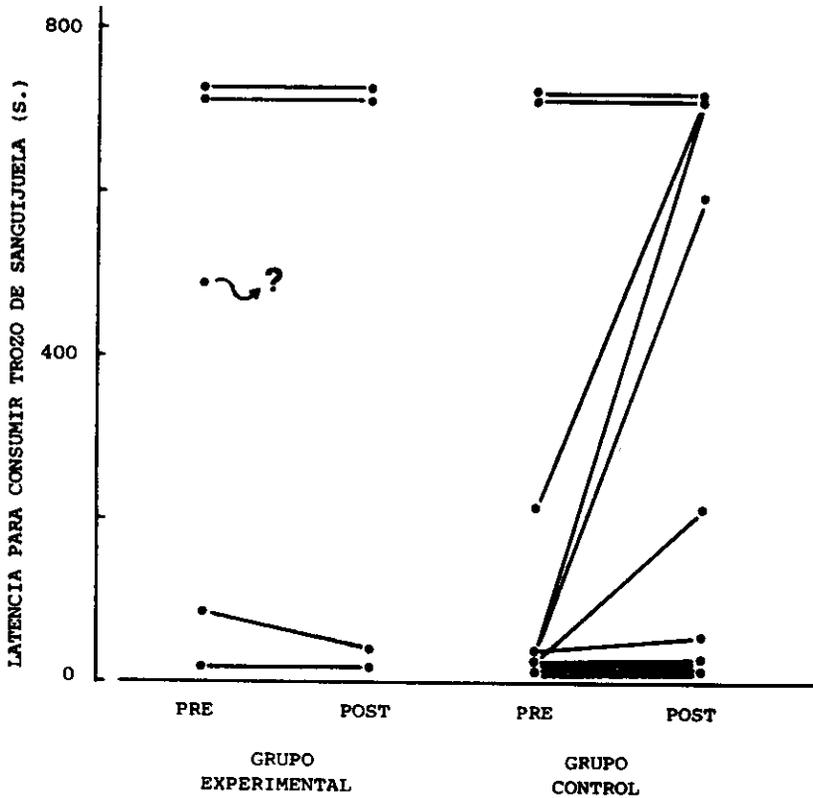


Fig. 5. Efecto de la experiencia reciente con *Haementeria officinalis* viva, sobre la latencia para comerla. Las culebras (*Thamnophis eques*) del grupo experimental se expusieron a *H. officinalis* entre las dos pruebas de latencia, las del grupo control solo al olor de la sanguijuela. Los puntos representan culebras individuales; una del grupo experimental fué muerta en su encuentro con la sanguijuela.

ghardt, Wilcoxon y Czaplicki, 1973), nos preguntamos si podría haber en estas culebras un tipo de aprendizaje específico, es decir, una adaptación para lograr evitar que una presa chupe sangre. Todavía no se ha investigado si la tendencia a atacar a *Haementeria* disminuye después de un encuentro parasitario. Sería lógico para estas especies poseer tal capacidad, pero ¿habrán tenido suficiente variabilidad genética y tiempo para que se evolucione? ¿Podrían aprender a evitar contacto con *Haementeria* y seguir alimentándose de *Erpobdella*? ¿Qué puede aprender una serpiente?

El contexto biológico nos ha llevado a preguntas fundamentales de la Psicología Comparada. Es apropiado, entonces, terminar con las palabras de un etólogo que es experto en este campo, quien escribió en su reciente texto sobre el tema:

El entendimiento global del aprendizaje debe venir de una integración de diferentes aproximaciones a preguntas diferentes. El reto de los 80's puede residir en la integración de información diversa sobre el desarrollo, mecanis-

mos, evolución y significancia adaptativa del aprendizaje. Aunque estos aspectos de la conducta son a menudo estudiados por diferentes individuos con metas diferentes, la importancia de estas diferencias puede ser fácilmente exagerada. Una comprensión amplia de la conducta requiere de la observación y la descripción, seguidas de una consideración de las cuatro clases de preguntas sobre la conducta 8 preguntas sobre desarrollo, mecanismos sobre el aprendizaje recabada desde diferentes perspectivas se pueda integrar para producir un entendimiento balanceado de este importante fenómeno.

