

ETOLOGUÍA

Boletín de la Sociedad Española de Etología



nº 24

2014

Universidad de Extremadura
Servicio de Publicaciones



Sociedad Española de Etología

Sede: Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Parc de la Ciutadella,
Psg. Picasso s/n., 08003 Barcelona
larroyo@bcn.cat

Junta directiva

Presidente: Adolfo Cordero
Vicepresidente: Juan José Negro
Secretario: Juan Carlos Senar
Tesorero: Javier Quesada

Comité Editorial

Adolfo Cordero, Universidad de Vigo
Emilio Barba, Universidad de Valencia
Concha Mateos, Universidad de Extremadura
Santiago Merino, Museo Nacional Ciencias Naturales

La Sociedad Española de Etología (SEE) es una entidad de carácter no lucrativo fundada en 1984 para favorecer una estrecha colaboración entre los etólogos, promoviendo y coordinando el estudio del comportamiento animal tanto teórico como aplicado, así como promocionando la difusión de los conocimientos etológicos a través de publicaciones y docencia de la Etología en los diversos planes de estudios.

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

Las colaboraciones deberán enviarse
(a ser posible por correo electrónico y en formato digital) a:
Vittorio Baglione, Editor de *Etologuía*,
Depto. de Ciencias Agroforestales, Avda. de Madrid 44, 34004 Palencia
baglione@agro.uva.es

Editor: Vittorio Baglione
Editores adjuntos: Sebastián Hidalgo de Trucios,
Juan Carlos Senar y Daniela Canestrari

Diseño: Sebastián Hidalgo de Trucios
Maquetación: Montse Ferrer
Edita: Sociedad Española de Etología
y Servicio de Publicaciones de la Universidad de Extremadura

ETOLOGUÍA, nº 24 2014
© Sociedad Española de Etología y los autores
ISSN: 1135-6588
Depósito legal: BA-415-1997
Impreso en: Control P
Cáceres, 927 233 223, www.control-p.eu

Etoimagen

- 7 Comportamiento de juego en los osos cantábricos *D. Ramos*
- 11 Defensa de la presa frente a competidores en el lobo *A. Fernández Gil*

Temas actuales en Etología

- 15 ¿Modelos mixtos (lineales)? Una introducción para el usuario temeroso *J. Seoane*
- 39 Posibles aplicaciones de la individualidad de las señales acústicas animales en ecología evolutiva y de poblaciones *P. Laiolo*

Tesis en Etología

- 55 Comportamiento y conservación de grandes carnívoros en ambientes humanizados: osos y lobos en la Cordillera Cantábrica *A. Fernández Gil*
- 57 Factores que afectan el éxito de expansión de poblaciones de aves en ambientes transformados por el hombre: el aguilucho lagunero *Circus aeruginosus* en la depresión del Ebro *L. Cardador Bergua*
- 59 Los colores de la elección: señalización múltiple a través de la coloración de las plumas *F. Mateos González*
- 62 Reproductive decisions of the blue tit in a mediterranean environment *V. García-Navas Corrales*
- 66 Study of territorial behaviour and stress for the improvement of european wild rabbit restocking programs *L. Ruiz Aizpurua*
- 68 Comportamiento reproductivo y fisiología del lenguado senegalés (*Solea senegalensis*, Kaup 1858) en cautividad *I. Carazo Ortega*

- 70 Latitudinal and altitudinal variation of life story traits
in natterjack toads (*Bufo calamita*): genetic adaptation
vs. phenotypic plasticity *N. Oromi Farrus*
- 71 Biología y conservación del urogallo en un
hábitat mediterráneo *M. A. González González*
- 74 La paradoja del sexo: un enfoque empírico a través
de la ecología de la partenogénesis geográfica de
Eucypris virens (Crustacea, Ostracoda) *O. Schmit*
- 77 Uso del espacio de hábitat en el sisón (*Tetrax tetrax*)
durante el periodo reproductor: aspectos aplicados
a la conservación en hábitat agrícola *A. Ponjoan Thans*
- 79 Algunas consecuencias ecológicas y evolutivas
del movimiento animal para las interacciones
bióticas *O. Verdeny Vilalta*
- 81 Contribución de la personalidad en la variación
fenotípica y su impacto sobre la biología del
pez cebra (*Danio rerio*) *R. E. Vargas Vargas*
- 83 Estudio del consumo de alimento y de la actividad de
gasterópodos terrestres causantes de plagas
P. Ribadulla Nogueira
- 85 Intraguild interactions trophic ecology and dispersal
in spider assemblages *L. Mestre Arias*
- 87 Behavioural flexibility: evolutionary past and its role
in a changing world *C. A. Gonzalez Lagos*
- 89 Movement ecology of long-distance migrants:
insights from the Eleonora's falcon and other raptors
U. Mellone
- 92 Coloración basada en carotenoides en *Lacerta vivipara*
Jacquin 1787: implicaciones ambientales, fisiológicas
y poblacionales *L. M. San José García*
- 95 Effect of social factors on caste differentiation in the ant
Aphaenogaster senilis *C. Ruel*
- 97 Identificación de las neuronas que controlan el
comportamiento de orientación en la larva de
Drosophila melanogaster *J. Riedl*

- 99 Biología y ecología de las holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) de la isla de gran canaria (atlántico central– oriental) *P. González Navarro*
- 100 Evaluación del estado de poblaciones naturales con cuatro indicadores: aplicación a una especie insular *M. Garrido Escudero*
- 102 Indicadores del bienestar animal y programas de enriquecimiento en especies de mamíferos en cautividad *A. I. Soriano Jiménez*
- 104 Cría cooperativa y parasitismo de cría en la corneja negra *M. Roldán González*
- 106 Aspectos biológicos y ecológicos del tiburón ángel *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) en la isla de gran canaria *K. Narváez Romero*
- 107 Análisis experimental de las señales visuales y químicas en la selección inter– e intrasexual del lagarto de tenerife, *Gallotia galloti* *M. L. Bohórquez Alonso*
- 111 Colour vision and colours in lacertids *G. Pérez de Lanuza*
- 113 Evolución de la retención de la puesta y transición al viviparismo en la lagartija de turbera, *Zootoca vivipara* *T. Rodríguez Díaz*
- 115 Ecología y conservación del cocodrilo cubano (*Crocodylus rhombifer*) en la ciénaga de zapata *R. Ramos Targarona*
- 117 Les poblacions d'artròpodes com a preses potencials a la dieta dels polls de gall fer (*Tetrao urogallus*). Influència del canvi climàtic *J. M^a Olmo Vidal*
- 119 Trophic ecology and habitat selection in the common kingfisher *Alcedo atthis* L.1758 in Navarra *A. Vilches Morales*
- 121 Distribution models for the Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*) at different space–time scales. Implications for its management and conservation *A. R. Muñoz Gallego*
- 123 Biología y conservación de dos especies necrófagas en el este de la península Iberica *C. García Ripollés*
- 125 Factores que modulan la abundancia invernal de la becada (*Scolopax rusticola*): implicaciones para su gestión y conservación *J. L. Guzmán García*

-
- 128 Ciclo reproductor y aprovechamiento cinegético
de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en Andalucía J. Duarte Duarte
- 129 Estudio de comportamiento y herramientas
de identificación para la dorada y la lubina:
implicaciones para la gestión sostenible de
la acuicultura P. Arechavala López
- 133 Estrategias de migración del cernícalo primilla:
determinación de áreas de invernada y condiciones
para la migración A. Rodríguez Martín
- 136 Estudio de los efectos de las infraestructuras de
transporte sobre la fauna en un humedal costero
mediterráneo (Parque Natural de l'Albufera de Valencia).
Propuesta de medidas para la desfragmentación y
valoración de sus efectos sobre dos especies
representativas: ánade azulón (*Anas platyrhynchos*)
y gineteta (*Genetta genetta*) C. García Suikkanen
- 139 Cooperación, competición y parentesco:
un modelo integral de jerarquía en Cercopithecinae
basado en el comportamiento adaptativo R. Dolado Guivernau
- 140 Desplazamientos altitudinales y características
ecológicas de los abejorros (*Bombus* spp.)
de la Cordillera Cantábrica E. C. Fernández Ploquin
- 142 Uso del hábitat por la hormiga mediterránea
Aphaenogaster senilis, en Doñana: competencia
y explotación de los recursos Á. Barroso Rodriguez
- 144 Seguimiento y gestión de sistemas depredador–presa:
aplicación a la conservación de fauna amenazada
M. Fernandez Olalla
- 147 Ecología del lobo (*Canis lupus*), del poni salvaje
(*Equus ferus atlanticus*) y del ganado vacuno
semiextensivo (*Bos taurus*) en Galicia:
interacciones depredador–presa L. Lagos Abarzuza
- 152 Extra pair paternity and individual genetic diversity:
implications for the fitness of pied flycatchers,
Ficedula hypoleuca D. Canal Piña

- 154 Ecological and evolutionary interactions between
birds and bacteria: implications in eggs and feathers
R. Ruiz de Castañeda
- 156 A trophic ecology approach to the conservation
of peripheral grouse populations *B. Blanco Fontao*
- 158 The role of oxidative stress in the phenotype
design of birds *J. C. Noguera Amorós*
- 161 Estrategias vitales e implicaciones evolutivas
de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta)
de cursos de aguas temporales *V. Salavert*

Nuestra Sociedad

- 165 Se celebró el XIV Congreso Nacional y XI Iberoamericano
de Etología *T. Redondo*

Comportamiento de juego en los osos cantábricos

D. Ramos



Autor: Damián Ramos

Dos osos independientes, aparentemente adultos o subadultos probablemente un macho y una hembra, en juego activo en la Cordillera Cantábrica fuera de la época de celo.

Los osos pardos (*Ursus arctos*) han sido descritos como carnívoros solitarios, en contraste con otras especies con comportamientos sociales. Sin embargo, la distinción tiene algo de retórica (Leyhausen, 1965), ya que todos los mamíferos muestran cierta sociabilidad. Los osos carecen de comportamientos cooperativos (como los lobos), aunque pueden dar muestra de una cierta variabilidad en las estructuras sociales entre pobla-

ciones —una prueba de flexibilidad comportamental— que a su vez diluyen la demarcación entre solitarios y cooperativos (Sandell, 1989).

Así todo, los osos pardos pasan buena parte de su vida adulta en solitario, excepto en la época de celo, por razones evidentes, y sólo se han descrito agrupaciones (aunque difícilmente definibles como asociaciones) en torno a recursos tróficos abundantes en época de hiperfagia. Los osos cantábricos parecen mostrar una mayor sociabilidad incluso en época de celo que lo observado en otras poblaciones (Fernández-Gil et al., 2006), y que puede tener que ver también con estrategias de confusión de paternidad para evitar infanticidio sexual. Pero son los grupos familiares compuestos de la hembra con sus crías (hasta su independencia, a los dos o tres años de edad) las únicas entidades sociales donde es posible observar actividad de juego frecuente entre los miembros del grupo. O casi únicas...

Aunque parece infrecuente, la actividad de juego es practicada por ejemplares adultos o subadultos, aparentemente de ambos sexos, aunque desconocemos la motivación, su relación de parentesco, la duración de estas relaciones y su significado en cuanto a comportamiento

También existen algunas agrupaciones llamativas fuera de época de celo y de hiperfagia que parecen indicar mayor sociabilidad en los osos pardos que lo conocido hasta ahora. Tales agrupaciones han sido descritas en osos polares y han sido interpretadas como episodios de sociabilidad (Derocher & Stirling, 1990). La baja agresividad mostrada entre los machos adultos en época de celo en la Cordillera Cantábrica contrasta con lo descrito en otras poblaciones (Craighead et al., 1995; Schwartz et al., 2003) y pueden ser una muestra de una cierta capacidad de socializar. Las pequeñas diferencias en tamaños entre machos en Europa, al menos comparadas con las diferencias en Norte América (e.g., Swenson et al., 2007; y que puede ser también efecto de la caza, al eliminar a los más grandes y agresivos) da pie a especular que esa característica pueda potenciar algunas capacidades de comportamientos más sociales en los osos paleárticos.

Referencias citadas

Craighead, J. J., Sumner, J. S. & Mitchell, J. A., 1995. *The Grizzly Bears of Yellowstone. Their ecology in the Yellowstone ecosystem, 1959–1992*. Island Press.

- Derocher, A. E. & Stirling, I., 1990. Observations of aggregating behaviour in adult male polar bears (*Ursus maritimus*). *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1390–1394.
- Fernández-Gil, A., Naves, J. & Delibes, M., 2006. Courtship of brown bears *Ursus arctos* in northern Spain: phenology, weather, habitat and durable mating areas. *Wildlife Biology*, 12(4), 367–373.
- Leyhausen, P., 1965. The communal organization of solitary mammals. *Symp. Zool. Soc. London*, 14: 249–263.
- Sandell, M., 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In: *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*: 164–182 (Gittleman, Ed.). Cornell University Press.
- Schwartz, C. C., Miller, S. D. & Haroldson, M. A., 2003. Grizzly bear. In: *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second edition: 556–586 (G. A. Feldhamer, B. C. Thompson & J. A. Chapman, Eds.). John Hopkins University Press.
- Swenson, J. E., Adamič, M., Huber, D. & Stokke, S., 2007. Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe. *Oecologia*, 153(1): 37–47.

Defensa de la presa frente a competidores en el lobo

A. Fernández Gil



Autor: Alberto Fernández Gil

Un grupo de lobos —adultos y joven— se alimentan de un ciervo recién cazado.

Los lobos (*Canis lupus*) son un arquetipo de carnívoro social y cooperativo, aunque los miembros del grupo pueden vivir en una dinámica de fusión–fisión (*sensu* Kruuk, 2002) que es consecuencia de las múltiples componentes del hábitat en sentido amplio (dispersión de recursos, tipos de presas, tasas de mortalidad o competidores). En este sentido, podría hablarse de un carnívoro cuya sociabilidad es obligada (con sus facetas: cooperación y confianza, por ejemplo, y que van más allá del paradigma del cercano genéticamente, e.g., Hardisty & Casill, 2010), aunque la cohesión tiene grados.

Autor: Alberto Fernández Gil



En la secuencia, un lobo joven abandona restos de la presa ante la presión de competidores.

En invierno, los ejemplares de un grupo se desplazan y cazan juntos (Mech & Boitani, 2003), pero este comportamiento depende del contexto, del área y sobre todo de los recursos: de su dispersión y abundancia, del tipo de presa y de su vulnerabilidad, por ejemplo. Allí donde los lobos se alimenten básicamente de lo que cazan (caso de la Cordillera Cantábrica) la cohesión invernal en el grupo ha de ser alta, casi obligada. Donde consuman alimentos más predecibles espacialmente (caso de la meseta del Duero, e.g., Cuesta et al., 1991), la cohesión puede ser menor; es facultativa.

Estos aspectos del comportamiento y la ecología trófica tienen muchas e importantes implicaciones, no sólo en los métodos que adoptamos para estimar abundancias y en la propia dinámica de la población, sino en la gestión.

Así, se ha mostrado que los controles de ejemplares o de población de lobos no necesariamente tienen los efectos esperados en los niveles de predación sobre ganado (Harper et al., 2007; Krofel et al., 2011), y pueden ser incluso contra-productivos (e.g. Treves, 2009; Wallach et al., 2009).

Los controles de lobos y de otras especies sociales se han considerado sólo en sus términos numéricos (estimando las tasas de captura), pero algunos severos efectos comportamentales pueden tener lugar al romper la estructura e integridad de los grupos (Haber, 1996; Tuytens & Macdonald, 2000; Treves, 2009).

Los controles reducen el número de ejemplares, pero afectan a la composición de los grupos y pueden derivar incluso en un elevado número de grupos más pequeños (Haber, 1996). Dada la compleja dinámica de las relaciones entre lobos y sus presas (e.g. Fuller, 1989; Jedrzejewski et al., 2002; Vucetich et al., 2002, que discuten sobre tasas de depredación per cápita y per grupo), afectadas a su vez por la composición de los grupos, las presas alternativas, el número y abundancia de competidores y las tasas de mortalidad a las que los someten los humanos, no es esperable que los controles tengan efectos directos en los daños al ganado: la abundancia de predadores y las tasas de predación no tienen relaciones lineales. Así, los grupos más pequeños pueden mostrar tasas relativamente altas de depredación, ya que pierden más biomasa de sus presas ante competidores y necrófagos, mientras que los grupos mayores son más eficientes en el consumo y en la defensa de la presas.

Referencias citadas

- Cuesta, L., Bárcena, F., Palacios, F. & Reig, S., 1991. The trophic ecology of the Iberian wolf (*Canis lupus signatus* Cabrera, 1907). A new analysis of stomach's data. *Mammalia*, 55: 239–254.
- Fuller, K., 1989. Population Dynamics of Wolves in North–Central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 1–39.
- Haber, G. C., 1996. Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology*, 10: 1068–1081.
- Hardisty, B. E. & Cassill, D. L., 2010. Extending eusociality to include vertebrate family units. *Biology and Philosophy*, 25(3): 437–440.
- Harper, E. K., Paul, W. J., Mech, L. D. & Weisberg, S., 2007. Effectiveness of Lethal, Directed Wolf Depredation Control in Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, 72(3): 778–784.
- Jedrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jedrzejewska, B., Selva, N., Zub, K. & Szymura, L., 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Ecology*, 83(5): 1341–1356.
- Krofel, M., Černe, R. & Jerina, K., 2011. Effectiveness of wolf (*Canis lupus*) cu-

- ling as a measure to reduce livestock depredations. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva*, 95: 11–21.
- Kruuk, H., 2002. *Hunter and hunted: relationships between carnivores and people*. Cambridge University Press.
- Mech, L. D. & Boitani, L., 2003. Wolf social ecology. In: *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*: 1–34 (L. D. Mech & L. Boitani, Eds.). The University of Chicago Press.
- Treves, A., 2009. Hunting for large carnivore conservation. *Journal of Applied Ecology*, 46: 1350–1356.
- Tuytens, F. A. M. & Macdonald, D. W., 2000. Consequences of social perturbation for wildlife management and conservation. In: *Behaviour and Conservation*: 315–329 (L. M. Gosling & W. J. Sutherland, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Vucetich, J. A., Peterson, R. O. & Schaefer, C. L., 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology*, 83(11): 3003–3013.
- Wallach, A. D., Ritchie, E. G., Read, J. & O'Neill, A. J., 2009. More than mere numbers: the impact of lethal control on the social stability of a top-order predator. *PLoS ONE*, 4: e6861. Doi:10.1371/journal.pone.0006861

¿Modelos mixtos (lineales)? Una introducción para el usuario temeroso

J. Seoane

Grupo de Ecología Terrestre (TEG). Dpto. Ecología, Universidad Autónoma de Madrid (javier.seoane@uam.es)

El uso de modelos mixtos se ha extendido recientemente en muy diversas disciplinas en biología, entre las que se encuentran los estudios en ecología del comportamiento [1–3]. Tanto es así que podría decirse que están de moda (sí, esto también sucede en ciencia), y es altamente probable, lector, que un colega te haya sugerido que los emplees en tu trabajo o que lo acabe haciendo un revisor del último artículo que has enviado a cualquier revista. Mi intención con estas líneas es ayudar a entender qué son, para qué sirven y cómo funcionan. Para ello, primero describiré el contexto general en el que aparecen y después elaboraré un caso de estudio que ilustrará el proceso de construcción e interpretación de estos modelos. Centraré la exposición en los modelos mixtos lineales para variables de distribución normal que, no obstante, pueden servir para entender su generalización a situaciones en las que las variables siguen otro tipo de distribución como la de Poisson o la binomial (pero esa es ya otra historia).

El contexto: qué son y para qué sirven los modelos mixtos

Este tipo de modelos recibe distintos nombres que destacan una u otra de sus principales características. Se denominan modelos multinivel o jerárquicos (“multilevel models” o “hierarchical models” en la literatura en inglés) porque tienen en cuenta la estructura agregada de los datos

en distintos niveles (clases) que pueden estar ordenados o no jerárquicamente. Se denominan también mixtos o de efectos mixtos (“mixed models” o “mixed-effects models”) porque combinan efectos fijos y aleatorios. Aclaremos estos aspectos.

Los modelos mixtos siguen una estrategia lógica propia de muchos otros tipos de modelos estadísticos por la que se trata de describir la relación entre una “variable respuesta” (alias “dependiente”) y una o varias “variables explicativas” (alias “independientes”, “predictores” o “covariables”). En biología, es muy frecuente que las preguntas de investigación se traten de resolver recogiendo tales variables en unidades agregadas en distintos niveles. Por ejemplo, la relación entre los procesos de los ecosistemas y la diversidad funcional se puede medir en conjuntos de parcelas de estudio localizados en distintos países [4], el cambio en la distribución de especies montañas se puede observar en cumbres que se agregan dentro de diferentes macizos o se examinan en distintos periodos temporales [5], el efecto de la variación en las estrategias reproductoras puede examinarse en la descendencia de un territorio, nido o pareja [6] y el comportamiento de una especie se puede describir a través de medidas realizadas en poblaciones (utilizando individuos) o en individuos (empleando muestras de los mismos sujetos obtenidas en diferentes ocasiones) [1]. En todos estos casos las respuestas (procesos, distribución, descendencia y comportamiento) se estudian mediante datos que se agregan en unidades temporales o espaciales (países, montañas y años, nidos, individuos y estaciones) y que, a su vez, pueden estar agregadas jerárquicamente en niveles (p.e., individuos dentro del nivel superior de estaciones). Un detalle crucial de estos datos es que a menudo las medidas realizadas dentro de un mismo nivel de agregación no son independientes y así, por ejemplo, cabe esperar que las medidas hechas a un mismo individuo estén relacionadas entre sí, lo que incurre en pseudorreplicación y, en consecuencia, en el problema que se conoce como Error de Tipo I (e.d., rechazar la hipótesis nula cuando esta es cierta) [7]. Los modelos mixtos permiten acomodar esta situación incorporando al menos una variable explicativa de tipo categórico que represente esas unidades en que se agregan los datos. Los valores que se dan a esa variable son clases o categorías identificativas sin valor numérico (p.e., individuos “i1”, “i2”, etc).

Los *efectos*, es decir la influencia, de las variables explicativas sobre la respuesta se miden a través de distintos parámetros de los modelos. Si los valores que puede tener la variable explicativa son informativos y su número está fijado de antemano estamos ante lo que se denomina “efectos fijos”,

que asumen que tales valores son independientes entre observaciones. Si los valores de la variable son solo identificativos y podrían encontrarse otros si el estudio se repitiera en diferentes circunstancias (*p.e.*, al año siguiente o en un lugar distinto) estamos ante “efectos aleatorios”, en los que se asume una relación entre las observaciones realizadas en la misma clase. Si la variable es de tipo categórico y adquiere un bajo número de valores distintos o “niveles” (1 a 4) es mejor tratarla como de efecto fijo y entender que nuestros resultados no pueden extrapolarse más allá de esos niveles. Por el contrario, si la variable adquiere un alto número de valores ($> 4-5$ pero preferiblemente > 10) es preferible considerarla de efecto aleatorio [8, 9], lo que permite generalizar los resultados al universo del que nuestros datos son una muestra. Un ejemplo típico de variable de efecto fijo es el sexo, pues su conjunto posible de valores está limitado (macho y hembra), estos son informativos (el sexo acarrea consecuencias fisiológicas y comportamentales) y la medida de la respuesta se asume independiente entre observaciones (*p.e.*, entre los distintos machos). En contraste, el territorio de reproducción de un animal se suele considerar como una variable de efecto aleatorio, pues aquellos que se muestrearon son normalmente una submuestra aleatoria del conjunto de la población y la respuesta a analizar se espera que esté correlacionada dentro de cada uno (*p.e.*, la inversión parental que se mide en el mismo territorio en distintos momentos temporales). En los modelos mixtos, los efectos fijos se ajustan mediante parámetros como la intercepta y la pendiente en una regresión, mientras que los efectos aleatorios son, estrictamente, variables aleatorias que no se observan pero cuya distribución puede estimarse mediante la varianza de una distribución normal [10]. Nótese que en realidad son las propias variables quienes se comportan de forma “fija” o “aleatoria” y no los efectos asociados a ellas, como se describen normalmente en la literatura y yo también lo haré aquí, aún reconociendo que esta terminología puede ser un tanto equívoca [9–10].

Limitaciones de los modelos “clásicos” que nos conducen a usar modelos mixtos

Para entender el propósito y la construcción de modelos mixtos me serviré de un ejemplo bien documentado, del que se pueden encontrar fácilmente otras aproximaciones de análisis más allá de este texto [8, 11].

El ejemplo ilustra un tipo de diseño muestral muy común (“anidado”) en el que los modelos mixtos son útiles, pero su aplicabilidad no se agota en ellos. Se trata de un conjunto de datos sobre fauna bentónica en sistemas intermareales de la costa holandesa que tomó el Instituto Nacional de Gestión Costera y Marina de los Países Bajos (RIKZ). Preocupados por el efecto del cambio en el nivel del mar sobre la fauna de los fondos costeros, este instituto recogió datos sobre el macrobentos y descriptores abióticos de nueve playas en 2002, en cada una de las cuales se seleccionaron cinco puntos de muestreo (el macrobentos lo forman los invertebrados del fondo de sistemas acuáticos cuyo tamaño es mayor a 1 mm, como bivalvos o isópodos). El objetivo era relacionar la fauna con las variables abióticas. Aquí examinaremos la relación entre la riqueza de especies (*e.d.*, el número de especies) y algunos descriptores, en particular el NAP, que mide la altura del punto de muestreo con respecto al nivel medio de la marea y, por tanto, de manera indirecta el tiempo que el bentos permanece inundado o descubierto. NAP se puede entender como una medida de estrés ambiental con la que cabe esperar que la riqueza de estas especies acuáticas se relacione negativamente. Para facilitar la exposición he simplificado la base de datos original proporcionada por sus autores.

Dado que las variables respuesta (riqueza) y explicativa (NAP) son variables continuas, el primer tipo de modelo con el que se puede pensar en explorar las relaciones entre ambas es una regresión lineal simple (cuadro 1), que podemos representar así:

$$Y_i = \alpha + \beta X_i + \varepsilon_i \quad (\text{ecuación 1})$$

El ajuste del modelo indica que la relación entre la riqueza y NAP es negativa, con una pendiente que estimamos como $\beta = -2,87$ y una intercepa, o riqueza de referencia, de $\alpha = 6,69$ (cuadro 1). La información de que disponemos procede de $n = 45$ puntos de muestreo, lo que parece un tamaño muestral suficiente para estimar los tres parámetros de la ecuación 1 pues se suele recomendar un mínimo de 10 ó 20 unidades por cada término en el modelo, incluyendo las interacciones [12]. Al formular esta regresión se asume que existe una relación universal entre la Riqueza y NAP que se verificaría en cualquier punto de nuestra área de estudio. Se asume también que las 45 observaciones son independientes entre sí, lo que es probablemente erróneo y nos conduce a un problema de pseudorreplicación [7].

Cuadro 1

El modelo de regresión lineal simple que describe la relación entre una variable respuesta y otra explicativa, ambas continuas, se representa gráficamente como una línea recta con arreglo a la siguiente fórmula:

$$Y_i = \alpha + \beta X_i + \varepsilon_i$$

Esta ecuación puede parecer fea, asustar y, como todas, incrementar el riesgo de perder lectores [13], pero merece la pena examinarla con detalle para entender bien qué estamos haciendo. Usemos la siguiente piedra de Rosetta para ello:

- Y_i es el valor de la variable respuesta (la riqueza de especies) en uno de los 45 puntos de muestreo (de $i = 1$ a 45).
- α es el valor de la *intercepta* en el origen de coordenadas, e.d., el valor de la respuesta Y cuando el predictor X es cero; lo que solo es interpretable si, como en nuestro ejemplo, existe la posibilidad de que tal predictor sea 0 (hay puntos con $NAP = 0$, pero piénsese en una regresión del peso de niños con su estatura para entender que esto no siempre es así).
- β es el valor general de la *pendiente* de la recta de manera que su grado de inclinación señalará una relación más o menos acusada entre las variables (pendientes próximas a la horizontal revelan falta de asociación).
- X_i es el valor de la variable explicativa (NAP) en ese mismo punto de muestreo.
- ε_i es el *error* (alias 'residuo') para el punto i , e.d., la diferencia entre el valor de la respuesta realmente observado y el que se predice para él; se visualiza como la distancia del punto a la recta que describe el modelo. Algunos errores serán grandes y otros pequeños, pero en conjunto se asume que su distribución sigue una distribución normal con media cero y desviación típica σ , lo que se representa así: $\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$. Los residuos expresan la información de los datos que queda por explicar, por lo que el modelo tendrá menor capacidad explicativa cuanto mayor sea la suma acumulada de las distancias de los puntos a la recta de la regresión (que es proporcional a la varianza de los errores σ^2).

La expresión para nuestro ejemplo es:

$$Riqueza_i = \alpha + \beta(NAP)_i + \varepsilon_i$$

Y el ajuste del modelo de regresión es:

$$Riqueza_i = 6,69 - 2,87(NAP)_i + \varepsilon_i$$

Esto indica que la relación entre ambas variables es negativa (figura 1), de forma que por cada unidad que aumenta NAP la riqueza se reduce en casi 3 especies (en 2,87). La intercepta se puede interpretar como la riqueza de especies basal, la que tendría un punto de muestreo con $NAP = 0$, unas 7 especies (6,69). En este ejemplo, esta referencia parece interpretable, pues el valor de $NAP = 0$ está dentro del conjunto de valores posibles para NAP (la intercepta no es interpretable en otros casos: pensemos en una regresión del peso de niños como variable respuesta sobre su estatura como variable explicativa; aquí $X = 0$ no tiene sentido).

Es importante notar que con esta regresión entendemos que existe una relación universal entre Riqueza y NAP que describimos a través de un muestreo, estimando los parámetros de la ecuación 1 (α , β y σ) con la información que proporciona un subconjunto de todos los puntos de muestreo posibles (infinitos en este caso). Es muy probable que si hubiéramos tomado otros 45 puntos de muestreo distintos la relación encontrada fuera algo distinta, pero el modelo asume que la relación es válida para todos los puntos en cualquier playa del área de estudio.

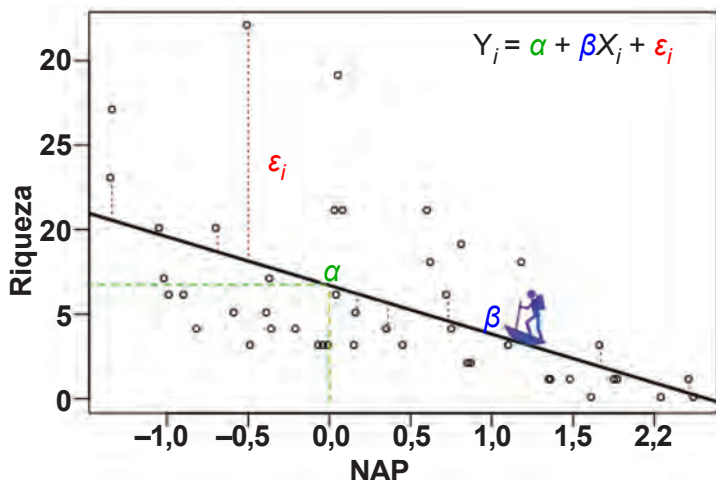


Figura 1. Representación gráfica de un modelo de efectos fijos: la regresión lineal simple entre la riqueza de especies del macrobentos litoral (Y) y el NAP (X) o altura de cada uno de los 45 puntos de muestreo respecto la altura media de la marea (de $i = 1$ hasta $i = 45$). Se representan la “intercepta” ($\alpha = 6,69$) y la “pendiente” ($\beta = -2,87$), que respectivamente, y en términos generales, informan sobre la riqueza de partida (cuando $\text{NAP} = 0$, indicado con línea discontinua) y de la intensidad y sentido de la relación. Se muestran también los valores de las observaciones (círculos) y la línea que describe la relación de acuerdo al modelo y permite predecir la riqueza según el del NAP (línea continua gruesa). Para algunas observaciones se representan los “residuos” (ϵ) como la diferencia entre las observaciones y las predicciones (líneas de puntos).

Sin embargo, podemos reconocer la estructura anidada (o jerarquizada) del diseño muestral y replantearnos el modelo: los 45 puntos de muestreo están agrupados en 9 grupos de 5. Es plausible que tanto la riqueza de macrobentos como las variables abióticas que se miden en puntos “dentro de una misma playa” se relacionen entre sí, quizás más que con las variables tomadas en los puntos de muestreo de otras playas. Podríamos plantearnos si la relación de la Riqueza con NAP (β) es realmente universal o difiere en cada playa, como por ejemplo sucedería si hubiera playas donde se observara una relación más o menos acusada debido a sus particulares

condiciones biogeográficas, ambientales o ecológicas. Asimismo, podríamos plantearnos si es razonable pensar que existe una riqueza promedio para todos los puntos de muestreo (α) o es más realista atribuir una riqueza de referencia a cada playa, como sucedería si hubiera playas que de partida fueran más ricas que otras, de nuevo en virtud de sus particulares condiciones. En tal caso el efecto negativo de NAP sobre la riqueza podría ser igual (o no) en todas las playas, pero a igual valor de NAP los puntos de las playas más ricas tendrían más especies. Por tanto, parece interesante incorporar al modelo una variable categórica (*e.d.*, un factor) que identificara las distintas playas, lo que resulta en un modelo equivalente a un ANCOVA (cuadro 2a). Este, de forma simplificada se representa así:

$$Y_{ij} = \alpha_j + \beta_j X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{ecuación 2})$$

Este modelo es justificable pero para el presente ejemplo tiene dos limitaciones. Primero, el tamaño muestral ya no es tan grande en comparación con el número de parámetros a estimar con él ($n = 19$ vs 45). Segundo, el factor “playa” se ha incorporado “por defecto” como un efecto fijo, entendiéndose que las 9 playas agotan la población de playas que se pueden muestrear, lo que tiene como consecuencia que la relación encontrada solo debería darse como válida para el conjunto de playas muestreadas, sin poderse extrapolar a otras. Además, si el diseño de muestreo fuera desequilibrado se podrían magnificar las diferencias entre grupos (*e.d.*, entre playas en este ejemplo), pues los grupos con bajo tamaño muestral suelen presentar mayor variabilidad y se tiende a estimar para ellos parámetros más extremos [9].

