

COMPORTAMIENTO ANIMAL ESTEREOTIPADO: FUNDAMENTOS Y APLICACIONES PARA EL BIENESTAR ANIMAL (2ª EDICIÓN)

Capítulo 1: Más de una década de avances en el estudio de las estereotipias

Jeff Rushen y Georgia Mason

Decenas e incluso cientos de millones de animales en todo el mundo (en granjas, laboratorios, cuadras, perreras, parques zoológicos y hasta en nuestros hogares), presentan patrones de comportamiento anormales, repetitivos. En este capítulo introductorio revisamos el nivel al que ha llegado la investigación desde la primera edición de este libro, en 1993, sobre estos comportamientos estereotipados, definidos tradicionalmente como 'repetitivos, invariables y sin función u objetivo aparente'. En él, ponemos de manifiesto el creciente número de artículos sobre animales en cautividad, en comparación con el siempre mayor número de artículos publicados sobre el mismo tema en pacientes humanos y animales de laboratorio en los que se inducen experimentalmente tales comportamientos anómalos. Del mismo modo, damos a conocer recientes meta-análisis que ponen de manifiesto ciertos patrones en el comportamiento estereotipado de los animales en cautividad (por ej., variaciones sistemáticas según el taxón, y relaciones significativas con otros síntomas de estrés o de un escaso bienestar animal). También revisamos las cuestiones por investigar más sobresalientes propuestas en la edición anterior, y cómo han sido abordadas en la presente. Algunas de las contribuciones adicionales de este capítulo ayudan a preparar el terreno para el resto del libro: el primero de ellos resume las hipótesis motivacionales que típicamente esgrimen los etólogos; el segundo introduce explicaciones en términos de (dis)función cerebral; un tercero revisa cómo las estrategias de adaptación al estrés ('coping') pueden ayudar a interpretar estos comportamientos estereotipados, mientras que el último considera lo que queremos decir exactamente cuando y si denominamos como 'patológicos' estos comportamientos.

Primera parte: Animal normal, ¿entorno anormal?

Capítulo 2: Comportamiento oral estereotipado en ungulados en cautividad: búsqueda de alimento, dieta y función gastrointestinal

Reneé Bergeron, Amanda Badnell-Waters, Sarah Lambton y Georgia Mason

Los ungulados son los mamíferos con mayor prevalencia de estereotipias: millones de animales se ven afectados en todo el mundo y se ha estudiado a un mayor número de individuos en este taxón que en cualquier otro (por ej., caballos que tragan aire, cerdas que mastican sin nada en la boca, ganado que enrosca la lengua y jirafas que lamén paredes). Los ungulados tienen en común el ser primordialmente herbívoros, y existe suficiente evidencia que sugiere que sus comportamientos orales estereotipados derivan de su forma natural de buscar alimento. De esta manera, en ungulados en cautividad, reemplazar la dieta, típicamente baja en fibra y alta en concentrados, por alimentos y raciones más naturales, reduce con éxito el comportamiento oral anormal en un amplio rango de especies.

¿Pero exactamente cómo y por qué es importante la dieta? Bergeron y colaboradores revisan tres hipótesis principales. La primera es que la dieta de los ungulados en cautividad no causa saciedad o es deficiente de alguna otra manera (por ej., bajo contenido en sal, proteína o fibra). En ese caso, los comportamientos estereotipados podrían surgir de los intentos persistentes e innatos para encontrar alimento, o incluso de comportamientos aprendidos que ayudan a compensar estas deficiencias (por ej., masticar madera para obtener fibra). Una segunda hipótesis es que las dietas en cautividad demandan muy poco tiempo de búsqueda, masticación o rumia, y los animales quedan con una motivación insatisfecha por realizar estas actividades de búsqueda de alimento. El comportamiento oral estereotipado puede suplir entonces parte de la retroalimentación motivacional que se logra de manera natural con la búsqueda de alimento. Una tercera hipótesis es que los comportamientos estereotipados se inducen a través de los efectos que las dietas artificiales tienen sobre la función gastrointestinal. Se sabe que los alimentos bajos en fibra pero ricos en energía provocan disfunciones gastrointestinales en ungulados, como por ejemplo úlceras gástricas en caballos y cerdos, y acidosis ruminal en el ganado. La masticación anormal y comportamientos similares podrían ser una respuesta a estos efectos, e incluso podrían tener algún tipo de beneficio al producir saliva que ayuda a regular la acidez gastrointestinal.

