

Comportamiento antidepredador y ecología del miedo:

una introducción

Vera Laura **Spindler Díaz**
José Antonio **González Oreja**

El estudio del comportamiento animal es una disciplina apasionante. Muchos estudiantes de biología, y muchos de quienes nos dedicamos profesionalmente al estudio del mundo vivo, encontramos fascinante ahondar en nuestra comprensión de lo que hacen los animales en su medio natural. Nos referimos, por ejemplo, a los enérgicos lances de caza de los grandes felinos de la sabana de África, como los leones, en pos de sus presas, como las gacelas. ¿Por qué esas presas y no otras? O a las llamativas migraciones de muchas especies, como las mariposas monarca, que cubren miles de kilómetros entre diversas regiones de América del Norte. ¿Cómo funciona el reloj que marca el tiempo en tales movimientos migratorios? O a los elaborados, bellos y en ocasiones extravagantes cantos y plumajes que despliegan muchas aves en sus rituales de cortejo, como las aves del paraíso de ciertas islas de Oceanía. ¿Qué explica que las hembras prefieran ciertos comportamientos en los machos?

Pero, ¿qué es un comportamiento? Aunque no hay consenso al respecto (Breed y Moore, 2016; Rubenstein y Alcock, 2018), podemos entender que es la respuesta coordinada y flexible que realiza un individuo, o un grupo de individuos, a ciertos estímulos, tanto internos como

externos. En otras palabras, el comportamiento describe la forma que tiene un individuo de interactuar con otros individuos o con su medio ambiente. En general, un comportamiento implica un movimiento, o una relación social (*i.e.*, con otros animales de su misma especie, como una pareja, o un grupo), y en ciertas especies desemboca finalmente en el aprendizaje y la memoria.

La teoría de la evolución, el más amplio marco de trabajo disponible para generar conocimiento científico en biología, permite entender el comportamiento animal; es decir, cómo y por qué los animales se comportan del modo en que lo hacen. Desde este punto de vista, aquellos individuos portadores de genes que codifican historias de vida y comportamientos adaptativos tienen una mayor probabilidad de sobrevivir y reproducirse que los individuos que despliegan otras formas de comportamiento (Manning y Dawkins, 2012).

Es fácil comprender que el éxito en la supervivencia y la reproducción de un individuo dependen de modo crítico de su comportamiento. Por ello, podemos esperar que la evolución por selección natural tienda a premiar, metafóricamente, a individuos eficientes en sus modos de búsqueda de alimento, o de evitar a los depredadores, o de encontrar una pareja con la que reproducirse, etcétera. Los estudiosos del comportamiento animal pueden desarrollar hipótesis científicas sobre los beneficios y los costes que acarrear los comportamientos animales, y así poner a prueba su carácter adaptativo (Yasukawa, 2014).

ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO: ENFOQUES INMEDIATO Y EVOLUTIVO

Ahora bien, en el estudio del comportamiento animal hay mucho más que hipótesis adaptativas. La moderna ecología del comportamiento integra conocimientos propios de la etología, sobre lo que hacen los animales, con otros propios de la ecología, acerca del escenario ambiental en el que los animales despliegan sus conductas (Davies *et al.*, 2012).

Desde Tinbergen (1963), es habitual abordar el estudio del comportamiento mediante un doble enfoque temporal: inmediato (a corto plazo; en inglés, *proximate*) y evolutivo (a largo plazo, *ultimate*). El enfoque inmediato se centra en (i) la interacción de los factores genéticos con los procesos del desarrollo del individuo que afectan a su comportamiento durante toda su vida, y (ii) los mecanismos de regulación fisiológica (*i.e.*, neuronal, hormonal y, en su caso, músculo-esquelética) que controlan lo que hace un animal en un momento determinado.

