

El potencial de la ecología de la conducta en la conservación de la biodiversidad

The potential of behavioural ecology in biodiversity conservation

CÉSAR ALBERTO GONZÁLEZ-ZUARTH

El Colegio de la Frontera Sur, unidad Campeche
Av. Rancho Polígono 2-A, Ciudad Industrial, CP. 24500, Lerma, Campeche, México
Correo electrónico: cagonzal_z@yahoo.com

ENVIADO EL 09 DE ABRIL DE 2015/ ACEPTADO EL 15 DE MAYO DE 2015

RESUMEN

La ecología de la conducta es una disciplina que intenta explicar la conducta de los animales en función del medio ambiente en el que viven y está enmarcada en la teoría darwinista de la evolución. No obstante que esta disciplina comenzó a florecer en México a principios de los años ochenta con los trabajos del Dr. Hugh Drummond del ahora Instituto de Ecología de la UNAM, continúa siendo relativamente desconocida en comparación con otras disciplinas como la biología de la conservación, la sistemática o la ecología de poblaciones. En este ensayo destaco la importancia de su estudio en la conservación de las especies. A lo largo del escrito, muestro cómo algunas estrategias conductuales como la elección de pareja o el infanticidio, entre otras, hacen a unas especies más propensas a la extinción que otras. Explico, además, la manera en que algunos disturbios antropogénicos como la cacería y la pesca comercial impactan sobre esas conductas; ofrezco ejemplos de algunas experiencias positivas del uso de los conocimientos conductuales en los programas de conservación, así como algunos fracasos por no tomar en cuenta su conducta. Finalizo con una breve discusión respecto a la necesidad de aumentar la colaboración entre ecólogos de la conducta y encargados de los programas de conservación de las especies y con ello consolidar la naciente disciplina científica, “la conducta de la conservación”.

Palabras clave: Efecto Allee, extinción, tamaño efectivo de población, adecuación.

INTRODUCCIÓN

La manera en que concebimos a la naturaleza como un ente al cual hay que domesticar, en conjunto con la explotación irracional de los recursos, ha puesto en grave peligro la extraordinaria riqueza biológica que existe en nuestro país (Pauchard y Barbosa, 2013; Sarukhán et al., 2014). Si bien muchas instituciones de investigación y ONG se mantienen en lucha constante por la preservación del medio ambiente, su éxito ha sido discreto debido a varios factores, entre los que se encuentra una mejor interpretación de las estrategias conductuales seguidas por los individuos y las repercusiones de las alteraciones conductuales a mediano y largo plazo (Festa-Bianchet y Apollonio, 2013). Si bien existen varios grupos

ABSTRACT

Behavioural ecology is a discipline that attempts to explain animal behaviour taking into account the environment in which animals live and it is framed by the Darwinian theory of evolution. Although this discipline began to flourish in Mexico in the early 80's with the work of Dr. Hugh Drummond of the now called Institute of Ecology of the UNAM, is still relatively unknown compared to other disciplines such as biology of conservation, systematics or population ecology. In this essay I intend to highlight the importance of its study in the conservation of species. Throughout the paper, I show how some behavioural strategies such as mate choice or infanticide, among others, make some species more prone to extinction than others. I also explain how some anthropogenic disturbances such as hunting and commercial fishing impact on these behaviours; I offer examples of some positive experiences regarding the use of behavioural ecology knowledge in conservation programs, as well as some failures for not taking into account behaviour of species. I conclude with a brief discussion on the need for increased collaboration between behavioural ecologists and conservation managers in order to develop programs of species conservation and thereby consolidate the emerging scientific discipline, “conservation behaviour”.

Keywords: Allee Effect, extinction, effective population size, fitness.

de ecólogos de la conducta en diversas instituciones de investigación y que trabajan en el tema de la conservación, desde mi perspectiva esta disciplina continúa siendo poco conocida en nuestro país en comparación con otras disciplinas. Sin embargo, el potencial que tienen sus conocimientos generados en diversos ámbitos de la ciencia básica y aplicada como lo es la conservación de las especies, hacen necesaria su difusión. El ensayo se divide en tres partes: la primera en donde explico por qué ciertas conductas provocan que unas especies sean más propensas a la extinción que otras; en una segunda parte explicaré el impacto de algunas actividades antropogénicas sobre la existencia de las especies desde un punto de vista de la ecología de la conducta, y por último mencionaré algunos ejemplos de la aplica-

ción de medidas exitosas que se han basado en estudios conductuales. Las palabras en cursivas, con excepción del nombre de las especies, son explicadas en la Cuadro 1.

¿QUÉ ES LA ECOLOGÍA DE LA CONDUCTA?

La ecología de la conducta se basa fundamentalmente en la frase de Dobshansky: “Nada tiene sentido si no es bajo la luz de la evolución”. Por lo tanto, podemos definirla como el estudio de las bases biológicas de los patrones conductuales de los organismos en su medio ambiente. Un ecólogo de la conducta se interesa, entonces, en conocer el valor adaptativo

Cuadro 1. Glosario de los términos conductuales más importantes utilizados en este ensayo

Adecuación. Número de genes que pasa un individuo a la siguiente generación.

