

Neuroetología de la agresión en aves

JUAN D. DELIUS

Las gaviotas, particularmente durante la época de reproducción cuando desarrollan vida gregaria formando colonias de varios miles de parejas, ponen de manifiesto una serie de comportamientos cuya función es mantener cierta distancia entre los individuos de la comunidad de modo tal que cada pareja defiende su territorio. Las ventajas que resultan de este comportamiento, desde el punto de vista selectivo, han sido documentadas por estudios, en parte comparados, de Niko Tinbergen y sus discípulos (11, 8). Este hecho nos permitiría especular con probabilidades de acierto sobre el origen filogenético del comportamiento considerado, aún cuando éste no es aquí objeto de nuestra atención. Sólo hemos de señalar que, fuera del ataque y de la fuga, las gaviotas muestran una serie de acciones de carácter ritualizado que funcionan como amenaza, algunas de las cuales cumplen simultáneamente funciones de cortejo, dado que a la vez atraen y estimulan al compañero del otro sexo.

Un problema de interés es la coordinación temporal de las diversas acciones agresivas. En parte esta coordinación está determinada por el complejo estimulador inmediato, así por ejemplo, con respecto al tipo de postura adoptada en presencia del compañero de la pareja o de otras gaviotas y sus respectivas posturas. Pero por otra parte, además de los estímulos momentáneos, la historia previa de estimulación y las respuestas por ella provocadas pueden ser un factor importante que determina la secuencia de acciones. Tampoco debemos olvidar los ritmos fisiológicos que pueden ser en gran medida independientes de la estimulación, como lo son, por ejemplo, los ritmos circadianos.

Estos dos últimos grupos de factores, o sea los que dependen de la historia previa y los que ocurren por ritmos espontáneos son los que determinan el estado de ánimo (*mood, Stimmung*) del animal, es decir, su predisposición a responder a ciertos estímulos con un comportamiento dado.

Los cambios de estado de ánimo, así definidos, con constantes de tiempo de 10 a 30 minutos, son el objeto del presente relato. Tenemos evi-

dencia, por observación en gaviotas cocineras (*Larus argentatus* y *Larus fuscus*), de que en las aves existen tales fluctuaciones en la predisposición a la agresividad. Si observamos el comportamiento agresivo de una gaviota en su territorio, por varias horas, registrando la ocurrencia de pos-

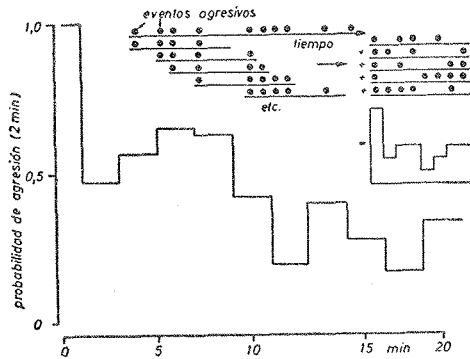


Fig. 1. — Histograma de autocorrelación basado sobre 18 hs. de registros de acciones agresivas de 3 gaviotas cocineras ♂ que defendían territorios durante la época de reproducción. En el diagrama adjunto se indica, además, el método con el cual se obtuvo el histograma.

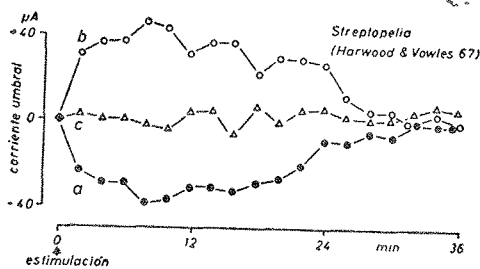


Fig. 2. — Corrientes umbrales necesarias para desencadenar por estimulación eléctrica cerebral un comportamiento de amenaza en palomas después de: *a*, haber evocado un intenso ataque con el mismo electrodo; *b*, una fuga violenta por medio de otro electrodo; *c*, testigo sin estimulación preliminar (según Harwood y Vowles 1967, modificado).