Resulta inmediato plantearse otros dos modelos de complejidad intermedia que requieren estimar 11 parámetros para describir la relación entre la Riqueza y el NAP. Así, la intensidad de la relación (β) puede ser general, la misma para todas las playas, pero que cada una tenga una distinta riqueza basal, es decir, una distinta intercepta α (cuadro 2b):

$$Y_{ij} = \alpha_j + \beta X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{ecuación 3})$$

O bien al contrario, las playas pueden tener todas la misma riqueza de partida (α) pero en cada una de ellas puede variar la pendiente que muestra la relación entre las variables (cuadro 2b):

Cuadro 2a

El modelo que incorpora una intercepta y una pendiente propias para cada playa es equivalente a un ANCOVA que se construye con una variable continua (NAP), un factor (playa) y la interacción entre ambos (Riqueza = NAP x playa), lo que simplificado se representa así:

Donde:

- Y_{ij} es el valor de la variable respuesta (la riqueza de especies) en uno de los 5 puntos de muestreo (de $i = 1$ a 5) de una de las 9 playas (de $j = 1$ a 9).
- α_j es el valor de la intercepta en el origen de coordenadas para una playa j dada.
- β_j es el valor particular de la pendiente de la recta en cada una de las 9 playas j .
- X_{ij} es el valor de la variable explicativa (NAP) en ese mismo punto de muestreo.
- ε_{ij} es el error para el punto i en la playa j . De nuevo, en conjunto se asume que su distribución sigue una distribución común a todos, normal con media cero y desviación típica σ : $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$.

Esta formulación exige estimar 19 parámetros (una intercepta y una pendiente por cada playa, más una desviación típica para los errores) con la información contenida en el mismo tamaño muestral, lo que ya parece preocupante (figura C2a).

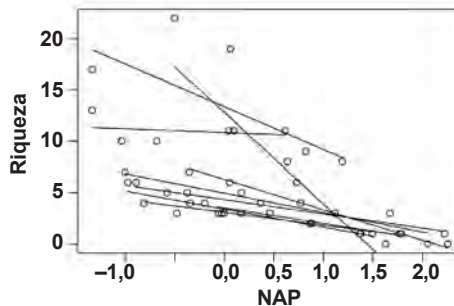


Figura C2a. Representación de la relación entre la variable respuesta Riqueza y la explicativa NAP de acuerdo a un modelo ANCOVA que incorpora una intercepta y una pendiente propias para cada playa. Las líneas muestran la predicción para cada playa en particular. Los círculos dan la combinación de valores de Riqueza y NAP observados.

Cuadro 2b

En dos modelos más sencillos, se puede asumir que las playas difieren solo en cuanto a la riqueza basal (α ; hay playas ricas y pobres, pero la relación de la Riqueza con NAP es la misma en todas ellas):

$$Y_{ij} = \alpha_j + \beta X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{figura C2b izquierda})$$

o solo en cuanto a la intensidad de la relación (β ; todas las playas parten del mismo número de especies, pero la relación de la Riqueza con NAP es distinta entre ellas):

$$Y_{ij} = \alpha + \beta_j X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{figura C2b derecha})$$

Donde:

- Y_{ij} es el valor de la variable respuesta (la riqueza de especies) en uno de los 5 puntos de muestreo (de $i = 1$ a 5) de una de las 9 playas (de $j = 1$ a 9).
- X_{ij} es el valor de la variable explicativa (NAP) en ese mismo punto de muestreo
- β es el valor general de la *pendiente* de la recta en todas las playas.
- β_j es el valor particular de la *pendiente* de la recta en cada una de las 9 playas j .
- α es el valor general de la *intercepta* en el origen para todas las playas.
- α_j es el valor de la *intercepta* en el origen para una playa j dada.
- ε_{ij} es el *error* para el punto i en la playa j , que se asume que sigue una distribución $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$.

Ambos modelos requieren estimar 11 parámetros.

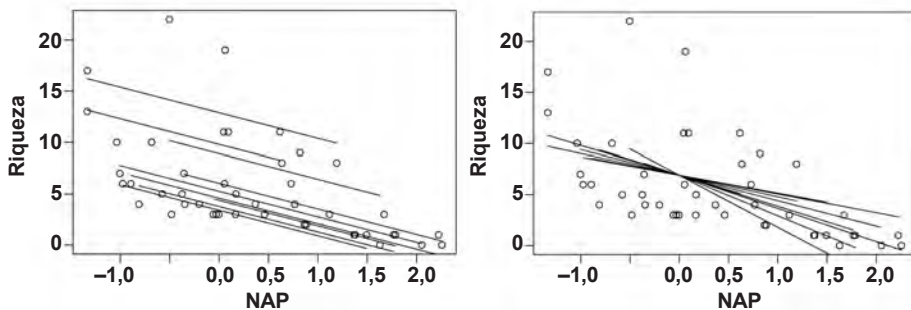


Figura C2b. Representación de la relación entre la variable respuesta Riqueza y la explicativa NAP de acuerdo a dos modelos ANCOVA que incorporan o bien una intercepta particular (izquierda) o bien una pendiente propia para cada playa (derecha). Las líneas muestran la predicción para cada playa en particular. Los círculos dan la combinación de valores de Riqueza y NAP observados.

$$Y_{ij} = \alpha + \beta_j X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{ecuación 4})$$

Llegados a este punto se plantea un dilema. Si se ignora el factor ‘playa’ la variabilidad entre las playas se une a la varianza de los errores, es decir, aumentan los residuos y, con ellos, se incrementa el riesgo de aceptar una hipótesis nula que en realidad es falsa, conocido como Error de Tipo II. Por otro lado, si se incorpora ese factor se acaban estimando muchos parámetros con poco tamaño muestral, lo que conduce a una imprecisión en las estimas. Los modelos mixtos permiten escapar de esta situación incorporando términos aleatorios que consiguen rebajar las exigencias en el número de parámetros a estimar, permiten extrapolar las relaciones a un universo más allá de las unidades muestreadas y posibilitan el examen de los niveles, jerárquicos o no, en los que se agrupan las observaciones. Si bien los diseños de muestreo con estructura anidadas se pueden analizar también con otros modelos de ANOVAs encajados o de medidas repetidas, estos pueden ser más problemáticos ante conjuntos de datos desequilibrados, donde el reparto del tamaño muestral sea desigual entre unidades (*p.e.*, si las playas difirieran en el número de puntos que se muestrearon en ellas).

El modelo mixto con intercepta aleatoria

Una solución es considerar que las playas que se muestrearon son un subconjunto seleccionado aleatoriamente de todas las que podrían haberse muestreado en la zona de estudio, e incorporar al modelo la variable “playa” como un factor aleatorio. El modelo mixto con intercepta aleatoria considera que unas playas pueden ser de partida más ricas que otras aunque en todas ellas se verifica la misma relación negativa entre la Riqueza y el NAP, como consecuencia del estrés ambiental que supone para los organismos acuáticos los periodos en que permanecen descubiertos. En este modelo se asume que las interceptas para cada playa (a_j) siguen una distribución normal en torno a un valor promedio (α , *e.d.*, la media de riqueza para todas las playas). Dicho de otra forma, para estimar la intercepta en cada playa —*e.d.*, la riqueza de base en cada playa— el modelo calcula una intercepta general y le añade un valor extraído de la distribución normal a la que se supone que se ajustan las interceptas de todas las playas en la zona de estudio. Este modelo mixto con intercepta aleatoria se expresa así (cuadro 3):

$$Y_{ij} = \alpha + \alpha_j + \beta X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{ecuación 5})$$

Este modelo reproduce la misma situación que el representado por la ecuación 3 pero de forma más eficaz, pues con el mismo tamaño muestral requiere estimar solo cuatro parámetros. Además, da cuenta de la estructura jerarquizada de los datos permitiendo que estén correlacionados dentro de las unidades en que se agregan (playas) y posibilita la extrapolación de los resultados a todas las playas del área de estudio de las que, al fin y al cabo, las que se muestrearon solo son un subconjunto aleatoriamente seleccionado.

El ajuste del modelo contempla los dos componentes fijo y aleatorio. En consonancia con los resultados anteriores, el primero indica que la relación entre la riqueza y NAP es negativa, con una pendiente que estimamos como $\beta = -2,57$ y una intercepta general de $\alpha = 6,58$ (nótese que las estimas de estos parámetros apenas han variado respecto el modelo de efectos fijos, la regresión lineal). De nuevo, este modelo asume que existe una relación universal entre la Riqueza y el NAP que se observaría en cualquier punto de nuestra área de estudio. Sin embargo, la riqueza de partida en cada playa se estima sumando a las 6,58 especies de promedio en todas las playas (α) una cantidad extraída de una distribución normal con media 0 y $\sigma_a = 2,94$ (cuadro 3). En el ejemplo, la segunda playa es relativamente rica en comparación con el resto por motivos que desconocemos (si sospecháramos la causa podríamos incluir una variable que diera cuenta de ella en el componente fijo del modelo) y a la riqueza que se le estima se le suman 5,20 especies, mientras que la tercera es relativamente pobre y se le restan 2,61 especies (cuadro 3). El resto de valores para las demás playas se extrae de la misma distribución normal con la conocida forma de campana de Gauss. Todos ellos son los *efectos aleatorios* asociados a la variación *entre* las distintas playas. A mayor NAP menor riqueza, y esto es así en todas las playas, pero en la segunda de ellas se parte de unas 12 especies ($6,58 + 5,20$) y en la tercera de tan solo unas 4 ($6,58 - 2,61$). Cuanto más variabilidad exista en la riqueza entre playas, mayor será σ_a y más se separarán las predicciones para cada playa particular (líneas finas en cuadro 3) respecto el modelo poblacional (línea gruesa en cuadro 3).

Un último “efecto” aleatorio es el dado por la variabilidad *dentro* de cada playa, que se estima a través de la variación de los residuos (en nuestro ejemplo, $\sigma = 3,06$). Esto se puede visualizar como la suma de los residuos de las 9 regresiones que pueden construirse entre la Riqueza y el NAP, una para cada playa.

Cuadro 3

El modelo mixto con intercepta aleatoria se representa así:

$$Y_{ij} = \alpha + \alpha_j + \beta X_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

- Y_{ij} es el valor de la variable respuesta (la riqueza de especies) en uno de los 5 puntos de muestreo (de $i = 1$ a 5) de una de las 9 playas (de $j = 1$ a 9).
- α es el valor general de la *intercepta* en el origen de coordenadas para todas las playas de la zona de estudio.
- α_j es la *intercepta aleatoria* para cada una de las 9 playas; se extrae de una distribución normal con media cero y desviación típica σ_a : $\alpha_j \sim N(0, \sigma_a^2)$ y se añade a la intercepta general para obtener el valor de la riqueza de partida en cada playa. En el ejemplo $\sigma_a = 2,94$.
- β es el valor general de la *pendiente* de la recta en todas las playas de la zona de estudio.
- X_{ij} es el valor de la variable explicativa (NAP) en ese mismo punto de muestreo
- ε_{ij} es el *error* para el punto i en la playa j ; $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$. En el ejemplo $\sigma = 3,06$.

Este modelo ajusta una variable continua de efectos fijos (NAP) y otra categórica de efectos aleatorios (playa, figura C3). Exige estimar cuatro parámetros: dos fijos (α y β) y dos aleatorios (σ_a y σ). Una vez ajustados los parámetros el modelo resume la riqueza así:

Riqueza_{i1} = 6,58 + 2,62 – 2,57NAP_{i1} + residuo_{i1} (para los 5 puntos i de la playa 1)

Riqueza_{i2} = 6,58 + 5,20 – 2,57NAP_{i2} + residuo_{i2} (para los 5 puntos i de la playa 2)

Riqueza_{i3} = 6,58 – 2,61 – 2,57NAP_{i3} + residuo_{i3} (para los 5 puntos i de la playa 3)

(...)

Riqueza_{i9} = 6,58 – 0,42 – 2,57NAP_{i9} + residuo_{i9} (para los 5 puntos i de la playa 9)

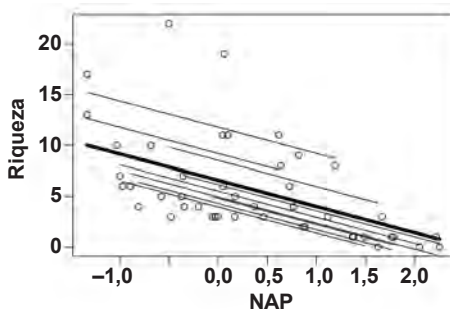


Figura C3. Representación del modelo mixto con intercepta aleatoria que describe la variación de la Riqueza en relación al NAP. En la figura la línea gruesa describe el efecto fijo, general, para la población de playas (α y β) y las líneas finas describen los efectos aleatorios particulares para cada una de ellas ($\alpha + \alpha_j$). Los círculos dan la combinación de valores de Riqueza y NAP observados.

Las varianzas son muy informativas

Resulta ilustrativo comparar la magnitud de los efectos aleatorios, es decir, repartir (o “particionar”, en la jerga estadística) la varianza entre ellos. La riqueza de especies en los puntos de muestreo se puede explicar en parte por las diferencias en el NAP en cada uno de ellos, de acuerdo a la relación indicada por el componente fijo del modelo. A la información (e.d., a la varianza) de los datos que no se puede explicar por esa relación, las diferencias entre las playas contribuyen con $\sigma_a^2 = 2,942$ y las diferencias dentro de ellas contribuyen con $\sigma^2 = 3,062$, lo que en proporción significa un 48% ($2,942/(2,942 + 3,062)$) y un 51% respectivamente (recuérdese que la varianza se puede calcular como la desviación típica al cuadrado). Es decir, la diferencia de riqueza entre distintos puntos, una vez se ha considerado el valor de NAP para ellos, se puede atribuir en gran parte (un 48%) a la identidad de la playa a la que pertenecen (¿serán intrínsecamente diferentes?). Aún así, gran parte de esas diferencias (un 51%) quedan aún por explicar (¿no habrá otro predictor importante además del NAP?). De forma análoga, en un estudio en el que se tienen varios individuos y múltiples observaciones de cada uno de ellos (un diseño en el que las observaciones están encajadas dentro de los individuos) se puede plantear hasta qué punto las diferencias “inter”-individuales (σ_a) son relevantes con respecto a las “intra”-individuales (σ).

El valor relativo de las varianzas *entre* e *intra* grupos (individuos, playas...) se expresa mediante la correlación intraclase, $\rho = \sigma_a^2/(\sigma_a^2 + \sigma^2)$, que se puede interpretar como la correlación esperada entre las medidas dentro de un mismo grupo. Así, en nuestro ejemplo la correlación entre las medidas de riqueza dentro de una misma playa es de $\rho = 2,942/(2,942 + 3,062) = 0,48$. Este concepto aparece más frecuentemente en estudios en biología bajo el nombre de repetibilidad [14, 15], como la proporción de la variabilidad fenotípica total que es reproducible entre distintas medidas hechas a los mismos sujetos, por ejemplo cuando varios observadores miden la longitud del tarso a un número de aves para estimar su tamaño (la identidad de los individuos medidos se incorpora al modelo como un factor aleatorio de igual forma que se hizo con la identidad de las playas). En estos casos, un valor alto de ρ indicaría que la riqueza de especies dentro de los puntos de una misma playa es similar —lo que podría sugerir muestrear menos intensamente un conjunto más numeroso de playas [16]— o que las medidas del tarso realizadas por los distintos

observadores son muy congruentes para cada ave —lo que sugeriría que los errores de medida entre observadores son despreciables [14]. La correlación intraclass ρ será elevada si la varianza del factor aleatorio (σ_a^2) es alta (lo que ocurre cuando cada playa es muy diferente al resto). En esta situación resulta ventajoso registrar los predictores del componente fijo del modelo al nivel en que se agrupan los datos (las playas o los individuos), pues podrían contribuir a explicar la varianza entre esos grupos (un predictor así sería, *p.e.*, la precipitación media anual de cada playa, distinta entre playas pero igual para todos los puntos que se encuentran en una en particular, o el sexo de los individuos). La correlación intraclass puede ser pequeña si la varianza del factor aleatorio es baja (*p.e.*, si todas las playas se parecen entre sí). En esta situación es más interesante tomar los predictores al nivel máximo de detalle, en todos los puntos de muestreo en las playas (como se hace con el NAP en el ejemplo desarrollado aquí) o en cada ocasión en que se mide un individuo, pues esto reducirá la varianza de los residuos (σ^2) y redundará en estimas más precisas [17]. Una alta variabilidad dentro de los grupos en que se agregan los datos (σ^2) contribuye a reducir esa correlación entre las medidas individuales.

El modelo mixto con intercepta y pendiente aleatorias

Resulta inmediato plantearse un modelo ligeramente más complejo que contemple además la posibilidad de que la relación de la variable respuesta con la explicativa sea diferente en cada unidad en que se mida. En nuestro ejemplo, se podría plantear que el efecto de NAP sobre la riqueza fuera distinto en las diferentes playas —en unas podría ser más acusado que en otras— debido a aspectos desconocidos o no evaluados, de igual manera que los individuos sometidos a un tratamiento pueden responder de manera diferente a éste debido a las diferencias individuales más allá de las que pueden evaluarse a través de su edad, sexo y otras características que pudieran haberse medido. Por tanto, se trata de incluir un nuevo efecto aleatorio, que corresponde a la pendiente, en un modelo mixto que se denomina de intercepta y pendiente aleatorias y que se expresa así:

$$Y_{ij} = \alpha + \alpha_j + (\beta + b_j)X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{ecuación 6})$$

Este modelo mixto reproduce la misma situación que el ANCOVA presentado por la ecuación 2 pero requiere estimar solo cinco parámetros (cuadro 4).

De nuevo, el modelo indica que la relación entre la riqueza y NAP es negativa, con una pendiente $\beta = -2,83$ y una intercepta general de $\alpha = 6,59$ que apenas difieren de las estimadas en los anteriores. Este modelo ajusta tanto la riqueza de partida como la relación entre las variables respuesta de forma contextual, dependiente de la playa de que se trate. En ambos casos a los parámetros que podemos entender como promedios poblacionales (α y β) se les suman unas cantidades extraídas de distribuciones normales con media 0 y desviaciones típicas $\sigma_a = 3,55$ y $\sigma_b = 1,72$, respectivamente, que son los efectos aleatorios (cuadro 4). Esta vez a mayor NAP menor riqueza, sí, pero la intensidad de esta relación es diferente en cada playa (figura 2).

Es interesante examinar la magnitud de los efectos aleatorios para evaluar su importancia relativa: la variación en la riqueza entre puntos de muestreo que no puede explicarse por sus diferencias en el valor de NAP, se debe en su mayor parte (55%; $\sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_b^2 + \sigma^2)$) a diferencias intrínsecas en la riqueza de partida entre playas, pero también al efecto variable del NAP en cada playa (13%) y a aspectos no evaluados (32%). Cabe plantearse entonces si es necesario incluir una pendiente aleatoria, ya que hay tan pocas diferencias en la relación con NAP entre playas, lo que equivale a preguntarse cómo establecer la estructura óptima del componente aleatorio del modelo (¿incluimos la intercepta y la pendiente aleatorias o solo una de ellas?). Sobre este asunto las opiniones en el mundo de la estadística están divididas entre quienes proponen algún tipo de protocolo para seleccionar los parámetros a incluir en el componente aleatorio (y también en el fijo) del modelo [11] y los que sostienen que el componente aleatorio del modelo debe reflejar de antemano el diseño de muestreo [9].

Me permito aquí una pequeña digresión. Este modelo con intercepta y pendientes aleatorias se puede emplear para otros análisis bien diferentes, de tipo medidas repetidas o longitudinales, en los que, por ejemplo, se mide una variable predictora a un conjunto de individuos en varias ocasiones distintas. Los individuos se modelan con una intercepta aleatoria y el predictor con una pendiente aleatoria, entendiéndose que las medidas realizadas a un individuo están encajadas dentro de este. De forma similar, estos modelos pueden emplearse en otras situaciones experimentales como los diseños factoriales cruzados, en bloques o en parcelas incompletas [17].

Cuadro 4

El modelo mixto con intercepta y pendiente aleatorias se representa así:

$$Y_{ij} = \alpha + \alpha_j + (\beta + b_j) X_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

- Y_{ij} es el valor de la variable respuesta (la riqueza de especies) en uno de los 5 puntos de muestreo (de $i = 1$ a 5) de una de las 9 playas (de $j = 1$ a 9).
- α es el valor general de la *intercepta* en el origen para todas las playas de la zona de estudio.
- α_j es la *intercepta aleatoria* para cada una de las 9 playas; se extrae de una distribución normal con media cero y desviación típica σ_a : $\alpha_j \sim N(0, \sigma_a^2)$ y se añade a la intercepta general para obtener el valor de la riqueza de partida en cada playa.
- β es el valor general de la *pendiente* de la recta en todas las playas de la zona de estudio.
- b_j es la *pendiente aleatoria* para cada una de las 9 playas; se extrae de una distribución normal con media cero y desviación típica σ_b : $b_j \sim N(0, \sigma_b^2)$ y su efecto modifica la pendiente general en función de la variable respuesta.
- X_{ij} es el valor de la variable explicativa (NAP) en ese mismo punto de muestreo.
- ε_{ij} es el *error* para el punto i en la playa j ; $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$.

Este modelo ajusta una variable continua de efectos fijos y aleatorios (NAP) y otra categórica de efectos aleatorios (playa, figura C4). Exige estimar cinco parámetros: dos fijos (α y β) y tres aleatorios (σ_a , σ_b y σ). Una vez ajustados los parámetros el modelo resume la riqueza así:

Riqueza₁₁ = 6,59 + 1,83 + (-2,83 - 0,83)NAP₁₁ + residuo₁₁ (para los 5 i puntos de la playa 1)

Riqueza₁₂ = 6,59 + 5,77 + (-2,83 - 2,71)NAP₁₂ + residuo₁₂ (para los 5 i puntos de la playa 2)

Riqueza₁₃ = 6,59 - 2,78 + (-2,83 + 1,32)NAP₁₃ + residuo₁₃ (para los 5 i puntos de la playa 3)

(...)

Riqueza₁₉ = 6,59 - 0,25 + (-2,83 + 0,11)NAP₁₉ + residuo₁₉ (para los 5 i puntos de la playa 9)

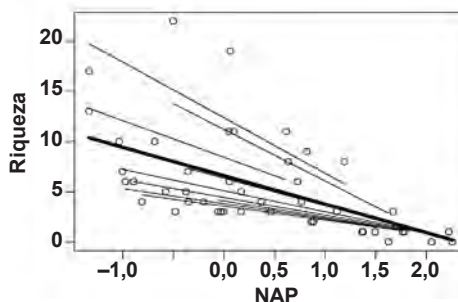


Figura C4. Representación del modelo mixto con intercepta y pendiente aleatorias que describe la variación de la Riqueza en relación al NAP. En la figura la línea gruesa describe el efecto fijo, general, para la población de playas (α y β) y las líneas finas describen los efectos aleatorios particulares para cada una de ellas ($\alpha + \alpha_j$). Los círculos dan la combinación de valores de Riqueza y NAP observados.

En cualquiera de estos diseños se recomienda centrar o estandarizar las variables predictoras cuando se ajustan pendientes aleatorias para facilitar la interpretación de los efectos entre e intra grupos [18, 19].

El modelo mixto con pendiente aleatoria

Como ya resultará obvio, también se puede plantear el modelo mixto que considere que la relación de la variable respuesta con la explicativa sea diferente en cada unidad en que se mida, aunque todas partan del mismo nivel. Se trata del modelo mixto con pendiente aleatoria que se expresa así:

$$Y_{ij} = \alpha + (\beta + b_j) X_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{ecuación 7})$$

En nuestro ejemplo este modelo describe la situación en la que todas las playas tienen la misma riqueza de partida (α), pero donde la relación de esta riqueza con el NAP ($\beta + b_j$) es variable entre playas, de forma equivalente al descrito por la ecuación 4. Resulta menos interesante porque es poco común encontrar una diferencia entre pendientes que no vaya asociada a una diferencia entre interceptas.

Los modelos mixtos aproximan los coeficientes a las medias poblacionales

Tras esta larga explicación, uno se puede plantear que si el modelo mixto con intercepta y pendiente aleatorias contempla que esos parámetros son diferentes para cada nivel de agregación —sean estos las playas en que se agrupan los puntos de muestreo o los individuos en los que se han tomado múltiples observaciones— ¿por qué no construir una regresión simple para cada uno de ellos y prescindir de las complejidades de los modelos mixtos? Bien, para empezar nuestro esfuerzo se ha visto ya recompensado con la posibilidad de evaluar directamente la variabilidad *entre y dentro de* los distintos niveles de agregación con un solo modelo. Además, las estimas de la intercepta y pendiente en los modelos mixtos ($\alpha + a_j$ y $\beta + b_j$) son un poco distintas a las que se obtendrían con un modelo de efectos fijos (α_j y β_j), en concreto, se aproximan a las medias poblacionales (α y β) [9]. Es

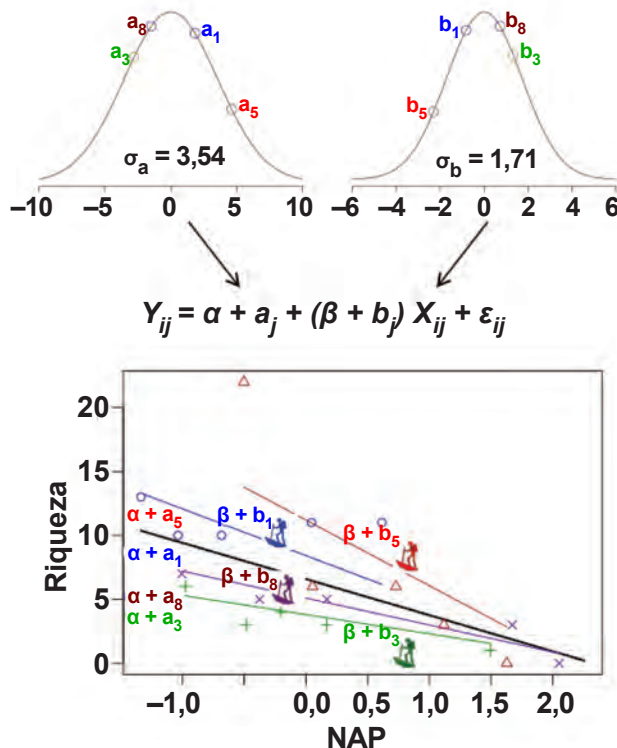


Figura 2. Representación gráfica del modelo mixto con intercepta y pendientes aleatorias. Se da su expresión en el centro de la figura (ecuación 6 del texto principal). Los efectos aleatorios se extraen de una distribución normal con media 0 y desviaciones típicas σ_a (para la intercepta) y σ_b (para la pendiente) calculadas por el algoritmo de computación (parte superior de la figura). En la parte inferior de la figura, estos efectos a_j y b_j particulares para cada una de las j playas se suman a las estimas de los parámetros fijos, comunes a todas ellas, α y β respectivamente, para obtener una descripción de la relación entre la variable respuesta (Riqueza) y la explicativa (NAP) variable entre playas (líneas finas), aunque parecida al promedio de todas ellas (línea gruesa negra). Se representan los efectos de solo cuatro playas. Nótese que en algunas existe poca discrepancia entre las observaciones y las predicciones (playas 3 y 8, con aspas y cruces), mientras que en otras la relación estimada no describe bien los datos (playas 1 y 5, con círculos y triángulos).

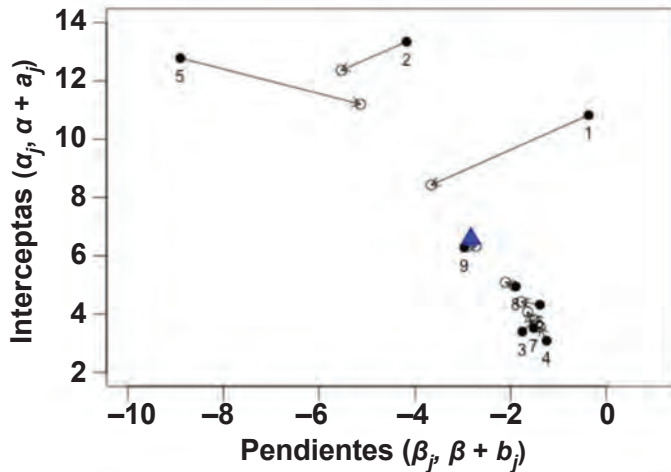


Figura 3. Comparación de las interceptas (α_j) y pendientes (β_j) estimadas por las regresiones simples para cada una de las 9 playas (círculos negros) con las que resultan del ajuste de un modelo mixto ($\alpha + a_j$ y $\beta + b_j$) para esas mismas playas (círculos blancos), cuyo identificador se indica con un número. Las flechas van desde las estimas de efectos fijos a las de las de efectos mixtos. El triángulo indica el promedio para la intercepta (α) y la pendiente (β) de las playas estudiadas, que se interpreta como la estima para el conjunto de las del área de estudio. Nótese que las mayores diferencias entre las estimas de los modelos de efectos fijos (regresiones) y aleatorios (mixtos) se dan para las playas 1 y 5, para las que en la figura 2 ya se había detectado un desajuste (flechas más largas).

decir, un modelo mixto estimará una riqueza de partida para una playa en particular algo más próxima al promedio de todas ellas que la que estimaría una regresión con los datos de solo esa playa. Este patrón se conoce como el “encogimiento” de los coeficientes (del inglés “shrinkage”). Su interpretación parte de reconocer que en un modelo mixto las categorías del factor de agrupamiento (playas, individuos) son una selección de las que podrían haberse tomado de la población bajo estudio y, en consecuencia, se puede esperar que se parezcan en la medida en que los elementos de esa población compartan características entre sí [10]. Los parámetros “encogen” de forma

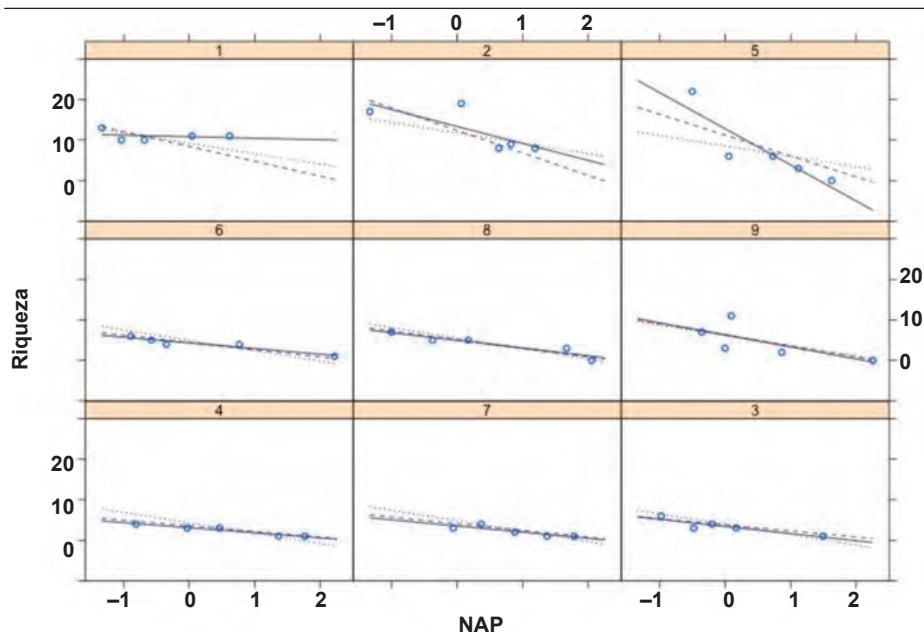


Figura 4. Comparación, para cada playa, de las predicciones del modelo de efectos fijos (regresión lineal, línea continua) con las de los modelos mixtos de intercepta aleatoria (línea de puntos) y de intercepta y pendiente aleatorias (línea discontinua). Los círculos muestran los datos observados. Los números en la cabecera de los gráficos dan el identificador de cada playa.

más acusada para las playas o los individuos más diferentes del resto, con menor número de observaciones (si el diseño muestral es desequilibrado) y para aquellos en los que las regresiones lineales tienen menor capacidad explicativa (R^2), lo que equilibra convenientemente la complejidad (el número de modelos) y el ajuste a los datos [4, 9] (figura 3).