Las contribuciones adicionales de este capítulo plantean otras cuestiones, como por ejemplo: ¿de qué manera se asemejan los ungulados a los osos pandas, los pollos y las morsas? ¿Es ético prevenir físicamente a los caballos que expresan estereotipias a través de instrumentos como correas u otros métodos similares?

Capítulo 3: El origen de las estereotipias motoras en carnívoros: ¿caza, defensa del territorio o frustración?

Ros Clubb y Sophie Vickery

El comportamiento estereotipado más común para el público que puede observarse en los carnívoros salvajes que viven en cautividad, es un incesante caminar de arriba a abajo, a lo largo o alrededor de los recintos ('pacing'). De hecho, en los Países Bajos, el verbo 'ijsberen' (que significa literalmente 'hacer el oso polar') se utiliza normalmente para designar a personas que caminan de esta manera. Los carnívoros forman además un taxón para el que, por un lado, existen numerosos ejemplos concretos, detallados meticulosamente, de tal comportamiento. Por otro lado, se han llevado a cabo muchos intentos para procurar reducir el citado comportamiento. En último lugar, y tal vez con mayor relevancia, los carnívoros son un taxón para el que contamos actualmente con datos de más de 30 especies distintas, de manera que podemos hacer comparaciones y emplearlas para comprobar hipótesis sobre los orígenes biológicos de este caminar incesante o 'pacing'.

Estas tres aproximaciones difieren en su apoyo a las distintas hipótesis que se barajan con ánimo de dilucidar las bases motivacionales de este comportamiento. Los estudios descriptivos sugieren con frecuencia una relación entre el 'pacing' que se observa antes de que los carnívoros sean alimentados y el comportamiento cazador, pero otros tipos de estudio no parecen encontrar la misma relación. De hecho, los datos provenientes de

estudios en los que se altera el entorno en el que viven estos animales en cautividad, sugieren a menudo que la causa radica en los intentos por escapar del recinto. Las comparaciones entre especies arrojan aún más dudas sobre el papel central que se le presume a la motivación por cazar: ningún aspecto del comportamiento natural de la búsqueda de alimento ('foraging') es capaz de predecir la severidad de este comportamiento, siendo por el contrario, el factor clave el tamaño de los territorios en los que habitan en estado salvaje. Las posibles explicaciones (que representan líneas de investigación apasionantes para el futuro) incluyen que el 'pacing' de los carnívoros represente los intentos frustrados por escapar (para buscar alimento, defender el territorio, buscar pareja o por cualquier otro motivo), o que factores que no tienen que ver con motivaciones específicas, hagan a las especies que de forma natural defienden territorios mayores más propensas a persistir en estos comportamientos estereotipados (por ej., porque el hecho de encontrarse en cautividad las haya convertido en disfuncionales). En este último caso, los factores motivacionales determinarían la forma que adquiere la estereotipia y el momento en el que se observa.

Este capítulo también incide en el papel futuro que las comparaciones entre especies jugarán a la hora de discernir los comportamientos estereotipados de todos los taxones afectados, desde los ungulados del primer capítulo hasta los roedores del siguiente.

Capítulo 4: Bases motivacionales de las estereotipias en roedores en cautividad

Hanno Würbel

Los roedores permiten la realización del tipo de experimentos controlados que pueden ser muy complicados de llevar a cabo en, por ejemplo, carnívoros o ungulados. Hanno Würbel se basa en capítulos previos para describir la base motivacional del comportamiento estereotipado en roedores, presentando algunas bien diseñadas investigaciones etológicas basadas en hipótesis que estudian sus causas en dos ejemplos: el escarbar estereotipado en el gerbo y el mordisqueo de barras en el ratón de laboratorio. Estos experimentos manipulan estímulos ambientales específicos cuidadosamente para demostrar el rol de la motivación por escapar de la jaula y/o la búsqueda de un refugio apropiado.

