

Etologuía

Boletín de la Sociedad Española
de Etología y Ecología Evolutiva
2021



27

Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva

La **Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva (SEEEE)** es una entidad de carácter no lucrativo fundada en 1984 para favorecer una estrecha colaboración entre los etólogos y ecólogos evolutivos, promoviendo y coordinando el estudio del comportamiento animal desde un punto de vista evolutivo, así como promocionando la difusión de los conocimientos etológicos y de ecología evolutiva a través de publicaciones y docencia en los diversos planes de estudios.

Sede: Museu de Ciències Naturals de Barcelona (MCNB)
Parc de la Ciutadella, Psg. Picasso s/n., 08003 Barcelona
seeecretaria@gmail.com

Junta directiva

Presidente: Pilar López, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid
Vicepresidente (Presidente entrante): Juan Carlos Senar, Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Barcelona
Presidente saliente: Adolfo Cordero, Escola de Enxeñaría Forestal, Univ. de Vigo, Pontevedra
Secretario: Jordi Figuerola, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla
Tesorera: Paola Laioli, Unidad de Biodiversidad (CSIC, UO, PA), Univ. de Oviedo, Mieres

Vocalías

Redes sociales: Josué Martínez de la Puente, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla
Publicaciones: Juan José Soler, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Almería
Página web: Jose M. Hernández, Facultad de CC. Biológicas, Universidad Complutense de Madrid

Etología

Etología es el boletín de información, contacto y divulgación científica de la Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva. En él tienen cabida todas las contribuciones acerca de temas y actividades relativas al comportamiento y la ecología evolutiva, de interés para los socios e interesados en la etología y la ecología evolutiva en general.

Comité Editorial

Editor jefe: Juan José Soler, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Almería
Editor asociado: Juan Carlos Senar, Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Barcelona
Editor Etoimágenes: Josué Martínez de la Puente, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla
Editor Tesis en Etología y Ecología Evolutiva: Francisco Valera, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Almería

Etología, nº 27 2021

Maquetación: Montse Ferrer

Diseño portada: Eva Porcuna

Foto portada: grullas (*Grus grus*) invernantes en Gallocanta (Teruel). Interacción entre machos poco antes de iniciar el retorno a sus áreas de cría. Autor: Antoni Borrás, 8 de febrero de 2014.

Edita: Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva

© Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva y los autores

ISSN: 1135-6588

Depósito legal: BA-415-1997

Fotomecánica e impresión: CEVAGRAF SCCL

Con el patrocinio de:



ÍNDICE

CARTA EDITORIAL

Juan José Soler

ETOIMAGEN

- 5 **Pardela en vuelo**
Jorge Garrido Bautista
- 7 **Comensalismo**
Carlos Mora Rubio

BUSCANDO RESPUESTAS, HISTORIAS DE LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN ACTUALES

- 9 **Ingenio y creatividad de los animales en un planeta cambiante**
Daniel Sol

METODOLOGÍAS

- 27 **Aproximaciones estadísticas al diseño experimental en bloques. Similitudes y diferencias entre el uso de modelos mixtos, medidas repetidas y de diferencias entre bloques**
Juan José Soler

VOLVIENDO A LOS CLÁSICOS

- 41 **Señalización “honesta”, la utilidad del modelo del “hándicap” de Zahavi (1975, 1977)**
Manuel Martín–Vivaldi

REFLEXIONES

- 75 **Un mundo de patógenos y su impacto en la evolución de la vida. En recuerdo de Bill Hamilton**
Juan Moreno

TESIS EN ETOLOGÍA Y ECOLOGÍA EVOLUTIVA

- 83 **Effects of global change on the diet of a mountain ungulate: the Pyrenean chamois**
Johan Espunyes Nozières
- 85 **Life history of a long-lived, migratory species**
Marta Cruz Flores

-
- 87 **Multi-colony approaches to study migratory and foraging strategies in pelagic seabirds**
Virginia Morera-Pujol
- 91 **Movement ecology in pelagic seabirds**
Zuzana Zajková
- 93 **Conditioned aversion as a tool for reducing predation by wild canids**
Jorge Tobajas González
- 95 **Niche conservatism of Cabrera vole (*Microtus cabrerae*). Ecological and phylogenetic approaches**
Elena Castellanos Frías
- 97 **The dark ventral patch as a sexual signal in male Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*)**
Eva de la Peña
- 99 **Signalling and evolutionary responses to bacterial environments in birds. The case of the spotless starling (*Sturnus unicolor*)**
Manuel Azcárate García
- 103 **Cosmetic colorations and bacteria in contexts of sexual selection in hoopoes and hornbills**
Silvia Díaz Lora
- 107 **Determinants of the host-parasite relationship in a system formed by a cavity-nesting bird and its ectoparasites in an arid ecosystem**
Jesús Veiga Neto
- 111 **Evaluation of ecosystem services and conflicts associated with native and exotic wild ungulates**
Roberto Pascual Rico
- 113 **Diversity and modes of reproduction in *Salamandra salamandra*: morphological and evolutionary implications in a polymorphic species**
Lucía Alarcón-Ríos
- 117 **Ecological, demographic and genetic constraints on the conservation of the Lear's macaw**
Erica Cristina Pacífico de Assis
- 121 **Individual and environmental drivers of resource use in an endangered vulture: integrating movement, spatial and social ecology**
Marina García-Alfonso
- 125 **Spatial capture-recapture models for the ecological study of common voles (*Microtus arvalis*) in NW Spain**
Juan Romairone
- 127 **Diversity and ecology of oceanic cephalopods from the Macaronesian Region**
Alejandro Escáñez Pérez

CARTA EDITORIAL

En este nuevo volumen de la revista *EtoloGuía* estrenamos una nueva sección que titulamos “REFLEXIONES”. La idea de esa nueva sección es crear un espacio en la revista para que investigadores de prestigio pudieran exponer sus reflexiones o puntos de vista sobre temas o tendencias científicas actuales.

A veces en ciencia, demasiado a menudo en nuestras áreas de trabajo, parece que se reinventa la rueda, o las líneas de investigación se derivan por derroteros quizás demasiados metodológicos; olvidándose muchas veces de las **Preguntas**, o se interpretan “erróneamente” a los clásicos. Desde la Sociedad, nos pareció interesante promover una iniciativa que permitiera conocer la opinión de investigadores de larga trayectoria científica sobre temas que, por una u otra razón, les parecieran de interés. Hasta el momento, hemos contactado con los doctores, Juan Carranza, Adolfo Cordero, Juan Moreno, Juan Carlos Senar y Manuel Soler. Estos artículos o reflexiones son, por tanto, por invitación y de temas abiertos. Seguro que, como lectores de la revista, disfrutamos y aprendemos mucho con sus reflexiones sobre distintos temas. De todas formas, si algún

lector está interesado en participar en esta sección, solo tiene que enviarme una propuesta con el tema sobre el que el que quiera reflexionar y evaluaremos su adecuación a la sección.

La idea es publicar las reflexiones que envíen estos autores en la web de la revista, donde los lectores podrán dejar sus comentarios. Posteriormente, las reflexiones que se publiquen en la web se recopilarán en el volumen anual de la revista, donde también podrían incluirse comentarios interesantes que hayan aparecido al respecto.

En este fascículo, inaugurando la sección **Reflexiones**, El Dr. Juan Moreno nos habla de la importancia del parasitismo y la infección en la evolución de los organismos. Lo hizo como homenaje a William D. Hamilton; genial biólogo evolutivo que nos dejó hace ahora 21 años. La idea de Juan fue escribir el artículo conmemorando los 20 años de su muerte. Sin embargo, debido a problemas logísticos no pudimos colocar el artículo en la web cuando nos lo envió (diciembre de 2020) y ahora aparece en primicia en el artículo. Espero que lo disfrutéis. Seguro que todos aprendemos un poco más sobre la importancia de esta estrategia de vida en evolución.

Saludos

Juan José Soler

Editor: Josue Martínez de la Puente

Departamento de Parasitología, Universidad de Granada, Campus Universitario de Cartuja, 18071 Granada

E-mail: jmp@ugr.es

Pardela en vuelo

Autor: Jorge Garrido Bautista, jorgegarrido@ugr.es

Especie: pardela cenicienta (*Calonectris diomedea*)

Localización: isla Terceira, Azores

Las pardelas del género *Calonectris* se caracterizan por sus hábitos pelágicos, sus extensos vuelos a ras de las olas y sus migraciones transecuatoriales. Su nombre, que proviene del griego *kalos*, “bueno”, y *nectris*, “nadador”, hace eco de este comportamiento. Allí, en el océano, pasan la mayor parte de sus vidas. En los alrededores de la isla Terceira, en el archipiélago de las Azores, numerosas pardelas cenicientas se encontraban surfeando las crestas de las olas en busca de alimento en abril de 2016. Los cefalópodos están entre sus presas favoritas, aunque también se suelen alimentar de jureles o boquerones.



Comensalismo

Nombre: Carlos Mora Rubio, morarubioresearch@gmail.com

Especie: mosca (*Desmometopa m-nigrum*) y el araneido (*Agalenatea redii*)

Localización: Olivenza, Badajoz, España

Se trata de un caso de comensalismo entre moscas de la especie *Desmometopa m-nigrum* y el araneido *Agalenatea redii*. La araña capturó una abeja, y los dípteros se aprovecharon de la situación ingiriendo los fluidos que resultan de la inyección digestiva del arácnido. La araña permanecía impassible ante la presencia de las moscas, no mostrando ningún comportamiento agresivo.



Ingenio y creatividad de los animales en un planeta cambiante

Daniel Sol

CSIC–CREAF, Campus UAB, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona

E–mail: d.sol@creaf.uab.cat

Resumen

Todos los animales tienen un repertorio fijo de comportamientos, que han heredado de sus ancestros o bien adquirido independientemente por evolución. Sin embargo, algunos animales exhiben una habilidad inusual para incorporar nuevos comportamientos a su repertorio mediante el aprendizaje. Estos nuevos comportamientos –llamados innovaciones– ayudan a estas especies a resolver problemas nuevos o a mejorar la forma de resolver los antiguos y, por tanto, tienen un gran potencial para modificar la forma como los individuos interactúan con su entorno. En este ensayo describo el origen de mi interés científico por las innovaciones, mientras hacía mi tesis doctoral a finales de los años 1990, y discuto los enormes avances que se han producido desde entonces. Estos avances han desvelado que las innovaciones de comportamiento no solo son relevantes para la inteligencia y la cultura, sino que también tienen implicaciones importantes para entender el riesgo de extinción y las dinámicas evolutivas asociadas a los cambios ambientales.

Palabras clave: plasticidad de comportamiento, ecología cognitiva, biología de invasiones, cambio global, diversificación evolutiva

En los animales, cada especie tiene un repertorio fijo de comportamientos (Cordero–Rivera, 2017), que define como los individuos utilizan los recursos, se relacionan con otros individuos, evitan riesgos y se reproducen. Sin embargo, en algunas especies es frecuente observar a individuos comportándose de forma muy distinta a los de su propia especie. En la India, por ejemplo, la urraca vagabunda (*Dendrocitta vagabunda*) habitualmente se alimenta de insectos, frutos y semillas. No obstante, en un templo del estado de Gujarat algunos individuos han aprendido una forma diferente de obtener alimento: Roban las velas de mantequilla que los cuidadores del templo ofrecen

a los dioses y a continuación extraen cuidadosamente la mecha con el pico, la apagan agitándola con movimientos bruscos de la cabeza y luego se la comen. A los comportamientos nuevos que se originan por aprendizaje les llamamos innovaciones (Reader y Land, 2003; Ramsey *et al.*, 2007).

Las innovaciones han intrigado desde hace tiempo a los etólogos: ¿Cómo surgió el nuevo comportamiento? ¿La mayoría de los individuos aprendieron el comportamiento unos de otros o lo inventaron por sí mismos? ¿Mediante qué proceso lo hicieron? ¿La adquisición del nuevo comportamiento tiene alguna consecuencia para su supervivencia? Y si es así, ¿por qué otras es-

pecies no han desarrollado habilidades similares? Años de estudios detallados del comportamiento de los animales nos permiten empezar a responder a algunas de estas cuestiones.

Hoy sabemos que las innovaciones ofrecen soluciones a problemas nuevos o formas mejores de resolver los antiguos y, por lo tanto, son un componente importante de la inteligencia del animal (Lefebvre *et al.*, 1997; Reader y Laland, 2003; Ramsey *et al.*, 2007). Los córvidos, como la urraca vagabunda, son particularmente ingeniosos y creativos; algunos incluso rivalizan con los primates en sus habilidades para utilizar herramientas, una capacidad que hasta hace poco se consideraba exclusiva de los humanos (Mehlhorn *et al.*, 2010).

También sabemos que las innovaciones representan la forma en que los animales incorporan nuevos comportamientos aprendidos a su repertorio, una etapa esencial para la evolución cultural y la adquisición de comportamientos complejos (Ramsey *et al.*, 2007; Sol, 2015). Esta habilidad mejora con el tamaño del cerebro y, por razones que todavía no están claras, no importa solo el tamaño absoluto sino el relativo al tamaño del cuerpo (Lefebvre *et al.*, 2004). Esto significa que la capacidad de innovar está presente incluso en animales con cerebros diminutos, como las abejas (Collado *et al.*, 2021).

Y empezamos a vislumbrar algunas de las consecuencias ecológicas y evolutivas de esta forma de plasticidad. Los animales innovadores tienen más probabilidades de sobrevivir en ambientes nuevos y a diversificarse evolutivamente, porque la creatividad altera la relación de los animales con su entorno y modifica las presiones ambientales que les oprimen (Wyles *et al.*, 1983; Allman, 1999).

El estudio de las innovaciones tiene, por tanto, amplias implicaciones para la

inteligencia, la cultura, la ecología y la evolución. Entender algunas de estas implicaciones ha ocupado gran parte de mi carrera científica. En este artículo describo como surgió mi interés por las innovaciones, y repaso la trayectoria que me ha ayudado a satisfacer mi curiosidad sobre sus consecuencias ecológicas y evolutivas.

Cambio de paradigma

Como humanos, no debería sorprendernos que la capacidad de innovación sea importante para entender la ecología y evolución de los animales. No en vano, a esta capacidad le debemos gran parte de nuestro éxito como especie. Sin embargo, durante mucho tiempo la capacidad de innovación se ha considerado una característica exclusiva de los humanos, un hito evolutivo que nos distinguía del resto de animales. Se sabía que los animales podían desarrollar comportamientos complejos, pero los comportamientos que se apartaban del repertorio habitual se consideraban meras anécdotas. Los animales, se creía, se movían principalmente por instintos.

Es fácil entender por qué durante mucho tiempo las innovaciones han recibido poca atención de los científicos. Por definición, una innovación es un comportamiento que es nuevo, que se aparta del repertorio de comportamientos que la especie ha ido acumulando a lo largo de su historia evolutiva. Esto implica que para catalogar un comportamiento como innovación primero tenemos que conocer bien el repertorio habitual de la especie. Además, desde Darwin la capacidad de innovación se ha asociado al tamaño del cerebro. La mayoría de animales tienen cerebros pequeños. Por tanto, su capacidad de innovación también tendría que ser limitada.

El paradigma empezó a cambiar en 1960, cuando Jane Goodall observó que los chimpancés fabrican y utilizan herramientas en la naturaleza (Goodall, 1964; **Figura 1**). Este descubrimiento revolucionó el campo del comportamiento animal, ya que demostraba que los humanos no éramos tan distintos al resto de animales. Kummer y Goodall (1985) posteriormente sugerirían que el estudio de las innovaciones conductuales podría ser útil para comprender las causas y consecuencias de la inteligencia. Esta posibilidad se hizo realidad en 1997, con la publicación en "Animal Behaviour" de un artículo titulado "Feeding innovations and forebrain size in birds" (Lefebvre *et al.*, 1997). En este estudio, el psicólogo quebequense Louis Lefebvre y sus estudiantes se preguntaban si la capacidad de innovación estaba limitada por el tamaño del cerebro. Lefebvre conocía bien los trabajos de Goodall, ya que había trabajado con chimpancés, y su interés por la transmisión cultural le había llevado a interesarse por uno de los ejemplos clásicos de innovación, la observación en el sur de Inglaterra de herrerillos y carboneros abriendo las botellas de leche que el repartidor dejaba en las puertas de las casas. Alrededor de 1994, Lefebvre comenzó a preguntarse si podría haber muchos más casos de innovaciones alimentarias en aves y si estos casos podrían proporcionar una estimación cuantitativa válida de la capacidad de innovación. Revisando la sección de notas breves de revistas especializadas en ornitología, Lefebvre y sus estudiantes encontraron numerosos casos de innovaciones en aves de América del Norte y de las Islas Británicas. Los análisis de las dos regiones fueron coincidentes; sugerían que no todas las especies tenían la misma capacidad de innovación, y que las es-

pecies que presentaban tasas mayores de innovación (i.e. eran más frecuentemente reportadas utilizando nuevos alimentos o nuevas técnicas de alimentación independientemente del esfuerzo de investigación) se caracterizaban por poseer cerebros más grandes de lo se esperaría por el tamaño del cuerpo. Los resultados de Lefebvre han sido posteriormente confirmados con nuevos análisis en aves (Overington *et al.*, 2009) y primates (Reader y Laland, 2002), y representan el comienzo del estudio comparativo de las causas y consecuencias de las innovaciones en animales. El mecanismo por el cual un mayor tamaño relativo del cerebro mejora la capacidad de innovación no está claro, pero podría tener que ver con una acumulación desproporcionada de neuronas en las áreas asociativas del cerebro implicadas en el aprendizaje (Sol *et al.*, en prep.).

Innovaciones, cerebros e invasiones

Cuando en 1997 Lefebvre y sus estudiantes publicaron su artículo, yo me encontraba realizando mi tesis doctoral en la Universitat de Barcelona bajo la supervisión de Domingo Rodríguez-Teijeiro y Mariano Cuadrado. Mi tesis se centraba en un problema no resuelto de la biología conocido como "la paradoja de las invasiones": ¿Por qué algunas especies exóticas tienen éxito en entornos a los que no han tenido la oportunidad de adaptarse, y a veces incluso pueden llegar a ser más abundantes que muchas especies nativas?

En los últimos años me había pasado horas observando cotorras argentinas (*Myiopsitta monachus*) en Barcelona junto a David Santos y Jordi Clavell, con los que acababa de crear el Grupo

de Aves exóticas de SEO–BirdLife. La especie, nativa de Suramérica, se había establecido en la ciudad durante los años 1970, pero fue en la década de 1990 cuando su población experimentó un crecimiento exponencial. Observándolas era lógico deducir que los ajustes de comportamiento tenían que ver con su éxito. La especie era capaz de alimentarse de una gran diversidad de frutos y brotes, muchos de los cuales le eran desconocidos, y también exhibía plasticidad en la elección del lugar donde hacer sus grandes nidos comunales. ¿Podía la plasticidad de comportamiento explicar el éxito de las especies invasoras, y así ayudar a resolver la “paradoja de las invasiones”? Más tarde supe que Ernst Mayr (1965) había propuesto una hipótesis parecida 30 años antes, un descubrimiento que, para un joven investigador, fue más un alivio que una decepción. ¿Pero cómo podía investigarlo? El trabajo de Lefebvre sugería una forma de hacerlo. En vez de investigar una sola especie, podía combinar su base de datos de innovaciones con información histórica del éxito y fracaso de introducciones de aves, y preguntarme si las especies que presentan tasas de innovación mayores y tienen cerebros más grandes también son mejores invasoras. Así que escribí a Lefebvre y nos pusimos a investigar el problema juntos.

A finales de la década de 1990 existía cierto pesimismo sobre si alguna vez seríamos capaces de predecir el resultado de la introducción de especies exóticas. Se habían propuesto una amplia gama de rasgos que podrían caracterizar a los buenos invasores, pero la confianza en estos rasgos contrastaba con la falta de apoyo empírico. De hecho, Veltman y colaboradores (1996) acababan de sugerir que, entre las aves introducidas en Nueva Zelan-

da, la probabilidad de establecimiento no dependía tanto de las características de la especie como del número de individuos introducidos. Sin embargo, nuestros análisis revelaron una relación positiva entre el tamaño relativo del cerebro, la tasa de innovación y el éxito de establecimiento. Con independencia del número de individuos introducidos, la probabilidad de establecerse con éxito en Nueva Zelanda era mayor en las especies que tenían cerebros grandes y una gran propensión a innovar que en aquellas que persistían con los mismos comportamientos de su región de origen.

El trabajo lo presentamos como poster en la “XXVI International Ethological conference” de Bangalore (India) de 1999, y fue publicado un año después (Sol y Lefebvre, 2000). Durante los años siguientes, pudimos generalizar estos resultados utilizando datos globales de introducciones de aves y una nueva técnica de modelado propuesta por Tim Blackburn y Richard Duncan para corregir autocorrelación filogenética y espacial (Sol *et al.*, 2005a). Otros estudios más recientes han reportado evidencias similares para mamíferos (Sol *et al.*, 2008), anfibios y reptiles (Amiel *et al.*, 2011), aunque no para peces (Drake, 2007).

Migración postdoctoral a Montreal

Después de defender mi tesis en 2000, conseguí una beca del gobierno de Québec para trabajar con Lefebvre en la Universidad McGill. En las paredes de su laboratorio de Montreal, Lefebvre tenía colgados multitud de esquemas de posibles relaciones entre la capacidad de innovación y distintos aspectos sobre ecología y evolución, inspirados en trabajos antiguos de Robert MacArthur, Pe-



Figura 1. El descubrimiento que los chimpancés aprovechan ramas para extraer termitas de los termiteros revolucionó el estudio del comportamiento animal, demostrando que los humanos no somos los únicos animales capaces de fabricar y utilizar herramientas. Foto: Daniel Sol.

ter Klopfer y otros. Algunas de estas relaciones eran cuestionables, pero otras seguían vigentes y todavía no habían sido investigadas. Durante los primeros meses, Lefebvre y yo pasamos muchas horas discutiendo estas relaciones. A las discusiones se unió más tarde Simon Reader, antiguo estudiante de Kevin Laland en Cambridge que recientemente había empezado su postdoc en el laboratorio de Lefebvre para investigar los mecanismos de innovación en el zanate caribeño (*Quiscalus lugubris*). Reader y Laland acababan de publicar un artículo en el que demostraban que la relación entre la tasa de innovaciones y el tamaño del cerebro que Lefebvre había descubierto en aves también existía en primates (Reader y Laland, 2002), con lo que nos sentíamos fortalecidos y apoyados mutuamente. No podía haber encontrado un lugar más estimulante para desarrollar mis investigaciones.

En 2001, Kevin Laland y Simon Reader me invitaron a presentar los estudios sobre invasiones en el simposio de innovación animal que organizaron en la “XXVII International Ethological Conference” de Tübingen (Alemania). Del simposio salió el libro editado “Animal Innovation” (Reader y Laland, 2003), que representa el comienzo fundacional del nuevo campo de la innovación animal. Mi capítulo trataba sobre innovaciones, ecología y evolución (Sol, 2003), y en él ya avanzaba algunos de los temas que posteriormente serían parte importante de mis investigaciones. Otra gran oportunidad surgió cuando en 2003 Walt Wilczynski nos invitó a escribir un artículo para un número especial de *Brain, Behavior and Evolution* sobre “Ecología y sistema nervioso central” (Lefebvre *et al.*, 2004). En el artículo pudimos discutir y revisar la nueva medida operativa de cognición, la tasa de innovación. Utili-

zando la tasa de innovación y medidas relacionadas, proporcionamos evidencia de evolución cognitiva convergente en aves y primates, y de sus consecuencias ecológicas y evolutivas.

En Montreal, una de las primeras cuestiones que investigamos fue la relación entre el cerebro y la variación ambiental. Durante la tesis había hecho análisis que indicaban que las aves migratorias tenían cerebros más pequeños que las residentes. Pero no lo publiqué porque iba en contra de la noción ampliamente aceptada que las especies migratorias afrontan muchos cambios ambientales durante sus migraciones. En los análisis comparativos, disponer de un marco teórico sólido es esencial para evitar resultados espurios e interpretaciones a “post hoc”. Sin embargo, por la época empezaron a publicarse artículos de Peter Berthold y otros que sugerían que, en realidad, las aves que migran a regiones menos severas durante el invierno cruzan los hábitats lo más rápido posible, ya que su estrategia consiste en mantener el ambiente lo más constante posible. La plasticidad de comportamiento, en cambio, debería ser más relevante en aquellas especies que residen todo el año en ambientes estacionales, ya que durante el invierno tienen que afrontar escasez de alimento, bajas temperaturas y días cortos. Con este nuevo marco teórico (Sol, 2003), me decidí a analizar de nuevo los datos de cerebros y a publicar los resultados. Descubrimos que las innovaciones alimentarias son más frecuentes en invierno, y que las especies residentes tienen mayor capacidad de innovación y cerebros más grandes (en relación a su tamaño corporal) que las migratorias (Sol *et al.*, 2005c), resultados que serían posteriormente corroborados con nuevas evidencias comparativas y experimen-

tales (revisado en Mettke–Hofmann 2017). Los análisis retrospectivos que hicimos con mi estudiante Ferran Sayol para su tesis sugieren que la selección habría favorecido el aumento del cerebro en aves residentes para facilitar los ajustes de comportamiento necesarios para sobrevivir el duro invierno (Sayol *et al.*, 2016). En especies migratorias, en cambio, la selección habría favorecido la reducción del cerebro posiblemente porque el esfuerzo de realizar largos viajes es incompatible con el elevado coste energético de producir y mantener tejido neuronal.

La necesidad de una aproximación integrativa

En 2004 conseguí una beca Ramón y Cajal para empezar mi propio grupo de investigación en el CREAM. Siendo un centro de ecología, y con una larga tradición en el estudio de plantas, la dirección del centro me insistió en que centrara mis investigaciones en la biología de invasiones y olvidara el comportamiento. Tenía sentido, ya que el grupo de invasiones del CREAM, liderado por Montse Vilà, gozaba de gran prestigio y proyección internacional. Pero la verdad es que no hice demasiado caso al consejo. No entendía que se pudiera investigar la ecología de ningún animal, sea exótico o nativo, sin tener en cuenta su comportamiento. Por suerte, mi primer estudiante de doctorado, Miquel Vall–Ilosera, estaba muy interesado en hacer la tesis sobre invasiones (Vall–Ilosera y Sol, 2009; Vall–Ilosera *et al.*, 2016). Con su ayuda y la de Montse Vilà y Joan Pino pude continuar compaginando mi interés por las invasiones y el comportamiento (Bartomeus *et al.*, 2012; Leung *et al.*, 2012; Lapiedra *et al.*, 2015).

Durante mi postdoc en Montreal me había centrado en análisis comparativos. A excepción de un breve proyecto sobre un polimorfismo de alimentación en la zenaida caribeña (*Zenaida aurita*) que realicé en Barbados (Sol *et al.*, 2005b), todos mis estudios utilizaban esta aproximación. El enfoque comparativo proporciona resultados generales que se pueden aplicar a grupos taxonómicos diversos y a regiones amplias, y permite abordar cuestiones que de otra forma serían difíciles de investigar. Con mis primeros estudiantes, Miquel Vall-Ilosera y Ana Navarrete, continuamos utilizando esta aproximación. Sin embargo, parecía evidente que la aproximación comparativa era insuficiente. Para entender como los animales resuelven problemas mediante su comportamiento también era necesario realizar experimentos. Y el laboratorio de Andrea Griffin en la universidad de Newcastle, en Australia, era un buen lugar para aprender. Así que en 2007 pedí una beca de viaje para hacer experimentos sobre mecanismos de innovación en su laboratorio. La especie de estudio era el miná común (*Acridotheres tristis*), una especie introducida que había tenido mucho éxito en Australia. Con Griffin nos pasamos los días investigando como estas aves resolvían problemas bajo las condiciones controladas del laboratorio. Siguiendo protocolos experimentales desarrollados por los psicólogos, les ofrecíamos comida escondida en una cajita, y cuantificábamos el tiempo que necesitaban los individuos para abrirla y acceder a la comida. También estudiábamos si el tiempo que tardaban dependía de su motivación, capacidad de explorar o miedo a lo nuevo.

Los experimentos son esenciales en el estudio del comportamiento (**Figura 2**). No solo permiten inferir meca-

nismos, también te ofrecen una mejor perspectiva de la complejidad del problema. Una asunción de los análisis comparativos es que todos los individuos de una especie o una población se comportan de la misma manera. Pero nuestros experimentos, en línea con algunos estudios previos (Réale *et al.*, 2007), demostraban que esto no era así. En los minás, algunos individuos resolvían los problemas más rápido que otros. Pero no solo porque fueran más “listos”. Los análisis que hicimos con Nacho Bartomeus, por entonces postdoc en mi laboratorio y ahora investigador del CSIC en la EBD, sugerían que la forma como los minás generalmente resolvían el problema era por “prueba y error”, y que el tiempo que tardaban estaba muy influido por su miedo y motivación (Sol *et al.*, 2012b; Perals *et al.*, 2017). Hoy sabemos que dentro de una población los individuos pueden mostrar distintas personalidades, incluso cuando comparten un mismo ambiente (Réale *et al.*, 2007), y que estas diferencias pueden tener implicaciones ecológicas importantes (Bolnick *et al.*, 2003). También sabemos que, como en los humanos, en los animales algunos individuos son más ingeniosos y creativos que otros. A Imo, la hembra de macaco japonés (*Macaca fuscata*) famosa porque fue la primera en lavar el alimento antes de consumirlo, poco después se le ocurrió que podía separar el trigo de la arena arrojándolo al agua y sacando los granos flotantes (Reader, 2003).

Vuelta al CREAM, con mis estudiantes Oriol Lapiedra y Cesar González-Lagos continuamos haciendo experimentos sobre comportamiento en palomas urbanas (*Columba livia*). Y algunos años más tarde nos asociamos con investigadores del Centre Tecnològic Forestal de Catalunya (CTFC)



Figura 2. Los experimentos son esenciales para investigar los factores que inhiben o favorecen la innovación. En la foto se muestra el experimento “open-field” que utilizamos en Australia para medir el miedo y la tendencia exploratoria de los minás. En el experimento se mide el tiempo que tardan los individuos en cruzar de su jaula habitual al nuevo espacio (jaula de la izquierda) y como exploran los distintos objetos que este contiene (Perals *et al.*, 2017). Foto: Daniel Sol.

para estudiar las implicaciones del comportamiento sobre la demografía y la conservación de la grajilla (*Corvus monedula*; **Figura 3**), un proyecto que ha dado lugar a la tesis doctoral de mi estudiante Mar Unzeta (Unzeta, 2020) y que actualmente es parte de las tesis de Aina García-Raventós y Marçal Pou.

Ajustes de comportamiento para vivir en la ciudad

Los experimentos que hicimos con Andrea Griffin en Australia ofrecían nueva luz sobre los mecanismos que inhiben o facilitan las innovaciones. Pero también revelaron otro hecho interesante: Los minás que vivían en el centro de las ciudades eran más innovadores que las que vivían en zonas menos urbanizadas (Sol *et al.*, 2011), un resultado que iba en línea con experimentos parecidos en

gorriones *Passer domesticus* (Liker y Bokony, 2009). En Australia, una de las cosas que me había llamado la atención cuando llegué es que en unos pocos metros se puede pasar del centro de la ciudad a un bosque frondoso; y, evidentemente, esto tenía consecuencias para la biodiversidad. En el centro de las ciudades había pocas especies de aves nativas, aunque algunas podían ser abundantes. Las especies exóticas, en cambio, solo tenían éxito en entornos urbanos. Estos patrones tenían relevancia para resolver la “paradoja de las invasiones” que me había tenido ocupado durante mi tesis. Como habían señalado previamente Case (1996) y Sax y Brown (2000), puede que en realidad el éxito de las especies invasoras no sea una paradoja; puede que su éxito se deba a que estén mejor equipadas para aprovechar nuevas oportunidades ecológicas, como las que existen en las ciudades, a



Figura 3. Los córvidos, como la grajilla (*Corvus monedula*) de la foto, están entre los animales más inteligentes del planeta y, por tanto, ofrecen buenas oportunidades para investigar la función adaptativa de la plasticidad de comportamiento. Detrás de la grajilla se puede observar una de las torres de reproducción que utilizamos para su estudio (Unzeta, 2020). Foto: Mar Unzeta.

las que las especies nativas han tenido poco tiempo para adaptarse. La plasticidad de comportamiento podía estar detrás de esta habilidad inusual.

Así que decidí que cuando no estuviéramos haciendo experimentos con minás, me iría a Sydney y alrededores a contar pájaros y a hacer observaciones para estudiar si los cambios de comportamiento ayudan a afrontar los retos de la vida urbana y, por tanto, pueden explicar el éxito de algunas especies invasoras (Sol *et al.*, 2012a). A través de experimentos muy sencillos, buscaba cuantificar hasta qué punto el éxito de las especies que proliferan en la ciudad se debe a su oportunismo a la hora de utilizar alimentos generados por las actividades humanas o a otros

factores como su superioridad competitiva para monopolizar los recursos. Aunque en tres meses la información que pudimos recopilar fue ciertamente limitada, nuestras observaciones apoyaron la hipótesis que la plasticidad de comportamiento es clave para afrontar los retos de la vida urbana y ofrecen una posible explicación para la “paradoja de las invasiones”. Quizás más importante, este estudio sirvió de inspiración a estudios posteriores que hicimos con Cesar González-Lagos, Sandrine Pavoine y otros colegas sobre la relevancia de la plasticidad en la tolerancia a la urbanización y su consecuencias sobre la biodiversidad filogenética y funcional (Sol *et al.*, 2013, 2014, 2017, 2020a).

En la última década se han acumulado muchas evidencias en apoyo de la hipótesis que plantea que los ajustes de comportamiento son un mecanismo importante de respuesta de los animales a los cambios ambientales. Los animales que viven en las ciudades se comportan de forma distinta a los que viven en los hábitats naturales circundantes (Sol *et al.*, 2013; Lapedra *et al.*, 2017). Las especies exóticas cambian su comportamiento cuando invaden nuevas regiones (Weis y Sol, 2016). Las evidencias no solo han arrojado nueva luz sobre la importancia de la plasticidad de comportamiento en la respuesta a los cambios ambientales, una cuestión muy relevante en el contexto actual de cambio global, también sugieren que la cuestión no es tan simple como generalmente se asume. Por un lado, la plasticidad de comportamiento no es la única forma de responder a los cambios del entorno. A las palomas les va muy bien en las ciudades sin necesidad de modificar sustancialmente la forma como se alimentan. Por otro lado, la plasticidad de comportamiento no sirve para todo. Simon Ducatez, antiguo postdoc en mi laboratorio, lo constató cuando analizó si la capacidad de innovar reduce el riesgo de extinción. Sus resultados sugieren que desarrollar nuevos comportamientos puede ayudar a hacer frente a alteraciones del hábitat, pero no necesariamente a amenazas directas como la sobreexplotación por parte de los seres humanos (Ducatez *et al.*, 2020). Y no es solo que los humanos seamos los mejores depredadores del planeta, sino que la teoría de historias vitales predice que los animales que priorizan la reproducción futura sobre la presente son más sensibles a la mortalidad de adultos, incluso cuando exhiben una alta plasticidad de comportamiento. No nos tendría que

sorprender, por tanto, que los animales considerados más “inteligentes”, como loros, primates y cetáceos, estén bien representados en la lista roja de animales amenazados de extinción (Abelson, 2016; Gonzalez–Voyer *et al.*, 2016).

La teoría del “cerebro protector”

Nuestros análisis y los de otros investigadores confirmaban que tener un cerebro grande y una gran capacidad de innovación ofrece beneficios cuando los animales se enfrentan a cambios en el entorno. Si es tan beneficioso, ¿por qué no todos los animales son innovadores? Para responder a esta cuestión es necesario invocar la teoría de historias vitales.

Mi interés por las historias vitales empezó formalmente en 2004, cuando Tamas Székely y Andras Liker nos escribieron sobre la posibilidad de investigar la relación entre el tamaño del cerebro y la supervivencia, utilizando una base de datos sobre estimas de supervivencia de aves que acababan de desarrollar. Su lógica era que como el cerebro es energéticamente costoso, mantener un cerebro grande tenía que imponer costes de supervivencia. Sin embargo, nuestra intuición sugería lo contrario. Coincidíamos que mantener un cerebro grande impone costes energéticos, pero también sabíamos que producirlo requiere alargar el tiempo de desarrollo y, por tanto, retrasar la edad de primera reproducción (Iwaniuk y Nelson, 2003). Estos retrasos solo se pueden asumir si el cerebro aporta beneficios que los compensen alargando la vida reproductora. Nuestros estudios previos sugerían que la plasticidad de comportamiento podía ser uno de estos beneficios. Por lo tanto, esperábamos una tasa más alta de supervivencia en especies que invierten en cerebros grandes.