En general, los parámetros calculados por un modelo de efectos mixtos son intermedios entre los que se obtendrían en un modelo de efectos fijos que incluyera un factor de agrupamiento —como el ANCOVA de la ecuación 2— y el modelo de efectos fijos que obviara la estructura agrupada de los datos —como la regresión de la ecuación 1—. Si las diferencias entre playas

son extremadamente altas (e.d., si σ_a y σ_b son muy grandes) el modelo mixto converge con el ANCOVA, mientras que si no hay diferencias entre ellas (σ_a y σ_b próximas a cero) el modelo mixto converge con la regresión [9]. En esos dos extremos cabría plantearse renunciar a emplear un modelo mixto. De hecho, si la variabilidad dentro de cada playa no resultara de interés, el análisis de la relación de la riqueza con la variable predictora (que aquí es NAP) podría resumirse eficazmente mediante la pendiente promedio de aquellas que se obtendrían para cada playa por separado [20].

En nuestro ejemplo, las estimas de las interceptas y pendientes de los modelos de efectos fijos —es decir, de las regresiones para cada playa por separado— son en general muy similares a las estimas correspondientes para el componente fijo de los modelos mixtos que hemos construido (figura 3). Las diferencias más notables se dan en las playas 1, 2 y 5, que tienen riquezas de partida mucho más altas que el resto. En estos casos el ajuste del modelo mixto fuerza a estimar para ellas una riqueza de partida más próxima a la media poblacional (figura 4). En suma, si bien se gana en dar una explicación generalizada a todas las playas del área de estudio, se pierde en dar una respuesta particularizada para cada una de ellas.

Agradecimientos

Deseo agradecer a Vittorio Baglione la simpatía con la que me propuso escribir este trabajo y la hospitalidad con la que, con Daniela Canestrari y Dieguito *bruschetta*, me acabaron convenciendo. Va con mi admiración hacia ellos. Además, el propio Vittorio, Luis M. Carrascal, Juan Carlos Illera y Aimara Planillo tuvieron la amabilidad de revisar la primera versión del manuscrito para señalar fallos y hacer comentarios desde sus variadas perspectivas que han contribuido notablemente a mejorarlo. Quedarán algunos puntos oscuros y errores, pero esos son atribuibles a mi torpeza.

Referencias

1. Steinmeyer, C., Schielzeth, H., Müller, J. C. & Kempenaers, B., 2010. Variation in sleep behaviour in free-living blue tits *Cyanistes caeruleus*: effects of sex, age and environment. *Animal Behaviour*, 80: 853–864.

2. Chiarati, E., Canestrari, D., Vera, R. & Baglione, V., 2012. Subordinates benefit from exploratory dominants: response to novel food in cooperatively breeding carrion crows. *Animal Behaviour*, 83: 103–109.
3. Laiolo, P., Vögeli, M., Serrano, D. & Tella, J. L., 2008. Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLoS-ONE*, 3: e1822.
4. Maestre, F. et al., 2012. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science* 335: 214–218.
5. Gottfried, M. et al., 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2: 111–115.
6. Salomons, H. M., Müller, W., Dijkstra, C., Eising, C. M. & Verhulst, S., 2006. No sexual differences in embryonic period in jackdaws *Corvus monedula* and black-headed gulls *Larus ridibundus*. *Journal of Avian Biology*, 37: 19–22.
7. Hurlbert, S. H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187–211.
8. Zuur, A. F., Ieno, E. I. & Smith, G. M., 2007. *Analysing ecological data*. Springer, New York, p.135.
9. Gelman, A. & Hill, J., 2007. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, Cambridge.
10. Bates, D. M., 2010. *Lme4: mixed-effects modeling with R*. Disponible en: <http://lme4.r-forge.r-project.org/IMMwR/lrgprt.pdf>
11. Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.
12. Harrell, F. E., 2001. *Regression modeling strategies*. Springer, New York. p. 60–61.
13. Paulos, J. A., 1990. *El hombre anumérico*. Tusquets, Barcelona.
14. Nakawaga, S. & Schielzeth, H., 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* 85: 935–956.
15. Lessells, C. M. & Boag, P. T., 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 104: 116–121.
16. Snijders, T. & Bosker, R. 1999. *Multilevel analysis*. SAGE, Londres. Cap. 3.
17. Schielzeth, H. & Nakawaga, S. (in press). Nested by design: model fitting and interpretation in a mixed model era. *Methods in Ecology and Evolution*. Doi: 10.1111/j.2041–210x.2012.00251.x
18. Van de Pol, M. & Wright, J., 2009. A simple method for distinguishing within-versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour*, 77: 753–758.
19. Schielzeth, H. & Forstmeier, W., 2009. Conclusions beyond support: overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology*, 20: 416–420.
20. Murtaugh, P. A., 2007. Simplicity and complexity in ecological data analysis. *Ecology*, 88: 56–62.

Material suplementario

En la siguiente URL se puede encontrar un breve borrador documentado de código en R para construir e interpretar los modelos que se elaboran en este artículo: <http://tinyurl.com/Etologia1>

Posibles aplicaciones de la individualidad de las señales acústicas animales en ecología evolutiva y de poblaciones

P. Laiolo

Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (UO, CSIC, PA), Universidad de Oviedo, E-33600 Mieres, Spain paola.laiolo@csic.es

Resumen

En ecología evolutiva y biología de la conservación, la identificación y/o discriminación de los individuos de una población adquiere gran importancia y el marcaje físico (anillas, radiocollares, coloración, etc.) es una herramienta utilizada de forma rutinaria en las investigaciones. Los individuos de numerosas especies animales emiten señales acústicas individuo-específicas que han sido utilizadas como herramienta alternativa o complementaria a los métodos de marcaje físico para conseguir información sobre la identidad de quienes las emiten. A través del reconocimiento acústico es posible estimar parámetros individuales, como supervivencia, longevidad, desplazamientos y comportamiento territorial, y también parámetros de la población, como el número de individuos diferentes que viven en un área. El reconocimiento de los individuos a través de sus vocalizaciones es ventajoso en ciertos contextos como, por ejemplo, el estudio de especies nocturnas que viven entre vegetación frondosa, que sufren debido al manejo del que son objeto o protegidas y raras. En este artículo se revisan las razones ecológicas de la individualidad acústica, la metodología que hay que seguir para demostrarla, sus potenciales aplicaciones y sus limitaciones.

Individualidad acústica

Los individuos de numerosas especies animales reconocen individualmente a los conespecíficos que los rodean basándose en las características de sus señales acústicas. El reconocimiento individual es posible cuando las señales acústicas son muy variables entre individuos, permitiendo así su separación y discriminación, y además son estereotipadas y estables en dicho individuo de manera que posibilitan su reconocimiento e identificación en el tiempo (Stoddard, 1996).

La individualidad acústica se debe a una serie de factores genéticos, ontogenéticos y/o ambientales y la discriminación suele ser más o menos precisa según la biología de la especie, el contexto ecológico y la función de la vocalización. Las especies que han evolucionado con marcadas características individuo–específicas suelen tener hábitos nocturnos o vivir en grupos muy numerosos, es decir en condiciones en las que las señales visuales no son efectivas o generan confusión si son utilizadas por sí solas (Galeotti & Sacchi, 2001; Aubin & Jouventin, 2002; Pollard & Blumstein, 2011). La individualidad acústica es también más común en las formas de comunicación a distancia, mientras que la información proveniente de distintos canales sensoriales (tacto, vista u olfato) le resta importancia entre individuos próximos (Weilgart & Whitehead, 1988). Asimismo, las vocalizaciones que vehiculan información especie–específica (que no pueden variar excesivamente entre individuos), o que son condición–dependientes (que, por lo tanto, varían según del estado físico del individuo) no se caracterizan por tener marcadas características individuales.

Una herramienta en ecología evolutiva y de poblaciones

En ecología evolutiva y biología de la conservación, la identificación y/o discriminación de los individuos adquiere importancia en los estudios de historias vitales, en la validación de las estimaciones de tamaño de población y para separar determinados sectores de la población que requieren especial atención (McGregor & Peake, 1993). En animales, el reconocimiento de los individuos de estudio se ha conseguido tradicionalmente con la captura y marcaje mediante medios físicos como, por ejemplo, bandas o anillos, radiocollares, coloración o afeitado de parte del cuerpo

que permiten sucesivas reidentificaciones a distancia. La información que se consigue tras la captura es extremadamente valiosa, pero no todas las especies permiten el uso de esta herramienta puesto que algunas son susceptibles al manejo o difíciles de capturar por su escasez o por tener áreas de campeo muy amplias. Aun cuando sean posibles la captura y el marcaje, estas técnicas requieren un esfuerzo notable en términos de tiempo y de recursos humanos y económicos (Laiolo et al., 2007).

La variabilidad existente de forma natural entre los individuos es una alternativa menos invasiva y costosa que el marcaje físico y ha sido objeto de especial interés entre quienes se ocupan de bioacústica al poder aprovecharse las características individuales propias de las vocalizaciones de muchas especies, sobre todo de vertebrados (Baptista & Gaunt, 1997; Terry et al., 2005). Existen vocalizaciones que se prestan más a ser utilizadas para conseguir información sobre el individuo como, por ejemplo, las asociadas a territorialidad, emparejamiento o al contacto entre conspecíficos, producidas en contextos en los que resulta beneficioso señalar la propia identidad (Darden et al., 2003).

Metodología

Diseño del trabajo

Si se pretende utilizar las características acústicas para el reconocimiento individual es necesario demostrar que (i) existen diferencias significativas entre las vocalizaciones de individuos distintos (elevada variabilidad poblacional o interindividual) y (ii) que las mismas son estables en el individuo (baja variabilidad intraindividual). Para satisfacer esta última condición sería preferible centrarse en las vocalizaciones de animales marcados con métodos físicos, aunque estos fuesen una muestra parcial de la población que se pretende estudiar para no tener dudas sobre su identificación en una fase inicial del estudio. Además es necesario conseguir varias vocalizaciones del mismo individuo (> 20) y grabar a varios individuos de la población (> 10) para obtener estimas robustas de disimilitud de las vocalizaciones (ver más adelante).

Grabaciones

Para la elección del equipo de grabación, compuesto en términos generales por un grabador, un micrófono y los aparatos asociados (auriculares, amplificadores de micrófonos, etc.) hay que tener en cuenta las características de las señales y del medio donde se transmiten (Gerhardt, 1998). Se discutirán brevemente en esta sección aquellas técnicas y aparatos que se utilizan en medios terrestres y con sonidos de frecuencias audibles por el oído humano (20 Hz–20 kHz). Este último incluye, o se solapa en gran medida, con el espectro de la mayoría de especies de aves y anfibios, así como de algunos mamíferos terrestres.

Los micrófonos más utilizados en estudios de individualidad acústica son los parabólicos (micrófonos omnidireccionales con parábolas) y semi/unidireccionales (con un radio de captación inferior a 180°). En el primer caso la parábola permite eliminar parte del ruido de fondo y no es necesario apuntar tan precisamente o acercarse tanto a la fuente de sonido. Por otro lado, los micrófonos semi o unidireccionales distorsionan menos las frecuencias extremas, son más manejables y fáciles de transportar y, si están dotados de funda quitavientos, captan sonidos de buena calidad en ambientes ruidosos. Los micrófonos pueden ser de condensador o dinámicos según su sensibilidad, rango de frecuencias y fuente de alimentación; la respuesta de frecuencia del micrófono debe adaptarse a la frecuencia de las vocalizaciones a grabar.

Las grabadoras digitales actualmente disponibles en el comercio permiten un amplio rango de frecuencias de muestreo, almacenan el sonido en memorias flash portátiles, tarjetas SD, discos duros, y se conectan a través de un puerto USB al ordenador. La grabación directa a través de un ordenador también es posible si la logística del trabajo lo permite.

Análisis cualitativo y cuantitativo del sonido

Las características físicas del sonido, por ejemplo duración, frecuencia e intensidad (presión acústica), se cuantifican utilizando tres representaciones gráficas de la señal que se consiguen con softwares especializados en análisis acústicos. Estas representaciones son el oscilograma, que muestra la variación de la intensidad de la señal en el tiempo y sirve para medir las componentes temporales (duraciones), el espectro, que muestra la intensidad de las frecuencias emitidas y es la base para medir las com-

ponentes espectrales (frecuencias), y el sonograma, que representa las tres características a la vez y muestra el cambio de frecuencia e intensidad en el tiempo (fig. 1). Esta última representación gráfica es muy útil para visualizar la señal, pero no debería utilizarse para medir sus parámetros acústicos porque existe un compromiso entre precisión en el ámbito temporal y espectral que no permite una buena resolución de ambos parámetros.

Para demostrar la individualidad acústica se utiliza el sonograma en una fase preliminar a fin de discriminar de forma cualitativa las vocalizaciones de los distintos individuos. Posteriormente, esta se tiene que confirmar con un análisis cuantitativo basado en medidas de frecuencia en el espectro y de duración en el oscilograma. Las variables a medir varían según las especies o el grupo taxonómico, por lo cual es aconsejable realizar una buena búsqueda bibliográfica previa al estudio. Debe destacarse que la discriminación basada en la inspección visual del sonograma es a veces

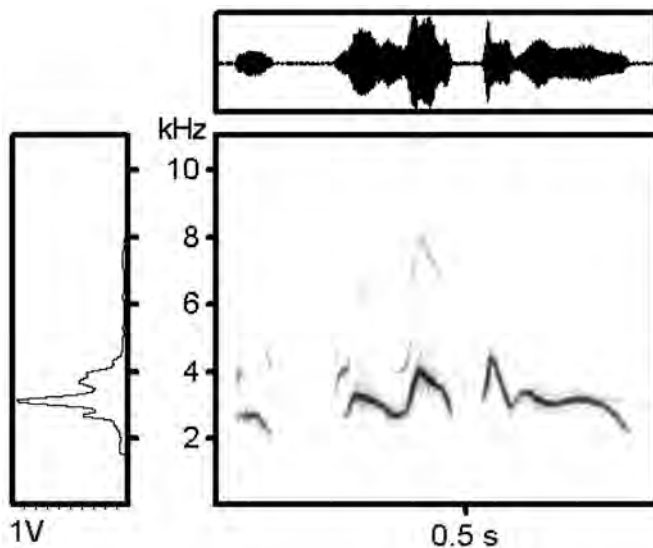


Figura 1. Ejemplo de las tres representaciones gráficas de una vocalización: oscilograma en la parte superior, espectro en la parte inferior izquierda y sonograma en la parte inferior derecha. Se muestra un reclamo de *Galerida thekla* compuesto por tres sílabas.

más completa que la que se basa en las medidas de varios parámetros acústicos a la vez, por el minucioso sistema de reconocimiento de imágenes que caracteriza la vista de los humanos (McGregor & Byle, 1992). Una vez construida la base de datos con los parámetros acústicos por vocalización e individuo es posible estimar si la variabilidad entre individuos es mayor que la que se da en el propio individuo, un requisito de la individualidad que requiere una comparación preliminar mediante análisis univariante (por ejemplo ANOVA para testar diferencias entre individuos) o el cálculo de los coeficientes de variación acústica en el individuo y entre individuos. En vocalizaciones individuo–específicas la ratio entre el coeficiente de variación promedio de los individuos y el de la población es inferior a uno (Bretagnolle & Lequette, 1990; Palmero et al., 2012).

Para estimar qué variables acústicas permiten separar a los individuos e identificarlos se usan técnicas multivariantes y, entre estas, el análisis discriminante es el más utilizado. Es aconsejable utilizar una parte de los datos para extraer los coeficientes de las funciones discriminantes dejando otra parte para estimar el porcentaje de clasificación correcta de las vocalizaciones de los individuos que las han producido (*cross-validation*). En las vocalizaciones individuo–específicas este porcentaje suele ser superior al 80%, es decir por lo menos ocho de cada diez vocalizaciones son identificadas correctamente a posteriori. Este porcentaje permite asignar correctamente la identidad a un individuo si se consigue grabar una serie suficientemente larga de vocalizaciones (Bocci et al., 2013). Otra técnica multivariante usada conjuntamente con el análisis discriminante prevé la estimación de medidas de disimilitud, por ejemplo distancias euclídeas entre las vocalizaciones del mismo o distintos individuos. Estas medidas permiten calcular umbrales de disimilitud por encima de los cuales las vocalizaciones pertenecen a individuos distintos y por debajo al mismo individuo (Peake et al., 1998).

Las técnicas alternativas de clasificación se basan en las redes neurales o en la teoría de la información: en el primer caso se utilizan algoritmos que clasifican las vocalizaciones reiteradamente hasta alcanzar un margen de error establecido a priori (Terry & McGregor, 2002), en el segundo se estima la información sobre identidad proporcionada por cada señal con el índice de Shannon (Beecher, 1989). Contrariamente a los análisis multivariantes anteriormente mencionados, estas últimas herramientas permiten cuantificar el número máximo de individuos que se conseguiría

discriminar acústicamente en una población. Finalmente, en los últimos años se están aplicando técnicas de reconocimiento automático del lenguaje humano a poblaciones animales con resultados positivos en casos concretos de estudio (Adi et al., 2010).

Aplicaciones y limitaciones

El “marcaje” de los individuos basado en las características acústicas ha sido aprovechado con éxito para estimar parámetros o características del individuo en estudios eco-etológicos o evolutivos y para derivar parámetros poblacionales. En el primer caso, el reconocimiento individual en estudios plurianuales permite estudiar aspectos importantes de las historias vitales como la supervivencia, longevidad y dispersión (Laiolo et al., 2007; Laiolo & Obeso, 2012). Además, en especie territoriales es posible conseguir información sobre la tasa de reemplazo territorial y así estudiar la fidelidad al territorio (Galeotti & Sacchi, 2001; Vögeli et al., 2008). Si el reconocimiento acústico se aplica a la totalidad de la población, permite estimar el número de individuos distintos que se encuentran en un área donde no sea posible contarlos a simple vista (medios forestales, acuáticos, etc.) (Peake & McGregor, 2001; Holschuh & Otter, 2005; Hoodless et al., 2008). En la tabla 1 se muestran casos de estudio en los que la individualidad acústica ha sido utilizada en ecología evolutiva y de poblaciones, y en el cuadro 1 se expone un ejemplo de cómo se demuestra la individualidad acústica aplicándola posteriormente para estimar la supervivencia y la dispersión individual.

Si bien la individualidad en las características de las vocalizaciones se ha descrito en muchas especies, el número de investigaciones que han aplicado esta información a estudios etológicos, ecológicos o evolutivos es relativamente reducido y sesgado taxonómicamente (hacia las aves), como se puede apreciar en la tabla 1. El reconocimiento de los individuos a través de sus vocalizaciones ha resultado ventajoso solo en ciertos contextos como, por ejemplo el estudio de especies nocturnas que viven entre vegetación frondosa, que sufren las consecuencias del manejo o que son protegidas y raras (Gilbert et al., 1994; Pollard et al., 2010). El marcaje acústico tiene indudablemente limitaciones, puesto que su uso es restringido al periodo de tiempo en el que la especie es vocalmente activa

Tabla 1. Algunos ejemplos de estudios que han demostrado la individualidad acústica y la han aplicado a la ecología evolutiva y/o de poblaciones.

Especie	Referencia
Aplicación	
<i>Otus scops</i>	
Estimación de la tasa de reemplazo territorial	Galeotti & Sacchi, 2001
<i>Botaurus stellaris</i>	
Estimación de supervivencia	Gilbert et al., 2002
Estimación del tamaño poblacional	Gilbert et al., 1994
<i>Chersophilus duponti</i>	
Estimación de supervivencia	Laiolo et al., 2007 Vögeli et al., 2008
Estimación de dispersión	Laiolo et al., 2007 Vögeli et al., 2008
Estimación de longevidad	Laiolo & Obeso, 2012
Estimación de la tasa de reemplazo territorial	Laiolo et al., 2007 Vögeli et al., 2008
Estimación del tamaño poblacional	Laiolo & Tella, 2007
<i>Gavia arctica</i>	
Estimación del tamaño poblacional	Gilbert et al., 1994
<i>Crex crex</i>	
Estimación del tamaño poblacional	Peake & McGregor, 2001 Terry & McGregor, 2002
<i>Aegolius acadicus brooksi</i>	
Estimación del tamaño poblacional	Holschuh & Otter, 2005
<i>Scolopax rusticola</i>	
Estimación del tamaño poblacional	Hoodless et al., 2008
<i>Bubo virginianus</i>	
Estimación del tamaño poblacional	Odom et al., 2013
<i>Strix woodfordii</i>	
Reemplazo poblacional	Delport et al., 2002

y al sector de la población que más vocaliza. En el caso de las aves pase-riformes y algunas rapaces, por ejemplo, el uso del sonido para reconocer a los individuos es limitado a la época de reproducción y a los machos, quedando excluidos los individuos jóvenes y las hembras. Además, si la señal varía ligeramente entre años, el método acústico permitiría el conteo de los individuos vocalmente activos en una sola temporada, pero no el seguimiento a largo plazo (Puglisi & Adamo, 2004; Odom et al., 2013). Finalmente, la variabilidad interindividual presente de forma natural podría no permitir diferenciar un número elevado de individuos en una población (Laiolo et al., 2007). Por estas razones, la herramienta acústica debería considerarse como complementaria a otras técnicas de marcaje, teniendo también en cuenta que cada herramienta proporciona información distinta según el sector de población que mejor captura o censa (jóvenes, hembras, adultos territoriales, etc.) (Vögeli et al., 2008).

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a Daniela Canestrari y Vittorio Baglione la invitación a escribir esta revisión.

Referencias

- Adi, K., Johnson, M. T. & Osiejuk, T. S., 2010. Acoustic censusing using automatic vocalization classification and identity recognition. *Journal of the Acoustical Society of America*, 127: 874–883.
- Aubin, T. & Jouventin, P., 2002. How to vocally identify kin in a crowd: the penguin model. *Advances in the Study of Behavior*, 31: 243–277.
- Baptista, L. F. & Gaunt, L. L., 1997. *Bioacoustics as a tool in conservation studies. Behavioural approaches to Conservation in the Wild* (Clemmons & R. Buchholz, Eds.). Cambridge University Press.
- Beecher, M. D., 1989. Signalling systems for individual recognition: An information theory approach. *Animal Behaviour*, 38: 248–261
- Bocci, A., Telford, M. & Laiolo, P., 2013. Determinants of the acoustic behaviour of red deer during breeding in a wild alpine population, and implications for species survey. *Ethology Ecology and Evolution*, 25: 52–69
- Bretagnolle, V. & Lequette, B., 1990. Structural variation in the call of the Cory's

- shearwater, *Calonectris diomedea*. *Ethology*, 85: 313–323.
- Delport, W., Kemp, A. C. & Ferguson, J. W. H., 2002. Vocal identification of individual African wood owls *Strix woodfordii*: a technique to monitor long-term adult turnover and residency. *Ibis*, 144: 30–39.
- Galeotti, P. & Sacchi, R., 2001. Turnover of territorial scops owls *Otus* scops as estimated by spectrographic analyses of male hoots. *Journal of Avian Biology*, 32: 256–262.
- Gerhardt, H. C., 1998. Acoustic signals of animals: recording, field measurements, analysis and description. In: *Animal Acoustic Communication: Recent Technical Advances* (S. L. Hopp, M. J. Owren & C. S. Evans, Eds.). Springer, Berlin.
- Gilbert, G., McGregor, P. K. & Tyler, G., 1994. Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species. *Journal of Field Ornithology*, 65: 335–348.
- Gilbert, G., Tyler, G. A. & Smith, K. W., 2002. Local annual survival of booming male Great Bittern *Botaurus stellaris* in Britain, in the period 1990–1999. *Ibis*, 144: 51–61.
- Holschuh, C. I. & Otter, K. A., 2005. Using vocal individuality to monitor Queen Charlotte saw-whet owls (*Aegolius acadicus brooksi*). *Journal of Raptor Research* 39:134–141.
- Hoodless, A. N., Inglis, J. G., Doucet, J. P. & Aebischer, N. J., 2008. Vocal individuality in the roding calls of Woodcock *Scolopax rusticola* and their use to validate a survey method. *Ibis*, 150: 80–89.
- Laiolo, P. & Obeso, J. R., 2012. Multilevel selection and neighbourhood effects from individual to metapopulation in a wild passerine. *PLoS ONE*, 7(6): e38526.
- Laiolo, P. & Tella, J. L., 2007. Erosion of animal cultures in fragmented landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 68–72.
- Laiolo, P., Vögeli, M., Serrano, D. & Tella, J. L., 2007. Testing acoustic versus physical marking: two complementary methods for individual-based monitoring of elusive species. *Journal of Avian Biology*, 38: 672–681.
- McGregor, P. K. & Peake, T. M., 1998. The role of individual identification in conservation biology. In: *Behavioral Ecology and Conservation Biology* (T. Caro, Ed.). Oxford University Press, New York.
- McGregor, P. K. & Byle, P., 1992. Individually distinct bittern booms: potential as a census tool. *Bioacoustics*, 4: 93–109.
- Odom, K. J., Slaght, J. C. & Gutierrez, R. J., 2013. Distinctiveness in the territorial calls of great horned owls within and among years. *Journal of Raptor Research*, 47: 21–30.
- Palmero, A. M., Illera, J. C. & Laiolo, P., 2013. Song characterization in the spectacled warbler (*Sylvia conspicillata*): a circum-Mediterranean species with a complex song structure. *Bioacoustics*, 21: 175–191.
- Peake, T. M. & McGregor, P. K., 2001. Corncrake *Crex crex* census estimates: a

- conservation application of vocal individuality. *Animal Biodiversity and Conservation*, 24.1:
- Pollard, K. A. & Blumstein, D. T., 2011. Social group size predicts the evolution of individuality. *Current Biology*, 21: 1–5.
- Pollard, K. A., Blumstein, D. T. & Griffin, S. C., 2010. Pre-screening acoustic and other natural signatures for use in noninvasive individual identification. *Journal of Applied Ecology*, 47: 1103–1109.
- Puglisi, L. & Adamo, C., 2004. Discrimination of individual voices in male great bitterns (*Botaurus stellaris*) in Italy. *The Auk*, 121: 541–527.
- Stoddard, P. K., 1996. Vocal recognition of neighbours by territorial passerines. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. (D. E. Kroodsma & E. H. Miller, Eds.). Cornell University Press, Ithaca.
- Terry, A. M. R. & McGregor, P. K., 2002. Census and monitoring based on individually identifiable vocalizations: the role of neural networks. *Animal Conservation*, 5: 103–111.
- Terry, A. M. R., Peake, T. M. & McGregor, P. K., 2005. The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology* 2005, 2: 10.
- Vögeli, M., Laiolo, P., Serrano, D. & Tella, J. L., 2008. Who are we sampling? Apparent survival differs between methods in a secretive species. *Oikos*, 117: 1816–1823.
- Weilgart, L. S. & Whitehead, H., 1988. Distinctive vocalizations from mature mature sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Canadian Journal of Zoology*, 66: 1931–1937.

Cuadro 1

Un ejemplo de estudio

La alondra ricotí (*Chersophilus duponti*) es un passeriforme amenazado que, por su rareza y comportamiento elusivo, resulta muy difícil de observar. Como todas las alondras emite un canto complejo e invierte mucho tiempo en actividades canoras que concentra en horas crepusculares. Es una especie que por distintas razones se presta al marcaje acústico: su estatus de conservación aconseja el uso de técnicas de marcaje no invasivas, es acústicamente muy activa y posee vocalizaciones territoriales (potencialmente idóneas para vehicular información sobre identidad) y las emite en la oscuridad, cuando el uso de información visual está imposibilitado.

Estereotipia en los reclamos individuales

En varias poblaciones del valle del Ebro se efectuaron múltiples grabaciones de 24 individuos marcados con anillas alfanuméricas y de color. Al ser la especie tan elusiva, para su identificación durante la grabación los individuos fueron atraídos con *playbacks* de conoespecíficos en áreas donde fuera posible la lectura de las anillas de color con un catalejo. Se aplicó la técnica del análisis discriminante para testar el porcentaje de corrección en la clasificación de las vocalizaciones grabadas. Se midieron entre 4 y 17 variables acústicas por reclamo y el análisis discriminante clasificó correctamente la totalidad de las vocalizaciones (100%). Este elevado porcentaje se debe a la extrema complejidad de la señal objeto de estudio (cada individuo emite de uno a tres tipos de reclamos, siendo 10 el repertorio global de la población), que permitió la medida de un centenar de variables acústicas.

Se estimó también la disimilitud del reclamo entre los individuos marcados, cuyo valor máximo resultó ser de 1,0 entre las vocalizaciones del mismo individuo, mientras que el valor mínimo entre los reclamos de individuos distintos fue de 1,7. Estos valores se utilizaron para identificar a la totalidad de los individuos grabados en la población, incluso los no marcados. Cuando la disimilitud entre dos vocalizaciones superaba el umbral de 1,0 se procedía a clasificarlas como procedentes de dos individuos distintos; si, por el contrario, resultaba inferior, se las clasificaba como pertenecientes al mismo sujeto. Analizando las 3.138 vocalizaciones grabadas en el valle del Ebro en dos años de estudio se clasificaron e identificaron finalmente 174 individuos.

Comparación entre marcaje acústico y físico

Se compararon las estimaciones de dispersión, probabilidad de captura, cambio de territorio y supervivencia en individuos anillados y grabados. Los dos métodos estimaron probabilidades similares de recaptura, dispersión y tasa de cambio de territorio, mientras que difirieron en la estimación de supervivencia, que resultó ser mayor aplicando el método acústico. El último método detectó además la presencia de individuos transeúntes entre los capturados. Estos resultados sugieren que los dos métodos estarían captando porciones distintas de individuos de la población como, por ejemplo, adultos reproductores e individuos flotantes.

Basado en Laiolo et al. 2007 y Vögeli et al. 2008.

Reseña de Tesis Doctorales en Etología

Esta reseña incluye los resúmenes de algunas de las Tesis Doctorales defendidas en España en el curso 2012–2013, junto con otras no recogidas en años anteriores, con el fin de informar acerca del estado actual de la investigación etológica en nuestro país. Para mejorar esta sección de EtoloGuía, rogamos la colaboración de directores y doctorandos para que envíen el resumen de su trabajo al comité editorial (baglione@agro.uva.es).

Comportamiento y conservación de grandes carnívoros en ambientes humanizados: osos y lobos en la Cordillera Cantábrica

Autor: Fernández Gil, A.

Directores: Naves Cienfuegos, J. y Quevedo de Anta, M.

Curso: 2012–2013

Universidad de Oviedo

Resumen

Los grandes carnívoros tienen efectos notables en la estructura de las comunidades por su condición de especies clave. Al tiempo, como predadores apicales tienen una capacidad limitada de compensar altas tasas de mortalidad, lo que resulta en vulnerabilidad crónica en áreas humanizadas. Osos pardos *Ursus arctos* y lobos *Canis lupus* ocupan en la Cordillera Cantábrica un gradiente de paisajes humanizados y naturales. En un contexto de biología de conservación y mediante el estudio del comportamiento y la historia natural, los objetivos fueron: 1) describir sistemas de celo y estrategias reproductivas de los osos cantábricos; 2) desarrollar métodos para estimar abundancia y monitorizar las poblaciones de osos y lobos; 3) describir los hábitos tróficos de los osos y analizar cambios a lo largo del tiempo; y 4) analizar situaciones de conflicto por daños en ambas especies y los efectos de la gestión en su conservación. Los osos en celo (N = 23 episodios) utilizaron hábitats peculiares y usaron áreas concretas de forma recurrente a lo largo de los años, con frecuentes episodios de celos múltiples. A su vez, clasificamos nueve casos de muerte de crías como infanticidios sexuales. Las concentraciones en áreas recurrentes parecen relacionadas con la intención de confundir paternidades para evitar infanticidios sexuales. Además, los patrones de celo y la frecuencia de infanticidios condicionan los métodos para estimar abundancia y pueden confundir índices de monitoreo. Con un muestreo sistemático por observación directa exploramos factores que pudieran afectar a la detección de osos. Se obtuvieron índices de presencia: 14 positivos (con osos vistos) cada 100 intentos; y de abundancia: 19 osos no dependientes cada 100 intentos. Estos índices permiten evaluar tendencias: sería necesario un

esfuerzo de 50 intentos de observación por año para detectar un declive del 20% en 10 años. El método es aplicable a otras poblaciones de osos y de grandes mamíferos que vivan en ambientes montañosos. Analizamos 239 observaciones estivales de lobos en lugares de reunión (meseta del Duero) y 184 registros de grupos en invierno (Cordillera Cantábrica) para explorar efectos de factores sobre el número de ejemplares detectados. Encontramos efecto de esfuerzo de muestreo en verano. Sin embargo, no encontramos efectos de esfuerzo, método o cobertura de nieve en invierno, estimando un declive del 30% en el tamaño medio de grupo: 4,4 ejemplares en Noviembre a 3,1 en abril. Se precisan 15 registros/invierno para detectar un cambio del 30% en 10 años con una potencia del 90%. Analizamos 1.500 heces de osos (1974–2004) y encontramos diferencias entre zonas y cambios en el tiempo en el uso de ciertos alimentos, señalados por incrementos en los coeficientes de variación. Durante el periodo de hiperfagia encontramos una relación positiva de índices climáticos con el uso de alimentos de tipo meridional y negativa con los de tipo boreal y templado, lo que indica efecto de factores globales. Hubo diferencias entre zonas y en el tiempo en algunos tipos de alimento relacionadas con factores locales (ganado). Los alimentos de tipo boreal y templado mostraron declives en uso y se vieron más afectados por factores locales que los de tipo meridional. Encontramos efectos de factores demográficos y ecológicos en el nivel de daños de osos en Asturias y demográficos en el caso de los lobos: más lobos muertos en controles supusieron más daños. El reflejo en los medios fue desproporcionado entre especies y en la misma especie entre zonas. Las noticias tuvieron un fuerte efecto en el número de lobos muertos en controles. La gestión no se basó en criterios objetivos y tuvo efectos contra–esperados en los daños. En ambientes humanizados, la flexibilidad etológica y ecológica de estas especies y la peculiar interacción con los humanos condicionan su estudio y las medidas de gestión, notablemente de las situaciones de conflicto, con importantes consecuencias en su conservación.

