

Papel de los estudios comportamentales en Ecología

J.G. Martínez¹, J.M. Avilés², M. Molina-Morales^{3,*}

(1) Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Av. Severo Ochoa S/N, 18071, Granada, España.

(2) Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva, Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC), Carrera Sacramento S/N, 04120, Almería, España.

(3) Departamento de Anatomía, Biología Celular y Zoología, Universidad de Extremadura, Av. De Elvas S/N, 06071, Campus Badajoz, España.

* Autor de correspondencia: M. Molina-Morales [mmm@unex.es]

> Recibido el 15 de octubre de 2017 - Aceptado el 24 de octubre de 2017

Martínez, J.G., Avilés, J.M., Molina-Morales, M. 2017. Papel de los estudios comportamentales en Ecología. *Ecosistemas* 26(3): 1-4. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.01

Es sencillo entender de qué hablamos cuando nos referimos al comportamiento, cuya definición, sin ser fácil, parece relativamente intuitiva. Una ojeada rápida a libros de texto sobre comportamiento, o a algún diccionario, nos ofrece una serie de definiciones más o menos parecidas que hacen referencia a lo que la mayoría podríamos tener en mente: la forma en que los animales se organizan para vivir en grupos, o de forma solitaria, para acceder a los recursos, alimenticios o de otro tipo, o las estrategias que usan para reproducirse.

Cuando observamos una presa huyendo de un depredador, un insecto libando en una flor o un macho de paseriforme cantando en la rama de un árbol, estamos observando comportamientos. Sin embargo, la forma como estudiamos ese comportamiento ha variado a lo largo del tiempo. El estudio de la conducta animal, llamémoslo como lo llamemos, es tan antiguo como los primeros conocimientos acerca de la historia natural de los animales, y fue inicialmente un estudio fundamentalmente descriptivo, centrado en qué cosas hacían los animales y cómo las hacían, y en las causas próximas (fisiológicas y/o del desarrollo) que las explicaban. Este enfoque hacia las causas próximas del comportamiento fue el predominante en la literatura sobre comportamiento animal hasta los años 70 del siglo XX (Alcock 2003), a pesar de que uno de los pioneros y principales estudiosos del comportamiento animal, Niko Tinbergen, ya había propuesto cuál era el campo de estudio de la etología (una ciencia en estado larvario en ese momento). Tinbergen estableció cuatro cuestiones principales a responder para llegar a un entendimiento completo sobre el comportamiento (Tinbergen 1963): ¿cuáles son los mecanismos fisiológicos que controlan el comportamiento?, ¿cómo cambia el comportamiento con la ontogenia?, ¿cuál es el valor adaptativo del comportamiento? y ¿cómo se originaron los comportamientos y se modificaron a lo largo de la historia evolutiva? Es decir, claramente las dos primeras cuestiones tienen que ver con las causas próximas del comportamiento y las dos finales con las causas últimas (el por qué “evolutivo”, Alcock 2003). El estudio científico del comportamiento animal toma forma a partir de la segunda mitad del siglo XX con el trabajo de autores tan influyentes como el mismo Tinbergen, o Lorenz, y recibe el nombre de Etología, y el énfasis inicial en cuestiones próximas parece haber quedado ligado al término.

