

Ecología y sociobiología de la impronta: perspectivas para su estudio en los Crocodylia

Hernán Mandujano-Camacho*

Introducción

El término imprinting fue acuñado por el austriaco Konrad Lorenz para referirse a cierto tipo de aprendizaje temprano en patos y gansos, observando que cuando eclosionaban en su presencia, estos lo seguían como si fuera su madre (van Kampen & Holuis 1991). Sin embargo, el término se ha empleado en diversas circunstancias, con significados diferentes, bajo traducciones desiguales y eventualmente sin traducción alguna en el idioma español, quizá debido a la misma complejidad del término y sus implicaciones (Sluckin 1975, Saladrigas 2001). Aquí, emplearé el término "impronta" como la traducción más extensamente usada en el argot de los estudiosos de la conducta animal y orientaré el desarrollo de las ideas hacia las perspectivas del estudio de la impronta en los Crocodylia.

Definiciones

Múltiples definiciones pueden ser encontradas refiriéndose a la impronta, algunas de ellas son:

1. Es un comportamiento adquirido que ocurre muy rápido y en un periodo muy limitado de la edad del animal, siendo irreversible (Lorenz citado por Ramsay & Hess 1954, Hess 1958).
2. Es la formación rápida de una fijación permanente entre el animal y un objeto notorio de su entorno, como pudiera ser su madre durante el periodo pos-natal precoz (Fraser 1980).

3. Es un tipo especial de aprendizaje que ocurre solo durante un tiempo restringido llamado periodo crítico de aprendizaje, siendo esto irreversible (Gill 1990).
4. Es el tipo de aprendizaje que ocurre en un periodo específico y breve en la vida juvenil de un animal y que está muy influenciada por limitantes genéticas sobre el tipo de aprendizaje posible (Wallace *et al.* 1992).
5. Es un tipo de aprendizaje que revela la naturaleza programada del comportamiento de aprendizaje (Alcock 1993).
6. Rápida adquisición de una preferencia clara y estable por un tipo particular de estímulo al que se expone el animal durante un periodo muy breve de su desarrollo, denominado periodo sensible (Maier 2001).
7. El diccionario de la Real Academia de la Lengua Española la define como: el proceso de aprendizaje que tiene lugar en los animales jóvenes durante un corto periodo de receptividad, del que resulta una forma estereotipada de reacción frente a un modelo, que puede ser otro ser vivo o un juguete mecánico.
8. En Internet, la definición típica se encuentra como: la más temprana y duradera forma de aprendizaje, que hace que el animal se identifique como miembro de una especie tomando como modelo a otro ser vivo o bien un objeto con cierta movilidad, aprendiendo de él mediante observación e imitación.

* El Colegio de la Frontera Sur – Unidad Campeche, Departamento de Conservación de la Biodiversidad, Lerma, Campeche. México.
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia – Universidad Autónoma de Chiapas, Departamento de Ciencias Básicas, Carretera Tuxtla Gutiérrez – Ejido Emiliano Zapata kilómetro 8.5, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México.
Correo electrónico: hcamacho@unach.mx

Con base en las definiciones anteriores y despojando del interés por definir la impronta adecuándola a un trabajo de investigación, defino impronta de la siguiente manera:

Es un tipo de aprendizaje que ocurre en un periodo crítico, *sui generis* y breve durante el desarrollo temprano de la especie en cuestión y cuya importancia radica en la fijación clara, estable e irreversible de las preferencias sobre las señales o características aprendidas que como adulto le podrán ayudar a desarrollar comportamientos óptimos al individuo.

¿Cómo funciona la impronta?

El aprendizaje es un complejo proceso que involucra la adquisición, almacenamiento y recuperación de información lo cual forma la memoria y el cúmulo de memoria a largo plazo consolida el comportamiento aprendido (Fraser 1980, Horn 1981). El tiempo necesario para formar la memoria varía entre especies (Hess 1958, Alcock 1993), pero inicia en un periodo crítico o sensitivo en la vida del animal en el cual se produce cierto aprendizaje importante para su desarrollo como especie (Fraser 1980). Una impronta forzada no es efectiva al paso del tiempo como lo es la impronta natural que ocurre en el momento preciso, bajo el contexto conductual correcto, permitiendo que la conducta trascienda en el tiempo (Rice 1962). Algunos de los periodos críticos coinciden con episodios de actuación aguda de los sentidos como la visión, la audición, el olfato e incluso el tacto, de tal forma que quizá la impronta se dispara con base en el sentido dominante de la especie, además del estado de motivación apropiadamente orientado (Klopfer & Hess 1959, Fraser 1980, Vaz-Ferreira 1984, Maier 2001). Esto ayuda a que el contacto social temprano determine el carácter del comportamiento social como adulto (Hess 1958).

