

## ESTUDIO CUANTITATIVO DEL COMPORTAMIENTO OBJETIVOS Y RESULTADOS \*

Por J. NÚÑEZ

---

### SUMMARY

**Quantitative study of behavior, objectives and results.**— Examples given in this lecture show that there is no fundamental difference between the classic type of physiological studies and those obtained by quantitative analysis of behavior, both methods having a physiological approach, leading to the same end. The only difference noted is in "form", that result from the different methodology imposed by the different complexity of the systems under study.

Al elegir como tema para esta mesa redonda: el comportamiento y su estudio cuantitativo, no fue mi intención limitarme a referir escuetamente algunos objetivos y resultados alcanzados por esta relativamente joven rama de la biología, sino más bien tratar de ubicarla dentro del contexto de las ciencias de la vida.

El dar a esta exposición una cierta coherencia no me ha resultado tarea fácil, sobretodo frente a las discrepancias que reinan entre los estudiosos respecto de algunas definiciones, discrepancias que, a poco de analizadas son más aparentes que reales y denuncian en definitiva exigencias de metodologías distintas.

Entre los investigadores de habla alemana, el estudio cuantitativo del comportamiento recibe también el nombre de *Fisiología del comportamiento*. En esta denominación Fisiología del comportamiento, aparecen comprometidos dos términos: Fisiología y comportamiento que por sí suponen dos enfoques en apariencia totalmente distintos y hasta opuestos si se quiere, del investigador frente al objeto vivo en estudio.

---

\* Trabajo leído en la Mesa Redonda sobre comportamiento.

Por un lado el enfoque fisiológico, idealizado por el investigador que, partiendo del organismo vivo e interesado en conocer el cómo de su existencia, lo destruye para aislar alguna glándula, un órgano o aún una célula que colocado en condiciones totalmente artificiales en el laboratorio, estudia preguntándose por alguna función específica. El fisiólogo parte del supuesto que, siendo un organismo un sistema tan complejo, para estudiarlo debe proceder por análisis fraccionándolo en partes, destruyendo su integridad inicial para luego, por síntesis, a partir del conocimiento exacto de las partes, reconstruir el total original. En su metodología ocupan lugar preferido la física y la química pues con ellas trabaja para efectuar sus mediciones y debe dominar la técnica operatoria para separar más correctamente las partes en estudio. El fisiólogo parece estar muy cerca del "objeto mismo" pues actúa en forma directa, lo opera, le quita órganos o le inyecta sustancias químicas que en muchos casos son totalmente extrañas al organismo vivo.

Por otro lado surge la imagen del estudioso del comportamiento como el investigador cuyo afán es precisamente cuidar de la integridad de su objeto, mantenerlo intacto, libre de perturbaciones extrañas a su naturaleza. Sus experimentos no son sangrientos y en muchos casos se cumplen sin que el animal objeto de experimentación sospeche que con él se está experimentando. El investigador del comportamiento pretende que un conocimiento exacto del organismo vivo y un intento de interpretación sólo son posibles manteniendo su integridad; su metodología le obliga a ser conocedor eximio de sus animales y muy buen observador a fin de poder interpretar correctamente sus reacciones y saber en cada situación cómo debe proceder para provocar la menor perturbación; para ello se aleja de su objeto y su intervención se limita por lo general a un registro minucioso de todo tipo de reacciones a estímulos que aplica bajo condiciones cuidadosamente controladas y que imita de aquellos que el animal está acostumbrado recibir en su medio natural.

Bajo estas diferencias y aparente contradicción entre las exigencias de ambos tipos de investigadores cabe preguntarse si hay algo en común que los vincule. Contestaremos que sí: *ambos son fisiólogos* y los une el interés común por hallar una explicación del comportamiento complejo de un organismo vivo en congruencia con la fisiología de los elementos celulares que los integran; sus tareas no se excluyen, más bien se complementan y las discrepancias surgen de exigencias de métodos diferentes que aplican para alcanzar el fin propuesto.

Intentaré a punto seguido mostrar en la forma más clara posible qué etapas supone un estudio cuantitativo del comportamiento a fin de poner en evidencia al mismo tiempo, cuál es su método.