turas y acciones agresivas y efectuamos luego un análisis de autocorrelación, resulta un histograma que informa a cerca de la probabilidad de que después de actos de agresividad vuelvan a presentarse, con diversa latencia, acciones agresivas. Funciones de autocorrelación de este tipo, en gaviotas, muestran que si una gaviota ha denotado comportamiento agresivo en un momento dado, es muy probable que ello se repita en el lapso

de 10 a 20 minutos (fig. 1), o sea que, una vez provocada, si el estado de ánimo persiste, persisten asimismo las manifestaciones agresivas. Fenómenos de persistencia similar se encuentran frecuentemente en el análisis de comportamiento. En un reciente estudio, Heilenberg (6) identificó una serie de los mismos, cada uno con diferentes constantes de tiempo pero todos del mismo orden, en relación al comportamiento de peces cíclidos. Cuando comenzamos a razonar, en términos de mecanismos fisiológicos que puedan ser responsables de estos efectos de duración intermedia, hallamos que son escasos los procesos fisiológicos de características temporales parecidas. Mecanismos de naturaleza neural, al menos los suficientemente conocidos, tienen constantes de tiempo mucho menores, del orden de 1 min. y menos aún. Mecanismos hormonales tienen constantes de tiempo mucho mayores, del orden de horas o aún más.

Fueron von Holst y von Saint Paul (7), los que en un famoso estudio sobre el comportamiento evocado por estimulación eléctrica en pollos (*Gallus gallus*) señalaron que semejantes cambios de estado de ánimo podían, a veces, suceder a la estimulación de ciertos puntos del cerebro. Ellos también mencionaron algunos métodos para medir estos efectos residuales (*aftereffects*). Harwood y Vowles (5) prosiguiendo con esta línea de trabajo específicamente hallaron que efectos residuales de este tipo, correlacionados con cambios de estado de ánimo, podían demostrarse en palomas (*Streptopelia risoria*), luego de estimulación eléctrica en períodos de 1 min, que provocaba un fuerte comportamiento de agresión. Su resultado fue una duradera reducción de la corriente umbral necesaria para reactivar el comportamiento agresivo (fig. 2). También pudo demostrarse que con un estímulo externo, una araña de juguete, que desencadenaba el comportamiento agresivo, se obtenía una similar disminución del umbral en el comportamiento citado. Adicionalmente hallaron que si se provocaba el comportamiento de fuga de palomas por diversos medios, los umbrales para la estimulación eléctrica y evocación del comportamiento agresivo aumentaban temporariamente en forma similar a las ya mencionadas. En su trabajo, sin embargo, Harwood y Vowles no pudieron identificar ningún mecanismo específico que pudiera ser responsable de los efectos observados.

Casi simultáneamente con la publicación de los resultados por Harwood y Vowles, hice observaciones similares durante la estimulación eléctrica en gaviotas cocineras juveniles (fig. 3)*.

* Es de interés señalar que el comportamiento de agresión de estas gaviotas juveniles que sólo alcanzan la madurez sexual a los 3 años, difiere marcadamente del correspondiente a los animales adultos. Los factores involucrados en este cambio de comportamiento durante la ontogenia, son casi completamente desconocidos.

Noté cambios en los estados de ánimo de estos animales luego de provocarlos con diferentes electrodos, constatando comportamiento de fuga o de amenaza. Mientras que los efectos residuales en términos de um-