Por su parte, el enfoque evolutivo considera: (i) el valor adaptativo (*i.e.*, la utilidad en términos de supervivencia y reproducción) de los comportamientos, como caracteres sujetos a selección natural aquí y ahora, así como (ii) la historia evolutiva de tales caracteres, cómo han cambiado a lo largo del tiempo a partir de una especie ancestral. Ambas componentes, inmediata y evolutiva, son necesarias para comprender en profundidad el comportamiento animal, y quedan ligadas en el estudio integral del comportamiento: aquellos comportamientos presentes en cierto grupo de especies debido a sus efectos positivos en términos de eficacia biológica (es decir, debido a su carácter adaptativo) deben tener mecanismos próximos subyacentes que puedan ser heredados de una generación a la siguiente.

UN COMPONENTE CRÍTICO DE LA SUPERVIVENCIA: EL COMPORTAMIENTO ANTIDEPREDADOR

Para muchos animales, la supervivencia en la naturaleza se reduce en última instancia a disponer de alimento y evitar a los depredadores. En efecto, para sobrevivir hasta la madurez sexual y finalmente reproducirse, un animal necesita comer hasta la edad adulta sin ser comido en el intento. Lo cierto es que, en la naturaleza, muy pocos encuentros entre presas y depredadores resultan en ataques que culminan con el consumo final de la presa. Esta realidad ecológica necesita de una explicación y muchos autores han estudiado las adaptaciones morfológicas y fisiológicas, así como las decisiones de comportamiento, que están

detrás de la interacción entre depredadores y presas (Stankowick, 2014).

Muchos libros sobre el comportamiento animal explican las complejas adaptaciones y contra-adaptaciones desarrolladas a lo largo de un proceso de coevolución entre depredadores y presas, mismo que da lugar a una carrera de armamentos (v.g., Davies *et al.*, 2012; Rubenstein y Alcock, 2018).

Por una parte, la selección natural favorece a los depredadores eficientes en (i) el reconocimiento de las presas o en sus tácticas de búsqueda (v.g., gracias a una mayor agudeza visual); (ii) la persecución, el ataque y la captura (v.g., armamento, capacidades motoras), y (iii) el manejo, la muerte y el consumo final de la presa. Pero, por otra parte, favorece en las presas (i) la evolución de mejores tácticas de defensa (v.g., coloraciones o formas que permiten la cripsis y el camuflaje, *i.e.*, que facilitan a las presas no ser detectadas por los depredadores; pero también el mimetismo y el polimorfismo, que dificultan el aprendizaje del depredador); (ii) el despliegue de diseños y patrones de coloración conspicua y señales de advertencia (v.g., el aposematismo), y (iii) comportamientos de huida, defensa activa y contraataque.

UN MARCO DE TRABAJO PARA EL ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO ANTIDEPREDADOR

Comoquiera que sea, desde la perspectiva tanto de las presas como de los depredadores, los oponentes no son entidades estáticas y completamente predecibles. Más bien, ambas partes son de naturaleza dinámica y pueden cambiar su comportamiento con base en el estatus físico propio, en el comportamiento del oponente, en la situación medioambiental concreta, y en la experiencia de unos y otros.

A partir de trabajos previos, Stankowick (2014) desarrolló un marco conceptual para estudiar la diversidad del comportamiento antidepredador en animales, que resumiremos a continuación. Para facilitar nuestra explicación, adoptaremos el punto de vista de la presa.

Ante un encuentro con un depredador potencial, ser el primero en detectar su presencia (y no al revés) puede resultar crucial para la supervivencia de la presa. Así pues, podemos esperar que las presas muestren morfologías, comportamientos y estrategias que reduzcan la probabilidad de ser detectadas por los depredadores. Además, también es importante que las presas reconozcan la presencia de los depredadores como una amenaza inminente para su propia supervivencia, lo que curiosamente no siempre tiene lugar.

Este reconocimiento puede facilitarse si la presa cuenta con información previa (v.g., memoria) que permita determinar si el depredador ya detectado pertenece a una especie peligrosa o inocua. De hecho, reconocer y responder de modo adecuado a unos y otros depredadores potenciales es un reto que deben superar muchos animales en su medio ambiente.