Siempre había sido reticente a investigar temas relacionados con la teoría de historias vitales. Me interesaba el tema desde hacía tiempo, sobretudo por los trabajos que había leído de Stephen Stearns y Juan Moreno mientras hacía la tesis, y en McGill me había hecho muy amigo de Denis Reale y Gray Stirling, que trabajan sobre estos temas en el laboratorio de Derek Roff —uno de los expertos mundiales en historias vitales. Sin embargo, la teoría de historias vitales me parecía demasiado compleja. Los distintos rasgos como la fecundidad, supervivencia y crecimiento covarían entre ellos, y no está claro qué es causa y qué es consecuencia. Ahora tenía la oportunidad de aprender sobre el tema. Y leyendo los trabajos clásicos de Derek Roff, Stephen Stearns, Tom Martin y David Reznik, entre otros, empecé a entender algunas cosas. La mortalidad dependiente de la edad era la clave. Como predecíamos, entre las aves las especies con cerebros más grandes (en relación al tamaño de su cuerpo) presentaban tasas de mortalidad adulta más bajas que las que tenían cerebros pequeños. Esto sugería que uno de los beneficios del cerebro es ayudar a los individuos a sobrevivir cuando son adultos, para así garantizar una vida reproductora larga que compense los costes de extender el desarrollo y retardar la edad de primera reproducción (Sol *et al.*, 2007). Y tiene sentido que sea así, porque desarrollar nuevos comportamientos solo es beneficioso si uno puede dedicar tiempo a aprender y si, una vez desarrollados, los nuevos aprendizajes son útiles durante mucho tiempo. Esto es más probable en especies de vida larga. Además, para estas especies tener cierta capacidad de aprendizaje es importante, porque vivir mucho tiempo implica que los retos a los que los indi-

viduos se enfrentan cuando nacen no tienen por qué ser los mismos que encontrarán en el futuro. Influidos por las ideas de John Allman, Carel Van Schaik y Robert Ricklefs, entre otros, comencé a considerar nuestros hallazgos en términos de la teoría del “cerebro protector” (“Cognitive buffer hypothesis”, en inglés), la idea de que los cerebros grandes funcionan para facilitar la construcción de respuestas conductuales a desafíos ecológicos inusuales, novedosos o complejos (Allman, 1999; Sol, 2009a, 2009b).

El interés por las historias vitales continúa muy presente en las investigaciones que hacemos en mi grupo (ej. Maspons *et al.*, 2019a; Unzeta *et al.*, 2020). Hoy creo que es un error analizar la evolución de los rasgos de historia vital en términos de causa y efecto. Es mejor verlas como síndromes que evolucionan conjuntamente. Y el comportamiento parece un componente clave en este síndrome (Sol *et al.*, 2016, 2018; Maspons *et al.*, 2019). Esto implica que no podemos entender las consecuencias del comportamiento sobre las respuestas demográficas y evolutivas a los cambios ambientales sin tener en cuenta que las especies difieren en la forma en que distribuyen su energía y tiempo en reproducirse, crecer y sobrevivir (Sol y Maspons, 2016; Sol *et al.*, 2016). El eje de vida rápida–lenta es sin duda el más relevante, como sugieren los modelos de mi estudiante Joan Maspons (Maspons *et al.*, 2019), pero no es el único. Otro eje importante es el que distingue las especies según si concentran su esfuerzo reproductor en unos pocos eventos o en muchos eventos reproductivos. En entornos nuevos o cambiantes es más beneficioso distribuir el esfuerzo en muchas reproducciones, ya sea dentro de un mismo año o en varios años (Sol *et al.*, 2012c, 2014). La

alternativa de “poner todos los huevos en una misma cesta” es arriesgada porque si la reproducción fracasa, lo que es bastante probable en un contexto de maladaptación, el individuo tendrá menos oportunidades de compensarlo con reproducciones futuras.

La capacidad de innovación podría ser una exaptación

El origen evolutivo de la capacidad de innovación sigue siendo un misterio. Innovar significa responder a problemas nuevos o inusuales. Por lo tanto, es poco probable que se seleccione por sí mismo. ¿Cómo puede entonces haber evolucionado la capacidad de innovar?

Empecé a interesarme más seriamente por este problema cuando Allison y James Kaufman me invitaron a escribir un capítulo para su libro “Animal Creativity and Innovation” (Kaufman y Kaufman, 2015). Siendo un ávido lector de los libros de Stephen Jay Gould, una posible solución del problema era considerar la habilidad de innovar como una exaptación —es decir, un rasgo que cumple una función distinta a la que originalmente cumplía cuando evolucionó. Las evidencias disponibles indicaban que la propensión a innovar depende de una gran variedad de rasgos cognitivos, emocionales y motivacionales que están regulados por grandes áreas del cerebro y que, por separado, ofrecen ventajas en ambientes cambiantes. Además, se sabía que algunas especies que nunca utilizan herramientas en la naturaleza son capaces de utilizarlas cuando se les presenta la oportunidad en el laboratorio. Esto es solo posible si ya poseen toda la maquinaria necesaria para innovar. Así que tenía cierta lógica pensar que la innovación fuese el producto coop-

tado de rasgos que han evolucionado para otras funciones, pero que juntos predisponen a los individuos a resolver problemas adoptando comportamientos novedosos (Sol, 2015).

La idea de que la capacidad de innovación es una exaptación no era nueva, pero una dificultad de la hipótesis era que no existía una explicación plausible de por qué los rasgos cognitivos, emocionales y motivacionales que regulan la innovación han evolucionado conjuntamente en algunos animales. Nuestros trabajos previos apuntaban a que estos rasgos pueden haber evolucionado juntos porque forman parte de una misma estrategia de historia vital para hacer frente a los cambios ambientales (Sol, 2015). La capacidad de innovación y los rasgos de historia vital pueden seleccionarse conjuntamente en especies sociables y generalistas, que con frecuencia se exponen a condiciones nuevas o inusuales (Sol *et al.*, 2016). De hecho, existen evidencias de que las especies innovadoras tienden a ser generalistas en su ecología (Overington *et al.*, 2011; Ducatez *et al.*, 2015).

Algunas condiciones ambientales también pueden favorecer la evolución correlacionada de los rasgos que facilitan la innovación. Estas incluyen la heterogeneidad espacial o temporal, que confronta a los individuos con retos frecuentes (Sayol *et al.*, 2016). En los pinzones de Darwin, por ejemplo, el uso de herramientas solo reemplaza las técnicas de alimentación habituales cuando las sequías estacionales alejan a los insectos del follaje y los esconden entre grietas (Tebbich *et al.*, 2002).

Muchas especies innovadoras viven en islas. Un ejemplo es el cuervo de Nueva Caledonia (*Corvus moneduloides*), una especie que no solo utiliza herramientas sino que incluso las construye. ¿Son también las islas un buen lugar

donde puede haber habido evolución correlativa de los rasgos que se precisan para innovar? Puede que sí. Esto por lo menos es lo que sugieren los estudios que hicimos con Ferran Sayol, Oriol Lapiedra y Joan García-Porta (2018; en prep.). Las islas no son el paraíso que uno cree. Sí, es cierto que ofrecen nuevas oportunidades ecológicas, como nuevos recursos alimentarios, y que contienen pocos competidores y depredadores. Pero esto hace que las especies presentes puedan aumentar en número, lo que incrementa la competencia dentro de la población (Van Valen, 1965; Sol *et al.*, 2005b). Además, cuando las condiciones empeoran en la isla, no es tan fácil irse a otro lugar. Esto podría favorecer a los individuos que están mejor equipados para explorar, manipular y aprender, rasgos que combinados permiten innovar y expandir el nicho.

La capacidad para innovar podría marcar el ritmo de evolución

Si un cerebro grande y una gran capacidad de innovación son parte de una estrategia adaptativa de las especies de vida lenta para sobrevivir cuando los individuos se exponen a nuevos retos, esto puede tener implicaciones evolutivas importantes. Una implicación obvia es que la innovación tendría que reducir la fuerza de selección. Esto es de esperar que suceda cuando los ajustes de comportamiento facilitan que sobrevivan incluso los individuos que están peor equipados fenotípicamente para afrontar nuevas presiones ambientales (Huey *et al.*, 2003; Sol *et al.*, 2020b). Si además consideramos que una estrategia de vida lenta ralentiza el ritmo de acumulación de mutaciones y la rapidez con la que cambian las frecuen-

cias alélicas en las poblaciones, lo que esperaríamos es que la capacidad de innovación retarde e inhiba el cambio evolutivo (Sol *et al.*, 2020b). Sin embargo, esto no es lo que se encuentra cuando uno analiza los datos. Si comparamos linajes con distintos tamaños de cerebro, vemos que los que tienen cerebros más grandes a menudo se han diversificado más que los que tienen cerebros pequeños (Nicolakakis *et al.*, 2003; Sol *et al.*, 2005d; Sol y Price, 2008; Sayol *et al.*, 2019). Una explicación es que, si bien es de esperar que un cerebro grande y una gran plasticidad de comportamiento reduzcan la fuerza de la selección, también es probable que faciliten la adopción de nuevos recursos y la invasión de nuevos hábitats. Por tanto, el efecto inhibitorio puede verse compensado (e incluso superado) por una mayor exposición a nuevas presiones de selección que favorezcan evolución divergente (Losos *et al.*, 2004; Lapiedra *et al.*, 2013, 2018). Darwin (1859) ya consideró esta posibilidad en “El origen de las especies”, cuando escribió que “Como a veces vemos individuos de una especie siguiendo hábitos muy diferentes a los de su propia especie (...), tales individuos podrían ocasionalmente dar lugar a nuevas especies”.

El futuro del estudio de la innovación animal

El estudio de la creatividad e ingenio de los animales ha experimentado un progreso importante en las últimas décadas. Todavía queda mucho por investigar, pero la disciplina se ha dotado de una base teórica sólida y ha acumulado un cuerpo importante de evidencias observacionales y experimentales. Los avances demuestran que el proceso

de innovación no es solo interesante en sí mismo, también es esencial para entender la ecología y evolución de los animales, así como anticipar el riesgo de extinción de especies en el contexto actual de cambio global. Las implicaciones para la evolución del cerebro, la inteligencia y la cultura también son enormes. Nunca antes había sido tan relevante el estudio de la innovación animal.

Sin embargo, hoy en día las investigadoras e investigadores jóvenes se enfrentan a retos distintos a los que yo encontré cuando daba mis primeros pasos profesionales en la investigación. En su libro "A Critique for Ecology", R. H. Peters (1991) sugería que la ecología es una ciencia más débil que otras disciplinas debido, entre otras cosas, a la falta de competitividad que "no conduce al desarrollo de la mejor ciencia". Tres décadas después, la competencia ha aumentado y esto no siempre ha favorecido un aumento de la calidad. Más bien, ha derivado en una presión desmesurada para aumentar la productividad, a menudo en detrimento de la calidad. Hoy en día la productividad de los científicos es monitoreada a tiempo real, con el número de citas o el índice—h, a pesar de que los sesgos de estos índices son bien conocidos. Y como la cantidad es más fácil de cuantificar que la calidad, los índices de productividad son utilizados de forma rutinaria para evaluar proyectos de investigación, contratar personal investigador y obtener distinciones. El resultado es que, aunque se continúa haciendo mucha ciencia de calidad, para algunos investigadores la prioridad ya no es resolver retos científicos; la prioridad es publicar mucho y en las mejores revistas.

Esta visión mercantilista está cambiando la manera de hacer ciencia (Frith, 2020). Hoy en día se publica tanto, que ya nadie es capaz de leer todo

lo que se produce. Cuando el objetivo es publicar, en vez de resolver problemas científicos, la calidad de los datos y el rigor en los análisis ya no son lo más importante. Enfrentarse a problemas complejos, que requieren tiempo y esfuerzo, resulta menos eficiente. Uno tiene que ser más precavido a la hora de intercambiar ideas y conocimientos con otros científicos. Los conflictos éticos a la hora de participar en artículos en los que uno no ha contribuido desaparecen. Asociarse con científicos de prestigio o formar parte de equipos grandes de investigación se percibe más como una oportunidad de aumentar la productividad que de hacer mejor ciencia. Revisar artículos de colegas o asistir a congresos y seminarios se considera poco más que una pérdida de tiempo.

Las prisas son malas para la ciencia. Si Darwin hubiera vivido en nuestra época, es poco probable que hubiera podido hacer las numerosas contribuciones que hizo a la biología. Él se tomaba su tiempo para investigar. La reflexión, la creatividad y el rigor—que son los pilares de la ciencia—requieren tiempo. Pero las nuevas generaciones de investigadores saben que, en la época que les ha tocado vivir, si no publican mucho y rápido su futuro profesional corre peligro. En este escenario ¿cómo podemos juzgarles por pensar que publicar es el objetivo de la ciencia y no su consecuencia?

Sin embargo, el placer de la ciencia no está en publicar mucho ni en las mejores revistas. El verdadero placer reside en satisfacer la curiosidad. La satisfacción está en hacerse preguntas, pensar en posibles respuestas, buscar formas de validarlas, inspirarse saliendo al campo, leyendo artículos o asistiendo a seminarios, discutir ideas con estudiantes y colegas, colaborar con científicos que admiras... Y, de vez

en cuando, algunas hipótesis sobreviven el escrutinio de las evidencias, y es entonces cuando la curiosidad queda momentáneamente satisfecha y llega el momento de publicar el artículo. El ciclo se cierra cuando algunas de las contribuciones contribuyen a desarrollar teorías o inspiran a jóvenes en sus primeros pasos en la investigación. Estas son, para mí, las grandes satisfacciones de la investigación y las que hacen que, a pesar de las muchas dificultades y el escaso reconocimiento económico y social, todavía siga pensando que ser científico es probablemente el mejor trabajo del mundo.

Agradecimientos

A Juan J. Soler por invitarme a escribir este ensayo, a Aina Garcia-Raventós, Oriol Lapiedra, Cesar González-Lagos y Juan J. Soler por revisarlo, a todos mis estudiantes y colegas por ayudarme a satisfacer mi curiosidad y a crecer como científico, y a Carne, Demian, Keira, Oreo y resto de mi familia por apoyarme a pesar de que mi pasión por la ciencia les robe parte del tiempo que les pertenece. Este artículo está asociado al proyecto CGL2017-90033-P.

Referencias

- Abelson, E. S., 2016. Brain size is correlated with endangerment status in mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, **283**: 20152772.
- Allman, J. M., 1999. *Evolving brains*. Scientific American Library, New York.
- Amiel, J. J., Tingley, R., Shine, R., 2011. Smart moves: Effects of relative Brain size on Establishment success of invasive amphibians and reptiles. *Plos One*, **6**: 4-7.
- Bartomeus, I., Sol, D., Pino, J., Vicente, P., Font, X., 2012. Deconstructing the native-exotic richness relationship in plants. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 524-533.
- Bolnick, D. I., Svanback, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseay, C. D., Forister, M. L., 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, **161**(1): 1-28.
- Case, T. J., 1996. Global patterns in the establishment and distribution of exotic birds. *Biological Conservation*, **78**: 69-96.
- Collado, M. Á., Menzel, R., Sol, D., Bartomeus, I., 2021. Innovation in solitary bees is driven by exploration, shyness and activity levels. *Journal of Experimental Biology*, **224**: jeb232058.
- Cordero-Rivera, A., 2017. Behavioral Diversity (Ethodiversity): A Neglected Level in the Study of Biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **5**: 1-7.
- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*.
- Drake, J.M. 2007. Parental investment and fecundity, but not brain size, are associated with establishment success in introduced fishes. *Functional Ecology*, **21**: 963-968.
- Ducatez, S., Clavel, J., Lefebvre, L., 2015. Ecological generalism and behavioural innovation in birds: Technical intelligence or the simple incorporation of new foods? *Journal of Animal Ecology*, **84**: 79-89.
- Ducatez, S., Sol, D., Sayol, F., Lefebvre, L., 2020. Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds. *Nature Ecology & Evolution*, **4**: 788-793.
- Frith, U., 2020. Fast Lane to Slow Science. *Trends in Cognitive Sciences*, **24**: 1-2.
- Gonzalez-Voyer, A., González-Suárez, M., Vilà, C., Revilla, E., 2016. Larger brain size indirectly increases vulnerability to extinction in mammals. *Evolution*, **70**: 1364-1375.
- Goodall, J., 1964. Tool-Using and Aided Throwing in a Community of Free-Living Chimpanzees. *Nature*, **201**: 1264-1266.
- Huey, R. B., Hertz, P. E., Sinervo, B., 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: A null model approach.

- The American Naturalist*, **161**: 357–366.
- Iwaniuk, A. N., Nelson, J. E., 2003. Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. *Canadian Journal of Zoology*, **81**: 1913–1928.
- Kaufman, A. B., Kaufman, J. C., 2015. *Animal creativity and innovation*. Academic Press, London.
- Kummer, H., Goodall, J., 1985. Conditions of innovative behavior in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **308**: 203–214.
- Lapiedra, O., Chejanovski, Z., Kolbe, J. J., 2017. Urbanization and biological invasion shape animal personalities. *Global Change Biology*, **23**: 592–603.
- Lapiedra, O., Schoener, T. W., Leal, M., Losos, J. B., Kolbe, J. J., 2018. Predator-driven natural selection on risk-taking behavior in anole lizards. *Science*, **360**: 1017–1020.
- Lapiedra, O., Sol, D., Carranza, S., Beaulieu, J. M., 2013. Behavioural changes and the adaptive diversification of pigeons and doves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**: 20122893–20122893.
- Lapiedra, O., Sol, D., Traveset, A., Vilà, M., 2015. Random processes and phylogenetic loss caused by plant invasions. *Global Ecology and Biogeography*, **24**: 774–785.
- Lefebvre, L., Reader, S. M., Sol, D., 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, Behavior and Evolution*, **63**: 233–246.
- Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E., Finkelstein, A., 1997. Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, **53**: 549–560.
- Leung, B., Roura-Pascual, N., Bacher, S., Heikkilä, J., Brotons, L., Burgman, M. A., Dehnen-Schmutz, K., Essl, F., Hulme, P. E., Richardson, D. M., Sol, D., Vilà, M., 2012. TEASing apart alien species risk assessments: A framework for best practices. *Ecology Letters*, **15**: 1475–1493.
- Liker, A., Bokony, V., 2009. Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **106**: 7893–7898.
- Losos, J. B., Schoener, T. W., Spiller, D. A., 2004. Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field-experimental lizard populations. *Nature*, **432**: 505–508.
- Maspions, J., Molowny-Horas, R., Sol, D., 2019. Behaviour, life history and persistence in novel environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **374**: 20180056.
- Mayr, E., 1965. The nature of colonising birds. In: *The Genetics of Colonizing Species*: 29–43 (H. Baker, G. Stebbins, Eds.). Academic Press, New York.
- Mehlhorn, J., Hunt, G. R., Gray, R. D., Rehkämper, G., Güntürkün, O., 2010. Tool-making new caledonian crows have large associative brain areas. *Brain, Behavior and Evolution*, **75**: 63–70.
- Mettke-Hofmann, C., 2017. Avian movements in a modern world: cognitive challenges. *Animal Cognition*, **20**: 77–86.
- Nicolakakis, N., Sol, D., Lefebvre, L., 2003. Behavioural flexibility predicts species richness in birds, but not extinction risk. *Animal Behaviour*, **65**: 445–452.
- Overington, S. E., Griffin, A. S., Sol, D., Lefebvre, L., 2011. Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. *Behavioral Ecology*, **22**: 1286–1293.
- Overington, S. E., Morand-Ferron, J., Boogert, N. J., Lefebvre, L., 2009. Technical innovations drive the relationship between innovativeness and residual brain size in birds. *Animal Behaviour*, **78**: 1001–1010.
- Perals, D., Griffin, A. S., Bartomeus, I., Sol, D., 2017. Revisiting the open-field test: what does it really tell us about animal personality? *Animal Behaviour*, **123**: 69–79.
- Peters, R. H., 1991. *A critique for ecology*. Cambridge Univ. Press, New York.
- Ramsey, G., Bastian, M. L., Schaik, C. Van, 2007. Animal innovation defined and operationalized. *Behavioral and Brain Sciences*, **30**: 393–437.
- Reader, S., 2003. Innovation and social learning: individual variation and brain evolution. *Animal Biology*, **53**: 147–158.
- Reader, S., Laland, K. N., 2003. *Animal innovation*. Oxford University Press, Oxford.

- Reader, S. M., Laland, K. N., 2002. Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **99**: 4436–4441.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., Dingemans, N. J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, **82**: 291–318.
- Sax, D. F., Brown, J. H., 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, **9**: 363–371.
- Sayol, F., Downing, P. A., Iwaniuk, A. N., Maspons, J., Sol, D., 2018. Predictable evolution towards larger brains in birds colonizing oceanic islands. *Nature Communications*, **9**: 2820.
- Sayol, F., Lapedra, O., Ducatez, S., Sol, D., 2019. Larger brains spur species diversification in birds. *Evolution*, **73**: 2085–2093.
- Sayol, F., Maspons, J., Lapedra, O., Iwaniuk, A. N., Székely, T., Sol, D., 2016. Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nature Communications*, **7**: 13971.
- Sol, D., 2003. Behavioural Innovation: A Neglected Issue in the Ecological and Evolutionary Literature? In: *Animal Innovation*: 63–82 (S. M. Reader, K. N. Laland, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- 2009a. Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Biology Letters*, **5**: 130–133.
 - 2009b. The Cognitive–Buffer Hypothesis for the Evolution of Large Brains. In: *Cognitive Ecology II*: 111–134. University of Chicago Press.
 - 2015. The evolution of innovativeness: Exaptation or specialized adaptation? In: *Animal creativity and innovation*: 163–187 (A. B. Kaufman, J. C. Kaufman, Eds.). Academic Press, London.
- Sol, D., Bacher, S., Reader, S. M., Lefebvre, L., 2008. Brain Size Predicts the Success of Mammal Species Introduced into Novel Environments. *The American Naturalist*, **172**: S63–S71.
- Sol, D., Bartomeus, I., González-Lagos, C., Pavoine, S., 2017. Urbanisation and the loss of phylogenetic diversity in birds. *Ecology Letters*, **20**: 721–729.
- Sol, D., Bartomeus, I., Griffin, A. S., 2012a. The paradox of invasion in birds: Competitive superiority or ecological opportunism? *Oecologia*, **169**: 553–564.
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., Lefebvre, L., 2005a. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **102**: 5460–5465.
- Sol, D., Elie, M., Marcoux, M., Chrostovskiy, E., Porcher, C., Lefebvre, L., 2005b. Ecological mechanisms of a resource polymorphism in Zenaida Doves of Barbados. *Ecology*, **86**: 2397–2407.
- Sol, D., González-Lagos, C., Moreira, D., Maspons, J., Lapedra, O., 2014. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecology Letters*, **17**: 942–950.
- Sol, D., Griffin, A. S., Bartomeus, I., 2012b. Consumer and motor innovation in the common myna: The role of motivation and emotional responses. *Animal Behaviour*, **83**: 179–188.
- Sol, D., Griffin, A.S., Bartomeus, I., Boyce, H., 2011. Exploring or Avoiding Novel Food Resources? The Novelty Conflict in an Invasive Bird. *Plos One*, **6**: e19535.
- Sol, D., Lapedra, O., Ducatez, S., 2020b. Cognition and Adaptation to Urban Environments. In: *Urban Evolutionary Biology*: 234–252 (M. Szulkin, J. Munshi-South, A. Charmantier, Eds.). Oxford University Press, Oxford, UK.
- Sol, D., Lapedra, O., González-Lagos, C., 2013. Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour*, **85**: 1101–1112.
- Sol, D., Lefebvre, L., 2000. Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. *Oikos*, **90**: 599–605.
- Sol, D., Lefebvre, L., Rodriguez-Tejreiro, J. D., 2005c. Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in temperate Palaearctic birds. *Proceedings of the Royal Society B*, **272**: 1433–1441.
- Sol, D., Maspons, J., 2016. Life History, Behaviour and Invasion Success. In: *Biological Invasions and Animal Behaviour*: 63–81 (J. S. Weis, D. Sol, Eds.). Cam-

- bridge University Press, Cambridge.
- Sol, D., Maspons, J., Gonzalez-Voyer, A., Morales-Castilla, I., Garamszegi, L. Z., Møller, A. P., 2018. Risk-taking behavior, urbanization and the pace of life in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **72**: 59.
- Sol, D., Maspons, J., Vall-Ilosera, M., Bartomeus, I., Garcia-Pena, G. E., Piñol, J., Freckleton, R. P., 2012c. Unraveling the life history of successful Invaders. *Science*, **337**: 580–583.
- Sol, D., Price, T. D., 2008. Brain size and the diversification of body size in birds. *The American Naturalist*, **172**: 170–177.
- Sol, D., Sayol, F., Ducatez, S., Lefebvre, L., 2016. The life-history basis of behavioural innovations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **371**: 20150187.
- Sol, D., Stirling, D. G., Lefebvre, L., 2005d. Behavioral drive or behavioral inhibition in evolution: Subspecific diversification in Holarctic Passerines. *Evolution*, **59**: 2669.
- Sol, D., Szekely, T., Liker, A., Lefebvre, L., 2007. Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**: 763–769.
- Sol, D., Trisos, C., Múrria, C., Jeliaskov, A., González-Lagos, C., Pigot, A. L., Ricotta, C., Swan, C. M., Tobias, J. A., Pavoine, S., 2020a. The worldwide impact of urbanisation on avian functional diversity. *Ecology Letters*, **23**: 962–972.
- Tebich, S., Taborsky, M., Fessl, B., Dvorak, M., 2002. The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). *Ecology Letters*, **5**: 656–664.
- Unzeta, M., 2020. Behavior and its role on reproductive performance under a life-history perspective. PhD thesis, Univ Autonomous of Barcelona.
- Unzeta, M., Martin, T. E., Sol, D., 2020. Daily Nest Predation Rates Decrease with Body Size in Passerine Birds. *The American Naturalist*, **196**: 743–754.
- Vall-Ilosera, M., Llimona, F., de Cáceres, M., Sales, S., Sol, D., 2016. Competition, niche opportunities and the successful invasion of natural habitats. *Biological Invasions*, **18**: 3535–3546.
- Vall-Ilosera, M., Sol, D., 2009. A global risk assessment for the success of bird introductions. *Journal of Applied Ecology*, **46**: 787–795.
- Van Valen, L., 1965. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. *The American Naturalist*, **99**: 377–390.
- Veltman, C.J., Nee, S., Crawley, M. J., 1996. Correlates of Introduction Success in Exotic New Zealand Birds. *The American Naturalist*, **147**: 542–557.
- Weis, J. S., Sol, D. (Eds.), 2016. *Biological Invasions and Animal Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wyles, J. S., Kunkel, J. G., Wilson, A. C., 1983. Birds, behavior, and anatomical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **80**: 4394–4397.

Con el patrocinio de:



METODOLOGÍAS

Aproximaciones estadísticas al diseño experimental en bloques. Similitudes y diferencias entre el uso de modelos mixtos, medidas repetidas y de diferencias entre bloques

Juan José Soler

Estación Experimental de Zonas Áridas–CSIC, 04120 Almería

E–mail: jsoler@eeza.csic.es

Resumen

En el artículo repaso muy brevemente los diseños experimentales por bloques aleatorios tratando de resaltar la importancia de que los modelos estadísticos que se empleen para analizar nuestras predicciones reflejen la estructura o la relación entre bloques aleatorios y factores fijos (p. ej., tratamiento experimental); ya sea ésta anidada (o jerarquizada) o factorial (o cruzada). El principal objetivo del artículo es poner de manifiesto que modelos estadísticos aparentemente distintos, como son los Modelos de Medidas Repetidas, los Modelos Mixtos, o el uso de diferencias entre tratamientos, son en realidad distintas aproximaciones a la misma pregunta y que, por tanto, proporcionan resultados similares o idénticos. Para ello, utilizo ejemplos y, paso a paso, voy explicando diferencias y similitudes entre esas aproximaciones estadísticas. Además, en el artículo se concluye que, aunque varíe la aproximación estadística, las inferencias sobre los efectos fijos no difieren, y que los modelos mixtos nos permiten conocer si los efectos experimentales difieren entre poblaciones o bloques aleatorios; una predicción importante sobre la generalidad o no de los efectos que la hipótesis que se está comprobando predicen.

Palabras clave: GLM, GLMM, Inferencia estadística, métodos estadísticos, modelos jerarquizados

Introducción

El uso y la comprensión de distintos métodos y herramientas estadísticas es actualmente imprescindible en cualquier rama del saber basada en estimas de probabilidad, como son aquellas relacionadas con el comportamiento, la ecología y la evolución de los organismos. Mediante estimas central-

es, como la media, la moda, la mediana, etc., y medidas de variación, como la desviación, varianza, error estándar, intervalos de confianza, etc., podemos describir, con pocos números o valores, cómo son nuestras poblaciones, grupos familiares, individuos, etc. También podremos comparar esos valores estimados para distintas poblaciones o grupos de individuos, e inferir la exis-

tencia de diferencias entre ellos cuando éstas sean lo suficientemente elevadas, entendiéndolo como tal cuando es extremadamente improbable que las diferencias entre grupos se expliquen por azar o por error de medida.

En realidad, además de describir las poblaciones de estudio, el objetivo principal de cualquier aproximación estadística es el de entender la variación existente en una serie o conjunto de datos en función de parámetros que a priori nos interesa conocer su influencia en una variable dada (dependiente). La variación en el número de huevos que pone una hembra, por ejemplo, puede depender de su tamaño, de su edad, de características del hábitat (p.ej., alimento disponible), de características de la pareja, del entorno social, etc., etc.; y distintas herramientas estadísticas permiten comprobar la existencia de esas asociaciones. Se concluye a favor de estas asociaciones o efectos cuando la probabilidad de que no existan sea extremadamente baja; prácticamente despreciable.

Las metodologías estadísticas existentes para comprobar este tipo de hipótesis son muy variadas y la correcta elección de cada una de ellas depende, por ejemplo, de las características de la variable de la que estamos interesados en explicar su variación (p.ej., del tipo de datos que tengamos y de su distribución), del número de factores que queramos comprobar sus efectos en nuestra variable de interés y de la posible relación que exista entre ellos. Actualmente, los Grados en Biología, Medio Ambiente, y otros relacionados con las áreas de Comportamiento, Ecología, Genética y Evolución, incluyen asignaturas de estadística en las que se explican los conceptos y metodologías básicas. Además, en asignaturas concretas, cursos de

postgrado y másteres, se profundiza en metodologías estadísticas más específicas que permiten abordar problemas concretos. Por tanto, los nuevos doctorandos y jóvenes investigadores, en general, atesoran un buen conocimiento estadístico. Además, existen numerosos libros de texto generales (Sokal y Rohlf, 1995; Sprent, 1993; Zar, 1999) y de aplicación de la estadística a la ecología evolutiva y comportamental (Bart *et al.*, 1998; Haccou y Meelis, 1992; Quinn y Keough, 2002; Resetarits Jr y Bernardo, 1998; Scheiner y Gurevitch, 2001; Siegel y Castellan, 1988; Underwood, 1997), donde es relativamente fácil consultar dudas concretas. Por ello, en este artículo, no es mi intención hacer un repaso general sobre modelos estadísticos, sus aplicaciones y cómo implementarlos. Lo que pretendo es repasar conceptos relacionados con el diseño experimental en bloques y, sobre todo, poner de manifiesto diferencias y similitudes entre distintos tipos de modelos estadísticos usados para comprobar la existencia de efectos o de asociaciones en este tipo de datos.

Los Modelos Lineales en general, y las ANOVAs como metodología particular de trabajo con modelos lineales, nos permiten comprobar los efectos de factores que agrupan nuestros datos en bloques. Dependiendo de las características de nuestro muestreo, y de la pregunta que se pretenda responder, podríamos utilizar modelos mixtos (ya explicados en un fascículo anterior de *Etologuía* (Seoane, 2014)), modelos de medidas repetidas, o incluso analizar directamente si las diferencias entre grupos son distintas de cero (i.e., nuestra hipótesis nula). Como se verá, si el tipo de datos lo permite, utilizar modelos mixtos produce resultados idénticos (en el caso de que nuestros datos estén balanceados (todos los grupos y subgrupos con el

mismo tamaño de muestra)) o muy similares a los que se desprenden de la utilización de modelos de medidas repetidas o del uso de las diferencias entre grupos. Para mostrarlo, utilizaré ANOVAs para calcular la probabilidad asociada a cada factor, sobre todo porque creo que, al estar directamente basadas en explicar la varianza de nuestros datos en base a los factores que tengamos en cuenta, son más fáciles de comprender. Sin embargo, antes de comentar las diferencias y similitudes de ese tipo de modelos, repasaré someramente algunas nociones básicas sobre diseño experimental en bloques y modelos estadísticos asociados.

Diseño experimental y modelos estadísticos

Un modelo estadístico, por definición, debe reflejar el diseño experimental o de muestreo y, en el caso de que los datos estén agrupados en bloques delimitados por distintos factores, también debe reflejar cómo se estructuran o se relacionan los bloques o unidades de muestreo entre sí. Es importante que esto sea así porque los modelos que no reflejen fielmente el diseño de muestreo, simplemente pueden dar lugar a resultados que no se ajustan a la hipótesis que queremos comprobar y, por tanto, las inferencias sean erróneas (Newman *et al.*, 1997). La mayoría de los libros de estadística hacen hincapié en la importancia de que el modelo estadístico refleje la estructura de nuestro muestreo (i.e., datos) (Bart *et al.*, 1998; Faraway, 2006; Quinn y Keough, 2002; Resetarits Jr. y Bernardo, 1998; Scheiner y Gurevitch, 2001; Underhood, 1997), y distintos artículos tratan sobre los errores que se podrían cometer (p. ej., Barr *et al.*, 2013; Schie-

litzeth y Forstmeier, 2009). Estos errores ocurren más frecuentemente cuando usamos modelos mixtos, simplemente porque implican una modelización más compleja de la estructura de nuestros datos (Seoane, 2014).

Estructura de datos jerarquizados, cruzados o mixtos

Imaginemos que realizamos un experimento sencillo que implica dos tratamientos, que tenemos seis bloques o parcelas donde realizamos nuestro experimento y que, cada tratamiento, se realiza en bloques distintos. Además, en nuestro ejemplo, dentro de cada bloque tomamos seis muestras de forma aleatoria (**Figura 1**). En este caso, esperaríamos encontrar diferencias entre bloques sometidos a distintos tratamientos, mientras que la varianza dentro de cada bloque debe ser aleatoria a nuestro experimento. Por tanto, el diseño experimental y nuestro modelo estadístico sería jerarquizado; es decir, todas las muestras de cada uno de los bloques aleatorios están sometidas a un solo tratamiento. Los efectos de cada bloque deberían estar anidados dentro de los efectos de cada tratamiento ([bloque (tratamiento)]). Una pista que nos indica que esto tiene que ser así es que no se puede calcular la interacción entre bloque y tratamiento. Es decir, no podíamos decir si el efecto del tratamiento difiere entre bloques porque todos los individuos del mismo bloque reciben el mismo tratamiento. Para saber si efecto del experimento es consistente entre bloques, en cada uno de los bloques deberíamos de haber aplicado todos los tratamientos (**Figura 1, Mixto**).

Un diseño factorial puro, sería aquel que refleja el muestreo en un solo bloque o población más o menos continua

y homogénea, y donde distintos individuos son sometidos a distintos tratamientos de manera aleatoria (**Figura 1**, Factorial). Es decir, este diseño se realiza en una población única para la que se asume que las condiciones ambientales en toda la población son similares, y que posibles variaciones con otras poblaciones son aleatorias a la hipótesis que se esté comprobando.

Por último, una posibilidad intermedia es que dividamos nuestra población en bloques, que pudieran diferir en sus condiciones ambientales, y que dentro de cada uno de los bloques se sometiera a la subpoblación a los dos tratamientos (**Figura 1**, Mixto). Es decir, se trataría de un diseño experimental mixto, donde los dos tratamientos del experimento se realizan dentro de distintos bloques (aleatorios). Serían bloques aleatorios porque, aunque variaran en sus condiciones ambientales, esta variación sería aleatoria a la hipótesis que estamos comprobando. En este caso, a diferencia del modelo jerarquizado o anidado, los dos tratamientos tienen lugar dentro de los bloques. La varianza que, en este caso debe ser considerada aleatoria a nuestro diseño experimental, es la de individuos del bloque que fueron sometidos al mismo tratamiento experimental. Por otro lado, esta aproximación tiene la gran ventaja de permitir estimar los efectos del experimento de forma independiente en cada uno de los bloques. Con ellas podríamos visualizar si los efectos esperados del experimento son consistentes entre bloques donde, de forma independiente, se llevó a cabo el experimento. Si fuera así, podríamos llegar a conclusiones más robustas sobre nuestro experimento; i.e., independientemente de las condiciones ambientales el resultado del experimento es similar.