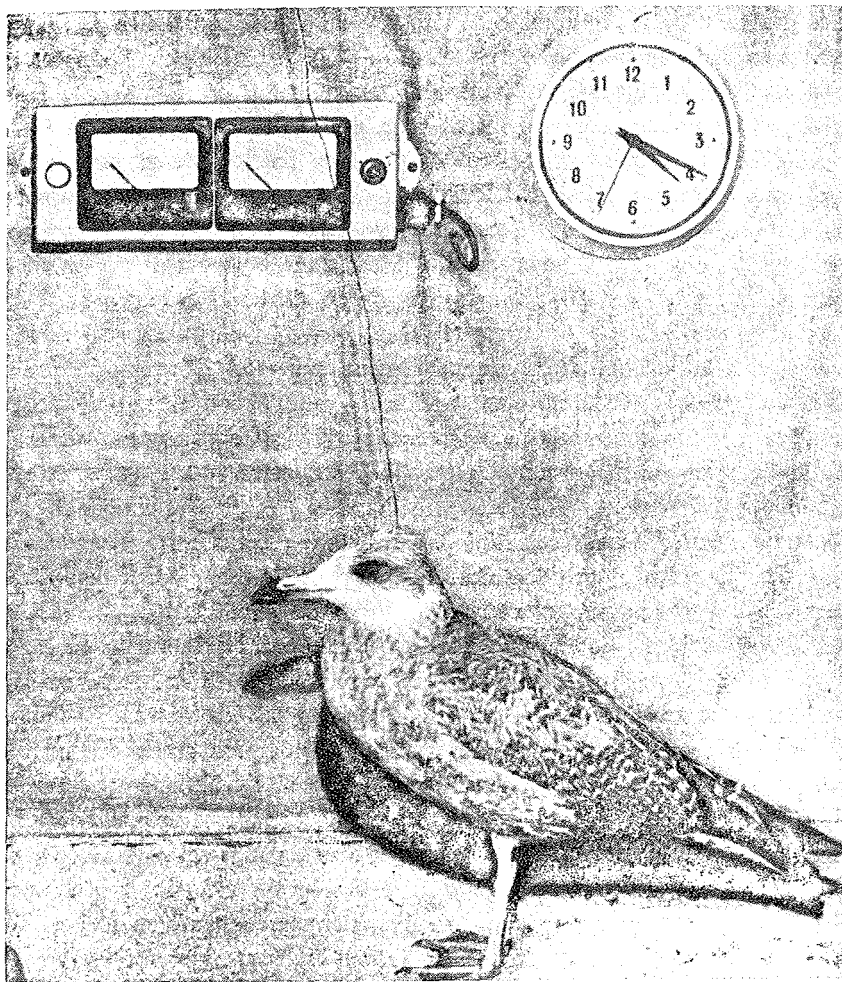


Fig. 3. — Montaje experimental en el que se realizaron los ensayos de estimulación eléctrica cerebral de las gaviotas cocineras

brales de corriente de estimulación eran muy variables, se observó una marcada influencia sobre la frecuencia de presentación del comportamiento de fuga que algunos animales mostraban espontáneamente y en forma persistente. Evocando el comportamiento de amenaza durante 30 seg a 1 min se obtuvo una depresión duradera de la frecuencia de presentación

de esos ataques, mientras que una estimulación eléctrica del comportamiento de fuga de la misma duración dio lugar a un incremento de la fuga espontánea (fig. 4). Por diversos motivos el análisis de los resultados de estos experimentos se retrasó hasta muy recientemente (2).

Esto fue, hasta cierto punto, una ventaja ya que mientras tanto y por otras razones me interesé por la función del líquido cefalorraquídeo. Llamó entonces mi atención, al estudiar finalmente la localización de los electrodos que daban lugar a efectos residuales relacionados con el comportamiento de amenaza*, hallarlos agrupados en dos áreas del cerebro que están inmediatamente yuxtapuestas a las cavidades ventriculares (fig. 5). Una de estas áreas resultó ser el *nucleus stria terminalis* descrito

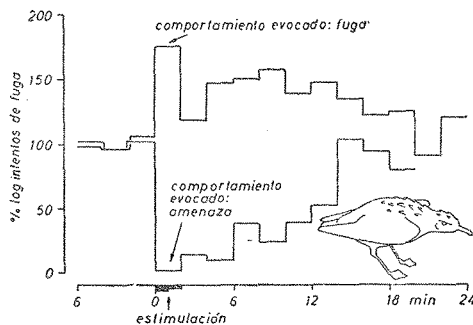


Fig. 4. — Inhibición y facilitación residual de la frecuencia de comportamiento de fuga espontáneo de gaviotas cocineras juveniles, después de ser estimuladas por electrodos que evocaban comportamiento de amenaza o de fuga (según Delius 1973, modificado).

por Zeier y Karten (16) sobre el cual proyecta parte del *archistriatum*, el equivalente, en las aves, de la amígdala de los mamíferos. Un estudio histológico revela que la pared ventricular, el epéndimo que separa este núcleo del ventrículo, es allí de mayor espesor y está diferenciado (fig. 6). Lo forman varias capas de células endimarias, la más interna de las cuales tiene características neuronales.

Por debajo de esta diferenciación endimaria se encuentran las células del *nucleus stria terminalis* propiamente dicho que parecen ser, además de gliales, de dos tipos, uno de gran tamaño, multipolares, el otro de

* La localización de los puntos de estimulación que produjeron comportamiento de fuga resultó ser muy distribuida y no se pudo relacionar con ninguna estructura cerebral en particular. Alguna evidencia indica que ello es debido a la excesiva facilitación de dicho comportamiento en estas aves salvajes.

menor tamaño, bipolares. El núcleo está profusamente irrigado por capilares sanguíneos. Observaciones realizadas con microscopía óptica a gran aumento muestran que los axones o dendritas provenientes de las células menores del núcleo como así también de las células internas del epéndimo, llegan al lumen del ventrículo. En forma similar se observan otros terminales de igual naturaleza pero de origen incierto que se inter-

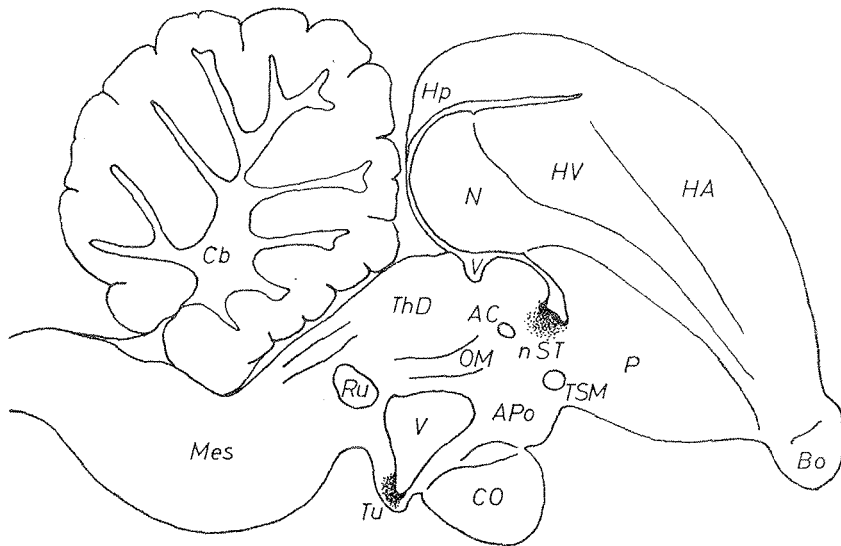


Fig. 5.— Esquema de un corte parasagital ligeramente oblicuo del cerebro de la gaviota cocinera con la localización de las áreas cuya estimulación dio lugar a una inhibición residual del comportamiento de fuga espontáneo (fig. 4). Abreviaturas: AC, *commissura anterior*; APo, *area prooptica*; Bo, *bulbus olfactorius*; Cb, *cerebellum*; CO, *chiasma opticum*; HA, *hyperstriatum accessorium*; HV, *hyperstriatum ventrale*; Hp, *hippocampus*; Mes, *mesencephalon*; N, *neostriatum*; nST, *nucleus stria terminalis*; OM, *tractus occipito-mesencephalicus*; P, *paleostriatum*; Ru, *nucleus ruber*; ThD, *thalamus dorsalis*; TSM, *tractus septo-mesencephalicus*; Tu, *nucleus tuberis*; V, *ventriculus*.

calan en la túnica íntima de los capilares sanguíneos. Preparados teñidos con resorcina fucsina (¹⁰) hacen sospechar que las células y arborizaciones en cuestión, contienen gránulos de neurosecreción. En vista de que este método no es concluyente como diagnóstico, será necesario aguardar una confirmación de la naturaleza neurosecretora de este tejido mediante otros métodos más confiables.

La otra región desde la cual se obtuvo el efecto residual agonístico es el *nucleus tuberis* (que es equivalente al núcleo arcuato o infundibular de los mamíferos). Una inspección histológica preliminar sugiere que

éste núcleo está asociado con una diferenciación del epéndimo periventricular semejante a la del núcleo de la estria terminal. En este caso han sido demostradas con el microscopio electrónico, en pollos (15), neuronas con terminales ventriculares. Sin embargo no es tampoco seguro que se trate de neuronas secretoras o que sean quizás neuronas receptoras.