Como primer paso interesa identificar y registrar intensidad de reacciones a determinados estímulos las que luego de elaboradas estadísticamente se

ordenan según tablas de valores. A partir de estas tablas de valores se intenta descubrir las *estructuras funcionales* que fueren responsables de ese comportamiento en el ser vivo. Se entiende en esto por *estructura funcional* una sistema caracterizado por un número de elementos que cumplen determinada función o tarea y que se hallan vinculados según cierta estructura. Para ello con formalismo matemático o con ayuda de modelos físicos o técnicos en caso de resultar imposible una formulación matemática dada la complejidad del sistema en estudio, se intenta reproducir el comportamiento, es decir las correlaciones entre estímulo y reacción observadas. Sobre la base de este modelo se elabora un *diagrama de bloques* o *diagrama de flujo de información* en el cual deben hallar su expresión todas las correlaciones funcionales del modelo que se propuso tomando en consideración el comportamiento del organismo. Conviene que el diagrama contenga elementos funcionales cuyas características coincidan con elementos ya conocidos de la biología.

Todo modelo o diagrama de bloques cuya estructura funcional reproduzca el comportamiento del animal no es equivalente en cuanto a su valor para explicar las correlaciones entre estímulo y reacción registradas; conviene en este sentido ajustarse a las normas que propusieron Hassenstein y Reichardt en sus investigaciones sobre la reacción optomotora del cireuliónido *Chloro-mus*: "Sólo tienen valor científico para una análisis posterior aquellos sistemas funcionales que con el mínimo de elementos vinculados por el menor número de conexiones reproduzcan el comportamiento observado". En otras palabras, se recomienda limitarse a un diagrama de bloques cuya complejidad sea *suficiente y necesaria*, porque dadas ciertas correlaciones entre estímulo y reacción es posible *siempre* imaginar un número infinito de estructuras funcionales o diagramas que respondan al comportamiento del organismo en cuestión; sólo cuando se toma en consideración el grado de complejidad necesario y suficiente, es decir *mínimo*, es justificado y útil proponer alguna estructura funcional en forma de diagrama de bloques. También aquí se exige el máximo rendimiento con la mínima complejidad.

Dado el procedimiento seguido para proponer una estructura funcional es evidente entonces que no hay ninguna garantía que la misma tenga realidad *topográfica* en el organismo vivo; es una estructura *topológica* pues responde a las exigencias lógicas descubiertas por el comportamiento. El diagrama propuesto no tiene *ninguna significación morfológica* hasta tanto no puedan identificarse ciertas vinculaciones o bloques con determinadas vías o células utilizando alguno de los métodos directos de la fisiología como puede ser la electrofisiología.

A fin de despejar cualquier duda respecto a la utilidad de este método particular, propio de un estudio cuantitativo del comportamiento, doy dos ejemplos elegidos arbitrariamente por estar más a mi alcance; son ellos el

estudio realizado por Hassenstein y Reichardt sobre la reacción optomotora en el curculiónido *Chlorophamus viridis* y uno propio sobre la motivación en la abeja recolectora de néctar.

Las investigaciones realizadas en *Chlorophamus* tuvieron como objetivo dar los fundamentos fisiológicos de la reacción optomotora.

Frente a un panorama en movimiento reaccionan numerosos animales con un giro de los ojos, la cabeza o todo el cuerpo en la dirección del movimiento del panorama. Esta reacción se conoce en la literatura zoológica como *reacción optomotora*. La intensidad de la reacción es, dentro de ciertos límites, función de la intensidad del movimiento del panorama. Como primer resultado del movimiento que realiza, el animal disminuye la velocidad relativa entre él mismo en reposo y el panorama que se mueve. En el laboratorio y con fines experimentales es posible desencadenar la reacción por rotación de un cilindro sobre cuyas paredes internas se han dibujado bandas claras y oscuras. El animal en estudio se coloca en el centro de rotación del cilindro. Cuando el cilindro rota el animal se mueve respondiendo al estímulo de movimiento recibido. Con el animal libre no es posible cuantificar la reacción en función del estímulo ya que su movimiento modifica la intensidad del estímulo aplicado. Hassenstein gracias a un ingenioso artificio, adaptó la reacción optomotora a las exigencias de un análisis cuantitativo de la siguiente manera: inmovilizó al animal suspendiéndolo por el tórax a un soporte y midió la tendencia de giro por el movimiento que el animal imprimía a un objeto libremente sostenido por sus patas. El objeto en cuestión era una estructura construida con pajuelas siguiendo las aristas de un tetraedro esférico. Cuando el animal intentaba desplazarse lo que en realidad ocurría era un desplazamiento de esta estructura sostenida entre las patas, la que en cada vértice le ofrecía como alternativa una rama izquierda y otra derecha. La frecuencia con que el animal decide entre la alternativa izquierda o derecha denuncia la tendencia de giro que resulta luego de un estímulo optomotor. Una conveniente programación de la sucesión de estímulos visuales presentados sobre el cilindro giratorio, permitió hallar las relaciones cuantitativas necesarias para el análisis.