Lo que pretendo destacar aquí es que, aunque en el ejemplo de la **Figura 1** el número de individuos muestreados es el mismo, el modelo estadístico que utilizemos debe reflejar la estructura de los datos y, en el caso de que esto no ocurra, las inferencias estadísticas de modelos erróneos pueden no ser correctas. Los errores suelen sobre todo ocurrir porque los distintos modelos implican que el efecto del experimento ha de estimarse sobre distintos términos de los modelos (**Figura 1**). En el ejemplo de modelos factorial puro (experimento como único factor) el efecto del experimento (varianza explicada) habría que estudiarlo en función de la varianza que queda por explicar (varianza residual o término error). Si ese cociente (valor de la F) es lo suficientemente amplio, podríamos concluir que el efecto de nuestro experimento es significativo. Sin embargo, en el caso de estructuras de datos jerarquizados, el efecto del experimento tendríamos que estimarlo en función de la varianza explicada por los bloques (cociente entre el efecto del experimento el efecto del bloque), no en función de la varianza residual del modelo completo (término error). Por último, en el caso de modelos mixtos, el efecto del experimento tampoco debería calcularse en función de la varianza residual del modelo. En este caso, la varianza explicada por el experimento, habría que compararla con la varianza en los efectos del experimento entre bloques (interacción entre experimento y la identidad del bloque). Si el efecto del experimento es similar entre bloques y, por tanto, esa varianza es más pequeña que la varianza que explica el tratamiento, y el cociente entre varianzas es lo suficientemente elevado, podremos concluir a favor de la existencia de efectos experimentales. Estas cosas ya las hacen nuestros ordenadores di-

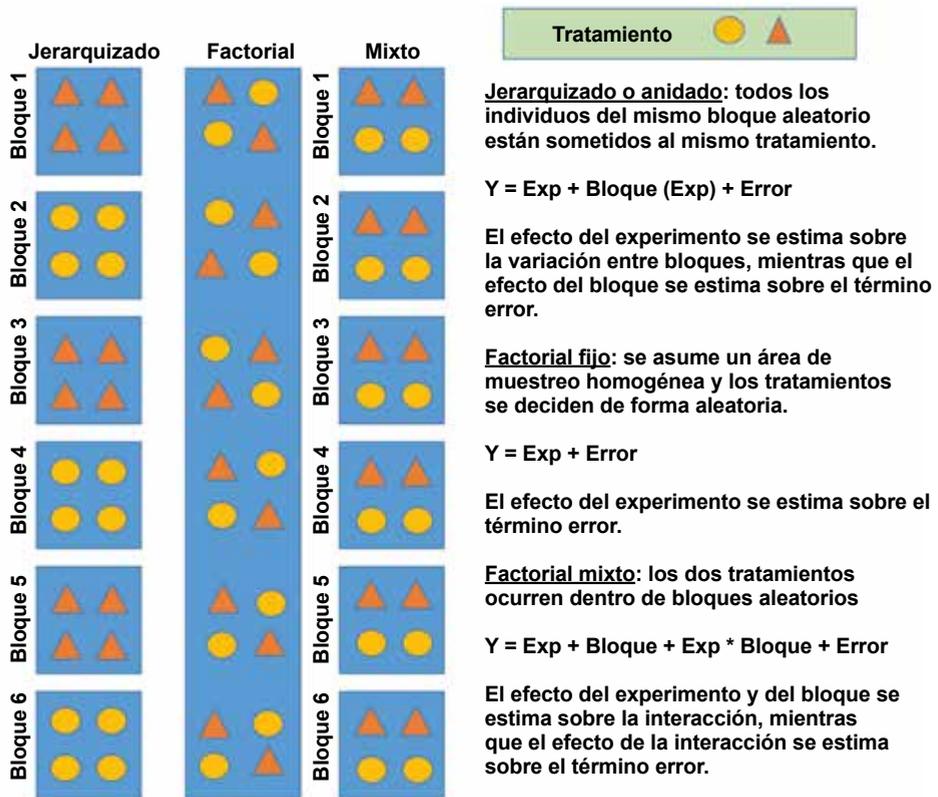


Figura 1. Diseños experimentales por bloques anidados o jerarquizados, factoriales o mixtos.

rectamente, pero es nuestro trabajo informar a los programas estadísticos de cuál es el modelo que mejor refleja la estructura de nuestros datos.

De cualquier forma, ya que la finalidad de este artículo no es exponer este tipo de errores, una vez explicada la importancia de que los modelos estadísticos se ajusten al diseño experimental, con la ayuda de ejemplos más o menos prácticos, en el siguiente apartado me centraré en las similitudes entre distintas aproximaciones o modelos estadísticos cuando se aborda el análisis de datos proveniente de diseños experimentales en bloques.

Similitudes entre modelos mixtos, modelos de medidas repetidas, y uso de diferencias entre tratamientos

Existen distintas aproximaciones, en términos de modelos estadísticos, que permiten reflejar la estructura de nuestros datos y, por tanto, nuestra hipótesis de partida se puede analizar con diferentes modelos estadísticos. Los modelos estadísticos, en realidad, son formulaciones de preguntas sobre si ciertas predicciones de nuestra hipótesis se cumplen. Una misma hipótesis se puede poner a prueba con “distintas” predicciones. Por

ejemplo, si nuestra hipótesis es que la cantidad y/o calidad de alimento determina la intensidad de la coloración de los pollos de una determinada especie de ave se podría predecir que: (i) pollos alimentados experimentalmente tendrán coloraciones más intensas que sus hermanos controles. Esta predicción tendría la ventaja de obviar las posibles diferencias entre nidos y, por tanto, se estaría refiriendo a comparar coloraciones de pollos hermanos, genéticamente similares y criados en el mismo ambiente, pero que fueron sometidos a tratamientos control o experimental. Es decir, tomaríamos varias medidas (pollos) dentro del bloque aleatorio (nido) y esperamos que una sea mayor que otra; la aproximación sería de medidas repetidas; (ii) también podríamos predecir que, en promedio, la diferencia en la coloración entre hermanos experimentales y controles estimada para cada nido, debería ser distinta de cero y positiva. Lo que se plantea, por tanto, es el uso de diferencias entre pollos controles y experimental para comprobar nuestra hipótesis; (iii) otra aproximación podría ser aquella en la que se plantease primero controlar las posibles diferencias entre nidos en cuanto a la coloración de sus pollos y, una vez controladas esas diferencias, explorar el efecto del experimento (los pollos experimentales deben presentar coloraciones más intensas) en nuestra población de estudio (modelos mixtos). En realidad, como se expone en la **Figura 2**, las tres posibilidades o aproximaciones estadísticas expuestas suponen distintos enunciados de la misma pregunta y, por tanto, deberían dar valores de probabilidad muy similares, si no idénticos.

En el siguiente apartado, utilizando un ejemplo práctico, voy a intentar poner de manifiesto que éste es el caso; y que, independientemente de la apro-

ximación que utilicemos, la inferencia estadística es exactamente la misma.

Ejemplos de análisis factorial de medidas repetidas o de bloques aleatorios

Un experimento con dos tratamientos por bloque

Aunque daría igual el tipo de datos, vamos a seguir con el ejemplo de aves y nidos ya que nos permite ejemplificar muy bien el diseño en bloques (aleatorios) que en este caso serían los nidos. Por simplicidad, imaginemos que tenemos dos pollos por nido y que, a cada pollo, se le somete a uno de los tratamientos del experimento de alimento extra (experimental o control). Si tenemos 14 nidos (bloques aleatorios) nuestra tabla de datos tendría un valor único por cada casilla (i.e., diseño completo). Imaginemos que los datos fueran los que se muestran en la **Tabla 1**. Si nos planteáramos la pregunta de si hay diferencias entre pollos con (experimentales) y sin (controles) alimentación suplementaria la predicción sería que las diferencias para cada uno de los nidos deben ser mayores que cero (positivas). Calculamos las diferencias para cada nido (**Tabla 2**) y utilizamos un test simple (t -test) para comparar si una muestra de datos (diferencias) difiere de un valor concreto (cero). Tal y como predecía la hipótesis, vemos que esas diferencias entre pollos con y sin alimento extra (media (SD) = 0,207(0,314)) son significativamente mayores de 0 ($t = 2,469$, $df = 13$, $P = 0,028$).

Si ahora adoptamos una aproximación de bloques aleatorios (nidos) donde reflejamos que los tratamientos de alimentación extra se aplican den-

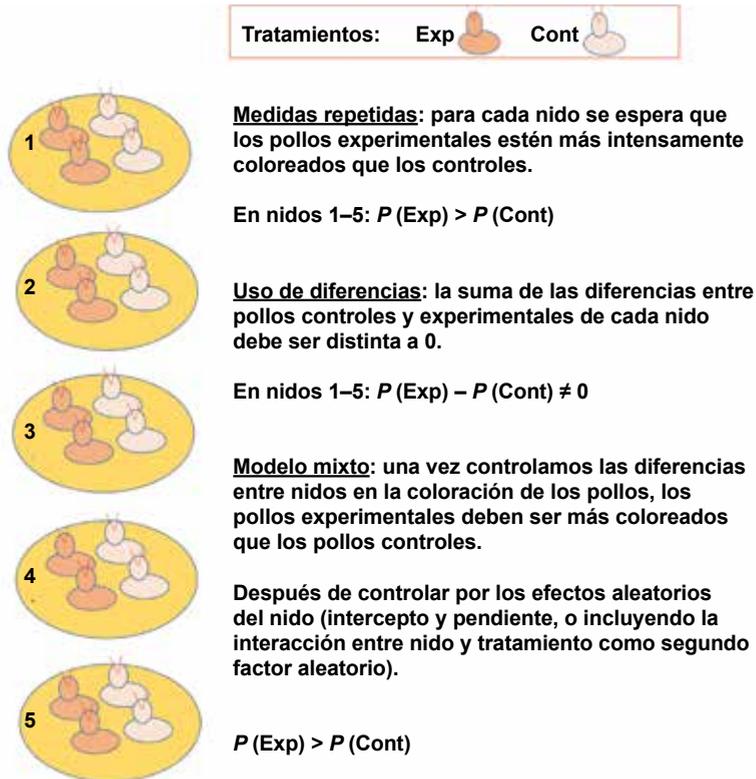


Figura 2. Ejemplos de modelos o aproximaciones estadísticas utilizadas para explorar efectos experimentales dentro de bloques aleatorios anidados o jerarquizados, factoriales o mixtos.

tro de cada bloque ($X = \text{Exp} + \text{nido}$ (aleatorio) + error), vemos que no hay diferencias entre bloques aleatorios (efecto del nido: $F = 1,317$, $df = 13,13$, $P = 0,313$), y que los resultados asociados al experimento de alimento extra son significativos e idénticos a los obtenidos con la aproximación de diferencias entre pollos experimentales y controles ($F = 6,081$, $df = 1,13$, $P = 0,028$). No solamente son idénticos los P -valores, sino que, si tenemos en cuenta que, cuando se comparan dos grupos, el valor de la F es, por definición, el cuadrado del valor de la t , el valor del estadístico también es el mis-

mo. Solo añadir que, si en cada nido hubiéramos tenido más de un pollo sometido a cada tratamiento, deberíamos de haber incluido en nuestro modelo la interacción entre tratamiento y nido como segundo factor aleatorio (o asumir pendientes y puntos de corte aleatorios en nuestro modelo). En nuestro caso, que solo teníamos un pollo por tratamiento, incluir la interacción no es necesario porque coincide con la varianza que queda por explicar (término error). Con otras palabras, si hubiéramos incluido esa interacción, la varianza que quedaría por explicar en nuestro modelo hubiera sido igual a 0.

Tabla 1.

	Nidos													
	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14
Tr 1 (Cont)	3,075	3,728	3,946	3,275	3,215	3,569	3,378	3,005	3,504	3,465	3,456	3,206	3,553	3,191
Tr 2 (Exp)	3,137	3,295	3,434	3,445	3,055	3,356	2,964	3,543	2,983	2,838	3,174	2,940	3,338	3,172

Tabla 2.

	Nidos													
	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14
(Exp)-(Con)	-0,062	0,433	0,512	-0,170	0,160	0,213	0,414	-0,538	0,521	0,627	0,282	0,266	0,215	0,019

Por último, si utilizamos una aproximación de Medidas Repetidas y pollos con y sin alimento extra hubieran sido tratados como réplica, los resultados son también idénticos (medida repetida: experimental vs control, $F = 6,081$, $df = 1,13$, $P = 0,028$).

Dos experimentos por bloque, con dos tratamientos cada uno

Ahora vamos a complicar un poco el diseño con un segundo experimento; uno de suplemento alimenticio de antioxidantes y otro de suplemento de proteínas, por ejemplo. También por simplicidad, en este caso asumimos que tenemos cuatro pollos por nido, cada uno de ellos sometido a uno de los tratamientos (control o experimental) de los dos experimentos. También asumimos que estos experimentos los realizamos en 14 nidos. Es decir, nuestra tabla de datos tendría un valor por casilla y, como ejemplo, se ajustaría a los valores que se muestran en la **Tabla 3**.

En este caso, si nos planteáramos la pregunta de si hay diferencias entre pollos controles y pollos experimentales, tendríamos dos pollos experimentales y dos controles para cada uno de nues-

tros experimentos; suplementados con antioxidantes y suplementados con proteínas. Podríamos preguntarnos si las diferencias entre experimentales y controles son mayores, o simplemente distintas de cero, y utilizar medias de los dos pollos sometidos a cada tratamiento en cada nido. Es decir, para el experimento de suplemento alimenticio con antioxidantes (Exp1) calcularíamos la media de los pollos 1 y 2 (experimentales) y la de los pollos 3 y 4 (controles), mientras que para el experimento de suplemento alimenticio con proteínas (Exp2) calcularíamos la media de los pollos 1 y 3 (experimentales) y de los pollos 2 y 4 (controles). Los valores serían los mostrados en la **Tabla 4**.

De acuerdo con las predicciones, las diferencias entre pollos controles y pollos experimentales difieren significativamente de cero, tanto para el experimento de antioxidantes (Exp1; media de diferencias (SD) = 0,356 (0,249); $t = 5,356$, $df = 13$, $P = 0,0013$), como para el de proteínas (Exp2; media de diferencias (SD) = 0,413 (0,384); $t = 4,023$, $df = 13$, $P = 0,0014$).

Si utilizamos una aproximación de bloques aleatorios (nidos) sometidos a los dos experimentos tendríamos que

Tabla 3.

		Nidos													
		N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14
Exp	Exp	4,231	3,372	3,337	4,139	4,308	3,485	3,474	4,336	3,910	4,178	3,485	4,105	3,556	3,817
	Cont	3,069	3,021	3,910	3,391	3,140	3,686	3,315	3,200	3,459	3,336	3,220	3,101	3,829	3,167
Cont	Exp	3,665	3,175	3,096	3,882	3,835	3,310	3,497	3,276	2,990	3,333	3,103	3,379	3,463	3,634
	Cont	3,623	2,738	3,497	2,661	3,233	3,142	3,104	2,933	2,842	2,856	2,814	3,131	2,919	3,467

Tabla 4.

		Nidos													
Exp1	Exp2	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14
Exp1	Exp	3,650	3,196	3,623	3,765	3,724	3,585	3,395	3,768	3,684	3,757	3,353	3,603	3,693	3,492
	Cont	3,644	2,957	3,297	3,272	3,534	3,226	3,301	3,105	2,916	3,095	2,958	3,255	3,191	3,551
	Dif	0,006	0,239	0,326	0,493	0,190	0,359	0,094	0,663	0,768	0,662	0,395	0,348	0,502	-0,059
Exp2	Exp	3,948	3,274	3,216	4,011	4,072	3,398	3,486	3,806	3,450	3,756	3,294	3,742	3,509	3,725
	Cont	3,346	2,879	3,703	3,026	3,187	3,414	3,210	3,066	3,150	3,096	3,017	3,116	3,374	3,317
	Dif	0,602	0,395	-0,487	0,985	0,885	-0,016	0,276	0,740	0,300	0,660	0,277	0,626	0,135	0,408

considerar el nido como factor aleatorio y, como los tratamientos de cada experimento ocurren dentro de cada nido, deberíamos asumir puntos de corte y pendientes aleatorias, o incluir las interacciones del bloque y los experimentos como dos bloques aleatorios adicionales ($X = \text{Exp1} + \text{Exp2} + \text{nido} + \text{nido} * \text{Exp1} + \text{nido} * \text{Exp2} + \text{error}$). En este caso, la tabla de efectos de nuestros modelos estimada por una ANOVA sería como la **Tabla 5**.

De nuevo, vemos que los efectos del experimento de antioxidantes (Exp1) y el de proteínas (Exp2) son significativos (**Figura 3**) y que, los P -valores asociados a los efectos de cada uno de los experimentos son idénticos a los que estimamos cuando consideramos las diferencias entre medias de pollos bajo distinto tratamiento. Esta aproximación, sin embargo, tiene la ventaja de informar sobre los efectos de las interacciones entre factores fijos (los ex-

perimentos en este caso) y aleatorios (la identidad de los nidos en los que realizamos los experimentos) que, al estar lejos de la significación estadística, nos indicaría que los efectos de cada uno de los experimentos son similares en los distintos nidos donde se realizan (**Figura 3**). En esta aproximación de modelos mixtos hay que llamar la atención sobre el hecho de que, para estimar los efectos de los experimentos por medio de ANOVAs, los efectos de la interacción entre el nido y sendos experimentos se utilizan como término error (MS-Error) para calcular los valores de F . Es decir, en general cuando se utilizan modelos mixtos, el término error utilizado para estimar los efectos asociados a cada factor no tiene por qué ser el mismo, sino que dependen de la estructura de los datos, la cual debe de ser reflejada por nuestro modelo. Por ello, el incluir las interacciones entre los experimentos (factores fijos)

Tabla 5.

Factores	Tipo	MS (efecto)	MS (error)	F	df	P
Exp1	Fijo	1,778	0,062	28,7	1, 13	0,00013
Exp2	Fijo	2,389	0,148	16,2	1, 13	0,00145
Exp1 * Exp2	Fijo	0,087	0,077	1,1	1, 13	0,30636
Nido	Aleatorio	0,100	0,133	0,8	13,7, 24	0,68741
Exp1 * Nido	Aleatorio	0,062	0,077	0,8	13, 13	0,64983
Exp2 * Nido	Aleatorio	0,148	0,077	1,9	13, 13	0,12673
Error		0,077			13	

Tabla 6.

	SS	df	MS	F	P
Exp1	1,7782	1	1,7782	28,715	0,000130
Error	0,8051	13	0,0619		
Exp2	2,3892	1	2,3892	16,178	0,001450
Error	1,9199	13	0,1477		
Exp1 * Exp2	0,0873	1	0,0873	1,134	0,306363
Error	1,0010	13	0,0770		

en estos modelos, no influyen en la estimación de los factores principales (efectos de cada uno de los experimentos) ya que utilizan distintos términos (varianza residual o error) para calcular el valor del estadístico *F*. En otras palabras, no todos los efectos se estiman utilizando el mismo término error (MS de los residuos del modelo completo), sino que el término error que hemos de utilizar para estimar los efectos de cada factor depende de la estructura de nuestros datos o muestreo.

En una aproximación de Medidas Repetidas, los tratamientos experimentales serían tratados como réplicas y, por tanto, tendríamos cuatro réplicas. En nuestra tabla de datos, por tanto, las filas serían las réplicas. Las dos primeras serían de pollos con suplemento alimenticio de antioxidantes y las dos últimas como controles de este experimento. Respecto al segundo experimento de suplemento proteico,

el primero y tercer pollo serían los experimentales y el segundo y cuarto los controles. Si ahora corremos nuestro modelo de medidas repetidas con esos dos factores “within”, obtendríamos los resultados de la **Tabla 6**.

De nuevo, los valores de *F* y de *P* son idénticos a los resultados obtenidos con los modelos mixtos. También vemos que coinciden los valores de MS, utilizados como término error para los cálculos de los efectos de los experimentos y de la interacción en nuestro modelo mixto y en el de medidas repetidas. Por tanto, da exactamente igual utilizar medidas repetidas que modelos mixtos para analizar los efectos de los experimentos con este tipo de datos.

Consideraciones finales

En este breve artículo hemos repasado los diseños experimentales por

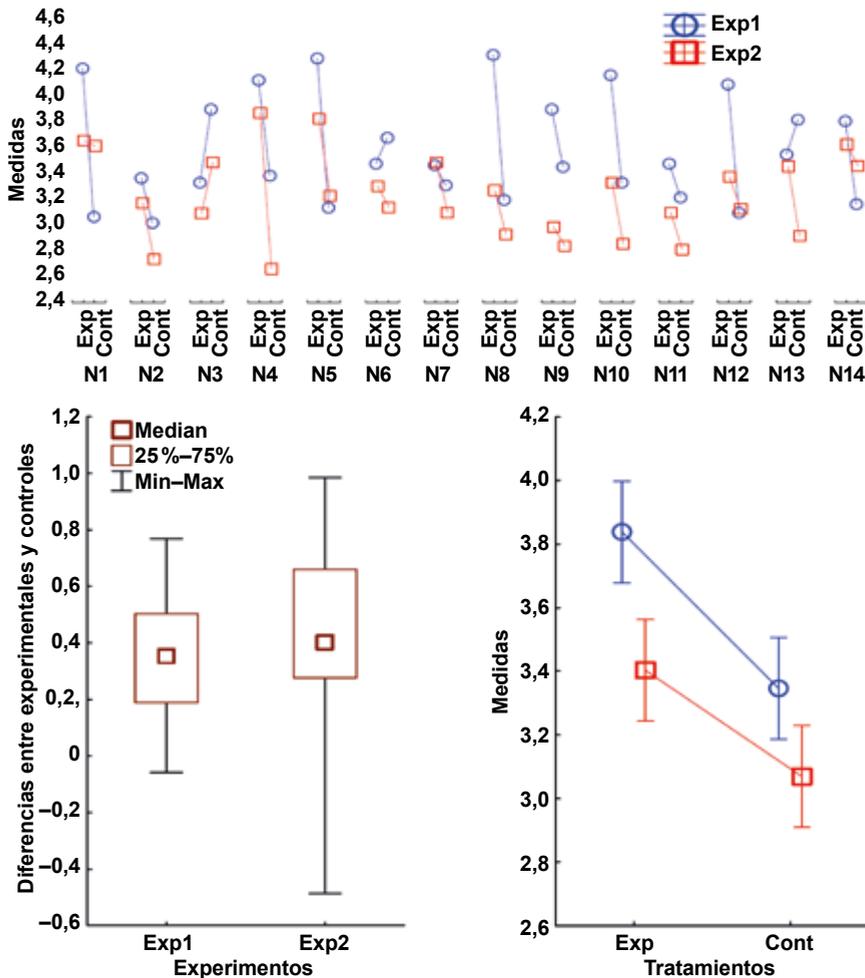


Figura 3. La sub-figura superior muestra los datos utilizados como ejemplo en los análisis, diferenciando pollos experimentales y controles sometidos a distintos experimentos. La sub-figura inferior izquierda muestra la distribución (mediana, cuartiles, máximos y mínimos) de las diferencias entre pollos hermanos sometidos a tratamientos experimentales y controles, mientras que la de la derecha muestra las medias (\pm 95 % CI) de cada tipo de pollo analizadas por medio de modelos mixtos.

bloques (nidos en nuestros ejemplos), destacando la importancia de que los modelos estadísticos utilizados plasmen la estructura de nuestros datos. Es decir, si los experimentos se han realizado dentro de bloques (pollos del mismo nido con distinto tratamien-

to experimental) (diseño de medidas repetidas) o entre bloques (todos los pollos de cada nido sometidos al mismo tratamiento (bloques anidados en un tratamiento experimental). También hemos visto que los diseños de medidas repetidas se pueden modelizar por

medio de modelos que incluyan factores aleatorios (modelos mixtos), o incluso utilizando diferencias entre grupos experimentales dentro de bloques (diferencias entre pollos del mismo nido que fueron sometidos a distintos tratamientos). Cualquier aproximación es válida y, además, proporciona resultados idénticos. Creo que es importante tener claro que los modelos estadísticos deben reflejar la pregunta o predicción a nuestra hipótesis que queremos poner a prueba. Si existen distintas aproximaciones estadísticas para responder a nuestra pregunta, estas deberían proporcionar resultados idénticos, al menos cuando los tamaños de muestra de cada bloque y tratamientos están balanceados (i.e., son iguales).

Entonces, ¿qué modelo utilizamos para estimar las diferencias entre grupos experimentales? La respuesta es que, aunque las distintas aproximaciones den un resultado similar, los modelos mixtos tienen la gran ventaja de proporcionarnos información sobre si los efectos experimentales (p. ej. alimento suplementado), difieren significativamente entre bloques aleatorios (p. ej. nidos). Si nuestra hipótesis es general, esperaríamos que los efectos del experimento fueran similares en todos los bloques utilizados y esa predicción solo se podría comprobar analizando los efectos de la interacción entre bloque aleatorio y el factor experimental, la cual esperaríamos que estuviera lejos de la significación estadística. Estos análisis solo los podríamos realizar por medio de modelos mixtos. Sin embargo, si solo estuviéramos interesados en poner a prueba los efectos experimentales, una aproximación de medidas repetidas o de diferencias puede ser más directa y fácil de implementar en modelos estadísticos.

Agradecimientos

Carmen Zamora Muñoz y Juan Carlos Senar leyeron una primera versión del manuscrito y aportaron importantes sugerencias que, sin duda, mejoraron la versión final del mismo. El manuscrito lo elaboré mientras disfrutaba de financiación del Ministerio de Ciencia e Investigación (FEDER; CGL2017–83103–P).

Referencias

- Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C., Tily, H. J., 2013. Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language*, **68**: 255–278.
- Bart, J., Fligner, M. A., Notz, W. I., 1998. *Sampling and statistical methods for behavioural ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Faraway, J. J., 2006. *Extending the linear models with R*. Chapman, Hall/CRC, Taylor, Francis Group, LLC, Boca Raton, FL.
- Haccou, P., Meelis, E., 1992. *Statistical analysis of behavioural data: An approach based on time-structured models*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Newman, J.A., Bergelson, J., Grafen, A., 1997. Blocking factors and hypothesis tests in Ecology: is your statistics text wrong? *Ecology*, **78**: 1312–1320. Doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1312:BF AHTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1312:BF AHTI]2.0.CO;2)
- Quinn, G. P., Keough, M. J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Reseterits Jr., W. J., Bernardo, J., 1998. *Experimental ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Scheiner, S. M., Gurevitch, J., 2001. *Design and analysis of ecological experiments*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Schieleth, H., Forstmeier, W., 2009. Conclusions beyond support: overconfident estimates in mixed models. *Behavioural Ecology*, **20**: 416–420.

- Seoane, J., 2014. ¿Modelos mixtos (lineales)? Una introducción para el usuario temeroso. *Etología*, **24**: 15–38.
- Siegel, S., Castellan, N. J., 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*, 2nd edition. McGraw–Hill Book Company, New York.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J., 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*, 3rd edition. W. H. Freeman, San Francisco, USA.
- Sprent, P., 1993. *Applied nonparametric statistical methods*, 2nd edition. Chapman, Hall, London.
- Underhood, A. J., 1997. *Experiments in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Underwood, A. J., 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical analysis*, 5th edition. Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, NJ.

Con el patrocinio de:



VOLVIENDO A LOS CLÁSICOS

Señalización “honesta”, la utilidad del modelo del “hándicap” de Zahavi (1975, 1977)

Manuel Martín–Vivaldi

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Campus de Fuentenueva s/n., 18003 Granada

E–mail: mmv@ugr.es

Resumen

La evolución de los caracteres sexuales secundarios presentes en un sexo por las preferencias del otro sexo (selección inter–sexual) ha sido uno de los procesos cuyo funcionamiento más ha costado entender de los propuestos por Charles Darwin en su teoría de la evolución por Selección Natural. La explicación más aceptada durante mucho tiempo fue considerarlos rasgos “arbitrarios”; “exagerados” por una caprichosa selección “desbocada” hacia un tipo de estímulo. Individuos con ese carácter exagerado tendrían mayor acceso al otro sexo para reproducirse y producirían hijos con caracteres exagerados (hijos “sexis”) que beneficiarían a los dos progenitores solo por el atractivo de la descendencia. La ruptura con esa visión de los rasgos “exagerados” “sin significado” la provocó el biólogo evolutivo israelí Amotz Zahavi con su propuesta de que los “ornamentos” “exagerados” son “hándicaps” que reflejan de forma “honesta” la “calidad” de sus portadores por estar vinculados a unos “costes” de producción o mantenimiento. Esta propuesta, aunque recibió en su momento duras críticas de los principales biólogos evolutivos teóricos, terminó aceptándose después de demostrarse su viabilidad de forma teórica y recibir multitud de apoyos empíricos y experimentales. Recientemente se ha desencadenado de nuevo una “tormenta” de descrédito basada fundamentalmente en la supuesta incorrección en el uso del término “hándicap” y la interpretación de las señales como “derrochadoras” para referirse a la evolución de “señales” “honestas”. En este artículo se pretende destacar la importancia de la aportación de Zahavi a la comprensión de la evolución de las “señales” (sexuales, pero también sociales en general) y discutir la relevancia de las críticas al modelo del “hándicap”; que se centran en motivos semánticos. Revisaré los principales avances en la investigación sobre evolución de “señales” sexuales “bajo el paraguas” del “hándicap”, concluyendo que se trata de una teoría unificadora, directa y sencilla de comprender. Las actuales críticas semánticas, desde mi punto de vista, solo provocan confusión a lo que es una teoría sólida en sus argumentos y apoyos.

Palabras clave: autores clásicos, evolución de señales, revisión, selección sexual, señalización costosa

¿Quién y cómo da título a una hipótesis? El ejemplo de la hipótesis del “hándicap”.

La forma más “aséptica” de referirnos a un concepto nuevo desarrollado por un autor es identificarlo por el nombre de su proponente/descubridor. La literatura científica sobre selección intersexual se refiere con frecuencia a diferentes hipótesis propuestas para entender la evolución de caracteres sexuales secundarios como modelos de Fisher o de Zahavi. Esta forma de nombrar tiene la ventaja de que no se está haciendo ninguna interpretación en particular del concepto y el acceso a la fuente en que se desarrolló permite a cualquiera usar los argumentos originales para entenderlo adecuadamente. En contrapartida, tiene la desventaja de que un mismo autor puede ser responsable de muchos conceptos importantes (como en los casos de Ronald Fisher y Amotz Zahavi), por lo que su simple nombre puede no ser suficiente para reconocer de qué se está hablando. Por otra parte, las grandes ideas normalmente no nacen de la nada y, si han de atribuirse de forma objetiva a sus autores, en muchas ocasiones requerirían nombres compuestos, como de Darwin–Fisher–Zahavi para las “señales” sexuales “honestas” (revisado en Moreno, 2013). En realidad, esas ideas quedan mejor plasmadas si se nombran con alusiones a términos que remarquen lo más importante, o la esencia de la hipótesis, como “indicador” “honesto” “exagerado” de Darwin–Fisher–Zahavi (Moreno, 2013). Siempre serán términos pre-existentes (ya que la idea es nueva) y en muchas ocasiones su asociación con el significado del concepto es metafórica. Decimos por ejemplo que un rasgo producto de la selección sexual es “honesto”, que una preferencia de pareja se man-

tiene por permitir obtener “hijos sexis”, que un proceso de selección es “desbocado” o “de escape” o que existen “carreras de armamentos” entre especies que, aludiendo a la novela de Lewis Carroll, nombramos como la hipótesis de “la reina roja”. Estoy utilizando de forma deliberada las comillas para remarcar términos que se pueden considerar metafóricos y que, en los campos de estudio de la biología evolutiva o ecología del comportamiento, son útiles porque destacan aspectos de determinados conceptos que los hacen especiales. Estos términos son necesariamente palabras “cogidas prestadas” del vocabulario existente antes del surgimiento de la nueva idea a explicar. Antes del desarrollo de los ordenadores no existían “correos electrónicos” (no se encuentra aún esa acepción para *correo* en el Nuevo Diccionario Enciclopédico Universal, 1992), pero todo el mundo acepta el término en la actualidad y sí está recogido en la 23ª edición del Diccionario de la Lengua Española (2014). Las nuevas ideas o inventos incorporan nuevas acepciones a los términos, por lo que el diccionario no puede ser la herramienta para cuestionar una idea expresada con palabras pre-existentes. A partir de aquí (para facilitar la lectura) solo utilizaré las comillas para términos metafóricos no usados previamente en el artículo. Me permito además remarcar con subrayados (y solo en un caso mayúsculas) afirmaciones que son esenciales para entender las argumentaciones usadas. Las cursivas las dejo para afirmaciones más o menos textuales realizadas por los autores citados.

Amotz Zahavi (1975) utilizó el término inglés “handicap” para nombrar su teoría sobre evolución de caracteres sexuales secundarios exagerados. Planteaba que un hándicap es *un carácter seleccionado por selección se-*

xual debido a los “costes” asociados a su producción o mantenimiento que lo hacen no falsificable y, por tanto, indicador fiable de un tipo de calidad en el que están “interesados” los receptores de la señal. En este sentido, el ejemplo clásico: la cola del macho del pavo real (o su exagerada longitud) sería un hándicap. Solo los individuos de alta calidad serían capaces de exhibir esos rasgos muy exagerados y, aun así, estar en perfecto estado de salud. No hay que explicar nada más para entender lo que queremos decir. Es una idea relativamente sencilla y, en su tiempo, revolucionaria, que desde los años 70 es conocida como teoría del hándicap. El uso del término, sin embargo, ha sido duramente criticado, sobre todo en la última década. La crítica más reciente, publicada en 2020 en *Biological Reviews*, considera que el hándicap es una hipótesis errónea “convertida” en un principio científico (Penn y Számadó, 2020). En realidad, Szabolcs Számadó, investigador del Departamento de Sociología y Comunicación de la Universidad de Tecnología y Economía de Budapest, es el principal adalid contra el hándicap. Su primer artículo publicado en revistas recogidas en el SCI fue una crítica a la validez de la teoría del hándicap usando un modelo teórico (1999b), y 8 de sus 32 artículos son críticas directas al concepto (Számadó, 1999a; Lachmann *et al.*, 2001; Számadó, 2003, 2011, 2012; Számadó y Penn, 2015, 2018; Penn y Számadó, 2020). El análisis de estas y otras críticas muestra que sus argumentos principales están basados en cuestiones semánticas y no tanto en la esencia de la idea, pero provocan un efecto de tal magnitud mediática que la percepción general puede ser que el modelo del hándicap no es válido. De hecho, una búsqueda rápida en WOS de artículos

publicados desde 1999 con la palabra hándicap en el título y relacionados con selección sexual, nos proporciona un listado de 53 contribuciones, de las que solo 10 son meta-análisis (1), revisiones (5) o modelos teóricos (4), pero 5 de esas 10 afirman de forma rotunda que el modelo del hándicap no es válido. ¿Es el hándicap una hipótesis errónea (Penn y Számadó, 2020) y una falacia (Számadó, 2011), o esta oleada de críticas podría reflejar un sesgo en el interés por (o en la publicación de) ideas (aparentemente) novedosas en la forma de críticas no demasiado fundadas a un principio ya aceptado? ¿Es solo una estrategia rentable en términos de producción de artículos?

En este artículo voy a tratar de aportar mi visión actual, como estudioso de la selección sexual que considera el modelo del hándicap una forma “elegante” de unificar la explicación de la evolución de las señales honestas de calidad (Martín-Vivaldi y Cabrero, 2003) y que explico en las materias de Biología Evolutiva y Etología del grado de Biología en mi universidad. Para ello, empezaré por revisar qué aportó la hipótesis del hándicap al estudio de la evolución de los caracteres sexuales secundarios. A continuación, expondré brevemente las principales críticas que recibí la propuesta de Zahavi y la forma en que quedaron resueltas hasta considerarse un principio aceptado mayoritariamente. Finalmente, analizaré en más detalle qué base tienen las críticas más recientes y hasta qué punto devalúan o no la consideración de las señales honestas como hándicaps. En gran parte, ese trabajo lo realizó Amotz Zahavi respondiendo en sucesivos artículos a sus detractores, aunque tras su fallecimiento en 2017, y pese al reconocimiento a su importante contribución por varios relevantes biólogos

evolutivos y colegas (Anderson, 2017; Clutton–Brock y Ridley, 2017; Lotem *et al.*, 2017; Maklakov, 2017; Møller, 2017), la “voz” de los críticos “resuena” ahora sin respuesta.

No pretendo realizar una revisión exhaustiva de lo escrito sobre el modelo del hándicap, por lo que solo incluiré las referencias más significativas para las cuestiones de interés. Las críticas son principalmente sobre cuestiones teóricas de los modelos de evolución de señales y los términos utilizados, por lo que no voy a centrarme en sistemas de estudio de animales concretos, excepto para ayudar a la interpretación de lo que significan los diferentes conceptos tratados.