Tipos de impronta

La impronta carece de algún tipo de clasificación referenciada y existe una infinidad de términos biológicos asociados a esta, aquí propongo una clasificación con base en la recepción y reconocimiento de sensaciones y estímulos que el individuo recibe a través de

los sentidos (vista, oído, olfato y tacto), ya que alguno de estos juega el papel central como sentido dominante de la especie por encima de las características particulares del tipo de comportamiento (Klopfer & Hess 1959). Esto significa que cada especie se impronta de manera diferente, existiendo así diferentes tipos de impronta.

La impronta filial, descrita por primera vez por K. Lorenz, ha sido reportada en varias especies de aves, peces, insectos y animales domésticos como cabras, caballos y perros. Este tipo de impronta está asociada a la visión del individuo y consiste en que el recién nacido o eclosionado reconoce y sigue al primer objeto o ente que observa (Morse-Nice 1953, Hess 1958, Klopfer *et al.* 1964, Fraser 1980, Horn 1981, Maier 2001).

La impronta auditiva involucra el aprendizaje de los sonidos, siendo los padres quienes funcionan como un detonante de la memorización durante un periodo crítico. Experimentos con aves demuestran que quienes permanecieron junto a sus padres desarrollaron cantos más armónicos que aquellas quienes nunca escucharon a los padres durante un periodo crítico de memorización y que después tuvieron la oportunidad de hacerlo, produciendo sonidos solo con elementos básicos innatos que tuvieron que ser aprendidos por ensayo y error (Keeton & Gould 1986).

La impronta olfativa juega un papel muy importante en la ecología y reproducción en los salmones del pacífico (*Oncorhynchus* spp.), los cuales regresan al sitio donde fueron incubados nadando a través de diferentes tipos de hábitats (océanos, lagos, ríos) y son capaces de reconocer el sitio donde nacieron por su olor. Su filopatría es el resultado de estrategias de reproducción asilada y características de hábitat especiales para el desove (Dittman & Quinn 1996). En abejas (*Apis mellifera*), la impronta olfativa juega un papel importante en los individuos encargados de buscar alimentos (Arenas 2009).

Una impronta táctil resulta del reconocimiento por contacto entre individuos, como el que se establece entre la madre e hijo humano

a través de la succión del pezón. Madres que tienen el pezón plano alimentan inicialmente a su bebé con una pezonera de por medio, cuando el pezón mejora en su forma pasado un tiempo el bebé rechaza el pezón, pero continúa alimentándose sin ningún problema por medio de la pezonera (Saladrigas 2001). En cachorros de perro, la impronta táctil o termocepción ocurre por el calor que ofrece la madre a los cachorros (Rossi 2005).

La impronta sexual se refiere a las características sexuales por las que un individuo tendrá preferencias en su comportamiento reproductivo seleccionando a su pareja con base en las características fijadas tiempo después del nacimiento o eclosión (Hess 1959, Horn 1981, ten Cate & Vos 1999). Un ejemplo que muestra la clara preferencia de características fijadas en la impronta sexual le ocurrió a Lorenz con la grulla "Tex" (fig. 1), criada en cautiverio e inseminada artificialmente, esta rechazaba la pareja que le fue impuesta para estimularla a poner los huevos a través de una danza ritual, la puesta ocurrió hasta que un humano realizó la danza con ella (Wallace *et al.* 1992).

Los modernos estudios sobre impronta usan recursos descubiertos por la biología molecular y las neurociencias, pero se sigue usando el comportamiento integral del animal para medir las respuestas conductuales que ocurren durante los análisis (Saladrigas 2001, Bateson 2003). La impronta genómica se refiere a quién fija cierta característica sobre el descendiente, es decir, estudia la fuente origen del DNA (padre/madre) específico de la expresión de algún gen en particular, por ejemplo la propensión al cáncer (Renfree *et al.* 2009).