Factores que afectan el éxito de expansión de poblaciones de aves en ambientes transformados por el hombre: el aguilucho lagunero *Circus aeruginosus* en la Depresión del Ebro

Autor: Cardador Bergua, L.

Directores: Mañosa Rifé, S. y Carrete, M.

Curso: 2011–2012

Universidad de Barcelona

Resumen

En esta tesis se explora el papel que desarrollan factores ecológicos como el hábitat y la disponibilidad de alimentos, las limitaciones espaciales y la densodependencia en la expansión de una especie en medios transformados por el hombre. Se usa como modelo de estudio una población en expansión de aguilucho lagunero *Circus aeruginosus* en una zona agrícola de la península ibérica, en la parte oriental de la depresión del Ebro. En esta tesis, se adquieren nuevos conocimientos sobre la biología del aguilucho lagunero en ambientes agrícolas y se relacionan con las posibles causas de su reciente expansión. Entender los factores que limitan la distribución de una especie y de sus poblaciones es de vital importancia desde un punto de vista ecológico y teórico pero también desde un punto de vista aplicado y de conservación. Aunque limitados, los resultados de esta tesis muestran que los factores ambientales, la sociabilidad, las limitaciones dispersivas y los mecanismos de densodependencia pueden jugar un papel importante en la distribución de una especie. La población de aguilucho lagunero se había reducido considerablemente en décadas anteriores (1960–0980), debido principalmente al drenaje y contaminación de los humedales donde cría, al uso de pesticidas y a la persecución directa por el hombre. De manera que parte de su aumento en los últimos años puede deberse a la recuperación de su población tras las reducciones en el uso de organoclorados y en su persecución directa. Sin embargo, la especie también se ha beneficiado, en los últimos años del incremento

de estructuras artificiales, tales como estanques y embalses artificiales relacionados con el riego y la intensificación agrícola, como sitios para nidificar y de los cultivos herbáceos de sus alrededores para cazar. A escala local, la variación individual en los efectos de la densodependencia sobre la productividad y patrones de asentamiento, podrían haber favorecido la dispersión de algunos individuos a nuevas localidades vacías, mientras otros individuos con respuestas diferentes a la densidad se agregaban agregan alrededor de áreas ya ocupadas. A gran escala (es decir, a nivel de la península ibérica), el área de distribución del aguilucho lagunero seguiría limitada, más allá de las variables ambientales (clima y hábitat), indicando que todavía queda hábitat potencial para la especie sin ocupar (al menos a la resolución espacial de los análisis, que no permiten considerar procesos a menor escala, que podrían restringir la distribución de la especie a nivel local, como la abundancia local de alimentos o pesticidas). Las posibles consecuencias de la expansión de ésta y otras especies deben ser consideradas a fin de conservar adecuadamente la biodiversidad en el escenario actual de cambio global.

Los colores de la elección: señalización múltiple a través de la coloración de las plumas

Autor: Mateos González, F.

Directores: Senar Jorda, J. C.

Curso: 2011–2012

Universidad de Barcelona

Resumen

El uso de señales múltiples de calidad individual está ampliamente extendido, siendo común en numerosas especies. Sin embargo, las razones últimas para usar más de una señal no son fáciles de explicar. ¿Por qué muchas especies invierten en señales múltiples, pudiendo concentrarse sólo en una? Las presiones fluctuantes del ambiente podrían tener un rol importante en el origen y mantenimiento de las señales múltiples. Las implicaciones evolutivas de esta hipótesis enfatizan la importancia de realizar nuevos estudios sobre señales múltiples. En esta tesis se realizaron diferentes estudios sobre la potencial señalización múltiple del plumaje de dos especies de aves: El carbonero común (*Parus major*) y el lúgano (*Carduelis spinus*).

En el primer capítulo se examinó la función señalizadora de la banda alar amarilla del lúgano, un ornamento sexual basado en carotenoides. Un experimento de forrajeo mostró que machos con bandas alares mayores eran más rápidos resolviendo el problema. Estos resultados sugieren que podría existir selección sexual de habilidades cognitivas en el lúgano, a través de una señal basada en carotenoides. En el segundo capítulo, estudiamos la función del babero negro del lúgano como posible fuente de información acerca de la personalidad del individuo. Para ello, examinamos la tendencia exploratoria de varios machos de lúgano. Descubrimos que lúganos con baberos negros de mayor tamaño mostraban latencias de aproximación a un objeto nuevo más cortas. Este hallazgo apoya la idea de que ornamentos del plumaje pueden proporcionar información acerca de diferentes rasgos de la personalidad del individuo. Los resultados de estos dos primeros capítulos ponen de manifiesto que señales de colores,



Carbonero común (*Parus major*).

basadas en diferentes pigmentos, tienen funciones distintas en el lúgano, permitiendo un criterio múltiple en contextos de selección social y sexual. En el tercer capítulo se examinó cómo las señales múltiples basadas en diferentes coloraciones pueden afectar el comportamiento sexual extra pareja. Para ello, evaluamos la respuesta de distintos machos de carbonero a intrusiones territoriales experimentales en sus nidos. Pudimos constatar que la respuesta agonística y la paternidad de los machos residentes dependía de la interacción entre la corbata negra, basada en melaninas, y la coloración amarilla, basada en carotenoides, del pecho de estos machos residentes. Estos resultados sugieren que los machos de carbonero podrían estar siguiendo diferentes estrategias reproductivas de acuerdo con su calidad individual. En el último capítulo, examinamos las posibles interacciones entre ornamentos sexuales y la experiencia previa, mediante experimentos de selección de pareja en lúganos. Nuestros

resultados sugieren que la familiaridad puede ser tan importante como los ornamentos sexuales a la hora de determinar el comportamiento de la hembra en contextos de selección sexual. Esta tesis, en definitiva, profundiza en el hecho de que las múltiples cualidades de un individuo, reflejadas en distintas señales de color, tienen el potencial de ser parte de múltiples estrategias válidas en selección sexual y social, permitiendo una selección más plástica. Los resultados de esta tesis apoyan la hipótesis de que la plasticidad de selección podría ser uno de los mecanismos tras el origen y mantenimiento de las señales múltiples.

Reproductive decisions of the blue tit in a mediterranean environment

Autor: García-Navas Corrales, V.

Director: Sanz Cid, J. J.

Curso: 2011–2012

Universidad de Castilla–La Mancha

Summary

Two of the key issues that any organism has to face at least once in its life are where and with whom do breed. These two decisions (when? whom?) are especially crucial for short-living species. This thesis analyzes the causes and consequences associated with these two aspects in a small forest insectivorous bird, the blue tit *Cyanistes caeruleus*, in populations located at Montes de Toledo. These Mediterranean forests are characterized by a longer duration of the breeding period (a wider reproductive window) and the existence of a high diversity of Lepidoptera species, which may have an important role in shaping the evolution of birds' vital traits in these populations. First, I addressed the phenotypic plasticity of blue tits in relation to the phenology of their main prey (Lepidoptera larvae) and its consequences in terms of prey choice and breeding success. Second, I focused on mate choice and sexual selection in this species considering i) the benefits derived from pairing with individuals showing high levels of genetic diversity ('good genes'), ii) the mechanisms used by males to reveal information about their individual quality to their partner, and iii) the processes involved in the maintenance or breakup of the pair-bond. Concerning the first issue, focused on timing of breeding, we found that the degree of synchronization between blue tits and Lepidoptera larvae (caterpillars) may largely determine the time at which these start the incubation period, suggesting that birds may change to some extent their breeding sequence in order to achieve a better synchronization with the time of maximal food abundance (caterpillar peak). The degree of synchrony in relation to the phenology of caterpillars influenced prey choice decisions of blue tits and had an impact on individuals in terms of fitness. Those birds that were able to adjust correctly their timing tended to exploit caterpillars requiring longer



Autor: Javier Caballero.

Herrerillo común *Cyanistes caeruleus*.

searching efforts (noctuids) and their nestlings fledged in better condition. Whilst, those birds that bred too early or too late were forced to exploit tortricid larvae, a type of caterpillar of small size and easy to get. The results obtained indicate that the fact that birds feed their young with one or another prey type is not trivial. The type of caterpillar brought to the nest could have important consequences for the parents as the costs associated with obtaining different types of prey influenced the rate at which they provisioned food to their offspring. Food quality could also have a significant impact on nestling condition. On the other hand, the fact that in these Mediterranean woodlands tits do not solely depend on one species (multiple caterpillar peak) allow them to adjust their provisioning strategy as plastic response

to environmental unpredictability. I manipulated experimentally nestling demand (by means of daily manipulations of brood size) in a short term (*i.e.* from one day to the next) and I observed that parents adopted their foraging tactic (in terms of both parental effort and food selection) to cope with the new scenario (reduced or enlarged brood size). Total provisioning rates were lowest when broods were reduced in size and greatest when broods were enlarged. Prey choice was also affected by the brood size changes. Increase of nestling demand compelled parents to work harder and be less selective in prey choice; I found that birds with a high level of feeding responsibility opted to concentrate on more readily available food items (tortricids, pupae). Whilst, their immediate reaction when faced with a low level of feeding responsibility was to decrease these prey types in the diet, so that the percentage of other preys (noctuids, spiders) in the diet increased. These results emphasize the importance of considering the role of alternative prey and thus, the flexibility in the foraging behaviour of birds, when exploring the ecological interactions between the different levels of the oak–caterpillar–tit food chain and the consequences of disrupted synchrony, particularly in those regions such as the Mediterranean Basin where Lepidoptera larval assemblages show a high diversity in comparison with northern latitudes. Regarding the second question (mate choice), I found that individual heterozygosity of blue tits was positively correlated between social mates, suggesting that in these populations blue tits base their mating preferences on partner's heterozygosity. The results obtained indicate that the observed heterozygosity–based assortative mating could be maintained by both direct and indirect benefits since heterozygosity reflected individual quality in both sexes: egg production and quality increased with female heterozygosity while more heterozygous males showed higher feeding rates during the brood–rearing period. In the case of males, their genetic quality was correlated with expression of a secondary sexual trait (plumage crown coloration) so males with a superior genotype may reveal such information through this ornament. Although, I also found that in these populations males can use non–body ornaments (“extended phenotype”) to indicate their parental quality, experience or genetic quality and thereby, induce females to increase their reproductive investment. In these populations, male blue tits carry feathers to the nest and place them outside the nest cup which enhances the conspicuousness of this ornament. I found that female blue tits increased their clutch size in response to the addition

of feathers (either experimentally or naturally) suggesting that this puzzling behaviour may function as an honest indicator of male quality and thus as a post-mating signal of good parents in this species. Lastly, the high divorce rate observed in these populations (63%) could be driven by the intense competition for good nesting sites. The abandonment of the current partner to find a male settled in a better territory seems to be the main reason that prompts females to break the pair-bond. Thus, divorce could be viewed a side effect of females seeking to improve their breeding performance by acquiring higher quality sites.

Study of territorial behaviour and stress for the improvement of european wild rabbit restocking programs

Autor: Ruiz Aizpurua, L.

Director: Sanchez Tortosa, F. M.

Curso: 2012–2013

Universidad de Córdoba

Summary

The European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) is a keystone species that is native to the Iberian Peninsula and whose populations have undergone a dramatic decline in abundance in their natural ranges throughout the second half of the 20th century. The economic and ecological importance of the wild rabbit has now led to the need to perform management actions aimed at boosting the remaining populations and establishing new ones, particularly in Mediterranean areas. Restocking actions are one of the handiest management tools, and scientific research whose objective is to define and solve the major methodological problems is abundant in literature. However, the majority of research has focused on factors which are extrinsic to wild rabbits, such as predation, diseases and habitat, while neglecting other factors that are intrinsic to wild rabbit biology. The principal aim of this Ph D Thesis is to improve the efficiency of wild rabbit restocking programs by taking into account intrinsic aspects of rabbit biology such as social behaviour and stress.

In order to do so, I have performed five experiments whose intention has been to test Fecal Near Infrared Reflectance Spectroscopy and indigestible faecal markers as cheap, easy, user-friendly and non-invasive tools by which territorial marking by wild rabbits can be studied; I have also measured restocked wild rabbit populations' responsiveness to acute stressors in a non-invasive manner as a predictor of population growth during the breeding season; I have additionally studied the density-dependence phenomenon inside wild rabbit restocking plots, with the aim of providing a better management of these plots and improving their efficiency as extensive breeding sites; and finally, I have performed a supplementary experiment

with wild-type rats with the intention of attaining a better understanding of the relationship between physiological stress and territorial behaviour. The first four chapters are framed within the project to improve the black vulture's (*Aegypius monachus*) habitat in Córdoba province, which was managed by the Andalusia Government's Environmental Agency. The last chapter was developed in the University of Groningen (The Netherlands), in collaboration with the Department of Behavioural Physiology.

My results suggest that both Faecal Near Infrared Reflectance Spectroscopy and indigestible faecal markers are suitable tools with which to study wild rabbit territorial marking behaviour. In addition, the responsiveness to acute stressors is suggested to be a feasible and non-invasive predictor of wild rabbit population growth. Density-dependence is described in wild rabbit restocking plots, and optimum rabbit abundances per hectare are proposed in order to increment the productivity within the enclosures. Lastly, the experiment performed at the University of Groningen using wild-type rats suggests the importance of the physiological stress response in the development of social relationships based on territoriality and dominance, and hence points to the need for the further study of stress mechanisms in the context of rabbit sociobiology.

Comportamiento reproductivo y fisiología del lenguado senegalés (*Solea senegalensis*, Kaup 1858) en cautividad

Autor: Carazo Ortega, I.

Directores: Duncan, N. y Planas Vilarnau, J.

Curso: 2012–2013

Universidad de Barcelona

Resumen

En el presente trabajo de tesis doctoral se presenta y describe por primera vez el comportamiento reproductivo del lenguado senegalés (*Solea senegalensis*) de origen salvaje mantenido en cautividad, trabajando con un total de 15 cortejos. El cortejo del lenguado senegalés se inicia mediante una serie de contactos entre machos y hembras seguido de una serie de comportamientos de tipo competitivo observados exclusivamente en los machos. Posteriormente un macho centra su atención sobre una determinada hembra, apoyando su cabeza sobre la zona dorsal, la aleta caudal y la gónada de la hembra, hasta que ésta comienza a nadar, momento en el que el macho se sitúa debajo de ella. A continuación ambos individuos nadan de forma sincronizada hacia la superficie, y tras unos segundos comienzan a liberar los gametos. Los comportamientos considerados como más relevantes en el estudio del cortejo se han denominado: “apoyar la cabeza”, “temblor”, “seguir a”, “seguido por”, “separarse”, “quieto”, “nadar solo”, “quieto con acciones sobre el”. Además de la descripción del comportamiento reproductivo de los lenguados salvajes, en este trabajo se han estudiado otros grupos de peces: la primera generación de lenguados criados en cautividad G1, mezcla de G1 y salvajes (machos salvajes — hembras G1 y machos G1 — hembras salvajes) y G1 sometidos a inducción hormonal a fin de estudiar la existencia o no de comportamientos similares a los descritos previamente de lenguados salvajes. Como resultado de dichos estudios se ha podido establecer por primera vez que el problema reproductivo de los lenguados G1 es de naturaleza comportamental y se ha descrito la ausencia de comportamiento reproductivo en los lenguados

nacidos y criados en cautividad (G1). Se ha descrito la ausencia total de una serie de comportamientos imprescindibles para el cortejo del lenguado como “seguir a”, “seguido por”, la incitación de apoyar la cabeza y todos los pasos posteriores del cortejo. Sin embargo sí que se pudo observar y describir un comportamiento reproductivo normal en grupos mezcla de machos salvajes y hembras G1, con la descripción de 2 cortejos completos en este grupo tan solo 3 meses después de su formación, obteniendo un total de 30 ml de huevos flotantes con un 50% de fecundación, lo que a pesar de ser valores bajos, demuestra que con esta composición de individuos no hay disfunción reproductiva, lo que centra el problema en los machos G1. En los ensayos de inducción hormonal de lenguados G1, usando distintos tipos de hormonas, hormona liberadora de gonadotropina (GnRH), gonadotropina coriónica humana (HCG), y prostaglandina (PGF2) se observó también una ausencia total de cortejo y/o de los comportamientos asociados, observándose incluso una menor actividad en los animales inducidos.

Considerando el nulo efecto de las hormonas exógenas (GnRH, HCG y PGF2), para inducir el comportamiento reproductivo normal bajo condiciones experimentales del presente estudio, se examinaron a continuación las posibles vías de comunicación química implicadas en el control del comportamiento reproductivo. Mediante el uso del electroolfatograma, se estudió el efecto de una serie de sustancias/aromas a la hora de inducir una respuesta en individuos juveniles de lenguado. Así se pudo observar que orina y heces produjeron un aumento estadísticamente significativo de respuesta mediante la cual los juveniles podían distinguir no sólo el sexo ($P < 0,05$) sino la madurez gonadal (también con diferencias significativas ($P < 0,05$) de individuos conespecíficos. La señal detectada fue significativamente mas alta para heces y orina de machos maduros y hembras maduras que para machos inmaduros y hembras inmaduras.

Latitudinal and altitudinal variation of life story traits in natterjack toads (*Bufo calamita*): genetic adaptation vs. phenotypic plasticity

Autor: Oromi Farrus, N.

Directores: Sanuy Castells, D., Sinsch, U. y Fibla Palazon, J.

Curso: 2011–2012

Universidad de Lleida

Summary

The aim of the present study is to analyse the latitudinal and altitudinal variations of life history traits (thermal behaviour, migratory range, age structure and size variation) in natterjack toads (*Bufo calamita*) and its relationship with genetic variability. This species is an excellent model organism because of its wide distribution that ranges from 36° to 58° of latitude and from sea level up to 2,540 m. Life history traits of *B. calamita* seem to depend on the contraction of the annual activity period along latitudinal and altitudinal gradient. The substrate type determines the shelter used by toads for hibernation that affects the size variation and the migratory ranges. Females respond more sensitively than males to environmental changes. Whereas the pattern of size variation suggests a covariance of females' size and potential reproductive lifespan (PRLS) to optimize the lifetime fecundity rather in a latitudinal cline, lifetime fecundity decreases at the upper altitudinal ranges because PRLS is similar to the lowland population but females are smaller. This reduction in lifetime fecundity can explain the inability of natterjack toads to colonize elevations exceeding 2,500 m and probably to expand geographical range further north. As there is little evidence for genetic isolation by distance or altitude, the variation of life history traits in natterjack toads seems to be mainly or entirely related to phenotypic plasticity. The high gene flow between populations suggest genetic cohesion of metapopulations systems as predicted the migratory capacity of dispersing natterjacks estimated in this study.

Biología y conservación del urogallo en un hábitat mediterráneo

Autor: González González, M. A.

Directores: Pérez Olea, Á. P. y Ena Alvarez, V.

Curso: 2012–2013

Universidad de León

Resumen

El escaso número y el hábitat abrupto en el que vive el Urogallo Cantábrico, son factores limitantes a la hora de estudiar su biología y factores del declive, por tanto, estas limitaciones deben tenerse en cuenta a la hora de planificar su conservación. El tradicional dogmatismo arrastrado hasta la actualidad acerca de sus preferencias ecológicas, ha subestimado los melojares mediterráneos del sur de la Cordillera Cantábrica como hábitat para la subespecie. Sin embargo, estos melojares se encuentran dentro de la distribución histórica (siglo XVII) de la subespecie y en la actualidad permanecen ocupados y con reproducción de Urogallo. Datos anteriores a esa fecha sugieren que el Urogallo ocupaba tradicionalmente esta zona al sur de la cordillera a pesar de su desconocimiento por la comunidad científica y por parte de la Administración.

Al contrario de lo que sucede al norte de la Cordillera Cantábrica, donde los fragmentos de melojar son evitados por el Urogallo, en el área de estudio los fragmentos de melojar de mayor tamaño son los más seleccionados. También las abundantes plantaciones de pino tienen importancia en la tendencia de ocupación del Urogallo Cantábrico. En un futuro a medio–largo plazo podría producirse una selección de las plantaciones de mayor superficie como ocurre en el resto de poblaciones europeas, en ese caso, el estudio en profundidad de la selección de hábitat ayudaría a esclarecer las dudas respecto a las preferencias del Urogallo Cantábrico. La selección de los fragmentos más grandes de melojar, la utilización de las plantaciones de pino más extensas y la evitación de los hábitats no forestales al contrario que en el resto de la cordillera, sugieren una adaptación a las peculiares condiciones locales. Dos de los cuatro urogallos radiomarcados nunca utilizaron los pinos a pesar de tenerlos disponibles,

por tanto no parece recomendable la plantación de pinos como medida de conservación del Urogallo Cantábrico. Podemos concluir que los melojares más extensos juegan un papel de vital importancia para garantizar la presencia del Urogallo en el área de estudio, corroborando que la superficie ocupada por el bosque es más importante que su composición específica.

Los recursos alimenticios de los que dispone el Urogallo en estos bosques mediterráneos (melojares) también difieren de los que dispone en los eurosiberianos (abedulares y hayedos). Ante la práctica ausencia de importantes recursos, como son el arándano y el acebo en la zona eurosiberiana, en la mediterránea el Urogallo se alimenta de los recursos disponibles: acículas de pino (< 30 años) especialmente en invierno, hojas, brotes y bellotas de melojo, helechos, herbáceas y pardalina en otras estaciones. A lo largo del año el melojo constituye de manera constante un importante recurso alimenticio. La menor digestibilidad de las acículas de pino puede magnificar su frecuencia de aparición en los excrementos. La pardalina es descrita por vez primera como alimento del Urogallo.

Los abedulares de Omaña Alta parecen ser de gran importancia para mantener el flujo génico entre los Urogallos de los melojares mediterráneos y los de los bosques eurosiberianos del centro de la distribución, más estable y con mayor variabilidad genética. Ya que el flujo génico parece producirse de sur a norte, la conservación de estos bosques en Omaña Alta mantendría el flujo desde el sur (área de estudio) al centro, y supondría además una vía de dispersión para los Urogallos del sur desde un probable hábitat sub-óptimo.

El hábitat del Urogallo Cantábrico en su distribución mediterránea está amenazado por causas antrópicas, principalmente por la proliferación de parques eólicos. El elevado desarrollo eólico existente en el área, supone un riesgo de mayor fragmentación de los bosques, tanto a nivel estructural consecuencia de las pistas de acceso, como a nivel funcional debido a las molestias derivadas de la construcción y mantenimiento de los molinos, así como del fácil acceso de la población local a zonas que antes permanecían casi aisladas.

A pesar de que se estima que la zona mediterránea alberga el 10% de la población total de Urogallo Cantábrico, sólo el 5% del área está incluida en Red Natura 2000 (capítulo 3). Situación ésta que ya no puede ser debida al desconocimiento ni de la distribución ni de la biología del Urogallo en el área de estudio.

El recientemente aprobado proyecto Life+ de medidas urgentes para recuperar el Urogallo Cantábrico en desarrollo hasta 2014, deja fuera de su ámbito las zonas no incluidas en Red Natura 2000. Por tanto, el área aquí estudiada no es considerada ni por el Plan de Recuperación del Urogallo Cantábrico en Castilla y León, ni por el proyecto Life+. Esta situación es incongruente con la conservación y recuperación del Urogallo Cantábrico. Urgen medidas protectoras que consideren tanto su distribución mediterránea, como cualquier zona desconocida no incluida en Red Natura 2000 que pueda aparecer con presencia de Urogallo. Estas medidas repercutirían no sólo en la conservación del Urogallo Cantábrico, sino también en la elevada biodiversidad de los ecosistemas forestales donde habita.

La paradoja del sexo: un enfoque empírico a través de la ecología de la partenogénesis geográfica de *Eucypris virens* (Crustacea, Ostracoda)

Autor: Schmit, O.

Directores: Mezquita Juanes, F., Vandekerkhove, J. y Rossetti, G.

Curso: 2011–2012

Universidad de Valencia

Resumen

La paradoja del sexo reside en la omnipresencia de la reproducción sexual a través del mundo vivo pluricelular, mientras que existe la alternativa de la reproducción asexual que no paga el coste de los machos. Una población partenogenética (asexual) se constituye exclusivamente de hembras, que producen una descendencia clonal. Por otra parte, una población sexual implica producir machos, necesarios para fecundar a las hembras, pero que no producen descendencia. La especie *Eucypris virens* (Crustacea, Ostracoda) nos permite aproximarnos a la paradoja del sexo de manera empírica por presentar ambos tipos de reproducción. Los dos tipos de poblaciones difieren en su distribución, siendo las partenogenéticas más extendidas y las sexuales restringidas alrededor del Mediterráneo, un patrón llamado Partenogénesis Geográfica.

Gracias a un extenso muestreo y análisis de datos ambientales en Europa y Norte de África, mostramos que, además, existe una asociación entre el modo de reproducción y el ambiente. Aplicando herramientas estadísticas sobre un amplio conjunto de datos ambientales (biológicos y físico-químicos), se observan diferencias que apuntan a que las poblaciones sexuales de *E. virens* se encuentran en charcas cuyo hidropereodo es menos predecible, siendo la reproducción sexual probablemente ventajosa en ambientes más estocásticos. Un patrón similar se observa a pequeña escala en la Laguna de Caracuel, con una segregación espacial de (sub) poblaciones con ambos sexos en el centro y exclusivamente con hembras en el litoral. Nuestros datos también apuntan a que la zona central

padece más estocasticidad ambiental en sus patrones de inundación, y esto proporcionaría una ventaja al sexo, probablemente gracias a la recombinación genética.

Del seguimiento de la dinámica de tres poblaciones europeas, una con machos, a largo de un hidroperiodo completo, se observó que *E. virens* es uno de los primeros ostrácodos en aparecer y puede tener dos fases de reclutamiento, siendo así potencialmente bivoltina. En la población sexual, la proporción de sexos, inicialmente sesgada hacia hembras, se fue equilibrando al final del ciclo.

Se realizaron experimentos de selección de alimento por *E. virens*, que nos permitieron elegir una comida apropiada para su mantenimiento en laboratorio, abriendo la puerta a experimentaciones ulteriores. Luego, habiendo observado que las poblaciones de *E. virens* exclusivamente asexuales habitan ambientes que también suelen albergar depredadores invertebrados, y sabiendo que el comportamiento sexual puede implicar mayor vulnerabilidad, investigamos experimentalmente una posible relación entre la depredación y el modo de reproducción. La eficacia depredadora de las larvas de libélula *Sympetrum striolatum* sobre grupos de *E. virens* sexuales y asexuales, resultó alta, con tasas medias de depredación del orden de 7–8 presas por depredador y hora. Sin embargo, las diferencias entre el modo de reproducción de las presas fueron muy leves, lo cual sugiere que probablemente la relación entre presencia de depredadores y menor frecuencia de reproducción sexual no esté directamente relacionada con una mayor vulnerabilidad de los individuos sexuales sino con otros factores como el mayor crecimiento poblacional conferido por la partenogénesis, que permitiría a las poblaciones asexuales resistir la presión de depredación, o simplemente con la temporalidad del ambiente, ya que los depredadores necesitan hidroperiodos relativamente largos.

Por otra parte, la existencia de poblaciones mixtas plantea incógnitas sobre la pérdida de tiempo y energía que conlleva buscar pareja sexual entre hembras partenogenéticas. Combinando experimentalmente individuos machos y hembras de tres poblaciones (una asexual y dos sexuales), encontramos una clara capacidad de reconocimiento de pareja al observar muchas más cópulas entre individuos sexuales que entre machos y hembras partenogenéticas. Minimizar las cópulas infructuosas podría permitir la coexistencia de ambas poblaciones, y a la vez, su existencia, aunque poco frecuente, apoya la hipótesis del origen híbrido de los linajes asexuales triploides.

En conclusión, nuestras observaciones indican una diferenciación de nichos en linajes de *E. virens*, posiblemente ligada a su tipo de reproducción. Esas diferencias en parte promueven la coexistencia a la vez que explican la segregación parcial. Así, la partenogénesis geográfica no sería exclusivamente el resultado de razones históricas a largo plazo (glaciaciones), sino también ecológicas y actuales. A su vez se plantea que la reproducción sexual, gracias a la variabilidad fenotípica resultante de la recombinación, puede resultar ventajosa en ambientes cambiantes.

Uso del espacio de hábitat en el sisón (*Tetrax tetrax*) durante el periodo reproductor: aspectos aplicados a la conservación en hábitat agrícola

Autor: Ponjoan Thans, A.

Director: Mañosa Rifé, S.

Curso: 2012–2013

Universidad de Barcelona

Resumen

El sisón (*Tetrax tetrax*) es una ave esteparia que en Europa ocupa principalmente ambientes agrícolas. Desde mediados del siglo pasado la especie está en regresión a causa principalmente de la intensificación agrícola. Esta tesis pretende profundizar en el conocimiento de aspectos todavía poco conocidos sobre la ecología y la biología reproductiva de la especie que son relevantes para su conservación. Primero, se estudia el uso del hábitat y del espacio durante el periodo reproductor en pseudos–estepas cerealísticas, tanto en machos como en hembras con pollos. En segundo lugar, se abordan aspectos metodológicos sobre la captura y manipulación de sisonos.

Los resultados indican que el uso del espacio en el sisón durante la reproducción es muy variable y dependiente de la calidad del hábitat, siendo los animales con áreas vitales pequeñas los que tienden a utilizar el hábitat de alta calidad en mayor proporción. El comportamiento espacial de los machos varía de forma continua entre el uso de una área pequeña con un único centro de actividad, y el uso de una área extensa constituida por 2–5 centros de actividad. Los machos tienden a concentrar el área vital y a aumentar el uso de hábitat de alta calidad a medida que la edad y el estatus social incrementan. El uso del espacio de las hembras con pollos responde básicamente a dos patrones espaciales, uno de sedentario, constituido por áreas pequeñas con hábitat de alta calidad, y uno de errático, en el que las familias hacen desplazamientos más largos, usan áreas más extensas y utilizan hábitat de menor calidad. Se han identificado los barbechos,

baldíos, cultivos de leguminosas y márgenes herbáceos como hábitats de alta calidad durante el periodo reproductor puesto que proporcionan alimentación y refugio, especialmente para las hembras con pollos. Los resultados obtenidos indican que los sisones que utilizan áreas reducidas son más efectivos de cara a la reproducción que aquellos que utilizan áreas más extensas. Por lo tanto, el uso de áreas pequeñas y de hábitat de alta calidad correspondería a una estrategia óptima de reproducción, y la adopción otras estrategias se debería posiblemente a algún tipo de limitación en los recursos. En el caso de las hembras, el éxito reproductor también depende de la fenología, siendo menor en las puestas tardías a causa principalmente del endurecimiento de las condiciones ambientales ocasionado, en buena parte, por la siega del cereal.

En esta tesis se ha constatado que el éxito reproductor de la población catalana de sisón es bajo, y según los modelos demográficos actuales, insuficiente para garantizar su viabilidad. En pseudos-estepas cerealísticas es necesario y urgente garantizar la abundancia de barbechos y márgenes herbáceos, así como retardar la siega del cereal, para aumentar el éxito reproductor de la especie. La conservación del sisón pasa por la implementación de medidas de extensificación de la agricultura y por el diseño de nuevas fórmulas que hagan compatible la producción agrícola con la preservación del sisón.

Con relación a los aspectos metodológicos, los resultados expuestos en esta tesis indican, por un lado, que no existe una técnica de captura genérica para el sisón, sino que es necesario combinar varios métodos en función del periodo de captura, y del sexo y la edad de los individuos que se pretenden capturar. Por otro lado, se constata que el sisón es una especie especialmente susceptible a sufrir los efectos adversos de la captura y manipulación de los ejemplares, compatibles con la miopatía de captura. El riesgo de desarrollar efectos adversos se incrementa cuando se alarga el tiempo de manipulación o de retención (se recomienda no superar los 20 minutos), cuando se utilizan redes cañón y cuando se capturan ejemplares jóvenes. Se recomienda que se apliquen técnicas de marcaje tan sólo cuando sea estrictamente necesario, y en caso de utilizarlas se diseñe un protocolo de captura y manipulación que minimice el riesgo de aparición de efectos adversos relacionados con la miopatía de captura.

Algunas consecuencias ecológicas y evolutivas del movimiento animal para las interacciones bióticas

Autor: Verdeny Vilalta, O.

Director: Moya Laraño, J.