Es más, la presa puede evaluar (directa o indirectamente; v.g., gracias a la comunicación con otros individuos que puedan tener mayor experiencia) la calidad del individuo concreto que acaba de ser detectado como depredador, y juzgar así el riesgo que supone a su supervivencia. Es decir, evaluar la probabilidad de que se inicie un ataque que culmine finalmente en su captura.

En general, los animales perciben una mayor amenaza cuando (i) los depredadores se comportan como si realmente quisieran atacar a la presa; (ii) las presas están familiarizadas con los depredadores a partir de experiencias previas, y (iii) las presas no tienen coloraciones crípticas o morfologías de defensa.

Con base en la percepción del riesgo que realicen las presas, estas deben reaccionar y poner en movimiento, al mismo tiempo, muchos sistemas biológicos que les permitan ponerse a salvo. En última instancia, pueden presentar combate con el depredador o iniciar la huida en busca de un refugio más seguro (en inglés, *fight or flight*), aunque estos dos comportamientos no deben verse como mutuamente excluyentes.

Por un lado, ante una situación que puede culminar en un ataque, algunas presas pueden defenderse activamente gracias a caracteres morfológicos (*i.e.*, armaduras de defensa, como espinas o placas dérmicas óseas; armas de combate, como cornamentas y dentaduras; o armas químicas, como repelentes y venenos) o de comportamiento (*v.g.*, ciertos comportamientos gregarios) que les permiten repeler a los depredadores durante el ataque, o incluso evitar este ataque por completo. Por otro lado, principalmente cuando las presas son de un tamaño corporal que no permite su defensa activa frente a los depredadores, o cuando las tácticas de defensa fallan, las presas pueden verse forzadas a huir.

Los comportamientos de escape que despliegan las presas en estos casos dependen de muchas características (como la especie de depredador de la que tratan de huir, o el hábitat en el que se encuentran), e incluyen la carrera o el vuelo a un refugio más seguro. Los animales que huyen a la carrera pueden escapar a gran velocidad; o hacerlo quizás en un movimiento errático, en forma de zigzag, que introduce un elemento impredecible en su comportamiento y hace menos probable su captura por el depredador.

DEL COMPORTAMIENTO ANTIDEPREDADOR A LA ECOLOGÍA DEL MIEDO

Como hemos explicado, la ecología de las interacciones entre los depredadores y sus presas estudia, entre otras cosas, cómo los primeros capturan, matan y consumen a las segundas, y cómo estas alimentan a aquellos. El estudio del comportamiento antidepredador ilumina nuestra comprensión de las relaciones ecológicas entre depredadores y presas, y podemos también estudiar dichas pautas de comportamiento desde una óptica complementaria a la anterior.

No todas las posibles presas reaccionan del mismo modo ante la amenaza que supone la presencia de un depredador, y las diferencias en la

intensidad de la respuesta están relacionadas con la flexibilidad del comportamiento. Cuando las presas perciben que el riesgo de depredación es elevado, muchas cambian su comportamiento de un modo adaptativo. Este cambio en el comportamiento puede manifestarse en lo que se ha denominado paisaje del miedo (en inglés, *landscape of fear*) (Rubenstein y Alcock, 2018).

Al igual que otras respuestas biológicas, como el dolor, el miedo es un mecanismo homeostático con claro valor adaptativo, pues permite a un animal mantenerse lejos de una amenaza potencialmente letal. Pero, también como el dolor, el miedo es una caracterización subjetiva del comportamiento animal basada en nuestras propias experiencias (Breed y Moore, 2016).

¿Sienten miedo los animales en la naturaleza? El estudio del comportamiento animal nos permite responder de modo afirmativo. De hecho, la ecología del miedo (en inglés, *fear ecology*) es una rama de la ecología del comportamiento que estudia cómo cambian la dinámica de las poblaciones, la coexistencia entre las especies y los procesos coevolutivos que experimentan presas y depredadores como consecuencia de los efectos del comportamiento antidepredador de las presas y del comportamiento de caza de los depredadores, en general, y como consecuencia del miedo, en particular (Brown, 2019).

