



# EVOLUCIÓN DEL COMPORTAMIENTO ANIMAL EN SITUACIONES DE CONFLICTO

C. FERNÁNDEZ MONTRAVETA; J. ORTEGA  
Universidad Autónoma de Madrid

## Resumen

Se analizan las dos teorías etológicas más importantes en relación a la evolución de las «exhibiciones» (*displays*) en el comportamiento animal. Se discuten los puntos en común y en desacuerdo entre ambas, así como el estado actual de su confrontación.

## Abstract

The two more important ethological theories about evolution of *displays* in animal behaviour are analyzed. The points in common and disagreement between them are discussed, besides the current state of their confrontation.

## Introducción

Manning (1977) plantea dos situaciones que pueden suponer un conflicto para un animal:

1. Aquellas en las que un individuo que esté intentando lograr un objetivo se vea frustrado en su intento. En este caso, sólo estaría activada una tendencia o, lo que es lo mismo, el animal sólo estaría motivado en un sentido.

2. Las situaciones en las que se activen a la vez dos tendencias antagónicas, por ejemplo, a atacar y a huir.

El conflicto entre tendencias antagónicas fue invocado para explicar la evolución de las «exhibiciones» (*displays*) de los animales, en particular las de cortejo y las de amenaza (Tinbergen, 1952a). En el caso de los encuentros agonísticos entre individuos de la misma especie, la existencia de situaciones en las que el comportamiento de los animales suponía una «exhibición» que no conducía a una escalada agresiva real y que resolvía el conflicto (*threat displays* o exhibiciones de amenaza), fue un hecho ampliamente constatado por los estudiosos del comportamiento animal. La complejidad de las exhibiciones llamó la atención de los etólogos sugiriéndose, en base a los comportamientos que preceden y suceden a la exhibición, que algunas dependían de un conflicto entre tendencias a actuar de formas incompatibles (Hinde, 1981), originando lo que se ha dado en llamar la «hipótesis del conflicto».

La hipótesis del conflicto se planteó, pues, para explicar cómo habían obtenido su forma, en el curso de la evolución, las actividades de exhibición (Baerends, 1975). Se consideró que tales actividades ha-

bían evolucionado a partir (i) de movimientos de intención, (ii) de actividades de desplazamiento (Tinbergen, 1952b) o (iii) de actividades redirigidas (Baerends, 1975), hacia los elevados niveles de ritualización que mostraba el comportamiento agonístico en la mayoría de las especies animales. Las exhibiciones habrían evolucionado, mediante el proceso de «ritualización» hacia una progresiva emancipación de su base motivacional, lo que produciría una «intensidad típica», que disminuyera la ambigüedad del mensaje transmitido y lo hiciera más efectivo (Morris, 1957).

La hipótesis del conflicto ha recibido críticas desde diferentes puntos de vista. Se ha criticado la aplicación del concepto de homología, tomado de la Anatomía Comparada, a la filogenia del comportamiento (Atz, 1970; Gottlieb, 1970). Se ha planteado, asimismo, la contradicción entre algunos hallazgos neurofisiológicos y las predicciones que derivan de la hipótesis a nivel causal (Brown y Hunsperger, 1963). Uno de los focos de crítica se ha centrado en el modelo selectivo que se postula para explicar la evolución de las exhibiciones de amenaza.

## Hipótesis del conflicto versus teoría de juegos

Lorenz, en 1966, interpretaba la evolución de las exhibiciones de amenaza como un proceso que se genera y se mantiene en cuanto beneficia por igual a los participantes en una contienda, como miembros

de la misma especie. En este sentido, se suponía que las exhibiciones permitían resolver el conflicto minimizando el riesgo de lesiones reales y aumentando, por tanto, la supervivencia de la especie. En este sentido, se planteaba que la agresión intraespecífica y la interespecífica diferían *a)* porque el resultado de la segunda suele ser la muerte, mientras que no es así para la primera y *b)* porque en la segunda no hay aumento del valor adaptativo para la presa, mientras que la primera es cooperativa (Baerends, 1975; Barnett, 1981).