En primer lugar pudo comprobarse que la unidad elemental para la percepción de movimiento resulta de la interacción de dos estímulos luminosos (variación de intensidad luminosa) que llegan *sucesivamente* a *dos omatidios* inmediatamente vecinos o alternados en el ojo compuesto del insecto. Si los estímulos llegan al mismo omatidio, a omatidios distintos pero distanciados por más de un omatidio intermedio o si llegan simultáneamente, no hay percepción de movimiento: el animal no responde con la reacción optomotora.

Pudo demostrarse además que la percepción elemental de movimiento de estas unidades de pares de omatidios se suman en la reacción final. Estas correlaciones funcionales pueden entonces ser representadas por el diagrama de la figura 1. Se muestra allí las vinculaciones existentes entre los omatidios correspondientes a un corte ideal del ojo en un solo plano.

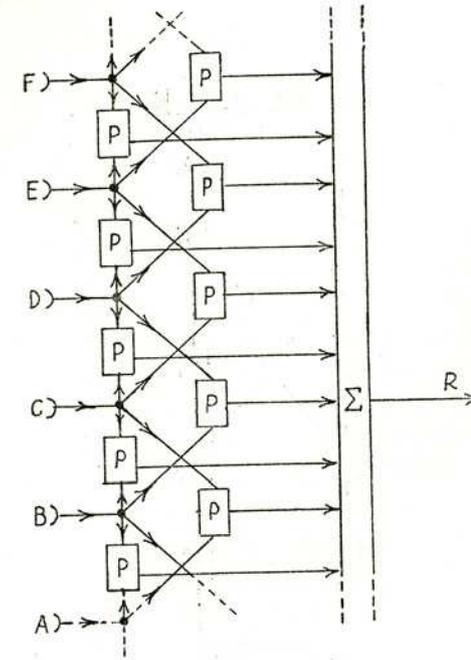


Fig. 1

Si las percepciones elementales se suman efectivamente en la reacción final, como lo indica el diagrama, puede pronosticarse que la respuesta a estímulos aplicados a la mitad superior del ojo facetado será anulada por estímulos de igual intensidad pero de sentido contrario presentados a la mitad inferior del mismo ojo. Este hecho pudo corroborarse por el experimento.

El análisis de estructuras funcionales prosiguió con los bloques señalados con la letra P en el diagrama simplificado.

Como resultado de este estudio se llegó al modelo mínimo representado por la fig. 2.

Frente a dos omatidios A y B se desplaza un contorno luminoso de modo tal que al tiempo  $t_0$  pasa frente a A y al tiempo  $t_0 + \Delta t$  frente a B. De la instancia D, con muy baja persistencia se propagan señales que a través de

la instancia  $F$  de gran persistencia y de  $H$  de corta persistencia, alcanzan la instancia de multiplicación  $M$ . Si  $\Delta t$  es mayor que 10 sec. se supera el tiempo de persistencia de la señal en  $F$  y cuando llegue la señal de  $B$  a través de  $H$  al punto de multiplicación  $M$  no habrá rastros ya de la señal que llegó de  $A$  a través de  $F$ : como llega una sola señal por vez  $M$  no emitirá señal alguna pues dado el formalismo de la multiplicación: *cero por cualquier valor es igual a cero*. Si por el contrario llegan tanto señales de  $F$  como de  $H$