Hoy se acepta que las respuestas al miedo influyen en numerosos aspectos de la ecología de los animales y que pueden ser indicadores (derivados de la ecología del comportamiento) sobre el estatus de las poblaciones de presas. Es fácil comprender que los depredadores suponen un riesgo directo sobre las poblaciones de presas, pues acarrear un aumento en la tasa de mortalidad de las presas como consecuencia de su consumo. Empero, estos efectos pueden modificarse en función de las respuestas flexibles de las presas al miedo. Por ejemplo, las presas pueden invertir más tiempo en actividades y/o hábitats con un menor riesgo de ser depredados, o pueden aumentar los comportamientos de vigilancia durante actividades que acarrear riesgo.



© Angela Arziniaga. De la serie *Lerrumbre y vida eterna VII*. Impresión giclée intervenida.

A modo de ejemplo, tras la reintroducción de los lobos en el Parque Nacional de Yellowstone, los ciervos canadienses o wapitíes aumentaron el tiempo dedicado al comportamiento de vigilancia y cambiaron sus hábitats de alimentación, lo que acarrió en los individuos y en las poblaciones estudiadas tanto beneficios (*i.e.*, un menor riesgo de depredación) como perjuicios (*i.e.*, una dieta más pobre, con menor contenido energético, que implicó una peor condición corporal y un menor éxito reproductor).

En el caso anterior, si ignorásemos la reintroducción de los lobos, podríamos concluir (erróneamente) que los wapitíes estaban alimentándose por debajo del óptimo; en realidad, los patrones observados eran el resultado de los compromisos existentes entre su propia supervivencia y la reproducción. En conclusión, la presencia y los patrones espaciales y temporales de actividad de

los depredadores puede crear un paisaje del miedo que acarrea efectos a corto y largo plazo sobre la ecología de las presas, en términos de su distribución, abundancia y comportamiento (Rubenstein y Alcock, 2018).

UNA APLICACIÓN: COMPORTAMIENTO DE HUIDA EN AVES URBANAS

Aunque muchos de nosotros nos sentimos poderosamente atraídos por el comportamiento de los animales que habitan en los ecosistemas naturales con los que abrimos nuestro texto, lo cierto es que nuestra especie es, ya, mayoritariamente urbana. Por decirlo suavemente, a muchos de nosotros nos va a resultar “difícil” observar interacciones del tipo



© Angela Arziniaga. De la serie *Lerrumbre y vida eterna III*. Impresión giclée intervenida.

depredador-presa entre leones y gacelas, o lobos y wapitíes, en plena ciudad de México (o Helsinki, o Nairobi, o Tokyo). Siendo así, ¿podemos aplicar las explicaciones anteriores para comprender mejor el comportamiento de los animales que viven con nosotros en las “junglas de asfalto”, nuestras grandes ciudades modernas?

El estudio de los cambios en el comportamiento de los animales ayuda a entender la adaptación de los seres vivos a las cambiantes condiciones ambientales que encuentran en su medio ambiente, sin importar que este sea natural o esté profundamente modificado por las actividades humanas. Quienes estén interesados en aplicar en ecosistemas urbanos el marco teórico que hemos desarrollado en este texto pueden aprovechar la existencia de diferencias entre las especies, y entre los individuos, respecto a su grado de tolerancia ante la aproximación de un posible “depredador”: nosotros.

Esta práctica está justificada si tenemos en cuenta la enorme variabilidad genética y fenotípica que existe en la naturaleza, y si asumimos que los animales pueden interpretar nuestra presencia

como si fuéramos un depredador potencial. Siendo así, podemos esperar que algunas especies, y algunos individuos dentro de ciertas poblaciones, toleren mejor nuestra presencia y otros peor. Es más, utilizando elementos sencillos de los estudios del comportamiento antidepredador, podemos medir estas diferencias en la tolerancia de los animales ante la presencia de un ser humano que se les aproxima.