En la hipótesis del conflicto, tal como fuera planteada, se asumía que, en las luchas entre conespecíficos, existe una tendencia a la disminución del riesgo de lesiones. Aunque de forma implícita (Hinde, 1981) se planteaba, por tanto, un modelo de selección a nivel de grupo. El animal que realice la mejor exhibición vence en la disputa; puesto que el comportamiento agonístico se entiende como una forma de competición por recursos limitados (Wilson, 1980), esto supondría que se asegurara una mayor disponibilidad de los recursos escasos para los individuos mejor dotados.

Maynard Smith, en 1974, señaló la tendencia a invocar el mecanismo de la selección de grupo para explicar la evolución de características que afecten a la supervivencia del individuo de forma distinta a la de la población y, en particular, para explicar la rareza de armas o tácticas peligrosas en los conflictos intraespecíficos. Se planteó cómo podría verse favorecido por la selección un comportamiento que no beneficiaría al individuo que lo realice.

Frente al mecanismo de selección de grupo, propuso un modelo de selección a nivel individual, basado en la teoría de juegos, en el que las estrategias de comportamiento exhibidas por los animales son el resultado del balance entre los costes y los beneficios de cada contexto. El mantenimiento de una estrategia de comportamiento a nivel poblacional resultaría de su estabilidad evolutiva frente al desarrollo de cualquier otra estrategia alternativa, dependiendo su éxito de las estrategias adoptadas por el resto de los miembros de la población. En el modelo se explica la adopción de un nivel ritualizado en la mayor parte de las luchas intraespecíficas, en cuanto el mantenimiento de una lucha violenta resultara muy costoso para el valor adaptativo de los individuos (Maynard Smith y Price, 1973).

Aunque ambas teorías fueron planteadas para explicar la evolución y el mantenimiento de las exhibiciones de amenaza, han sido comúnmente utilizadas para explicar su causación y función (Baerends, 1975; Hinde, 1981). Los movimientos de intención pueden ser reconocidos como versiones incompletas de actividades manifiestas a las que el receptor sea sensible, por lo que en la hipótesis del conflicto resultaba implícito que el conflicto entre tendencias opuestas era, además de la presión selectiva que determina su desarrollo filogenético, la base causal a partir de la cual se desarrolla el comportamiento comunicativo (Baerends, 1975). Así, la hipótesis supone que la exhibición reflejaría el conflicto interno de tendencias del emisor, permitiendo al receptor

conocer e interpretar sus intenciones en función de la gradación de la señal de amenaza.

Se ha supuesto que el proceso teóricamente planteado de la emancipación completa de las exhibiciones de su base motivacional no sería adaptativo, en cuanto restaría flexibilidad a la adecuación de las poblaciones a condiciones ecológicas cambiantes y que, de hecho, nunca se ha demostrado de forma convincente (Baerends, 1975). Puesto que la exhibición realizada por un animal depende de su «estado motivacional interno», existirá variabilidad en la intensidad de la señal emitida dependiendo del emisor y del contexto. Será de esperar *a)* que la respuesta del receptor dependa de la fuerza de la señal. Por tanto, se modificará al hacerlo la intensidad o la forma de ésta, pudiendo ser predecible tal transición y *b)* que el comportamiento subsiguiente del emisor tras la emisión de una señal sea también predecible en función de la forma y la intensidad de aquélla.

El modelo derivado de la teoría de juegos supone que las exhibiciones no pueden dar información al adversario sobre las intenciones o las probabilidades de ganar del emisor, porque este comportamiento no le reportaría ningún beneficio y podrían aparecer mutantes que utilizaran en su provecho la predictibilidad de las señales. Los contendientes realizarán, por tanto, una exhibición con intensidad constante independientemente de por cuánto tiempo puedan persistir en la lucha. El nivel de persistencia será variable, tanto para diferentes animales como para un mismo animal en diferentes contextos. Cualquiera de los dos animales podrá vencer y, para resolver el conflicto de una forma «racional» se podrán utilizar parámetros de asimetría inicial (Maynard Smith, 1974). Para predecir qué animal, y por qué, va a ganar una contienda, no se podrán utilizar, exclusivamente, criterios de fuerza o vigor, sino que pueden ser factores no correlacionados con la capacidad de lucha de los animales los que determinen el resultado de los encuentros (Hammerstein, 1981). En esta línea, se ha llegado a postular que las señales se utilizarían con fines «manipuladores», para engañar al adversario respecto a las posibilidades del emisor de vencer en la lucha (Dawkins y Krebs, 1978).