Consecuencias sociales y ecológicas de la impronta

La impronta es un complejo proceso ontogénico que hace que los animales adquieran y almacenen información, usándola a su favor en el momento que se requiera, ese aprendizaje complementado con la información genética del individuo se fortalece y a través del ensayo-error del empleo de la conducta el individuo mejora su desempeño. De tal forma, algunos factores ambientales acarrearán

cambios conductuales en los individuos y dichas conductas les ayudarán a lograr más o menos éxito en la consecución de recursos, realizando ajustes de dichas conductas a lo largo del tiempo (Bennett & Laland 2005). Los estudios de impronta han sido más desarrollados en aves y escasamente en insectos, peces y mamíferos, logrando de cierta manera que se avance en el conocimiento de cómo se fijan ciertas preferencias del individuo más allá de la observación de un objeto, involucrando un amplio rango de características conductuales, así como de aspectos fisiológicos que explican desde otra perspectiva el fenómeno (Immelman 1975).

La impronta juega un papel importante en el rol social de los animales, ya que a través de ella muchas especies tienen preferencia sobre ciertas características del individuo a seleccionar y esto permite mantener la variabilidad genética entre poblaciones y en aspectos de especiación (Laland 1994). Por ejemplo, la impronta acústica en papagayos juega un papel social muy importante, ya que las hembras prefieren los machos con repertorios vocales más amplios y mejor definidos (Yasukawa 2002), este repertorio es adquirido por impronta y mejorado por el individuo a través del ensayo y error (Keeton & Gould 1986). El estudio comparado del comportamiento de los animales ayuda a comprender la manera en que se establece el vínculo entre la madre y la cría, brindando argumentos al extender los resultados a la especie humana (Ainsworth 1969).



Figura 1. Impronta. <http://www.scbwi-illinois.org/pub/PrairieWind/?p=513>

En humanos, entre la madre y el bebé se establece un estrecho vínculo por medio del comportamiento de acoplamiento durante el amamantamiento, succión-alimentación, de esta forma cuando el bebé llora y la madre le ofrece el pezón este se siente protegido. El vínculo establecido entre madre y cría prepara los canales de comunicación y confianza que se requieren en el futuro (Constância *et al.* 2004). Las especies que interactúan con su progenie en periodos críticos, estas aprenden las bases de la socialización, siendo esto de gran importancia ya que la información social aprendida le servirá al individuo para ser más eficiente en su medio (Bennett & Laland 2005). Entonces, la impronta juega un rol importante en el desarrollo de las especies ya que a través de ella logran ser capaces de seleccionar el mejor alimento o al individuo con el cual se reproducirán (Bennett & Laland 2005). Por ejemplo, en ratas el alimento consumido por la madre influencia en la preferencia de alimentos de sus crías cuando se valen por sí mismas (Bennett & Laland 2005). Romper el vínculo entre madre-hijo que debe de existir en algunas especies puede ser socialmente dañino para el individuo, ya que deja de aprender algunas destrezas, como por ejemplo el empleo de herramientas observado en chimpancés (*Pan troglodytes*) o en carpinteros cope-tones de Galápagos (*Myiarchus magnirostris*) (Bennett & Laland 2005).

Ecológicamente la impronta juega un papel importante, ya que algunas especies suelen reconocer el hábitat donde nacieron o se han desarrollado, por ejemplo en cucos (Teuschl *et al.* 1998) y en salmones del pacífico (Dittman & Quinn 1996). Aunque en ambos casos el sentido que interviene para improntarse es diferente (olfato y visión, respectivamente), la falta de reconocimiento del nicho ecológico puede acarrear consecuencias reproductivas para la especie. Se ha sugerido que la impronta puede surgir por el sentido más fuerte de la especie (Klopfer & Hess 1959), sin embargo es posible que esto ocurra de una maneja más compleja y que más de un sentido intervenga (Saladrigas 2001).

Reconocerse a distancia es algo que también se debe de aprender. Los pingüinos

(*Aptenodytes patagonicus*, *Pygoscelis adeliae* y *P. papua*) son aves sociales que vienen en grandes parvadas y que deben de encontrar entre padres y cría en el tumulto, en ambientes acústicos altamente sonoros, esto lo logran estableciendo un fuerte vínculo acústico durante la incubación y se reafirma durante los primeros días de existencia del pollo (Juventin *et al.* 1999, Juventin & Aubin 2002). Otro tipo de enseñanza que los padres dan a sus crías es como escapar de los predadores y esto se ha observado en los monos Rhesus (*Macaca mulatta*), ejemplares nacidos en estado silvestre y puestos en cautividad evaden serpientes y avisan a otros individuos de lo observado, comparados con los criados en cautiverio quienes sienten el temor pero son incapaces de evadirlas o emitir un grito de alarma (Bennett & Laland 2005). El ambiente infantil en el desarrollo de los humanos también es importante, ya que aprenden mejor y socializan más en ambientes sanos, libres de imágenes agresivas, y esto les permite en el futuro desenvolverse socialmente con propiedad (Sylva 1997).