Señales de calidad, qué información transmiten y cómo lo hacen

Los caracteres sexuales secundarios en los que se basa la elección de pareja, y que no constituyen herramientas útiles en la lucha física directa entre individuos, supusieron la principal dificultad para entender completamente el funcionamiento de la selección sexual, hasta el punto de ser considerado el tema de la biología evolutiva que ha presentado mayores dificultades para los teóricos (Maynard Smith, 1991). A pesar de ello, desde el propio trabajo de Charles Darwin al presentar la Selección Sexual como un proceso especial, la posibilidad de que esos rasgos estuvieran relacionados de alguna manera con el “vigor” de sus portadores estaba presente (Darwin, 1871). Las preferencias se producen hacia versiones más elaboradas, más grandes o más vistosas de un mismo carácter (**Figura 1**), sugiriendo que más implica que se es mejor en algo. Los individuos

estarían pues eligiendo a las mejores parejas según esos rasgos. Esa sugerencia de que los ornamentos puedan ser indicadores de algún tipo de calidad está implícita o explícitamente incluida en el tratamiento de la elección de pareja presentado por el propio Charles Darwin (1871), por Ronald Fisher (1915) y, posteriormente, por George Williams (1966) (revisado en: Maynard Smith, 1991; Andersson, 1994; Moreno, 2013). Darwin explicó la evolución de las preferencias de emparejamiento planteando que en la elección se preferirían no solo los individuos más atractivos, sino también los más vigorosos. Fisher resaltó que los ornamentos por sí mismos no tienen valor y que su importancia deriva de estar asociados al vigor y la “aptitud” general, constituyendo así un “índice” de esa calidad. Williams destacó las ventajas obtenidas por las hembras al elegir machos más aptos, pues esa aptitud tendería a ser heredada por los descendientes. Esto sucedería, según el propio Williams, porque la salud y el estado nutricional afectarían al completo desarrollo de los caracteres sexuales secundarios. Los argumentos básicos del posible funcionamiento de los ornamentos como indicadores de calidad y de la evolución de las preferencias por la obtención de “beneficios genéticos” (o “buenos genes”) estaban pues ya bien establecidos en los años 60. Sin embargo, en ninguno de estos casos se llegó a proponer algún mecanismo por el que esos rasgos pudieran transmitir información válida sobre la calidad del portador. De hecho, esta visión quedó en el olvido durante mucho tiempo, principalmente por la consideración de que la aptitud general, o eficacia biológica, tendría muy baja heredabilidad (Taylor y Williams, 1982), pero también por la ausencia de un mecanismo que

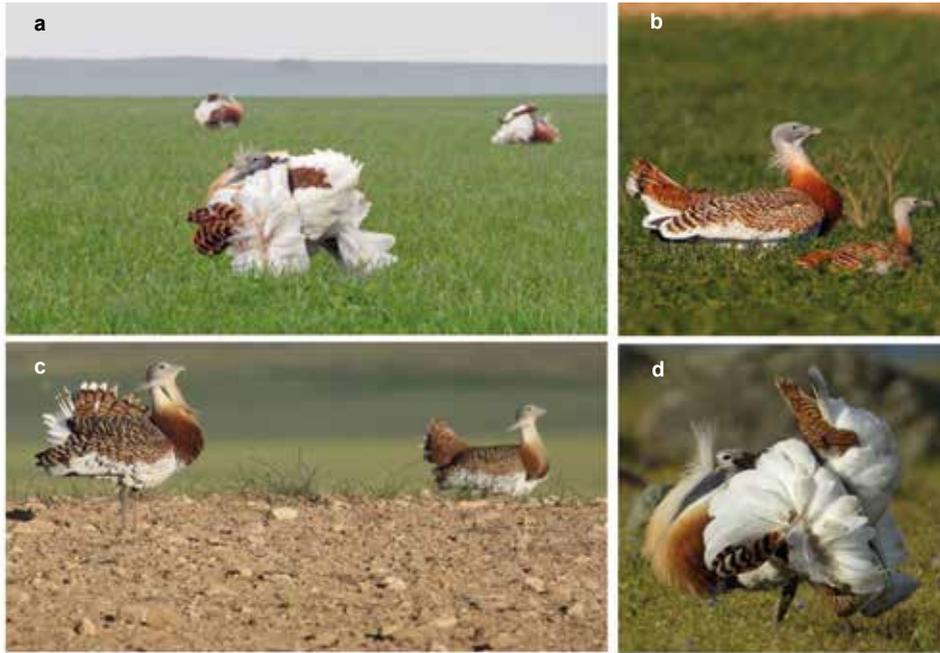


Figura 1. La avutarda (*Otis tarda*) es un ave poligínica en la que los machos no realizan ningún cuidado parental ni defienden recursos útiles para la reproducción. **(a)** En el periodo de cortejo, los machos se exhiben en agrupaciones denominadas leks y las hembras acuden para comparar a los machos y elegir con cuál copular. **(b)** Existe un marcado dimorfismo sexual, tanto en tamaño como en ornamentos, siendo los machos mucho mayores que las hembras y desarrollando éstos un plumaje llamativo que incluye un contrastado patrón blanco y negro en cola y alas, unas largas bigoterías grises, y un buche hinchable cubierto de plumas rojizas. **(c)** Los distintos machos difieren en el desarrollo de los ornamentos. **(d)** En las exhibiciones, los machos adoptan complicadas posturas que ponen especialmente de manifiesto estos rasgos, manteniendo las bigoterías erectas en vertical, girando alas y cola para mostrar las partes blancas e hinchando el buche. Esta postura se completa con danzas y persecuciones ante las hembras (ver video en <https://youtu.be/gfo-VzJdH7Q>), que realizan su elección en base a esas características. Créditos fotografías: a) Great Bustard Group, b) Francisco Contreras Parody, c) EFE/Beldad, d) Ignacio Yúfera.

permitiera entender la relación entre la exageración de un ornamento y la calidad del individuo.

Como consecuencia, el paradigma que dominó la interpretación de la evolución de caracteres sexuales secundarios por elección de pareja fue el propuesto por Ronald Fisher (1930).

Según Fisher, la mera aparición de una preferencia en las hembras por determinado carácter no exagerado conduciría a un proceso de selección desbordada a favor del carácter, al unirse en la descendencia, por herencia, el carácter y la preferencia por él. Según la hipótesis de Fisher, incluso si en origen el

carácter preferido estuviera relacionado con la calidad individual, el proceso de selección desbocada lo llevaría a un desarrollo por encima del óptimo en términos de viabilidad y, por tanto, la exageración del rasgo no tendría nada que ver con la calidad de los individuos.

Una cuestión fundamental que ha dirigido la historia del estudio de la elección de pareja son los costes asociados a la producción y mantenimiento de los ornamentos, así como los de elegir pareja basándose en ellos. En *El origen del hombre y selección en relación al sexo*, Darwin ya ponía de manifiesto el aparente coste de los ornamentos y, de hecho, fue la dificultad para entender estos rasgos, aparentemente perjudiciales en términos de viabilidad (revisado en Maynard Smith 1985), lo que le llevó a considerar la Selección Sexual como una fuerza selectiva diferente:

No obstante, la selección natural determinará que dichos caracteres no sean adquiridos por los machos victoriosos si han de ser muy perjudiciales, ya sea porque significan gastar gran parte de sus necesidades vitales, ya sea porque los exponen a cualquier peligro grande. Sin embargo, el desarrollo de determinadas estructuras (...) ha sido a un extremo fantástico, y en algunos casos a un extremo que, en lo que a las condiciones generales de vida se refiere, puede ser algo perjudicial para el macho. (Darwin 1871, texto de la edición traducida de 2009 de editorial Crítica)

Para Darwin, el coste impuesto por los ornamentos en términos de supervivencia limita el desarrollo que pueden alcanzar, pero admite que el tamaño que es observable en ellos en la naturaleza debe implicar perjuicios a la supervivencia de los portadores. Esto se-

ría posible porque las ventajas que les confiere en términos de número de descendientes producidos superarían las derivadas de una adaptación más perfecta a sus condiciones de vida. De forma similar, en el modelo de Fisher, los costes de producción y mantenimiento de esos rasgos exagerados constituyen una dificultad para la evolución de los caracteres sexuales secundarios.

Esta visión cambió por completo con el planteamiento por parte de Amotz Zahavi de que son precisamente los costes asociados a la exageración de los caracteres sexuales secundarios los que determinan que esos rasgos sean preferidos en la elección de pareja. Zahavi justificaba esta afirmación llamando la atención sobre el hecho de que los costes impuestos por un ornamento exagerado harían más difícil la vida a su portador, de forma que la supervivencia y el desarrollo de las actividades normales a pesar de portar el ornamento estarían sirviendo de prueba de la calidad de esos individuos (Zahavi 1975). De esta manera, los ornamentos funcionarían como señales honestas de calidad gracias a que sus costes impedirían su “falsificación”. La selección favorecería las preferencias por estos rasgos porque siempre serían “informativos” de la calidad en contraposición a otros poco costosos que pudieran ser desarrollados de forma similar por todos los individuos. Zahavi denominó a este tipo de caracteres hándicaps como manera de destacar que el coste que imponen a los portadores no es un “efecto secundario” de la exageración a causa de la elección, como sugiere el modelo de Fisher, sino que la elección se produce hacia esos rasgos precisamente porque son costosos. Zahavi remarcó un aspecto importante de esos hándicaps y es que la naturaleza de los distintos ornamentos,

al conllevar tipos diferentes de costes, los haría informativos de tipos particulares de calidad en los que pudieran estar interesados los receptores. El modelo del hándicap “revolucionó” de manera ingeniosa (Maynard Smith, 1991; Møller, 1994; Moreno, 2013) la interpretación de la evolución por selección inter-sexual (y de las señales en general Zahavi, 1981, 1987, 1991; Johnstone y Grafen, 1992; Zahavi y Zahavi, 1997). Zahavi resolvió el principal problema que dejó pendiente el trabajo de Darwin, recuperando la señalización honesta como la hipótesis principal de causa de evolución de las preferencias por caracteres sexuales secundarios exagerados.

Los difíciles “primeros pasos” de una propuesta ingeniosa

Antes del artículo del hándicap de Zahavi, solo hay evidencias confusas de alusiones a que la señalización deba ser costosa. El propio Zahavi indica que, entre las formas de transmitir información, Emlen (1973) había sugerido alguna que iba en esa línea. Maynard Smith (1991) reivindicó haber argumentado costes de elaboración para señales que deben competir por la atención (lo que había llamado “anuncios” frente a “avisos”; Maynard Smith, 1958). En realidad, en su artículo de 1958 distingue entre la exageración de los anuncios (como la cola del pavo real) y la “simplicidad” y diseño “no demostrativo” en los avisos (como la cabeza negra de las gaviotas adultas). En el artículo original no hay alusión a los costes, aunque en su revisión de 1991 de los mismos ejemplos los califica como costosos (anuncios) o “baratos” (avisos), y en cualquier caso transmitirían información honestamente. Bajo

esta visión, no es imprescindible el coste para que una señal sea honesta.

Por el contrario, Zahavi remarca la necesidad del coste, pues si no hay algo que impida que todos los individuos puedan desarrollar el carácter de igual manera, los de baja calidad también lo desarrollarían, por lo que el rasgo perdería su valor informativo y los receptores dejarían de fijarse en él (**Cuadro 1**). Según Zahavi, siempre que emisor y receptor tengan un “conflicto de intereses”, la señalización honesta tiene que ser costosa. Los tipos de costes implicados y hasta qué punto todas las señales necesitan ese coste, han sido motivo de controversia (Zahavi, 1987, 1992; Johnstone y Grafen, 1993; Zahavi, 1993; Lachmann *et al.*, 2001; Maynard Smith y Harper, 2003; Searcy y Nowicki, 2005; Fraser, 2012; Biernaskie *et al.*, 2014), aunque el mismo Maynard Smith reconoció que en el contexto de elección de pareja probablemente sea cierta la necesidad de señales costosas (Maynard Smith, 1991).

Una parte importante de las dificultades iniciales que encontró la hipótesis del hándicap se debió a que, a pesar de la lógica planteada por Zahavi y las evidencias empíricas de relaciones entre rasgos preferidos y estimas de calidad de los individuos, los biólogos teóricos fallaron en reproducir una situación con exageración de los ornamentos y aumento de la frecuencia de la preferencia por ellos cuando simulaban la evolución de la elección de pareja en modelos genéticos. Todos los intentos de modelar esa evolución del hándicap fracasaron, obteniendo que los costes de portar el ornamento para la viabilidad de los descendientes sobrepasaban los beneficios que otorgaba el rasgo para el emparejamiento (revisado en Maynard Smith, 1985), por lo que no podría evolucionar la exageración del

carácter (para una revisión detallada de todos los modelos y sus resultados ver Møller, 1994). Los dos primeros modelos que pusieron a prueba la idea fueron los de Maynard Smith (1976) y Davis y O'Donald (1976), que simularon el escenario de un “hándicap epistático puro”, en el que la correlación entre la presencia del ornamento y la calidad de los individuos dependía de la menor viabilidad de los individuos de baja calidad que heredaran el carácter (**Cuadro 1** y **Figura 2**). Aunque la formulación inicial de la hipótesis se hizo en términos de viabilidad (Zahavi, 1975), en un artículo posterior en respuesta a estas críticas,

Zahavi llamó la atención sobre la falta de correspondencia con la realidad de estos modelos simples y sus supuestos (Zahavi 1977a). En él dejaba claro que la forma en que un hándicap y la calidad individual están relacionados no debe ser un simple efecto aditivo, sino que la expresión de los rasgos podría estar regulada de forma más compleja, y que el fenotipo en vez del genotipo sería el determinante de la presencia y el tamaño del ornamento. En este escenario, el gen para la posesión del carácter donde se expresa el hándicap podría haberse fijado en la población y estar así presente en todos los indivi-

Cuadro 1. Concepto de hándicap para Zahavi, y revisión de los usos de la palabra hándicap en la literatura científica para denominar a las señales honestas.

Concepto de hándicap de Zahavi

1. La correlación genética entre el rasgo utilizable como señal y la calidad del individuo está expuesta al engaño (Zahavi, 1975).
2. Debe haber una dificultad que impida que individuos de baja calidad puedan usar marcas de alta calidad (Zahavi, 1975)
3. El test impuesto por una desventaja (hándicap) del rasgo usado como señal, es una forma sencilla de evitar el “engaño” (Zahavi, 1977a)
4. Por ello, las señales deben ser costosas para ser honestas (Zahavi, 1977a, 1987, 1991)
5. Para un mismo individuo, cuanto más desarrollado esté el carácter que actúa como señal, más exigente ha sido el coste que la señal le impone (Zahavi, 1975).
6. Una señal es fiable si el coste para un individuo de alta calidad que informe de ello de forma honesta con una señal grande es menor que para un individuo “tramposo” que intente simular esa calidad con el mismo nivel de señal (Zahavi, 1987).
7. El nivel de exageración de la señal seleccionada de esta manera es una marca de la calidad del individuo (Zahavi, 1975).

Tipos de hándicaps según se ha usado el término en la literatura científica

1. **Hándicap “Zahaviano”** (Maynard Smith, 1985) = **hándicap epistático puro** (Iwasa *et al.*, 1991) = **hándicap fijo** (Maynard Smith, 1991). Primera interpretación dada por los biólogos teóricos al modelar el hándicap. Un hándicap sería un carácter determinado por un gen, que se expresa siempre de una forma similar y que, si está presente en un individuo, le causa un coste que es demasiado alto para los de baja calidad, disminuyendo su supervivencia. Los costes de la presencia del hándicap siempre son pagados por la descendencia que hereda el gen.
2. **Hándicap proporcional** (West-Eberhard, 1979) = **hándicap dependiente de condición** (Andersson, 1982; Maynard Smith, 1985) = **hándicap condicional** (Kotiaho, 2000) = **hándicap de elección estratégica** (Grafen, 1990a) = **hándicap estratégico** (Hutchinson *et al.*, 1993). En respuesta a los modelos del hándicap epistático puro, Zahavi (1977) remarcó que el nivel de desarrollo de los hándicaps no tenía por qué estar fijado genéticamente, sino que el rasgo se exageraría dependiendo de la calidad fenotípica. Esa exageración proporcional a (o dependiente de) la “condición” (de ahí los nombres usados para esta interpretación del hándicap) limitaría los efectos negativos de heredar el hándicap por la descendencia. Para Grafen (1990a) esa plasticidad fenotípica no está constreñida por la condición, sino que la selección de la estrategia óptima en el equilibrio para individuos de diferente calidad es la que lleva a una dependencia de la condición (de ahí el nombre de hándicap de elección estratégica).
3. **Hándicap revelador** (Maynard, 1985). Hay una correlación inescapable entre la naturaleza/estado de la señal y la calidad. En parte propuesto en relación a la sugerencia de Hamilton y Zuk (1982) de que la elección basada en rasgos afectados por los parásitos podría explicar los ornamentos y exhibiciones.
4. **Hándicap de inmunocompetencia** (Folstad y Karter, 1982). El efecto inmunosupresor de los andrógenos también responsables del desarrollo de caracteres sexuales secundarios en machos, sería el coste que limitaría su exageración en los individuos de menor calidad (en realidad sería un tipo particular de hándicap estratégico relacionado también con un papel central de los parásitos (Hamilton y Zuk, 1982)).
5. **Hándicap amplificador** (Fitzpatrick, 1998; Berglund, 200). Derivado del concepto de amplificador de Hasson (1989). Amplificador: rasgo seleccionado porque facilita la detección de diferencias en calidad a través de otras pistas o señales. Harper (2003) cuestiona que los amplificadores sean hándicaps.

Los rasgos interpretados originalmente como hándicaps reveladores han sido considerados posteriormente como índices o hándicaps condicionales (Collins, 1993; Biernaskie *et al.*, 2014). Bogaardt y Johnstone (2016) prefieren llamar reveladores a los amplificadores.

duos (es lo que Zahavi cree que ocurre habitualmente), pero la exageración de ese carácter dependería de la calidad fenotípica. De esta forma no se desarrollarían ornamentos que impongan costes de viabilidad altos a ningún individuo. Cada individuo construirá un ornamento del tamaño que sea capaz de portar sin sufrir mortalidad y, en consecuencia, el nivel de exageración del rasgo será una señal honesta de la calidad fenotípica (**Figura 2**). También Mary Jane West-Eberhard (1979) llamó la atención sobre la importancia de considerar las *estrategias condicionales* que pueden modular la expresión de los rasgos para imaginar un “hándicap proporcional” en el que el desarrollo del ornamento esté genéticamente programado para depender de la calidad del individuo portador. Esos ornamentos podrían así estar vinculados tanto a la calidad fenotípica como a buenos genes, si esa condición fenotípica es dependiente de la constitución genética del individuo. Al igual que Zahavi, West-Eberhard considera que la causa de la falta de apoyo a la señalización honesta a través de los costes de los ornamentos se debió a la utilización de modelos genéticos simples que no contemplaban la “plasticidad” fenotípica (West-Eberhard 2003). Sin embargo, la consideración de esa plasticidad fenotípica como una “estrategia” con la posibilidad de modificar la expresión del ornamento; lo que se ha venido a llamar “hándicap de elección estratégica” (Grafen 1990a) o “hándicap estratégico” (Hutchinson *et al.*, 1993) (términos no usados por Zahavi pero que se identifican con la visión explicada en 1977 según Alan Grafen, 1990a), demostró de forma reiterada su capacidad para recrear la evolución de los ornamentos y las preferencias por ellos (revisado en Møller, 1994). Los trabajos y modelos

de Grafen (1990a, b) fueron los primeros que, de forma más clara, reivindicaron la validez del hándicap.

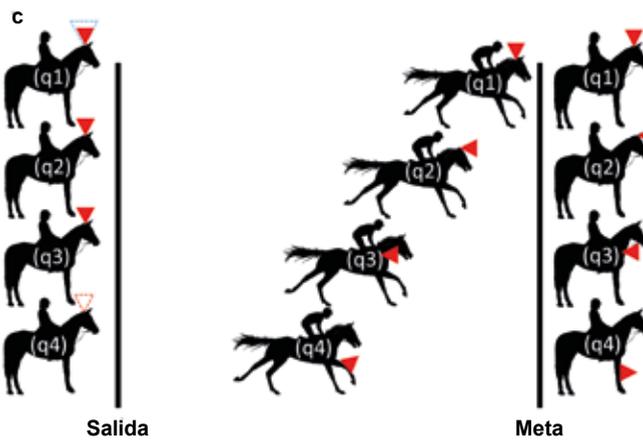
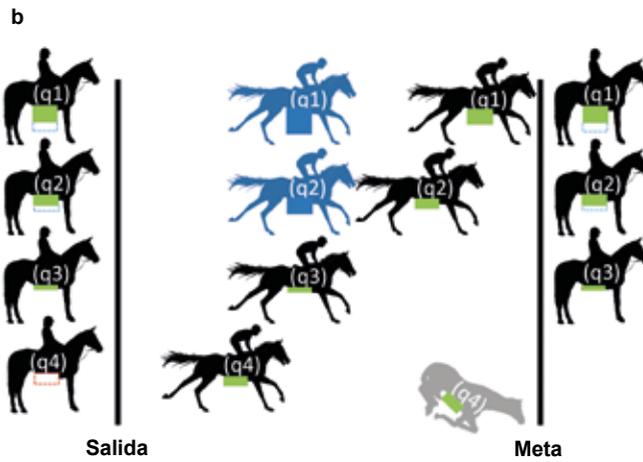
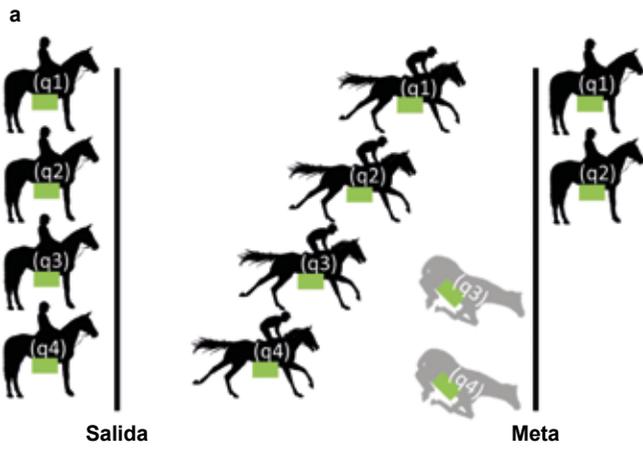
Zahavi nunca distinguió tipos de hándicaps con distintos nombres, aunque los distintos supuestos de los sucesivos modelos llevaron a considerar como posibilidades alternativas los hándicaps “epistáticos puros” (o “fijos”), los reveladores, los condicionales, los estratégicos y hasta los “amplificadores” (**Cuadro 1 y Figura 2**). Los ornamentos extravagantes, por tanto, encajan bien en el modelo de un hándicap estratégico, en el que los individuos invierten de acuerdo a su condición, por los costes diferenciales que un tamaño determinado de señal impone a los de diferente calidad, transmitiendo así esa información de forma fiable.

Llegados a este punto, en el que la plausibilidad de la hipótesis del hándicap fue aceptada de forma general, el uso de la palabra hándicap para expresar distintas formas de transmitir información honestamente se extendió en la literatura científica. En cualquier caso, conviene aclarar la terminología disponible para referirse a las señales, a los rasgos informativos que no son señales, e incluso recuperar la discusión de lo que se han denominado “señales convencionales”, “insignias de estatus” o “amplificadores” como alternativas a los hándicaps (**Tablas 1 y 2**). En palabras de Maynard Smith y Harper (2003), es necesario poner orden en el caos existente sobre nomenclatura en el campo de las señales.

¿Es posible un esquema consensuado de los tipos de señales biológicas?

Aunque se han realizado varias revisiones que tratan de establecer una clasificación de señales y unificación

Figura 2. El término inglés “hándicap” como acepción principal significa “desventaja o dificultad” (ver **Cuadro 2**). También se usa en contextos deportivos para referirse a pesos o resta de puntos que se imponen a los competidores de mayor nivel para igualar las posibilidades de victoria (**Cuadro 2**). En el tratamiento del modelo del hándicap, en ocasiones se ha considerado que el término debería entenderse como analogía a los hándicaps deportivos. Aunque el modelo no implica eso (ver apartado final), es una metáfora útil para comprender qué implican los diferentes tipos de hándicaps biológicos que se han establecido y lo que no serían hándicaps según distintos autores. En la figura, los cuatro caballos tienen calidades diferentes que no se pueden apreciar directamente ($q_1 > q_2 > q_3 > q_4$). Los rectángulos verdes (**a** y **b**) son pesos añadidos a los caballos para disminuir su rendimiento. En la salida, todos tienen sus pesos asignados por un “handicapper” (juez que, conociendo el rendimiento medio de los caballos en sus competiciones anteriores o por algún otro mecanismo, decide el peso extra que debe llevar cada caballo). Los pesos asignados afectan a la forma en que cada caballo se desenvuelve en la carrera. Los triángulos rojos (**c**) son estructuras ligeras pero inestables que no dificultan correr, pero que se descolocan si el caballo no mantiene una trayectoria y ritmo uniforme. La carrera puede entenderse, para el símil de la Selección Sexual, como una analogía del periodo desde la madurez sexual hasta la época de emparejamiento, o como una exhibición en el momento de emparejarse (ver texto). Los caballos que no llegan a la meta han fallecido o disminuido sus posibilidades de supervivencia. Tras atravesar la meta, y sin saber el resultado de la carrera, simplemente observando el tamaño del rectángulo verde que lleva cada caballo (**b**) o la posición del triángulo rojo (**c**) se puede saber su calidad relativa. En (**b**), una vez establecido el sistema, y tras algunas carreras, se puede saber la calidad de los contendientes antes de la carrera por el hándicap asignado a cada uno: **(a) modelo del “hándicap epistático puro” (también llamado “hándicap fijo”)**. Todos los competidores tienen un hándicap grande del mismo tamaño. Para los de peor calidad el hándicap disminuye mucho la probabilidad de sobrevivir. Eligiendo a los supervivientes que llevan el hándicap se está eligiendo a individuos de calidad alta. Este tipo de funcionamiento del hándicap se demostró no plausible por los modelos teóricos que se desarrollaron para comprobar la propuesta de Zahavi. John Maynard Smith, principal crítico de la hipótesis, fue quien en cierto modo representó los cambios en la opinión científica sobre el hándicap hasta su aceptación como un principio válido. En este video (<https://www.youtube.com/watch?v=PWJ6Nyvsp-M>) se puede escuchar la explicación de sus conversaciones con Zahavi y su cambio de visión sobre el hándicap, aunque en opinión del propio Zahavi, expresada en público, ¡nunca llegó a entenderlo! (Møller, 2017). **(b) modelo del “hándicap condicional” (también llamado “proporcional” o “estratégico”)**. Los competidores tienen asignado un hándicap mayor cuanto más alta es su calidad. Todos los individuos que desarrollen el nivel asignado de hándicap tienen una probabilidad alta de sobrevivir. El caballo con q_4 , por ser el de menor calidad, no tiene que llevar hándicap (no tiene rectángulo verde en la salida). Si decidiera llevar un hándicap mayor que el que le corresponde (recuadro rojo) para simular alta calidad en la meta, verá reducido su rendimiento y tendrá baja probabilidad de sobrevivir. El recuadro azul sin relleno en los caballos q_1 y q_2 representa cuánto habría que aumentar sus hándicaps para que el rendimiento de todos los caballos se igualara (caballos azules). Esa situación representada en azul sería la que se correspondería con un hándicap deportivo. En este caso particular, el hándicap total (recuadro verde+azul) es más del necesario para que sea una señal honesta de calidad, que se puede conseguir con el peso verde. El hándicap de Zahavi solo necesita los pesos verdes, mientras que el deportivo necesita los verdes+azules. **(c) modelo del “hándicap revelador”**. El hándicap (triángulo rojo) no afecta a la supervivencia ni el rendimiento, pero es difícil de mantener en buenas condiciones. Observando su estado en la meta se puede saber la calidad relativa de los competidores. Si los individuos de menor calidad decidieran no llevar el triángulo (línea discontinua roja en q_4), por la ausencia del hándicap serían identificados como de baja calidad. En este caso, o si los individuos de mayor calidad desarrollaran hándicaps más difíciles de mantener (línea discontinua azul en q_1), sería equivalente a un hándicap condicional.



de términos, el problema es que cada una propone esquemas diferentes (**Tablas 1 y 2**).

La diferencia más clara aceptada por todos se establece entre los caracteres que pueden transmitir información, pero no han evolucionado por su carácter informativo, que se llamarían “pistas” (en inglés “cue”) y los que han evolucionado por transmitir esa información, que serían señales (**Tabla 1**). Un ejemplo claro de pista sería la asimetría fluctuante (ejemplo usado por Maynard Smith y Harper, 2003), que es consecuencia de la inestabilidad en el desarrollo (Møller y Swaddle, 1997) y, por tanto, aunque puede servir para evaluar la calidad fenotípica individual, no ha evolucionado por ello. Si surgiera un rasgo que se seleccionara por facilitar la evaluación de la asimetría fluctuante, ese rasgo sí sería una señal según Maynard Smith y Harper (2003).

También hay acuerdo mayoritario en que las señales que se producen entre individuos que tienen los mismos intereses en que se transmita el mensaje, no necesitan de costes asociados para asegurar su honestidad. En este caso, aunque existiera la posibilidad real de falsificarlas, no se produce la falsificación, porque perjudicaría tanto al emisor como al receptor (señales “Informativas” para Grafen (1990a), “Cooperativas” para Hasson (Hasson 1997), “de coste mínimo tipo I” para Maynard Smith y Harper (2003); **Tablas 1 y 2**). En este aspecto, Zahavi es el único que tiene una visión un poco diferente, pues considera que en la mayoría de los contextos puede haber diferencia de apreciaciones (conflicto) entre individuos y seguir siendo necesario el coste, por lo que no todos los tipos de señales consideradas cooperativas lo serían para él, aunque también considera que los hándicaps se producirían

solo en contextos con conflicto de intereses entre emisor y receptor.

Un aspecto que ha estado continuamente en discusión es si existen señales honestas sin costes. La razón principal es que los distintos autores no se han puesto de acuerdo en qué considerar como una señal y tampoco en el tipo de coste que es importante (**Tablas 1 y 2**). Algunos críticos del hándicap como Számadó se han apoyado en visiones reacias a generalizarlo (como la de Maynard Smith y Harper que insisten en remarcar la existencia de “costes mínimos” de hasta cuatro tipos, **Tablas 1 y 2**) para poner en duda la validez del hándicap (ver revisión de las críticas en el apartado final), aunque como veremos, para hacerlo toman decisiones arbitrarias de qué costes considerar y cuáles no.

La falta de acuerdo en qué rasgos son señales o no y en cómo clasificar señales concretas, pone de manifiesto la dificultad intrínseca del objetivo de unificar términos. ¿A qué se debe esa dificultad?

Solución: la transición desde pistas a señales costosas es un continuo

La revisión de las clasificaciones de los rasgos comunicativos pone de manifiesto que los límites entre categorías son confusos, muchos tipos son difíciles de distinguir realmente entre sí, o incluso que la dinámica natural es el cambio evolutivo de unos tipos a otros. Los índices están en discusión como señales, los rasgos considerados reveladores pueden incluir desde índices hasta costosos hándicaps según autores, y el efecto amplificador de algunos rasgos podría hacerse condicional y conducir a la evolución de ornamentos exagera-

Tabla 1. Tipos de rasgos que sirven para obtener información sobre un individuo, según los autores que más influencia han tenido en la interpretación de las señales biológicas. Se sitúan en paralelo las definiciones y los tipos de señales que corresponden al mismo objeto para los diferentes autores. Los considerados hándicaps se marcan en rojo. Se indica qué es lo que garantiza la fiabilidad de las señales para cada uno de los autores (ver esos tipos de señales en **Tabla 2**).

Hasson (1994, 1997, 2000)	Maynard Smith y Harper (1995, 2003)	Grafen (1990b, 1990a)
Pista: característica del mundo, animado o inanimado, que puede ser usada por un animal como guía para futuras acciones.	Pista: la misma definición que Hasson	-
Señal: rasgo que impone a los emisores un coste y al mismo tiempo un beneficio causado por el efecto potencial sobre el comportamiento de otros individuos (receptores), normalmente por cambiar su estado informativo (conocimiento).	Señal: acción o estructura que altera el comportamiento de otros organismos, que evolucionó por ese efecto y que es efectivo porque la respuesta del receptor también ha evolucionado.	Señal: no llega a hacer una definición formal, solo una parcial de que tanto los receptores como los emisores de la señal obtendrán beneficios de sus acciones (para distinguirlo de las manipulaciones)
Hándicap: señal que es costosa, en el sentido de que los individuos de baja calidad pagan un coste relativo mayor que los de alta calidad. En el equilibrio evolutivo, la expresión de la señal es un indicador de la calidad/necesidad del emisor en la que está interesado el receptor.	Hándicap (= señal estratégica**): señal cuya fiabilidad está asegurada porque su coste es mayor que el requerido por los requisitos de eficacia. La señal puede ser costosa de producir o tener consecuencias costosas (por ejemplo vulnerabilidad).	Hándicap (= hándicap estratégico): señal que transmite información honesta sobre el emisor porque los niveles mayores de la señal son más costosos y los costes marginales del mismo nivel de señalización son mayores para los individuos de baja que de alta calidad. Todos los individuos podrían invertir en todos los tipos de señal, pero no lo hacen por los costes diferenciales asociados a su calidad real.
Fiabilidad por: - Trade-offs (hándicaps) - Diseño (amplificadores, índices, identidad y atención) - Convención (símbolos e iconos)	Fiabilidad por: - Coste estratégico (hándicaps) - Diseño (índices) - Interés común (señal de costes mínimos I) - Castigo (señal de costes mínimos II) - Acuerdo con asimetría previa (señal de costes mínimos III = índice) - Reputación ganada (señal de costes mínimos IV)	Fiabilidad por: - Costes diferenciales (hándicaps) - Diseño (no serían señales) - Interés común (informativas)

dos con costes diferenciales considerados hándicaps. Por ello, varios autores consideran que establecer límites entre ellos es poco natural (Gualla *et al.*, 2008; Bogaardt y Johnstone 2016).

Hay dos planteamientos que proponen el cambio evolutivo de unos rasgos comunicativos a otros. Por un lado, se ha sugerido que la aparición de un rasgo como amplificador de una pista de la calidad puede hacer que una exhibición empiece a ser preferida. En su forma inicial, un amplificador provocaría la aparición de un índice (por ejemplo, las infracobertoras caudales blancas de

la avutarda (amplificador) harían evidente la presencia de manchas de diarrea como índice de la infestación por parásitos intestinales; **Figura 3**). Dado que los amplificadores hacen más evidente la diferencia de calidad de los individuos, se esperaría la selección de genes modificadores que suprimieran su expresión en los individuos de baja calidad (Hasson 1989). Esto conduciría a una situación muy similar al hándicap condicional (expresión o no del ornamento dependiendo de la condición), aunque no existiría en principio otro tipo de coste para los individuos de baja

Tabla 2. Tipos de señales según los autores que más influencia han tenido en la interpretación de las señales biológicas. Se sitúan en paralelo las definiciones y los tipos de señales que corresponden al mismo objeto para los diferentes autores. Los considerados hándicaps se marcan en rojo. Grafen difiere de los demás en no considerar como señales los índices, porque se observa directamente el contenido del mensaje. Searcy y Nowicki (2005; no incluido en la tabla), por el contrario, consideran los índices como señales y como hándicaps. Para Maynard Smith y Harper, los índices están asociados al mensaje de forma fiable porque no pueden ser falsificados. De este modo, los rasgos que están unidos de forma no falsificable a su significado por diseño (Hasson, 1997; Vanhooydonck *et al.*, 2007), para algunos autores son señales cuya honestidad no está vinculada a costes, mientras que para otros no son señales, e incluso hay autores que los consideran hándicaps. Sin embargo, para Maynard Smith y Harper, las señales de costes mínimos están asociadas a su significado por otros motivos y pueden ser emitidas al mismo nivel por todos los individuos (podrían ser falsificables pero no se falsifican por motivos diferentes del coste diferencial). * John Maynard Smith y Oren Hasson mantuvieron correspondencia sobre cómo entender los índices y amplificadores, también sobre la definición de señales. Se puede leer en: <https://www.orenhasson.com/EN/july2000.htm>. ** En la correspondencia con Maynard Smith, Hasson llama la atención sobre lo poco adecuado que él encuentra que Maynard Smith llame a los “háncaps” “señales estratégicas” e indica que le recuerda a épocas en que los “háncaps” eran “ilegítimos”.