Desde que fueran planteadas, ha habido partidarios de ambas teorías. La hipótesis causal que subyace a la primera ha derivado en el análisis de transiciones que suelen utilizarse en el estudio de la comunicación intraespecífica (Bakeman y Gottman, 1986). Algunos hallazgos experimentales parecen corroborar las predicciones de la «hipótesis del conflicto» (Moynihan, 1955; Stokes, 1962). Hinde, en 1956, asociaba algunas diferencias en la forma de las exhibiciones de varias especies de pinzones con diferencias en su nivel de agresividad hacia los conespecíficos. Van Hoof, en 1962, usó la hipótesis del conflicto para explicar las formas de expresión facial en primates; Blurton-Jones, en 1968, indujo experimentalmente tres grupos de respuestas manipulando las tendencias agonísticas subyacentes: cuando se presentaban simultáneamente estímulos que evocaran las tendencias a escapar y a atacar,

se incrementaba la frecuencia de los *displays* de amenaza estudiados.

Por otra parte, algunos autores han confirmado experimentalmente las predicciones del segundo modelo. Simpson, en 1968 (en Maynard Smith, 1974), en trabajos sobre *Betta splendens*, parece corroborar las predicciones del modelo de Maynard Smith, puesto que encuentra que no hay diferencia significativa entre los patrones de comportamiento del ganador y el perdedor finales en una contienda. Wilson, en 1980, cita varios ejemplos para mostrar que los casos de canibalismo y lesiones graves en la lucha entre miembros de la misma especie no son tan escasos como se había pretendido anteriormente. Riechert, en 1982, en la araña *Agelenopsis aperta*, apunta que la intensidad de las exhibiciones no permite predecir el resultado de las interacciones, y que la estrategia de comportamiento de los individuos puede variar de una población a otra en función de parámetros ecológicos (Riechert, 1986). Plantea que, si dos poblaciones existen bajo niveles de competición marcadamente distintos, es razonable esperar encontrar diferencias en el comportamiento de lucha que muestren los individuos de ambas localizaciones, en contraste con el punto de vista clásico que consideraba que los conflictos animales eran altamente ritualizados y constantes dentro de una especie. El comportamiento de una especie puede cambiar de un medio local a otro, dependiendo de la estrategia adoptada por los individuos de una población de en qué condiciones deban sobrevivir. Además, en *Agelenopsis aperta*, las luchas no están muy ritualizadas, y la secuencia de actos varía mucho de una contienda a otra (Riechert, 1986).

Recientemente se ha establecido una polémica entre los defensores de ambas corrientes (Dawkins y Krebs, 1978; Caryl, 1979, 1982; Hinde, 1981; Krebs y Dawkins, 1984). En ella, se ha tendido un puente de conexión por parte de los defensores del valor explicativo de la hipótesis del conflicto. Este consistiría en admitir que no puede haber transmisión fidedigna de información en las exhibiciones de amenaza, sino sólo de las probabilidades de actuar en algún sentido. Por tanto, la intensidad de la exhibición no puede permitir predecir, de forma exacta, cuál va a ser el comportamiento subsiguiente del emisor, sino que éste depende en gran medida del comportamiento del receptor, atendiendo al concepto mismo de «interacción» (Hinde, 1981).

Por otro lado, se recuerda que la hipótesis se postuló para explicar la filogenia de las exhibiciones, y aunque se ha extendido para explicar su causación, tales intentos tienen menos probabilidades de resultar gratificantes cuanto mayor sea la emancipación de las exhibiciones de su base motivacional (Baerends, 1975). En este mismo sentido, se apunta el hecho de que Morris, en 1957, enfatizara el concepto del desarrollo de una «intensidad típica».