Sin embargo, Würbel demuestra de manera convincente que las explicaciones motivacionales no son la historia completa: pueden explicar el por qué los animales repiten ciertos "comportamientos de origen" (source behaviours), pero no la razón por la cual estas actividades ocupan tanto tiempo o por qué se llevan a cabo de una manera tan ritual. Por ejemplo, una vez que las estereotipias se desarrollan en roedores, éstas pueden hacerse sorprendentemente persistentes e incluso no responder a los tipos de enriquecimiento ambiental que previenen su aparición de manera efectiva en animales más jóvenes. Würbel argumenta que otros procesos comportamentales – quizás incluso patológicos – han de estar implicados: un tema desarrollado en los capítulos subsiguientes.

Una contribución adicional a este capítulo también discute la paradoja de la carrera en la rueda de ejercicio en los roedores: ¿es un comportamiento estereotipado, puro ejercicio, o ambos?

Segunda parte: ¿Animales anormales?

Capítulo 5: Perseverancia y estereotipias: una perspectiva a nivel de sistema desde la psicología clínica

Joseph P. Garner

Joe Garner revisa cómo los 'sistemas ejecutivos' del cerebro organizan y causan la ejecución del comportamiento, y qué ocurre cuando estos sistemas no funcionan adecuadamente. En particular, se centra en los sistemas que secuencian las pautas motoras específicas de cualquier comportamiento, en especial en los sistemas del cuerpo estriado dorsal y sus vías eferentes. Una disfunción en este área puede causar hiperactividad, repeticiones muy rápidas y/o cambios entre las distintas pautas motoras, y comportamientos estereotipados. Por ello, esta región cerebral es el lugar principal de acción de las drogas que inducen estereotipias (por ej., psicoestimulantes como la anfetamina), y se ve afectada con frecuencia por condiciones anormales de crecimiento (por ej., las condiciones que se revisan en los capítulos subsiguientes).

En estos casos, los cambios implicados en el comportamiento estereotipado también dan lugar a formas de repetición no apropiada denominadas 'recurrentes' o 'perseverancia continuada'. Garner describe una serie de experimentos que por tanto preguntan si los animales con mayores niveles de estereotipias también muestran fuertes tendencias a perseverar. La respuesta es 'sí, así es': en todas las especies estudiadas hasta la fecha, desde topillos rojos saltadores hasta osos malayos que caminan estereotipadamente, los individuos que más estereotipan también muestran las respuestas más persistentes y repetitivas en experimentos diseñados para determinar sus habilidades de olvidar una respuesta aprendida, o sus tendencias para generar espontáneamente respuestas variadas frente a respuestas predecibles. Estos resultados podrían tener implicaciones importantes. Sin embargo, una advertencia (de importante consideración para las investigaciones futuras) es que, por sí solos, estos estudios correlacionales no bastan para demostrar que la perseverancia de los animales que estereotipan sea un fenómeno anormal o ni tan siquiera que sea inducido por las condiciones de cautividad. Para investigar esto, necesitamos el tipo de manipulaciones experimentales que se describen en los tres capítulos siguientes.

Capítulo 6: Ambientes pobres en estimulación: entendiendo el desarrollo desde la primatología

Melinda Novak, Jerrold Meyer, Corrine Lutz y Stefan Tiefenbacher

Para los primates, el hecho de verse privados de los cuidados maternos tiene un gran impacto. Algunos ejemplos de privación materna están documentados en primates que han sido criados por humanos en zoológicos, pero la mayoría de los datos con los que contamos provienen de las investigaciones que llevaron a cabo Harlow y colaboradores hace ya varias décadas. En ellas, el estudio de la privación social incluía criar a monos Rhesus durante los primeros meses de vida sin madres u otros compañeros: al crecer, estos animales pasaban la mayor parte de su tiempo estereotipando. Algunas de las formas

más tempranas parecían imitar las interacciones entre madre e hijo de las que carecían estos sujetos, como por ejemplo, abrazarse a sí mismos como signo de la falta de contacto físico, y chuparse el dedo, indicando la necesidad no cumplida de amamantarse. Sin embargo, no todo se reducía a la frustración de ciertas motivaciones. A medida que los monos crecieron, estos comportamientos fueron reemplazados por nuevas formas anormales como volteretas, oscilaciones de la cabeza y a veces comportamientos dañinos como morderse a sí mismos (actividades inquietantes que paradójicamente puede que ayuden a estos animales perturbados a sobrellevar el estrés). Además, estos sujetos mostraron cambios adicionales que incluían una reducida capacidad para extinguir una respuesta previamente aprendida (véase la perseverancia descrita en el capítulo anterior), manifestar mayor miedo y presentar alteraciones de larga duración en las funciones serotoninérgicas y dopaminérgicas en el prosencéfalo.

Una temprana privación social no es la única causa que explica el comportamiento anormal en primates: aislar o provocar estrés en animales que han sido criados de manera natural también induce estos comportamientos. Sin embargo, parece claro que la separación materna tiene efectos particularmente profundos y duraderos. Dos contribuciones adicionales a este capítulo se cimientan en estos conocimientos para discutir lo que hemos aprendido del atroz descubrimiento de los huérfanos rumanos a principios de los noventa y el posible papel de la privación materna en otras circunstancias, como por ejemplo, en las estereotipias de los animales en granjas.

Capítulo 7: Neurobiología de las estereotipias I: complejidad ambiental

Mark H. Lewis, Michael F. Presti, John B. Lewis y Cortney A. Turner

Este capítulo se centra en el ambiente físico: la uniformidad y el espacio restringido típicos de las condiciones de cautividad “empobrecidas”. Mark Lewis y colaboradores analizan la evidencia que apunta a que la exposición prolongada a tales ambientes puede inducir comportamientos estereotipados que son cada vez más difíciles de abolir con enriquecimiento ambiental. Por el contrario, la exposición temprana a ambientes enriquecidos puede en ocasiones “proteger” a los animales contra el subsiguiente desarrollo de comportamientos estereotipados, aún cuando más adelante éstos sean reubicados a ambientes no estimulantes. Uno de las contribuciones adicionales del capítulo analiza efectos similares que son evidentes tanto en animales salvajes que viven en cautividad como en aquellos nacidos en cautividad, estando los primeros protegidos en apariencia de desarrollar comportamiento estereotipados una vez capturados.

¿Por qué ocurren tales efectos? Una manera de reponder a esta pregunta es examinar los cambios observados en el SNC en ambientes que inducen estereotipias. Lewis y colaboradores han llevado a cabo una serie de experimentos en este sentido, criando ratones norteamericanos en ambientes no estimulantes o sin enriquecer, e investigando las estereotipias leves o severas que emergen como resultado. Los animales que viven en ambientes enriquecidos que presentan niveles insignificantes de estereotipias han resultado ser un grupo distintivo, con mayores niveles de actividad metabólica neuronal, ramificaciones dendríticas y el BDNF (factor neurotrófico derivado del cerebro, de las siglas en inglés) como neurotransmisor en la corteza motora y

en el cuerpo estriado. Estos datos por lo tanto se apoyan en el capítulo previo, e implican cambios específicos en la función de los núcleos basales, particularmente en los circuitos entre la corteza motora y el cuerpo estriado dorsal.

Capítulo 8: Neurobiología de las estereotipias II: el rol del estrés

Simona Cabib

Este capítulo considera los efectos del estrés en otra región de los ganglios basales: el *Nucleus accumbens* y sus conexiones. Para ello la autora, Simona Cabib, compara la respuesta al estrés prolongado en dos variedades de ratones de laboratorio (DBA/2 y C57BL/6) ampliamente estudiadas. Así llega a sostener que algunos genotipos responden a ciertos tipos de estrés con una gama de cambios neurobiológicos ('sensibilización al estrés') cuyas consecuencias incluyen el comportamiento estereotipado.

La exposición repetida y sin control a situaciones negativas, puede producir cambios profundos y a largo plazo de la organización cerebral. Éstos se dividen en dos categorías. La primera, que se ha observado, por ejemplo, en ratones C57, es que los estímulos estresantes acaban provocando respuestas dopaminérgicas cada vez menores en el *nucleus accumbens*. Estas respuestas actúan aumentando la indefensión aprendida (por ejemplo, se observa más flotación pasiva en tests de 'natación forzada'), disminuyendo la capacidad de respuesta (incluyendo estereotipias) a agonistas de la dopamina como la anfetamina, y reduciendo las estereotipias que los ratones de laboratorio muestran en sus jaulas: una demostración importante de cómo bajos niveles de conducta estereotipada no siempre reflejan buenos estándares de bienestar animal. En contraste con lo anterior, en la segunda categoría de cambios la respuesta dopaminérgica del *nucleus accumbens* frente al estrés se va haciendo cada vez más pronunciada en la medida en que la exposición es repetitiva. Los cambios sufridos por ratones DBA mantenidos en aislamiento y sin alimento ilustran bien esta sensibilización, al igual que los cambios comportamentales que prosiguen: menor susceptibilidad a la 'desesperación comportamental' en situaciones como el test de 'natación forzada', mayor susceptibilidad a los efectos inductores de estereotipias de la anfetamina y aumento en la manera de trepar estereotipadamente en la jaula.

¿Se dará este fenómeno en otros ratones o incluso otras especies? Las contribuciones aportadas al capítulo por otros autores destacan algunas áreas de investigación que son de importancia para el futuro: se discute el respaldo tanto a favor como en contra de esta idea en otras variedades de ratones, así como el rol potencial de los efectos del área tegmental ventral mediados por opioides en las conductas estereotipadas de una variedad de especies, y, por último, el rol del estrés agudo en las estereotipias de primates.

Tercera parte: Tratamiento de los comportamientos estereotipados

Capítulo 9: El enriquecimiento ambiental como estrategia para mitigar estereotipias en animales de zoológico: revisión de la literatura y meta-análisis

Ron Swaisgood y David Shepherdson

Los animales que viven en zoológicos proporcionan algunos de los primeros y mejores casos descritos de comportamiento estereotipado. Los parques zoológicos han tomado el liderazgo para encontrar maneras prácticas de reducirlos, frecuentemente a través de lo que se conoce como “enriquecimiento ambiental”, típicamente una serie de modificaciones al recinto, o adiciones de objetos o estímulos particulares, diseñados con el objetivo general de incrementar el bienestar de estos animales. Pero, ¿es de verdad efectivo dicho enriquecimiento?. Estudios acerca del enriquecimiento y sus efectos sobre animales de zoológico que presentan estereotipias permitieron a estos autores juntar y analizar cerca de 20 artículos, los cuales tratan cerca de 100 individuos pertenecientes a múltiples taxones. Sus hallazgos muestran que hay un impresionante grado de éxito y que el enriquecimiento ambiental típicamente reduce el desarrollo de estereotipias a la mitad. Sin embargo, ni un sólo caso eliminó el comportamiento en su totalidad, haciendo particularmente importante para el futuro descubrir qué es lo que “funciona”, qué no y por qué.

Las contribuciones adicionales del capítulo discuten el rol del enriquecimiento ambiental en la cría en cautividad del oso panda, las realidades prácticas en la implementación de programas de enriquecimiento en zoológicos y los efectos del enriquecimiento en primates de laboratorio. El capítulo finaliza con sugerencias acerca de cómo la investigación de comportamientos estereotipados en animales de zoológico podría ser mejorada – un tema potencialmente de gran valor tanto fundamental como práctico.

Capítulo 10: Aproximaciones veterinarias y farmacológicas al comportamiento anormal

Daniel Mills y Andrew Luescher

En la práctica, los veterinarios se ven muchas veces enfrentados con el complicado trabajo de “curar” el comportamiento estereotipado. Por lo tanto, cuando el veterinario se enfrenta con un perro que sufre de persecución de cola, un gato que ha lamido su barriga hasta la alopecia, o un muy amado caballo que tenazmente traga aire, ¿qué debe hacer?. La aproximación holística descrita por Mills y Luescher ofrece algunos ejemplos notables de éxito total del tratamiento. También refleja muchos de los temas analizados en este volumen. Primero, ¿está el animal mostrando respuestas perfectamente normales ante un ambiente anormal?. Por ejemplo, ¿está siendo expuesto a situaciones motivacionalmente conflictivas que desatan respuestas perfectamente relevantes (aunque exageradas y no deseables) y típicas de la especie?. En tal instancia, educar al dueño para que cambie sus expectativas y/o las circunstancias a las cuales el animal se ve expuesto podría ser el único tratamiento necesario. Pero, ¿qué ocurre si el animal en sí mismo es psicológicamente anormal?. En tales circunstancias, cualquier cambio ambiental que reduzca el estrés podría ser utilizado, así como también otra aproximación disponible para los veterinarios: el uso de compuestos farmacológicos tales como los inhibidores selectivos de la recaptación de serotonina. Mills y Luescher proporcionan aquí un repaso detallado del uso de muchos compuestos farmacológicos, junto con algunas advertencias importantes.

Este capítulo y sus contribuciones adicionales reiteran algunas de las preguntas que han sido formuladas a lo largo del libro: ¿cómo de heterogéneo es el comportamiento estereotipado? ¿Existen sub-tipos fundamentales que deberían ser distinguidos? y ¿cómo podemos reconocer animales que muestran el equivalente de los desórdenes obsesivo-compulsivos?. Estas y otras preguntas son revisadas nuevamente en el capítulo final.

Para finalizar:

Capítulo 11: comportamientos estereotipados en los animales en cautividad: bases e implicaciones para el bienestar animal y otros aspectos.

Georgia Mason

Termino el libro con una síntesis. Así, muestro que existen tres causas principales para explicar la repetición observada: la alteración del control del comportamiento en el cerebro anterior o prosencéfalo (como implica la perseverancia), la consolidación (por ej., a través de las estrategias de adaptación al estrés o 'coping'), y los efectos motivacionales (el comportamiento es provocado primero y mantenido después por estímulos internos o externos). También existen tres causas para explicar la uniformidad observada: constancia ambiental, formación de rutinas (o hábitos) e invocación repetida de pautas de acción muy específicas. Finalmente, existen tres tipos principales de comportamientos que dan origen a esta repetición: intentos de huida, acciones que sustituyen a pautas de comportamiento naturales (por ej., actividades del tipo búsqueda de alimento), y una tercera categoría que incluye ciertas formas más sorprendentes y variadas, algunas de las cuales reflejan probablemente una disfunción del sistema nervioso central (SNC). El estado en cautividad induce comportamientos estereotipados al frustrar y/o alterar el funcionamiento del SNC a través de los efectos del estrés y/o impidiendo un desarrollo normal. Por tanto, los ambientes que inducen comportamientos estereotipados en cautividad generalmente también reducen el grado de bienestar animal.

Las estereotipias se definen tradicionalmente como comportamientos 'repetitivos, invariables, sin función u objetivo aparente', pero la clasificación de estos comportamientos únicamente de acuerdo a una pobre definición de los aspectos fenotípicos es obviamente problemática. Sugiero aquí una nueva definición centrada en los mecanismos que subyacen la repetición: las estereotipias son comportamientos repetitivos inducidos por frustración, repetidos intentos por sobrellevar el estrés y/o una disfunción del SNC. Los dos primeros representan respuestas no adaptativas pero reversibles de animales normales sujetos a unas no tan normales condiciones ambientales, mientras que el último representa un espectro de cambios patológicos en el estriado dorsal y sus conexiones, el *Nucleus accumbens* y sus estructuras funcionales relacionadas, y/o la corteza prefrontal y sus conexiones. El grado en el que las citadas patologías explican lo que podemos observar en millones de animales que viven en cautividad, es tan sólo uno de los muchos temas que tal vez se resuelvan en la próxima edición de este libro.