Hasson (1994, 1997, 2000)	Maynard Smith y Harper (1995, 2003)	Grafen (1990b, 1990a)
Entorno de elección	Proporcionan información sobre el emisor	Persuasivas
1. Señales de evaluación		
1.a. Activadores de evaluación		
- Háncaps de calidad	- Háncap	- Háncap
- Señales puramente atractivas o repelentes		
1.b. Señaladores de evaluación		
- Amplificadores	- Índice*	Indicador directo (no señal)
- Atenuadores	- Índice*	No señal
1.c. Señales de necesidad		
- Háncap general	- Háncap	- Háncap
2. Señales de reconocimiento		
- Camuflaje, señales de atención		
- Mimetismo, señales de identidad		
Entorno cooperativo		
- Símbolos, iconos, mentiras		
Entorno “lectura de pistas”		
- Señales falsas de persecución-disuasión; fingimiento de heridas		

calidad que el que quedara evidente su menor calidad, lo que Hasson denomina “costes de éxito de emparejamiento”. Bogaardt y Johnstone (2016) han modelado la evolución de esos amplificadores, una vez que su presencia se haga condicional, y han llegado a la conclusión de que esto haría que la preferencia de las hembras pasase a

basarse en el propio amplificador, que pasaría a ser el ornamento seleccionado (extensión del plumaje blanco, por ejemplo). Esto lleva a que su nivel de exageración se relacione con la calidad y a que se exagere cada vez más. En esta situación, el sistema puede terminar como un háncap en el que la información honesta de la calidad depende

de los costes del “amplificador exagerado” (Bogaardt y Johnstone 2016; por ejemplo los costes del plumaje blanco en **Figura 3**).

Por otro lado, un modelo reciente ha puesto de manifiesto que, en general, la transición entre las pistas y las señales muy exageradas y costosas es un continuo que depende evolutivamente solo del grado en que sea “fácil” o “difícil” distinguir la calidad basándose en la simple pista (Biernaskie *et al.*, 2018). Esta visión sugiere que puede haber rasgos indicadores de calidad libres de costes cuando existe una relación entre la calidad y el desarrollo del rasgo usado para detectarla en su óptimo no-informativo (debido a selección natural por otras presiones, sin que intervengan ventajas comunicativas). Esta fase sería equivalente a una pista. Sin embargo, la pendiente de esa relación entre el desarrollo de la pista y la calidad condicionaría su posible evolución hacia exageraciones del rasgo que lo harían cada vez más costoso y su expresión dependiente de costes diferenciales (hándicaps). Pendientes menos acusadas de esa relación inicial implican que es más difícil distinguir la calidad basándose solo en la pista, pero también que una pequeña exageración del rasgo no es muy costosa, por lo que sería rentable para individuos de alta y baja calidad. Conforme las pendientes fueran mayores, los costes de exagerar la señal serían especialmente altos para individuos de baja calidad, y al ser muy diferenciables de partida los distintos tipos de machos no haría falta su exageración. De esta manera, el coste de exagerar estaría detrás del origen de las señales exageradas, aunque las pistas más costosas en origen serían las que menos se exagerarían (como Zahavi sugirió en 1975).

La historia de los intentos de clasificar las señales y los modelos que pueden causar su evolución nos lleva a una conclusión muy similar a la que ya aventuró Zahavi: las preferencias de las hembras por los ornamentos de los machos, sea como sea que se originen, desencadenarán su exageración, y esa exageración conllevará costes asociados que, al no poder ser “financiados” con la misma facilidad por machos de alta y baja calidad, supondrá que se transmita de forma honesta información sobre la calidad de los individuos.

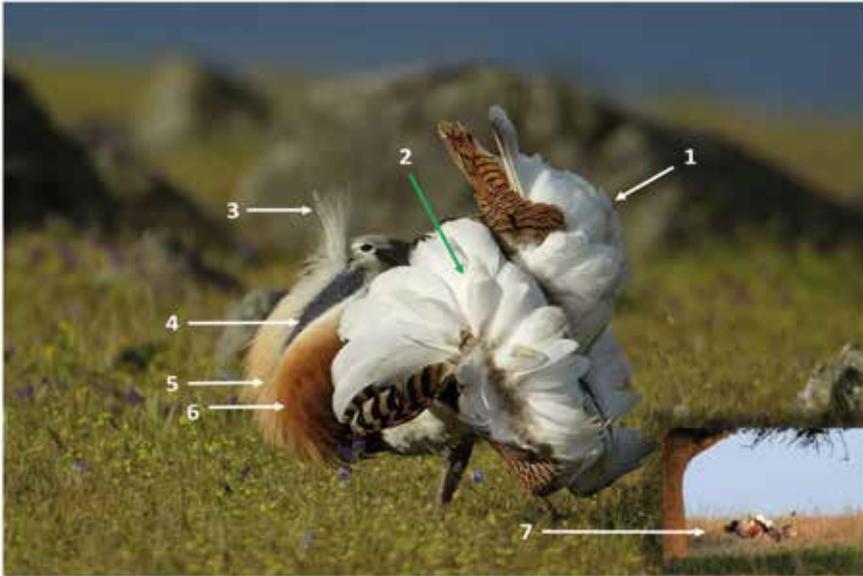
¿Sigue siendo válido el término hándicap?

Incluso después de la aceptación de la importancia de los costes para mantener la honestidad de las señales, el modelo del hándicap ha seguido siendo objeto de duras críticas que cuestionan su validez por distintos motivos.

Antes de entrar a explicar y discutir esas críticas, creo importante llamar la atención sobre que algunas de ellas han sido formuladas de una forma destructiva e incluso insultante, lo que por una parte pone en cuestión la objetividad de los críticos y, por otra, pone de manifiesto una falta de respeto inaceptable en un contexto científico incluso de completo desacuerdo con una idea. Desde mi punto de vista es un ejemplo de todo lo que no debería ser un científico en su labor de juicio, tanto sobre evidencias de una hipótesis, como sobre el trabajo de los demás (especialmente en las funciones de revisor que los especialistas tienen que realizar para las revistas).

Como veremos, gran parte de las críticas recibidas solo tienen sentido si se asumen ciertas cuestiones semánticas subjetivas sobre lo que significa

Figura 3. Atributos de la exhibición de los machos de avutarda como ejemplos de caracteres costosos. Aparte del notable dimorfismo sexual en tamaño (Alonso *et al.*, 2009), probablemente por la ventaja de este rasgo en la competencia intrasexual para establecer la jerarquía a principio del periodo reproductor (Alonso *et al.*, 2010a), los distintos rasgos exhibidos se relacionan con componentes de calidad y de éxito reproductor según los estudios disponibles. **(1)** Los machos exhiben las infracóberteras blancas incluso orientando esa zona hacia las hembras, que suelen examinar los alrededores de la cloaca picándolos. Estaría actuando como un amplificador (o revelador) que permite detectar manchas de diarrea como síntomas de parasitismo intestinal (éstas serían una pista del nivel de parasitismo). Dado que los machos consumen presas venenosas, aparentemente para combatir el parasitismo, también estaría funcionando como índice de resistencia al veneno y, por tanto, de la capacidad de defenderse de parásitos mediante automedicación (Bravo *et al.*, 2014). **(1 y 2)** La exposición de las plumas blancas de alas y cola, normalmente ocultas bajo el plumaje críptico dorsal, hace a los machos muy visibles incluso a varios kilómetros de distancia, aumentando su detectabilidad para las hembras, pero también para los depredadores. Es posible que esta exhibición esté actuando como hándicap que hace a los machos más vulnerables a la depredación. Al exponer las plumas de las alas, éstas están completamente contorsionadas, lo que dificultaría una rápida huida en caso de ataque. **(3)** La longitud de las bigoterías se relaciona con la edad, con el peso, y también con el éxito de emparejamiento de los machos (Alonso *et al.*, 2010a; Alonso *et al.*, 2010b). **(4)** Los machos hinchan notablemente el buche en las exhibiciones y acumulan grasa bajo la piel. Por un lado, esto hace más visible el patrón de color del cuello (sería un amplificador de ese índice), pero al mismo tiempo el buche crea una cámara resonante que amplifica los sonidos graves (Riede *et al.*, 2016) y puede servir de amplificador de un índice de tamaño corporal. **(5)** El patrón de coloración del cuello está relacionado con la edad y el éxito de emparejamiento (Alonso *et al.*, 2010a; Alonso *et al.*, 2010b). Las señales **3 y 5** intervienen indicando el estatus competitivo de los machos. El color del cuello podría ser un indicador convencional de estatus, pero al poseer carotenoides en la coloración podría ser un hándicap relacionado con efectos oxidativos (Alonso *et al.*, 2010a). Por otra parte, las bigoterías parecen dañarse en las peleas, por lo que podrían ser índices de habilidad competitiva y rango (Alonso *et al.*, 2010a), o insignias de estatus. Además, **(6)** las avutardas poseen en las plumas un pigmento (porfirinas) de color salmón que se degrada en pocos minutos si es expuesto al sol (Galván *et al.*, 2016). Dado que los machos de avutarda realizan sus exhibiciones orientando las plumas al sol (Olea *et al.*, 2010) y que el pigmento solo se recupera tras la muda, ese color podría ser un índice del tiempo que los machos han estado exhibiéndose y, por tanto, de la probabilidad de haber realizado pocas cópulas en la estación, lo que garantizaría la calidad del esperma (Galván *et al.*, 2016). **(7)** La duración de la fase de plena exhibición se relaciona con el número de hembras en el harén (Hidalgo de Trucios y Carranza, 1991). El tiempo dedicado a exhibirse también está relacionado con la condición física y con el tamaño de las bigoterías (Morales *et al.*, 2003). El cortejo directo a las hembras es además muy intenso, con una danza continua a su alrededor (ver www.youtube.com/watch?v=gfo-VzJdH7Q) por lo que debe ser un hándicap relacionado con condición física. Todo este tiempo no puede dedicarse a comer, por lo que también estaría relacionado con el nivel nutricional o la fortaleza física. (Fotografía de Ignacio Yúfera).



un hándicap, por lo que no invalidan en absoluto la consideración de las señales honestas como hándicaps, como pretenden los críticos. Las discutiré a continuación, después de un primer comentario sobre las particularidades de la forma de trabajar de Zahavi, que en parte han sido también usadas para minusvalorarlo.

Amotz Zahavi: una mente atrevida generadora de ideas controvertidas

El hándicap ha sido considerado en la bibliografía científica, desde una *hipótesis* para explicar la evolución de señales sexuales, pasando por un *modelo* del funcionamiento de la señalización honesta, una *teoría*, y hasta un *principio* general aplicable a la comunicación (revisado en Penn y Számadó, 2020). Zahavi consideraba que el hándicap era un principio general porque todas las señales honestas requerirían costes que dificultaran su falsificación y por ello llegó a defender

la conveniencia de sustituir la tradicional visión de la distinción entre Selección Natural y Selección Sexual por una entre Selección Natural y “Selección de Señales” (Zahavi, 1981, 1987, 2013) como un nuevo mecanismo de selección no contemplado previamente (John, 1997). Zahavi llegó a utilizar el hándicap como mecanismo para explicar otros problemas evolutivos conflictivos como por ejemplo el “altruismo” (Zahavi 1977b, 1995, 1996), al interpretar los actos altruistas como exhibiciones destinadas a señalar la calidad de los individuos. Como narra en la introducción de su libro (Zahavi y Zahavi, 1997), llegó a esta visión tras tratar de explicar primero la cola de un pavo real e ir comprobando lentamente con el tiempo que lo que servía para este fin era también aplicable a nuevos tipos de señalización u otros comportamientos. Ese camino lo recorrió sin desarrollar modelos teóricos, basándose solo en observaciones de las aves que estudiaba y en su lógi-

ca. Por ello la mayoría de sus argumentaciones no estaban basadas en pruebas sólidas. Esto le causó problemas de entendimiento con Maynard Smith (ver arriba), así como el que su obra pudiera parecer especulativa y falta de rigor (Ryan, 1998; Buchholz, 2000). A pesar de ello, es innegable que la originalidad de sus ideas resulta inspiradora (ver el agradecimiento explícito de Hasson, 1989), incluso en las sugerencias más atrevidas. Baste mencionar como ejemplo su intuición al proponer que debería existir un comportamiento de “castigo” (denominado “mafioso” posteriormente) en los parásitos de cría para forzar la aceptación de sus huevos por parte de los hospedadores (Zahavi, 1979), lo que Manuel Soler, Anders P. Møller, Juan. J. Soler y Juan G. Martínez encontraron ser cierto en el sistema del críalo y la urraca y posteriormente se confirmó en otros sistemas (Møller *et al.*, 1995; Soler *et al.*, 1995; Pagel *et al.*, 1998; Soler *et al.*, 1999; Hoover y Robinson, 2007).

No deja de ser algo subjetivo juzgar la supuesta visión “Panglossiana” de la naturaleza que tenía Zahavi (Ryan, 1998). Sin entrar en si el hándicap es de tan amplia aplicación como él afirmaba, creo justificado utilizar las palabras hipótesis, modelo y teoría para referirnos a la misma cosa (a diferencia de lo que opinan Penn y Számadó (2020)): la idea propuesta por Zahavi de por qué podrían evolucionar las señales costosas, que quedó validada por modelos teóricos y aceptada por la mayoría de científicos como la explicación a los caracteres extravagantes usados para señalar, ya sea en contextos sexuales o de otro tipo.

A continuación revisaré hasta que punto los aspectos fundamentales de la visión de Zahavi sobre la señalización honesta son o no consistentes.

La metáfora del hándicap deportivo y el supuesto “derroche”

Algunos modelos desarrollados para comprobar el hándicap lo cuestionan porque lo comparan con el hándicap deportivo, y eso lo igualan a que haya derroche (más gasto de lo necesario) en la señal (Getty, 1998, 2006). Sin embargo, Zahavi no hizo ninguna mención a los hándicaps deportivos al presentar su hipótesis en los artículos en *Journal of Theoretical Biology* (Zahavi, 1975, 1977a), ni tampoco usó la palabra o la idea de “derroche” para referirse a los caracteres exagerados.

El término hándicap, incluso en inglés, idioma en el que nace la hipótesis biológica de Zahavi, tiene como primera acepción “algo que dificulta una acción”. En el diccionario de la RAE en español, su primera acepción es “desventaja” o “circunstancia desfavorable” (**Cuadro 2**). Posteriormente se ha usado también para referirse a las “discapacidades” físicas de las personas (**Cuadro 2**). Ese significado de dificultad o desventaja es muy similar al sentido de utilización de hándicaps en deportes, pues es un valor numérico que mide la calidad de los contendientes y que se usa para imponer algún tipo de dificultad proporcional a la ventaja natural que tienen los mejores competidores (**Cuadro 2**). Que esas son las acepciones principales del término está bien representado en ese chiste del show de Bob Newhart norteamericano:

Jerry: *I didn't know you played golf, Bob. What's your handicap?*

Bob: *One of my arms is longer than the other.*

The Bob Newhart Show, American sit-com c. 1975

En la presentación de la hipótesis del hándicap, Zahavi usó el térmi-

Cuadro 2. Semántica de la palabra hándicap

Etimología: Origen del inglés. Primera referencia: Años 1650, de “hand in cap” refiriéndose a la mano puesta sobre una gorra donde los participantes de un juego de intercambio de bienes ponían sus manos cerradas. En la gorra se ponía una pequeña cantidad de dinero que estaba en juego, un árbitro neutral juzgaba la diferencia en el valor entre los bienes entregados por los dos jugadores, y ellos manifestaban su acuerdo (abriendo la mano) o no (manteniéndola cerrada) con el intercambio en esas condiciones. La primera referencia al uso son su significado actual en las carreras de caballos es de 1754. A partir de 1850 se usa para indicar “algo que dificulta una acción” y desde comienzos del siglo XX también para indicar una discapacidad. (<https://www.etymonline.com>; <https://hilo.hawaii.edu/~ronald/HandicapDefinition.htm>)

Diccionario RAE: (consultado el 13/03/2021). Del ingl handicap. 1. m. Desventaja o circunstancia desfavorable. 2. m. Dep. en hípica y en algunos otros deportes, competición en la que se imponen desventajas a los mejores participantes para igualar las posibilidades de todos. 3. m. Dep. En el juego del golf, número de golpes adjudicados antes de empezar a jugar.

Hándicaps deportivos

Golf: *Hándicap del jugador:* Es la valoración del nivel de juego de un jugador amateur. Hace referencia al número de golpes, generalmente por encima, que un jugador amateur realiza en un recorrido, respecto al par del campo (número de golpes estipulado = *hándicap del campo*). En una competición entre jugadores con distinto hándicap, el resultado final del concurso es estar al número total de golpes usado por cada uno, el número de golpes de su hándicap. El valor del hándicap mide por tanto la dificultad que tiene un jugador para completar los hoyos y la ventaja que se le da a ese jugador, y el valor del hándicap del hoyo es la dificultad de ese hoyo. (<https://www.golfsitges.com>)

Polo: Valoración del nivel de juego de un jugador o equipo, y compensación que se usa en el resultado final de un partido para dos equipos con distinto hándicap. En este caso el valor del hándicap se resta al número de goles, por lo que sería más bien una dificultad impuesta el equipo de mayor valor para ganar. ([https://en.wikipedia.org/wiki/Polo_hándicap](https://en.wikipedia.org/wiki/Polo_h%C3%A1ndicap))

Hípica: Es el peso que se añade a cada caballo, dependiendo de su rendimiento habitual o de otras estimas de su potencial, para igualar las posibilidades de vencer en una carrera. Es pues una dificultad impuesta a cada contendiente, directamente proporcional a las estimas realizadas de su “calidad” real. (<https://www.laequitacion.com/threads/que-es-el-handicap-en-las-carreras-de-caballos.24165/>)

Apuestas: Al imponer dificultades o ventajas a los contendientes según su “calidad” se hace más difícil saber quién va a ganar en una competición, por lo que las apuestas tienen más alicientes. Mientras que en una carrera de caballos el hándicap que pueda tener ese efecto es real (el peso añadido al caballo) (<https://www.laequitacion.com/threads/que-es-el-handicap-en-las-carreras-de-caballos.24165/>) en el fútbol por ejemplo se hacen de forma virtual en las casas de apuestas para aumentar la dificultad del acierto del resultado. Se paga más el acierto del resultado de un partido entre dos contendientes muy desiguales si es con una hándicap (restándole un número de goles al favorito) que sin él. (<https://www.apostar-y-futbol.com/que-es-handicap-apuestas-asiatico-europeo/>)

no varias veces a lo largo del texto. Primero para indicar que Fisher creía que *los machos que portan ornamentos que les suponen un impedimento* (verbo: “*handicap*” them) *son más atractivos porque sus hijos tienen más probabilidad de ser atractivos* (como forma de explicar la hipótesis de la selección desbocada). Después, para indicar que una revisión de los caracteres que parecen haberse seleccionado por selección sexual a través de la elección de pareja, deja claro que todos ellos deben probablemente ser un *handicap* (= dificultad o desventaja) para la supervivencia. En todas las ocasiones en las que lo usa, se está refiriendo a que el hándicap es una desventaja en términos de supervivencia (Zahavi 1975).

La primera vez que Zahavi hace alguna alusión explícita al símil deportivo del hándicap es en la presentación de su teoría de la “Selección de Señales” en 1987, aunque lo expresa como una supuesta autoimposición de un competidor que así es capaz de *aumentar la fiabilidad de su reclamación de superioridad* (Zahavi 1987). Sin embargo, Getty (1998), en su crítica, afirma que el concepto del hándicap proviene de una analogía deportiva, citando la descripción que Zahavi introduce en el libro publicado en 1997 junto con su esposa Avishag Zahavi. Allí se afirma en la introducción que *la inversión que los animales realizan en las señales es similar a los hándicaps impuestos a los competidores más fuertes en los eventos deportivos*.

¿Por qué es importante si en lo que estaba pensando Zahavi al hablar de hándicap era o no equivalente a un hándicap deportivo? En la **Figura 2b** se puede comprobar la implicación. Los hándicaps deportivos tienen como objetivo igualar las posibilidades de victoria de los competidores (**Cuadro 2**). Para que esto sea así, por ejemplo en competiciones hípicas, las cargas que se ponen a los caballos *tienen que causar una disminución de la velocidad de los más rápidos mayor que la que causan en los más lentos* (Getty 1998; pesos verdes+azules en **Figura 2b**). Sin embargo, esto no es necesario para que un hándicap haga a las señales honestas (pesos verdes en **Figura 2b**). Getty identifica el término hándicap de Zahavi con el peso “extra” que iguala a los competidores y concluye que las señales honestas pueden ser hándicaps pero no necesitan serlo (los pesos verdes serían señales honestas de calidad pero no serían hándicaps según esta visión, a pesar de que son costosos, más costosos para los individuos de menor calidad y su capacidad de transmitir información fiable depende de los costes asociados; (Getty, 1998)). Sin embargo, si comparamos esta definición restrictiva con lo que Zahavi ha explicado reiteradas veces que serían los hándicaps (ver **Cuadro 1**), queda claro que él se está refiriendo a la situación general de que las señales tengan que estar asociadas a costes y no a la situación particular de que se esté invirtiendo en ellas *más de lo necesario*, como se pretende deducir al criticar la analogía con el hándicap deportivo.

Los modelos modernos muestran que el coste diferencial de exagerar la señal para los individuos de baja calidad es el responsable de mantener la honestidad de las señales. Es lo mismo que Zahavi ha afirmado en sus escri-

tos (punto 5 del **Cuadro 1**). Desde los modelos de Grafen de 1990 (1990a, 1990b) a su reciente revisión de cómo explicar todos los tipos de señales que transmiten información de forma fiable (Biernaskie *et al.*, 2018), ha quedado claro que gran parte de las señales cumplen con las características que definen un hándicap según Zahavi. También ha quedado claro que algunos científicos teóricos han tratado de explicar las observaciones del mundo real reconociendo la aportación de Zahavi y manteniendo el término hándicap para las que cumplen con lo que él definió como tal. De hecho, Grafen (1990a) afirmó que *si observamos un carácter que refleja calidad, entonces debe ser un hándicap*, y que *el ornamento funciona como señal solo porque es costoso – el coste no es incidental* (Grafen, 1990b). En su versión más reciente del modelo de evolución de señales, Biernaski, Perry y Grafen muestran que las que transmiten información fiable se sitúan en un continuo, desde las pistas, sin costes pagados (que serían equivalentes a rasgos no seleccionados para señalar), a señales con costes pagados a los que llaman hándicaps (Biernaskie *et al.*, 2018). Desde el momento que el rasgo se exagera por encima del coste cero, se transforma en una señal que va aumentando sus costes y entra en el terreno de los hándicaps. En definitiva, para Biernaskie, Perry y Grafen, aunque las pistas y los hándicaps suponen costes diferentes en el equilibrio, son honestas por el mismo motivo: es demasiado costoso producir una señal deshonestas. En la situación libre de costes (pistas), el coste es el de un carácter del tamaño óptimo por sus funciones que no sean señalar. Cuando se selecciona su función como señal, los costes aumentan *por encima del óptimo no informativo* (Biernaskie

et al., 2018). Esto es lo que significa que las señales impongan derroche, simplemente quiere decir que implican gastar más en ellas de lo que sería necesario si no hubieran sido exageradas como señales. Ese es el sentido que ha tenido siempre para Zahavi, Grafen y otros defensores del hándicap la palabra derroche. Zahavi la usa por primera vez al referirse a casos en los que la señal es entregar un recurso (solo un tipo de hándicap de cuatro explicados): *para exhibir que se tiene una disponibilidad amplia de recursos, el emisor puede utilizar una señal que suponga derroche de recursos* (Zahavi, 1987). Después siempre se utiliza asociada a la exageración de las señales, típica de muchos ornamentos: *el problema central que la selección sexual presenta para la biología evolutiva hoy en día es la selección por la “extravagancia” y el derroche...* (Zahavi 1991). Nada de esto tiene que ver con los pesos azules del símil deportivo de la **Figura 2b**, como denuncia Getty (Getty, 1998, 2006), o con la interpretación de derroche que hacen Penn y Számadó (2020).

La supuesta “ineficiencia” de los hándicaps

En su intento por llamar la atención sobre lo especial de la selección de señales frente a la selección de otros tipos de caracteres, Zahavi quería destacar que mientras que en otros rasgos los costes de producción y mantenimiento son una consecuencia inevitable que la selección tiende a reducir (*cuanto menor sea la inversión necesaria para obtener un resultado particular, mejor*), en el caso de las señales, los costes son necesarios para que puedan funcionar como transmisoras fiables de información. Es en esa explicación

donde utiliza su argumentación de que la mayoría de los caracteres se seleccionan para ser “eficientes”, mientras que no sería así en las señales (Zahavi, 1991). Esta afirmación ha recibido varias críticas que llaman la atención sobre que las señales no son diferentes a otros caracteres en seleccionarse por su eficiencia. Jeremy L. John, está de acuerdo en lo especial de la necesidad de los costes para la fiabilidad de las señales, pero explica que esta forma de presentar la teoría del hándicap de Zahavi es *errónea pues, en realidad, ésta muestra que las señales son similares a otros caracteres adaptativos respecto a su eficiencia, ya que suponen costes y producen beneficios y debe haber un beneficio neto para que se seleccionen* (John 1997). Getty indica que la señalización fiable implica que *los emisores de mayor calidad deben ser más eficientes en convertir señales en eficacia biológica* (2006). Zahavi, evidentemente, era consciente de esa similitud a la hora de seleccionarse las señales como cualquier otra adaptación, y aclaró que si por costes se entiende una disminución de la eficacia biológica total, entonces los hándicaps no son costosos para los señalizadores honestos (Zahavi 2003). Aclara que solo los individuos tramposos disminuirían su eficacia si intentaran desarrollar un hándicap que no fuera adecuado para su calidad, así que lo que consiguen los costes de los hándicaps es “penalizar” la señalización deshonesto (Zahavi 2003). Sin esos costes las señales honestas no pueden funcionar y es en eso en lo que se diferencian de otros caracteres no señalizadores. No debemos pues entender el argumento de Zahavi como selección por la “ineficiencia” de los hándicaps en términos de eficacia biológica, como pretenden interpretar los críticos, sino de incurrir necesariamente en costes.

Costes de la señal: ¿de eficacia y estratégicos?, ¿pagados o no?, ¿costes diferenciales según calidad, o costes del engaño?

Una afirmación repetida en los modelos compatibles con la hipótesis del hándicap es que debe haber costes marginales diferenciales para individuos de baja y alta calidad (desde su implementación por Grafen, 1990a). Sin embargo, varios autores críticos han remarcado que, en muchas señales honestas, los costes pagados no son realmente altos y que, según otros modelos teóricos, los costes diferenciales en el equilibrio no son necesarios ni suficientes para explicar la evolución de la fiabilidad de las señales (revisado en Penn y Számadó, 2020). Vamos a ver en qué se basan estas afirmaciones y cuáles entran en conflicto y cuáles no con el modelo del hándicap.

En relación a la ausencia de “costes pagados”, Zahavi ya advirtió que una señal costosa y con costes diferenciales no implica necesariamente que los individuos estén incurriendo en un coste grande al producir o mantener la señal, sino que, si se eliminaran o redujeran esos costes, las señales no podrían funcionar (Zahavi, 1997). De hecho, la señalización honesta basada en costes estratégicos (**Tabla 3**) asume precisamente que los individuos están invirtiendo el nivel adecuado en sus señales, por lo que los costes pagados no tienen por qué ser altos. La existencia de costes marginales diferenciales implica que, para un mismo nivel de señal, los individuos de baja calidad pagarían un coste mayor, pero, a causa de ese potencial coste diferencial, esos individuos no exageran el rasgo más allá del óptimo individual (Fraser, 2012). El coste “potencial” (Higham, 2014) de una señalización no acorde con la propia calidad produciría que fal-

sificarla no fuera rentable. Esto no contradice el modelo del hándicap, porque, de hecho, en el modelo de Grafen se especifica que lo importante es que para evitar el engaño es necesario que *la señal que significa “soy de alta calidad” sea más costosa para el macho de baja que para el de alta calidad* (Grafen, 1990a). Esto no son costes pagados sino costes potenciales de aumentar demasiado la señal. Incluso si las señales producidas son de hecho baratas o libres de costes para los portadores cuando son fiables, esto es posible solo por ser una señalización costosa, tal y como expresa Ben Fraser: *la honestidad libre de costes es totalmente compatible con la idea clave de la teoría de la señalización costosa* (Fraser, 2012).

Se argumenta que es posible la señalización costosa sin que haya costes estratégicos y que por ello la existencia de costes diferenciales no es necesaria para la señalización honesta (Számadó, 2011; Penn y Számadó, 2020). Esta afirmación se basa, además de en la cuestión de si los costes son pagados o no, en la interpretación de que los *costes de eficacia* pueden ser suficientes para transmitir de forma honesta la información (Számadó, 2011). Számadó considera que una señal puede ser honesta porque hay costes elevados de engañar que pueden no ser estratégicos. En mi opinión esto es una tremenda contradicción. En un primer caso alude al *coste de eficacia*, indicando que *no todo el mundo tiene dinero suficiente para construir un faro*. En el segundo se refiere a los *costes de optimización*, entre los que incluye los castigos (“punishment”) que pueden sufrir en encuentros agresivos los individuos que no utilicen señales de estatus honestas (**Tabla 3**). Este segundo caso es el de las señales “convencionales” que trataré posteriormente.

Tabla 3. Tipos de costes de las señales. La primera clasificación mostrada es la propuesta por Fraser (2012) como modificación de la de Searcy y Nowicki (2005). La segunda muestra los dos componentes de los costes de las señales según el diseño (Guilford y Dawkins 1991) tal y como los interpreta Számádó (2011) para las señales que considera hándicaps, de costes mínimos, o libres de coste. Las cruces verdes representan niveles crecientes de costes de un tipo determinado según Számádó. Los costes de eficacia derivan de la propuesta de Tim Guilford y Marian S. Dawkins (1991) de que el diseño de las señales tiene un componente de eficacia (o “táctico”, diseño que permite que la información llegue al receptor) y un componente “estratégico” (que permite que la información de interés se transmita). Maynard Smith y Harper (2003) usan el término coste de eficacia como aquel necesario para que la información sea percibida de forma “fiable”, frente a aquellos que son necesarios por el principio del hándicap para asegurar la honestidad. Al relacionar directamente al hándicap con los costes estratégicos, se sugiere que estos son los que determinan si una señal es un hándicap o no. Hay que tener cuidado de todas maneras en cómo se interpretan esos dos tipos de coste, pues en el primero (de eficacia) también se alude a la propiedad de “fiabilidad” (en inglés “reliable”), que no fue usada por Guilford y Dawkins con ese significado. Para estos últimos autores, el componente de eficacia se refiere específicamente a la probabilidad de que la señal, una vez emitida, alcance el destino apropiado y provoque alguna respuesta. Se está refiriendo a cuestiones como “detectabilidad”, “discriminabilidad” y “memorabilidad”. Son todos aspectos que dependen de las capacidades de los receptores o del medio por el que las señales se transmiten. En mi opinión, no es correcto considerar costes de eficacia los necesarios para transmitir la información sobre calidad (ver texto).

	Fraser (2012)			Számádó (2011)	
	Desarrollo	Producción	Mantenimiento	De eficacia	Estratégicos
Impuestos		Vulnerabilidad Represalias Depredación Castigo	Depredación	Hándicap Señal de costes mínimos	XXX XXX
Intrinsecos	Energía Recursos	Energía Tiempo	Energía Dificultad en la alimentación	Señal libre de coste	X

Creo que con el primer caso (construir un faro) hay un problema de interpretación importante en lo que se consideran *costes de eficacia*. Siguiendo el concepto de componentes del “diseño” de las señales (Guilford y Dawkins, 1991), por eficacia se entiende la *probabilidad de que la señal, una vez emitida, alcance el destino apropiado y provoque alguna respuesta* (Tabla 3, Figura 4). Son todos aspectos que dependen de las capacidades de los receptores o del medio por el que las

señales se transmiten. Es decir, habría unos costes de eficacia iguales para todos los individuos emisores, que serían los necesarios para que la señal tenga el volumen mínimo, la conspicuidad mínima, etc., para ser percibidos por el receptor (Figura 4). Aquí no se incluye nada de lo necesario para que la señal transmita información sobre la calidad, eso serían cuestiones de diseño “estratégicas” (Guilford y Dawkins, 1991). Los costes de eficacia de la señal, por definición, NO PERMITEN diferenciar a un

emisor de alta y baja calidad, esos serían costes estratégicos. Sin embargo Számádó (2011), pretende convencer de lo contrario con el ejemplo del faro.

En realidad, para poseer una señal luminosa, el coste de eficacia no sería el de comprar un faro de gran tamaño, sino el de comprar cualquier construcción/luz capaz de ser detectada por el receptor, eso podría ser tan poco como una linterna o una caseta de perro con un foco. Pero eso se lo podrían permitir prácticamente todos los emisores, es el equivalente de un sonido de 10 US en la **Figura 4**, y no serviría para transmitir información sobre el poder adquisitivo. Si el objetivo de un faro es orientar a todos los barcos que naveguen por el Estrecho de Gibraltar para que localicen la costa y encuentren su camino (como es lo habitual), el coste de eficacia sería el de construir un faro detectable desde el otro lado del Estrecho y se invertiría en él porque los intereses de emisor y receptor son comunes (“señal de costes mínimos I” para Maynard Smith y Harper (2003)). Pero si el objetivo de un faro fuera atraer barcos de gran tonelaje a un puerto del Estrecho por las ventajas económicas de hacerlo, el coste de eficacia del faro sería el de hacerlo detectable a la mínima distancia a la que pueda navegar algún barco de gran tonelaje. En ese caso, los pueblos del Estrecho competirían invirtiendo en faros de mayor potencia para ser visibles desde la mayor distancia posible. Por otra parte, probablemente los barcos prefieran atracar en puertos de ciudades grandes y las podrían distinguir por la potencia de sus faros. Los costes de esas potencias mayores de los faros no son costes de eficacia, sino estratégicos.

El segundo caso de señal que según Számádó no necesita costes estratégicos para evitar el engaño es el de las

señales convencionales de estatus. En su artículo de 2001 con Michael Lachmann y Carl T. Bergstrom, presentan el babero negro del gorrión como un caso en el que el coste necesario para transmitir la información (lo llaman también coste de eficacia) es muy bajo (Lachmann *et al.*, 2001). Aquí se está utilizando incorrectamente el término coste de eficacia, como he explicado arriba. Pero lo más importante de este aspecto es que se considera que los costes impuestos por los receptores de la señal no son costes estratégicos y por ello no computan (al igual que hacen Maynard Smith y Harper 2003, ver “señal de costes mínimos II” en **Tablas 1 y 2**), por lo que los costes de la señal serían mínimos según estos autores y no deberían considerarse hándicaps. Pero, si el coste impuesto por los castigos sociales es esencial para mantener la honestidad de estas señales, ¿cuál es entonces la razón de decidir que los costes sociales no computen?