Se rechaza, asimismo, la interpretación que se ha dado de los puntos de vista clásicos como defensores de un modelo evolutivo basado en el beneficio mutuo (Hinde, 1981), en cuanto en la hipótesis del conflicto se admite que debe haber dos series com-

plementarias de cambios responsables de la evolución de las exhibiciones, las referidas a patrones motores y mecanismos desencadenadores de los actores, y las que implican patrones de respuesta y reactividad de los reactivos (Blest, 1961). Se admite una cierta compatibilidad entre la idea de que las señales «manipulan» el comportamiento del receptor y el concepto clásico de que la ritualización ocurre por selección de las variables más efectivas para influir sobre el comportamiento del reactor en una forma ventajosa para el actor.

Ha habido, en esta línea de aproximación, algunos intentos de proponer una síntesis de ambos planteamientos. Así Andersson (1980) aboga, para explicar la diversidad de las exhibiciones de amenaza dentro de una especie, por una conjunción parcial de los supuestos de ambas teorías. El autor plantea que no parece haber, básicamente, desacuerdo en que las exhibiciones de amenaza hayan derivado fundamentalmente a partir de movimientos de intención. Puesto que estos movimientos comparten elementos motores del ataque, podrían ser inicialmente buenos predictores del comportamiento subsiguiente del emisor, aunque posteriormente, conforme fueran utilizados como «faroles», serían desplazados por otras exhibiciones.

## Conclusiones

La hipótesis del conflicto se postuló para explicar la filogenia de las exhibiciones. Aunque, de forma implícita, se hagan suposiciones sobre su causación, en muchos casos se ha utilizado de forma precipitada (Baerends, 1975), haciendo lecturas o extrayendo conclusiones, cuando menos, poco evidentes.

La explicación que proponen la hipótesis del conflicto y la teoría de juegos se consideran compatibles (Hinde, 1981). Está relativamente admitido que el origen de las exhibiciones se pueda encontrar en los movimientos de intención o en actividades de desplazamiento (Krebs y Dawkins, 1984), aunque también podría estar en otro tipo de actividades (Andrew, 1972), y que se han modificado por un proceso de ritualización. El punto de desacuerdo radica en los postulados selectivos, en cuanto los partidarios de la teoría de juegos plantean cómo podría verse favorecida por selección una estrategia de comportamiento que informara al adversario de las intenciones inmediatas del emisor, en perjuicio de él mismo (Maynard Smith, 1974).

Es en este aspecto donde existen diferencias importantes en los planteamientos de ambas teorías. Así, mientras la hipótesis clásica defiende que las exhibiciones han evolucionado hacia un intensidad típica para disminuir la ambigüedad y hacerlas más fácilmente reconocibles (Morris, 1957; Hinde, 1981), los defensores de la teoría de juegos postulan que esta evolución se ha producido para disimular las probabilidades precisas de comportamiento del emisor.

Por otro lado, las predicciones a nivel causal son

incompatibles. Así, dentro de la corriente clásica, como apuntamos antes, se considera que el proceso de emancipación no habría llegado a producirse de forma completa en ningún caso, por lo que las exhibiciones no habrían perdido del todo la dependencia de su base motivacional (Baerends, 1975).

Quizá las incompatibilidades se redujeran si, como señala Paton (1986), no se considerara que existe una diversidad tan amplia de exhibiciones en una determinada especie. Según este autor, habría que restringir los criterios que permiten considerar como diferentes a dos señales. Bajo esta perspectiva se puede considerar que las dos teorías no son incompatibles.