Curso: 2012–2013

Universidad de Granada

Resumen

En el mundo animal, la evolución ha dotado a distintas especies con diversas formas de dispersión, lo que les permite satisfacer sus necesidades más básicas, como por ejemplo encontrar recursos, escapar de los depredadores o aparearse. Además, distintos patrones de movimiento de los animales conllevarán una redistribución de las poblaciones en el espacio, lo que afectará a las tasas de encuentro y a las posibles interacciones bióticas que se pueden establecer. Por este motivo las tasas de encuentro están, en última instancia, relacionadas con la eficacia biológica de los animales. Dado que las interacciones están necesariamente localizadas en el espacio, el conocimiento del movimiento de los animales y sus tasas de encuentro pueden mejorar nuestro conocimiento de las interacciones bióticas así como qué condiciones llevan a la estabilidad de las poblaciones que interaccionan. Además, la movilidad de los animales juega un papel importante en la evolución de determinados rasgos, ya que determinados fenotipos pueden determinar la eficacia de dispersión y las tasas de encuentro, así como el potencial de interacción. El objetivo de la presente tesis ha sido estudiar el papel que tienen distintos factores abióticos –haciendo hincapié sobre aquellos factores que están siendo afectados por el cambio climático– sobre las tasas de encuentro de invertebrados, así como algunas de las consecuencias ecológicas y evolutivas que pueden tener dichas tasas de encuentro. Para ello en esta tesis se desarrollan cinco objetivos específicos: (1) estudiar la importancia relativa de la distribución y disponibilidad hídrica en las tasas de encuentro y de depredación de un depredador y una presa típicos de bosques caducifolios, (2) determinar, en una red trófica de descomponedores de bosques caducifolios, los

efectos de la disponibilidad de agua y de recursos basales en los patrones de agregaciones espaciales, así como sus consecuencias en las tasas de depredación, (3) investigar los roles de la complejidad estructural de la vegetación y de la fuerza de atracción de un recurso en la geometría de los movimientos del díptero *Rhagoletis pomonella*, (4) investigar las consecuencias de la movilidad en la evolución del tamaño y número de los huevos en depredadores intragremiales (5) estudiar las consecuencias de un incremento en la temperatura sobre las dinámicas eco–evolutivas en interacciones tri–tróficas. Los resultados de esta tesis muestran la importancia de la disponibilidad hídrica y la productividad basal a la que va normalmente asociada el agua en suelos (*i.e.* hongos) en determinar las tasas de encuentro entre animales, la estructura de la red trófica, y los posibles efectos indirectos que los depredadores ejercen sobre las presas. También hemos visto cómo la estructura de la vegetación determina los movimientos de un insecto que forrajea a la vez que modifica el radio de percepción del insecto. Finalmente los resultados nos han mostrado que la movilidad de los animales juega un importante papel en la evolución de ciertos rasgos fenotípicos como son el tamaño y el número de los huevos, así como en las dinámicas eco–evolutivas de una red tri–trófica.

Contribución de la personalidad en la variación fenotípica y su impacto sobre la biología del pez cebra (*Danio rerio*)

Autor: Vargas Vargas, R. E.

Directores: Rey Planellas, S. y MacKenzie, S.

Curso: 2012–2013

Universidad Autónoma de Barcelona

Resumen

En esta tesis doctoral se evaluó la variación individual sobre la personalidad animal, empleando el pez cebra (*Danio rerio*), una especie modelo con aplicaciones en diversos campos de la investigación. Se utilizó la prueba de toma de riesgo en grupos para separar los individuos con patrones alternativos de respuestas y generar un programa de selección individual. Para ello estudiamos: (i) el efecto que la selección por personalidad tiene en la morfología (ii) la consistencia de la personalidad en el tiempo y a través de contextos y sus implicaciones en la flexibilidad de comportamientos y (iii) el efecto que la personalidad provoca en la fitness individual.

Para el estudio del efecto que la selección por personalidad tiene en la morfología del individuo se realizó un programa bidireccional de selección de líneas de familias empleando la prueba de toma de riesgo en grupos para separar los individuos con comportamientos extremos. Los resultados del incremento del porcentaje de individuos con la personalidad objeto de selección en cada una de las líneas demuestran el éxito del programa. Sin embargo los resultados también reflejan que las líneas responden de manera diferente a la selección. La línea R mostró un incremento significativo en el porcentaje de individuos en la generación 1(G1) comparado con la G0, y no mostró incrementos en G2 comparado con G1, por el contrario la línea P mostró un decrecimiento en G1 comparado con G0 y un incremento en G2 comparado con G1. Los datos de las variables morfológicas demuestran que la selección por personalidad selecciona a su vez por rasgos morfológicos. La línea P mostró un mayor diámetro de orbitas oculares que la línea R. Este resultado demuestra que los individuos con mayor disposición a explorar ambientes nuevos están equipados

con adaptaciones morfológicas que le permiten una mejor evaluación del ambiente. Sin embargo la diferencia solo se observó en animales machos mostrando que la mejor visión esta asociada a la mayor disposición a explorar mostrada por los machos de *D. rerio*.

Los resultados demuestran que *D. rerio* es consistente en el comportamiento en el tiempo y a través de contextos. Los resultados de la reprobación de toma de riesgo en grupos aplicada 10 meses después de la primera prueba demuestran que el 75% de los individuos de ambas conductas son consistentes en sus respuestas de comportamientos. Ambas líneas mostraron consistencia entre contextos, sin embargo mostraron diferencias en la fortaleza de la consistencia. La línea P mostró mayor consistencia que la línea R. Los datos reflejan diferencias en la respuesta a estímulos ambientales y formación de rutinas que demuestran la diferencia en flexibilidad de comportamientos en las líneas. La línea R mostró una mayor flexibilidad de comportamientos que la línea P mostrando que esta línea prospera mejor bajo fluctuaciones ambientales, en tanto la línea P muestra un mejor desempeño cuando las condiciones ambientales son estables. En cuanto al efecto de la personalidad en la fitness se realizó un estudio del éxito reproductivo de hembras y machos de la G1 del programa de selección. Los datos demuestran que la personalidad tiene un efecto en la dinámica reproductiva de *D. rerio*. Los datos de las variables reproductivas estudiadas demuestran que la línea P presenta mejores valores reproductivos que la línea R. Además, los resultados demuestran que la personalidad paterna tiene un efecto en la fitness mostrada por las crías en esta especie.

En conclusión demostramos la importancia de incluir evaluaciones de la personalidad en los programas de selección realizados en acuicultura así como en otros estudios realizados habitualmente con pez cebra.

Estudio del consumo de alimento y de la actividad de gasterópodos terrestres causantes de plagas

Autor: Ribadulla Nogueira, P.

Directores: Castillejo Murillo, J. e Iglesias Piñeiro, F. J.

Curso: 2011–2012

Universidad de Santiago de Compostela

Resumen

Diversas especies de gasterópodos terrestres constituyen plagas que afectan a una amplia variedad de cultivos. Además, actúan como vectores de transmisión de agentes patógenos de los cultivos, y como hospedadores intermediarios de parásitos que afectan a especies animales domésticas y silvestres. La eficacia de todos los plaguicidas utilizados para controlar las poblaciones de gasterópodos terrestres está condicionada por el nivel de actividad de los animales, por lo que el análisis de su actividad y de las relaciones entre ésta y las condiciones ambientales presenta gran interés para el desarrollo de estrategias de control que permitan optimizar el uso de los plaguicidas. En el presente trabajo se estudió la actividad de ejemplares aislados de diversas especies de gasterópodos terrestres mantenidos en condiciones controladas de laboratorio, y se estudió la actividad y el consumo de alimento en poblaciones de dos especies mantenidas en condiciones seminaturales.

En la actualidad, el estudio de la actividad animal se ve facilitado por la existencia de sistemas automáticos de rastreo por vídeo que registran la actividad de los animales y proporcionan una caracterización cuantitativa de dicha actividad en función de numerosos parámetros. En el este trabajo se describe de forma detallada un diseño experimental adecuado para la aplicación de este tipo de sistemas al estudio de la actividad de ejemplares aislados de gasterópodos terrestres. Se ha determinado que varios de los parámetros de actividad que calcula el sistema se ven afectados de forma muy significativa por el valor de ciertos datos (filtros de entrada) que es necesario que el investigados suministre al sistema *a priori*, y se ha establecido su valor óptimo para el estudio de la actividad de las especies

utilizadas. Utilizando el diseño descrito se ha realizado una caracterización de la actividad de siete especies de gasterópodos terrestres en función de 10 parámetros diferentes.

En las poblaciones mantenidas en condiciones seminaturales se analizó el efecto de la densidad de población sobre la actividad y sobre el consumo de alimento, y se determinó el grado de relación existente entre ambas variables. Para estudiar la influencia de las condiciones ambientales en el consumo de alimento de las poblaciones se elaboraron unos modelos de regresión ordinal que permiten explicar las variaciones observadas entre tres niveles de consumo diario de alimento. Los modelos obtenidos fueron validados satisfactoriamente frente a un elevado número de observaciones.

Intraguild interactions trophic ecology and dispersal in spider assemblages

Autor: Mestre Arias, L.

Directores: Barrientos Alfageme, J. A. y Piñol Pascual, J.

Curso: 2012–2013

Universidad Autónoma de Barcelona

Summary

Spiders (Araneae) are a hyperdiverse predator group and are widespread in both natural and arable communities, where they prey on many different types of insects and play a role in biological control. Spiders occupy intermediate positions in food webs and are involved in intraguild interactions with other arthropod and vertebrate predators. However, most studies in ecology adopt an oversimplified approach by treating the spider assemblage as a single uniform group, thus ignoring the sheer diversity of species interactions and trophic links within arthropod communities. Food webs and population dynamics are also influenced by the dispersal of individuals through the landscape. Because dispersal is costly, individuals are expected to rely on multiple sources of information about habitat quality before making a dispersal decision, although research on the relative importance of different information sources is largely lacking. The goals of this Ph D Thesis were first, to study arthropod food webs and the interactions between spiders, ants and birds using a Mediterranean organic citrus grove as study system; second, to investigate the effect of information about food availability and of actual food supply on spider dispersal. There were six specific objectives, namely (1) to compare the relative effect of birds and ants on the spider assemblage; (2) to test the differential impact of bird predation on diurnal and nocturnal canopy spiders; (3) to study the long-term effects of canopy-foraging ants on the spider assemblage; (4) to unravel the structure of the arthropod food web of the grove with stable isotope analyses; (5) to test the effect of cues of food availability on site-selection and of prey supply on emigration decisions of the colonial spider *Cyrtophora citricola*; and (6) to test the importance of direct and maternal food supply on long- and short-distance emigration

decisions of *Erigone dentipalpis*. Over an almost 2-year period, we found that ants had a strong effect on some web-building spiders of the families Araneidae and Theridiidae, whereas we did not find any effect of birds. However, in a bird exclusion experiment where we used other sampling methods, we detected a reduction of araneids and theridiids caused by birds, emphasizing the influence of sampling on the outcome of ecological field experiments. Long-term data also provided essential information about ecological processes: whereas in the beginning of an 8-year ant-exclusion experiment ants did not have any effect on spiders, they did have a pervasive impact on the spider assemblage for the last 4 years: ants negatively affected the abundance of a wide range of spider species independently of the family the spiders belonged to. Stable isotope analyses retrieved the trophic positions of the 25 most common spider species and of the main species of ants and other insects. The trophic level of spiders was much higher than that of their potential prey, suggesting a prevalence of omnivory and intraguild predation in the food web. Spider species from the same family belonged to different trophic groups, which, together with the aforementioned results, show the high value of species-level analyses. In both *C. citricola* and *E. dentipalpis*, indirect information of food availability (dead prey remains, maternal food supply), played a key role in dispersal, in contrast to the limited importance of immediate food intake. Moreover, the two species accurately weighed their decision whether to emigrate or not, according to the costs required by the dispersal strategy on the one hand and to the available source of information on the other hand. These information sources thus need to be considered together with intraguild interactions as factors influencing spider populations.

Behavioural flexibility: evolutionary past and its role in a changing world

Autor: Gonzalez Lagos, C. A.

Director: Sol Rueda, D.

Curso: 2011–2012

Universidad Autónoma de Barcelona

Summary

Across the history of life, most of organisms have evolved proper strategies to respond to an ever-changing world. Nowadays, human-conducted environmental changes impose an unprecedented loss of biodiversity. This thesis assesses one of the key responses to actual environmental changes, behavior flexibility. In a first approximation by a phylogenetic comparative approach I give evidences for the still tenuous link between cognition and life history by report the clearest support for the relationship between lifespan and brain size in mammals. Lifespan is core to many hypotheses regarding the advantages of enlarged brains, like the cognitive buffer hypothesis to properly respond to novel environments. In a second level, I explore for the drivers of innovation propensity, a key component of behavior flexibility. By mean of an experimental approach, I test for possible scenarios that may select for consistent individual differences in motivation, a major driver of innovation. Consistent individual differences in motivation are reported, but heritability and endocrine control features suggest that mechanism may be different of those hypothesized. Later, to approach for the role of behavioral flexibility in changing environments, I assess the behavior responses to one of the most disruptive effects of human activities on ecosystem, the urbanization. First, based on a literature review, theoretical and empirical evidences are reported for argue that behavioural flexibility is an important way to deal with urban environments. Second, using global comparative analyses in bird communities across the world, I show the importance of local process by random dispersal effects alongside habitat filtering to explain loss of biodiversity in urbanized environments. Some phylogenetic lineages appear more likely than others to thrive in urban environments, which is related to a future-returns strategy (*i.e.* low brood value) that allow

for decrease the cost of delay reproduction and increase the opportunities to acquiring environmental information. The integrations of these results shows how the evolutionary past has shaped the traits that contribute to deal with actual environmental challenges, and highlight the expected consequences in a rapid changing, human-dominated world.

Movement ecology of long-distance migrants: insights from the Eleonora's falcon and other raptors

Autor: Mellone, U.

Directores: Urios Moliner, V. y López López, P.

Curso: 2012–2013

Universidad de Alicante

Summary

The thesis focused on the study of raptors movements by means of satellite telemetry and is based mainly on the Eleonora's falcon, with several individuals being tagged with Argos transmitters in the Western Mediterranean and in Morocco.

The movement ecology of Eleonora's falcons is affected by both external (landscape, wind) and internal (age) factors. During their autumn migration across Africa, Eleonora's falcons change their behaviour according to the landscape characteristics of the crossed regions. Changes in flight speed, time budget and straightness promote differences in the daily flight ranges, also among adult and juveniles. Wind conditions affect the daily forward and/or perpendicular components of movement rates.

During the crossing of ecological barriers, such as the Sahara desert, they reach higher daily flight ranges thanks to a higher number of travelling hours, including a consistent amount of nocturnal flights. They are also more dependent of wind conditions than in other regions, regardless the age, with both tailwind and crosswinds shaping the migratory routes.

In the remaining African regions the rate of nocturnal migration is lower than in the desert, as well as flight speeds, thus promoting lower daily distances. In particular, in the Sahel, a more benign region in terms of food availability, juveniles show slower speed, lesser straight paths and a higher amount of stop-over days than adults, perhaps in order to take advantage of foraging opportunities, in response to a lower efficiency during pre-migratory fattening. Wind conditions seem to be less important during the crossing of these regions, although crosswinds have a significant effect in Equatorial Africa. The likely reason of this pattern is that perhaps

Eleonora's falcons fly and stop in relation to foraging opportunities rather than in relation to wind, especially in the Sahel and therefore, at least at the daily scale, wind conditions seem to be less important.

In order to reach Madagascar, Eleonora's falcons have to fly non-stop over the sea for at least 600 km ca. While during autumn migration they try to minimize this distance, probably because winds are generally less favourable, during spring they reach Africa more directly, flying over water for 1,200–1,500 km and showing a strong flexibility, since the same individual is able to change the route in a given year in order to avoid low pressure areas where bad weather conditions can enhance mortality risks.

The main seasonal difference in the geometry of migration routes is promoted by the significant divergence around the Equator, where routes lie more in the west during autumn and in the east during spring. This is probably dictated by seasonal differences in the distribution of trophic resources. Favourable conditions for foraging occur in Ethiopia during April, as suggested by the higher number of stop-over days in those regions. This pattern shapes a loop migration system that seems to be the rule among all the studied population of the Eleonora's falcon (Spain, Sardinia, Croatia, Greece), and may be widespread also among other long-distance Palearctic migrants.

Taken together, these evidences (nocturnal migration, individual flexibility, long sea-crossings) suggest the Eleonora's falcon has an orientation system that may work independently of the visibility of landmarks or, at least, not relying only on these topographic features. Still, it remains unknown which cues it uses to reach a narrow wintering area as Madagascar, especially when considering inexperienced juveniles migrating alone.

The Eleonora's falcon is a bird with long and narrow wings, that consequently moves mainly by flapping flight, irrespectively of thermal conditions and flying consistently also during night. Instead, soaring migrants can fly only during daytime, showing therefore lower daily flight ranges, usually around 200–250 km. The circadian pattern of hourly speed and flight altitude in four species of soaring raptors crossing the desert highlights the importance of thermal strength, with a clear peak just after midday. Instead, at the daily scale, their performance is affected mainly by tailwind support. Migration speed is higher for species that have to cover an overall longer distance (> 5000 km: Osprey and Marsh harrier) rather than for species with a shorter distance between breeding and wintering grounds (Egyptian

vulture and Short-toed eagle). Finally, in agreement with predictions, adult individuals migrate more quickly during spring rather than during autumn.

Outside the migration periods, when they perform long-distance directional flights, Eleonora's falcons move within small ranges, with shorter flights and in a non-directional way, using different habitat according to the distribution of trophic resources and showing among-year site fidelity to both wintering and pre-breeding areas. Wintering is the most consistent part of the annual cycle, accounting for a 41%.

All tracked Eleonora's falcons, apart a juvenile wintering between Kenya and Tanzania, spent the winter in Madagascar, mainly on the eastern slopes of the northern part of the island. They select degraded humid forests and cultivations close to pristine humid forests, probably to take advantage of a spill-over effect of their preys (insects) into open areas where hunting is easier than in the dense forest.

During late spring and summer Eleonora's falcon show a pre-breeding phase where they alternate stays in the breeding colony with long visits to inland areas that can be even 400 km distant and are characterized by a variety of environments offering, in this period, better foraging opportunities (e.g., insect concentrations) than the breeding colonies. Instead, during the breeding season, Eleonora's falcon mostly moves to the open sea to hunt migrating passerines during morning, visiting inland areas with freshwater availability during afternoon and staying in the colony during night.

Eleonora's falcons cross the boundaries of tens of countries, as well as a huge variety of habitats, facing many different threats. The loss of pristine humid forests in Madagascar and the pollution of areas used during the pre-breeding and the breeding season suggest that the species deserves a special attention from the conservation point of view, especially during winter, when the global population is concentrated in a very restricted range. Also other studies concerning different populations confirmed the importance of the areas and habitat that we have identified and may convert them into priority targets to focus protection efforts and field researches. The conservation of migratory species cannot be focused just on one area/season/life stage of a given species but should integrate local actions, spanning throughout the whole annual cycle, into a global strategy.

Coloración basada en carotenoides en *Lacerta vivipara* Jacquin 1787: implicaciones ambientales, fisiológicas y poblacionales

Autor: San José García, L. M.

Director: Fitze, P. S.

Curso: 2011–2012

Universidad Autónoma de Madrid

Resumen

Los carotenoides son unos pigmentos que solamente son sintetizados por plantas, algas, algunas bacterias y algunos hongos. Los animales, por tanto, los obtienen a través de la dieta, utilizándolos posteriormente para distintas funciones. Entre éstas, los carotenoides son ampliamente conocidos por producir ornamentos muy llamativos por sus distintos tonos de amarillo, naranja y rojo y que median, como señales, las interacciones entre los individuos de una misma especie o entre individuos de distintas especies. Debido a que los animales no pueden sintetizar carotenoides, no pueden producir los ornamentos de forma ilimitada, viéndose restringidos en cuántos carotenoides pueden invertir para producir ornamentos más vistosos que les permitan, por ejemplo, ser más atractivos, más amenazantes, o que les otorguen un mayor status social. Más aún, la función antioxidante e inmunoestimuladora de los carotenoides, obliga a los animales a invertir los carotenoides en funciones ornamentales según las restricciones que imponga el mantenimiento de su propia salud. De esta forma, la expresión de ornamentos basados en carotenoides se convierte en una función directa de la calidad de los individuos que los portan, ya que éstos producirán mejores y más vistosos ornamentos cuanto más capaces sean de obtener carotenoides del medio y cuanto mejor sea su condición y salud. Consecuentemente, los ornamentos basados en carotenoides se ha observado que funcionan como señales honestas de la condición de los individuos, siendo evolutivamente estables por los beneficios que surgen tanto para el emisor como el receptor del hecho de producir y responder, respectivamente, a estas señales.



Autor: L. M. San José García.

Macho de *Lacerta vivipara*.

Sin embargo, el conocimiento que actualmente existe entorno a la producción de ornamentos basados en carotenoides así como entorno a los mecanismos que guían su evolución está muy restringido a peces y, especialmente, a aves. A través de estudios en estos grupos de animales se han alcanzado la serie de paradigmas expuestos arriba cuya generalidad, sin embargo, no se ha testado mediante estudios en otros grupos de animales. Las lagartijas, al igual que peces y aves, presentan coloraciones muy vistosas que tienen una función determinante en las interacciones intraespecíficas. Sin embargo, el papel que juegan los carotenoides en estas coloraciones y si dicho papel cumple con los paradigmas establecidos a partir de los profusos estudios hechos en aves y peces, continúa siendo un misterio.

El objetivo de la presente tesis doctoral es testar la generalidad de dichos paradigmas, investigando el papel que los carotenoides pueden tener en la coloración ventral de la lagartija de turbera, *Lacerta vivipara*. Estudios preliminares sugieren que la coloración ventral de esta especie podría ser

un ornamento que indique la condición de los individuos mientras que, por el contrario, otros estudios sugieren que la coloración es un carácter polimórfico que varía de forma discreta y bajo un estricto control genético. Por lo tanto, estos contradictorios estudios sugieren que los carotenoides podrían ser los responsables de, o bien coloraciones dependientes de la condición y, por lo tanto, en consonancia con los paradigmas establecidos en aves y peces o, por el contrario, dar lugar a un polimorfismo de marcado carácter genético, contradiciendo entonces dichos paradigmas. Por lo tanto, esta especie como modelo animal ofrece la oportunidad idónea para ampliar el conocimiento entorno a los ornamentos basados en carotenoides, permitiendo apoyar o rechazar la generalidad los paradigmas obtenidos mediante estudios en aves y peces.

Effect of social factors on caste differentiation in the ant *Aphaenogaster senilis*

Autor: Ruel, C.

Directores: Cerda Sureda, J., Boulay, R. y Retana Alumbroeros, J.

Curso: 2012–2013

Universidad Autónoma de Barcelona

Summary

In social insects, only one or a few individuals of a colony mate and reproduce. The production of reproductive queens and non-reproductive workers arises from a developmental switch at the larval stage, and is generally regulated by environmental factors. Workers are expected to influence the production of both castes through the control of larval development. Kin selection theory predicts that the current queen, the workers and the larvae have increasing interest in the production of new queens, suggesting potential intracolony conflicts. These conflicts are likely resolved by signalling the presence of a mated queen. Pheromones are generally involved in conflict resolution, but their chemical nature and effects are largely elusive.

The present thesis aims at characterizing the social factors regulating caste differentiation in ant colonies. We investigated behavioural, physiological and pheromonal mechanisms that influence the production of queens. The monogynous ant *Aphaenogaster senilis* provides a useful model. The queen prevents the production of new queens by means of pheromonal communication. However, if she disappears, a few replacement queens are reared from the totipotent diploid larvae.

Overall, our results confirmed that the workers and the queen constrain colonial reproductive decisions. In chapter two, we showed that the production of queens correlated with the number of workers. Larval fate depended on the realization of food processing tasks by the workers at the group level. The third and fourth chapters confirmed that the mated queen fully inhibits the development of larvae toward queens. She signals her caste and mating status. Chapters three, four and five pointed at cuticular

dimethylalkanes, and especially two queen-specific dimethylalkanes, as good candidates for the queen signal. These results contribute to substantial amount of works showing the important role of cuticular hydrocarbons in queen-worker communication. The third chapter asked for the transmission of the queen pheromones. We showed that queen-laid eggs do not transmit queen primer pheromones. Chapter four investigated the role of the queen behaviour to maintain her reproductive monopoly. We conclude that collective decision-making over the production of sexuals is mainly shaped by the presence and reproductive state of the queen.

Identificación de las neuronas que controlan el comportamiento de orientación en la larva de *Drosophila melanogaster*

Autor: Riedl, J.

Director: Louis, M.

Curso: 2012–2013

Universidad de Pompeu Fabra

Resumen

La función esencial del sistema nervioso es detectar estímulos sensoriales y transformarlos en respuestas conductuales. Al detectar gradientes de señales ambientales los animales pueden deducir su dirección y orientarse en consecuencia, es una reacción vital para identificar comida o aparearse y así evitar agentes nocivos. En este estudio hemos aprovechado la simplicidad numérica del sistema nervioso de la larva de la *Drosophila melanogaster* para identificar las neuronas responsables que dirigen sus movimientos de acuerdo a ciertas sustancias químicas (quimiotaxis). Con este propósito, hemos realizado un amplio rastreo conductual utilizando el sistema Gal4/UAS para expresar en subpoblaciones de neuronas genéticamente definidas una toxina silenciadora de la sinapsis. Subsiguientes análisis de alta resolución acerca de las deficiencias del comportamiento causadas por la pérdida de la función neuronal revelaron las neuronas responsables del comportamiento hacia gradientes químicos. Hemos identificado una línea Gal4 (NP4820) perteneciente al subgrupo de neuronas del ganglio subesofágico (GSO del cerebro de la larva involucrada en la organización de modalidades conductuales específicas subyacentes al comportamiento orientativo. Las larvas desprovistas de neuronas marcadas–NP4820 funcionales se vieron afectadas en cuanto a la correcta transición de una trayectoria recta a un movimiento de rastreo/giro respecto a su experiencia sensorial. Notablemente, activar las neuronas remotamente fue suficiente para iniciar la maniobra de rastreo/giro. Este efecto puede generalizarse a otras modalidades sensoriales a parte del

olfato, sugiriendo así el GSO como una región del cerebro esencial para seleccionar y ejecutar acciones.

Utilizando la misma estrategia buscamos neuronas responsables de la orientación en campos electrostáticos. Un análisis detallado del comportamiento electrostático ha demostrado que las larvas de *Drosophila* migran claramente hacia el cátodo, basándose en maniobras de rastreo/giro para alinearse al campo eléctrico. Además, nuestro rastreo conductual ha revelado neuronas eletrosensoriales localizadas en el órgano terminal de la larva, que proyectan en el GSO. La toma de imágenes funcionales ha demostrado que su actividad neuronal depende de la orientación y amplitud del campo, sustentando así la habilidad de la larva para alinearse al campo eléctrico local. Nuestros descubrimientos revelan la existencia de una nueva modalidad sensorial en la *Drosophila melanogaster* y respaldan la creciente evidencia que el campo eléctrico representa un estímulo biológicamente relevante.

Biología y ecología de las holoturias (Echinodermata: Holothuroidea) de la isla de Gran Canaria (Atlántico central- oriental)

Autor: González Navarro, P.

Director: Tuya Cortés, F. J.

Curso: 2012–2013

Universidad de Palmas de Gran Canaria

Resumen

Las holoturias o pepinos de mar pertenecen al filum Echinodermata, el cual es uno de los filums más diversos del reino animal. Desde el punto de vista ecológico, los holoturoideos desempeñan un papel muy importante en las comunidades bentónicas, pues son recicladores de nutrientes y agentes de bioturbación, lo que permite el movimiento y oxigenación de los suelos y evita la estratificación. Su participación en estos procesos ecológicos los convierte en organismos indispensables para el mantenimiento de la productividad de los ambientes marinos. A pesar de ser relativamente abundantes en Canarias, no existen apenas trabajos que se hayan centrado en el estudio de la ecología o biología de las holoturias en las islas. En esta tesis se estudiaron aspectos como patrones espacio-temporales de abundancia y talla, ciclo reproductivo, alimentación y aprovechamiento de materia orgánica, comportamiento nocturno y efectos de la acidificación del mar sobre su anatomía. Este trabajo ayudará a gestionar las poblaciones actuales de estos invertebrados y a mantener la calidad de los ecosistemas marinos canarios.

Evaluación del estado de poblaciones naturales con cuatro indicadores: aplicación a una especie insular

Autor: Garrido Escudero, M.

Director: Perez Mellado, V.

Curso: 2012–2013

Universidad de Salamanca

Resumen

El objetivo de este trabajo es evaluar el estado de salud de las distintas poblaciones de *P. lilfordi*, una lagartija endémica de las islas Baleares. El estado de salud y el potencial estrés ambiental al que están sometidas dichas poblaciones se estima atendiendo a cuatro indicadores independientes, poniendo a la vez a prueba su fiabilidad y buscando la posible relación entre ellos. Estos cuatro indicadores son: el llamado estado de condición de los individuos, la carga parasitaria, la respuesta inmune y el grado de asimetría fluctuante observado en caracteres bilaterales. Asimismo, se establecen las relaciones con las respuestas adaptativas en términos de rasgos de la ecología del comportamiento, que incluyen: las estrategias de obtención del alimento, la capacidad de defensa y las tácticas de escape de los depredadores.

El estudio de los distintos indicadores del estado de las poblaciones de *Podarcis lilfordi* evidencia, en un primer momento, la influencia que sobre ellos tienen las características propias de las islas.

Debido a estas singularidades las tasas de prevalencia e intensidad parasitarias halladas son de las más elevadas encontradas hasta ahora en lacértidos mediterráneos. Además los parásitos afectan a la velocidad de carrera o la conducta de escape, estos factores solo son determinantes en tanto que afectan a la población a través de la depredación. Sin embargo en el contexto ecológico del Aire, esos efectos no son tan concluyentes como pudieran serlo en una población continental. Tampoco podemos afirmar que una alta parasitación conlleve unos costes energéticos determinantes. A fin de acceder a un recurso alimenticio como *D. muscivorus*,

en un contexto de escasez de alimentos, los individuos son capaces de aceptar una alta tasa de parasitación a cambio.

Hemos comprobado que una perturbación externa, la presión humana en este caso, va acompañada de un aumento de la parasitación que además va acompañado de una importante disminución de la condición corporal de los individuos

Respecto al sistema inmune, en la isla del Aire parece que los individuos podrían optar por dos estrategias inmunológicas, y que una de ellas no se centre en la eliminación directa del parásito (tolerancia) podríamos pensar que los efectos nocivos de los parasitismo no son determinantes. Pero la propia existencia de ambas estrategias y el hecho de que entre ambos grupos (tolerantes y resistentes) no existan diferencias en la condición, nos limita a la hora de sacar conclusiones.

Indicadores del bienestar animal y programas de enriquecimiento en especies de mamíferos en cautividad

Autor: Soriano Jiménez, A. I.

Directores: Maté García, C. y Vinyoles Cartanya, M. D.

Curso: 2012–2013

Universidad de Barcelona

Resumen

En la actualidad, los cuatro objetivos de los zoos modernos son la educación, la investigación, la conservación y el ocio. Esta tesis se centró en la evaluación de algunos indicadores de bienestar animal en cuatro especies de mamíferos en condiciones de cautividad (el patrón de actividad diario, la ocurrencia de conductas aberrantes, el uso del espacio y las interacciones sociales). Los principales resultados obtenidos en este estudio pueden resumirse en: 1) Las conductas aberrantes en dos hembras de oso pardo (*Ursus arctos*) en cautividad mostraron variaciones estacionales al igual que lo observado en las conductas típicas de la especie en condiciones de libertad; 2) En el oso pardo (*U. arctos*) la presencia de público provocó un aumento en la ocurrencia de estereotipias y un uso del espacio más homogéneo, mientras que en el oso panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*) no se observaron estereotipias ni una influencia del público en el uso del espacio; 3) La seminaturalización de la instalación de dos individuos de oso pardo (*U. arctos*), un macho y una hembra, provocó que únicamente el macho alcanzara un nivel de actividad similar al observado en sus conspecíficos en libertad para la misma época del año (verano), haciendo un uso más homogéneo del espacio disponible. Los dos ejemplares de oso pardo estudiados respondieron de forma diferente al enriquecimiento estructural; 4) El estudio de la eficacia de un programa de enriquecimiento alimentario, sensorial y ocupacional en tres individuos de oso pardo (*U. arctos*), puso de manifiesto cuatro modelos de evaluación de dichos programas: el modelo de la ganancia, el la habituación, el la continuidad y el de la fluctuación de la eficacia del ítem; 5) La muerte del macho alfa en una manada de lobos ibéricos (*Canis lupus signatus*) provocó un au-



Oso pardo del Zoo de Barcelona mendigando comida.

mento de las conductas de “vigilancia” y “no visible”, así como un uso del espacio menos homogéneo; 6) Las interacciones maternofiliales en tres madres y tres crías de león marino de California (*Zalophus californianus*) en cautividad mostraron varias semejanzas con las que presenta la especie los en libertad (los individuos se mantuvieron inactivos durante la mayor parte del tiempo y las crías macho presentaron mayores episodios lúdicos que las hembras).

Los factores que influyen en el bienestar de los animales de este estudio deberían tenerse en cuenta para garantizar que las condiciones de cautividad son adecuadas para los animales. Estos factores son las condiciones sociales de la especie, el tamaño y el diseño idóneo de la instalación, los requerimientos climatológicos de la especie, la composición de la dieta, la estimulación física y/o psicológica, la influencia del público y los cuidados veterinarios. La clave para garantizar el bienestar de los animales radica en estudiar minuciosamente las necesidades físicas y psicológicas de los mismos a través del conocimiento tanto de la historia natural de las especies como de los trabajos realizados en otros zoológicos.

Cría cooperativa y parasitismo de cría en la corneja negra

Autor: Roldán González, M.

Director: Soler Cruz, M.