A través del tamaño del babero (**Figura 4**), los gorriones macho establecen jerarquías de dominancia, y los de baberos mayores sufren “desafíos” por otros machos, que pueden desencadenar peleas, más frecuentemente que los machos de baberos pequeños (Møller, 1987a, 1987b). Aunque se han estudiado otros tipos de costes vinculados a la expresión de este tipo de rasgos, como los impuestos por su dependencia de niveles de andrógenos que pueden tener costes fisiológicos de producción (“hándicap de inmunocompetencia” Folstad y Karter 1992), vamos a suponer que los costes fueran solo impuestos por los receptores. Este tipo de costes son considerados los responsables de que la señal no sea falsificada (Maynard Smith y Harper, 1988, 2003), pero, desde Maynard Smith y Harper (1995, 2003), varios de

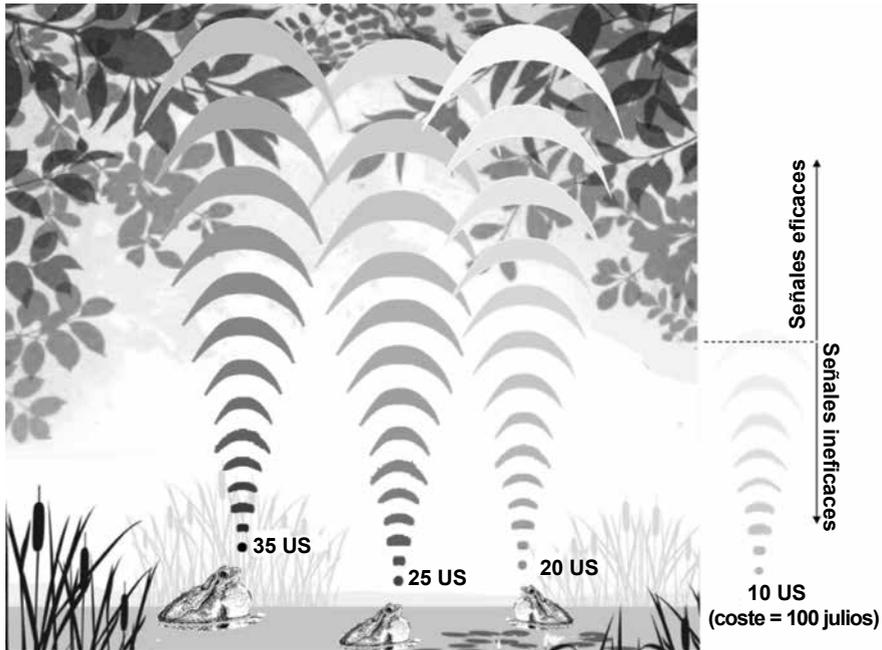


Figura 4. Explicación del coste de eficacia de una señal. Supongamos una especie de rana arbórea que deposita los huevos en charcas. En esta especie los machos cantan desde el agua y las hembras bajan a las ramas inferiores de los árboles en el periodo de elección de pareja. Una señal sonora solo puede evolucionar para atraer a las hembras si es capaz de alcanzar su posición en la parte baja del dosel arbóreo (ser eficaz). Por la distancia desde el agua y las condiciones del aire en este ambiente, el sonido debe emitirse al menos con una intensidad de 10 unidades de sonido (US, vamos a suponerlas de escala lineal) para ser detectable desde allí por el oído de las hembras. Dado que el coste energético absoluto de emitir un sonido de 10 US para un macho es de 100 julios, el coste de eficacia en el que incurren todos los machos emisores es de 100 julios. Según Maynard Smith y Harper (ver **Tabla 3**) una señal de costes mínimos sería una en la que solo se incurren en los costes mínimos para que la señal sea eficaz, por tanto se daría en el caso de que todos los machos emitieran un sonido solo de 10 US. En esa situación todos los machos serían detectables para las hembras que se sitúan sobre ellos, pero el sonido emitido no permitiría distinguir su calidad. Ahora imaginemos que el volumen que empieza a ser no rentable, por sus costes energéticos de producción, para el individuo de menor calidad (tiene menos energía disponible), es por encima de 20 US. El sistema solo podría empezar a funcionar como honesto en el momento en el que el individuo de menor calidad produjera una señal de 20 US y el de mayor calidad una señal de 20 US + X US. La diferencia en coste para el individuo de baja calidad entre producir la señal de 20 US y la de 20 + X US sería el coste estratégico que permitiría a la señal de sonido ser honesta. La energía en julios para producir una señal de 20 US sería el “coste mínimo” absoluto a pagar por todos los individuos para que la señal pueda empezar a transmitir información honesta y el coste absoluto pagado (en julios) sería mayor para los individuos de mayor calidad porque su señal es mayor (20 + X US). Sin embargo, el coste en eficacia biológica de producir señales en ese estadio mínimo para que la señal sea honesta no es mayor para el individuo de mayor calidad (es un coste relativo, tiene mucha más energía disponible) (**Tabla 3**).

los investigadores que han revisado las señales (Lachmann *et al.*, 2001; Searcy y Nowicki, 2005), se resisten (en propias palabras de Maynard Smith) a considerar los costes llamados de castigo (en inglés “punishment”) entre los responsables de la señalización honesta (Számádó tampoco considera costes los riesgos de peleas debidos a señales de amenaza; Számádó, 2003).

En contraposición a esta visión, Fraser (2012), al clasificar los tipos de costes de las señales, incorporó los costes de castigo, indicando que *el mantenimiento de la fiabilidad de las señales mediante el castigo a la deshonestidad debería incluirse dentro de la señalización costosa*. No parece justificado que ese tipo de costes se excluya y se considere a las insignias de estatus entre las señales de costes mínimos (**Tablas 1 y 2**).

Por todo ello, solo las señales usadas en contextos de intereses compartidos cumplen de verdad con los requisitos para considerarse de costes mínimos, lo que ya fue propuesto por Zahavi y Grafen como las excepciones a la necesidad de costes para la señalización honesta. El hándicap sigue siendo la forma de explicar la señalización honesta cuando los intereses de emisor y receptor difieren, a pesar de las argumentaciones de los críticos usadas para “devaluar” los costes de las señales.

¿El hándicap condicional y el estratégico no son un hándicap?

En sus artículos, Számádó defiende que lo único que puede considerarse un hándicap es el primer intento de modelarlo, que no fue fructífero (llamado hándicap epistático por Maynard Smith, **Cuadro 1, Figura 2**), y que evidentemente no era la única posibilidad en que Zahavi estaba pensando al proponer el hándicap de forma verbal (Za-

havi, 1975, 1977a). Sin embargo, Számádó llega a proponer un tipo nuevo de hándicap que llama “hándicap negativo” (Számádó, 2003), que nadie ha utilizado antes, lo cual es bastante contradictorio con la pretensión anterior de que solo la versión inicial del hándicap se puede llamar como tal. Számádó así llega a auto–erigirse en la única persona que entiende y sabe decidir lo que es un “hándicap” y lo que no (Számádó, 2003; Penn y Számádó, 2020). Es cuando menos paradójico que el proponente del término, los que convencieron con modelos teóricos de que podía funcionar, los que primero fueron críticos y luego aceptaron su validez y todos los investigadores que han realizado experimentos muy valiosos sobre señales costosas estén interpretando mal lo que es un hándicap y que sea solo Számádó quien lo interprete bien.

El modelo llamado epistático refleja cómo John Maynard Smith erróneamente interpretó el hándicap de Zahavi. El modelo condicional y el estratégico también son hándicaps, evidentemente, y, de hecho, varios autores han considerado específicamente que son el tipo de hándicap que Zahavi trató de explicar (Grafen, 1990a; Collins, 1993).

El hándicap ¿no es novedoso?

En su crítica más reciente, Penn y Számádó aluden a modelos teóricos económicos para argumentar que la idea de Zahavi no es novedosa, tratando de restarle así importancia (Penn y Számádó, 2020). Según ellos, el modelo del hándicap estratégico es idéntico al modelo del “mercado” de trabajo de Michael Spence (1973). Aunque es posible que en cuanto a las implicaciones numéricas sea igual (no me siento capacitado para juzgarlo), el modelo

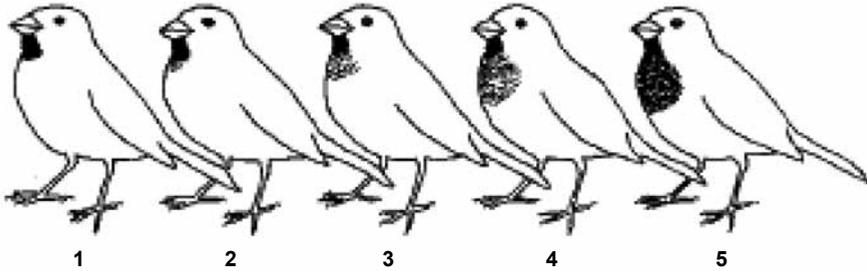


Figura 5. El tamaño del “babero” negro del macho de gorrión común es una señal de estatus que se relaciona positivamente con la dominancia en las interacciones competitivas intraespecíficas. Los machos con baberos mayores son temidos por los de baberos pequeños, que evitan los enfrentamientos con ellos retirándose (de un comedero, por ejemplo). Por ello, poseer babero grande proporciona una ventaja importante. En principio, no habría ninguna razón por la que un babero negro tuviera que significar mayor poderío físico (pero ver Folstad y Karter, 1992 para su relación con niveles de andrógenos), por lo que este tipo de señales se consideran “convencionales” (Tabla 2) en el sentido de que el tipo de señal construida no tiene por qué relacionarse en nada con el tipo de información transmitida. La señal funciona porque el engaño no es rentable por los riesgos de sufrir ataques costosos si se desarrolla una señal que no se corresponde con la capacidad de vencer en las peleas. Esto es debido a que la estrategia de los machos de baberos grandes es estar dispuestos a enfrentarse a otros individuos de baberos grandes. Algunos autores no consideran estos costes de riesgo de sufrir castigos entre los que determinan que una señal sea costosa en sí misma, por lo que tratan a estas señales aparte de los hándicaps (ver texto). (Dibujo de Møller, 1987b)

de Spence está considerando como señal la educación de los aspirantes a un empleo, en lo que evidentemente no se invierte para señalar sino para adquirir competencias. El coste de esa señal es, entre otras cosas, el precio de pagar esa educación y en mi opinión están muy mezcladas la calidad a señalar con el propio diseño de la señal (me parecería más bien un atributo que permite observar la calidad directamente). Es evidente que una señal biológica evolucionada por selección natural no tiene nada que ver con un título educativo utilizado para competir en el mercado laboral. De hecho, Grafen comparó su modelo del hándicap con el de Spence remarcando las diferencias (Grafen, 1990a). Incluso si

el modelo de Grafen es similar al de Spence, e incluso si el primero hubiera inspirado en algo a Zahavi (no hay ninguna evidencia de ello como los propios Penn y Számadó reconocen), esto no desmerecería para nada la aportación de Zahavi con su modelo del hándicap. Varios grandes descubrimientos o teorías han sido codescubiertas por diferentes autores (empezando por la evolución por Selección Natural a la que llegaron de manera independiente Wallace y Darwin), o se han inspirado en visiones previas de científicos del propio u otros campos (empezando por la visión de la evolución demográfica de Malthus para Darwin) (Vorzimmer, 1969). Esto no devalúa a esas grandes ideas o sus descubridores.

Spence no propuso ningún término especial para su modelo, Zahavi sí lo hizo, y con gran impacto, para las señales biológicas. No creo que se pueda aplicar ningún criterio de “prioridad por antigüedad” (como sucede en taxonomía, Comisión–Internacional–de–Nomenclatura–Zoológica, 1999) anterior a Zahavi para el nombre de este modelo de “señalización honesta por los costes asociados a las señales”. Hándicap me sigue pareciendo el término más apropiado.

Ausencia de evidencia empírica

Según Számádó, no hay evidencia empírica que apoye el modelo del hándicap. Por supuesto, si lo que tienen que demostrar los experimentos es el hándicap epistático, que hay derroche, que las señales son ineficientes y se decide que los costes que impiden la falsificación en varios tipos de señales no son realmente costes, es difícil obtener evidencias de que el hándicap esté funcionando, porque se ha definido a posteriori hándicap como el tipo de señal honesta que no puede existir. Penn y Számádó citan la obra de Searcy y Nowicki (2005) para justificar que es muy escaso el número de estudios que han corroborado el modelo del hándicap. Sus autores, sin embargo, declaran expresamente que han elegido en su revisión varios ejemplos de los diferentes tipos de señales que mejor se han estudiado y que reflejan todos los aspectos necesarios para corroborar el hándicap. El hándicap también funciona según esos estudios empíricos, no es solo un argumento teórico (en la cola del pavo real, las cuernas de los ciervos, los tallos de los ojos en las moscas de la Fam. Diopsidae, el tamborileo de las

arañas lobo, etc). Para la gran mayoría de señales usadas en contextos de conflictos de intereses entre emisor y receptor, y especialmente para la elección por parte de la hembra, se han podido identificar costes asociados a la expresión de la señal y el tipo de calidad que se está transmitiendo gracias a esos costes. Como indicó Zahavi, esta aproximación a la honestidad de las señales permite entender en qué están interesados los receptores y el tipo de información que se transmite y comprender mejor la biología de las diferentes especies. No hace falta demostrar el modelo del hándicap en cada especie. El modelo ya sabemos que funciona. El trabajo de los biólogos evolutivos “experimentales” consiste en usarlo como herramienta de trabajo para entender el mundo. El de los teóricos no debería ser destruir modelos sino perfeccionar los existentes.

Conclusión

Pensemos en el ejemplo tantas veces utilizado del pavo real (o de la avutarda que he usado en este artículo). La pregunta a resolver era por qué en la elección de pareja las preferencias se establecían en base a rasgos aparentemente exagerados y costosos como la cola del pavo real o la hinchazón de un gran saco bucal y una danza con las plumas vueltas del revés de la avutarda. La sugerencia disponible es que debería servir para elegir a la mejor pareja posible, aunque no había ninguna idea de por qué esos rasgos deberían servir para ello. La solución propuesta por Zahavi fue que la exageración hacía que esos rasgos fueran costosos y que ese coste los haría difíciles de exagerar si no se disponía del necesario nivel de

calidad. De esa manera, por el tipo de coste implicado, esos ornamentos servirían a los receptores de la señal para elegir al candidato que demostraba un nivel elevado de ese tipo de calidad en el que estaban interesados. Efectivamente, se ha comprobado que el coste dificulta el engaño y que, en todos los rasgos exagerados usados en la elección de pareja, algún tipo de coste (sea energético, de riesgo de depreciación, de riesgo de sufrir ataques por conspecificos, de gasto de productos fisiológicos fundamentales para otras funciones, de disminución del nivel de inmunocompetencia o cualquier otro que se pueda establecer) permite que el desarrollo del ornamento proporcione información sobre la calidad del emisor. No todos los ornamentos tienen por qué ser tan exagerados como la cola del pavo real. La necesidad de costes de la señal no implica tampoco que los individuos de diferente calidad estén sufriendo realmente diferentes costes relativos en su eficacia biológica con el nivel de señal desarrollada por cada uno. Si se está señalizando honestamente, el nivel de exageración del rasgo por cada individuo es estratégico y ajustado a su óptimo, por lo que cualquier otro nivel de desarrollo de su señal reduciría su eficacia biológica. En esa situación, por tanto, todos los individuos estarían utilizando el nivel de señal que menos reduce su eficacia biológica (o que la maximiza, aunque me interesa destacar el aspecto del coste de la señal) y en ese sentido los costes relativos en eficacia biológica serían similares entre ellos (cero si están en su óptimo). Los costes potenciales que implica la exageración más allá del óptimo para cada nivel de calidad hacen que se haya seleccionado en los emisores la estrategia de maximizar el balance entre costes y beneficios de invertir más en

el ornamento y garantizan así que esa calidad pueda ser evaluada de forma fiable por el receptor. Esa señalización honesta dependiente de rasgos con costes es lo que Zahavi llamó hándicap. Él propuso la solución y él la nombró. Su modelo está claramente identificado por ese nombre y todo el mundo entiende lo que quiere decir. Las críticas recientes al uso de este concepto no aportan nada nuevo a un debate que quedó resuelto hace 40 años y solo pretenden desacreditar un término por motivos semánticos. Antes de Zahavi, el diccionario incluía dos acepciones para hándicap, y las dos permitieron intuir perfectamente lo que este ingenioso biólogo evolutivo quería decir al usar el término. Su legado incluye el que hoy en día los hándicaps no solo sean deportivos, sino también evolutivos. Se puede comprobar en Wikipedia (mientras es admitido por la RAE).

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a Juan Soler que me propusiera la posibilidad y me animara a escribir este artículo. También por su ayuda con una pormenorizada revisión del manuscrito a pesar de su longitud, que sirvió para estructurar mejor el contenido y aclarar ideas que quedaban confusas. Javier Cuervo, Anders Møller, Juan Moreno y Manuel Soler también revisaron el documento completo, ayudándome a corregir múltiples errores y a mejorar la comprensión. Paqui Ruano, Alberto Tinnaut y Carmen Zamora me ayudaron en la elección de los términos apropiados en algunos pasajes. Con todos ellos había mantenido previamente fructíferas discusiones sobre el tema tratado en el artículo. Francisco Contreras Parody, Ignacio Yúfera y el Great Bustard

Group autorizaron amablemente el uso de sus fotografías para ilustrar las figuras. Durante el tiempo dedicado a elaborar el artículo he disfrutado de financiación a mi trabajo de investigación a través de los proyectos P18-FR-2215 (Junta de Andalucía), A-RNM-495-UGR18 (Programa Operativo de Fondos FEDER de la Junta de Andalucía) y CGL2017-83103-P (Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades) cofinanciados con fondos FEDER.

Referencias

- Alonso, J. C., Magaña, M., Alonso, J.A., Palacín, C., Martín, C. A., Martín, B., 2009. The most extreme sexual size dimorphism among birds: allometry, selection, and early juvenile development in the great bustard (*Otis tarda*). *The Auk*, **126**: 657–665.
- Alonso, J. C., Magaña M., Martín C. A., Palacín, C., 2010a. Sexual traits as quality indicators in lekking male great bustards. *Ethology*, **116**: 1084–1098.
- Alonso, J. C., Magaña, M., Palacín C., Martín, C. A., 2010b. Correlates of male mating success in great bustard leks: the effects of age, weight, and display effort. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**: 1589–600.
- Anderson, T. R., 2017. Amotz Zahavi, 1928–2017. *The Auk*, **135**: 160–161.
- Andersson, M., 1982. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society*, **17**: 375–93.
- 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Berglund, A., 2000. Sex role reversal in a pipefish: female ornaments as amplifying handicaps. *Annales Zoologici Fennici*, **37**: 1–13.
- Biernaskie, J. M., Grafen, A., Perry, J. C., 2014. The evolution of index signals to avoid the cost of dishonesty. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**: 20140876.
- Biernaskie, J. M., Perry, J.C., Grafen, A., 2018. A general model of biological signals, from cues to handicaps. *Evolution Letters*, **2**: 201–209.
- Bogaardt, L., Johnstone, R. A., 2016. Amplifiers and the origin of animal signals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **283**: 20160324.
- Bravo, C., Bautista, L. M., García-París, M., Blanco, G., Alonso, J. C., 2014. Males of a strongly polygynous species consume more poisonous food than females. *Plos One*, **9**: e111057.
- Buchholz, R., 2000. The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle. *The Auk*, **117**: 269.
- Clutton-Brock, T., Ridley, A., 2017. Obituary: Amotz Zahavi 1928–2017. *Behavioral Ecology*, **28**: 1195–1197.
- Collins, S., 1993. Is there only one type of male handicap? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **252**: 193–197.
- Comisión-Internacional-de-Nomenclatura-Zoológica, 1999. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. *Cuarta Edición*. The International Trust for Zoological Nomenclature, Londres.
- Darwin, C., 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Davis, J. W. F., O'Donald, P., 1976. Sexual selection for a handicap: A critical analysis of Zahavi's model. *Journal of Theoretical Biology*, **57**: 345–354.
- Emlen, J. M., 1973. *Ecology, an evolutionary approach*. Addison-Wesley, Reading, Massachusetts.
- Fisher, R. A., 1915. The evolution of sexual preference. *The Eugenics Review*, **7**: 184–192.
- 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Fitzpatrick, S., 1998. Colour schemes for birds: structural coloration and signals of quality in feathers. *Annales Zoologici Fennici*, **35**: 67–77.
- Folstad, I., Karter A. J., 1992. Parasites, bright males and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist*, **139**: 603–622.
- Fraser, B., 2012. Costly signalling theories: beyond the handicap principle. *Biology*,

- Philosophy*, **27**: 263–278.
- Galván, I., Camarero, P. R., Mate, R., Negro, J. J., 2016. Porphyrins produce uniquely ephemeral animal colouration: a possible signal of virginity. *Scientific Reports*, **6**: 39210.
- Getty, T., 1998. Reliable signalling need not be a handicap. *Animal Behaviour*, **56**: 253–255.
- 2006. Sexually selected signals are not similar to sports handicaps. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 83–88.
- Grafen, A., 1990a. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, **144**: 517–546.
- 1990b. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology*, **144**: 475–516.
- Guilford, T., Dawkins, M. S., 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour*, **42**: 1–14.
- Hamilton, W. D., Zuk, M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science*, **218**: 384–387.
- Harper, D. G. C., 2006. Maynard Smith: Amplifying the reasons for signal reliability. *Journal of Theoretical Biology*, **239**: 203–209.
- Hasson, O., 1989. Amplifiers and the handicap principle in sexual selection: a different emphasis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences*, **235**: 383–406.
- 1994. Cheating signals. *Journal of Theoretical Biology*, **167**: 223–238.
 - 1997. Towards a general theory of biological signaling. *Journal of Theoretical Biology*, **185**: 139–156.
 - 2000. Knowledge, information, biases and signal assemblages. In: *Animal signals. signalling and signal design in animal communication*: 445–463 (Y. Espmark, T. Amundsen, G. Rosenqvist, Eds.). The Foundation of Tapir Publishers, Trondheim.
- Hidalgo de Trucios, S., Carranza, J., 1991. Timing, structure and functions of the courtship display in male great bustard. *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)*, **22**: 360–366.
- Higham, J. P., 2014. How does honest costly signaling work? *Behavioral Ecology*, **25**: 8–11.
- Hoover, J. P., Robinson, S. K., 2007. Retaliatory mafia behavior by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 4479–4483.
- Hutchinson, J. M. C., McNamara, J. M., Cuthill, I. C., 1993. Song, sexual selection, starvation and strategic handicaps. *Animal Behaviour*, **45**: 1153–1177.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A., Nee, S., 1991. The evolution of costly mate preferences II. the “handicap” principle. *Evolution*, **45**: 1431–1442.
- John, J. L., 1997. Handicap signal selection is not selection for inefficiency. *Animal Behaviour*, **54**: 225–227.
- Johnstone, R. A., Grafen, A., 1992. The continuous Sir Philip Sidney game: A simple model of biological signalling. *Journal of Theoretical Biology*, **156**: 215–34.
- 1993. Dishonesty and the handicap principle. *Animal Behaviour*, **46**: 759–64.
- Kotiaho, J. S., 2000. Testing the assumptions of conditional handicap theory: costs and condition dependence of a sexually selected trait. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48**: 188–94.
- Lachmann, M., Számadó, S., Bergstrom, C. T., 2001. Cost and conflict in animal signals and human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**: 13189–13194.
- Lotem, A., Rothstein, S. I., Yom-Tov, Y. 2017. Amotz Zahavi 1928–2017. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, **63**: 1–7.
- Maklakov, A. A., 2017. Amotz Zahavi (1928–2017). *Nature Ecology and Evolution*, **1**: 1056–1057.
- Martín-Vivaldi, M., Cabrero, J., 2003. Capítulo 13. Selección sexual. En: *Evolución. La base de la biología*: 235–259 (M. Soler, Ed.). Proyecto Sur, Granada.
- Maynard Smith, J., 1958. Sexual selection. En: *A century of Darwin*: 231–244 (S. A. Barnett, Ed.). Harvard University Press, Cambridge.
- 1976. Sexual selection and the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology*, **57**: 39–42.

- 1985. Sexual selection, Handicaps and true fitness. *Journal of Theoretical Biology*, **115**: 1–8.
- 1991. Theories of sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, **6**: 146–151.
- Maynard Smith, J., Harper D. G. C., 1988. The evolution of aggression: can selection generate variability? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, **319**: 557–70.
- 1995. Animal signals: models and terminology. *Journal of Theoretical Biology*, **177**: 305–311.
- 2003. *Animal signals*. Oxford University Press, Oxford.
- Møller, A. P., 1987a. Social control of deception among status signalling house sparrows *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **20**: 307–311.
- 1987b. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Animal Behaviour*, **35**: 1637–1644.
- 1994. *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University Press, Oxford.
- 2017. Amotz Zahavi (1928–2017). *Ethology*, **123**: 493–494.
- Møller, A. P., Soler, J. J., Soler, M., Martínez, J. G., 1995. Mafia great spotted cuckoos and magpie host behaviour. *Suppl. Ric. Biol. Selvaggina*, **22**: 67–72.
- Møller, A. P., Swaddle, J. P., 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Morales, M. B., Alonso, J. C., Martín, C., Martín, E., Alonso, J., 2003. Male sexual display and attractiveness in the great bustard *Otis tarda*: the role of body condition. *Journal of Ethology*, **21**: 51–56.
- Moreno, J., 2013. *Evolución por selección sexual según Darwin. La vigencia de una idea*. Síntesis, Madrid.
- Olea, P. P., Casas, F., Redpath, S., Viñuela, J., 2010. Bottoms up: great bustards use the sun to maximise signal efficacy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**: 927–937.
- Pagel, M., Møller, A. P., Pomiankowski, A., 1998. Reduced parasitism by retaliatory cuckoos selects for hosts that rear cuckoo nestlings. *Behavioral Ecology*, **9**: 566–572.
- Penn, D. J., Számadó, S., 2020. The Handicap Principle: how an erroneous hypothesis became a scientific principle. *Biological Reviews*, **95**: 267–290.
- Riede, T., Eliason, C. M., Miller, E. H., Goller, F., Clarke, J. A., 2016. Coos, booms, and hoots: The evolution of closed-mouth vocal behavior in birds. *Evolution*, **70**: 1734–1746.
- Ryan, M., 1998. Principle with a Handicap: The Handicap Principle: a missing piece of Darwin's puzzle. By: Amotz Zahavi, Avishag Zahavi, Naama Zahavi–Ely, Melvin Patrick Ely. *Quarterly Review of Biology*, **73**: 477–479.
- Searcy, W. A., Nowicki, S., 2005. *The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Soler, J. J., Sorci, G., Soler, M., Møller, A. P., 1999. Change in host rejection behavior mediated by the predatory behavior of its brood parasite. *Behavioral Ecology*, **10**: 275–280.
- Soler, M., Soler, J. J., Martínez, J. G., Møller, A. P., 1995. Magpie host manipulation by great spotted cuckoos: evidence for an avian mafia? *Evolution*, **49**: 770–775.
- Spence, M., 1973. Job market signaling. *The Quarterly Journal of Economics*, **87**: 355–374.
- Számadó, S., 1999. The validity of the handicap principle in discrete action–response games. *Journal of Theoretical Biology*, **198**: 593–602.
- 2003. Threat displays are not handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, **221**: 327–348.
- 2011. The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. *Animal Behaviour*, **81**: 3–10.
- 2012. The rise and fall of handicap principle: a commentary on the “Modelling and the fall and rise of the handicap principle”. *Biology and Philosophy*, **27**: 279–286.
- Számadó, S., Penn, D. J., 2015. Why does costly signalling evolve? Challenges with testing the handicap hypothesis. *Animal Behaviour*, **110**: E9–E12.
- 2018. Does the handicap principle ex-

Un mundo de patógenos y su impacto en la evolución de la vida: En recuerdo de Bill Hamilton

Juan Moreno

Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC), Madrid

Hace veinte años nos dejó William D. Hamilton (1936–2000), sin duda uno de los más brillantes evolucionistas desde Darwin. En algo más de tres décadas desentrañó teóricamente algunos de los principales enigmas que rodeaban a la biología evolutiva en la segunda mitad del siglo pasado como son los de la evolución de la sociabilidad y el nepotismo, el origen del sexo y las fuentes de la selección sexual. Una de sus principales contribuciones al pensamiento evolucionista es sin duda la idea genialmente esbozada en sus modelos y teorías de que detrás de muchos enigmas y preguntas en torno a la evolución de cualquier fenómeno biológico se encuentra el parasitismo y la infección. Desde el origen remoto de las primeras células, una de las formas más comunes de ganarse la vida sobre este planeta ha sido y será utilizar recursos de otras células y vivir a su costa, ahorrando así preciosos medios que pueden emplearse para una reproducción desenfrenada. Fue Hamilton el que enfatizó que organismos de reproducción rápida que explotan recursos de otros de ciclos vitales más lentos tenderían a marcar la evolución de estos últimos, induciendo la evolución de adaptaciones cruciales en la historia de la vida como la mezcla de genes mediante el

sexo o favoreciendo la exhibición de salud en la competencia por fecundar al sexo opuesto. La clave de este impacto está en que la evolución de defensas de los hospedadores siempre cabalgará detrás de la de formas nuevas de ataque debido a la mayor velocidad de propagación de los parásitos. Igual que las plantas sésiles pueden defenderse pero no pueden evitar la herbivoría por animales móviles, la vida multicelular no puede librarse de la infección por organismos patógenos. Las implicaciones de este hecho fueron desentrañadas por Hamilton que cambió nuestra visión de la evolución para siempre. Una vez aprendida la lección principal de Hamilton se contempla la vida de los organismos con una mirada nueva que resuelve muchos problemas. Es como ponerse unos anteojos que ofrecen una panorámica distinta y algo aterradora de la vida sobre este planeta. Cada individuo de cualquier especie es percibido como un conjunto de sus propias células y de miles de otras células, muchas simbioses sin efectos perjudiciales, pero otras tantas parásitas que viven a costa del organismo y producen incesantemente propágulos dispuestos por los métodos más diversos a invadir a nuevos individuos hospedadores. La carrera incesante de la Reina Roja

no es principalmente con organismos mayores dispuestos a consumirte sino con organismos más pequeños con la intención de aprovechar tus recursos biológicos en vida para reproducirse.

En este año que ha marcado la historia de las sociedades humanas del siglo XXI, es importante valorar las contribuciones de Hamilton a nuestra visión de la evolución. Para ello nada como leer sus tres volúmenes de memorias presentadas como introducciones a sus artículos científicos (Hamilton, 1996, 2001, 2005). Así aproveché el confinamiento domiciliario que siguió inmediatamente a la explosión de la pandemia de COVID19 en España para apreciar la brillantez de sus contribuciones y la originalidad de su pensamiento. Entre sus reflexiones personales, algunas totalmente incorrectas políticamente, se podían encontrar visiones del futuro tremendamente acertadas. Como muestra este párrafo escrito hace dos décadas en el que comentaba el impacto de la epidemia de SIDA de la que tan poco se habla ya, abrumados como estamos por la nueva pandemia: *“Nos podemos considerar afortunados en tener al SIDA como primer aviso de lo que se nos viene encima –un aviso de que nuestro propio monocultivo puede estar siendo plantado con excesiva densidad, y de que nuestros propios motores están formando los vientos que distribuyen las esporas del enemigo por doquier. Si la nueva peste explosionando sobre la masiva población humana que se desplaza en reactores de la segunda mitad del siglo XX hubiera sido un nuevo virus contagiado a la manera de la gripe pero tan letal como el SIDA, ya nos hubiéramos dado cuenta de la fragilidad de nuestras victorias hasta ahora sobre la enfermedad... Tendríamos poco tiempo incluso para enviar*

palabras de consuelo a todos los moribundos suplementarios —y esas palabras tan estériles, supongo, como las que se dedican a los hemofílicos que mueren de SIDA hoy en día: ‘Bueno, la ciencia os dio algunos años adicionales: esperamos que los hayáis disfrutado’.” Con millones de víctimas de la nueva pandemia por todo el planeta, la profecía de Hamilton parece mucho más interesante que las de Bill Gates. Pero no hay que olvidar que la suerte de todos los organismos que han evolucionado sobre el planeta ha dependido siempre de su interacción con minúsculos patógenos con astronómicas velocidades de replicación (Ewald, 1994). Simplemente, nuestra forma de vida reciente ha facilitado la explosión casi instantánea a nivel planetario de una nueva pandemia, cuando en otras etapas históricas estos procesos eran más lentos y más dispersos geográfica y temporalmente (Wills, 1997). Gracias a la ciencia y a las tecnologías basadas en ella el impacto letal está siendo mucho menor que en otras épocas en que epidemias como la de peste bubónica en Europa podían liquidar a dos tercios de la población a mediados del siglo XIV (Herlihy, 1997). Y estas pandemias están eliminando a los anfibios hoy y pueden haber liquidado a muchos taxones extintos en el pasado. Todos los organismos del pasado, incluso los famosos dinosaurios (Poinar y Poinar, 2008), estaban seguramente tan infestados como los del presente.

Podíamos extendernos en como los patógenos han favorecido la evolución de órganos y sistemas como el inmunitario en sus versiones más o menos completas (Frank, 2002) o han propiciado la especiación y la diversidad de comunidades de plantas u organismos marinos sésiles (Wills, 2010), en como muchos parásitos provocan conduc-

tas especializadas en sus hospedadores para facilitar su propia transmisión (Moore, 2002), en cómo muchos animales se medican (Engel, 2002), migran de unas regiones a otras para evitar las infestaciones, de cómo los huevos se componen en buena medida de estructuras y sustancias destinadas a evitar la infección del embrión y de otros muchos fenómenos biológicos que solo se explican como respuesta al impacto de agentes patógenos (Zimmer, 2000), pero no es la intención de esta nota. Simplemente quería resaltar que con el bagaje de Hamilton incorporado, cuando leo sobre algún problema sin resolver sobre determinado proceso o conducta en que no se ha tenido en cuenta la infección y el parasitismo, me coloco los anteojos de Hamilton y contemplo el problema de otra manera. Y es que los efectos del clima o los predadores son más fáciles de apreciar a simple vista que los de los minúsculos patógenos que proliferan sobre cualquier organismo. Como ejemplo, hace poco leía sobre el enigma de las curiosas migraciones de las hembras de los antílopes tibetanos a las regiones más remotas y frías para parir (Schaller, 2012). Allí no había apenas alimento, solo desolación y vientos gélidos. Enseguida pensé en estrategias de evasión de algún parásito importante que podía infectar a las crías recién paridas antes de que su sistema inmunitario estuviera suficientemente preparado. Porque el hecho es que a los pocos días de parir inician la migración de vuelta a regiones con mejores pastos. Mi hipótesis puede ser errónea pero ofrece un fértil campo de investigación. Con los anteojos de Hamilton, muchos enigmas aparecen como problemas a investigar.

Pero hay dos contribuciones teóricas cruciales de Hamilton que quería resaltar en este contexto. La primera es

su aportación a explicar por qué existe la reproducción sexual mientras la segunda atañe a las causas de la ornamentación sexual. Todavía se leen discusiones sobre la evolución de la reproducción sexual que intentan obviar la teoría de Hamilton e insisten en que no se ha resuelto o que el doble coste del sexo es un enigma pendiente. La animadversión hacia la teoría de Hamilton merece un estudio en historia y sociología de la ciencia. Lo que sí está claro es que la infravaloración del impacto de los patógenos en sociedades y grupos sociales con sanidad pública asegurada (una conquista muy reciente de la humanidad) ha teñido las aproximaciones científicas a la evolución, una percepción que probablemente la pandemia de COVID19 condene al baúl de los recuerdos. Hamilton postuló a principios de los 80 del siglo pasado que la necesidad de producir una descendencia genéticamente diversa para multiplicar las posibilidades de que algún vástago se enfrentara con éxito a las más recientes modalidades de patógenos, requería mezclar los genes propios con los de otro individuo. Pero no solo se trataba de mezclar genes sino de combinarlos de forma impredecible para crear mezclas siempre nuevas. Para ello debió surgir la capacidad de recombinar genes, algo que facilitó la evolución previa de los cromosomas. Los genes que no ayudaban en la defensa contra la última versión de los patógenos no desaparecían de inmediato al sobrevivir en individuos con genes exitosos. Más tarde podían participar en nuevas combinaciones exitosas ante un nuevo cambio genético en los patógenos. El sexo creaba y conservaba la diversidad genética necesaria para sobrevivir a las infecciones. Eran carreras sin meta en que los patógenos siempre iban por delante encontrando

nuevas formas de acceso al hospedador y seleccionaban así a hospedadores con combinaciones genéticas exitosas creadas por la reproducción sexual y la recombinación cromosómica. Hamilton desarrolló numerosos modelos casi hasta su muerte (falleció por malaria, un patógeno humano que ha frenado hasta hoy el desarrollo económico en las regiones tropicales) demostrando que ante el continuo ataque de la infección solo el sexo podía permitir la supervivencia a largo plazo de los linajes de hospedadores. La reproducción asexual era una vía muerta en que la reproducción se acelera al prescindir de la mezcla de genes hasta que los clones sucumben ante un ataque persistente de patógenos especializados para cada uno de ellos. La mutación era un proceso ineficaz para mantener las defensas antiparasitarias de clones asexuales. Toda la evidencia indica que los organismos de reproducción únicamente asexual tienen una vida evolutiva corta. Cuando hay linajes antiguos asexuales suele ser porque es muy difícil encontrar a las escasas generaciones sexuales intercaladas entre numerosas generaciones asexuales. Estudios experimentales en peces, moluscos y otros animales con linajes asexuales y sexuales han demostrado que la hipótesis de la Reina Roja de Hamilton explica la prevalencia de la reproducción sexual en las poblaciones estudiadas. Hoy en día nadie puede dudar de la importancia de la diversidad genética cuando unos infectados por COVID19 van destinados a la UCI y otros, con los mismos factores de riesgo, no muestran síntomas. Ancianos de más de 90 años sobreviven perfectamente en residencias donde la práctica totalidad de los alojados dan positivo y muchos fallecen. No olvidemos que las propiedades del sistema inmunitario y de las

paredes celulares son el resultado de la acción génica. Cuando volvamos a leer que el origen evolutivo del sexo no tiene explicación, seamos escépticos y consideremos que el autor del trabajo nunca ha leído los imprescindibles trabajos de Hamilton.