Adecuación inclusiva. Número de genes que un individuo hereda a sus hijos más los que puede pasar al ayudar a sus parientes a mejorar su adecuación. La lógica es simple, con un hermano se comparte el 50% de los genes; entonces, si el hermano tiene un hijo, 25% de sus genes pasarán a la siguiente generación.

Complejo mayor de histocompatibilidad (CMH). Familia de genes asociada al sistema inmune. Las hembras pueden detectar, por medio del olor, el CMH particular de los machos y prefieren aquellos machos con un CMH que difiera al de ellas.

Conflicto entre los sexos. Durante la reproducción, los intereses de cada sexo suelen no coincidir e incluso, una conducta que beneficia a uno de ellos daña al otro. Ello desata una serie de estrategias que buscan imponer un escenario en el cual maximicen su adecuación a costa del otro sexo.

Estrategia evolutivamente estable. Parte de la teoría de juegos, técnica popular para modelar en ecología de la conducta. Es una estrategia que, si es adoptada por una población, no puede ser invadida por ninguna otra estrategia alternativa.

Éxito reproductivo. Proporción de crías de una pareja que llegan a la edad reproductiva.

Fratricidio. El hermano mayor mata o expulsa del nido al menor. Puede ser facultativo, sólo se desata ante una falta de alimento como en los bobos de patas azules, u obligado, ocurre en todos los nidos. El caso del bobo enmascarado es un ejemplo.

Hipótesis de buenos genes. Las hembras eligen a un macho con base en atributos que reflejan de manera honesta la capacidad del macho de transmitir genes que aumenten la supervivencia o el éxito reproductivo de sus crías.

Hipótesis del proceso desbocado. Cuando una hembra se aparea con un macho llamativo, sus hijas heredarán la preferencia por esos machos y los hijos heredarán los atributos vistosos. Dado que en cada generación sólo los machos más llamativos se aparean, el dimorfismo irá aumentando hasta ser frenado por la selección natural.

Monogamia social. La pareja se mantiene monógama hasta que termina el período de crianza o la temporada reproductiva.

Selección individual. Este concepto es básico en la ecología de la conducta. Cualquier estrategia que un individuo implementa es para su propio beneficio y no importa si es ventajoso o no para la población donde vive, o para su especie.

de la conducta y su impacto en la evolución de las especies (Krebs y Davies, 2009). Aglutina pues, los conocimientos generados por tres importantes áreas del conocimiento biológico: la conducta, la ecología y la evolución.

La ecología de la conducta parte de tres premisas: 1) el principal objetivo de cualquier organismo es perpetuar su linaje a través del tiempo maximizando su adecuación. 2) La supervivencia y el éxito reproductivo de un individuo depende básicamente de las estrategias conductuales que siga cotidianamente y 3) las estrategias más exitosas son aquellas que maximizan la diferencia entre los beneficios y los costos de implementarlas (Davies et al., 2012). Por ejemplo, los beneficios y los costos de implementarlas, como: ¿Cuál es el número óptimo de huevos que una gaviota debe poner? ¿Cuánto tiempo y con qué intensidad debe cortejar un gupy (*Poecilia reticulata*) macho? ¿En qué momento una cría de bobo enmascarado (*Sula dactylatra*) debe matar a su hermano menor? Para responder dichas preguntas, los investigadores se valen de una amplia gama de procedimientos entre los que se incluyen la observación y el diseño de experimentos tanto en el campo como en el laboratorio, estudios filogenéticos y modelos matemáticos.

Dos clases de modelos matemáticos son esenciales en la ciencia de la ecología de la conducta. 1) Modelos de optimización, los organismos desarrollan estrategias encaminadas a la obtención del máximo beneficio con el mínimo coste (Parker y Smith, 1990). Por ejemplo, un ave alimenta a sus polluelos con larvas de insectos, entonces Ganancia = Energía que obtienen los pollos del alimento/la energía que invierte en buscar, atrapar y transportar dicho alimento. 2) Teoría de juegos. Usada para entender la evolución de las estrategias conductuales cuando la eficacia de éstas depende de las estrategias que sigan los demás (ver detalles en <http://fisica.cab.cnea.gov.ar/estadistica/abramson/notes/Introduccion-a-los-juegos.pdf>).

LA ECOLOGÍA DE LA CONDUCTA Y LA CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES

Un aspecto fundamental que debemos tomar en cuenta en la conservación de las especies,

diseño de áreas protegidas y el desarrollo sustentable es la conducta animal. Temas esenciales en la conservación de la biodiversidad tales como el tamaño efectivo de la población, la proporción operativa de sexos, ámbito hogareño, territorialidad, sistemas de apareamiento (monogamia, poligamia o promiscuidad), etc., son abordados en profundidad por los ecólogos de la conducta.