Curso: 2011–2012

Universidad de Granada

Resumen

Los cuidados parentales implican cualquier tipo de comportamiento de los padres que incremente el éxito reproductor de su descendencia. Dado que el cuidado parental es una de las actividades relacionadas con el éxito reproductor del individuo que mayor cantidad de energía consume, no debe sorprender que comportamientos como la cría cooperativa o el parasitismo de cría hayan evolucionado para reducir los costes de los eventos reproductores. Aquí estudiamos ambos comportamientos, así como la interacción entre ellos, en una población de corneja negra localizada en el Sur de España.

En la presente tesis describimos la segunda población de corneja negra encontrada en toda el área de distribución de la especie y la comparamos con la ya conocida. Ambas poblaciones presentan características muy similares. La principal diferencia estriba en la tasa de puestas de reposición, siendo casi nula en nuestra población de estudio mientras que en la del norte de España es bastante frecuente. Por otra parte, no hemos encontrado los efectos positivos del tamaño de grupo sobre el éxito reproductor descritos en otras poblaciones de aves cooperativas. Por el contrario, hemos encontrado algunos efectos negativos como la relación del tamaño de grupo y el incremento en el número de pollos muertos por inanición.

El parasitismo de cría es otro de los comportamientos que los individuos pueden desarrollar con el fin de reducir los costes de los cuidados parentales, pero éste no es el único tipo de parasitismo que reduce tales costes. En la presente tesis, en primer lugar, hacemos una revisión de todos los comportamientos animales que reducen la inversión parental del parásito, englobándolos todos bajo el término: parasitismo de cuidados parentales. Al contrario que las clasificaciones existentes, nosotros proponemos una basada en los costes que el parasitismo implica para el hospedador. Ade-

más, discutimos bajo el prisma de las teorías de la inversión parental y la carrera de armamentos coevolutiva, las contra-adaptaciones que los hospedadores han desarrollado frente al parasitismo de cuidados parentales.

La interacción de la cría cooperativa y el parasitismo de cría han sido muy poco estudiados. En este estudio comparamos el parasitismo de cría del críalo europeo en dos poblaciones cooperativas de corneja y encontramos que, en una de ellas (Guadix), la corneja negra es el hospedador secundario, siendo el hospedador primario la urraca, mientras que en la otra población (La Sobarriba) es al contrario, es decir, la corneja es el hospedador preferido (más parasitado) mientras que las tasas de parasitismo en la urraca son bajas, a pesar de que el éxito reproductor del críalo en urraca es mayor en ambas poblaciones. El motivo de este cambio de hospedador no está claro, pero analizamos varias posibilidades como son: la fecha de puesta, la disponibilidad y accesibilidad de los nidos y la existencia de razas dentro de la especie.

Otro importante aspecto en relación con el parasitismo de cría es conocer los mecanismos mediante los cuales la descendencia parásita consigue engañar a los padres hospedadores para conseguir que le den los mejores cuidados. Hemos estudiado el comportamiento de petición de alimento de los pollos en nidos parasitados y no parasitados de corneja y comparamos los comportamientos de los pollos y los adultos. Nuestros resultados muestran que, aunque los pollos de críalo presentan un comportamiento petitorio de mayor intensidad, no son capaces de competir con el mayor tamaño de los pollos hospedadores. Probablemente debido a esta preferencia de los adultos de corneja por alimentar a los pollos de mayor tamaño, sus propios pollos resultan favorecidos respecto a los parásitos.

También pusimos a prueba la hipótesis del mimetismo de la llamada de petición de alimento del pollo de críalo comparando las llamadas emitidas por los pollos en los nidos de sus dos hospedadores principales en Europa: la urraca y la corneja. Nuestros resultados muestran que las llamadas de petición de alimento del críalo en ambos hospedadores se diferencian en su estructura (número de notas por llamada), pero no son miméticas con las del hospedador. Además, llevamos a cabo un experimento de intercambio de pollos para determinar si estas diferencias eran debidas a factores genéticos o ambientales. Los resultados nos permiten descartar los factores genéticos y sugieren que las modificaciones de las llamadas de petición de alimento descritas puedan ser debidas a un proceso de aprendizaje que se produce cuando los pollos eclosionan.

Aspectos biológicos y ecológicos del tiburón ángel *Squatina squatina* (Linnaeus 1758) en la isla de Gran Canaria

Autor: Narváez Romero, K.

Director: Haroun Tabraue, R. J.

Curso: 2012–2013

Universidad de Palmas de Gran Canaria

Resumen

Se describió aspectos históricos, contemporáneos, ecológicos y biológicos del tiburón ángel *Squatina squatina*, mediante la revisión de la bibliografía relevante desde la época de Aristóteles hasta la actualidad sobre la percepción, su uso, abundancia y la conservación de la especie.

Se generó información de diversos aspectos ecológicos y biológicos básicos de *S. squatina* en la isla de Gran Canaria. Para ello:

(1) se solicitó y buscó reportes de avistamientos oportunistas por buceadores recreativos. Se determinó la validez y la utilidad de los reportes considerando factores limitantes como los errores y las dificultades en el diseño, y en el análisis e interpretación de los datos. Se analizó la tendencia en los avistamientos relacionado con la temperatura y el sitio.

(2) se definieron 19 tipos de marcas para la identificación individual mediante la foto identificación. La localización, la prevalencia, la singularidad individual, la complejidad, la visibilidad en el campo y en las fotografías, la persistencia, la facilidad de fotografiar y la utilidad de cada marca para determinar su fiabilidad en el reconocimiento individual.

(3) se determinó la estructura poblacional, el uso de hábitat y actividades realizadas durante el día en dos localidades costeras de Gran Canaria.

(4) se caracterizó los hábitos alimenticios mediante el análisis de contenidos estomacales. Se determinó la composición trófica, la amplitud de nicho y la sobreposición en la dieta. Se realizaron comparaciones intraespecíficas por sexo, estado de madurez sexual y periodo estacional.

Análisis experimental de las señales visuales y químicas en la selección inter- e intrasexual del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti*

Autor: Bohórquez Alonso, M. L.

Director: Molina Borja, M.

Curso: 2011–2012

Universidad de La Laguna

Resumen

Desde Darwin (1871) se ha considerado que los procesos de selección sexual incluyen dos fenómenos distintos: la selección intrasexual (o competencia intrasexual) y la selección intersexual (epigámica, o elección de pareja). El primer fenómeno se refiere al efecto selectivo de características adecuadas para la competición entre individuos del mismo sexo (más comúnmente los machos). En el segundo fenómeno (la elección de pareja), uno de los sexos, más comúnmente las hembras, ejerce un efecto selectivo sobre el otro sexo mediante la preferencia por una o varias de sus características. Ambos procesos contribuyen al desarrollo de características diferenciales en machos y hembras, globalmente conocidas como dimorfismo sexual. La comprensión en profundidad de los dos fenómenos implica dilucidar el papel que juegan las diferentes señales de ambos sexos en los procesos de competición y de cortejo, y que determinarán finalmente el éxito diferencial de los individuos. La importancia de este acercamiento se ha mostrado en investigaciones de las últimas decenas de años sobre bastantes especies, que demuestran que ciertos rasgos visuales, auditivos, químicos, etc., son indicadores de la edad, el estatus, la capacidad metabólica y/o calidad genética de los individuos emisores. Y ello ha contribuido, a su vez, a entender mejor las causas a corto y largo plazo que median los procesos de selección sexual.

En varias especies de reptiles Squamata las señales visuales y las químicas juegan un papel importante en diversos contextos, pero no son muy abundantes los trabajos donde se haya utilizado una aproximación

experimental para analizar la función de dichas señales, y mucho menos en lacértidos. Por lo tanto, los objetivos principales que se plantearon para la presente tesis doctoral fueron: a) analizar en detalle el dimorfismo y el dicromatismo sexual; b) analizar experimentalmente los efectos de rasgos morfológicos y de comportamiento en el resultado de los enfrentamientos entre machos (competición intrasexual); c) analizar los efectos de rasgos de los machos sobre los comportamientos de las hembras (selección intersexual o epigámica) en dos poblaciones del lagarto de Tenerife, una perteneciente a la subespecie *Gallotia galloti galloti* (G.g.g.) y la otra a *G. g. eisentrauti* (G.g.e.).

Para ello se cuantificaron rasgos biométricos y de coloración (superficie y reflectancia de ocelos) en ambos sexos de una población de cada subespecie. Además, se realizaron experimentos para mostrar cómo influyen los parámetros biométricos así como el área y la reflectancia (incluyendo el ultravioleta cercano) de los ocelos azules laterales sobre el resultado de enfrentamientos entre machos dentro de cada población. Por otra parte, al objeto de detectar rasgos que pudieran influir en la elección de machos por hembras, se llevaron a cabo dos tipos de experimentos. En uno de ellos se analizó la influencia de olores (procedentes de secreciones de los poros femorales) de machos con diferentes rasgos morfológicos sobre el comportamiento de las hembras. En el segundo tipo de experimentos, se analizó el efecto de la presencia o no del rango ultravioleta en la reflectancia de los ocelos laterales de los machos sobre la elección por parte de las hembras.

Los resultados principales muestran:

1) Que existe un claro dimorfismo sexual en las dos poblaciones seleccionadas de *G. galloti*, teniendo los machos tamaños corporales, superficie de ocelos laterales y tamaños relativos de parámetros morfológicos (como tamaño de la cabeza y longitud de las extremidades) significativamente mayores que los de las hembras.

2) Un claro dicromatismo sexual con base en la reflectancia de los ocelos laterales, de mayor magnitud en los machos que en las hembras. Adicionalmente se muestra también, por primera vez en un lacertiforme, una variación significativa en la magnitud de la reflectancia ocelar en ambos sexos a lo largo de los meses de muestreo (abril a julio, cuando ocurre la actividad estacional principal).

3) Que algunos rasgos morfológicos, el patrón de reflectancia de

la coloración lateral y el comportamiento influyeron en los resultados de enfrentamientos entre machos. Específicamente, tuvieron mayor probabilidad de ganar los machos con mayores masas corporales en G.g.g., y longitudes hocico–cloaca y masas corporales en G.g.e. Los ganadores de G.g.g. tuvieron también mayores niveles de la reflectancia ultravioleta (UV) que los perdedores en el primer ocelo latero–dorsal, mientras que ocurrió lo mismo pero en la reflectancia de la mancha del carrillo en G.g.e. Además, los ejemplares ganadores en ambas poblaciones, presentaron frecuencias relativas de las pautas de olfateo lingual, hinchar gola y morder significativamente mayores que las de los perdedores. No hubo diferencia significativa en las áreas ocelares relativas de ganadores y perdedores en ninguna de las dos poblaciones. Experimentos adicionales en los que se cubrían los ocelos latero–dorsales y latero–ventrales de uno de los machos con una crema absorbente de UV, mostraron que los resultados de los encuentros se determinaban más por la frecuencia de comportamientos que por la presencia–ausencia de la reflectancia UV.

4) Las hembras de ambas subespecies fueron capaces de discriminar químicamente los olores procedentes de las secreciones de poros femorales de machos con diferentes rasgos sexuales secundarios, mostrando mayores tasas de olfateos sobre los olores de machos que tenían una mayor superficie relativa de ocelos (G.g.g.) o un mayor número de poros femorales (G.g.e.).

5) En los experimentos de elección, el tiempo que las hembras permanecieron cerca de cada uno de dos machos se vio afectado significativamente por la actividad de éstos (frecuencia relativa de movimientos). Sin embargo, no se detectaron influencias significativas de la talla corporal, el área ocelar relativa o la presencia o ausencia de reflectancia en el rango ultravioleta de los ocelos de machos sobre el comportamiento de las hembras.

Los resultados obtenidos se han interpretado indicando que tanto rasgos estáticos (morfológicos o de coloración) como dinámicos (pautas de comportamiento) son factores que influyen en la probabilidad de ganar en un enfrentamiento agresivo entre machos. Especialmente interesante ha sido el resultado de que los machos ganadores tuvieron una proporción de reflectancia UV a reflectancia total mayor que la de los perdedores bien en los ocelos laterales (G.g.g.) o en la mancha del carrillo (G.g.e.); ello sugiere que ese parámetro en cada tipo de mancha puede ser un indicador del estatus competitivo de los individuos en cada subespecie.

Por otra parte, la capacidad discriminadora de las hembras sobre secreciones femorales de machos con mayor desarrollo de características sexuales secundarias (superficie de ocelos laterales en G.g.g. y número de poros femorales en G.g.e.), permite sugerir que podrían usar esas pistas químicas para evaluar el estatus de los machos. Además, aunque no se detectó una influencia significativa de la presencia o ausencia de reflectancia UV en los ocelos de los machos sobre la presencia de las hembras en su cercanía, sí se ha mostrado una interrelación significativa entre los movimientos de aquellos y los acercamientos de ellas a las zonas interacción. Este último resultado sugiere que, en el caso de que hubiera elección activa por las hembras, podrían usar un rasgo dinámico de los machos, como su tasa de movimientos, para la elección. El comportamiento de los machos, a su vez, podría haber estado influido por la actividad de las hembras.

Los resultados obtenidos se discuten tomando en cuenta datos publicados en otros lacertiformes y las ideas actualizadas sobre los diversos procesos de selección sexual.

Colour vision and colours in lacertids

Autor: Pérez de Lanuza, G.

Director: Font Bisier, E.

Curso: 2011–2012

Universidad de Valencia (Estudi General)

Summary

Lacertid lizards exhibit striking and highly variable ornamental colourations that have long attracted the attention of biologists, but recent studies have tended to downplay their potential role as communicative signals. The first aim of this thesis has been to study colour perception in lacertid lizards, including the possibility that they may be able to perceive the near ultraviolet portion of the electromagnetic spectrum (UVA). Based on this information, I conducted an in-depth study of lacertid colouration patterns, their evolution, and their role in relation to crypsis and communication. Results indicate that lacertids have a tetrachromatic colour vision system, with a cone receptor that is sensitive to UVA light. Colour perception in lacertids therefore extends over the 300–700 nm range of wavelengths. Using objective techniques for colour determination and analysis, I found that lacertid colourations are more variable and complex than the human eye reveals. Based on a phylogeny of lacertids, I used methods of character reconstruction for tracing the evolution of the main lacertid colour characters and I have proposed what was the colour pattern of the ancestral lacertid (which was formed by brown dorsal colouration, white ventral colouration and ultraviolet eyespots). Throughout their evolution, some lineages of Lacertidae acquired new chromatic characters (especially in the Euroasiatic clade Lacertini), while other lineages lost or simplified some of their colour patches (especially in the African clade Eremiadini). Spectrophotometric results on present species and historical analyses force us to rethink and reanalyse many of the conclusions arrived at in previous studies of lacertid colouration.

Conspicuous colourations of lacertids seem to fit assumptions about the design of animal signals. Namely, they contain information about individual quality and their location in the lizards' ventral and ventrolateral surfaces makes them especially detectable for their primary receivers (*i.e.*



Autor: Guillem Pérez i de Lanuza

Adult male of *Podarcis muralis* shows a cryptic dorsal colouration that contrasts with the conspicuous lateral ultraviolet eyespots and the orange ventral parts.

conspecific lizards) and difficult to detect for most of their predators. Pigmentary and structural found on these surfaces allow the transmission of complementary information and their combined effect increases the general conspicuousness of the colour patterns.

Whereas dorsal colourations are designed by selective pressures relating to camouflage, a phylogenetic comparative analysis strongly suggests that conspicuous colourations are designed for their role as chromatic signals and are under selective forces relating to intrasexual selection, which results in a prominent sexual dichromatism in those species in which intrasexual selection is stronger.

Evolución de la retención de la puesta y transición al viviparismo en la lagartija de turbera, *Zootoca vivipara*

Autor: Rodríguez Díaz, T.

Director: Braña Vigil, F.

Curso: 2011–2012

Universidad de Oviedo

Resumen

La transición evolutiva desde el oviparismo hacia el viviparismo es un proceso gradual, que ocurre mediante la sucesión de estados crecientes de retención de los huevos en los oviductos, lo que conlleva un aumento progresivo del nivel de desarrollo embrionario intrauterino previo a la puesta. El objetivo principal de este trabajo consiste en explorar el significado adaptativo de la retención de la puesta y el avance del desarrollo embrionario intrauterino en la transición hacia el viviparismo. Para ello, se ha examinado la variabilidad en el grado de retención de la puesta en los oviductos a nivel intra– e interpoblacional, así como la plasticidad fenotípica inducida por diferentes condiciones del ambiente de incubación relevantes en la transición hacia el viviparismo, empleando como modelo la lagartija de turbera, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1797) (Squamata: Lacertidae). Se trata de una de las tres únicas especies de amniotas que presentan bimodalidad reproductora intraespecífica, es decir, mantiene poblaciones ovíparas, todas situadas en el límite suroccidental de su amplia área de distribución euroasiática, y poblaciones vivíparas en el resto de su distribución. También se ha pretendido valorar las principales hipótesis sobre la evolución del viviparismo en reptiles.

El análisis de la variación en el nivel de retención de la puesta y en el tiempo de incubación externa entre poblaciones ovíparas de *Z. vivipara* cercanas a los extremos altitudinales del área de distribución de la especie en el norte de la península Ibérica reveló que las poblaciones de montaña retienen la puesta hasta estadios de desarrollo más avanzados y presentan una mayor tasa de desarrollo embrionario que las poblaciones de zonas

bajas, lo cual implica la reducción del periodo de incubación externa en las poblaciones de montaña. Este hecho, junto con la distribución geográfica de los modos de reproducción de la especie, concuerda con la predicción de que la retención de los huevos evolucionaría en ambientes fríos, según la hipótesis de “clima frío” sobre la evolución del viviparismo.

Por otro lado, el estudio del comportamiento termorregulador de las hembras gestantes de *Z. vivipara* mostró que éstas seleccionan temperaturas más bajas que los machos y las hembras no gestantes y esto, unido a la influencia negativa que tiene sobre el éxito de eclosión y sobre varios rasgos del fenotipo de las crías una temperatura de incubación elevada y similar a la seleccionada por las hembras no gestantes, coincide con las predicciones de la hipótesis de “manipulación materna”.

Sin embargo, las dos principales hipótesis sobre la evolución del viviparismo no son incompatibles en nuestro organismo modelo. La selección de temperaturas corporales más bajas por parte de las hembras gestantes, que evita los efectos perjudiciales de las altas temperaturas de incubación sobre el desarrollo embrionario en consonancia con la hipótesis de “manipulación materna”, solo produce un corto retraso en el desarrollo y, puesto que la temperatura seleccionada por las hembras gestantes es más alta que la temperatura media en el ambiente externo, la retención de los huevos acorta considerablemente el tiempo de incubación, tal y como asume la hipótesis de “clima frío”.

Ecología y conservación del cocodrilo cubano (*Crocodylus rhombifer*) en la ciénaga de zapata

Autor: Ramos Targarona, R.

Directores: Belliure Ferrer, J. y Berovides Alvares, V.

Curso: 2012–013

Universidad de Alicante

Resumen

El cocodrilo cubano, *Crocodylus rhombifer*, presenta la distribución geográfica más restringida dentro del Orden Crocodylia y la más amenazada del Nuevo Mundo. La Ciénaga de Zapata, en Cuba, constituye el último reducto natural para la especie. La ecología, historia natural, estado de las poblaciones y biología poblacional del cocodrilo cubano en vida silvestre es prácticamente desconocido, y posiblemente se trate de la especie de cocodrilo del mundo menos estudiada. La existencia del cocodrilo cubano en la Ciénaga de Zapata se ha visto amenazada por la caza de los cocodrilos con fines comerciales para la obtención de pieles hasta 1959, y por la captura de animales vivos para la cría en cautiverio hasta la década de los años 60 del siglo XX. A estos factores hay que añadir el fenómeno de la hibridación con la otra especie de cocodrilo presente en el área, el cocodrilo americano, *Crocodylus acutus*. Actualmente, el insuficiente conocimiento de la especie en aspectos clave como la abundancia, distribución actual y biología de la reproducción no permite desarrollar planes de manejo, conservación y gestión ajustados para la especie.

La importancia teórica de esta investigación es que se presenta un estudio integral de los aspectos fundamentales de la biología del cocodrilo cubano en la Ciénaga de Zapata, que permiten la determinación de su estado de conservación, que aunque son incompletos, son clave para proteger y manejar una especie en peligro.

La importancia práctica de los resultados obtenidos radica en que los conocimientos originados de esa investigación permitirán conocer la situación actual de la población del cocodrilo cubano en su última área de presencia conocida, que es la Ciénaga de Zapata, referente a determinar

donde y cuantos animales son en el sistema, composición por especie, estrategia de nidificación, eventos reproductivos en vida silvestre y en cautiverio y amenazas actuales y potenciales. Por otra parte se realizaron observaciones descriptivas de la formación vegetal del hábitat en el cual ellos se encuentren, generando con esto un acercamiento a las características generales del hábitat, como parte fundamental para la construcción de futuros planes de manejo y conservación de este recurso y su hábitat. Los objetivos antes planteados, forman la base de este estudio y los resultados se discuten en los capítulos que forman la tesis.

Los resultados pueden ser empleados en un programa de conservación y manejo de poblaciones de cocodrilos, tanto en cautiverio como en vida libre que incluya un uso sostenible por parte de las comunidades.

Les poblacions d'artròpodes com a preses potencials a la dieta dels polls de gall fer (*Tetrao urogallus*). Influència del canvi climàtic

Autor: Olmo Vidal, J. M^a

Director: Gonsalbez Noguera, J.

Curso: 2011–2012

Universidad de Barcelona

Resum

S'estudia la dieta dels polls de gall fer (*Tetrao urogallus*) als massissos de l'Orri i Tornafort (Pallars Sobirà, Pirineus), durant 4 anys (2001–2004). Pel que fa referència a l'abundància i biomassa, els polls de gall fer seleccionen positivament com a preses principals les formigues, els opilions, els coleòpters i les erugues. Els ortòpters també són molt importants a la dieta dels polls en aquesta zona dels Pirineus a diferència dels països nòrdics. Tot i ser un grup no seleccionat i consumit de forma accessòria, representen el 50% de la biomassa consumida d'artròpodes. Pel que fa a la disponibilitat d'aliment, al Massís de l'Orri és on hi trobem proporcionalment unes abundàncies més altes de formigues i en canvi al Massís de Tornafort abunden més els opilions. Existeix una forta relació entre les abundàncies de formigues i les parcel·les de bosc mixt de pi negre (*Pinus uncinata*) i pi roig (*Pinus silvestris*), amb nabiu al sotabosc.

L'augment de les temperatures mitges al juliol durant els quatre anys expressen un canvi en el clima de la zona d'estudi, probablement aquest fet fa disminuir la disponibilitat de formigues i indirectament el nombre de polls de gall fer.

Es proposen mesures de gestió per tal d'afavorir les àrees potencials d'alimentació dels polls de gall fer (*Tetrao urogallus*) en el sentit de preservar les àrees on el sotabosc estigui dominat per nabiu (*Vaccinium myrtillus*), els boscos de pi negre, estructurats amb clarianes que permetin la presència de formiguers i abundància d'ortòpters. Finalment, les actuacions en la gestió de l'hàbitat s'haurien de dirigir a minimitzar els efectes del canvi climàtic

sobre les zones òptimes d'alimentació dels polls de gall fer, potenciant els boscos madurs de pi negre relativament oberts, amb sotabosc dominat per nabiu. Segons els resultats, no seria imprescindible fer cap actuació forestal de roturació o aclariment del bosc per afavorir únicament l'expansió del nabiu. En principi un sotabosc de nabiu no assegura una disponibilitat alta de les preses potencials dels polls de gall fer. Es proposa preservar i permetre la expansió natural de les zones ja formades per boscos més madurs de pi negre, relativament oberts, amb sotabosc dominat per nabiu i presència de neret (*Rhododendron ferrugineum*). En aquestes zones és on es troba les comunitats d'artròpodes amb abundància i biomassa més altes de formigues i ortòpters, que són els insectes més importants en la dieta dels polls de gall fer a l'àrea d'estudi.

Trophic ecology and habitat selection in the Common kingfisher *Alcedo atthis* L. 1758 in Navarra

Autor: Vilches Morales, A.

Directores: Miranda Ferreiro, R. y Pedrocchi Rius, V.

Curso: 2012–2013

Universidad de Navarra

Summary

The Common kingfisher *Alcedo atthis* L. 1758 is a fish eating bird which is associated with freshwater bodies in well conserved conditions. Currently, there is a negative trend in their European populations, so it is included in the threatened lists of species. As a piscivorous bird, its conservational may conflict with fish species of commercial, recreational or conservation interest. To date, the work on the species are scarce and many of its trophic ecological aspects remain unclear. The present Ph D Thesis is composed of a number of chapters which aims to clarify these issues and to define the most important factors in the selection of habitat. In order to do that, we established a series of partial objectives summarized in the following points: a) determine the relative importance of biotic (food availability) and abiotic (habitat structure and quality) in the presence of the species during breeding (chapter 1); b) develop a useful methodology to determine the diet of the species from partial examination of pellets found in the nests (chapter 2); c) describe the diet and determine, based on the food availability, its fishing strategy (opportunistic or selective) (chapters 3, 4 and 5) and d) determine the impact of the Common kingfisher on both a commercially important fish and conservation species such as the Atlantic salmon (chapter 6). The main conclusions of this Ph D dissertation are: 1) food availability is not significant in the breeding territories selection in the rivers of the northern half of Navarra, although they tend to settle in sections with higher concentration of dissolved oxygen, less depth and fewer artificial structures in the river; 2) a review of 130 diagnostic bones is enough to estimate the composition of the diet with a reliability of 95%; 3) species which compound the bulk of the diet belong to the cyprinidae

family (94%) with the minnows *Phoxinus phoxinus* Kottelat 2007 being the most consumed species of all; 4) feeding strategy during the breeding period has been revealed as opportunistic, consuming preferably the more accessible prey; 5) although there is a preferred intake range between 50 and 60 mm, there are differences according to both the ecological and biological characteristics of the prey species; 6) there is no selection of prey for feeding chicks, according to a higher energy content and 7) Atlantic salmon intake in the River Frome (southern England) had no significant effect, which accounts for less than 5% of their diet and less than 0.8% of the population of salmon in this river

Distribution models for the Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*) at different space–time scales. Implications for its management and conservation

Autor: Muñoz Gallego, A. R.

Director: Real Giménez, R.

Curso: 2012–2013

Universidad de Malaga

Summary

This thesis highlighted that species distribution modelling is not only central to both fundamental and applied research in biogeography, but also to studies of conservation biology, ecology, and wildlife management. The obtained models permitted estimation of species ecological requirements, although the extent to which causal relationships between species distributions and the predictor variables were unveiled depended on the adequacy of the predictors used for model building and also on the quality of the distribution data used. A modelling method based on logistic regression was used, which has been demonstrated to be a powerful tool that produces robust models, and is broadly used in the predictive modelling of species distributions starting from presence/absence data. As classification success using logistic regression is sensitive to the relative proportion of presences and absences in the sample, and the prevalence of Bonelli's Eagle was always different from 0.5, we used the favorability function, whose results are not affected by an unequal proportion of presences and absences. This point opens the door to applying fuzzy logic to species distribution models, with conceptual and operational consequences that were particularly important when contemplating the possibility of evolution in the forecasting of future distribution of the species in climate change scenarios. From the estimation of potential Bonelli's Eagle's distribution and the specification of how much of the variation of the models was explained by each of the considered factor the implications of this thesis have extended from bio-

geography to diverse areas of research such as conservation biology and the study of potential impacts of climate change.

The implications of what at first glance could be viewed as a mere mathematical modification (the use of favourability instead of probability or suitability values) make ecological sense when a direct and significant relationship between presence–absence data, favorability values and upper limit of local abundance is shown. Once demonstrated that the results of our models, from presence–absence data, provide useful information on spatial patterns of abundance, the implications of the results obtained in the different chapters of the thesis can be a significant advance in the field of conservation biology.

Biología y conservación de dos especies necrófagas en el este de la península Ibérica

Autor: García Ripollés, C.

Directores: Urios Moliner, V. y López López, P.

Curso: 2011–2012

Universidad de Alicante

Resumen

Durante el siglo pasado, las poblaciones de aves rapaces han sufrido graves descensos en sus tendencias poblacionales. En los últimos años, se han llevado a cabo muchos intentos de mejorar la situación de las poblaciones de estas especies. Para la correcta elaboración de planes de gestión y estrategias de conservación de las especies más amenazadas es necesario conocer, de forma amplia y completa, la biología y las necesidades ecológicas y limitaciones de dichas especies.

La obtención de datos precisos sobre aspectos generales de la biología de las aves necrófagas tiene muchas desventajas, entre las que destacan las grandes áreas necesarias para sostener a sus poblaciones, las necesidades especiales de nidificación, o los conflictos con las actividades humanas.

La tesis doctoral se centra en el campo de la biología de la conservación, y abarca el estudio de la biología básica y la ecología de dos especies de aves rapaces necrófagas. El estudio se ha centrado en el Buitre leonado (*Gyps fulvus*) y el Alimoche común (*Neophron percnopterus*) en el ámbito de la Comunidad Valenciana.

El objetivo principal de la tesis doctoral es proporcionar información sobre la biología básica de las dos poblaciones, y aportar nuevos conocimientos para mejorar su gestión y conservación, tanto a nivel local e internacional.

Los objetivos específicos de la tesis son los siguientes:

1. Describir el estado de la población, tendencia, éxito reproductivo y productividad del Buitre leonado en la provincia de Castellón. Mostrar la expansión del rango observado en las últimas décadas para la especie en

el área de estudio. Analizar las variables físicas registradas en las colonias de Buitre leonado y su relación con el éxito reproductor.

2. Describir el estatus poblacional del Alimoche común en el este de la península ibérica. Analizar la tendencia de la población de esta especie, parámetros reproductores así como descripción de las características (orientación y ubicación) de los nidos.

3. Aplicar técnicas de modelización de hábitat utilizando un enfoque de los modelos lineales generalizados para generar no sólo modelos explicativos, sino también modelos de predicción de adecuación del hábitat. Hacer hincapié en los factores ecológicos que influyen en las preferencias de nidificación de las especies en dos escalas espaciales, uno referido a la colonia como una unidad de muestreo y otro a nivel de paisaje.

4. Describir las rutas migratorias, los parámetros de movimiento y el comportamiento durante la invernada de ejemplares adultos de Alimoche común seguidos mediante telemetría satelital (GPS).

5. Análisis de la gestión de un muladar para aves rapaces con especial interés en las implicaciones en su gestión y manejo.

6. Modelizar la integración de los efectos de la alimentación suplementaria, la intoxicación por la ingestión de contaminantes y los parques eólicos en un análisis de viabilidad poblacional (PVA) para el Buitre leonado y el Alimoche común en España. Incorporar la estocasticidad demográfica y ambiental en la construcción de los modelos del PVA. Analizar la sensibilidad global de los modelos generados a fin de explorar los efectos de las acciones de manejo que podrían adoptarse para el mantenimiento de poblaciones estables de ambas especies y para evaluar el riesgo de extinción en el mediano y largo plazo.

Factores que modulan la abundancia invernal de la becada (*Scolopax rusticola*): implicaciones para su gestión y conservación

Autor: Guzmán García, J. L.

Directores: Arroyo Lopez, B.

Curso: 2012–2013

Universidad de Castilla–La Mancha

Resumen

Este trabajo constituye la primera aproximación a la ecología invernal de la becada en relación con sus compromisos en ambientes frontera entre hábitats atlánticos y mediterráneos, así como en relación con la gestión y presión cinegética realizada en España. La tesis está dividida en dos bloques: el primero (capítulos 1 y 2), en el cual se determina el marco espacial y temporal de la población de becadas invernante en el tercio norte peninsular a través del estudio de la migración; y el segundo (capítulos 3, 4 y 5), en el que se evalúa como factores antrópicos (caza y gestión) y ambientales (clima y hábitat) influyen en la movilidad, supervivencia y abundancia invernal. Para alcanzar estos objetivos usamos datos obtenidos con tres tipos de metodologías distintas: marcadores extrínsecos (anillas y radio–emisores); marcadores intrínsecos (concentración de isótopo estable en tejidos); e índices indirectos de abundancia poblacional (ICA).

En el capítulo 1 mediante el uso de dos metodologías complementarias (marcadores extrínsecos como anillas y marcadores intrínsecos como isótopos) realizamos una aproximación cuantitativa al origen reproductor de la población invernante en España, así como a la importancia que tiene la población reproductora en la península en el contingente invernal. Encontramos que más del 95% de las becadas invernantes en España proceden de otras regiones (es decir, no son reproductoras en nuestro país), y que de este porcentaje la mayoría proceden de la región delimitada al norte por el sur de Finlandia y Suecia, al oeste y al sur por Polonia y Ucrania, y al este por las regiones más occidentales de la Rusia europea.

En el capítulo 2 utilizamos una base de datos de más de 13.000 fichas de jornadas de caza, y aportamos también un análisis descriptivo de la fenología prenupcial a partir del seguimiento de 28 becadas radio–marcadas. Asimismo analizamos las localizaciones de anillamientos de becadas durante la migración y que posteriormente fueron recuperadas en España en invierno; este análisis sugiere que las becadas invernantes en España migran principalmente a través del sur del mar Báltico, Alemania y Francia.

En el capítulo 3 utilizamos datos resultantes del radio–seguimiento invernial de 35 individuos a lo largo de 3 inviernos en regiones que mantienen ecosistemas frontera entre ambientes mediterráneos y atlánticos, y expuestos a diferente presión cinegética. Encontramos que la temperatura, junto con la edad y el hábitat que ocupan las becadas, son los factores que más influyen en la magnitud de los desplazamientos y por lo tanto en su decisión de afrontar mayores riesgos. Así, los desplazamientos que realizan las becadas entre zonas boscosas y pastizales están negativamente relacionados con la temperatura, y además, las becadas jóvenes y las que ocupan hábitats mediterráneos realizan en promedio desplazamientos menores que las adultas y las que ocupan ambientes atlánticos.