La otra contribución de Hamilton que quería resaltar aquí es su brillante explicación de las bases adaptativas de la señalización sexual. Frente a tanta fantasía sobre estética y “belleza que sucede” que tan satisfechos deja a ciertos espíritus sofisticados, Hamilton propuso que la belleza fundamentalmente se basa en la salud de los organismos que señalizan durante el cortejo. Los individuos que escogen, sean hembras o machos, se basan en la expresión de ornamentos para juzgar si los genes con los que va a mezclar los propios proceden de individuos sanos que son capaces de resistir a las más recientes versiones de patógenos clave. Algunos llaman a estos procesos eugenesia para darles un aspecto políticamente incorrecto, o más bien a los que investigan estas manifestaciones de la selección sexual. La alternativa esteticista no tiene base empírica alguna y es descartable en cuanto se encuentra cualquier asociación de la ornamentación con expresiones de salud o vigor. Como la hipótesis neutra de Hubbell sobre la diversidad de comunidades ecológicas (ampliamente rechazada por trabajos sobre patógenos de plantas y diversidad tropical), la hipótesis esteticista sobre selección sexual es una hipótesis nula a eliminar antes o después en base a resultados empíricos que se van acumulando inexorablemente. Estas hipótesis neutras o nulas (nulas empíricamente, se entiende) son una expresión de la idea continuamente propalada en el pasado por evolucionistas como Stephen Gould de

que es preferible declarar que los fenómenos biológicos son como son “porque sí” a buscar causas adaptativas. Hamilton ofreció sin duda la mejor barrera a este tipo de pensamientos científicamente estériles al plantear una solución empíricamente comprobable a la llamada “paradoja del lek”. La paradoja plantea que si la selección sexual prima ventajas genéticas de la descendencia, la variación genética disponible en rasgos señalizadores y en genes de salud o vigor se agotaría después de un tiempo y la selección dejaría de funcionar por falta de materia prima. Pero los patógenos cambian sus estrategias de ataque tan rápidamente que generan continuamente nuevas presiones selectivas sobre la variación genética de los hospedadores que sustenta la salud. La carrera nunca se para y siempre se favorece señalar resistencia a las últimas versiones de la plétora de patógenos atacantes. No hay paradoja para Hamilton en una carrera en que los patógenos siempre van por delante. Cuando se tenga la vacuna para una versión, el virus ya habrá mutado a otra nueva.

En conclusión, Hamilton nos abrió los ojos a una realidad desagradable que resulta del funcionamiento de la selección natural desde el origen de la vida. No hay descanso en la explotación de unos organismos por otros, incluyendo entre éstos a complejos moleculares con ADN. La explotación y la defensa contra ella están en el principio mismo del funcionamiento de la vida que es la replicación de copias de moléculas complejas. En el año de la última pan-

demia, esta lección de Hamilton puede resultar saludable para garantizar que nunca bajemos las defensas. La Reina Roja no se para nunca.

Referencias

- Engel, C., 2002. *Wild Health: how animals keep themselves well and what we can learn from them*. Orion Books, London.
- Ewald, P. W., 1994. *Evolution of Infectious Disease*. Oxford University Press, Oxford.
- Frank, S. A., 2002. *Immunology and Evolution of Infectious Disease*. Princeton University Press, Princeton NJ.
- Hamilton, W. D., 1996. *Narrow Roads of Gene Land*, vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- 2001. *Narrow Roads of Gene Land*, vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
 - 2005. *Narrow Roads of Gene Land*, vol. 3. Oxford University Press, Oxford.
- Herlihy, D., 1997. *The Black Death and the Transformation of the West*. Harvard University Press, Cambridge MA.
- Moore, J., 2002. *Parasites and the Behavior of Animals*. Oxford University Press, Oxford.
- Poinar Jr, G., Poinar, R., 2008. *What Bugged the Dinosaurs*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Schaller, G. B., 2012. *Tibet Wild: A naturalist's journeys on the roof of the world*. Island Press, Washington DC.
- Wills, C., 1996. *Plagues: Their origin, history and future*. Harper Collins, London.
- 2010. *The Darwinian Tourist: Viewing the world through evolutionary eyes*. Oxford University Press, Oxford.
- Zimmer, C., 2000. *Parasite Rex: Inside the bizarre world of nature's most dangerous creatures*. The Free Press, New York.

Con el patrocinio de:



TESIS DOCTORALES

Editor: Francisco Valera

Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva, EEZA–CSIC, carretera de Sacramento s/n., 04120 La Cañada de San Urbano, Almería

E–mail: pvalera@eeza.csic.es

PhD Dissertation Reviews in Ethology and Evolutionary Ecology

This section includes the abstracts of some of the PhD–Dissertations submitted in Spain during the 2019–2020 academic year as well as some others not published in earlier volumes of *EtoloGuía*. They are in alphabetical order by University where they were defended and, then, by year and alphabetical order of the author’s surname. This section also includes a link to access the full version of the reviewed thesis when available. In order to achieve an adequate view of the ethological research developed in our country, it is necessary the collaboration of supervisors and doctoral students, for which we appreciate the submission of summaries of the work carried out to the editorial committee (pvalera@eeza.csic.es).

Esta sección incluye los resúmenes de algunas de las tesis doctorales defendidas en España en el curso 2019–2020 junto con otras no recogidas en reseñas anteriores, con el fin de informar acerca del estado actual de la investigación etológica en nuestro país. Se presentan en inglés para facilitar la difusión de esta información. Se ha seguido una ordenación alfabética por Universidades y, dentro de ellas, por año y autor. El resumen incluye un vínculo que permite acceder a la versión completa de la tesis reseñada en caso de que esté disponible. Para lograr una imagen adecuada de la investigación etológica desarrollada en nuestro país es necesaria la colaboración de directores y doctorandos por lo que agradecemos el envío de resúmenes de los trabajos realizados al comité editorial (pvalera@eeza.csic.es).

Effects of global change on the diet of a mountain ungulate: the Pyrenean chamois

Author: Johan Espunyes Nozières (johan.espunyes@uab.cat)

Supervisors: E. Serrano Ferron, M. Garel, O. Cabezón Ponsoda

Academic year: 2018–2019

Universidad Autónoma de Barcelona

Summary

Herbivores play a fundamental role in maintaining the health and structure of ecosystems worldwide. However, recent evidence indicates that climatic and land–use changes are affecting biological systems across the globe at alarming rates, and more acutely in alpine ecosystems. Thus, predicting the impact of these changes on herbivores has become a key issue for the long–term conservation of ecosystems. Here, our main aim was to improve the understanding of the effects of global change on the diet of a large alpine herbivore: the Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*). We mainly focus on climate and habitat change due to their strong impact on alpine ecosystems. Dietary studies are not only fundamental to understand the role of species in an ecosystem, but are also critical to predict their sensitivity, resilience and potential adaptations to these changes. We firstly compared and highlighted the limitations of two methodological approaches used in the determination of diet composition of herbivores (chapter 1). We then combined information from two monitored populations of Pyrenean chamois with multiple databases on seasonal phenology, climatic conditions, population abundance and models of habitat evolution to understand the effects of climate change and woody plant encroachment on the diet of this herbivore. Our results indicate that Pyrenean chamois is well adapted to the variations in the seasonal phenology of plants in alpine habitats (chapter 2), but that these patterns can be affected by environmental conditions. For instance, the seasonal presence of livestock may affect the diet of chamois during the co–habitation period. Concurrently, we showed that the variations in the vegetation onset and intra–specific competition are regulating factors of diet quality and composition during spring (chapter 3). Finally, we observed that woody plant expansion in unmanaged alpine grasslands will also affect wild and domestic herbivores during summer and autumn, but that the magnitudes and direction of these effects will vary depending of their dietary preferences (chapter 4). Overall, global changes are impacting the diet of alpine herbivores and could thus impact the performance of these species. We therefore reinforce the importance of integrating dietary studies when assessing species' response to global changes. However, further studies would be necessary to assess the effect of these dietary adaptations on the species' performance.

Key words: alpine environment, climate change, diet composition, Pyrenean chamois, woody plant encroachment

Palabras clave: cambio climático, composición de la dieta, ecosistema alpino, expansión del matorral, rebeco pirenaico

[*Efectos de los cambios globales sobre la dieta de un ungulado de montaña: El rebeco pirenaico.*]

<http://hdl.handle.net/10803/667370>



Adult male Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica pyrenaica*) in the Freser–Setcases national hunting reserve (Catalonia, Spain). Author: Johan Espunyes Nozières.

Life history of a long-lived, migratory species

Author: Marta Cruz Flores (martacruzflores@gmail.com)

Supervisors: R. Ramos, J. González-Solís

Academic year: 2019–2020

Universidad de Barcelona

Summary

Oceans are suffering from rapid environmental change, pointing to the need of multi-year studies on species that can inform us about the strength and direction of these changes. Oceanic environments are remarkably difficult to study, thus studying the Life History (LH) strategy of an oceanic predator may shed new light on the links between the oceanic environment, trophic resources and how these are used for survival, growth, and fecundity. These topics can be studied through different disciplines, such as demography, movement and trophic ecology, for which rapid technological and theoretical advances have opened new avenues of research. The improvements in capture–mark–recapture models, the increasing use of stable isotopes analysis (SIA) in diet and migration studies, together with the size reduction in tracking devices, offer the opportunity to study LH strategies of small species previously inaccessible. With this thesis, I aimed to study the LH strategy of a small, long-lived, oceanic and migratory species, the Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*), in the Atlantic Ocean. Specifically, I aimed to delve into their foraging and migratory strategies and to understand the implications of reproduction on their trophic ecology and survival. Our results revealed that during the breeding period Bulwer's petrels foraged mainly around the Canary and Azorean waters to feed on mesopelagic prey. I showed that reproduction implies constraints (at spatial, activity, and trophic levels) and can carry a cost on survival, especially for female Bulwer's petrels, while males seem to reduce this cost through sabbatical years. We evaluated and confirmed the potential of SIA as a good geographic marker to study migratory movements of marine predators. Bulwer's petrel migrated to two main non-breeding areas, the Central and the South Atlantic, which implied different phenological and migratory strategies. Bulwer's petrels were resilient to environment changes during the non-breeding season, but more sensitive to them during the breeding season, resulting in a lower survival in years with higher sea surface temperature. Indeed, we inferred that the increasing temperature of the oceans will sharply decrease Bulwer's petrel survival, compromising their populations viability, and making them an excellent sentinel of the changes occurring in oceanic food webs.

Key words: demography, life–history, movement ecology, seabirds, stable isotope analysis

Palabras clave: análisis de isótopos estables, aves marinas, demografía, ecología del movimiento, estrategia de vida

[*Estrategia de vida de una especie longeva y migratoria.*]

<http://hdl.handle.net/10803/669585>

Multi-colony approaches to study migratory and foraging strategies in pelagic seabirds

Author: Virginia Morera-Pujol (morera.virginia@gmail.com)

Supervisors: R. Ramos, J. González-Solís

Academic year: 2019–2020

Universidad de Barcelona

Summary

Movement is a widespread characteristic in the animal kingdom—occurring at many spatiotemporal scales—with consequences at the individual, population, species, and even ecosystem level. It is a very diverse character, with many different drivers that depend on the way individuals interact with the environment. Of these, one of the most important is the distribution of resources, particularly for migratory and foraging movements. In migration, the search for an optimal environment involves movement at large spatiotemporal scales, following seasonal changes in resource distribution. In foraging movements, the search for resources happens at small spatiotemporal scales, and involves different strategies to optimise the search and capture of food, including the ability to obtain foraging cues from conspecifics. In seabirds, movement—at large and local scales—has deep repercussions in their life-history traits, evolutionary history, morphology, physiology, and behaviour, which makes them a very valuable study group to understand the role, the causes and consequences of migratory and foraging movements in the ecology of marine top-predators. The study of migratory and foraging movements has been revolutionised by the development of smaller, cheaper and better tracking devices, promoting multi-colony, population and even species approaches to the study of animal movement. Yet, it also comes with a set of methodological challenges that have to be addressed to make unbiased inferences of space and habitat use at population or species level from individual movement data. In this thesis, we develop methods to test the possible biases introduced by the use of individual tracking data to infer distribution at a population or species level. We then apply these tools to a multi-colony dataset of non-breeding locations of Cory's (*Calonectris borealis*), Scopoli's (*C. diomedea*) and Cape Verde (*C. edwardsii*) shearwaters, to study their migratory connectivity and non-breeding habitat segregation at the colony, population and species level. Lastly, we apply state-of-the-art spatial models to study foraging distributions of three neighbouring colonies of Cory's shearwaters, detect the segregation among them and unravel the environmental and behavioural drivers of this segregation. I developed several functions in the R



Mediterranean Scopoli's shearwater (*Calonectris diomedea*) with a geolocator on the tarsus, attached to a PVC ring. The geolocators continuously record light intensity and time of day, allowing us to estimate the animal's position twice a day, basing longitude on the time of sunrise and sunset and latitude on the length of daylight hours. This enables tracking the winter movements of species that spend time outside the breeding period in remote oceanic areas. Author: Maties Rebassa.

environment aimed at the detection of the effects of individual site fidelity and temporal variability in the inference of spatial use at a colony or population level, and to calculate the degree in which the movements of a single population can be representative of those of the entire species. These tools are applicable to individual movement data regardless of the species or tracking device. We also used these tools to demonstrate the spatial and ecological segregation between the non-breeding distributions of three taxa of *Calonectris* shearwaters studied, as well as detecting a stronger degree of migratory connectivity at a population than at a colony level. The later result indicates that individuals from the same species breeding in different colonies within a population mix in the non-breeding areas, but birds from different populations do not, which has important implications for their population dynamics and for their conservation and management. The segregation between species in the non-breeding areas suggested that Scopoli's shearwaters favour warmer, more tropical waters while Cory's shearwaters can withstand the colder waters of temperate climates. Lastly, we demonstrated segregation among the foraging distributions of three neighbouring colonies of Cory's shearwaters, both in the waters surrounding the colony and in distant, foraging grounds. We found evi-

dence of both environmental and behavioural drivers behind this segregation, and suggest a mechanism through which transfer of information between individuals can be shaping the distributions of foraging seabirds. Once the environmental drivers had been accounted for, some spatial structure remained in their foraging distributions, which was different for each colony, suggesting a behavioural driver specific for each colony. This is compatible with the theory of information transfer at the colony with regard to foraging areas. This thesis provides relevant tools for the field of movement ecology, as they can be used for analysing movements of mobile species, regardless of species, tracking device or spatiotemporal scale. In addition, they are relevant for the field of seabird behavioural ecology as they provide insights into the environmental and behavioural causes of space and habitat use in long–ranging pelagic seabirds.

Key words: animal movement, foraging movements, migration, seabirds, shearwaters

Palabras clave: aves marinas, migración, movimiento animal, movimientos de alimentación, pardelas

[Una aproximación multi–colonia al estudio de las estrategias migratorias y de búsqueda de alimento en aves pelágicas.]

<https://www.tdx.cat/handle/10803/668684#page=1>

Movement ecology in pelagic seabirds

Author: Zuzana Zajková (zuzulaz@gmail.com)

Supervisors: J. González-Solís, F. Bartumeus

Academic year: 2019–2020

Universidad de Barcelona

Summary

Movement is a fundamental component of behaviour and thus both are inextricably linked, so variation in movement patterns usually reflects different behaviours. The way individuals allocate time budgets to different behaviours within circadian rhythms and over the annual cycle will ultimately provide knowledge about evolutionary processes and adaptive capacity, which is also important to proper conservation actions of endangered species. Seabird movements have been studied over the last 20 years with the wide deployment of geolocator–immersion loggers, but wet–dry data seem underused according to literature published. Along four chapters this thesis presents novel insights about movements and behaviour of four little–known seabird species from the Atlantic Ocean: Boyd’s shearwater (*Puffinus boydi*), common tern (*Sterna hirundo*), Atlantic petrel (*Pterodroma incerta*) and Cory’s shearwater (*Calonectris borealis*). Using wet–dry data alone or combined with positional data we uncovered the timing of major life cycle events and revealed circadian and circa–annual activity patterns of such species. In highly mobile migratory seabirds, the existence of radically different behavioural contexts linked to phenology and the need to exploit different marine environments over the year lead to different behavioural budgets. Wet–dry data allowed us to verify that migratory species adjust their internal biological clock to local conditions. We found evidences across four different seabird species with contrasting migratory patterns and spread over the Atlantic Ocean. Behavioural patterns are shaped by a diverse array of intrinsic factors (age, sex, breeding status, breeding timing, breeding success, migration strategies, moulting strategies, etc.). We found sex to condition behaviour in common tern, and breeding success to influence year–round behaviour in Atlantic petrel, including timing of migration. We also found moonlight intensity to shape behaviour during winter in the Atlantic petrel. In the last chapter, we present a new analytical protocol based on state–of–the–art algorithms to decipher an array of behaviours from wet–dry data. We reveal the hierarchical and modular nature of seabird behaviour at an unprecedented level of detail and used cutting–edge data visualization to highlight key insights. Our framework paves the way to use behavioural annotation for addressing old and new questions of interest in ecology from new perspectives using geolocator–immersion sensors. Overall, through this thesis, I highlight the irreplaceable utility of wet–dry data to get unique insights in ecology and behaviour over

the annual cycle of seabirds, a difficult-to-observe group of birds that remain out of the human sight most of their life. Geolocator-immersion sensors continue to be the most extended loggers to track year-round movements of seabirds, since they ensure the welfare of tagged individuals. Therefore, the results compiled in this thesis should encourage researchers to incorporate the use of wet-dry data within hypothesis-driven frameworks, which surely would contribute to increase our knowledge of seabird ecology at sea.

Key words: activity patterns, at-sea behaviour, bio-logging, geolocation, migration
Palabras clave: bio-logging, comportamiento animal, geolocalización, migración, patrones de comportamiento

[*Ecología del movimiento en aves marinas.*]

<https://www.tdx.cat/handle/10803/668688>

Conditioned aversion as a tool for reducing predation by wild canids

Author: Jorge Tobajas González (jtobajas47@gmail.com)

Supervisor: R. Mateo, P. Ferreras

Academic year: 2018–2019

Universidad de Castilla la Mancha

Summary

Predators frequently compete for natural resources used by man, which generates conflicts between the populations of these animals and humans. For example, wolf attacks on domestic livestock and fox attacks on small game species are seen as a threat by humans, that frequently make use of illegal control methods (i.e. poison) to reduce the competition posed by these predators. Conditioned food aversion (CFA) towards the prey to be protected could be a useful tool to avoid or reduce this conflict and its consequences. For this purpose, chemical substances are added to the prey (or a substitute) that produce a non-severe adverse effect (vomiting and diarrhea) to the predator that consumes it and that induce avoidance of that prey in subsequent encounters. Furthermore, it is possible to introduce an artificial odor cue during conditioning to generate stronger aversion to that odor. The main hypothesis is that CFA could reduce predation on certain prey and thus reduce conflicts between ranchers or hunters and wild predators. In Chapters 1–3, we carried out experiments with captive dogs to screen the best and safest potential chemical compounds, and to evaluate their toxicological safety margin and effect. Additional experiments with increased sample size and including an artificial odor to create odor aversion were performed to test if the use of this odor in the CFA yielded better results than the ones obtained using the aversive chemical alone. We found that the two best chemicals were thiram and levamisole. In Chapter 4, the chemicals selected were used to generate CFA in wild foxes (*Vulpes vulpes*) and protect the nests of red-legged partridges (*Alectoris rufa*). During two years, 26 foxes were captured and marked with GPS in two study areas, each of them with a treatment and a control zone. The areas of maximum use of the tagged foxes were estimated, and artificial nests of partridges monitored by camera-traps were placed to identify the predatory species and the particular fox that preyed upon the nests. The productivity and density of the partridges was estimated before and after the treatment to verify the effect of aversion on the partridge population. The results show that it is possible to induce aversion to artificial nests and this aversion can be generalized to natural nests. Predation was prevented in 78% of conditioned foxes and partridge productivity and density significantly increased in comparison to the ones registered in control zones. In Chapter 5, CFA mediated by an odor cue (vanilla) was used to generate aversion to red foxes towards wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). After conditioning the foxes using rabbits bait with vanilla odor, we translocated rabbits to artificial warrens where the vanilla odor was sprayed weekly. One hundred and forty eight rabbits were translocated into 18 artificial warrens, 68 of them tagged with



Wild red fox (**left**) foraging on a treated artificial nest during the conditioning phase and captive Iberian wolf (**right**). These two species were used to test the effectiveness of conditioned food aversion to reduce predation by wild canids. Author: Jorge Tobajas.

VHF radio-emitters to estimate their survival. Using open N-mixed models, changes in rabbit abundance were estimated to evaluate the effect of treatment and the abundance of predators on the rabbit population. After treatment, the consumption of baits by the red fox (but not by other carnivores, e.g. mustelids) was almost totally prevented. Also survivorship and warren establishment were higher in treatment areas than in control ones. The abundance of rabbits in the treatment area increased three times more than in the control area. In contrast, no effect of translocations was observed in the control area. In Chapter 6, and as a pilot study for the use of CFA in wild wolves, we carried out an experiment with captive wolves using levamisole plus an odour cue (vanilla). During four weeks (pre-conditioning), five wolves from the Córdoba Zoo were fed mouflon (*Ovis orientalis musimon*) baits. Then, the wolves were conditioned in a single day (conditioning) by offering them the baits with levamisole and the vanilla odor. Afterwards, the bait was offered weekly without the chemical, but with the odor cue (post-conditioning). Before conditioning, the wolves always consumed the mouflon baits, but later on they avoided the mouflon for at least one month. Two of the wolves whose odor concentration was reduced resumed foraging on the baits, showing that the odor cue plays an important role in the maintenance and extinction of CFA. These experiments show that it is possible to generate CFA in canids and that it could be used as a hunting management or conservation tool to reduce predation on nests and on vulnerable prey. In addition, we have given the first step to develop CFA to control wolf predation on livestock as a way to mitigate its damage and improve the coexistence between humans and wildlife.

Key words: conditioned taste aversion, conservation biology, human-wildlife coexistence, predation control, wildlife management

Palabras clave: aversión condicionada al sabor, biología de la conservación, coexistencia entre humanos y fauna silvestre, control de la depredación, manejo de fauna silvestre

[*Aversión condicionada como herramienta para reducir la depredación por cánidos silvestres.*]

<http://hdl.handle.net/10578/23160>

Niche conservatism of *Cabrera vole (Microtus cabreræ)*. Ecological and phylogenetic approaches

Author: Elena Castellanos Frías (e.casfrias@gmail.com)

Supervisor: E. Virgós, N. García

Academic year: 2019–2020

Universidad Complutense de Madrid

Summary

Currently, global climate change is not only evident, but its implications on biodiversity are already patent. This new scenario imposes conditions in which species must adapt or migrate, as a means of survival, or, when climate change exceeds their abilities, they could be extinguished. Under this framework, the interest to clarify the relationship between the environment and the distribution of the species increases, hence there is a rise in ecological niche studies. Many of the approaches used in these studies assume niche conservatism, that is, the tendency of taxa to retain the conditions of ancestral niches. Nevertheless, the literature has presented mixed evidences that do not allow establishing a pattern in favour of niche conservatism or, alternatively, of niche shift. Therefore, this thesis tries to identify patterns that indicate niche conservatism or shift in *M. cabreræ* (Rodentia, Cricetidae), a habitat specialist species and endemic to the Iberian Peninsula with a contracting range. It is included in the Arvicolinae subfamily, which has experienced a high speciation rate in a relative short time of divergence. These factors make the Arvicoline and, especially *M. cabreræ*, interesting models to evaluate niche conservatism. For this purpose, a wide spectrum of niche dimensions was evaluated, integrating ecophysiological studies, temporal and phylogenetic analyses of the species niche. Firstly, the main physiological parameters of the species were determined: the basal metabolic rate and the thermoneutral zone. Additionally, a common garden study was developed with individuals of *M. cabreræ* from different bioclimatic levels to clarify the genetic or plastic origin of the intraspecific physiological differences. The third chapter was based on a longitudinal study that evaluated the differences between the species' current niche and its paleo-niches during climate change scenarios that occurred throughout its history (from the Upper Pleistocene to the Holocene). Thus, the fossil record of *M. cabreræ* was compiled. Finally, the environmental information of the niches was integrated with the Arvicoline phylogeny, to evaluate the degree of overlap between the niches of phylogenetically related species. The broad methodological approach revealed the existence of intraspecific physiological coupling to the abiotic conditions of the bioclimatic zones. This suggests a probable underlying mechanism of local

genetic adaptation, although other non-genetic and irreversible physiological adjustments cannot be ruled out. Following this pattern, the evaluation of *M. cabreræ* niche throughout its history reveals periods in which the species occupied environmental spaces different from those currently tolerated. Therefore, the species would have undergone changes in its niche that could be explained by adaptive processes to environmental conditions. However, faced to a warming scenario, the species' niche was restricted compared to the current one, which indicates that these severe conditions would be within the tolerance limit of *M. cabreræ*. Similarly, the evaluation of the Arvicoline phylogeny supports the distancing of the species niche from the conditions of the ancestral niche and, hence, the evolution of the niche. Consequently, the joint analysis of the ecophysiological experiments and the evaluation of the environment throughout the evolutionary history of the species and its phylogeny, provides us with accumulated evidence with which to rule out the conservation of the niche in *M. cabreræ*. Thus, the assumption of niche conservation cannot be an inherent quality of the species.

Key words: ecophysiology, *Microtus cabreræ*, niche conservatism, phylogenetic niche, species distribution models

Palabras clave: conservación de nicho, ecofisiología, *Microtus cabreræ*, modelos de distribución de especies, nicho filogenético

[*Conservación del nicho ecológico en topillo de Cabrera (Microtus cabreræ). Aproximaciones ecológicas y filogenéticas.*]
<https://eprints.ucm.es/id/eprint/59809/>



Microtus cabreræ. Author: Vicente Herrera Teruel.

The dark ventral patch as a sexual signal in male Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*)

Author: Eva de la Peña (evadelapenha@gmail.com)

Supervisor: J. Carranza, J. Martín Rueda

Academic year: 2019–2020

Universidad de Córdoba

Summary

Sexual signals play a key role during sexual selection processes, in particularly during male–male competition for mates in polygynous species. Through these traits, individuals communicate their ability to overcome successfully agonistic interactions by revealing relevant attributes (e.g. body condition, age, dominance rank, or reproductive status), to maximise their reproductive success. The relevance of antlers as the main secondary sexual characteristic of male red deer (*Cervus elaphus*) has been widely studied. However, little is known about the role of the dark patch that occupies a great part of males' ventral area close to the mating season. The main goal of this thesis was to study the information contained in this trait during the rut from a comprehensive point of view and to advance in the understanding of the mechanisms underlying its evolution. For this, we explored the relationship of this trait with other male attributes, its nature and origin. We found that the dark ventral patch is a clearly bimodal trait, so that there are two types of males in relation to the trait expression, which suggests that there may exist two behavioural alternatives to face the rut. It is an indicator of male age and dominance rank, and it is costly to produce, as the size of the dark ventral patch is positively related to the release of testosterone and implies higher susceptibility to parasitism. The visible dark colouration is due to ventral spraying urine, a behaviour frequently repeated by males during the rut. This reveals a very novel mechanism of pigmentation in mammals through the excretion of catecholamines. Thus, the ventral patch is not only a visual signal, but it also contains a large amount of chemical compounds impregnating the hair of this zone, which shows the reproductive status and the individuals' ability to compete with other males. The hairs in this area also have a different morphology from those of other body parts and of the females. The ultrastructure of such hairs favours the retention of these compounds, prolonging the time that the signal remains and its intensity. The level of male–male competition in the population plays a key role in the individuals' investment in the odour signal, but the dark ventral patch size is also modulated by this competitive context. It is seemingly a flexible trait that provides information in the short term, revealing the males' reproductive effort and implication in intrasexual competition at the current mating season. Under an integrative

view, this thesis approaches an original and coherent line, which tries to contribute to the understanding of sexual selection processes in red deer as a model species, focusing on the relevance that the competitive environment acquires in the investment of individuals in the production of relevant sexual traits during mate competition.

Key words: dark ventral patch, male red deer, mate competition, mating effort, sexual signal

Palabras clave: competencia intrasexual, esfuerzo reproductivo, machos de ciervo, mancha oscura ventral, señal sexual

[*La mancha oscura ventral como señal sexual en machos de ciervo ibérico (Cervus elaphus hispanicus).*]

<https://helvia.uco.es/xmlui/handle/10396/20067>



Male Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) photographed in the Doñana Biological Reserve (RBD) during the rutting season. The evident dark ventral patch occupies a large part of the male's abdomen. Author: Eva de la Peña.

Signalling and evolutionary responses to bacterial environments in birds. The case of the spotless starling (*Sturnus unicolor*)

Author: Manuel Azcárate García (mazcarategarcia@gmail.com)

Supervisor: J. J. Soler Cruz, M. Ruiz Rodríguez

Academic year: 2019–2020

Universidad de Granada

Summary

Birds are continuously making decisions; the food to eat, the partner to mate, etc. Decision-making in their behaviour is modulated, at least partially, by the information received from the environment, including that from clues and signals emitted by other organisms. By definition, the signals function in contexts of social communication and are beneficial for both senders and receivers, while the inadvertently information provided by clues, only benefits to receivers. In both cases, eavesdropping on these cues by undesirable organisms may have significant negative effects on the emitters and, thus, constrain the evolution of related traits. Microorganisms might also play a role in contexts of communication as it has been highlighted in recent years. For example, bacteria might produce volatile components used in chemical communication. Also, there are many species that inflict severe negative effects to their hosts, including death. Therefore, in a communication context, the evolution of behaviours and signals aimed to reliably showing the ability of individuals to cope with microorganisms will be favoured in host populations. Understanding the evolution of clues and signals is essential to understanding the functioning of these traits in particular, and of animal communication in general. The main objectives of the thesis are embodied within the context of information and communication that is sometimes mediated by microorganisms. We mainly worked on different clues and signals of the spotless starlings (*Sturnus unicolor*) that may be related to microorganisms, in contexts of parasitism, predation and social communication. Specifically, we experimentally studied: (i) the use of visual clues of ectoparasitism by brood parasite females when choosing the host nest to parasitize; (ii) the use of chemical clues by predators and ectoparasites by experimental breaking of faecal sacs of starling nestlings in their nests; (iii) interspecific variation in wear and susceptibility to bacterial degradation of nestling feathers and whether it covaried with nest bacterial environment. Furthermore, in scenarios of sexual selection, we checked: (iv) the relationships between colouration of secondary sexual traits (beak, feathers and legs) and variables related to antimicrobial defences and reproductive success in females; (v) the effects of ex-



Spotless starling nest with eggs from three different females (**left**) and starling males (**right**) showing their sexual (**a**) throat feathers when singing (**b** and **c**). Author: Juan Soler.

perimentally shortened starling throat feathers on indicators of phenotypic and genetic quality (the length and dynamics of telomeres), and (vi) the association between two secondary sexual characteristics (length of throat feathers and colour of starling male beak) in a framework of multiple signalling. The main results are that the presence of experimental spots in starling eggshells, simulating those produced by the ectoparasite *Carnus hemapterus*, affected nest choice by conspecific brood parasitic females. The preferred host nests for brood parasitism were those without clues of ectoparasitism. We also showed that the experimental breakage of faecal sacs increased nest bacterial loads, affected negatively nestlings development, and positively the probability of depredation and, although not significantly, that of ectoparasitism. These results suggest that behaviours associated with parental removal of faecal sacs from nests have evolved, at least partially, to avoid some negative effects of bacteria. Moreover, when comparing feathers and nest bacterial environment of 16 bird species we detected consistent interspecific differences in nest bacterial loads that covaried with interspecific differences in the susceptibility of feathers to degradation by keratinolytic bacteria, and with feather wear. These results therefore suggest that species-specific bacterial environments determine the integrity of the feathers and their capacity to resist bacterial degradation. This information can be transmitted to conspecifics. Regarding the objectives related to signals functioning in sexual communication contexts, we found that the plasma antimicrobial capacity of females, and the amount of uropigial secretion produced, were positively related to their reproductive success, and that those antimicrobial capabilities are related to the coloration of the integuments (feathers, beak and legs). Therefore, these colorations might function as

sexually selected signals indicating immune capacity of females during mating. In addition, our results showed negative relationships between the male ornamental throat feathers and telomere length and dynamic one year after manipulation. However, these associations disappeared when considering feather length after the experimental shortening. These results suggest that the detected associations were not due to a direct effect of feather length but to age since older males would have shorter telomeres and longer throat feathers. Finally, experimental feathers shortening produced statistically significant effects on the coloration of the base of the beak the following year. This coloration was positively related to body condition and the natural length of ornamental throat feathers, suggesting a sexual signalling function of this character. These results support, for the first time, a causal link between the expressions of two sexually dimorphic traits. Altogether, my thesis contributes to the understanding of the evolution of animal communication and signalling in contexts of ectoparasitism, brood parasitism, depredation and social and sexual communication. The originality of some results opens new possibilities and lines of research, such as those highlighting the role of microorganisms in these contexts through experimental approaches.

Key words: animal communication, bacteria, ectoparasitism, nest bacterial environment, sexual signalling

Palabras clave: ambiente bacteriano del nido, bacterias, comunicación animal, ectoparasitismo, señales sexuales

[*Señalización y respuestas evolutivas a ambientes bacterianos en aves. El caso del estornino negro (Sturnus unicolor).*]

<http://hdl.handle.net/10481/63533>

Cosmetic colorations and bacteria in contexts of sexual selection in hoopoes and hornbills

Author: Silvia Díaz Lora (silviadiloo@gmail.com)

Supervisors: M. Martín–Vivaldi, M. Martínez Bueno

Academic year: 2019–2020

Universidad de Granada

Summary

Bacteria are common symbionts of macroorganisms frequently establishing mutualistic associations, in which both get benefits. One of these benefits is the protection of the host against pathogens by means of defensive substances that bacteria synthesize. The microbial community associated with the host may be different among individuals of the same species and, consequently, be a property that causes differences in their abilities. These differences could be of interest to potential partners and, thus, the production of signals associated with this quality could be under selection. In this scenario, one possibility is the evolution of colour signals dependent on the symbiotic bacteria hosted. The European hoopoe (*Upupa epops*) harbors bacteria producing antimicrobial substances in its uropygial gland secretion. These bacteria change the colour of the secretion and of the eggshells, since females actively stain them with the secretion. This association with bacteria in hoopoes is temporary and linked to the nest environment, raising the question of how they obtain these bacteria each season. One possibility would be the acquisition of symbionts that may remain in old nests previously used by other hoopoes. In such a case, it would be beneficial for the hoopoes to be able to detect those nests and select them for nesting. The existence of symbionts in the uropygial secretion of birds could be a more widespread phenomenon. In the order *Bucerotiformes*, a sister clade of *Upupiformes* formed by 61 species of hornbills, some species have coloured uropygial secretions, which they use to stain different parts of their body. It is not known whether their pigmented secretions are linked to the presence of microbial communities in the uropygial gland, as described in hoopoes. Only female hornbills and hoopoes incubate while males provide the food in that period. Therefore, the reproductive investment is expected to depend on the quality of their partner. In hornbills, stained secretions are used by both sexes throughout the year, and therefore they could act as pre–mating signals. However, in hoopoes, the coloured secretions with bacteria are only present in nesting females after pairing, and therefore, they could function as post–mating signals to obtain a greater male investment. The hypothesis of this thesis is that the uropygial glands of hoopoes and hornbills harbour communities of symbiotic bacteria differing among individuals, and, that some signal traits have been selected to show

their quality. The objectives are to test the following predictions: (i) hoopoes can incorporate into their gland beneficial bacteria from the material of reused nests, and thus, they would select nests previously used by other hoopoes; (ii) male hoopoes use cosmetic eggshell colour to infer the quality of females, investing more when paired with females that have higher quality secretions; (iii) the pigmented uropygial secretions of hornbills will show evidence of presence of bacteria more frequently than the non-pigmented ones. To test these predictions, we performed an experiment manipulating the presence of material from nests previously used by hoopoes; and a cross-fostering experiment of clutches between pairs of females in a wild population in Guadix (Spain). The third prediction was tested with bacterial samples taken from 13 species of Hornbills housed in zoos in Spain, Portugal and France. Hoopoes preferred nest boxes containing soft material versus empty ones, regardless if the added material came from previously used hoopoe nests. The characteristics of the experimental material did not affect reproductive success, but they affected bacterial loads of the eggshells and the composition of the bacterial community of the uropygial gland. This is the first time that an effect of the nest material on the uropygial secretion bacteriome is shown in hoopoes. All the results supported the general hypothesis that, in hoopoes and hornbills, cosmetic colorations of the uropygial secretion may be selected as quality signals associated with the possession of symbiotic bacterial communities. Male hoopoes responded to the changes in the eggshells cosmetic colour investing less with more saturated colour, which is negatively related to the abundance of symbiotic bacteria in the female's secretion. This is the first experimental demonstration of the benefits associated with the female cosmetic signal in hoopoes. We confirm for the first time that some Hornbill species maintain symbiosis with bacteria in their secretions. Contrary to expectations, bacteria were not abundant in coloured secretions. However, some of their symbionts may be responsible for the pigmentation of the secretion. In addition, the comparative study of the ornaments of hornbills shows associations with the presence and abundance of groups of bacteria, both pathogenic and producing defensive substances, and interactions between these bacterial groups. Together, these findings suggest that hornbills are a new study model of great interest to understand the evolution of mutualistic symbiosis with bacteria in birds, as well as of signals associated with that relationship.