Perspectivas para los cocodrilos

Existe un gran vacío de información científica en los Crocodylia referente a la impronta, de tal forma que podría ser un área potencial de desarrollo de trabajos de investigación biológica que expliquen cómo ocurre la impronta en estos organismos. Passek & Gillingham (1999) observaron que en aligátores americanos el



Figura 2. Hembra de *Crocodylus moreletii* cuidando su nido. Granja de cocodrilos "Palizada", Palizada, Campeche, México. Fotografo: Hernán Mandujano Camacho

comportamiento maternal no está ligado a un tipo específico de reconocimiento por olor o contacto, sino que prefieren resguardarse en grupos formados por ellos mismos que se esconden en la vegetación. Sin embargo, los *Crocodylia* son animales sociales que tienen hábitos gregarios y el cuidado parental durante la incubación es posible que vaya más allá de ahuyentar a los depredadores del nido (Burghardt 1977, Álvarez del Toro 1982, Ferguson 1985).

Las hembras de *Crocodylia* cuidan el nido durante el periodo de incubación y al final del proceso, ayudan a las crías a salir del nido (Burghardt 1977, Álvarez del Toro 1982). De esta manera, es posible que durante el proceso de incubación durante las visitas al nido, exista un tipo de comunicación entre madre y crías a través de olores, ya que algunas hembras han sido observadas orinando sobre el nido para humedecerlo (Álvarez del Toro 1974) o bien, que los olores influyan en la selección de pareja en su etapa reproductiva (fig. 2). En el mismo sentido, durante la preclosión podría generarse un vínculo entre la hembra y las crías por comunicación acústica, ya que los embriones próximos a eclosionar emiten sonidos y con ello atraen a la hembra para ayudarles a salir del nido (Britton 2000, Vergne *et al.* 2009), sin embargo se desconoce si la comunicación de los embriones antes de salir del nido tienen un efecto a corto plazo para el cuidado parental, o bien, a largo plazo en la socialización de grupos o selección sexual.

Agradecimientos

A Yann Henaut por haberme alentado a escribir y publicar este artículo, así como por sus comentarios.

Referencias

Ainsworth, M. D. S. 1969. Object relations, dependency and attachment: a theoretical review of the infant-mother relationship. *Child Development* 40:969-1025.

Alcock, J. 1993. *Animal behavior: an evolutionary approach*. 5a Edición. Sinauer Associates, Massachusetts, 625 pp.

Álvarez del Toro, M. 1974. *Los Crocodylia de México (estudio comparativo)*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales. s/p.

Álvarez del Toro, M. 1982. *Los Reptiles de Chiapas*. Tercera edición. Instituto de Historia Natural (IHN). Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México, 256 pp.

Arenas, A. 2009. Aprendizaje olfativo temprano en la abeja (*Apis mellifera*) y su rol en la toma de decisiones relacionadas con la obtención de recursos. Tesis de Doctorado. Universidad de Buenos Aires, Argentina, 130 pp.

Bateson P. 2003. The promise of behavioral biology. *Animal Behaviour*. 65:11-17

Bennett, G. G. Jr. K. N. Laland. 2005. Social Learning in Animals: Empirical Studies and Theoretical Models. *BioScience* 55(6):489-499.

Britton, A. R. C. 2000. Review and classification of call types of juvenile crocodylians, and factors affecting distress calls. Pp: 364-377. *In: Grigg G. C., Seebacher F. & Frankling C. E. Crocodylian: Biology and evolution*.

Burghardt, G. M. 1977. Of iguanas and dinosaurs: social behavior and communication in neonate reptiles. *American Zoologist* 17:177-190.

Constância, M., G. Kelsey & W. Reik. 2004. Resourceful imprinting. *Nature* 432: 53-57.

Dittman, A. H. & T. P. Quinn. 1996. Homing in pacific salmon: mechanisms and ecological basis. *The Journal of Experimental Biology* 199:83-91.