En el capítulo 4 a partir del radio–seguimiento de 44 becadas y del análisis de 877 anillamientos en época invernial cuantificamos la supervivencia y evaluamos su relación con factores antrópicos como la caza, y factores naturales como el riesgo de depredación y la temperatura. Encontramos una probabilidad de supervivencia anual de $0,58 \pm 0,06$ y una fuerte relación con la temperatura y en menor medida con la presión cinegética y la abundancia de depredadores.

En el capítulo 5 evaluamos la relación entre determinadas variables climáticas como indicadores del éxito reproductor y por tanto de la abundancia invernial. Basándonos en datos de abundancia invernial recogidos en cacerías a lo largo de 21 temporadas cinegéticas, y datos climatológicos medidos en el área de invernada y en el área de cría, encontramos modelos que explican el 60% de la varianza en la abundancia invernial de becadas, que pueden ser utilizados como modelos predictivos de dicha abundancia.

Finalmente se discuten los resultados en relación con la gestión y conservación de la especie, señalando que dados los indicios de que la mortalidad por caza es una causa de mortalidad aditiva, la presión por caza debería adaptarse a otras causas de mortalidad, como por ejemplo la climatología. Así, dado el modelo predictivo propuesto basado en la

climatología invernal y estival, parece factible realizar una gestión cinegética flexible en función de la abundancia invernal prevista. Además, se propone una gestión coordinada entre territorios relacionados, que tenga en cuenta las diferencias espaciales en la presión por caza, que se anticipe al resultado de los grandes desplazamientos por frío y nieve, y que incorpore a los cazadores como elemento base en la monitorización del estado poblacional y de las herramientas de gestión.

Ciclo reproductor y aprovechamiento cinegético de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) en Andalucía

Autor: Duarte Duarte, J.

Director: Vargas Yañez, J. M.

Curso: 2011–2012

Universidad de Málaga

Resumen

Se ha realizado el estudio de una población de perdiz roja durante tres estaciones reproductoras en un coto de caza del norte de la provincia de Málaga en el cual el hábitat dominante es el cultivo del olivar. Durante el período 1996–1998 se ha determinado la fenología anual y la fenología reproductora de la población estudiada. Se ha estimado el éxito reproductor de nidos y pollos, las causas de fracaso reproductivo y se han evaluado los recursos del hábitat relacionados con la elección de lugares de nidificación y el éxito y fracaso reproductivo. Finalmente, y de acuerdo con los resultados obtenidos, se proponen medidas de gestión para mejorar el aprovechamiento cinegético de la especie en Andalucía.

Estudio de comportamiento y herramientas de identificación para la dorada y la lubina: implicaciones para la gestión sostenible de la acuicultura

Autor: Arechavala López, P.

Directores: Bayle Sempere, J. T. y Sanchez Jerez, P.

Curso: 2011–2012

Universidad de Alicante

Resumen

La dorada (*Sparus aurata* L.) y la lubina (*Dicentrarchus labrax* L.) son dos especies marinas de gran valor económico, particularmente en la acuicultura Mediterránea. La industria acuícola del Mediterráneo ha aumentado durante la última década, y se ha establecido ampliamente por toda la cuenca Mediterránea, particularmente en Grecia, Turquía, España e Italia y continuará creciendo en otros países como Croacia, Malta y Chipre. No obstante, también surgen ciertos problemas en los cultivos de doradas y lubinas, como son los escapes.

Los escapes son causados principalmente por fallos técnicos y operacionales en las instalaciones, y representan considerables pérdidas económicas para los piscicultores. Se han registrado esporádicamente escapes de doradas y lubinas a lo largo de todo el Mediterráneo, y su potencial para interactuar con las poblaciones naturales se considera uno de los principales problemas medioambientales en la acuicultura. Los escapes pueden crear serios efectos genéticos y ecológicos en las poblaciones salvajes, ya sea por reproducción, depredación, competición (por alimento, hábitat o apareamiento) y/o transmisión de enfermedades a peces salvajes o a otros cultivos cercanos. No obstante, se desconocen realmente los efectos de los escapes de dorada y lubina cultivada en el Mediterráneo.

Por ello, esta tesis trata de mejorar el conocimiento sobre los posibles efectos de los escapes de dorada y lubina en la costa Mediterránea mediante experimentos de marcaje, así como desarrollar técnicas prácticas para la identificación fiable y eficaz de los escapados, evaluando diferentes

Foto cortesía de Arturo Boyra, "Oceanográfica"



Doradas *Sparus aurata* escapadas del centro de cultivo.

metodologías. Además, se discute el potencial y la necesidad de desarrollar e implementar diferentes medidas de prevención y mitigación con el fin de mejorar la futura gestión sostenible de la actividad acuícola. En los capítulos 2 y 3 de la presente tesis se estudia el comportamiento de las doradas y las lubinas cultivadas cuando se escapan de las jaulas, demostrando los complejos efectos ecológicos negativos que los escapes podrían implicar en los cultivos cercanos y en las poblaciones salvajes. Para ello se simulaban incidentes de escapes en las jaulas, usando técnicas de marcaje externo y acústico. Durante la primera semana, algunos individuos de ambas especies mostraron repetidos movimientos entre las diferentes instalaciones, probablemente en busca de alimento o refugio entre las jaulas.

Además, se ha demostrado que las doradas y las lubinas escapadas son biológicamente capaces de sobrevivir en libertad, alimentándose de presas naturales y nadando en los alrededores de las instalaciones acuícolas y hábitats costeros (zonas de alimentación y reproducción). Asimismo,

los pescadores locales contribuyeron en gran medida en la recaptura de los individuos marcados que se dispersaron de las jaulas, siendo los trasmalleros profesionales y los pescadores deportivos los que mas doradas y lubinas recapturaron respectivamente. Por tanto, se ha demostrado no sólo la importancia de los pescadores locales a la hora de reducir el potencial efecto de los escapes en los stocks nativos, sino también que otros sectores pueden verse afectados por dichos incidentes, como los pescaderos y los consumidores de pescado local.

Mediante el conocimiento adquirido en los capítulos 2 y 3, se destaca la necesidad de desarrollar prácticas metodologías que identifiquen los escapes de manera fiable y eficaz, fácil de aplicar en el campo y con rápidos resultados. Por tanto, en el siguiente capítulo 4 se desarrollaron diferentes tipos de metodologías, basadas en el hecho de que los peces cultivados experimentan diferentes ambientes, densidades y regímenes alimenticios, en comparación con los peces salvajes. Analizando el crecimiento se mostró que los peces de las jaulas presentan valores más elevados del índice talla–peso que los peces salvajes para ambas especies.

Además, mediante técnicas morfométricas se observaron diferencias en ciertas regiones del cráneo y del cuerpo que permiten discernir entre individuos salvajes y cultivados en las dos especies. Conjuntamente, el análisis de las escamas y del perfil de los otolitos también permite discriminar entre salvajes y cultivados con alta precisión. De hecho, el análisis de las características de las escamas es el método más sencillo y rápido para identificar escapados, ya que no se requiere instrumentación específica ni elevado conocimiento. Por último, las diferencias encontradas en la condición de las aletas en dorada sugieren el uso del índice de erosión como un potencial indicador sólo para identificar escapados recientes en el campo tras un escape, ya que se desconoce el tiempo de regeneración de las aletas para esta especie. Por el contrario, no se encontraron diferencias en la condición de las aletas de lubina, por lo que parece no ser adecuado como indicador del origen salvaje o cultivado en esta especie. En cambio, podría ser útil como indicador de bienestar de los peces en las piscifactorías, para mejorar el conocimiento sobre el manejo de los peces, densidad en las jaulas y las condiciones de las instalaciones en mar abierto.

En base a los resultados obtenidos en el capítulo 5, se revisaron un total de 60 trabajos evaluándose la aplicabilidad y validez de diferentes técnicas para distinguir, específicamente en dorada y lubina, entre indivi-

duos cultivados y salvajes. Entre estas técnicas se encuentran: diferencias genéticas, características químicas (*p.ej.* composición de ácidos grasos, elementos traza, contaminantes, isótopos estables), morfología y características organolépticas entre otras, incluidas las vistas en el capítulo 4. La mayoría de esos estudios se centran en cuestiones gastronómicas y calidad del producto, más que en el monitoreo de los escapes. No obstante, se hallaron un amplio rango de herramientas de identificación útiles para determinar el origen de las capturas y para ser aplicados en el correcto etiquetaje del pescado en los mercados.

Las técnicas más comunes se basan en diferencias en los lípidos y en la composición de ácidos grasos del pez. La apariencia externa y la morfometría son útiles para una evaluación rápida, pudiendo alcanzar una alta fiabilidad y bajo costo, sobre todo en dorada. Esto hace que estos métodos sean adecuados para la detección de grandes escapes y recientes, así como para asegurar la correcta clasificación del pescado en el mercado acorde con su origen. Las técnicas que usan las diferencias químicas o genéticas son más útiles en materia de gestión ambiental, ya que poseen mayor precisión y pueden detectar individuos escapados tiempo después de escaparse. Por ejemplo, pueden usarse para identificar los escapes en las capturas de los pescadores, y así poder evaluar su contribución en los stocks salvajes. Los organismos reguladores deberían legislar ciertos protocolos donde describan la(s) técnica(s) que debe aplicarse en circunstancias específicas.

Finalmente, mediante esta tesis se ha comprobado que existe cierta interacción entre los escapes y los ecosistemas costeros locales, aunque existe una gran incertidumbre sobre sus consecuencias. No obstante, se deberían tomar medidas de gestión para evitarlos o minimizarlos, lo que asegurarían que se alcanzasen beneficios económicos, sociales y ecológicos de manera conjunta. Está claro que con el esperado futuro crecimiento de la acuicultura marina, cualquier política racional para hacer frente a los escapes debe centrarse en primer lugar en la prevención, pero seguido de unas medidas de gestión fuertes para eliminar, o al menos minimizar, los daños ecológicos una vez ocurra el escape. Estas medidas deben ser rentables, pero los beneficios de proteger la integridad del ecosistema deben tenerse también en cuenta.

Estrategias de migración del cernícalo primilla: determinación de áreas de invernada y condiciones para la migración

Autor: Rodríguez Martín, A.

Directores: Alcaide Torres, M., Negro Balmaseda, J. J. y Granado Lorenzo, C. A.

Curso: 2011–2012

Universidad de Sevilla

Resumen

A pesar de que el cernícalo primilla *Falco naumanni* es una de las aves más estudiadas en el campo, poco se sabe de las áreas de invernada de las poblaciones reproductoras y de su condición nutricional. El principal objetivo de la presente tesis es aportar información básica sobre la conectividad migratoria de la especie entre las áreas de cría y de invernada. Nosotros usamos, por primera vez en rapaces, geolocalizadores para determinar las áreas de invernada de una población occidental de su rango de cría. Encontramos que los cernícalos invernaron en las inmediaciones de los ríos senegaleses Senegal y Saloum. Basándonos en datos de longitud, inferimos que la duración de la migración post-nupcial es 5 ± 1 días, mientras que la de la migración pre-nupcial es más larga y variable (24 ± 10 días). Los geolocalizadores no mostraron efectos perjudiciales en los adultos marcados (excepto un arnés mal fijado). La tasa de retorno fue similar a la observada en otros años y colonias (15 retornaron en 2008 de los 20 marcados en 2007); y el peso de individuos marcados no difirió de los no-marcados en el momento de la recaptura. Los parámetros de cría (tamaño de puesta y número de pollos volanderos) no fueron afectados por los geolocalizadores. Sin embargo, una mayor mortalidad de pollos de las parejas marcadas fue observada en 2008, así como un aumento en el nivel de triglicéridos y ácido úrico en el plasma de los pollos con al menos un padre marcado. Por otra parte, usamos una aproximación no invasiva basada en un marcador genético, el complejo principal de histocompatibilidad (MHC, siglas en inglés), para inferir el origen de los individuos que invernán en las áreas más importantes para el cernícalo primilla. Para ello, aprovechamos la información disponible sobre la estructuración de los genes del MHC de

clase II B en el área de cría y colectamos plumas mudadas bajo grandes dormideros localizados en Senegal y Sudáfrica. Las puntas y los coágulos de sangre de dichas plumas fueron usadas como fuente de DNA, a partir del cual amplificamos por PCR el segundo exón de dichos genes. Alelos privados del área de cría occidental fueron encontrados mayoritariamente en Senegal, indicando una fuerte conectividad entre estas dos áreas. Los cernícalos invernantes en Sudáfrica fueron genéticamente distintos a los europeos, lo que sugiere que los dormideros sudafricanos están compuestos por individuos asiáticos. Esto demuestra que al menos a escala continental, los genes del MHC pueden servir como marcadores intrínsecos para el estudio de la migración de aves. Aunque los genes del MHC son muy populares entre los biólogos evolutivos por su rol en el sistema inmunitario y selección sexual, su genotipaje permanece aún desafiante a pesar de los importantes avances que se están alcanzando en la actualidad. Nosotros testamos el rendimiento del algoritmo bayesiano PHASE implementado en el programa informático DNAsp para la inferencia de haplotipos de estos genes, los cuales presentan características que han sido descritas como fuente de inexactitudes (alta heterozigosidad, gran variación genética, mezcla de poblaciones). Para este fin, aprovechamos una gran base de datos de genotipos conocidos a través de técnicas tradicionales (clonaje y herencia de alelos de padres a hijos) de ambos loci (MHC de clase I y II). En ambos loci, encontramos que el ratio alelo/individuo debe estar en torno a 1:2 para obtener un 100% de exactitud en la salida de PHASE.

Finalmente, evaluamos las fuentes de variación de la condición nutricional de cernícalos adultos y pollos en su área de cría a través de los niveles de los siguientes metabolitos plasmáticos (triglicéridos, colesterol, ácido úrico y urea). En general, encontramos que los cernícalos presentaron consistentemente valores más altos de triglicéridos, ácido úrico y urea (los dos últimos, ocasionalmente) que otras rapaces. Esto fue interpretado como una consecuencia de la mayor frecuencia de alimentación y de la dieta eminentemente insectívora del cernícalo primilla. Casi todos los factores explorados (año, colonia, hora de muestreo, peso, fecha de puesta y fecha de captura) influenciaron al menos un parámetro bioquímico. El más influyente fue la hora de muestreo, el cual alcanzó significación para todos los parámetros en pollos, mientras que para adultos tan sólo en ácido úrico y urea. Los valores bioquímicos de los pollos incrementaron a lo largo de la mañana como consecuencia del ayuno de la noche, es decir, por la

ingesta de comida a lo largo de la mañana. El incremento en la carga de trabajo durante la mañana (cebas de cortejo y de alimentación de pollos) podría explicar el aumento de ácido úrico y urea en adultos.

En esta tesis, se empleó geocalizadores y genes del MHC para el estudio de la migración. Ambas metodologías fueron usadas por primera vez en rapaces y en aves, respectivamente, y han aportado información básica y útil para la conservación del cernícalo primilla. Después del presente estudio, parece claro que las poblaciones reproductoras occidentales y orientales invernán en áreas diferentes. Así los cernícalos europeos invernán en el Sahel, mientras que los asiáticos lo hacen en el sur de África.

Además, hemos demostrado que los metabolitos plasmáticos de los cernícalos difieren con respecto al de otras rapaces, posiblemente como consecuencia de sus hábitos alimenticios y de caza.

Estudio de los efectos de las infraestructuras de transporte sobre la fauna en un humedal costero mediterráneo (Parque Natural de l'Albufera de Valencia). Propuesta de medidas para la desfragmentación y valoración de sus efectos sobre dos especies representativas: ánade azulón (*Anas platyrhynchos*) y gineta (*Genetta genetta*)

Autor: García Suikkanen, C.

Director: Benedito Durá, V.

Curso: 2011–2012

Universidad Politécnica de Valencia

Resumen

Este trabajo presenta dos objetivos generales:

I. Estudiar los efectos de las infraestructuras de transporte sobre la mortalidad, la conectividad y la viabilidad de las poblaciones de vertebrados presentes en un humedal costero localizado en una zona periurbana y sometido a una fuerte presión antrópica.

II. Proponer medidas de mitigación que permitan reducir la mortalidad de fauna en carreteras y la restauración de la conectividad ecológica del medio. Analizar sus efectos sobre las poblaciones objeto de estudio.

El estudio se centra en dos de los efectos más importantes que ejerce la presencia de las infraestructuras lineales sobre la fauna: los atropellos y el efecto barrera. El área de estudio corresponde un humedal costero protegido, el Parque Natural de l'Albufera.

En el estudio se pueden definir cuatro apartados:

1. Estudio general de la mortalidad de fauna en las carreteras del Parque.

Para el estudio de los atropellos se prospectaron las carreteras que

recorren el interior de dicho Parque en bicicleta, registrando los atropellos de vertebrados detectados. Mediante este estudio se pudo comprobar cómo algunos de los tramos de carretera muestreados muestran valores de mortalidad de fauna que se sitúan entre los más elevados del país de los que se tiene referencia. Esta mortalidad afecta a todos los grupos faunísticos presentes en el Parque, siendo la velocidad y la densidad de tráfico dos de los factores más relevantes en la presencia de estos atropellos. El tipo de ambiente presente en el entorno de la vía, así como la estructura de la carretera también, se han mostrado como factores influyentes en el atropello de vertebrados.

2. Estudio de los efectos de estas carreteras sobre dos de las especies que sufren mayor impacto: el ánade azulón (*Anas platyrhynchos*) y la gineta (*Genetta genetta*).

Las aves se muestran uno de los grupos faunísticos más afectados por la mortalidad en carretera, entre las cuales destaca el ánade azulón. Dada su importancia se desarrolló un estudio en profundidad de las condiciones que determinan la elevada mortalidad de esta especie. Así se comprobó como los atropellos se producen cuando las familias atraviesan la carretera CV-500 desde la Devesa, una zona forestal empleada para la nidificación, hacia los arrozales del marjal, zona que emplean para la alimentación de los pollos. Este fenómeno se repite todos los años, con una elevada concentración temporal (mayoritariamente durante el mes de junio) y espacial (en el tramo de CV-500 que bordea la Devesa del Saler).

Otra de las especies que se ve afectada por la presencia de estas vías de transporte corresponde a la gineta. Este carnívoro de tamaño medio se dio por extinto en el Parque en los años 70. Para estudiar la población de gineta se emplearon diversas metodologías que incluían el estudio de radiotracking, seguimiento de letrinas y trampeo fotográfico. Mediante estas técnicas se ha podido comprobar la presencia de una población de gineta en la zona forestal de la Devesa. Sin embargo, los resultados obtenidos indican que el tamaño poblacional debe ser muy reducido, por lo que el impacto de los atropellos se considera un problema muy grave.

3. Estudio de la conectividad del PN de l'Albufera con las zonas naturales del entorno.

La gineta se empleó para determinar el grado de aislamiento de la zona forestal de la Devesa respecto de los ambientes naturales del entorno. Para ello se aplicó un modelo de simulación del movimiento (SmallSteps),

determinando su impacto sobre la persistencia de la gineta en el Parque mediante un análisis de viabilidad de las poblaciones a través del programa METAPOP. Se comprueba como la presencia de un ambiente con elevada influencia humana en el entorno del Parque afecta seriamente a la conectividad. Este aislamiento puede hacer peligrar la persistencia de la población de gineta a largo plazo.

4. Propuesta de medidas de mitigación.

En vista de los resultados obtenidos se considera urgente la adopción de medidas de mitigación en el Parque que permitan disminuir los atropellos a la vez que mejorar la conectividad con los ambientes del entorno. Entre las primeras medidas destaca la reducción de la velocidad como una de las medidas fundamentales que beneficiaría a toda la fauna, en especial en aquellos tramos dónde la carretera circula cerca de ambientes acuáticos, ambientes especialmente sensibles. Para la recuperación de la conectividad se recomienda la restauración de hábitats localizados entre la población de la Devesa y las poblaciones naturales más cercanas, unido a la construcción de pasos de fauna que permitan permeabilizar el territorio al movimiento de la fauna.

Cooperación, competición y parentesco: un modelo integral de jerarquía en Cercopithecinae basado en el comportamiento adaptativo

Autor: Dolado Guivernau, R.

Directores: Salvador Beltran, F. y Quera Jordana, V.

Curso: 2011–2012

Universidad de Barcelona

Resumen

Tomando como referencia el marco teórico planteado por la hipótesis de covariación (Thierry, 2004), a lo largo de esta tesis se pretendía elaborar un modelo de estructura social en primates integrando las conductas de competición (agresión), de cooperación (*grooming*) y las relaciones de parentesco (*kinship*). Facilitando así, la comprensión de los procesos que intervienen en la formación y mantenimiento de la estructura social en primates, integrándolos un único modelo más parsimonioso, donde la emergencia de las conductas complejas se explica a partir de la interacción entre reglas de conducta simples. Para conseguir estos objetivos se combinaron dos vías de investigación: a) la observación naturalista centrada en un grupo de *Cercocebus torquatus* residentes en el Parque Zoológico de Barcelona, y b) la elaboración de un modelo basado en agentes (MBA) llamado A-Kingdom que a su vez, está basado en otros MBA ya existentes que permiten el estudio de estructura social en el género *Macaca* (Hemelrijk, 1998; Puga-González et al., 2009). La combinación de ambas vías de investigación aportaron datos cuantitativos sobre los patrones de conducta que determinan la estructura social en la subfamilia Cercopithecinae. Los resultados mostraron existencia de concordancia entre los datos procedentes de las simulaciones y los datos procedentes de la observación naturalista, y permiten utilizar el modelo basado en agentes como herramienta predictiva de estructura social en Cercopithecinae.

Desplazamientos altitudinales y características ecológicas de los abejorros (*Bombus* spp.) de la Cordillera Cantábrica

Autor: Fernández Ploquin, E. C.

Directores: Obeso Suárez, J. R. y Herrera, J. M.

Curso: 2012–2013

Universidad de Oviedo

Resumen

El impacto negativo de la actividad humana sobre los ecosistemas terrestres alcanza proporciones globales. En concreto, la pérdida de hábitat y el cambio de los patrones climáticos constituyen dos de las principales amenazas para la biodiversidad que éstos albergan. Como consecuencia de los actuales cambios ambientales, las especies pueden experimentar cambios drásticos en sus rangos de distribución geográfica y abundancia. Por otra parte, otros factores ambientales como la disponibilidad de hábitat e interacciones bióticas también podrían determinar los rangos de distribución de las especies. Sin embargo, las distintas especies difieren en la magnitud y dirección de la respuesta a cambios ambientales. Se considera que la respuesta diferencial de las distintas especies puede conducir a importantes cambios en la estructura y composición de las comunidades ecológicas, así como en las interacciones entre especies.

Los abejorros (*Bombus* spp.) son insectos polinizadores particularmente importantes en climas fríos así como en sistemas montañosos. Las poblaciones de abejorros, al igual que otros polinizadores, están sufriendo declives a escala global; se considera que las causas del declive generalizado de abejorros están relacionadas con cambios en el uso del suelo que afectan a la disponibilidad de recursos florales. Por otra parte, el cambio climático podría tener un papel importante en el declive de los abejorros, ya que se ha propuesto que las especies con menor tolerancia climática serían más susceptibles al declive. La Cordillera Cantábrica es una región del noroeste de España que alberga una elevada diversidad de

especies de abejorros y constituye el límite sur del área de distribución de algunas de ellas. El objetivo principal de esta tesis consiste en determinar si han tenido lugar cambios en la distribución y abundancia relativa de las especies de abejorros en un sistema montañoso en un periodo de 20 años. Por otro lado, se pretende determinar qué características ecológicas de las especies determinan los cambios observados así como evaluar el papel de variables climáticas y topográficas en los cambios observados. Por último, se llevó a cabo la cuantificación de nicho trófico de especies de abejorros a lo largo del gradiente altitudinal.

La mayoría de las especies han desplazado sus límites de distribución inferior o superior hacia zonas más altas, resultando en reducciones considerables en el rango de altitud en el que aparecen. La respuesta de las distintas especies difirió en la magnitud y dirección de la misma. En conjunto, estos efectos dieron lugar a la homogenización de las comunidades de abejorros entre altitudes medias y zonas altas. La tolerancia climática de las distintas especies determinó en gran parte la magnitud de su respuesta. En concreto, las especies con mayor amplitud de nicho climático mostraron cambios más pronunciados en las condiciones climáticas de un periodo respecto al anterior, así como una mayor pérdida en el rango de altitud ocupado. La distribución y abundancia de las especies de abejorros en la Cordillera Cantábrica está determinada fundamentalmente por variables climáticas (especialmente temperatura). Las distintas especies de abejorros presentan nichos tróficos más restringidos y un mayor solapamiento en el uso de recursos en comunidades con mayor riqueza de especies. Este resultado sugiere dietas más especializadas y competencia interespecífica más intensa en dichas comunidades.

Los resultados obtenidos proporcionan una visión más amplia sobre la respuesta de los abejorros a cambios ambientales en sistemas montañosos. Además, el estudio de abejorros a lo largo de un gradiente de altitud constituye una herramienta especialmente útil para evaluar el impacto del cambio global en ecosistemas de montaña. Por último, los patrones y respuestas descritos podrían tener aplicaciones en conservación, ya que permiten predecir la vulnerabilidad de las especies de abejorros en un contexto de cambio global.

Uso del hábitat por la hormiga mediterránea *Aphaenogaster senilis*, en Doñana: competencia y explotación de los recursos

Autor: Barroso Rodríguez, Á.

Directores: Boulay, R., Cerda Sureda, J. y Arrebola Burgos, J. R.

Curso: 2012–2013

Universidad de Sevilla

Resumen

La información sobre la biología y ecología de las hormigas sirve como base para el descubrimiento de patrones, formulación de hipótesis y planificación de experimentos relativos a un amplio rango de procesos ecológicos, etológicos y evolutivos [1]. Investigaciones pioneras en temas tan diversos como regulación de poblaciones [2], mutualismo [3], selección por parentesco [4, 5], y evolución de la proporción de sexos [6], ilustran como los estudios de hormigas basados en este tipo de datos descriptivos de su biología han realizado importantes contribuciones sobre el funcionamiento y la evolución de los sistemas biológicos. Esta tesis estudia la ecología trófica, interacciones con plantas y el uso del espacio en la hormiga mediterránea *Aphaenogaster senilis* integrando los diferentes resultados para obtener una imagen del ciclo anual de la especie. El estudio se ha realizado en el suroeste de España, en los Parques Nacional y Natural de Doñana. Datos previos mostraban que *A. senilis*, especie abundante en la península Ibérica, es una importante dispersora de algunas plantas mirmecócoras [7]. Sin embargo, bastantes aspectos de su ecología eran poco conocidos. Nuestros resultados demuestran que tiene una dieta omnívora, variable estacionalmente, oportunista y que las colonias están activas durante casi todo el año, aunque de forma más intensa en primavera, que es cuando se desarrollan la mayor parte de las larvas. Hemos confirmado que es una especie clave, también en la dispersión de plantas no mirmecócoras (concretamente de frutos carnosos), y que estas interacciones suponen un beneficio variable para las plantas, que

depende del tamaño de la cosecha de semillas. Hemos probado también que cuando la dieta de *A. senilis* incluye frutos de la planta herbácea *Arum italicum* se incrementa la producción de machos y el tamaño de las pupas de obreras y reinas. *A. senilis* se reproduce por fisión colonial, y las colonias migran frecuentemente de un nido a otro, lo que la convierte en un modelo poblacional y evolutivo interesante. Hemos demostrado que las migraciones tienen un patrón estacional tendiendo los nidos a situarse en zonas expuestas al sol en primavera y otoño para favorecer el desarrollo de las larvas, y en lugares cubiertos por la vegetación en verano para escapar de las temperaturas extremas. Durante la primavera, el patrón de distribución espacial es regular apuntando a una mayor competencia intraespecífica, mientras durante el resto del año el patrón tiende a ser aleatorio. Las migraciones son frecuentes (una vez al mes en promedio) y siguen trayectorias al azar, lo que ocasiona un parentesco genético entre las colonias vecinas mayor del esperado al azar. Sin embargo, no se observa endogamia debido posiblemente al flujo genético vía machos que, a diferencia de las hembras, son capaces de volar. Sugerimos que un resultado del parentesco entre colonias vecinas sería el bajo nivel de agresividad observado entre obreras de diferentes nidos, reduciendo el efecto de la competencia por los recursos. Metodológicamente se combinan aspectos descriptivos y experimentales y se integran diferentes técnicas, en parte novedosas.

Seguimiento y gestión de sistemas depredador-presa: aplicación a la conservación de fauna amenazada

Autor: Fernandez Olalla, M.

Directores: San Miguel Ayanz, A. y Martínez Abraín, A.

Curso: 2011–2012

Universidad Politécnica de Madrid

Resumen

La depredación es un proceso natural que tiende a regular las abundancias de las especies presa y las de sus principales depredadores. Sin embargo, la actuación humana puede llevar a situaciones de riesgo tanto para los depredadores como para las presas. En la actualidad, los problemas que debe afrontar una adecuada gestión de los sistemas depredador-presa son numerosos, especialmente en los ámbitos cinegéticos y de conservación. No obstante, por cuestiones éticas, legales y de complejidad intrínseca, son escasos los trabajos de investigación que han abordado el problema y, por consiguiente, también muy exigua la base científica existente. Por ello, esta Tesis Doctoral aborda el tema con un planteamiento holístico, integral, que contempla aspectos diversos, pero complementarios, de la gestión de los sistemas depredador-presa y aporta tanto conocimiento científico original como posibles soluciones prácticas para algunos de dichos problemas.

El primer capítulo aborda la gestión de la depredación sin control de depredadores: mediante la mejora del refugio disponible para la presa. Se desarrolla en un ámbito mediterráneo con poblaciones de conejo de baja densidad donde, además de depredadores generalistas, hay otros especialistas amenazados cuya presa principal es el conejo. Los resultados obtenidos con más de 500 refugios artificiales mostraron una ocupación elevada (~75%) tras más de un año desde su instalación y permitieron discernir las condiciones y ubicaciones que maximizarían su uso por el conejo. Los capítulos dos y tres se centran en los métodos de detección y seguimiento de meso-depredadores mamíferos. Su comportamiento mayoritariamente nocturno y elusivo, unido a la habitual escasez de medios

materiales, hace que técnicas como la detección de indicios indirectos o el fototrampeo resulten especialmente apropiadas. Mediante ninguna de ellas se detectaron todas las especies de meso–carnívoros presentes. El conteo de excrementos y huellas a lo largo de estructuras lineales es un método más adecuado que el fototrampeo para la detección de zorro y marta–garduña. El foqueo nocturno proporcionó una estima correcta de la abundancia de zorro, aunque debe repetirse durante, al menos, dos noches consecutivas. Para detectar los valores máximos anuales con bajos coeficientes de variación, los muestreos deben realizarse durante los meses de mayo–agosto, sea cual sea el método elegido. De los índices de abundancia relativa estudiados (en base a conteo de excrementos), el de frecuencia de aparición podría ser adecuado para el seguimiento de poblaciones de zorro. Los métodos de control de depredadores deben ser selectivos para adaptarse a la normativa legal vigente, y así no comprometer el bienestar de las especies silvestres que se pretenden capturar y ni el del resto. En el cuarto capítulo, se han evaluado tres tipos de lazos con tope para la captura en vivo de zorro. Los resultados confirman que los tres son muy selectivos, asegurando el bienestar tanto de los zorros capturados como de las especies no objetivo, por lo que superan los estándares para su homologación en España.

El capítulo cinco presenta los resultados de tres años de control de zorro, marta, garduña y gato montés sobre sus propias poblaciones y sobre el éxito reproductivo del urogallo pirenaico (*Tetrao urogallus aquitanicus*). El efecto del control sobre el género *Martes* fue temporal, aunque efectivo durante los meses de nidificación y primeras fases de vida de los pollos de urogallo, mientras que el efecto no fue evidente en el caso del zorro.

El éxito reproductor del urogallo es inferior al de otras poblaciones europeas y la densidad de adultos ha disminuido un 4% cada año desde 1989 hasta 2010. El análisis BACI no permite apoyar ni rechazar la existencia de un efecto del control de depredadores sobre el éxito reproductor. Aún así, en la zona con control de depredadores se logró frenar la tendencia regresiva del éxito reproductor desde 1993 y se registraron los grupos más numerosos de volantones de toda la serie temporal. El capítulo seis presenta el primer modelo de viabilidad poblacional para el urogallo pirenaico. Los análisis de sensibilidad muestran que la supervivencia de las hembras adultas es el parámetro con mayor influencia sobre la tasa finita de crecimiento. Todo parece indicar que la gestión debe centrarse en me-

jorar el reclutamiento. Tras las simulaciones de Monte Carlo de diferentes escenarios de gestión, las únicas estrategias que podrían considerarse eficaces son las que combinan el control de meso—depredadores terrestres con la suelta de hembras adultas criadas en cautividad.

Ecología del lobo (*Canis lupus*), del poni salvaje (*Equus ferus atlanticus*) y del ganado vacuno semiextensivo (*Bos taurus*) en Galicia: interacciones depredador–presa

Autor: Lagos Abarzuza, L.

Directores: Sanmartín Durán, M. L. y Leiro Vidal, J. M.