Así, se pueden leer los términos “etología clásica” para referirse a estudios o bien descriptivos o centrados en preguntas próximas (fisiología, desarrollo, ontogenia...), aunque esta asociación “clásico-“próximo” quizás sea una lectura algo sesgada, teniendo en cuenta el planteamiento de Tinbergen— un “clásico” que se planteaba preguntas sobre adaptación e historia evolutiva. En cualquier caso, es claro que el enfoque próximo fue cediendo terreno a trabajos que enfatizaban más las cuestiones evolutivas durante los años 80. Este cambio de énfasis dio lugar a la Ecología del Comportamiento, y fue, sin lugar a dudas, una consecuencia por un lado del desarrollo y aplicación de técnicas moleculares y del método comparativo, que permitió el estudio detallado de las causas últimas del comportamiento y, por otro, de un proceso más amplio de generalización del uso de la teoría de la selección natural para entender el valor adaptativo de distintos tipos de rasgos, incluyendo los comportamentales, proceso espoleado por importantes obras generales de autores como E. Mayr, J. Maynard-Smith, G.C. Williams o E.O. Wilson, por citar solo algunos (Alcock 2003; Owens 2006). En los años 80 y 90 comienzan a coexistir revistas especializadas en comportamiento llamadas Animal Behaviour (editada desde 1953), Ethology (desde 1986), Behavioral Ecology and Sociobiology (desde 1976) o Behavioral Ecology (desde 1990), en las que uno puede tener la tentación de observar esa transición entre el enfoque próximo y último, entre estudios “clásicos” y “descriptivos” y trabajos “ecológicos” y “evolutivos” (Fig. 1). Un análisis bibliométrico publicado en 2005 apoya esta visión de cambio de enfoque, aunque evidencia también que el interés por los mecanismos y la ontogenia se ha mantenido a lo largo de las últimas décadas y deja de manifiesto que el estudio del comportamiento animal ha crecido y se ha hecho cada vez más integrativo (Ord et al. 2005).

La definición que hace la Sociedad Internacional de Ecología del Comportamiento (ISBE) de esta disciplina en su página web, el estudio de las consecuencias del comportamiento sobre la eficacia biológica, plantea una pregunta básica: cuál es el beneficio (en términos de eficacia biológica) de comportarse de una forma en lugar de otra. La ISBE reconoce que la ecología del comportamiento combina el estudio del comportamiento con la biología evolutiva y la ecología de poblaciones, la fisiología y la biología molecular, con la adaptación como concepto central.

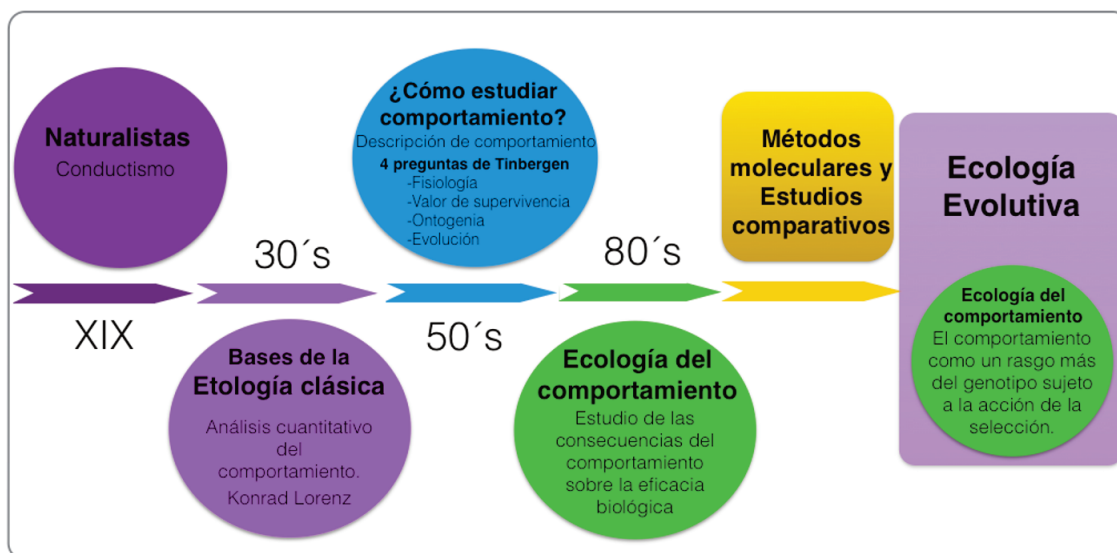


Figura 1. Diagrama temporal mostrando la evolución del estudio del comportamiento animal en los últimos 150 años. El énfasis inicial por el estudio descriptivo de los comportamientos que definía la etología más clásica ha ido cambiando hacia el estudio de las causas y consecuencias del comportamiento ante el advenimiento de métodos moleculares y comparativos.