D.A. Dewsbury, 1978

REFERENCIAS

- ARNOLD, S. J. (1981) *The microevolution of feeding behavior*. En *Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psychological Approaches*, editado por A. Kamil y T. Sargent, Capítulo 19, New York, Garland Press, pp. 409-453.
- BATESON, P. P. G. y P. H. KLOPFER (1982) *Perspectives Ethology, Vol. 5 Ontogeny*, New York, Plenum Press, 520 pp.
- BENNET, A. F. (1978) Activity metabolism of the lower vertebrates. *Annual Review of Physiology, Vol. 40*, pp. 447-469.
- RETTSTROM, B. H. (1978) *Learning studies in lizards*. En *Behavior and Neurology of Lizards*, editado por N. Greenberg y P. D. MacLan, Rockville, Maryland, D.H.E.W. Public. No. (ADM) 77-491, pp. 173-181.
- BURGHARDT, G. M. (1967) Chemical-cue preferences of inexperienced snakes: comparative aspects. *Science, Vol. 157*, pp. 718-721.
- BURGHARDT, G. M. (1970a) *Chemical perception in reptiles*. En *Communication by Chemical Signals*, editado por J. W. Johnston, D. C. Moulton y A. Turk, Capítulo 9, New York, Appleton-Century-Crofts, pp. 241-308.
- BURGHARDT, G. M. (1977) *Learning processes in reptiles*. En *Biology of the Reptilia*, editado por C. Gans, Vol. 7, *Ecology and Behavior*, London, Academic Press. pp. 555-681.
- BURGHARDT, G. M. (1978) *Behavioral ontogeny in reptiles: Whence, Whiter and Why*. en *The Development of Behavior: Comparative and Evolutionary Aspects*, editado por G. M. Burghardt y M. Beckoff, Capítulo 8, New York, Garland Press, pp. 149-179.
- BURGHARDT, G. M. y M. BECKOFF, (1978) *The Development of Behavior: Comparative and Evolutionary Aspects*. New York, Garland Press, 429 pp.
- BURGHARDT, G. M., H. C. WILCOXON y J. A. CZAPLICKI (1973) Conditioning in garter snakes: Aversion to palatable prey induced by delayed illness. *Animal Learning and Behavior, Vol. 1*, pp. 317-320.
- DAWKINS, R. (1982) *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*. Oxford, Freeman and Co, 307 pp.
- DEWSBURY, D. A. (1978) *Comparative Animal Behavior*, New York, McGraw Hill, 452 pp.
- DRUMMOND, H. (1983a) Aquatic foraging in garter snakes: a comparison of specialists and generalists. *Behaviour, Vol. 86*, pp. 1-30.
- DRUMMOND, H. (1983b) Ecología alimenticia y conservación de eulebras semi-acuáticas en México. *Memorias del Simposio sobre Fauna Silvestre*, Fac. de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM., pp. 225-230.
- GOULD, S. J. y R. C. LEWONTIN (1979) The Spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, B205*, pp. 581-598.
- HINDE, R. A. y J. STEVENSON-HINDE (1973) *Constraints on Learning*. New York, Academic Press, 488 pp.
- LEHRMAN, D.S. (1953) A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Quarterly Review of Biology, Vol. 29*, pp. 337-363.
- LORENZ, K. Z. (1965) *Evolution and Modification of Behavior*. Chicago, Press, 121 pp.
- LORENZ, K. Z. (1973) The fashionable fallacy of dispensing with description. *Die Naturwissenschaften*

- ten, Vol. 60, pp. 1-9.
- MACIAS GARCIA, C. J. (1984) *Ecología y Conducta Alimentaria de una Población de Culebra Jarretera Mexicana *Thamnophis eques**, Reuss. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM., 67 pp.
- MALNATE, E. W. (1960) Systematic division and evolution of the colubrid snakes genus *Natrix*, with comments on subfamily Natricinae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, Vol. 112, pp. 41-71.
- MUSHINSKY, H. R. y K. H. LOTZ (1980) Chemoreceptive responses of two sympatric water snakes to extracts of commonly ingested prey species. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 6, pp. 523-535.
- SKINNER, B. F. (1966) The phylogeny and ontogeny of behavior. *Science*, Vol. 153, pp. 1205-1213.
- SOSA NISHIZAKI, O. (1982) *Estudio Preliminar de la Ecología Alimenticia de Tres Especies de Culebras Semi-acuáticas del Género *Thamnophis* en los Estados de Zacatecas y Durango, Méx.* Tesis de Licenciatura ENFP. Iztacala, UNAM., 52 pp.
- TINBERGEN, N. (1951) *The Study of Instinct*. Reimpreso en 1969, London, Oxford University Press, 210 pp.
- TINBERGEN, N. (1963) On aims and methods of ethology. *Sonderdruck aus Zeitschrift für Tierpsychologie*, Vol. 20, pp. 410-433.
- ZEILER, M. D. y P. HARZEM (1963) *Advances in the Analysis of Behaviour*, Vol. 3, *Biological Factor*. Sussex, Wiley, 410 pp.