Key words: cosmetic coloration, hornbills, symbiotic bacteria, *Upupa epops*, uropygial gland secretion

Palabras clave: bacterias simbiotes, calaos, coloración cosmética, secreción uropigial, *Upupa epops*

[*Coloraciones cosméticas y bacterias en contextos de selección sexual de abubillas y calaos.*]

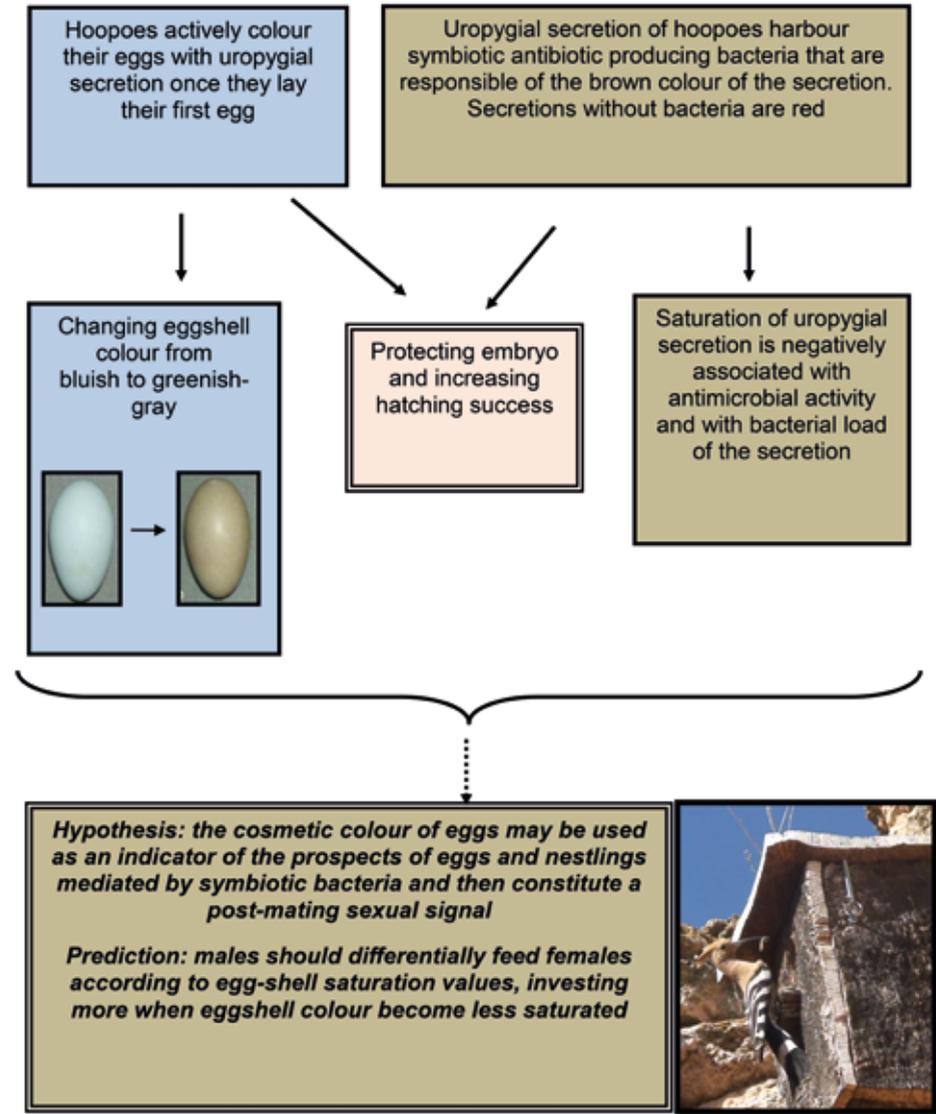


Diagram showing premises supporting the hypothesis and second prediction of the thesis (Author: Silvia Diaz Lora).

Determinants of the host–parasite relationship in a system formed by a cavity–nesting bird and its ectoparasites in an arid ecosystem

Author: Jesús Veiga Neto (jveiga@eeza.csic.es)

Supervisors: F. Valera Hernández, G. Moreno Rueda

Academic year: 2019–2020

Universidad de Granada

Summary

Parasites are strongly influenced by numerous abiotic and biotic factors operating at different temporal and spatial scales. To understand parasites dynamics, host–parasite interactions and the underlying mechanisms of such interactions it is necessary to study how those factors influence parasites and their relationships with the hosts at the various scales. Here I study the effect of off–host and host–related factors on the relationship between a cavity–nesting bird species, the European roller (*Coracias garrulus*) and its ectoparasites, mainly the haematophagous fly *Carnus hemapterus*. The main factors considered in this study involve habitat characteristics at the mesoscale (the host nest and the immediate surroundings) like nest–site type (a major source of habitat heterogeneity in the study area) as well as host and parasite density, breeding phenology of the host (i.e. seasonal effects) and host total brood mass (as a surrogate of cues for the parasites). I study the effect of these factors on the colonization success and distribution (prevalence and abundance) of the most common ectoparasite (*Carnus hemapterus*). However, since a given host species usually harbours several parasite species, the approach “one host–one parasite” overlooks the effect of the interactions among parasites that mainly occur at the infracommunity level. Therefore, I also explore the effect of the above–mentioned factors on the ectoparasite infracommunity of the European roller. The study is performed in a semi–arid environment, therefore contributing to our knowledge of host–parasite interactions in such habitats that are underrepresented in the scientific literature. I also explore basic aspects of the natural history of *Carnus hemapterus* such as the characteristics of the pupal stage of the ectoparasite or its life span during the dispersal stage. I found that carnid flies have a very short life span during the dispersal stage (less than four days), in spite of which they are able to colonize ca. 100% of the host nests. Its longevity during this period increased with body size, environmental humidity and with access to food. Nest–site type influenced colonization success of carnid flies, so that it was higher in nest boxes on sandstone cliffs–farmhouses than in nest boxes on trees. Colonization success also increased with host density and



Nest boxes for European roller (*Coracias garrulus*) located in two different nest site types (cliff –left– and tree –right–), that is one of the main determinants of the ectoparasite infracommunity and of *Carnus hemapterus* colonization. Authors: F. Valera and J. Veiga.

host brood mass but decreased as the season progressed. Interestingly, parasite density had no effect on host colonization success. Nest-site type also explained differences among nests in composition of the ectoparasite infracommunity and in abundance of various ectoparasite species. These variables were not affected by the spatial structure, nor by brood mass. However, host breeding phenology did affect the ectoparasite infracommunity differences in abundance, acting mainly over *Carnus hemapterus*. The results also reveal that it is necessary to consider the non-infective stages of parasites when analysing host-parasite relationships since they are important for understanding habitat selection criteria, host-range and processes regulating coexistence with other species. In this study system, the observed patterns of prevalence and abundance of imagoes and pupae of three supposedly generalist ectoparasites (*Carnus hemapterus* and the louse flies *Pseudolynchia canariensis* and *Ornithophila metallica*) suggest that, for some parasite species, the requirements of non-infective stages may be more restrictive than the ones of the parasitic stages. Since some of the ectoparasites here studied are vectors of haemoparasites and since the identification of associations host-vector-pathogens is critical for understanding the ecology of diseases, I studied the likely vectorial role of biting midges (Fam. Ceratopogonidae). I found that *Culicoides paolae* and *C. circumscriptus* were common visitors in nests of various species of cavity-nesting birds. These midges fed on various bird species and harboured four lineages of *Haemoproteus*. Thus, they can play an important role in the transmission of *Haemoproteus* in the study area. Finally, this study

reveals that the infracommunity of ectoparasites of a cavity–nesting bird species in a semi–arid environment is rich (made up of at least species of eight different families, including a recently introduced species, *C. paolae*), with some species being particularly abundant. I conclude that socio–environmental characteristics at small scale are major determinants of the spatial distribution of nest–based ectoparasites in an arid environment.

Key words: arid areas, *Carnus hemapterus*, ectoparasites, host colonization, host–parasite

Palabras clave: *Carnus hemapterus*, colonización de hospedadores, ectoparásitos, parásito–hospedador, zonas áridas

[*Determinantes de la relación parásito–hospedador en un sistema formado por un ave troglodita y sus ectoparásitos en un ecosistema árido.*]

<https://digital.csic.es/handle/10261/220102>

Evaluation of ecosystem services and conflicts associated with native and exotic wild ungulates

Author: Roberto Pascual Rico (robe.amb@gmail.com)

Supervisor: J. A. Sánchez Zapata, F. Botella Robles

Academic year: 2019–2020

Universidad Miguel Hernández de Elche

Summary

Current biodiversity crisis could affect negatively to human wellbeing through loss of ecosystems and their components. Benefits that people obtain from ecosystems are named ecosystem services (ES; e.g. food, tools, maintenance of habitats or cultural aspects). Historically, humans have been linked to many species, and among them, ungulates deserve a chapter of their own. Ungulates are closely related with human societies, but these relations vary depending on the context. In developing countries ungulate populations are declining whereas the opposite is the case for developed countries. This rewilding process has contributed to the rise of negative interactions between humans and wild ungulates (e.g. agriculture damage). To avoid or mitigate these conflicts people use different management tools (e.g. diversionary feeding). So, research about ungulates and their relations with people should be done from a social–ecological perspective. This thesis focuses on the human–ungulate positive and negative relations, and the evaluation of management tools employed to mitigate the negative impacts. Scientific publications were reviewed to establish the state of the art about human–ungulate relations. Most scientific publications approach these relations from the perspective of conflicts, and included environmental managers and hunters as the main social actors regarding human–ungulate relations. Moreover, management tools employed to mitigate ungulate damages were rarely evaluated, and lethal control and barriers were the main strategies recommended to mitigate/avoid damages. We approached to the human–ungulate interactions from the perspective of researchers and shepherds by comparing their respective perceptions on the provision of ES and conflicts by wild ungulates in Spain. Both stakeholders highlighted more detriments than benefits, and there were some mismatches between scientific priorities and shepherds' perceptions. Regarding conflicts, soil alteration, silvicultural damage, human safety, traffic collision and human–human conflicts were frequently studied but not mentioned by shepherds. In contrast, shepherds mainly considered vegetation damage, grazing competence, damage to animals with economic interests, crop damage and disease transmission to livestock as important conflicts. Concerning ES, whilst hunting was prominent in the publications, shepherds did not conceive it important and considered the regulation of

other organisms as an important benefit. The emphasis on conflicts can reinforce the idea that ungulates can threaten humans rather than contributing to societies' wellbeing. The fact that research does not address the interests of shepherds can affect the social tolerance towards ungulates as the damages experienced or perceived by shepherds are disregarded. Then, we approached an important conservation conflict (but poorly studied according to the scientific research reviewed): the potential competition between the native Iberian ibex (*Capra pyrenaica*) and the exotic aoudad (*Ammotragus lervia*). We compared their trophic niche and the environmental niche under sympatric conditions in Spain. We assessed both species' co-occurrence to test for spatial segregation. Our results indicated that both species shared a similar trophic niche, a similar distribution of suitable areas and similar environmental niches. Moreover, negative spatial association was found between the aoudad and the Iberian ibex. So, both species are ecologically similar, which suggests that spatial segregation might have favoured sympatry in semiarid Mediterranean mountains. In order to clarify the effect of a common management tool for wild ungulates such as diversionary feeding (i.e. use of supplementary feeding to avoid crop damage), we evaluated its effect in the spatial behaviour of the aoudad. Nine aoudads were tracked with GPS/GSM collars to establish their home ranges and the visits to the diversionary feeding stations (DFS). We compared the home ranges and the number of GPS locations in the DFS before and after food provisioning (visits to DFS). We found that home ranges varied for some individuals and that not all the tracked animals used the DFS, despite the number of visits to the DFS increased when food was available. These results suggest that diversionary feeding had little effect on the spatial behaviour of the aoudad. Next, we evaluated the effect of diversionary feeding on semiarid Mediterranean mountain soils, because soil properties can be altered by wildlife in areas where food is deposited. We collected soil samples from DFS and compared this soil with soil surrounding the feeding stations and with soil far from the DFS. Our results suggested no effects on soil physical properties, but we did find alterations of electrical conductivity, nutrient concentration, microbial activity and microbial communities at DFS. Such effects were weaker in the surrounding area. Soil functionality could change due to these alterations of soil dynamics. The adequate management of wild ungulates in the future will require in-depth studies on their ecology, and stakeholders' co-operation to apply the most appropriate measures for conservation, natural functioning of ecosystems and the coexistence between humans and wildlife.

Key words: competition, conflict, ecosystem service, management, ungulate

Palabras clave: competencia, conflicto, gestión, servicio ecosistémico, ungulado

[*Evaluación de los servicios ecosistémicos y conflictos asociados a los ungulados silvestres nativos y exóticos.*]

<http://dspace.umh.es/handle/11000/7036>

Diversity and modes of reproduction in *Salamandra salamandra*: morphological and evolutionary implications in a polymorphic species

Author: Lucía Alarcón-Ríos (alarconrioslucia@gmail.com)

Supervisor: A. G. Nicieza, G. Velo-Antón

Academic year: 2018–2019

Universidad de Oviedo

Summary

Viviparity, understood as offspring retention and nutrition within the mother's genital tract until fully developed juveniles are delivered, has independently evolved in all vertebrate taxa excepting birds and cyclostomes and has received much attention from various disciplines. The evolution of viviparity is associated to a number of implications at ecological, behavioural, developmental, physiological and morphological levels, all of them aimed at favouring successful embryos' development and nutrient provision. Generally, viviparity implies a reduction in brood size but also a higher protection during early developmental stages, reducing environmental constraints on reproduction, oviposition site and early development. These advantages might favour colonization of new habitats, isolation and, ultimately, diversification and speciation. The main aim of this thesis is to gain further insights into the mechanisms and the eco-evolutionary consequences of evolutionary reproductive strategies transitions. For that, I used as a model system the fire salamander, *Salamandra salamandra*, a reproductive polymorphic species. This species has two reproductive strategies: a more widespread and ancestral one, larviparity (i.e. females laying free-living aquatic larvae); and a derived mode of reproduction in which females deliver fully metamorphosed terrestrial juveniles, i.e. viviparity or pueriparity. Indeed, the latter strategy is highly restricted at the phylogenetic and geographical level. It has independently evolved in two Iberian subspecies: (i) *S. s. bernardezi*, which occurs in the central-north of the Iberian Peninsula, and in which viviparity is the only mode of reproduction; and (ii) *S. s. gallaica*, with a broader distribution, mainly larviparous, although two insular populations in the northwest of the Iberian Peninsula present a viviparous mode of reproduction. This thesis took advantage of this particular polymorphic system since it allows for comparisons between different origins of viviparity as well as different reproductive strategies within the same species. Particularly, to explore the eco-morphological and reproductive consequences of the evolution of a viviparous mode of reproduction in the fire salamander, we focused on two main aspects: head morphology variation and multiple paternity patterns. The evolution of



Pueriparous *Salamandra salamandra bernardezi* female and two newborn juveniles few hours after parturition at University of Oviedo laboratory facilities. Females of this subspecies usually deliver between 1 and 15 juveniles that complete metamorphosis within the mother and are born as fully terrestrial juveniles. Author: Lucía Alarcón Ríos.

viviparity in the fire salamander occurred through a number of heterochronic modifications in development regarding larviparity. Most of those changes are focused on developmental rates acceleration, hatching pre-displacement and precocious formation of the structures involved in early intrauterine feeding behavior, which allows the occurrence of intrauterine cannibalism over unfertilized eggs or less developed siblings. Because many of the developmental modifications that occur in reproductive mode transition within *S. salamandra* focus on cephalic structures, we first developed and described a non-invasive geometric morphometrics method for exploring dorsal head shape variation in urodeles, and checked its accuracy in detecting fine scale patterns using *S. salamandra* as model system (Chapter 1). Through the implementation of such methodology in a comparative approach among populations from both lineages displaying viviparity and from both modes of reproduction, we found that adult head morphology constitutes a subspecific trait, and it is not driven by changes in early development associated with the acquisition of viviparity (Chapter 2). Indeed, variability within groups is also high, as evidenced by the high morphological diversity found in the pueriparous *S. s. bernardezi*. Different color morphs occurring within this subspecies present significant differences in body size and head shape, and display geographic structuration of phenotypic diversity, highly concordant with neutral genetic

diversity structure, which follows an isolation-by-distance pattern, and evidenced the relevance of local processes in shaping diversity (Chapter 3). Finally, viviparity in the fire salamander demonstrated to entail several reproductive consequences, and although it is associated with a reduction in the number of offspring per female, it is also related to a higher incidence of multiple paternity (in frequency and in number of mates), which might constitute a potential mechanism to ensure reproductive success (Chapter 4). Summarizing, the results of this thesis show that the acquisition of viviparity in *S. salamandra* and the associated developmental modifications do not have an impact on adults head morphological differentiation. In turn, due to its ecomorphological relevance, it seems to be subjected to a variety of evolutionary forces at the local scale, which favour its diversification. On the other hand, evolution has favoured mechanisms to ensure reproductive success of viviparous females, balancing the reduction in brood size though increasing multiple mating incidence. Finally, results herein add to the number of evidences consolidating the fire salamander system as an exceptional model to address different questions about the origin, evolution and consequences of the acquisition of a novel reproductive strategy.

Key words: amphibians, modes of reproduction evolution, morphology, multiple paternity, viviparity

Palabras clave: anfibios, evolución de modos de reproducción, morfología, paternidad múltiple, viviparismo

[*Diversidad y modos de reproducción en Salamandra salamandra: implicaciones morfológicas y evolutivas en una especie polimórfica.*]

<http://hdl.handle.net/10651/54080>

Ecological, demographic and genetic constraints on the conservation of the Lear's macaw

Author: Erica Cristina Pacífico de Assis (ericapacifico81@gmail.com)

Supervisor: J. L. Tella

Academic year: 2019–2020

Universidad Pablo de Olavide

Summary

The Lear's macaw (*Anodorhynchus leari*) is endemic to the Caatinga biome (tropical dry-forest in NE Brazil) and is listed as globally Endangered in the IUCN Red List. This species uses sandstone cliffs for breeding and roosting communally and feeds mostly on fruits of the Licuri Palm (*Syagrus coronata*). The global breeding population is concentrated in two close localities and ca. 80% is constituted by non-breeding individuals, probably due to a large population decrease and range contraction in the past decades but is currently sharply increasing. If the population does not expand geographically, the continuous increase could result in the saturation of environmental resources and generate negative density-dependent effects. Thus, in this thesis we used a multidisciplinary approach to investigate the population demography, potential genetic constraints and threats that may affect the conservation, recovery and expansion of this species. We estimated the recent population trend by employing a detection-based analysis, developing a binomial – negative binomial N-mixture model to replicated roost counts done by Brazilian Environmental Agency CEMAVE/ICMBIO (Centro Nacional de Pesquisas para a Conservação das Aves Silvestre/Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade) from 2001 to 2014. Results suggest that population size is much larger than previously thought and that it increased 333% in that period. We make recommendations for an improved design for population monitoring programs. Considering the demographic history, potential genetic constraints in the remaining population are a concern. Therefore, we described fifteen unlinked informative species-specific microsatellite primers developed from wild individual samples for individual identification of related wild nestlings to perform population genetics research. Selected polymorphic microsatellites were used to genotype non-invasive samples (molted feathers), and estimate genetic diversity and effective population size across the current range of the species, that includes new localities found after the population expansion (five localities sampled in total). We found molted feather sample repetition (i.e. multiple feathers from single individuals), moderate levels of genetic diversity, and no evidence of strong inbreeding in any of the five localities surveyed. Results also showed a wide genetic admixture among all localities and overall differentiation was low. The average adult



A pair and a nestling of Lear's macaw, endangered and endemic to the Caatinga dry-forest, in their nest at sandstone cliffs of Canudos Biological Station, Bahia, Brazil. Author: João Marcos Rosa (Nitro Imagens).

sex-ratio based on non-invasive sampling is male-biased (0.61), underscoring the need for further research on the primary and secondary sex-ratios of the immature population. We searched for the causes of local extinctions and the current threats that the population could be facing in an expansion process. By means of road-surveys across the current and historic distribution of the species, local knowledge (112 interviews with elderly villagers/farmers) and field observations, we confirmed the location of two recolonized breeding areas (at sandstone cliffs), new communal roosts (at sandstone cliffs and, unusually, at large trees), and other six localities from where the species disappeared. We also compiled past and current threats, assessed habitat traits in occupied and unoccupied areas, and finally developed habitat suitability models for the Lear's macaw and its main food resource, the Licuri Palm. The overlap of these two models allowed identification of optimal areas for the Lear's macaw expansion, where future conservation actions should be concentrated. One of the highlighted threats identified was the presence of invasive Africanized honey bees (*Apis mellifera*) in the Caatinga. We assessed the competition for cliff cavities used by nesting Lear's macaws and also by invasive Africanized honey bees. We recorded > 100 hives in the Lear's Macaw breeding sites, with higher infestation in areas recently recolonized by the macaws. We experimentally treated hives with permethrin and, when feasible, we removed the combs and applied an insecticide (fipronil) to deter Africanized honey bee recolonization of the cavities. Our experimental hive treatments were effec-

tive, allowing nest recruitment and local breeding population increase of Lear's macaws by 71%. We recommend intensive and continued Africanized honey bee hive eradication to enhance habitat restoration and facilitating Lear's expansion into historical areas. The data generated by this thesis will be decisive for the design of management strategies and conservation of this endangered species.

Key words: endangered species, invasive species, parrot conservation, population ecology, population genetics

Palabras clave: conservación de loros, ecología de poblaciones, especies amenazadas, especies invasoras, genética de poblaciones

[Restricciones demográficas, ecológicas y genéticas en la conservación del Guacamayo de Lear.]

Individual and environmental drivers of resource use in an endangered vulture: integrating movement, spatial and social ecology

Author: Marina García-Alfonso (margaralf@gmail.com)

Supervisor: J. A. Donazar, D. Serrano

Academic year: 2019–2020

Estación Biológica de Doñana–CSIC, Universidad de Sevilla

Summary

The study of animal movement enhances our understanding of the influence of spatial context on individuals and populations. This is especially important for species with substantial movement ability that wander routinely over large areas and encounter diverse human-mediated threats at different spatial scales. Vultures are long-lived scavenging vertebrates with delayed maturity and low fecundity, often exhibiting complex social behaviours. European and most of the Old World vulture populations have historically been closely dependent on the spatial distribution of human-provided resources. Currently, they are globally endangered and have suffered dramatic regional declines of up to 90%, mainly provoked by direct and indirect persecution, infrastructure development and a decrease in food resources. Effective vulture conservation requires a spatially-explicit understanding of how vultures cope with resource availability and human-induced transformation. In this thesis, we used spatial data collected between 2013 and 2018 from 49 GPS-tagged Canarian Egyptian vultures (*Neophron percnopterus majorensis*). The bulk of this endemic subspecies is concentrated in Fuerteventura Island where it depends on extensive goat farms, currently changing towards semi-intensive and intensive regimes. In addition, this isolated and small population is seriously threatened by non-natural mortality, mainly due to accidents with power lines. Movement information is combined with individual characteristics, life-history stages, and detailed data on the spatial distribution of territories, feeding resources, and human facilities. Particularly, we examined (i) drivers of the use of power lines, (ii) foraging tactics according to spatiotemporal variation in food predictability and individual characteristics, (iii) drivers of visits to livestock farms, and (iv) farmers' perception about the target species in relation to the observed spatial behaviour. We found that the vultures' behaviour was influenced by the distribution, predictability and amount of feeding resources, as well as by the spatial distribution of conspecifics and sources of human disturbance. At the same time, individual attributes such as sex, age, territorial status or social rank interacted with environmental cues to shape movements involving a complex ecological network. Ove-



The predictability and spatial location of feeding places modulate habitat and spatial-use patterns of Canary Egyptian vultures. On the image, some individuals congregate feeding on human-provided resources. Author: Manuel de la Riva.

rall, vultures somewhat avoided humans by selecting farms and electric pylons far from roads or urban areas. Importantly, the predictable food resources provided by the main feeding station corresponded with an intensive use of electric pylons and farms in its proximity. However, the use of both resources was complex and based on individual traits and life-history stages. Territorial status and social position in the dominance hierarchy shaped sex-specific patterns of feeding preferences, with dominant breeding females, but not males, using predictable food more intensively and settling in nearby territories. The distribution of territories, in turn, affected the selection of pylons and farms by both territorial and non-breeding individuals, highlighting the close interdependency and feedback between the spatial structuring of the population and the distribution of resources. Non-territorial individuals avoided resources located close to occupied breeding territories while territorial ones preferred those close to their nest, with these spatial constraints being less obvious during the non-breeding season. After disentangling the effect of those ecological factors on the intensity of use of electric pylons, we combined predictions with actual mortality showing that prioritizing mitigation measures for relatively few pylons could drastically reduce accidents. Finally, farmers perceived Egyptian vultures as the most beneficial avian scavenger on the island, but owners of larger farms (more often visited by scavengers but frequently more mechanised or intensified than smaller farms), were less aware of vulture presence on their properties. This suggests a potential influence of modern livestock

practices on disconnecting people from ecosystem services provided by wildlife. Moreover, the consistency between awareness and GPS data decreased when vultures were less present on farms or in their surroundings, indicating that scarce and endangered species are more susceptible to misperceptions. Our findings are important in a context of rapid changes in traditional livestock practices and power development worldwide, offering sound scientific knowledge for informed management decisions. The complex network of ecological factors and patterns should be considered in the management of electric infrastructures, predictable and semi-predictable resources, or social actions for vulture conservation. General solutions ignoring the specific ecology of this species (i.e. population structure and the spatial distribution of territories, feeding sources or the human footprint) should be avoided since they could lead to unbalanced impacts between population fractions compromising the effectiveness of management and conservation actions.

Key words: Canary Islands, conservation biology, Egyptian vulture, GPS-tracking
Palabras clave: alimoche, biología de la conservación, Islas Canarias, seguimiento GPS

[Factores individuales y ambientales responsables del uso de recursos en una especie de buitre amenazada. Integrando ecología social, espacial y del movimiento.]
<https://drive.google.com/file/d/1nBXXYzV-Wp1e1yjawk6hhb7kWhUGGG/view>

Spatial capture–recapture models for the ecological study of common voles (*Microtus arvalis*) in NW Spain

Author: Juan Romairone (juanromalop@gmail.com)

Supervisor: J. J. Luque Larena, F. Mougeot

Academic year: 2018–2019

Universidad de Valladolid

Summary

Gaining reliable estimates of population sizes is a fundamental aspect for many, if not most, ecological studies. The methods to do so are continually adapting and, as a result, they must be tailored for particular groups or species to achieve increasingly robust estimates of population sizes. Such methods, however, require substantial investments, both in time and money, to achieve fruition and alternative approaches should be considered (depending on stakeholder requirements) when they are sufficiently accurate. As such, having rapid cost–effective surveying methods calibrated with the time–intensive ones is a crucial requirement in many applied systems. The common vole (*Microtus arvalis*) is a facultative agricultural pest that recently invaded farmlands in northwest Spain, causing crop damages and public health risks (e.g., transmission of tularemia to humans) during population outbreaks. There is thus, an urgent need to better understand how vole populations function to prevent and manage outbreaks. In this thesis, state–of–the–art models are applied to field data to fill important knowledge gaps related to field survey methods for common voles. Spatial capture–recapture (SCR) modelling offers a powerful tool to study elusive animals and precisely estimate population density and structure, and to study key basic ecological parameters. The thesis is based on the detailed study of a free–ranging common vole population in an experimental plot of 1.2 ha located in an agricultural landscape of NW Spain and on the use of capture–mark–recapture (CMR) methods applied every month over a two–year period during a density decline phase. I refined aspects of the CMR method and applied the SCR models to precisely estimate density and population structure (i.e., sex–ratio), and to obtain sex–specific insights on animal movement’s space use or behavior. SCR models resolve many of the issues faced by classic capture–recapture (CR) methods, which do not consider the spatial structure of the ecological processes. This thesis consists of three main chapters: (i) the design of a toolbox that allows the application of SCR modelling for the study of small mammals, with a case study on common voles; (ii) a validation and calibrating of an indirect method of estimating vole abundance based on vole activity signs, commonly used for the large–scale monitoring of this farmland rodent pest, and (iii) an assessment of capture biases that may influence estimates of population sex–ratio in the common vole. After testing and



The author of the thesis reviewing the body condition of a common vole after collecting it from a trap in the trapping grid (Author: Juan Romairone).

adjusting the trapping methodology to the model species, the highlight results were: (i) a 5-fold reduction in trap mortality after the inclusion of a nest box coupled to the trapping device, (ii) the optimization of traps configuration (minimum distance between traps) to accommodate the movement of more sedentary individuals (females), (iii) a seasonal variation in the detectability of vole activity signs associated with increasing vegetation height and reduced vole activity, (iv) a validation of the use of vole activity signs measured inside the field to predict vole densities up to 100 voles per ha, though with a poorer performance of vole signs measured in field margins, (v) an assessment of bias in adult sex-ratio estimated using capture methods, which are affected by season, sexual differences in baseline detection probability and movement. The results of this thesis allow the improvement of current methods used to estimate common vole density and will enable the study of further key ecological parameters in the future. They have also provided a better understanding of the heterogeneities in capturability or detectability and potential biases associated with survey methods, particularly crucial given the study species' role as both pest and disease vector. The outcomes of this thesis have the potential to improve common vole monitoring, but similarly have a broader applicability to similar species.

Key words: density, indirect methods, sex-ratio, spatial recaptures, trapping grid
Palabras clave: densidad, métodos indirectos, recapturas espaciales, sex-ratio, malla de trapeo

*[Modelos de captura-recaptura espacial para el estudio ecológico del topillo campesino (*Microtus arvalis*) en el noroeste de España.]*

<http://uvadoc.uva.es/handle/10324/40113>

Diversity and ecology of oceanic cephalopods from the Macaronesian Region

Author: Alejandro Escánez Pérez (aescanez@ull.edu.es)

Supervisors: F. J. Rocha Valdés, A. M. Brito Hernández

Academic year: 2018–2019

Universidad de Vigo

Summary

Cephalopods comprise approximately 845 living species and the commonly known as squids, are the most diverse group of cephalopods with around 300 species classified. It is well-known that oceanic cephalopods, particularly squids, are an important component in marine ecosystems and play a central role in marine food webs. Despite its ecological and economical importance, many aspects of its systematic, ecology and biogeography, especially in offshore communities and deep-sea habitats are scarce. To our knowledge, a limited amount of research has improved the knowledge of the cephalopod's fauna of the Canary Islands. This thesis aims to provide the first comprehensive view of the cephalopods' community from the Canary Islands, their richness and distribution. It also studies their trophic importance to marine top predators, particularly to teuthophagus odontocetes that have resident populations all year around in the Canary Islands. Four new species records were reported for the archipelago, two octopods (*Haliphron atlanticus* and *Pteroctopus tetracirrhus*) and two oegopsid squids (*Lepidoteuthis grimaldii* and *Octopoteuthis* sp. A). With these species, the Canary Islands hold 85 confirmed cephalopods species belonging to 31 families, representing ca. 10% of the overall known cephalopod diversity. This community was dominated by cephalopods of oceanic habits and showed differences in its composition depending on the scattering layer sampled (deep or shallow nocturnal). These differences were mainly caused by diel vertical migrant species, such as *Pyroteuthis margaritifera*, *Abraliopsis morisii*, *Onychoteuthis banksii* and *Pterygioteuthis giardi*. In addition, large squid species such as *Architeuthis dux*, *Taningia danae* and one octopod *Haliphron atlanticus* showed areas of high encounter frequency, probably related to the presence of teuthophagus odontocetes populations. In this manner, *A. dux* showed a high frequency of 1.75 ind./year in a very specific area, located in the channel between La Gomera and Tenerife islands. This high encounter rate seems to be related to the presence of a resident colony of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*). To test this, trophic studies were carried out (using trophic markers such as stable isotopes of carbon and nitrogen), to determine the importance of these large cephalopods' species in the diet of the resident population of short-finned pilot whales. This study showed that this type of



Short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) photographed in the southwest of Tenerife after catching a large squid during a daytime deep dive. Author: Asociación Tonina.

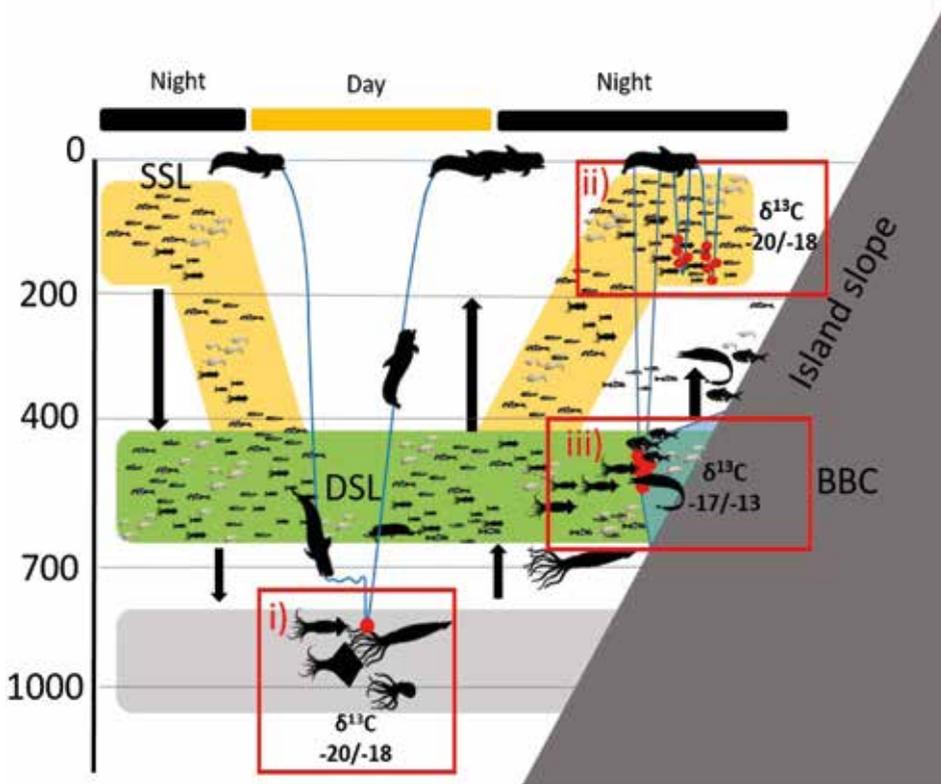
large cephalopods seems to be consumed only during the day at depths between 600–800 m, representing between 2–12 % of the diet. The rest of consumed preys are small–medium sized cephalopods that make daily migrations to superficial layers (0–300 m) during the night, where they are consumed by the pilot whales. The $\delta^{13}\text{C}$ values of the pilot whales suggest a significant contribution of benthic or benthopelagic species, probably cephalopods or fishes associated with the slope of the island. Furthermore, this study revealed that *T. danae* and *A. dux* occupy the highest positions within the oceanic marine food chains of the archipelago, even surpassing short-finned pilot whales.

Key words: biodiversity, Canary Islands, cephalopods, food-webs.

Palabras clave: biodiversidad, cadenas tróficas, cefalópodos, Islas Canarias.

[*Diversidad y ecología de los cefalópodos oceánicos de la región macaronésica.*]

<http://hdl.handle.net/11093/1331>



Conceptual scheme of the hypothetical trophic habitats exploited by the short-finned pilot whales from the Canary Islands: DSL, deep scattering layers; SSL, shallow scattering layers; BBC, benthopelagic boundary community. Blue lines represent the real day and night dives patterns of pilot whales. Red dots representing hunting attempts "buzzes", recorded by digital tags (DTAGS). Blue triangle represents the benthopelagic community. Red boxes correspond to trophic habitats exploited and its isotopic values range of $\delta^{13}\text{C}$: (i) predating on large squids species during the day; (ii) predating on mesopelagic vertical migrant species during the night; (iii) predating on island-slope associate species. Black arrows indicate vertical migrations of prey. Buzzes depicted here close to island slope is a hypothesis of this thesis, to be further investigated. Author: A. Escánez.

Etologuía

Boletín de la Sociedad Española
de Etología y Ecología Evolutiva

Volumen nº 27 2021 ISSN: 1135–6588

- 1 ÍNDICE
- 3 CARTA EDITORIAL *Juan José Soler*
- 5 ETOIMAGEN
- 9 BUSCANDO RESPUESTAS, HISTORIAS DE LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN ACTUALES
Ingenio y creatividad de los animales en un planeta cambiante
Daniel Sol
- 27 METODOLOGÍAS
Aproximaciones estadísticas al diseño experimental en bloques.
Similitudes y diferencias entre el uso de modelos mixtos,
medidas repetidas y de diferencias entre bloques
Juan José Soler
- 41 VOLVIENDO A LOS CLÁSICOS
Señalización “honestá”, la utilidad del modelo del “hándicap” de
Zahavi (1975, 1977)
Manuel Martín–Vivaldi
- 75 REFLEXIONES
Un mundo de patógenos y su impacto en la evolución de la vida.
En recuerdo de Bill Hamilton
Juan Moreno
- 81 TESIS EN ETOLOGÍA Y ECOLOGÍA EVOLUTIVA



Con el patrocinio de:

