

Variación geográfica conductual y evolución: un ejemplo

JAVIER MANJARREZ SILVA*

Behavioral geographic variation and evolution: an example

Abstract. *In this work, I discuss the importance of geographic variation of behavior is discussed according to the theory of evolution. A number of studies of geographic variation on snakes behavior are considered from a theoretical and methodological evolutionist position. Finally, some methodological suggestions for a study of this kind are made.*

Introducción

En este artículo se trató de señalar la importancia evolutiva de la variación geográfica conductual. Primeramente se abordarán algunos de los conceptos comúnmente usados en evolución, particularmente en la evolución conductual, y se ejemplificarán con algunos estudios realizados, sobre la variación geográfica conductual en culebras, no por ser los mejores estudios efectuados sobre el tema, sino porque muchos de ellos son considerados como clásicos dentro de la teoría evolutiva. Además se ejemplificarán algunas de las metodologías empleadas para estudiar la evolución de la conducta, y se indicará la importancia ecológica y filogenética de estos estudios, así como sus implicaciones en fenómenos de microevolución de la conducta.

1. Selección natural

La teoría evolutiva puede ser aplicable a tres tipos principales de caracteres de expresión fenotípica: caracteres morfológicos, fisiológicos y conductuales (Futuyma, 1979 y Arnold, 1981a). En una especie, la respuesta evolutiva a la selección natural puede depender de tres condiciones:

1. Existencia de una variación fenotípica dentro de la población, para un carácter específico.

2. Que esta variación sea heredable, es decir, que tenga una determinación genética.

3. Que esta variación fenotípica tenga una repercusión en la variación reproductiva de los individuos (adecuación relativa).

Bajo estos criterios, está implícito que los caracteres sobre los que actúa la selección natural, deben ser sometidos a presiones de selección que moldeen su respuesta fenotípica evolutiva a través de varias generaciones.

Dentro de los caracteres conductuales, se ha demostrado plenamente que éstos pueden variar intrapoblacionalmente, presentando una fuerte heredabilidad y con repercusiones en la adecuación de los individuos. Por ejemplo, Macías (1994), demostró que las hembras de los peces *Girardinichthys multiradiatus*, seleccionaron a los machos con las aletas más grandes; sin embargo, los machos con la morfología más atractiva para las hembras, fueron también los más devastados por su depredador natural: la culebra *Thamnophis melanogaster*.

En otro estudio, Dohm y Garland (1993) asociaron la variación fenotípica intrapoblacional en el número de escamas, en diferentes partes del cuerpo de la culebra *T. sirtalis*, con su variación genotípica, encontrando una fuerte heredabilidad de los caracteres fenotípicos del número de escamas.

A nivel poblacional, la variación morfológica puede repercutir variando el desempeño que determinan los caracteres o, como menciona la teoría de la optimización, las mejores características producen los mejores resultados o desempeños. Como una tercera



* Coordinador del Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Escuela de Ciencias, UAEM.

Este escrito es resultado parcial del proyecto de investigación financiado por la UAEM bajo el convenio 779/92. El autor agradece a las autoridades de la Escuela de Ciencias de la UAEM, por el apoyo otorgado para la realización de la presente investigación; a los revisores anónimos que enriquecieron el contenido de la primera versión del escrito y a Carmen Zepeda por sus sugerencias y apoyo.

relación, esta variación individual del desempeño de los organismos repercutirá, en última instancia, en un cambio de la adecuación relativa de los individuos (Dobzhansky *et al.*, 1978).

II. Variación geográfica

Desde el punto de vista evolutivo, la variación geográfica puede percibirse como la mínima cantidad de evolución (microevolución) que puede detectarse entre poblaciones cercanas (Falconer, 1986). Se sabe que las especies de amplia distribución pueden presentar variaciones geográficas de sus características morfológicas, fisiológicas o conductuales (Dobzhansky *et al.*, 1978, y Futuyma, 1979). Estas variaciones pueden interpretarse como resultado de las diferencias del ambiente, las cuales repercuten en las distintas presiones de selección, que moldean los fenotipos de los organismos (Arnold, 1992).

En la variación geográfica, la mayoría de los estudios se han enfocado a las variaciones morfológicas externas entre diferentes poblaciones. Por ejemplo, Conant (1963) y Gregory *et al.* (1983), han descrito la variación geográfica del patrón de coloración y número de escamas de la culebra *T. melanogaster*; sin embargo, es difícil identificar las presiones de selección responsables de la variación morfológica en estudio. No obstante, las conductas alimenticias son caracteres metodológicamente fáciles de estudiar, además de que permiten identificar sin mucha dificultad las presiones de selección responsables de la variación. En estos casos es posible demostrar que la variación geográfica en el comportamiento puede coincidir con las diferencias geográficas en las posibles presiones de selección. Por ejemplo, si es posible detectar una variación geográfica en la tendencia de un depredador a atacar cierta presa, entonces puede que esta variación coincida con un

patrón espacial de disponibilidad de la presa (Arnold, 1981a).

III. Variación conductual

Durante la interacción de un depredador con sus presas, la variación espacial (geográfica y microgeográfica) y temporal (anual y estacional) de la dieta puede observarse también dentro de un contexto evolutivo que interprete la microevolución de las preferencias alimenticias y su determinación genética (Arnold, 1981a).

Al considerar la conducta como un carácter determinado genéticamente, es necesario diferenciarla del tipo de conducta que tradicionalmente se ha definido como innata. Por lo tanto, es necesario considerar que las conductas innatas pueden ser descompuestas en tres factores: congénitos, ontogénicos y heredables (Krebs y Davies, 1984).

Los dos primeros pueden ser estimados en laboratorio, en crías recién nacidas, y en el caso de estudios de conducta alimenticia, en crías sin ninguna experiencia alimenticia previa. Si a estas crías se les registra su historia alimenticia, es posible identificar la variación ontogénica. Estos dos factores, ontogénico y congénito, no necesariamente involucran una perfecta determinación genética, por ejemplo Gregory y Larsen (1993), encontraron diferencias congénitas interpopulacionales en el peso promedio de las camadas de la culebra *Thamnophis sirtalis*; sin embargo, estas diferencias fueron debidas a las condiciones alimenticias y de tamaño de las madres, que en realidad no reflejaron una clara determinación genética. En consecuencia, la variación ontogénica de una conducta puede ser el resultado de la experiencia, la madurez sexual, o alguna otra característica que cambie durante la vida de los individuos (Krebs y Davies, 1984).

Por su parte, la heredabilidad es una propiedad de la población más que de los individuos, y generalmente es referida como una estimación estadística que representa la proporción de la varianza fenotípica debida a la varianza genética de la población (Falconer, 1986). Para obtener este parámetro de la heredabilidad, es necesario estimar el grado de semejanza fenotípica entre individuos cercanamente emparentados (familiares). Alternativamente, la heredabilidad puede ser estimada de la regresión entre la conducta de las crías y la de los padres. Estrictamente, la heredabilidad no mide la base genética de una conducta, sino la similitud genética entre los individuos (Falconer, 1986).

En los casos citados anteriormente, los factores ambientales y genéticos contribuyen a la variación



conductual observada. En consecuencia, si en el laboratorio es controlado el ambiente, de tal manera que todos los individuos bajo estudio se sometan al mismo, entonces es posible eliminar o reducir enormemente la contribución del ambiente y, por consiguiente, las diferencias conductuales que se expresen pueden ser atribuidas a causas genéticas.

IV. Variación geográfica de la conducta alimenticia en culebras

Desde el punto de vista metodológico y de interpretación de resultados, como ya se señaló anteriormente, las culebras —por varias razones— son organismos modelo para estudios de microevolución y variación geográfica de la conducta.

Por ejemplo, la carencia de un cuidado paterno permite estudiar las conductas alimenticias de las crías sin la influencia materna que puede ocasionar un posible fenómeno de aprendizaje.

Muchas de las especies de serpientes tienen hábitos alimenticios muy específicos. Por ejemplo, dentro de la tribu *Thamnophiini*, existe una marcada especialización alimenticia. Las culebras del género *Nerodia* se alimentan exclusivamente de presas acuáticas como peces, renacuajos y ranas (Mushinsky *et al.*, 1982; Manjarrez, 1991, y Mushinsky y Miller, 1993), mientras que las culebras del género *Thamnophis* ingieren presas más terrestres como sanguijuelas, acociles y ranas (Lozoya, 1988, y Macías y Drummond, 1988). Ambos géneros son los menos especializados en sus dietas dentro de la tribu. Por su parte, el género *Regina* es el más especializado, siendo el único con una dieta exclusiva de acociles (Godley, 1980, y Mushinsky *et al.*, 1982).

Las culebras de agua del género *Thamnophis* son organismos que permiten visualizar estas relaciones de la dieta, y sus interpretaciones ecológicas y evolutivas (Arnold, 1981b). Por ejemplo, Drummond y Burghardt (1983) y Arnold (1981b), han demostrado que las variaciones geográficas en la conducta alimenticia de las culebras de los géneros *Thamnophis* y *Nerodia*, pueden ser atribuibles a cambios ambientales estimados a partir de la disponibilidad de las presas y los sitios de forrajeo aprovechables para las culebras. Por su parte, Macías y Drummond (1990), demostraron una diferencia geográfica en la habilidad de las culebras *Thamnophis melanogaster*, para atrapar a sus presas; sin embargo, la importancia de este tipo de estudios radica en identificar y relacionar estas variaciones con la disponibilidad de las presas, lo cual puede interpretarse bajo un contexto de adaptación microgeográfica y, finalmente,

identificar la determinación genética de estas conductas.

De las 20 especies que comprende el género *Thamnophis*, en el Altiplano Mexicano son (o eran) más abundantes las culebras *Thamnophis melanogaster* y *T. eques*, de las que, en algunas poblaciones, se conocen sus dietas, con ciertas variaciones ontogénicas y estacionales, y también sus técnicas forrajeras (Sosa, 1982; Lozoya, 1988, y Drummond y Macías, 1989). Además, se sabe que *T. melanogaster* ingiere acociles sólo en un rango de distribución restringido, en la cuenca alta del Río Lerma y la base del Río Tula (Lozoya, 1988). Esta ingestión de acociles sugiere la invasión del género dentro de un nicho alimenticio nuevo, dando la oportunidad de estudiar el proceso de entrada y evolución de este nicho dentro del género.

Estudios recientes han demostrado un polimorfismo alimenticio ampliamente difundido entre poblaciones del género *Thamnophis*, con una determinación ontogénica estable y heredable (Arnold, 1981b y 1992). Este polimorfismo se manifiesta por una tendencia de las culebras para ingerir (fenotipo comedor) o no ingerir (fenotipo no comedor) trozos de cierto tipo de presa. Cuando estas pruebas son realizadas a individuos procedentes de poblaciones de la misma especie, simpátricas y no simpátricas (alopátricas y parapráticas) con cierta especie de presa, es posible estimar la determinación genética de las culebras para aceptar o rechazar a sus presas, asumiendo que la conducta de alimentación es la manifestación fenotípica del carácter en estudio.

En consecuencia, es posible obtener una asociación entre la disposición de los recursos alimenticios y la determinación genética. Sin embargo, no es posible definir el grado de pleiotropía de los morfos en estudio (Falconer, 1986). Desde el punto de vista genético, se ha reportado que la mayoría de los caracteres que importan a los evolucionistas, en ecología, fisiología o conducta, posiblemente son caracteres poligénicos que seguramente demuestran una segregación de genes en muchos loci (Futuyma, 1979 y Falconer, 1986).

Por otra parte, se han realizado estudios de preferencias quimiorreceptivas hacia extractos de presas en culebras a las que se les presenta un algodón impregnado de olor de presa, y se les cuenta el número de lengüetazos dirigidos hacia el algodón. Este tipo de estudios analizan las preferencias quimiorreceptivas de las crías al nacer, y estiman la heredabilidad de estas respuestas quimiorreceptivas. De esta manera es posible obtener una tasa de lengüetazos, cuya distribución puede ser analizada dentro de camadas e intrapoblacionalmente. Con esta informa-



ción también es posible predecir la media fenotípica esperada en la siguiente generación, a partir del fenotipo observado en los padres y, en consecuencia, evaluar los efectos de la selección bajo condiciones de laboratorio (Arnold, 1983).

Posteriormente, la respuesta fenotípica esperada a la selección, puede ser extrapolada hacia muchas generaciones, asumiendo que la heredabilidad y la determinación genética permanecen constantes entre las generaciones y para un ambiente particular (Futuyma, 1979 y Falconer, 1986).

Conclusiones

Los resultados de la genética conductual indican que un simple cambio genético tiene el potencial para influir en la utilización de recursos dentro de una población. Sólo pocos estudios han demostrado un

polimorfismo para la conducta alimenticia bajo condiciones controladas. En el caso de las serpientes, aunque se ha demostrado la existencia de un polimorfismo en la preferencia de las presas, que puede ser heredable, aún no se determina el modo de acción de los genes.

La importancia de todo lo descrito anteriormente radica en la demostración metodológica de señalar que es posible estimar, para algunas poblaciones de reptiles en México, la heredabilidad conductual en poblaciones naturales y de laboratorio: además, se puede detectar la variación geográfica de la respuesta alimenticia de las culebras hacia ciertas presas. La relevancia desde el punto de vista evolutivo, radica en la posibilidad de estudiar la teoría evolutiva desde una perspectiva práctica, que además sea capaz de demostrar posibles relaciones filogenéticas con diferentes procesos de adaptación. El estudio evolutivo, no sólo de la conducta, sino de muchos procesos biológicos, es una de las áreas más descuidadas dentro del desarrollo de la ciencia en México.

En resumen, el estudio del proceso microevolutivo requiere de:

1. Iniciar con estudios cuantitativos de variación conductual en poblaciones naturales (en este caso, en poblaciones de culebras).
2. Estimar la heredabilidad de la conducta alimenticia en poblaciones naturales.
3. Realizar estudios de variación geográfica en la conducta.
4. Efectuar estudios genéticos de las conductas que pueden variar geográficamente y que tengan alguna relación con los caracteres estudiados.
5. Interpretar los resultados, desde una perspectiva ecológica y filogenética. ◆

BIBLIOGRAFÍA

- Arnold, J.
 _____ (1981a). "The microevolution of feeding behavior", en Kamil, y Sargent, T. (eds.) *Foraging behavior: ecological, ethological and psychological approaches*. Garland Press. Nueva York.
 _____ (1981b). "Behavioral variation in natural populations", en *Evolution*. No. 35 Vol. 3.
 _____ (1983). "Morphology, performance and fitness", en *Amer. Zool.* No. 23.
 _____ (1992). "Constraints on phenotypic evolution" en *Am. Nat.* No. 140.
 Conant, R. (1963). "Semiaquatic snakes of the genus *Thamnophis* form the isolated drainage system of the Rio Nazas and adjacent areas in Mexico", en *Copeia*.
 Dobzhansky, T.; Ayala, F.; Stebbins, G. y Valentine, J. (1978). *Evolución*. Omega. España.
 Dohm, M. y Garland Jr., T. (1993). "Quantitative genetics of scale counts in the garter snake *Thamnophis sirtalis*", en *Copeia*, No. 4.
 Drummond, H.
 _____ y Burghardt, G. (1983). "Geographic variation in the foraging behavior of the garter snake, *Thamnophis elegans*", en *Behav. Ecol. Sociobiol.* No. 12.
 _____ y Macías, C. (1989). "Limitations of a generalist: a field comparison of foraging snakes", en *Behaviour*, No. 108, Vol. 2.

- Falconer, D. (1986). *Introducción a la genética cuantitativa*. CECSA. México.
- Futuyma, D. (1979). *Evolutionary biology*. Sinauer. New York.
- Godley, J. (1980). "Foraging ecology of the striped swamp snake *Regina alleni*, in southern Florida", en *Ecol. Monog.* No. 50, Vol. 4.
- Gregory, P.; Gregory, L. y McCartney, J. (1983). "Color-pattern variation in *Thamnophis melanogaster*", en *Copeia*, No. 2.
- Gregory, P. y Larsen, K. (1993). "Geographic variation in reproductive characteristics among Canadian populations of the common garter snake *Thamnophis sirtalis*", en *Copeia*, No. 4.
- Krebs, J. y Davies, N. (1984). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Sinauer, Sunderland.
- Lozoya, H. (1988). *Variación geográfica de la dieta de la culebra *Thamnophis melanogaster* en el eje volcánico transversal*. Tesis de licenciatura, UNAM, Facultad de Ciencias.
- Macias, C.
 ____ (1994). "Correlational evidence of a sexually-selected handi-
 cap", en *Behav. Ecol. Sociobiol.* No. 35.
- ____ y Drummond, H. (1988). "Seasonal and ontogenetic variation in the diet of the Mexican garter snake *Thamnophis eques* in Lake Tecocomulco, Hidalgo", en *J. Herpetol.* No. 22, Vol. 2.
- ____ y Drummond, H. (1990). "Populations differences in fish-capturing ability of the Mexican aquatic garter snake (*Thamnophis melanogaster*)", en *J. Herpetol.* No. 24.
- Manjarrez, J. (1991). "Feeding ecology of *Nerodia rhombifera* in the Veracruz swamp", en *J. Herpetol.* No. 21, Vol. 4.
- Mushinsky, H.
 ____ Hebrard, J. y Vodopich, D. (1982). "Ontogeny of water snake foraging ecology", en *Ecology*, No. 63.
- ____ y Miller, D. (1993). "Predation on water snakes: ontogenetic and interspecific considerations", en *Copeia*, No. 3.
- Sosa, O. (1982). *Estudio preliminar de la ecología alimenticia de tres especies de culebras semiacuáticas del género *Thamnophis* en los estados de Zacatecas y Durango, México*. Tesis de licenciatura. UNAM, ENEP-Iztacala.

2o. Encuentro Regional sobre Desarrollo Regional en México



Desarrollo Regional y Urbano a finales del siglo XX: Una agenda de temas pendientes

Toluca, Estado de México



22, 23 y 24 de mayo de 1996

Universidad Autónoma del Estado de México a través de la Facultad de Planeación Urbana y Regional y la Asociación Mexicana de Ciencias del Desarrollo Regional

TEMAS:

- Tema I: TEORÍAS Y METODOLOGÍAS EN CIENCIAS REGIONALES Y URBANAS
 Tema II: ANÁLISIS Y PLANEACIÓN DEL DESARROLLO URBANO, REGIONAL Y MUNICIPAL
 Tema III: IMPACTO DE LA GLOBALIZACIÓN Y EL DESARROLLO TECNOLÓGICO EN LA ESTRUCTURACIÓN TERRITORIAL
 Tema IV: MEDIO AMBIENTE Y DESARROLLO REGIONAL SUSTENTABLE
 Tema V: DEMOCRACIA Y FEDERALISMO: ¿ HACIA UNA NUEVA POLÍTICA TERRITORIAL?

FECHA LÍMITE PARA ENVIAR PONECIAS:

31 de Marzo de 1996

COSTO:

\$ 300.00 No socios

\$ 200.00 Socios AMECIDER

Entrada Libre Estudiantes con credencial

Recepción de ponencias e información
 José Aranda Sánchez
 Teléfono y Fax 91 (72) 19 46 13
 Email: rrl@coatepec.uaemex.mx

Salvador Rodríguez y Rodríguez
 Teléfono 623 01 05
 Telefax 623 00 97
 srr@servidor.unam.mx