Curso: 2012–2013

Universidad de Santiago de Compostela

Resumen

La población de lobo (*Canis lupus*) de Galicia constituye aproximadamente un tercio de la población española. En gran parte del oeste y centro de Galicia, los lobos coexisten con ponis salvajes (*Equus ferus atlanticus*) y el ganado vacuno semiextensivo (*Bos taurus*) es otro de los principales recursos tróficos disponibles. En estas zonas se presume un importante nivel de depredación de lobo sobre ponis salvajes y ganado vacuno semiextensivo, pero estas interacciones depredador–presa no habían sido estudiadas con anterioridad. Por otro lado, la última descripción global de los hábitos alimentarios del lobo en la región se realizó hace más de 30 años y las condiciones ecológicas del territorio gallego han variado substancialmente desde entonces. En este trabajo se aborda el estudio de los hábitos alimentarios del lobo y de diversos aspectos de la ecología de los ponis salvajes y del ganado vacuno semiextensivo, particularmente centradas en las relaciones depredador–presa.

Para el estudio de la ecología trófica del lobo se analizaron 2.740 muestras de excrementos colectadas entre 2003 y 2006 en tres sectores distintos de la geografía de Galicia: 1) Norte de la Dorsal Gallega y Valle del río Eume (VDE); 2) Centro de la Dorsal Gallega (CDG); 3) Suroeste de los Macizos Centrales Ourenseños (SMC). En CDG se amplió la muestra con 855 excrementos examinados hasta octubre de 2008. El trabajo de campo para el estudio de la ecología de los ponis salvajes y del ganado vacuno semiextensivo fue realizado en CDG. El seguimiento de los ponis salvajes se centró en tres montes que comprendían una población de

74–86 ponis adultos y sus potros repartidos en varias manadas; su seguimiento fue realizado entre enero de 2006 y diciembre de 2008, mediante el reconocimiento individual de los ponis y, a partir de 2007, con ayuda de radiotelemetría. El estudio de la ecología del ganado vacuno extensivo fue realizado entre 2007 y 2008, en 33 explotaciones situadas en el sector CDG, que acogían un total de 1.188 vacas y 36 toros. Se abordó el estudio de diversos aspectos de la ecología de los ponis y del ganado vacuno semiextensivo que podrían influir sobre la depredación por lobo y su impacto, tales como la reproducción y la estructura social. En el caso de los ponis salvajes se realizó un seguimiento de la supervivencia de los potros, con un especial esfuerzo en tratar de localizar los cadáveres para identificar la causa de la muerte. En el caso del ganado vacuno estudiado, fue planteada una encuesta a los ganaderos, siendo revisada en detalle cada explotación, su ganado y sus parcelas; asimismo, fueron consultados los libros oficiales de registro de las 7 principales explotaciones y los registros de daños de lobo en 10. Fue empleado el fototrampeo para monitorizar la actividad de los lobos.

La dieta del lobo en Galicia está constituida mayoritariamente por poni (24%), corzo (23%), vaca (15%) y carroña (11%). En los Macizos Centrales Ourensanos los lobos se alimentan de ungulados silvestres (70%), especialmente de corzo *Capreolus capreolus* (49%) y jabalí *Sus scrofa* (19%). En la Dorsal Gallega la mayor parte de la alimentación procede de poni salvaje (37–34%) y vaca (20–23%), resultando la prevalencia de ungulados silvestres inferior al 20%. La carroña constituida por desechos de cerdos (*Sus domestica*) y aves de granja, es un complemento importante en los tres sectores (7–14%). El poni salvaje en la Dorsal Gallega y el corzo en los Macizos Centrales Ourensanos constituyen las especies fundamentales para la subsistencia del lobo. La importancia de ambas especies parece haber adquirido mayor protagonismo a partir de 2003, cuando se detectó una fuerte disminución de la frecuencia de aparición de carroña en los excrementos; proceso que guarda una estrecha relación con la implementación de diversas medidas sanitarias tras la aparición de la Encefalopatía Espongiforme Bovina. El patrón estacional indica un consumo elevado de ungulados silvestres y ponis salvajes durante todo el año, especialmente alto en primavera y verano para los primeros y en otoño e invierno para los segundos, así como un consumo máximo de animales domésticos y carroña en otoño e invierno. La aparición de poni en la dieta fue alta

y estable a lo largo de todo el año, lo que indica depredación sobre los potros en verano y otoño y el consumo de animales muertos por causas naturales a lo largo del resto del año. De entre los ungulados silvestres, los lobos mostraron selección positiva por corzo, hecho que había sido puesto de manifiesto también en los Montes do Invernadeiro y en otras zonas de Europa como la Toscana o Sajonia. De entre ponis salvajes y ganado bovino y ovicaprino, seleccionaron positivamente el poni en VDE y CDG, observándose en este último sector una fuerte selección trófica por los ponis en comparación con el ganado vacuno semiextensivo. La dieta del lobo en Galicia ha experimentado cambios desde los años 70, consistentes principalmente en una reducción del consumo de carroña y perro (*Canis familiaris*), acompañada de un incremento en el consumo de ungulados silvestres.

En cuanto a la ecología de los ponis salvajes, nuestros resultados muestran una tasa reproductora de las yeguas de 0,67, situada entre las más altas citadas para caballos y otros équidos salvajes, y partos con un carácter marcadamente estacional: el 97% se producen entre abril y junio, situándose la fecha media de partos en el 9 de mayo; otras poblaciones de caballos asilvestrados que habitan en climas más extremos presentan los partos menos concentrados. El periodo de partos, calculado como número de días en el que se concentró el 80% de los mismos, fue de 54 días, y el rango intercuartílico fue de 29 días. La sincronización reproductora de los ponis salvajes de Galicia es comparable a la de otros ungulados silvestres. Localizamos los cadáveres del 41% de los potros muertos durante el periodo de estudio, constituyendo la depredación por lobo la principal causa de mortalidad de los potros (96%). El impacto anual de la depredación fue de 33,45 potros por cada 100 yeguas. Los eventos de depredación en ocasiones son fallidos, dando lugar a la presencia de heridas en los potros, lo que afectó anualmente a un 19–40% de la población. Estas heridas consisten en rasguños y graves desgarros de piel y músculos. El 69% de estos potros mostraban heridas en los cuartos traseros y el 43% en el cuello. Se observaron diferencias en el número y en la localización de las heridas, según la edad de los potros, de forma que en los menores de 20 días el número heridas por ataque fue mayor y se localizaban principalmente en el cuello y en la parte superior del cuerpo. Se observó que la supervivencia de los potros aumentaba significativamente tras haber sufrido un ataque resultante en heridas, lo que sugiere la existencia de una respuesta anti-

depredatoria aprendida. Este resultado contradice la creencia extendida de que las heridas causadas por los lobos generalmente dan lugar a la muerte de las presas. El índice de supervivencia de Kaplan–Meier en el primer año de vida de los potros fue 0,41, observándose que el color de capa y su fecha de nacimiento predicen su probabilidad de supervivencia. La supervivencia resultó significativamente mayor en potros alazanes y nacidos al comienzo de la temporada de partos (abril); esta mayor supervivencia de las primeras crías que nacen también ha sido puesta de manifiesto para ñu azul (*Connochaetes taurinus*) y vacas extensivas. La mortalidad de los potros por depredación se observó exclusivamente entre abril y diciembre, no afectando a los mayores de ocho meses. La edad media de los potros al morir fue de 79 días. La mortalidad de los ponis adultos (1,2–6,0% anual) en ningún caso fue debida a depredación. Las características sociales de las yeguas muestran cierta influencia en la supervivencia de sus potros y en su índice de éxito reproductor: las yeguas con índices de asociación altos, un grado de gregarismo intermedio, con tamaños de grupo de 8–11 individuos y relaciones sociales estables, parecen lograr una mayor supervivencia de sus potros.

En el caso del ganado vacuno semiextensivo la tasa de partos fue de 0,72, y éstos tuvieron lugar más distribuidos a lo largo de todo el año. La fecha media de partos se sitúa en el 6 de junio, siendo la sincronización reproductora muy inferior a la de las yeguas. La depredación por lobo sobre los terneros tiene lugar a lo largo de todo el año, aunque con máximos en invierno y otoño y mínimos desde mediados de primavera a verano, coincidiendo con la época de máxima depredación sobre potros. La depredación afectó principalmente a terneros de hasta un mes de edad (57%), disminuyendo al aumentar la edad. El porcentaje de depredación durante la primera semana de vida de los terneros fue del 36% y del 18% en el primer día, lo cual podría estar relacionado con problemas asociados al parto, lo que supondría una depredación de tipo compensatorio. El 52% de las 33 explotaciones estudiadas no sufrieron daños por lobo. La tasa de mortalidad interanual de los terneros por depredación fue de 1,66%. El impacto anual de la depredación fue 1,15 terneros por cada 100 vacas, muy inferior a la experimentada por los ponis salvajes. Al analizar las características de las explotaciones que pudieran condicionar la vulnerabilidad del ganado a la depredación por lobo, se obtuvo un modelo que, en función de la raza del toro, de las vacas y el tamaño de las parcelas, clasificó correctamente el

71,4% de las explotaciones que habían sufrido daños. Las explotaciones con toro de raza Limusina, vacas mayoritariamente de raza Rubia Gallega, o sus cruces, y parcelas menores de 8 ha, ofrecían menor riesgo de sufrir ataques. La novedad más importante que aportan nuestros resultados es la clara influencia de la raza del ganado en el riesgo de sufrir ataques. Los toros de raza Limusina resultan esenciales para cubrir las vacas de raza Rubia, de mayor talla, con el objetivo de disminuir el riesgo de partos distócicos y, de este modo, la depredación que parece asociada a este problema. Se observó mayor mortalidad, achacada a la depredación, en explotaciones con toros con cuernos, lo que podría ser consecuencia de que los toros con cuernos, de determinadas formas pudieran dañar a los terneros al apartarlos de sus madres cuando éstas están en celo.

Extra pair paternity and individual genetic diversity: implications for the fitness of pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*

Autor: Canal Piña, D.

Director: Potti Sánchez, J.

Curso: 2011–2012

Universidad Complutense de Madrid

Summary

Molecular techniques have revolutionized our understanding of animal ecology in general and that of birds, in particular. Their application revealed the existence of extra-pair paternity (EPP) in birds, a discovery considered as the most important in the field of avian mating systems in last decades. Over 70% of the bird species studied to date show extra pair paternity (genetic polygamy) but the mechanisms underlying this phenomenon are still far from being understood. In this thesis we investigate what factors promote the development and maintenance of EPP in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*), a sexually dimorphic passerine with a mixed reproductive strategy, *i.e.* mostly monogamous but wherein both polygyny and EPP are relatively common. In the study population, the majority of females engaged in EPP with socially paired males (whose social females were no longer fertile) that were larger, with more black dorsal plumage and higher forehead patches than the respective social males. By becoming polygynous (social or via extra-pair), males increased their annual reproductive success however, the probabilities of becoming polygynous declined throughout the breeding season. Thus, our results suggest that sexual selection may be enhancing the evolution of selected characters in extra pair contexts as well as underlying the early arrival of males over females after the spring migration. Individually, extra pair paternity cases occurred mostly during egg laying and the incubation of the extra pair male's social female despite the large number of fertile females present in the population before and after those periods. These results suggest a male strategy to maximize reproductive output by guarding their social females during their peak of fertility, seeking extra pair paternity afterwards and in-

vesting in parental duties once their social nestlings hatch. Genetic diversity, measured as the heterozygosity at neutral markers, was unrelated to the survival probability up to the recruitment or over the subsequent years. This lack of correlation was independent of the phenology of reproduction, the ectoparasite load in natal nests or social status of the brood (according to the mating status of the female). It has been suggested that heterozygosity measured at neutral markers may be a poor approximation of individual genome-wide diversity. Measuring diversity at functional genes would be thus a more appropriate approach. In this thesis, we develop a protocol that allows the design of specific primers to characterize genes belonging to the Major Histocompatibility Complex (MHC) class II. MHC genes are involved in the immune response and, therefore under strong selective pressures. However, to the date, their characterization in the order of Passeriformes of MHC genes has remained elusive due to the frequent gene duplications and presence of pseudogenes that the complex usually presents.

Ecological and evolutionary interactions between birds and bacteria: implications in eggs and feathers

Autor: Ruiz de Castañeda, R.

Directores: Moreno Klemming, J., Vela, A. I. y Briones, V.

Curso: 2011–2012

Universidad Complutense de Madrid

Summary

This thesis is devoted to the study of avian microbial ecology. Ecological and evolutionary interactions between different types of culturable bacteria and the hole nesting passerine model, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a montane population in central Spain, were here studied. This thesis notably has a descriptive nature due to the novelty of the field of research covered. The first section of the thesis, which includes three chapters, provides a quantitative and qualitative description of the culturable bacteria potentially pathogenic for the embryo that proliferate on the eggshell of pied flycatchers in the wild. Environmental (temperature and humidity) and maternal factors that could affect these bacteria were also studied. Increasing environmental temperatures correlated positively with the load of heterotrophic bacteria on eggshells. In addition, females may transfer bacteria vertically from their cloaca onto the eggshells, as it can be interpreted from the positive correlation found between the load of heterotrophic bacteria in females' cloaca and on their eggshells. Family Pseudomonadaceae was the most prevalent group of bacteria both in the cloaca of the females but also on eggshells, though they seemed not to affect hatching success. The study population did not seem a reservoir of Salmonella or Yersinia, both well-known bacterial pathogens with serious implications on public health. The second section of the thesis focuses on behavioural defenses of birds against bacteria, specifically on the incubation activity during the laying period. The diurnal and nocturnal incubation activity during the laying period of female pied flycatchers was precisely monitored during the critical stage for incubation onset. The majority of females in the study population initiated incubation activity on the day of laying of the

fourth egg, and the incubation intensity on this day correlated negatively with the load of heterotrophic bacteria on eggshells. Nocturnal incubation was minimal. In the fifth chapter, this was further explored trying to identify a plausible mechanism that could explain this possible inhibitory effect of incubation on eggshell bacteria. By means of the increases of temperature associated with incubation activity, females seem to dry the environment around the eggs and may thus ultimately inhibit bacteria. A positive correlation between relative humidity in the air around the clutch and loads of three types of culturable bacteria was found. The last section of the thesis focuses on the implications of feather degrading bacteria, specifically that of *Bacillus licheniformis*, on the expression of black and white intrafeather patterns of coloration. In addition to the previous demonstration that non-melanized white feathers are more degradable in vitro than melanized black feathers, this thesis suggests for the first time this same differences in degradability but at an intrafeather level. The white feather patch on primary feathers, a sexually selected signal, was more degradable by bacteria in vitro than the contiguous melanized section within the same feather. Also, the white feather patch was significantly larger and more degradable in males than in females, according to the more intense selective pressures suffered by males. Finally, in the seventh chapter, the degradability of the white feather patch and its contiguous melanized section was studied in relation with reproductive effort and breeding phenology (laying date). Males in charge of larger broods may have suffered a higher damage in their flight feathers and thus their white patch may have become more degradable in vitro, as can be inferred from the positive correlation between brood size and degradability. Both males and females with later laying dates showed higher in vitro degradability values in their white feather patch, which seems to agree with the general fact that later individuals have lower condition. This thesis means a novel contribution to the study of the ecological and evolutionary interactions between birds and bacteria.

A trophic ecology approach to the conservation of peripheral grouse populations

Autor: Blanco Fontao, B.

Directores: Quevedo de Anta, M. y Obeso Suárez, J. R.

Curso: 2011–2012

Universidad de Oviedo

Summary

Trophic ecology is a key aspect of the ability of animals to cope with their environment that varies throughout their distribution range. Specifically, peripheral populations occur in the limit of tolerance of the species; they are thus, likely to show notable local adaptations to the environment and different interactions with other species. For herbivorous birds like the tetraonids, trophic ecology may be a limiting factor; being particularly susceptible to the negative effects of resource competitive interactions. In addition, the peripheral populations in the southern edges of distribution of this holarctic family have suffered pronounced declines in the last decades. In this context, we evaluated diet selection and trophic differentiation of peripheral populations, trophic interactions with potential competitors and intrapopulation trophic variation. We used two complementary methodological approaches, microhistological analysis of droppings and stable isotope analysis of feathers, claws and blood of Cantabrian capercaillie (*Tetrao urogallus cantabricus*) and greater prairie-chicken (*Tympanuchus cupido*). The study populations were peripheral populations situated in the southern edge of the distribution of the family (Tetraonids) and both were endangered. Cantabrian capercaillie and greater prairie-chicken in the southern edge of the distribution of the family showed a marked trophic differentiation. This differentiation was associated to the peripheral character for Cantabrian capercaillie and to landscape composition changes for greater prairie-chicken. In addition, the trophic differentiation of Cantabrian capercaillie, which is based on the positive selection of understory resources, may imply a greater susceptibility to the negative effects of an

increase in competitive intensity with large mammalian herbivores. Within both populations, males, females and even individuals showed distinct feeding strategies. The inter and intrapopulation variability found in this Ph D Thesis recommends conservation strategies based on local data that consider the different population segments to be sound.

The role of oxidative stress in the phenotype design of birds

Autor: Noguera Amorós, J. C.

Directores: Velando Rodríguez, A. y Alonso Álvarez, C.

Curso: 2011–2012

Universidad de Vigo

Summary

Life–history theory has provided a powerful conceptual framework for investigating the evolution of life–history strategies in nature. Central to this theory is the concept of life–history trade–offs among traits related to organism fitness. Life history trade–offs are usually thought in terms of resource allocation. Nevertheless, trade–offs could be as a consequence of the performance of one activity generating negative consequences for other traits. It has been recently suggested that oxidative stress which results from a mismatch between the production of pro–oxidant molecules and antioxidant defences in favour of the former, leading to oxidative damages, could be a universal cost underlying the evolution of life histories trade–offs and the evolutionary design of organisms. Although most of the aerobic organisms are prone to experience oxidative stress, all studies carried out in this thesis have been focused on avian models. Birds show specific particularities that make them a valuable model in this field of research. Particularly, our avian models were the yellow–legged gull (*Larus michahellis*), the european shag (*Phalacrocorax aristotelis*), the blue–footed booby (*Sula nebouxii*) and the red jungle fowl (*Gallus gallus gallus*). Following the life cycle of birds, we have explored whether conditions experienced during early life (mediated by maternal effects and stressful factors) can influence the phenotype design of birds by inducing programmed responses that increases the resistance to oxidative stress. Moreover, we investigated whether oxidative stress may represent a general form of proximate cost of begging and also whether begging is related to offspring nutritional condition. Later on, we tested whether oxidative stress during development has long–term effects on a life history trait directly related to fitness. Finally, during adulthood, we explored the role of oxidative stress as a cost underlying the expression of



Autor: José Noguera.

Macho adulto de gaviota patiamarilla (*Larus michahellis*) en la isla de Salvora.

sexual ornaments and reproduction as well as the effects of oxidative stress on sperm quality and senescence. The main results and conclusions of this thesis are as follow: (i) an increase in testosterone in the egg yolk induces a reduction of oxidative damage during postnatal development of yellow-legged gull chicks, probably due to an increase of antioxidant defences, (ii) in yellow-legged gull chicks, begging is a honest signal of nutritional state and antioxidants enhance some types of begging behaviour which support the idea that oxidative stress is a cost of begging behaviour, (iii) an early short event of food shortage strongly affect the oxidative status of the chicks and their growth patterns, probably as a result of an early hormetic response in some antioxidant defence process and/or repair mechanisms, (iv) oxidative damage appears to be a proximal cost derived from growth in yellow-legged gull chicks, (v) in european shags recruitment probability decreases with oxidative damage during the nestling period which suggests

a link between oxidative stress and survival to adulthood, (vi) although comb size in red jungle fowl is related to male's oxidative status, plasma antioxidants are related to seminal antioxidants only in young males which suggests that old males prioritize antioxidant allocation to self-maintenance and comb size at expense of sperm quality, (vii) in the red jungle fowl there is reproductive senescence in the germ line, (ix) oxidative stress appears to be a mechanism implicated in the evolution of sexual conflict in red jungle fowl, (x) like fowls, in blue-footed booby damage to sperm increases with age, confirming reproductive senescence in a wild vertebrate, (xi) we also found that sexual attractiveness in blue-footed booby decreases with age and correlates with germ line damage which suggests that by choosing attractive males, females might reduce the probability of their progeny bearing damaged DNA and finally, (xii) oxidative damage in sperm is correlated to previous breeding effort which reinforces the role of oxidative stress as a cost of reproduction. In summary, all studies carried out in this thesis enhance the role of oxidative stress as evolutionary force driving the evolution of life histories as well as in the phenotype design of birds from conception to death.

Estrategias vitales e implicaciones evolutivas de tricópteros (O. Trichoptera, Cl. Insecta) de cursos de aguas temporales

Autor: Salavert, V.

Directores: Zamora Muñoz, C.

Curso: 2011–2012

Universidad de Granada

Resumen

En la región mediterránea son muy frecuentes los cursos de agua temporales con sequía estival. En estos ambientes, algunos insectos pertenecientes a la familia Limnephilidae del orden Trichoptera han adaptado su ciclo de vida al período de permanencia de agua en los ríos. Al desarrollar estrategias particulares que les permiten sobrevivir en este tipo de hábitat, tanto la diversidad como la densidad poblacional son bajas. Esto, unido a la abundancia de alimento, hace que no exista competencia entre las especies que componen la comunidad.

Tras la emergencia, los tricópteros adultos migran a cuevas cercanas donde pasan el período estival. Mediante el análisis del contenido en isótopos estables ($\delta N/\delta C$) de adultos de tricópteros de la especie *Mesophylax aspersus* capturados en la Cueva del Agua y de larvas capturadas en varios arroyos cercanos a esta cavidad se puso de manifiesto la gran capacidad de dispersión de estos insectos y que en una misma cavidad pueden llegar a encontrarse individuos de localidades diferentes.

En el sur peninsular existen seis especies de la familia Limnephilidae que viven en aguas temporales y utilizan cuevas como refugio durante el período estival. Pertenecen al grupo *Stenophylax* y se les denomina tricópteros troglófilos. En las cuevas, los tricópteros encuentran un lugar con condiciones de temperatura y humedad constantes y en completa oscuridad, lo que les induce un estado de diapausa en el que el gasto energético es mínimo. Sin embargo, durante este tiempo las hembras deben madurar los óvulos ya que emergen inmaduras. En Andalucía el

Autor: Toni Pérez Fernández.



período de estancia de estas especies en las cavidades puede comprender de marzo a diciembre, abarcando el período de sequía estival de los ríos. Con el inicio del periodo de lluvias, los tricópteros troglófilos salen de la diapausa, copulan, abandonan las cavidades y las hembras realizan la puesta en los arroyos.

Entre los factores que generalmente explican el final de la diapausa se incluyen condicionantes ambientales como el fotoperíodo, la temperatura y la humedad. Sin embargo, estos factores son casi constantes en el interior de las cavidades subterráneas. En el caso de los tricópteros troglófilos, los procesos de inversión térmica que se producen en la entrada de la cavidad, coincidiendo con el descenso de temperaturas al inicio del período de lluvias en otoño, desencadenan la aparición de corrientes de aire en el interior. Estas corrientes serían detectadas por los individuos, indicándoles exactamente el momento óptimo para la migración hacia los ríos.

El retraso del período reproductivo al inicio del otoño produce una alta mortalidad en las hembras de la especie *M. aspersus* asociada al tamaño corporal, lo que provoca una razón de sexos sesgada hacia machos en

esta época. Esta escasez de hembras conlleva a que la estrategia de apareamiento más común sea la poliandria y se realicen cópulas múltiples. Se han podido observar fenómenos de guarda de la hembra, así como la salida de los machos de la cavidad hacia los lugares de puesta. Las hembras de mayor tamaño realizaron puestas de mayor tamaño. Sin embargo, no se detectaron diferencias en el éxito reproductor entre machos de distinto tamaño. La selección natural (que provoca la mortalidad diferencial de las hembras de menor tamaño) junto con las posibles ventajas por fecundidad de las hembras de mayor tamaño son factores importantes responsables del dimorfismo sexual en tamaño en esta especie troglófila de tricópteros.

El estudio realizado profundiza en el conocimiento de las estrategias vitales de los tricópteros troglófilos, que les permiten sobrevivir y desarrollarse en aguas temporales. Se destaca la importancia de la selección natural dirigiendo la evolución del dimorfismo sexual en tamaño, para lo que existen escasas evidencias en la literatura. Además algunos de los resultados obtenidos, como el efecto de las corrientes de aire en cuevas en el despertar de la diapausa, podrían ser también relevantes para otros organismos troglófilos (como osos, murciélagos, serpientes y ranas) que pudieran detectarlas.

Se celebró el XIV Congreso Nacional y XI Iberoamericano de Etología

Entre los días 11 y 15 de Septiembre de 2012, se celebró en Sevilla el congreso bianual de la Sociedad Española de Etología, organizado por la Estación Biológica de Doñana (CSIC) y la Universidad de Sevilla (<http://etologia2012.zzl.org/index.html>). A pesar de las dificultades que planteaba la situación económica del momento, el congreso contó con una participación muy nutrida: 202 congresistas inscritos provenientes de instituciones de 13 países (5 europeos, 5 iberoamericanos más Australia, Estados Unidos e Israel).

Para esta edición, el Comité Organizador se planteó desde un principio dos objetivos. En primer lugar, un programa científico que estuviese definido por los propios asistentes a este tipo de congresos. Este es un tema que siempre suscita debate. El estudio del comportamiento va adquiriendo tintes de ciencia multidisciplinar y a nadie se le escapa que, cada vez más, sus métodos y metas (que diría Niko Tinbergen) resultan difíciles de distinguir de los de otras disciplinas, en particular la Ecología Evolutiva. Desde el Comité Organizador, entendimos que el prestigio científico que ha ido adquiriendo el congreso de la SEE durante las últimas ediciones es debido, en parte, a que ha ido aglutinando a toda una comunidad diversa de investigadores interesados no sólo en el comportamiento sino también en la ecología, la biología evolutiva o la conservación y que era conveniente seguir manteniendo esta línea. El programa científico definitivo, por tanto, constituye un muestrario de las líneas principales de investigación en comportamiento y ecología evolutiva más activas en España durante el momento. Estas comprenden temas que siguen siendo de actualidad desde los tiempos de Darwin y que son titulares obligados en todo manual (Comunicación, Comportamiento Social o Selección Sexual) junto a otros igualmente dinámicos y que ponen de manifiesto este carácter multidisciplinar a que antes me refería (coevolución en las relaciones parásito-hospedador y predador-presa, fisiología e inmunología del comportamiento o estrategias vitales).

Abrieron el congreso las disculpas de Amotz Zahavi por presentarse en sandalias y pantalón corto a defender su teoría de la selección de señales (disculpas innecesarias, considerando el lugar y las fechas) y prosiguió su defensa en dos seminarios extra donde extendió su teoría a los comportamientos altruistas, la selección sexual y la regulación hormonal. Rebecca Kilner nos asomó a un mundo nuevo: los últimos descubrimientos realizados en Australia, tierra de prodigios, están cambiando nuestra perspectiva sobre la coevolución entre los cucos y sus hospedadores. Michael Jennions nos hizo descender a las bases de la teoría de la selección sexual, ese bosque donde a veces perdemos de vista los árboles, y abordó un tema de interés universal: por qué el tamaño del pene importa. Carlos Alonso-Álvarez expuso una revisión magistral de un tema muy de actualidad, el estrés oxidativo y sus implicaciones evolutivas. Laurent Keller nos ofreció una panorámica actual de la relación entre dos viejos conocidos: la genética molecular y la eusocialidad. Inma Estévez coordinó una animada mesa redonda sobre un tema polémico y poco conocido: las implicaciones éticas de la investigación científica con fauna silvestre. Carlos Bernstein nos devolvió a la elegancia y el rigor de los modelos de optimalidad aplicados a las intrincadas decisiones de los parasitoides y sus víctimas. Kevin Laland ilustró cómo un enfoque estrictamente evolutivo puede ser de gran utilidad para entender fenómenos tan complejos como el aprendizaje social y la cultura. Por último, Diego Gil nos introdujo en un campo urbano: los pájaros están adaptando su comunicación acústica a los entornos nuevos y, en cierto sentido, anómalos que prevalecen en las grandes ciudades. El congreso también sirvió de marco al homenaje que la SEE quiso ofrecer a Fernando Álvarez con motivo de su reciente jubilación, un momento realmente emotivo.

En segundo lugar, el Comité Organizador deseaba fomentar la internacionalización y la visibilidad del congreso hacia el exterior. Esto suponía, obviamente, dar protagonismo al idioma inglés en un congreso que pretende mantener su idiosincrasia hispana, otro asunto polémico. Finalmente, se adoptó una solución salomónica: la mitad de las charlas plenarias y de los seminarios serían en inglés y la otra mitad en castellano y, aunque el idioma obligado para comunicaciones orales y posters sería el español, se permitirían diapositivas e incluso carteles en inglés. De este modo se logró que una parte de los asistentes, en especial los de habla inglesa, no entendiera una sola palabra de lo que allí se estaba hablando. Pero

todo es mejorable y algunos de ellos aportaron constructivas sugerencias que podrían resultar útiles en próximas ediciones. Transmito aquí las más importantes:

- Una forma de maximizar el aforo a las charlas plenarias sería programarlas después de las pausas para café.
- Se puede facilitar mucho la comprensión de las charlas orales por parte de asistentes de habla no hispana si las diapositivas están en inglés o, al menos, que los títulos (tanto de charlas orales como de posters) fueran en inglés.
- Para facilitar la interacción entre estudiantes e investigadores, en particular los invitados, se pueden organizar por adelantado encuentros “formales” entre investigadores y estudiantes particularmente interesados en un tema de estudio y programarlos dentro de las actividades del congreso. Estos encuentros pueden ser en forma de pequeños seminarios dentro de la sede y horarios del congreso o bien cenas–salidas durante una o dos noches para un grupo reducido (6–8) de estudiantes y un investigador. Por lo general, la cena corre a cargo del investigador o de la organización. Este sistema es muy útil para romper el hielo y hacer más accesibles a los conferenciantes durante las sesiones del congreso.

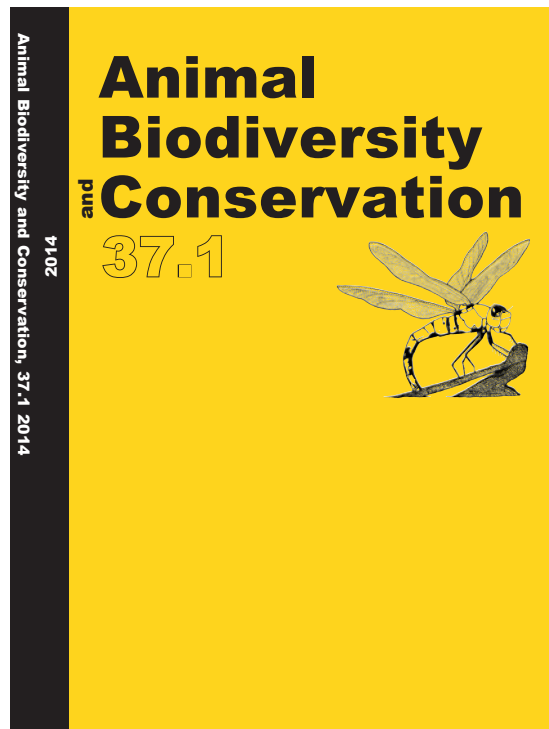
Desde el Comité Organizador, queremos agradecer vuestro apoyo y participación y esperamos que disfrutaseis de una agradable estancia en Sevilla.

Tomás Redondo

Presidente

Comité Organizador XIV Congreso Nacional y XI Iberoamericano de Etología

Animal Biodiversity and Conservation



La Sociedad Española de Etología colabora,
junto con la Asociación Española de Ecología Terrestre
y la Sociedad Española de Biología Evolutiva,
en la publicación de la revista

Animal Biodiversity and Conservation,
con un Índice de Impacto de 0,52.

La revista es de Acceso Abierto,
y puede descargarse de forma gratuita
en abc.museocienciasjournals.cat



Sociedad Española de Etología

BOLETÍN DE SUSCRIPCIÓN A LA SOCIEDAD ESPAÑOLA DE ETOLOGÍA

APELLIDOS Y NOMBRE _____

D.N.I. _____ FECHA DE NACIMIENTO _____

DOMICILIO _____

LOCALIDAD _____ C.P. _____

TELEF. _____ E-MAIL _____

MODALIDAD ☐ Numerario 45 €

☐ Estudiante* 22 € * imprescindible justificante

PROFESIÓN _____ CARGO _____

DOMICILIO DE TRABAJO _____

LOCALIDAD _____ C.P. _____

TELEF. _____

ESPECIES Y TEMAS DE INVESTIGACIÓN

FORMA DE PAGO

☐ DOMICILIACIÓN BANCARIA

Nombre del Banco / Caja _____

Dirección _____

Población _____

Código Postal _____ Provincia _____

Código de la entidad ☐☐☐☐ Oficina ☐☐☐☐ D.C. ☐☐

Número de cuenta / libreta ☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐

Nombre del titular de la cuenta _____

Nombre del socio (si no es el titular) _____

☐ TARJETA VISA

Número tarjeta ☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐☐

Fecha caducidad ☐☐/☐☐ Firma: _____

☐ Otras formas de pago (transferencia o ingreso, talón bancario)

Sede:

Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Parc de la Ciutadella, Psg. Picasso s/n., 08003 Barcelona
Tel: 34-93-2562217