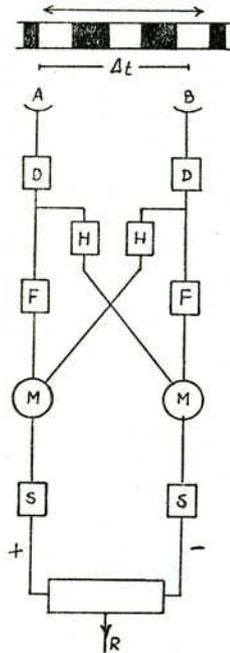


Fig. 2

simultáneamente a  $M$  se transmitirá un valor que resultará de la intensidad con que aún transmite  $F$  en el momento de llegar la señal por  $H$ . En el circuito de la derecha y dada la baja persistencia de  $H$ ,  $M$  no transmitirá por las mismas causas señal alguna. Sólo cuando la velocidad del contorno respecto de los omatidios es muy grande, y cuando  $\Delta t$  se haga muy pequeño, y caiga dentro de los valores de persistencia de  $H$ , existe la posibilidad que  $M$  de la derecha transmita alguna señal. Si el contorno se mueve ahora de derecha a izquierda, es decir de  $B$  hacia  $A$ , la instancia  $M$  de la derecha transmitirá señales mientras la de la izquierda permanecerá muda. Si le adjudicamos valor positivo a todo movimiento de  $A$  hacia  $B$  y negati-

vo de  $B$  hacia  $A$ , con una instancia de suma algebraica intercalada al final se puede obtener la reacción resultante de un sistema elemental de dos omatidios.

Con este modelo elemental y con el aval de un enorme aparato matemático pudieron Hassenstein y Reichardt comprobar que el sistema de pares de omatidios permite el movimiento por percepción óptica.

Como segundo ejemplo de cómo puede ser encarado un estudio cuantitativo del comportamiento he elegido algunos resultados obtenidos en el transcurso de los últimos años al investigar la *motivación de las abejas recolectoras de néctar*.

Este trabajo fue iniciado con la ayuda financiera de la Fundación A. v. Humboldt de Bad Godesberg, Alemania y se realizó en el Instituto de Zoología de la Universidad de Freiburg/Br. En esta oportunidad me es grato agradecer tanto a la Fundación A. v. H. por el apoyo financiero prestado, como al Prof. Dr. B. Hassenstein por el interés con que siguió el curso de mis investigaciones y su hospitalidad durante mi permanencia en Freiburg/Br.

El Prof. Hassenstein se interesa por todos aquellos problemas de Fisiología del comportamiento donde prime el aspecto de transmisión y elaboración de información y que por lo mismo puedan ser objeto de un estudio cibernético. Entre sus problemas preferidos se cuenta el de la percepción de formas en la abeja y el método experimental de elección es el condicionamiento que con tanto éxito han utilizado von Frisch y sus discípulos para estudios de discriminación sensorial.

Yo me propuse investigar la capacidad de la memoria que es precisamente condición previa de todo condicionamiento.

A poco de comenzar en julio de 1964 tuve la evidencia que frente a las numerosas observaciones registradas hasta entonces sobre los factores que condicionan la búsqueda de néctar por las abejas, poco se sabía sobre las relaciones cuantitativas entre concentración y flujo de néctar y el comportamiento de las abejas recolectoras. En otras palabras, como primer paso para un estudio serio sobre la dinámica del aprendizaje y la memoria era ineludible investigar primero de qué magnitud es la *recompensa* que una abeja recibe cuando encuentra néctar sobre la mesa de condicionamiento, pues el método clásico de condicionamiento empleado por von Frisch parte del supuesto que el animal es recompensado al hallar una solución azucarada y no lo es cuando en su lugar encuentra solamente agua. ¿Qué reacciones de la abeja podía yo utilizar para cuantificar su "estado de ánimo" luego de recibir una cierta cantidad de néctar?

Los primeros ensayos exploratorios mostraron que dos parámetros de comportamiento eran cuantificables y quizá dieran la respuesta buscada: el primero es la *cantidad de solución* que una abeja recolectora lleva en su buche cuando da por terminado un vuelo de recolección y el segundo un com-

portamiento característico de *marcado con aroma* de la fuente de alimento; éste forma parte del mecanismo de reclutamiento que entra en acción cuando la oferta es excepcionalmente buena.

La cantidad de solución que diversas abejas recolectoras llevan en el buche cuando de una fuente de alimento con cantidad ilimitada de solución azucarada parten de regreso hacia la colmena, depende de la concentración de la solución ofrecida; aumenta con la concentración de la solución azucarada hasta un valor umbral de concentración por encima del cual el buche se llena siempre en forma total. El umbral se alcanza en algunos individuos ya con soluciones de 20 % de azúcar (sacarosa), en otros recién cuando la concentración pasa de los 40 %; no se ha investigado aún lo que ocurre para concentraciones extremadamente elevadas. De un conjunto de abejas recolectoras hay entonces algunas que responden con mayor sensibilidad que otras a una variación de concentración de la solución azucarada a juzgar por el grado de repleción de su buche.

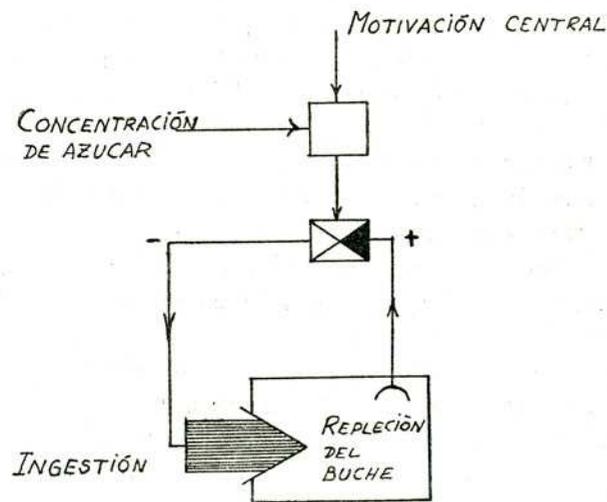


Fig. 3

Si se captura una abeja que luego de llenar su buche se dispone a regresar a la colmena y con ayuda de algún artificio se le obliga a regurgitar la solución ingerida, el animal, al recuperarse luego de algunos segundos no piensa más ya en volar hacia la colmena, vuelve a llenar su buche antes de partir. Con estas pocas observaciones es posible proponer un primer diagrama de bloques (Fig. 3).

Proponer un cierto diagrama de bloques es algo muy comprometedor y es por ello que se aconseja hacerlo sólo cuando la situación resulta francamente evidente como en el ejemplo anterior.

Otro factor que incide decididamente sobre el comportamiento de las abejas recolectoras es la *temperatura* del aire. Si la temperatura del aire desciende por debajo de 25° C los movimientos de la abeja se tornan menos vivaces; si la temperatura es inferior a 11° C se interrumpen los vuelos de recolección y si se mantiene una abeja durante algunos minutos a 6° C cae en un estado de letargo. Toda la sintomatología característica de una abeja "aterida por el frío" puede provocarse son sólo hacer llegar una corriente de aire enfriado sobre las antenas de un animal por lo demás a temperatura ambiente de 28° C. Las modificaciones del comportamiento provocadas por una disminución de la temperatura del aire no pueden explicarse entonces admitiendo simplemente una disminución de la temperatura del cuerpo; es necesario suponer que la temperatura del aire, medida por termorreceptores específicos ubicados en las antenas, es transmitida al SNC que de acuerdo con la señal recibida responde con un cierto comportamiento adecuado. Este resultado por lo inesperado es ciertamente paradójico.

El tercer parámetro que en una fuente de alimento puede incidir en el comportamiento de la abeja recolectora de néctar es la velocidad con que fluye el néctar en la fuente; el flujo de néctar determina la velocidad con que la abeja puede llenar su buche y el tiempo que necesita quedarse si pretende llenarlo totalmente. Al analizar el efecto de este parámetro surgieron una serie de resultados inesperados que no voy a comentar aquí. Un sólo punto se me ocurre importante destacar: si por disminución paulatina del flujo de la solución se espera obligar a la abeja a permanecer tiempos proporcionalmente mayores para llenar su buche, no se lo consigue totalmente. Cuando el flujo es muy bajo la abeja parte de regreso hacia la colmena con su buche parcialmente lleno. Todo ocurre como si en el SNC del animal se valoraran simultáneamente tanto la cantidad de azúcar que ingiere como la cantidad que consume por su metabolismo y de la suma algebraica de ambos valores resultara una intensidad de ingestión que encuentra su expresión en el grado de repleción que alcanza el buche en el momento de partir.

Llegado a este punto de mi análisis y en vista del número grande de incógnitas que aún subsisten en mi estudio no quiero proponer en forma oficial la estructura funcional que provisoriamente me sirve de hipótesis de trabajo y que considero por el momento la más apropiada para explicar el comportamiento observado. Sólo deseo agregar que existe un modelo matemático propuesto para esta parte del análisis que espera también su verificación experimental.

Como último punto en este ejemplo sobre la motivación de la abeja recolectora de néctar deseo citar las relaciones cuantitativas halladas entre la recompensa y el marcado con aroma. Se trató en este caso de establecer qué factores, además de la oferta en la fuente de alimento experimental, afectan la actividad de reclutamiento de la abeja recolectora; es de suponer que para una abeja recolectora no interesa tanto el valor absoluto de la oferta en una fuente de alimento como el valor relativo respecto de otras fuentes posibles. Como no es posible tomar ningún patrón de medida para esta actividad traté de utilizarlo como patrón de referencia a fin de comparar diferentes situaciones bien cuantificables entre sí. Tal patrón de referencia, que denominé "umbral de marcado con aroma" es la magnitud de la oferta, expresada en conc. de la solución azucarada y flujo, por debajo de la cual la abeja no recluta otras compañeras, hecho que puede advertirse por la ausencia de marcado aroma. Es decir se consideran *equivalentes recompensas para la abeja* situaciones que desencadenen la misma intensidad de marcado con aroma.

Lo primero que pude comprobar con evidencia suficiente es que mientras el grado de repleción del buche para un cierto individuo es *solamente* función de la oferta en la fuente de alimento experimental, la actividad de reclutamiento, caracterizada por el marcado con aroma es *además* función de la oferta general en otras posibles fuentes. Por lo tanto es lícito entonces inferir que la actividad de reclutamiento exige un nivel de integración más complejo en el sistema nervioso de la abeja que el grado de repleción del buche, resultado que ya es positivo y suficientemente interesante.

Deseo dar por finalizada mi exposición destacando algunos puntos que espero, con la ayuda de los ejemplos presentados y de la buena voluntad de Uds. haber dejado suficientemente en claro:

Como hemos visto no existen diferencias *de fondo* entre un estudio fisiológico al estilo clásico y una investigación por análisis cuantitativo del comportamiento; ambos enfoques son fisiológicos con miras a alcanzar un mismo fin. Sólo se evidencia una diferencia *de forma* como resultado de la distinta metodología impuesta por la distinta complejidad de los sistemas que se pretende estudiar. Son estudios complementarios en cuanto pretenden en la medida de sus posibilidades dar una respuesta fisiológica a la inquietud permanente de todo biólogo por explicar la realidad de la vida desmenuzándola en las leyes elementales que la gobiernan.

#### BIBLIOGRAFIA

- HASSENSTEIN, B. 1963. Informationsverarbeitung im afferenten Teil des Nervensystems. — Jahresversamml. Leopoldina. — Halle/Saale; 26. Oktober 1963.  
 HASSENSTEIN, B. 1964. Aktuelle Probleme in der biologischen Kybernetik. — Tagung der DGB in Wien; 14-16. September 1964.

- VON HOLST, E. 1953. Der Physiologe und sein Versuchstier. — *Lebendiges Wissen*, 99 : 201.  
 NÚÑEZ, J. 1966. Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und das Verhalten von Sammelbienen. — *Z. vergl. Physiol.* (en prensa).  
 NÚÑEZ, J. 1966. Beobachtungen an sozialbezogenen Verhaltensweisen von Sammelbienen. — *Z. vergl. Physiol.* (en prensa).  
 REICHARDT, W. 1962. Probleme der Nachrichten -Übertragung und- Verarbeitung im Nervensystem. — *Hippokrates* 33 : 649-659.