Figure 1. Diagram showing the evolution of the study of animal behavioral in the last 150 years. The initial emphasis on descriptive study of behaviors that the classic ethology defined has been changed towards the study of the causes and consequences of the behavior before the advent of molecular and comparative methods.

Podemos encontrar algunas otras definiciones, en esencia similares a esta y que enfatizan las preguntas últimas, sin descartar aproximaciones próximas (ver por ejemplo [Davies et al. 2012](#); [Danchin et al. 2008](#) o [Westneat y Fox 2010](#)).

El estudio de las consecuencias del comportamiento sobre la eficacia biológica de los individuos es considerado por muchos como una parte de la Ecología moderna, caracterizada, entre otras muchas cosas debido a su vasto campo de estudio, por la proliferación de subdisciplinas como la ecología de poblaciones, la ecología del paisaje, la ecología de comunidades o la ecología molecular. Esta distinción de subdisciplinas y la mención a la ecología del comportamiento en concreto es visible en algunos libros de texto (por ejemplo, [Dodson et al. 1998](#) o [Cain et al. 2014](#)) o está más o menos implícita en otros (como [Begon et al. 2005](#)). Si definimos la Ecología del Comportamiento como el estudio de las causas y consecuencias ecológicas y evolutivas del comportamiento de los animales ([Davies et al. 2012](#)), estamos hablando de una disciplina ecológica claramente entroncada en la Ecología Evolutiva ([Fig. 1](#)). El comportamiento animal debe considerarse uno de los principales componentes de la diversidad animal y pese a ser a priori más lábil que otros rasgos que se estudian en ecología (como los morfológicos), se puede considerar un rasgo fenotípico más sujeto a la acción de la selección natural y determinante en muchas interacciones ecológicas (competencia, depredación, parasitismo...) que juegan un papel fundamental a la hora de explicar cómo se organizan las comunidades y los ecosistemas ([Alcock 2013](#)). Por ello, los artículos publicados en este número exploran la relevancia de la Ecología del Comportamiento en el estudio de distintos componentes de la diversidad animal, por ejemplo la influencia del parasitismo en la dinámica evolutiva y el grado de adaptación local ([Ruano et al. 2017](#)), o el papel de la plasticidad fenotípica en la respuesta de algunas especies a los cambios ambientales ([Vázquez et al. 2017](#)); se destaca además la necesidad de realizar estudios a largo plazo ([Gordo y Avilés 2017](#)), e incorporar ideas novedosas como es el uso de información por animales y sus efectos en la toma de decisiones ([Parejo et al. 2017](#)). Finalmente, desde un punto de vista aplicado, se discute en dos revisiones la necesidad de integrar estudios de comportamiento en la Biología de la Conservación y en el diseño de estrategias de gestión y mitigación de impactos de infraestructura ([Bauni et al. 2017](#); [Cordero-Rivera y Galicia-Mendoza 2017](#); [Mougeot y Arroyo 2017](#)).

La selección natural puede actuar sobre el comportamiento a través de la plasticidad fenotípica, una propiedad del genotipo que permite a los organismos ajustarse a la variación en las condiciones ambientales ([Pigliucci 2005](#)). Las respuestas comportamentales a diversos tipos de estímulos pueden llegar a ser muy complejas, cuando incluyen además transformaciones morfológicas, como se ha descrito en muchas especies presa en presencia de señales químicas de sus depredadores. Se trata de un ejemplo de plasticidad fenotípica en el desarrollo (respuestas o defensas inducidas) que se ha estudiado en varios sistemas. En este número, Vázquez y colaboradores nos muestran plasticidad en la respuesta de larvas de distintas especies de anfibios a la presencia de un depredador: responden adaptivamente a un depredador nativo, pero no lo hacen en presencia de un depredador introducido. Este experimento muestra claramente que la introducción de depredadores por el hombre en distintos medios acuáticos supone un grave riesgo para las presas nativas que pueden no reconocer las señales químicas del nuevo depredador.

Un campo muy novedoso dentro de la ecología del comportamiento es el uso de información por animales y sus efectos en la toma de decisiones ([Danchin et al. 2004](#)). La información permite a los individuos reducir la incertidumbre en la toma de decisiones, y por tanto individuos con acceso a información fidedigna tendrán una ventaja sobre los desinformados. Los animales intercambian información durante sus interacciones en sus actividades cotidianas, y en las últimas décadas se ha puesto de manifiesto que los individuos además adquieren información acerca de la calidad de otros individuos (información social) utilizando pistas o señales (comportamentales, morfológicas o fisiológicas) producidas por esos individuos durante la realización de sus actividades. Parejo-Mora y colaboradores nos muestran en su artículo un ejemplo del posible uso de información social por parte de los animales. En este caso, los individuos de cernícalo común estudiados consideran el éxito reproductivo de los vecinos en su elección del lugar de cría. Se trata de una demostración experimental del uso de información social en esta especie. También se muestra de forma tentativa que la coloración del plumaje de las hembras residentes (una señal de calidad) podría influir en las decisiones de emigración de los individuos. El beneficio que proporciona el uso de información social se convierte pues en un factor más que puede ayudarnos a entender la dinámica de las poblaciones.

Una de las interacciones ecológicas de mayor interés evolutivo, y un clásico en los estudios de ecología es el parasitismo (Clayton y Moore 1997). Ruano y colaboradores nos introducen en su artículo en el mundo del parasitismo en insectos sociales, en concreto en hormigas, y en como esta interacción parásita puede derivar en una carrera de armamentos co-evolutiva. Los autores ponen de manifiesto la heterogeneidad existente en distribución geográfica, diversidad genética y potencial evolutivo entre distintas especies hospedadoras de un género de hormigas esclavistas, que conduce a diferentes grados de adaptación local en las distintas parejas parásita-hospedadora, lo que convierte al sistema de estudio, y al parasitismo social en general, en buenos modelos para estudiar qué factores favorecen distintas trayectorias evolutivas en procesos de carreras de armamentos evolutivas.

El estudio más frecuente en Ecología del Comportamiento es un estudio observacional o experimental típicamente en un marco temporal corto, pretendiendo encontrar respuestas concretas a preguntas concretas. Pero ya hace tiempo que se reconoció la gran importancia de los estudios a largo plazo para comprender procesos ecológicos y evolutivos que ocurren a escalas temporales largas y determinar cómo de generales son los patrones hallados en estudios a corto plazo, considerados como "instantáneas" de los procesos evolutivos (Clutton-Brock y Sheldon 2010). Los comportamientos se suceden además lo largo de la vida de los individuos que pueden o no repetirlos o cambiarlos, con diferentes consecuencias sobre la relación comportamiento/eficacia biológica. Gordo-Villoslada y Avilés-Regodón introducen la importancia de los estudios a largo plazo y longitudinales, estudios a largo plazo en los que se caracterizan los comportamientos o rasgos de individuos marcados a lo largo de su vida, discuten la dificultad intrínseca que comportan, presentan las posibles fuentes de datos para este tipo de estudios y revisan algunos ejemplos de estudios longitudinales y/o a largo plazo que han mejorado nuestro conocimiento de cuestiones como el ajuste fenológico al cambio climático, la senescencia de los individuos o el comportamiento migratorio y han permitido mejores estimas de heredabilidad de rasgos sujetos a selección natural.

Entender el comportamiento animal es una premisa fundamental para llevar a cabo planes realistas de conservación de especies amenazadas, y resulta fundamental en el actual escenario de cambio global (Sutherland 1998; Berger-Tal y Saltz 2016). Mougout y Arroyo presentan en este monográfico una interesante reflexión acerca del interés de los estudios comportamentales en el contexto de la gestión y conservación de la fauna, y utilizan como ejemplo el grupo de las aves esteparias, caracterizado por utilizar hábitats en regresión y con diferentes e importantes problemas de conservación, para explorar de qué forma las respuestas comportamentales y fisiológicas de los individuos de estas especies deben considerarse a la hora de tomar decisiones de gestión de especies y hábitats afectados por actividades humanas como la caza, o incluso de especies con planes de conservación que incluyen la interacción con humanos. El hecho de que distintos individuos de la misma especie respondan de forma diferente a los mismos estímulos (tengan diferente personalidad) plantea la interesante perspectiva de que un plan de conservación incluya acciones que seleccionen diferentes fenotipos o estrategias comportamentales y reclama una evaluación detallada de sus posibles consecuencias. A pesar de ello, en algunos campos, o en algunos grupos taxonómicos, la conexión entre Biología de la Conservación y Ecología del Comportamiento ha sido escasa, en particular en el caso de los artrópodos. En este sentido, Cordero-Rivera y Galicia-Mendoza revisan cuales son las áreas de interés en la conservación de insectos en las que los estudios de Ecología del Comportamiento pueden arrojar luz. En la revisión se desgranar campos de trabajo y ejemplos prácticos, como el control de plagas o especies invasoras, los mutualismos insecto-planta, la cría en cautividad, el comportamiento de dispersión, las interacciones parásitas entre mariposas y hormigas o la señalización acústica. Se trata de una reflexión sobre cómo estudios comportamentales básicos (selección de hábitat, dispersión, elección de pareja) pueden ser de gran ayuda en la conservación de las poblaciones de insectos. La revisión,

finaliza, invitándonos a reflexionar sobre la necesidad de conservar la diversidad de comportamientos *per se* ("etodiversidad"), como una forma de preservar estrategias moldeadas por la selección natural que permitan testar hipótesis ecológicas y evolutivas usando en este caso a los insectos como modelos.

Finalmente, y en relación con las estrategias de gestión y conservación asociados a las actividades humanas, uno de los campos de trabajo de interés es el de los efectos de la actividad humana sobre los movimientos (i.e. comportamientos de búsqueda de alimento o dispersión) de la fauna y las consecuencias sobre la mortalidad asociada a los mismos. El efecto de algunas infraestructuras, como las carreteras, puede ser controvertido debido a que son elementos necesarios para el desarrollo de las comarcas, incluso en zonas de especial valor natural. Bauni y colaboradores nos presentan un estudio de mortalidad de vertebrados por atropellos en el Parque Nacional Iguazú en el Bosque Atlántico del Alto Paraná (Argentina), donde existe una gran afluencia turística debido a los valores naturales de la zona. Se analiza el número de atropellos en función de la época del año, tipo de cobertura vegetal y la presencia de áreas protegidas. Los resultados muestran varios patrones interesantes, como la existencia de zonas críticas o que un elevadísimo porcentaje de atropellos ocurren dentro de áreas protegidas. Los autores proponen distintos tipos de medidas para reducir la incidencia de este tipo de mortalidad.

En definitiva, este número de Ecosistemas presenta algunos ejemplos de campos de trabajo de la Ecología del Comportamiento que muestran el potencial de los estudios comportamentales como medio para comprender mejor el funcionamiento de las comunidades. En esta editorial hemos querido destacar la profunda relación que existe entre la ecología del comportamiento y la investigación sobre las causas y consecuencias de la diversidad biológica, el tema central de la Ecología. Razones históricas y la existencia clara de dos escuelas diferentes de trabajo han propiciado una evolución independiente de la Ecología Terrestre y la Ecología del Comportamiento en nuestro país, aun teniendo el mismo objetivo primordial, la comprensión de la diversidad. En la actualidad, en una ciencia caracterizada por la transversalidad y la multidisciplinaridad, esa desconexión es insostenible y ambas disciplinas convergen en la ecología evolutiva, que considera el comportamiento como un rasgo más del fenotipo sujeto a la acción de la selección.

Agradecimientos

Como editores invitados nos gustaría agradecer a Carolina Puerta Piñero por su amable invitación a realizar este número especial. Nos gustaría agradecer también al Comité Editorial de la revista Ecosistemas que haya decidido incluir en esta revista un monográfico sobre Ecología del Comportamiento. A Leyre Jiménez-Eguizábal, por su ayuda en la edición de este monográfico y a Susana Rodríguez Echevarría por sus comentarios que han ayudado a mejorar esta editorial. Y, por supuesto agradecer a todos los autores su esfuerzo y el tiempo dedicado a la elaboración de los manuscritos. Finalmente, queremos dar las gracias a los muchos revisores que de manera desinteresada han contribuido constructivamente a dar forma a este número de la revista.

Referencias

- Alcock, J. 2003. A textbook history of animal behaviour. *Animal Behaviour*. 65: 3-10.
- Alcock, J. 2013. *Animal Behaviour. An evolutionary approach*. Sinauer Associates, Sunderland. Reino Unido.
- Bauni, V., Anfuso, J., Schivo, F. 2017. Mortalidad de fauna silvestre por atropellamientos en el bosque atlántico del Alto Paraná, Argentina. *Ecosistemas* 26(3): 54-66.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L. 2005. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Wiley-Blackwell.
- Berger-Tal, O., Saltz, D. 2016. *Conservation behavior: applying behavioral ecology to wildlife conservation and management*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

- Cain, M.L., Bowman, W.D., Hacker S.D. 2014. *Ecology*. Sinauer Associated Inc, Sunderland, MA, Estados Unidos.
- Clayton, D.H., Moore, J. 1997. *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Clutton-Brock, T., Sheldon, B.C. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 562–573.
- Cordero-Rivera, A., Galicia-Mendoza, D.I. 2017. Importancia de la Etología en la conservación de insectos. *Ecosistemas* 26(3): 13-20.
- Danchin, E., Giraldeau, L.A, Valone, T.J., Wagner, R.H. 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305: 487-491.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A., Cézilly, F. 2008. *Behavioral ecology*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Davies, N.B., Krebs, J.R., West, S.A. (Eds.) 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Dodson, S.I., Allen, T.F.H., Carpenter, S.R., Ives, A.R., Jeanne, R.L., Kitchell, J.F., Langston, N.E., Turner, M.G. 1998. *Ecology*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Gordo, O., Avilés, J.M. 2017. El valor de los estudios a largo plazo en la ecología del comportamiento. *Ecosistemas* 26(3): 21-31.
- Mougeot, F., Arroyo, B. 2017. Respuestas comportamentales a las actividades humanas e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* 26(3): 5-12.
- Ord, T.J., Martins, E.P. Thakur, S., Mane, K.K., Börner, K. 2005. Trends in animal behaviour research (1968–2002): ethoinformatics and the mining of library databases. *Animal Behaviour* 69: 1399–1413.
- Owen, I.P.F. 2006. Where is behavioural ecology going? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 356-361.
- Parejo-Mora, D., Silva, N., Danchin, E., Avilés, J.M. 2017. Los cernicalos usan dos tipos distintos de información social intraespecífica cuando eligen sitios de reproducción. *Ecosistemas* 26(3): 39-47.
- Pigliucci, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20, 481-485.
- Ruano, F., Sanllorente, O., Lenoir, A., Tinaut, A. 2017. Diferencias en el potencial evolutivo de las hormigas hospedadoras del género *Proformica* y sus parásitas esclavistas *Rossomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecosistemas* 26(3): 48-53.
- Sutherland, W.J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behavior* 56, 801–809.
- Tinbergen, N. 1963. On aims and methods on Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20, 410-433.
- Vázquez, L.A., Rendón, M.A., Díaz-Paniagua, C., Gómez-Mestre, I. 2017. Variaciones entre especies de anfibios en sus respuestas morfológicas a la presencia de depredadores nativos e introducidos. *Ecosistemas* 26(3): 32-38.
- Westneat, D.F., Fox, C.W. 2010. *Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.