Tamaño efectivo de la población. El tamaño “real” de una población no consiste en el número total de organismos que la componen, porque no todos los individuos en edad adulta logran aparearse. El tamaño efectivo de una población (N_e) se define por el número de machos (N_m) y hembras (N_f) que aportan genes al “pool genético” de la población, es decir, que se reproducen. $N_e = 4N_mN_f / (N_m + N_f)$. El N_e , por lo tanto, determina la varianza genética de la misma y nos permite estimar con mayor precisión su riesgo de extinción (Antao et al., 2011)

EFEECTO ALLEE

En condiciones normales, el crecimiento de una población depende del tamaño poblacional, la tasa de crecimiento (r) y la capacidad de carga (k). Sin embargo, se ha observado que existe un segundo punto de equilibrio (k_-) que es muy inestable. Cuando el N_e se encuentra debajo del valor de K_- , la tasa de crecimiento se vuelve negativa y la población se extingue (Courchamp et al., 1999).

$$\frac{DN}{Dt} = rN \left(1 - \frac{N}{k} \right) \left(\frac{N}{k_-} - 1 \right)$$

Existen varias razones por las cuales esto ocurre. Cuanto más pequeña es una población, mayor su tasa de endogamia y menor la varianza genética. La probabilidad de extinción debido al azar (por ejemplo, un huracán o una plaga) es mayor. Depredadores como los lobos y perros salvajes que basan su éxito en el tamaño del grupo, son menos eficientes cazando (Angulo et al., 2013), al mismo tiempo, las presas de los depredadores se ven obligadas a aumentar el tiempo de vigilancia y, en consecuencia, a disminuir el tiempo que pasan

buscando alimento o parejas con las cuales aparearse (Coelho et al., 2013). La probabilidad de encuentro entre individuos reproductivos disminuye. Ejemplos como estos reducen aún más el tamaño de la población y originan un vórtice de extinción que termina en el colapso de la población. Este efecto, conocido como “efecto Allee”, es considerado de extrema importancia en la conservación de especies raras o en peligro de extinción (Courchamp et al., 2008; Figura 1).

Los ecólogos conductuales han demostrado que muchas estrategias conductuales colocan de manera natural a algunas especies más cerca del punto k_- que otras, ya que reducen el tamaño de la población (N), la tasa de crecimiento (r) e incrementan el sesgo en la proporción operativa de sexos (Figura 2), lo que las hace más vulnerables a los efectos negativos de la cacería, de la introducción de especies exóticas y de otras actividades antropogénicas que amenazan a la biodiversidad.

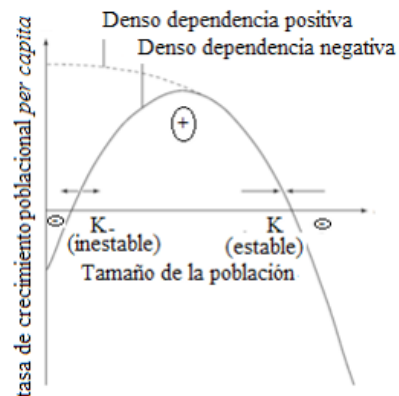


Figura 1. Normalmente una población crece hasta alcanzar k , mientras que una población reducida o rara puede extinguirse si su tamaño es menor a k_- .

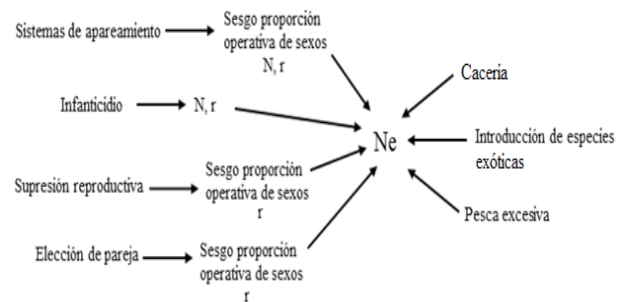


Figura 2. Ejemplos de conductas que de manera natural tienden a disminuir el tamaño efectivo de la población y actividades antropogénicas que amenazan a la biodiversidad (modificado de Anthony y Blumstein, 2000).

CONDUCTAS SENSIBLES A LA PERTURBACIÓN

Elección de pareja. Un subproducto de la acción de la selección sexual (ver detalles en: http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/evo_28_sp), es el dimorfismo sexual que surge a partir de la presión que sufren los machos para ser los elegidos y que ocasiona en muchas especies, que los caracteres favorecidos por éstas se desarrollen más allá del óptimo para su supervivencia, haciéndolos más susceptibles a la depredación que las hembras, debido a que por su coloración son más conspicuos a los depredadores, sus ornamentos les impiden evadir los ataques de dichos depredadores y porque toman más riesgos que las hembras con tal de conseguir aparearse. De ello se han encontrado pruebas en todos los grupos de vertebrados: peces (Endler, 1980); reptiles (Constantini et al., 2007); anfibios (Ryan et al., 1981) y mamíferos (Owen-Smith, 1993). No es raro entonces encontrar poblaciones de especies en las cuales la selección sexual es intensa, un sesgo en la proporción de sexos hacia las hembras como sucede en el pez *Girardinichthys multiradiatus* (Macías García et al., 1998), sesgo que puede agudizarse si las hembras varían la proporción de sexos de sus crías acorde con la calidad de su pareja, como sucede en los pavos reales (*Pavo cristatus*), donde las hembras producen más hembras cuando se aparean con machos poco ornamentados (Pike y Petrie, 2005). Esta reducción tanto del número de machos como de su calidad (ver sección cacería más adelante) disminuye el poder de evaluación de las hembras, lo que redundará en una menor adecuación, sea porque deciden no aparearse (Macías García et al., 1998), o porque suelen invertir menos recursos cuando se aparean con machos poco ornamentados (De Lope y Møller, 1993). Más aún, se ha visto que cuando se priva a las hembras del poder de elección, el éxito reproductivo de éstas disminuye notablemente (Smith y Read, 1992). Esta es la principal razón que llevó a Møller y Legendre (2001) a proponer que la selección sexual puede generar un efecto Allee, sobre todo entre las especies con dimorfismo sexual. Incluso, cuando

el dimorfismo sexual se invierte, por ejemplo, cuando las hembras son más grandes que los machos, éstas son más depredadas que los machos como sucede con el pez *Gambusia affinis* (Britton y Moser, 1982) o con los camarones del género *Palaemon* (Berglund, 1981).