## Referencias

- Andersson, M. (1980): Why are there so many threat displays?, pp. 380-402, *Journal of Theoretical Biology*, 86, 773-781.
- Andrew, R. J. (1972): The information potentially available in mammal displays. En R. A. Hinde (ed.): *Non Verbal Communication*, pp. 179-206, Cambridge, Cambridge University Press.
- Atz, J. W. (1970): The application of the idea of homology to behaviour. En L. R. Aronson, E. Tobach, D. S. Lehman y J. S. Rosenblatt (eds.): *Development and Evolution of Behaviour*, pp. 53-74, San Francisco, Freeman.
- Baerends, G. P. (1975): An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evaluation of displays. En G. P. Baerends, C. Beer y A. Manning (eds.): *Function and Evolution of Behaviour*, pp. 187-227, Oxford, Oxford University Press.
- Bakeman, T., y Gottman, J. M. (1986): *Observing Interaction. An Introduction to Sequential Analysis*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Barnett, S. A. (1981): *Modern Ethology. The Science of Animal Behavior*, New York, Oxford Univ. Press.
- Blest, A. D. (1961): The concept of ritualization. En W. H. Thorpe y O. L. Zangwill (eds.): *Current Problems in Animal Behaviour*, pp. 102-124, Cambridge, Cambridge University Press.
- Blurton-Jones, N. G. (1968): Observations and experiments on causation of threat displays of the Great Tit *Parus major*, *Animal Behaviour Monographs*, 1 (2), 75-158.
- Brown, J. L.; y Hunsperger, R. W. (1963): Neuroethology and the motivation of agonistic behaviour, *Animal Behaviour*, 11, 439-448.
- Caryl, P. C. (1979): Communication by agonistic displays: what can games theory contribute to ethology?, *Behaviour*, 68, 66-84.
- Caryl, P. C. (1982): Animal signals: A reply to Hinde, *Animal Behaviour*, 30, 240-244.
- Dawkins, R., y Krebs, J. R. (1978): Animal signals: information or manipulation? En J. R. Krebs y N. Davies (eds.): *Behavioral Ecology. An Evolutionary Approach*, pp. 282-309, Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Gottlieb, G. (1970): A stranger in the land of homologies, *Draft of Oral Presentation for Philosophy of Biology Symposium*, Chapel Hill, University of North Carolina.
- Hammerstein, P. (1981): The role of asymmetries in animal contests, *Animal Behaviour*, 29, 193-205.
- Hinde, R. A. (1956): A comparative study of the courtship of certain Finches (Fringillidae), *Ibis*, 98, 1-31.
- Hinde, R. A. (1981): Animal signals: ethological and games theory approach are not incompatible, *Animal Behaviour*, 29 (2), 535-543.
- Hoof, J. A. R. A. M. van (1962): Facial expressions in higher primates, *Symposium Zoological Society London*, 8, 97-125.
- Krebs, J. R. y Dawkins, R. (1984): Animal signals: mind-reading and manipulation. En J. R. Krebs y N. Davies (eds.): *Behavioral Ecology. An Evolutionary Approach*, 2nd ed., pp. 380-402, Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Lorenz, K. (1966): *On Aggression*, London, Methuen.
- Manning, A. (1977): *Introducción a la conducta animal*, Madrid, Alianza Universitaria.
- Maynard Smith, J. (1974): The theory of games and the evolution of animal conflicts, *Journal of Theoretical Biology*, 47, 209-221.
- Maynard Smith, J., y Price, G. R. (1973): The logic of animal conflicts, *Nature*, 246, 15-18.
- Moynihan, M. (1955): Some aspects of reproductive behaviour of the black-headed gull (*Larus r. rubicundus*) and related species, *Behaviour Supplements*, 4.
- Morris, D. K. (1957): «Typical intensity» and its relation to the problem of ritualization, *Behaviour*, 11, 1-12.
- Paton, D. (1986): Communication by agonistic displays: II. Perceived information and the definition of agonistic displays, *Behaviour*, 99 (1-2), 157-175.
- Riechert, S. E. (1982): Spider interaction strategies: communication vs. coercion. En P. N. Witt y J. S. Rovner (eds.): *Spider Communication. Mechanisms and Ecological Significance*, Princeton, Princeton University Press.
- Riechert, S. E. (1986): Spider fights as a test for evolutionary games theory, *American Scientist*, 74 (6), 604-610.
- Stokes, A. W. (1962): Agonistic behaviour among Blue Tits at a winter feeding station, *Behaviour*, 19, 118-138.
- Tinbergen, N. (1952a): A note on the origin and evolution of threat displays, *Ibis*, 94, 160-162.
- Tinbergen, N. (1952b): Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution, *Quarterly Review of Biology*, 27, 1-32.
- Wilson, E. O. (1980): *Sociobiología. La nueva síntesis*, Barcelona, Omega.