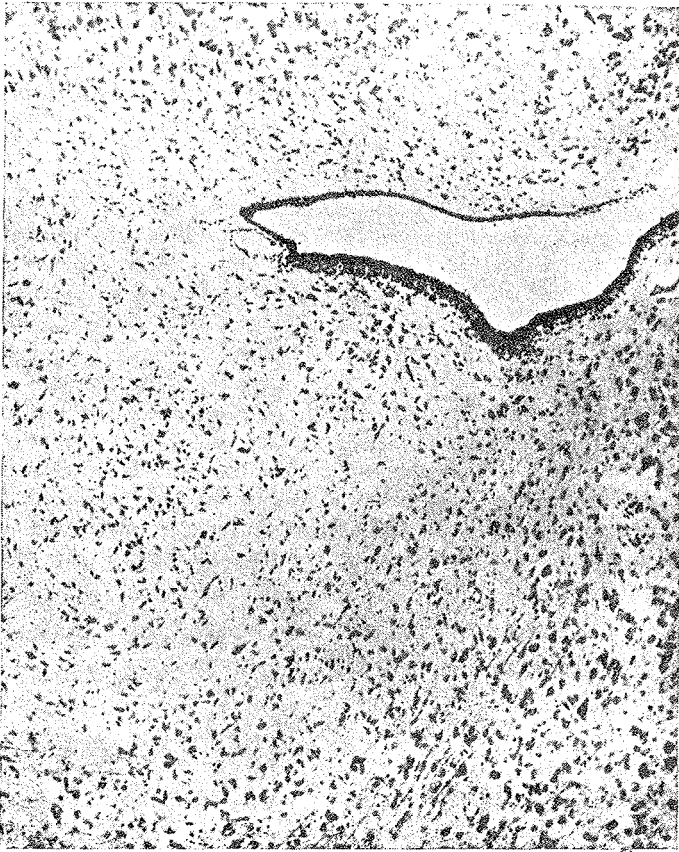


Fig. 6. — Fotomicrografía del *nucleus stria terminalis* de una gaviota (cresyl violeta, aproximadamente $\times 100$). Nótese la diferenciación endimaria asociada con el núcleo.

Señalamos aquí que, además de las estructuras paraventriculares mencionadas, existen en aves y otros vertebrados varias otras de reconocida función secretora, amén de otras de posible función secretora y muchas de presumible función receptora (14). Provisoriamente y como hipótesis de trabajo suponemos que los efectos residuales de facilitación,

vinculados con la agresión subsiguiente a actos agresivos, son causados por la secreción de "liquormonas" al ventrículo*.

La secreción tendría lugar colateralmente con el desencadenamiento del comportamiento correspondiente y la "liquormona", por medio de neuronas "liquorreceptoras", realimentaría positivamente los mecanismos nerviosos responsables de la producción del comportamiento citado hasta que la presunta secreción haya sido inactivada. Una hormona ventricular de este tipo, con efecto sobre el comportamiento de sueño en particular, ha sido ya parcialmente aislada (3), lo que sugiere que éste es un mecanismo general o común para el control de los estados de ánimo.

Las investigaciones sobre las que se basa este resumen fueron apoyadas por becas del Science Research Council, Londres y en parte realizadas en el Departamento de Zoología de la Universidad de Oxford bajo los auspicios del Profesor N. Tinbergen F. R. S.. Agradezco al Dr. Josué A. Núñez por su amistosa ayuda en la redacción del presente trabajo.

* Si se añade a la información de localización aquí presentada, la obtenida por otros autores (1, 9, 12, 13) con el mismo método en aves adultas de varias otras especies, resulta que el circuito neural que controla la agresión, concuerda con el que por ejemplo Fernández de Molina y Hunsperger (4) describieron como responsable del mismo comportamiento en un mamífero, el gato. No hay sin embargo, información que indique si también en mamíferos operaría el mecanismo humoralventricular que propongo.

BIBLIOGRAFIA

1. AKERMAN, B., Behaviour, 26, 323 (1966).
2. DELIUS, J. D., Anim. Behav. En prensa (1973).
3. FENCL, V.; KOSKE, G.; PAPPENHEIMER, J. R., J. Physiol. (London), 216, 565 (1971).
4. FERNÁNDEZ DE MOLINA, A.; HUNSPERGER, R. W., J. Physiol. (London), 160, 200 (1962).
5. HARWOOD, D.; VOWLES, D. M., Neuropsychologia 5, 345 (1967).
6. HEILIGENBERG, W., Anim. Behav., 21, 169 (1973).
7. HOLST, E. VON; SAINT PAUL, U. VON, Naturwiss. 47, 409 (1960).
8. KRUK, H., Behaviour Suppl., 11, 1 (1964).
9. MALEY, M. J., Behaviour, 34, 138 (1969).
10. MCGUIRE, S. R.; OPEL, H., Stain Technol., 44, 235 (1969).
11. PATTERSON, I. J., Ibis, 107, 433 (1965).
12. PHILIPS, R. E.; YOUNGREN, O. M., Anim. Behav., 19, 757 (1972).
13. PUTKONEN, P. T. S., Ann. Acad. Sci. Fenn. A, 130, 1 (1967).
14. STERBA, G. (ed.) *Zirkumventrikuläre Organe und Liquor*. Fischer, Jena (1969).
15. VIGH-TEICHMAN, I.; VIGH, B.; AROS, B., Z. Zellforsch., 112, 188 (1971).
16. ZEIER, H.; KARTEN, H. J., Brain Res. 31, 313 (1971).