Sistemas de apareamiento. En las especies monógamas el N_e se asemeja a N , ya que la proporción de individuos de cada sexo que se aparea se aproximará al 50%, mientras que un aumento de la promiscuidad implica que más individuos aporten genes a la siguiente generación. Sin embargo, en la poligamia pocos machos (poliginia) o pocas hembras (poliandria) aportan genes a las siguientes generaciones, lo que disminuye el N_e (Caro, 2007; Ficetola et al., 2010). Esta reducción del N_e , aunada a la mayor fuerza de la selección sexual que existe en estos sistemas de apareamiento, hace que las especies polígamas estén en mayor riesgo de extinguirse que las especies promiscuas o monógamas (Parker y Waite, 1997). Sin embargo, existe polémica al respecto. Por ejemplo, se ha argumentado que bajo condiciones de estrés causadas por alteraciones al medio ambiente, sucede lo contrario. Un estudio con ácaros, especie normalmente polígama, mostró que las poblaciones que fueron forzadas a ser monógamas se extinguieron cuando la temperatura de su ambiente aumentó, mientras que las poblaciones que continuaron apareándose de manera poligámica, persistieron (Plesnar-Bielak et al., 2012).

Infanticidio. Cuando un macho dominante se apropia de un territorio o un harén, evita pagar los costos de criar hijos engendrados por otro macho matando a todas las crías de la manada. Ello beneficia al infanticida porque las hembras entran en celo rápidamente y evita la competencia que dichas crías pudieran ocasionarle en el futuro (Hardy, 1979), tal como puede observarse en los leones macho cuando se apoderan de una manada de hembras (Pusey y Packer, 1994). Sin embargo, dicha conducta afecta negativamente a las hembras (conflicto entre los sexos), por lo cual esperaríamos que las hembras hubieran desarrollado estrategias para evitar tales daños (Palombit, 2015). En primates, por ejemplo, las hembras se apa-

rean con el nuevo líder y potencial infanticida cuando están preñadas (el macho no matará a esa cría si cree ser el padre). El infanticidio observado en un amplio número de taxones (van Schaik y Janson, 2000) incide en el Ne al reducir el reclutamiento de crías a las siguientes generaciones (Anthony y Blumstein, 2000). Sin embargo, se ha propuesto, al menos en el caso de los primates, que la monogamia social se da porque el cuidado biparental acorta la duración de la lactancia, lo que reduce el riesgo de infanticidio. Esto contribuye a mitigar el daño del infanticidio sobre el Ne.

Supresión reproductiva. En muchas especies, la fisiología y/o conducta reproductiva son parcial o totalmente suprimidas por señales del entorno social. Esta supresión reproductiva influye sobre el Ne al reducir la proporción de individuos que se reproducen (Anthony y Blumstein, 2000). Si sólo individuos de un sexo se reprimen, también aumenta el sesgo en la proporción operativa de sexos (Møller y Legendre, 2001). Existen principalmente dos tipos de supresión reproductiva. La más común consiste en que el macho o hembra alfa impide que los miembros de bajo rango dentro de la manada, se apareen. El costo de no reproducirse pareciera aconsejar abandonar el grupo, pero no lo hacen, ya que la protección y alimento que obtienen no lo conseguirían ellos solos. Más aún, se sabe que los represores también pagan un costo. Entre las mangostas (*Mungos mungo*) las hembras que inducen el aborto de las hembras subordinadas preñadas gastan mucha energía en las agresiones y tiempo que podrían usar en alimentarse, lo que se traduce en crías de bajo peso (Bell et al., 2011). El segundo tipo de supresión se da cuando, ante la imposibilidad de adquirir un territorio para reproducirse, se opta por ayudar a una pareja reproductora. Entre las aves, las llamadas flotantes se benefician de esas acciones porque acceden a un territorio, adquieren experiencia reproductiva y a menudo también se benefician a través de la adecuación inclusiva, lo que mitiga el costo en términos de adecuación de no haberse reproducido (Dickinson y Hatchwell, 2004). La pareja oficial se beneficia de dos maneras: la

cantidad de recursos que reciben las crías aumenta (recursos de los padres + recursos de los flotadores) o bien, los recursos que aportan los flotadores permiten que la pareja oficial invierta menos recursos que podrían usar en reproducciones futuras. Sin embargo, la pareja oficial incurre en costos entre los que se encuentra la presencia, en su territorio, de individuos que compiten con ellos por el alimento. Existen casos como el de los tejedores republicanos (*Philetairus socius*) en los que la presencia de ayudantes resulta en una mayor probabilidad de sobrevivir a la temporada reproductiva de las hembras, pero disminuye la de los machos (Paquet et al., 2015). Los costos de la represión y los beneficios que los represores obtienen de ella, los obliga con frecuencia a dar concesiones, por ejemplo, entre las suricatas, las hembras permiten en ocasiones que los subordinados se reproduzcan (Clutton Brock et al., 2010). No obstante tales concesiones, el éxito reproductivo tanto de subordinados como de flotadores es bastante reducido, lo que dificulta la conservación de especies con este tipo de estrategias. En los chipes de Seychelles, especie que estaba en peligro, se aprovechó el potencial reproductivo de los ayudantes induciéndolos a establecerse en otras islas. Poco tiempo después de ser liberados, la tasa de crecimiento (r) aumentó de manera importante (Komdeur, 1994).

IMPACTOS ANTROPOGÉNICOS SOBRE LA CONDUCTA QUE ALTERAN EL Ne

Especies invasoras. Desde el punto de vista de la ecología conductual, el estudio de las especies invasoras es un tema muy atractivo por distintas causas: 1) su capacidad de alterar el medio ambiente a un grado tal, que las estrategias conductuales de las especies nativas que eran exitosas, dejan de ser adaptativas; 2) su capacidad de invadir localidades realmente hostiles gracias a la cantidad de adaptaciones que poseen, por ejemplo, los ya famosos “peces diablo” o peces diablo (Mendoza et al., 2007); 3) su capacidad de hibridar con las especies nativas (Simberloff, 2010) que provocan, con frecuencia, la desaparición de estas últimas a causa de la introgresión (flujo de genes de una especie a

otra), como sucede en Australia donde la carpa común, *Ciprinus carpio* se aparea con el pez nativo *Carassius auratus* (Haynes et al., 2012). Un daño adicional es ejemplificado por el daño reproductivo que el visón americano introducido, *Mustela vison*, ha ocasionado en el visón europeo, *Mustela lutreola*, debido a que los fetos híbridos son abortados (Rozhnov, 1993).

Cacería. La cacería disminuye el Ne al sesgar la proporción operativa de los sexos debido a que al enfocarse principalmente en los individuos de mayor tamaño (por ende, de mayor edad y experiencia) y vistosidad, disminuyen la probabilidad de que las hembras encuentren un macho lo bastante atractivo (hipótesis desbocada) o que superen un umbral mínimo de calidad (hipótesis de buenos genes) y por lo tanto decidan no reproducirse (Macías García et al., 1998). Por ejemplo, las elefantes hembra (*Loxodonta africana*), cuando no pueden ejercer su preferencia por los machos de grandes colmillos debido que los cazadores han diezmando a esa clase de machos, dejan de reproducirse; prueba de ello es que en lugares donde la caza furtiva es intensa, se observan pocas hembras preñadas o con crías junto a ellas (Doobson y Poole, 1998). El daño de la cacería no sólo entraña una disminución *per se* del tamaño de las poblaciones, por ejemplo, la cacería de los leones macho más grandes implica que algunas manadas se quedarán sin su líder y otro macho ocupará su lugar, con el consiguiente aumento del infanticidio (Love-ridge et al., 2007).

Pesquerías. El daño que las pesquerías infringen sobre la biodiversidad es abordado desde una perspectiva conductual. Por ejemplo, especies como el atún se congregan en cardúmenes, lo que les permite encontrar alimento más fácilmente y disminuir la probabilidad de ser depredados debido a los efectos de dilución y confusión. Mediante la reducción del tamaño de los cardúmenes, la pesca genera una mayor mortalidad que lo indicado por el número de ejemplares que capturan. Una estrategia que siguen estas especies para no perder las ventajas del tamaño de grupo es congregarse en pocos sitios, dando a los pescadores una falsa señal de estabilidad. El colap-

so de la pesca de bacalao en el este de Canadá es un buen ejemplo de los peligros de ignorar los estudios conductuales (Hutchings, 1996).

LA ECOLOGÍA DE LA CONDUCTA Y LA CONSERVACIÓN, ¿EN QUÉ PUNTO SE ENCUENTRAN?

La conducta es probablemente la variable más determinante para la existencia de cualquier especie (Sutherland, 1998). Ignorarla puede ser motivo de gran frustración y causa del fracaso de numerosos programas de conservación. Por ejemplo, en un intento por frenar la caza furtiva de los rinocerontes, se decidió cortarles el cuerno a dichos animales. El número de ejemplares cazados comenzó a descender. Sin embargo, poco tiempo después notaron que la mortalidad infantil aumentaba. Los rinocerontes, sin sus cuernos, eran incapaces de defender a sus crías de los depredadores (Berger, 1993).

Una estrategia para evitar la extinción de las especies es la cría en cautiverio, pero no es raro que dichas cruces terminen en abortos espontáneos, tasas de fertilización muy bajas o crías con baja viabilidad debido principalmente a que no se permite a las hembras elegir con quién aparearse (Møller y Legrende, 1991). La ecología de la conducta puede contribuir a solucionar tal problema como lo demuestra el aumento de crías de guepardos en el zoológico de San Diego (Lindburg, 1999), que se logró gracias a que permitieron a las hembras elegir con quién aparearse. Tampoco debemos desdeñar la plasticidad conductual de los organismos, por ejemplo, ante una escasez de hembras, la población puede adoptar un sistema de apareamiento poliándrico (Holman y Kokko, 2013). Dicha plasticidad permitió la modificación experimental de la elección de pareja en los loris pigmeo (*Nycticebus pygmaeus*) y con ello su reproducción exitosa (Fisher et al., 2003). (Más ejemplos exitosos de la colaboración de la ecología de la conducta en los programas de conservación pueden consultarse en la Cuadro 2).

El uso de modelos es vital para el desarrollo de una teoría de la conservación, por ello debe ser impulsado. Un ejemplo son los programas de conservación y manejo de recursos natura-

Cuadro 2. Ejemplos exitosos que demuestran lo fructífero de los estudios conductuales en problemas concretos de conservación

Problema	Solución
Los tigres (<i>Panthera tigris</i>) causaban un número considerable de muertes en la India	Crear condicionamiento aversivo usando muñecos humanos electrificados (Sanyal, 1987).
Animales criados en cautiverio no saben conseguir alimento o enfrentar a los depredadores.	Uso de marionetas, botargas y grabaciones para entrenar a las crías (Horwich, 1989).
La población mundial del ave <i>Petroica traversi</i> , estuvo reducida a cinco individuos (una pareja reproductora).	Colocar huevos de <i>P. traversi</i> en nidos de <i>P. macrocephala</i> para que éstos los incubaran (Butler y Merton, 1992).
Programas de rescate del pato <i>Aix sponsa</i> , usando cajas nido colocados a altas densidades en aguas abiertas eran parasitados por aves de otras especies.	Colocar cajas nido en configuraciones parecidas a las naturales. Dispersas y colocadas en lo alto de los árboles y escondidos en el bosque (Semel y Sherman, 1995).
La translocación de individuos de especies sociales tiene un éxito marginal	Translocar animales emparentados (miembros de un mismo grupo). Supervivencia y éxito reproductivo mayor que los grupos con animales sin ninguna relación (Shier, 2006).

les que suelen generar conflictos de intereses. Imaginen a una especie animal en peligro de extinción con una distribución que abarca dos países. Los esfuerzos de conservación en estos casos serán más eficaces si ambos países cooperan para proteger la especie. Sin embargo, a menudo los conflictos de intereses en juego son irresolubles y buscar el consenso es inadecuado. ¿Cómo debería comportarse cada país para asegurar la cooperación? Depende de las condiciones iniciales. Supongamos que ambos países se comprometen a compartir los costos de un plan de conservación. Supongamos también que si un país abandona la alianza obtiene el beneficio de reducir su gasto sin afectar la meta general de conservación. Abandonar la alianza pareciera una buena idea, pero si ambos países hacen lo mismo, el intento de conservación fracasaría. La teoría de juegos nos ofrece las mejores respuestas bajo distintos escenarios (ver detalles en Colyvan et al., 2011).

No obstante la *República*, de Platón, o la *Utopía*, de Tomás Moro, todos sabemos que el mundo ideal no existe y la relación entre ecólogos de la conducta y los encargados de la conservación de las especies dista mucho de serlo. Prueba de ello es la escasa asistencia de ecólogos conductuales en los congresos relacionados con la biología de la conservación y la prácticamente nula asistencia a los congresos de ecología de la conducta de los especialistas en conservación (Caro, 2007). ¿A qué se debe este distanciamiento? Los ecólogos conductuales critican severamente el poco interés que perciben por parte de los especialistas en conservación por desarrollar un marco

teórico que evite el tener que solucionar cada problema de conservación como si fuera un caso único. Por su parte, los especialistas en conservación suelen ignorar las sugerencias de los ecólogos conductuales con el argumento de “falta de practicidad” y en muchos casos no les falta la razón. A veces los ecólogos conductuales se pierden en lo abstracto al plantearse preguntas tales como: ¿Cómo impactaría a la evolución de los peces si las pesquerías usarán redes que sólo capturarán machos? ¿Qué efectos tendría en las especies que practican el fratricidio obligado el que los hermanos mayores permitieran vivir al hermano menor?

CONCLUSIONES

Como hemos visto a lo largo del ensayo, la ecología de la conducta ha generado una gran cantidad de conocimientos que pueden ser útiles para mejorar el marco teórico de la conservación de las especies. Sin embargo, también han sido capaces de aportar soluciones prácticas a problemas concretos (Cuadro 2).

Ejemplos como los que he descrito aquí han llevado a algunos investigadores a proponer la creación de una nueva disciplina: “Conducta de la conservación”. Los primeros pasos ya se han dado, prueba de ello son los trabajos de Sutherland (1998), Linklater (2004) y Berger et al. (2011) y los libros *A primer of conservation behaviour*, de Blumstein y Fernández-Juricic, y *Behavioral Ecology and Conservation Biology*, de Tim Caro, publicados en 2010 y 2011, respectivamente.

A pesar de los esfuerzos citados y del potencial que tiene el establecer una alianza entre

la ecología de la conducta y los programas de conservación, esta nueva disciplina dista mucho de consolidarse. Es por ello que les invito a conocer un poco más sobre el fascinante mundo de la ecología de la conducta. El libro *Introduction to Behavioural Ecology*, de Krebs y Davies, es una buena manera de comenzar.

AGRADECIMIENTOS.

A la Dra. Adriana Vallarino y a dos árbitros anónimos por sus comentarios y sugerencias que contribuyen a mejorar de manera notable la calidad del ensayo.

REFERENCIAS

- Angulo, E., Rasmussen, G.S., Macdonald, D.W. & Courchamp, F. (2013). Do social groups prevent Allee effect related extinctions? The case of wild dogs. *Frontiers in zoology*, 10, 11.
- Antao, T., Pérez-Figueroa, A. & Luikart, G. (2011). Early detection of population declines: high power of genetic monitoring using effective population size estimators. *Evolutionary Applications*, 4, 144-154.
- Anthony, L.L. & Blumstein, D.T. (2000). Integrating behaviour into wildlife conservation: the multiple ways that behaviour can reduce Ne. *Biological Conservation*, 95, 303-315.
- Balme, G.A. & Hunter, L.T. (2013). Why leopards commit infanticide. *Animal Behaviour*, 86, 791-799.
- Bell, M.B., Nichols, H.J., Gilchrist, J.S., Cant, M.A. & Hodge, S.J. (2011). The cost of dominance: suppressing subordinate reproduction affects the reproductive success of dominant female banded mongooses. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 619-624.
- Berger, J. (1993). 'Costs' and short-term survivorship of hornless black rhinos. *Conservation Biology*, 7, 920-924.
- Berglund, A. (1981). Sex dimorphism and skewed sex ratios in the prawn species *Palaemon adspersus* and *P. squilla*. *Oikos*, 36, 158-162.
- Brennan, P.A. & Zufall, F. (2006). Pheromonal communication in vertebrates. *Nature*, 444, 308-315.
- Britton, R.H. & Moser, M.E. (1982). Size specific predation by herons and its effect on the sex-ratio of natural populations of the mosquito fish *Gambusia affinis*. *Oecologia*, 53, 146-151.
- Butler, D. & Merton, D. (1992). *The Black Robin: Saving the World's Most Endangered Bird*. Oxford: Oxford University Press.
- Caro, T. (1998). Mating systems and conservation intervention. In: Caro, T. (Ed.), *Behavioral Ecology and Conservation Biology* (pp. 270-276). New York: Oxford University Press.
- Caro, T. (2007). Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in ecology & evolution*, 22, 394-400.
- Clutton-Brock, T.H., Hodge, S.J., Flower, T.P., Spong, G.F. & Young, A.J. (2010). Adaptive suppression of subordinate reproduction in cooperative mammals. *The American Naturalist*, 176, 664-673.
- Coelho, M.P., Filipe, J.A., Ferreira, M.A.M. & Lopes, R.J. (2013). Extinction Revisited: "Allee Effect" and Irreversibility in "Schooling" Fisheries. *International Journal of Latest Trends in Finance and Economic Sciences*, 3, 405-412.
- Costantini, D., Bruner, E., Fanfani, A. & Dell'Omo, G. (2007). Male-biased predation of western green lizards by Eurasian kestrels. *Naturwissenschaften*, 94, 1015-1020.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T. & Grenfell, B. (1999). Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in ecology & evolution*, 14, 405-410.
- Courchamp, F., Berec, L. & Gascoigne, J. (2008). Allee effects in ecology and conservation. *Environmental Conservation*, 36, 80-85.
- Davies, N.B., Krebs, J.R. & West, S.A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- De Lope, F. & Møller, A.P. (1993). Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution*, 47, 1152-1160.
- Dickinson, J.L. & Hatchwell, B.J. (2004). The fitness consequences of helping. In: W.D. Koenig & J.L. Dickinson (Eds.), *Cooperative breeding in birds* (pp. 48-66). Cambridge: Cambridge University Press.
- Dobson, A. & Poole, J. (1998) Conspecific aggregation and conservation biology. In: T.M. Caro (Ed.), *Behavioral Ecology and Conservation Biology* (pp. 193-208). New York: Oxford University Press.
- Endler, J.A. (1980). Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34, 76-91.
- Festa-Bianchet, M. & Apollonio, M. 2003. *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. Washington, D.C.: Island Press.
- Ficetola, G.F., Padoa-Schioppa, E., Wang, J. & Garner, T.W. (2010). Polygyny, census and effective population size in the threatened frog, *Rana latastei*. *Animal conservation*, 13(s1), 82-89.
- Fisher, H.S., Swaisgood, R.R. & Fitch Snyder, H. (2003). Counter marking by male pygmy lorises (*Nycticebus pygmaeus*): do females use odour cues to select mates with high competitive ability? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 53, 123-130.
- Greene, C., Umbanhowar, J., Mangel, M. & Caro, T. 1998. Animal breeding systems, hunter selectivity, and consumptive use in wildlife conservation. In: T. Caro (Ed.), *Behavioral Ecology and Conservation Biology* (pp. 271-305). New York: Oxford University Press.
- Haynes, G.D., Gongora, J., Gilligan, D.M., Grewe, P., Moran, C. & Nicholas, F.W. (2012). Cryptic hybridization and introgression between invasive Cyprinid species *Cyprinus carpio* and *Carassius auratus* in Australia: implications for invasive species management. *Animal Conservation*, 15, 83-94.
- Horwich, R.H. 1989. Use of surrogate parental models and age periods in a successful release of hand-reared sandhill cranes. *Zoo Biology*, 8, 379-390.
- Hrdy, S.B. (1979). Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1, 13-40.
- Holman, L. & Kokko, H. (2013). The consequences of polyandry for population viability, extinction risk and conservation. *Philosophical Transactions the Royal Society B*, 368, 20120053.
- Hutchings, J.A. (1996). Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock's collapse. *Canadian Journal Fisheries & Aquatic Sciences*, 53, 943-962.
- Komdeur, J. (1994). Conserving the Seychelles warbler *Acrocephalus sechellensis* by translocation from Cousin island to the islands of Aride and Cousine. *Biological Conservation*, 67, 143-152.
- Lindburg, D.G. (1999). Zoos as arks: issues in ex situ propagation of endangered wildlife. In: S.C. Strum, D.G. Lindburg & D. Hamburg (Eds.), *The New Physical Anthropology: Science, Humanism, and Critical Reflection* (pp. 201-213). Upper Saddle River, New Jersey: Prentice-Hall.
- Linklater, W.L. (2004). Wanted for conservation research: behavioral ecologists with a broader perspective. *Bioscience*, 54, 352-360.
- Loveridge, A.J., Searle, A.W., Murindagomo, F. & Macdonald, D.W. (2007). The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biological Conservation*, 134, 548-558.
- Macías García, C., Saborío, E. & Berea, C. (1998). Does male-biased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *Journal of Fish Biology*, 53, 104-117.

- Mendoza, R., Contreras, S., Ramírez, C., Koleff, P., Álvarez, P. & Aguilar, V. (2007). Los peces diablo: especies invasoras de alto impacto. *Biodiversitas*, 70, 1-5.
- Møller, A.P. & Legendre, S. (2001). Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity. *Oikos*, 92, 27-34.
- Oliveira, R.F., Machado, J.L., Jordão, J. M., Burford, F.L., La-truffe, C. & Mcgregor, P.K. (2000). Human exploitation of male fiddler crab claws: behavioural consequences and implications for conservation. *Animal Conservation*, 3, 1-5.
- Owen-Smith, N. (1993). Comparative mortality rates of male and female kudus: the costs of sexual size dimorphism. *Journal of Animal Ecology*, 62, 428-440.
- Palombit, R.A. (2015). Infanticide as sexual conflict: coevolution of male strategies and female counterstrategies. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, a017640.
- Paquet, M., Doutrelant, C., Hatchwell, B.J., Spottiswoode, C.N. & Covas, R. (2015). Antagonistic effect of helpers on breeding male and female survival in a cooperatively breeding bird. *Journal of Animal Ecology*. DOI: 10.1111/1365-2656.12377.
- Parker, G.A., & Smith, J.M. (1990). Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348, 27-33.
- Parker, P.G. & Waite, T.A. (1997). Mating systems, effective population size, and conservation of natural populations. In: J.R. Clemmons & R. Buchholtz (Eds.), *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild* (pp. 243-261). Cambridge: Cambridge University Press.
- Pike, T.W. & Petrie, M. (2005). Offspring sex ratio is related to paternal train elaboration and yolk corticosterone in peafowl. *Biology letters*, 1, 204-207.
- Plesnar-Bielak, A., Skrzynecka, A.M., Prokop, Z.M. & Radwan, J. (2012). Mating system affects population performance and extinction risk under environmental challenge. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 4661-4667.
- Pusey, A.E. & C. Packer. (1994). Infanticide in lions: consequences and counterstrategies. In: S. Parmigiani & F. vom Saal (Eds.), *Infanticide and parental care* (pp. 277-299). London: Harwood Academic Publishers.
- Rozhnov, V.V. (1993). Extinction of the European mink: ecological catastrophe or a natural process? *Lutroloa*, 1, 10-16.
- Sanyal, P. (1987). Managing the man-eaters in the Sundarbans Tiger Reserve of India: case study. In: R.L. Tilson & U.S. Seal (Eds.), *Tigers of the World: The Biology, Biopolitics, Management, and Conservation of an Endangered Species* (pp. 427-434). New Jersey: Noyes Publications.
- Sarukhán, J., Urquiza-Haas, T., Koleff, P., Carabias, J., Dirzo, R., Ezcurra, E., et al. (2014). Strategic Actions to Value, Conserve, and Restore the Natural Capital of Megadiversity Countries: The Case of Mexico. *BioScience*, 10.1093/biosci/biu195.
- Semel, B. & Sherman, P.W. (1995). Alternative placement strategies for wood duck nest boxes. *Wildlife Society Bulletin*, 23, 463-471.
- Shier, D.M. (2006). Effect of family support on the success of translocated blacktailed prairie dogs. *Conservation Biology*, 20, 1780-1790.
- Simberloff, D. (2010). Invasive species. In: S. Navjot & P.R. Ehrlich (Eds.), *Conservation biology for all* (pp. 135-152). Oxford: Oxford University Press.
- Smith, R.L. & Read, B. (1992). Management parameters affecting the reproductive potential of captive, female black rhinoceros, *Diceros bicornis*. *Zoo Biology*, 11, 375-383.
- Sutherland, W.J. (1998). The importance of behavioral studies in conservation biology. *Animal Behaviour*; 56, 801-809.
- Van Schaik, C. & Janson, C. (Eds.). 2000. *Male Infanticide and its Implications*. Cambridge: Cambridge University Press.