

Juan Carlos Reboreda

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA

La ecología del comportamiento animal

¿Qué es la ecología del comportamiento?

La ecología del comportamiento parte de la premisa de que el éxito de un individuo en sobrevivir y reproducirse depende, en gran parte, de su comportamiento. Así, los individuos más eficientes en buscar alimentos, evitar predadores, aparearse o alimentar y defender sus crías sobreviven mejor, se reproducen más exitosamente y dejan mayor número de descendientes que el promedio de la población.

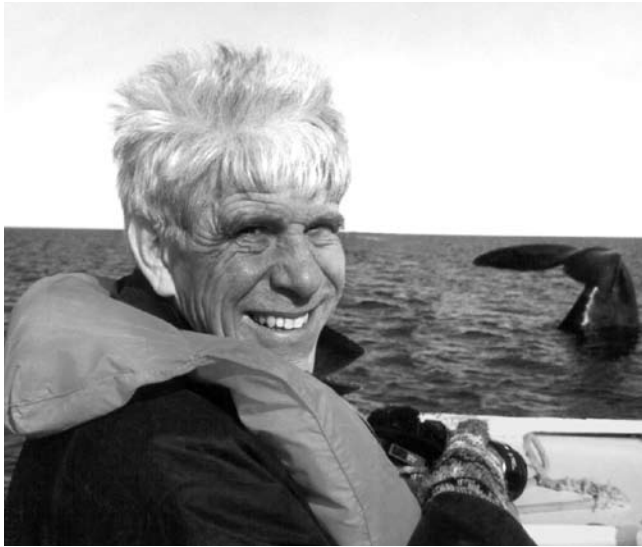
Lo anterior se fundamenta en que las diferencias de comportamiento tienen una base genética: la selección natural favorece aquellos comportamientos que hacen

más probable que un individuo sobreviva y transmita sus genes a la siguiente generación. Se concluye de esto que la mayoría de los comportamientos observados hoy fueron modelados por selección natural para su actual función, es decir, son *comportamientos adaptativos*, resultado de las presiones de selección en el ambiente físico y social en el que las especies evolucionaron.

La ubicación espacial del alimento o el riesgo de los predadores favorecen que los individuos de algunas especies sean solitarios mientras que los de otras vivan en grupos. La distribución de hembras en el espacio, o la importancia del cuidado parental por el macho para la supervivencia de las crías, favorece que en algunas especies haya poliginia, mientras que en otras la prevalezca monogamia o la poliandria.

¿DE QUÉ SE TRATA?

Una rama de la biología nacida hace medio siglo y orientada a estudiar el valor adaptativo del comportamiento de los animales que resulta de la evolución.



William D Hamilton (1936-2000) en el Golfo Nuevo en 1997, cuando vino a la Argentina para repetir la travesía terrestre entre Chubut y Buenos Aires hecha por Charles Darwin en 1832. Foto Claudio Campagna

Pasado y presente

La ecología del comportamiento nació en un breve período en torno a 1960. Antes, los estudios sobre el tema procuraban entender el desarrollo y los mecanismos fisiológicos responsables del comportamiento animal y, en menor medida, su origen evolutivo. El zoólogo holandés Nikolaas Tinbergen (1907-1988), premio Nobel de medicina en 1973, fue uno de los primeros en considerar su valor adaptativo. Publicó en 1963 un trabajo ('On Aims and Methods of Ethology', *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 4: 410-433) en el que diferenció entre las causas próximas o mecanismos del comportamiento, es decir, aquellos factores que explican cómo un individuo se comporta de determinada manera a lo largo de su vida, y las causas últimas o la función del comportamiento, que son los factores explicativos de por qué la evolución condujo a ese comportamiento. Las primeras se refieren

desarrollo y los mecanismos fisiológicos del comportamiento; las segundas, a su origen evolutivo y valor de adaptación al medio.

Una serie de trabajos teóricos que datan de la misma época usaron modelos adaptativos sencillos para contestar preguntas no abordadas o ignoradas hasta entonces sobre cuestiones como aprovechamiento de recursos, agresión intraespecífica, apareamiento, participación de machos y hembras en el cuidado parental o cooperación entre individuos emparentados y no emparentados. El denominador común de esos trabajos fue explicar los comportamientos como adaptaciones a la presión selectiva del ambiente físico y social en que evolucionaron los animales.

Uno de los principales avances conceptuales de ese tiempo fue reemplazar la idea de que la selección natural opera sobre el grupo por la de que actúa sobre el individuo. También se ideó el concepto de *eficacia biológica inclusiva* (en inglés *inclusive fitness*), se recurrió a modelos matemáticos de optimización y de teoría de juegos para entender las decisiones de los individuos y se revalorizó la importancia de la selección sexual para comprender la evolución de los sistemas de apareamiento, la elección de pareja y el cuidado que los padres dan a sus crías.



Yetapá de collar (*Alectrurus risora*). Vive en el noreste de la Argentina y el sur del Paraguay. Durante la temporada reproductiva los machos (como el de la foto) pierden las plumas de la garganta, la que adquiere un intenso color rojo, y se aparean con entre dos y cuatro hembras. Ese color y las flameantes plumas de la cola -que resultaron de la selección natural- no aumentan la supervivencia del macho sino su probabilidad de ser elegido por las hembras. Foto Cristian Bannier

De estas ideas, la que probablemente haya tenido más influencia en el rumbo de la ecología del comportamiento, y probablemente de la biología evolutiva, fue la mencionada eficacia biológica inclusiva, dada a conocer en 1964 por el biólogo inglés William D Hamilton (1936-2000). Eficacia es la contribución media de un individuo al acervo génico. Hamilton planteó que los individuos pueden aumentar su eficacia por dos vías, que denominó respectivamente directa e indirecta. La primera es la producción de descendientes; la segunda es ayudar a parientes a producirlos en forma adicional. Hamilton mostró que si un individuo ayuda a otro a producir un número extra de descendientes, pero incurre en un costo porque tiene menos descendientes directos, la evolución puede llevar al comportamiento altruista si los beneficios de la vía indirecta son mayores que los costos sufridos por la vía directa.

La expresión matemática de lo anterior se llama la *regla de Hamilton*, y constituyó un avance teórico que permitió contestar preguntas planteadas por el mismo Charles Darwin, como explicar en términos de selección natural las castas estériles de algunos himenópteros, ignoradas por los entomólogos durante más de un siglo. Ese avance estimuló la realización de numerosos estudios empíricos, por ejemplo, sobre vocalizaciones de alarma, cría cooperativa y comunal, o reciprocidad entre individuos no emparentados, que permitieron entender esos comportamientos por la relación entre costos y beneficios de las eficacias directa e indirecta.

A partir de la década de 1970 la ecología del comportamiento llevó a la revalorización de la selección sexual para explicar las preferencias de las hembras al elegir pareja. Darwin se había referido a esa selección como una forma de selección natural de caracteres que no aumentaban la supervivencia de sus portadores sino su éxito de apareamiento. Postuló que algunos caracteres habían evolucionado porque aumentaban el éxito de los machos en las contiendas con otros machos para acceder a hembras, por ejemplo, las cornamentas de algunos ciervos o el largo de los caninos en algunos primates; o porque aumentaban la probabilidad de que el macho fuese elegido por las hembras, como las plumas alargadas o los parches de coloración conspicua en algunas aves. A la luz de estas ideas, distinguió entre *selección intrasexual* y *selección intersexual*.



Pavo silvestre (*Meleagris gallopavo*). En esta especie nativa de Norteamérica solo los machos dominantes se aparean, pero los machos subordinados los ayudan durante el cortejo, una conducta a la que Hamilton encontró una explicación.

Resultó evidente entonces que el origen de la selección sexual es que las hembras realizan una mayor inversión parental que los machos. Esa asimetría comienza con una mayor inversión en gametos, y en muchos casos se incrementa con otras formas de inversión parental por parte de las hembras, como la incubación, el desarrollo embrionario o el cuidado y la alimentación de las crías. Por esto las hembras son el sexo con menor tasa reproductiva potencial, y los machos compiten por ser elegidos o acceder a ellas. Resultó también claro que las modalidades de apareamiento estarían determinadas por la habilidad del sexo con mayor tasa reproductiva potencial (generalmente los machos) para monopolizar individuos del sexo con menor tasa reproductiva potencial (generalmente las hembras), sea por control directo o por control del acceso a los recursos.

El mismo marco teórico también permitió explicar los casos de poliandria con reversión de roles sexuales, es decir, aquellos en los que las hembras compiten por acceder a machos. Se trata de situaciones en las que los machos realizan mayor inversión parental y, por lo tanto, tienen menor tasa reproductiva potencial. También se comprendió que en los casos en que los machos no pueden monopolizar a las hembras, estas al aparearse buscan beneficios directos o indirectos, es decir, para sí o para sus crías. En la mayoría de tales casos, las hem-

bras eligen a machos con caracteres que revelan su calidad genética.

Las ideas anteriores permitieron integrar en un único marco teórico el proceso de selección sexual, los sistemas de apareamiento, las distintas formas de cuidado parental y la evolución de señales honestas en los sistemas de comunicación. Con el tiempo dieron lugar a numerosos estudios empíricos que pusieron a prueba sus principales predicciones y llevaron a confirmarlas, reformularlas o plantear nuevas hipótesis. Así se hicieron importantes avances en el entendimiento del proceso evolutivo de las preferencias de las hembras, los sistemas de apareamiento, el cuidado parental, la comunicación entre machos y hembras, y la que tiene lugar entre padres y crías.


Algunos avances de la ecología del comportamiento se debieron a nuevas técnicas, como las derivadas de la biología molecular o el empleo de marcadores genéticos, que permitieron estimar en forma precisa y confiable las relaciones de parentesco en estudios de sistemas de apareamiento o de cría cooperativa. Pero los principales progresos de la disciplina se debieron al nuevo marco teórico, que generó hipótesis con predicciones cuantitativas y estimuló la realización de numerosos estudios empíricos. La combinación de un marco teórico con predicciones explícitas sencillas de poner a prueba con un enfoque empírico cuantitativo constituyó la principal fortaleza de la ecología del comportamiento.

Futuro

Resulta difícil predecir cuándo podrían ocurrir nuevos avances teóricos que resulten en otro salto cualitativo de la ecología del comportamiento, ni cuáles podrían ser. Podemos, en cambio, especular cómo progresos metodológicos y nuevos conocimientos provenientes de otras disciplinas podrían influir positivamente en el futuro de esta. Por ejemplo, uno de los temas pendientes para la ecología del comportamiento es incorporar en sus modelos mayor información sobre las bases genéticas de las variaciones de comportamiento.

Una manera de contar con más información sobre los fundamentos genéticos del comportamiento es realizar estudios en organismos que fueron extensamente investigados y cuyos genomas fueron secuenciados, como la mosca de la fruta, el pez cebra o el ratón. Pero esto implicaría renunciar a la principal fortaleza de la ecología del comportamiento: estudiar en condiciones naturales las consecuencias de la variación del comportamiento individual sobre la supervivencia y la reproducción, y elegir para ello las especies más apropiadas según la hipótesis a poner a prueba. Recientes innovaciones de la genómica, como recurrir a técnicas de ADN recombinante, de secuenciación de ADN y de bioinformática para analizar la función de los genomas, hacen pensar que en un futuro no muy lejano lo que hoy está restringido a unas pocas especies podrá extenderse a la mayoría de ellas.

Hasta el presente la mayoría de los estudios de ecología del comportamiento se han concentrado en relativamente pocas especies, oriundas mayormente de América del Norte y Europa y, en menor grado, de África y Oceanía. Las regiones con mayor diversidad de especies, como América del Sur y Asia, se encuentran muy infra-representadas en esos estudios. Es probable que en ellas existan numerosas especies con patrones comportamentales no explicables en el actual marco teórico. Esas especies serán las que concentren la atención de futuros estudios de ecología del comportamiento.

Si en un futuro cercano se logra un importante avance en comprender las bases genéticas del comportamiento, como parece probable, entenderemos la manera en que el genoma interactúa con el ambiente durante el desarrollo y los procesos fisiológicos que subyacen en los distintos comportamientos y en los procesos cognitivos asociados con ellos. Es decir, habremos avanzado en explicar las causas próximas del comportamiento, pero la pregunta de por qué evolucionó determinado comportamiento seguirá vigente. La historia de la ecología del comportamiento en los últimos cincuenta años revela que esa pregunta resultó una importante fuente de inspiración para programas de investigación que contribuyeron en forma sustantiva al progreso de la biología. 

LECTURAS SUGERIDAS

DAVIES NB, KREBS JR & WEST S, 2012, *An Introduction to Behavioural Ecology*, Wiley-Blackwell.

HOSKEN DJ & HOUSE CM, 2011, 'Sexual selection', *Current Biology*, 21: R62-R65.

OWENS IPF, 2006, 'Where is behavioural ecology going?', *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 356-361.

WEST SA, GRIFFIN AS & GARDNER A, 2007, 'Evolutionary explanations for cooperation', *Current Biology*, 17: R661-R672.



Juan Carlos Reboreda

Doctor en ciencias biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA.

Investigador principal del Conicet.

Profesor titular, FCEYN, UBA.

reboreda@ege.fcen.uba.ar