Faezer, A. F. 1980. *Comportamiento de los animales de granja*. 1ª Ed. en Español. Editorial Acibria. Zaragoza, España, 288 pp.

Ferguson, M. W. J. 1985. Reproductive biology and embryology of the Crocodylians. Pp: 329-500. *In: Biology of the Reptilia*, Vol. 14. Development A. C. Gans, F. Billet and P.F.A. Maderson (eds.). John Wiley and Sons, New York.

Gill, F. B. 1990. *Ornithology*. 2ª Edición. W. H. Freeman and Company New York. Estados Unidos de América, 766 pp.

Hess, E. H. 1958. "Imprinting" in animals. *Scientific American* 198(3):81-90.

Horn, G. 1981. Neural Mechanisms of Learning: An Analysis of Imprinting in the Domestic Chick. *Proceedings of the Royal Society of London* 213(1191):101-137.

Immelman, K. 1975. Ecological significance of imprinting and early learning. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:15-37.

Jouventin P., T. Aubin & T. Lengagne. 1999. Finding a parent in a king penguin colony: the acoustic system of individual recognition. *Animal Behaviour* 57:1175-1183.

Juventin P. & T. Aubin. 2002. Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: individual recognition in nesting penguins. *Animal Behaviour* 64:747-757.

Keeton, W. T. & J. L. Gould. 1986. Other Types of Imprinting. *Biological Science* 1:571-573.

- Klopfer P. H. & Hess E. H. 1959. Imprinting. *Science* 130(3377):730.
- Klopfer, P. H., D. K. Adams & M. S. Klopfer. 1964. Maternal "Imprinting" in Goats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 52(4):911-914.
- Laland, K. N. 1994. On the evolutionary consequences of sexual imprinting. *Evolution* 48(2):477-489.
- Maier, R. 2001. Comportamiento animal: un enfoque evolutivo y ecológico. 1ª Edición. McGrawHill. España, 582 pp.
- Morse-Nice, M. 1953. Some Experiences in imprinting ducklings. *The Condor* 55(1): 33-37
- Passek, K. M. & J. Gillingham. 1999. Absence of kin discrimination in hatching American alligator *Alligator mississippiensis*. *Copeia* 3:831-835.
- Ramsay, A. O. & E. H. Hess. 1954. A laboratory approach to the study of imprinting. *The Willson Bulletin* 66(3):196-206.
- Renfree, M. B., T. A. Hore, G. Shaw, J. A. M. Graves & A. J. Pask. 2009. Evolution of genomic imprinting: insights from marsupials and monotremes. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 10:241-62.
- Rice, C. E. 1962. Imprinting by force. *Science* 138(3541):680-681.
- Rossi, D. 2005. Desarrollo de la conducta del cachorro hasta la edad juvenil. *Veterinaria* 40(158):13-17.
- Saladrigas, M. V. 2001. Genomic imprinting. *Panacea* 2(5):57-72.
- Sluckin, W. 1975. Hacia una explicación del imprinting. *Revista Latinoamericana de Psicología* 7(2):299-304.
- Sylva, K. 1999. Critical periods in childhood learning. *British Medical Bulletin* 53(1):185-197.
- ten Cate, C. & Vos D. R. 1999. Sexual imprinting and evolutionary process in birds: a reassessment. *Evolution* 48(2):477-489.
- Teuschl, Y., B. Taborsky & M. Taborsky. 1998. How do cuckoos find their hosts? The role of habitat imprinting. *Animal Behaviour* 56:1425-1433.
- van Kampen, H. S. & Bolhuis J. J. 1991. Auditory Learning and Filial Imprinting in the Chick. *Behaviour* 117(3/4):303-319.
- Vaz-Ferreira, R. 1984. Etología: el estudio biológico del comportamiento animal. 1ª Edición. Organización de los Estados Americanos. Puerto Alegre, Brasil, 148 pp.
- Vergne, A. L., Pritz M. B. & Mathevon N. 2009. Acoustic communication in crocodilians: from behavior to brain. *Biological Review* 391-411.
- Wallace, R. A., J. L. King & G. P. Sanders. 2002. Conducta y ecología: la ciencia de la vida. Trillas. México, 286 pp.
- Yasukawa, K. 1992. Female song sparrows prefer males that learn well. *BioScience* 52(12):1064-1065.

Recibido: 16 de marzo 2011

Aceptado: 10 de junio 2011