Es el caso, por ejemplo, de la distancia de alerta (en inglés, *alert distance*; en adelante, AD) y de la distancia de inicio de huida de los animales (*flight initiation distance*; FID). La AD se refiere a la distancia a la que un animal concreto muestra un cambio notable en su comportamiento (v.g., interrupción de una actividad por parte del individuo focal) como consecuencia de nuestra aproximación, y la FID es la distancia a la que un animal empieza el comportamiento de huida (v.g., corriendo, o volando, presumiblemente a un refugio más seguro).

En concreto, se sabe que los valores de AD y de FID varían entre unas y otras especies de aves, así como entre poblaciones de una misma especie, y también entre individuos dentro de una misma población. Algunos individuos dotados de cierta “personalidad” son más audaces que otros y son capaces de explorar entornos novedosos, o examinar elementos nuevos presentes en su entorno natural, o recuperarse con mayor facilidad de un sobresalto. Algunos individuos asumen más riesgos en su comportamiento, mientras que otros evitan arriesgarse (Briffa y Lane, 2019).

Siendo así, es posible que los animales con personalidades intrépidas, más audaces, puedan establecerse con mayor éxito en entornos urbanos, altamente modificados por las actividades humanas, como las ciudades modernas (Evans *et al.*, 2010).

Si el proceso de urbanización implica la habituación a nuestra presencia, entonces se espera que la adaptación de las aves a entornos urbanos implique menores valores de AD y de FID como resultado de su mayor audacia. Por contra, también es posible que la urbanización actúe como un filtro

ambiental que elimine diferencialmente a las aves menos audaces, con lo que se esperan mayores valores de AD y de FID.

Otros elementos del comportamiento antidepredador y de la ecología del miedo pueden cambiar, también, como consecuencia de nuestras actividades en ecosistemas urbanos.

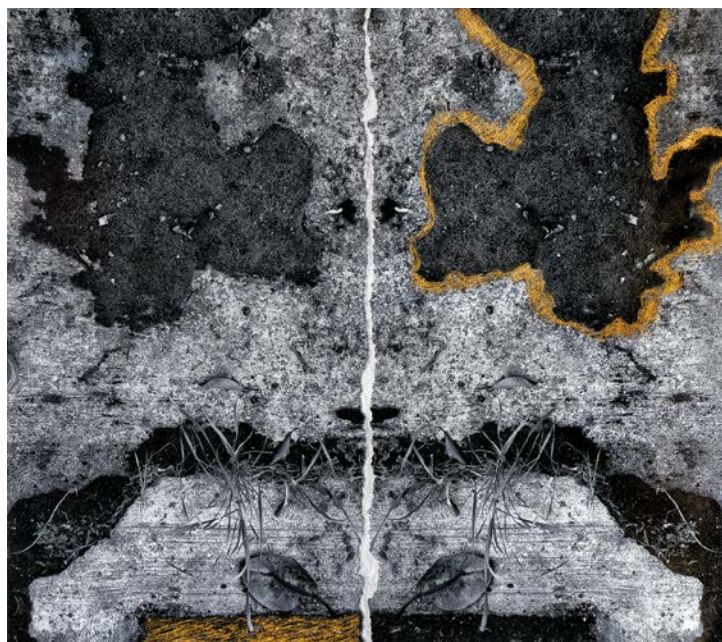
Es el caso, por ejemplo, de factores abióticos como la exposición de las aves ante un posible depredador (*i.e.*, cuando se posan en el suelo, o cuando se perchan en lo alto), de la modalidad de escape (*i.e.*, la modalidad de huida que muestren los animales: andando, corriendo, volando, etc.) y del tipo de refugio al que se dirigen. Y es el caso, también, de factores bióticos como el sexo (pues, en ciertas especies, el comportamiento varía entre machos y hembras) y el gregarismo (*i.e.*, si las aves afrontan el riesgo en solitario o en grupos, y si los grupos están formados por individuos de la misma especie o entran en ellos miembros de otras especies).

Vemos, en conclusión, que la explicación teórica sobre la ecología del comportamiento que hemos desarrollado en este texto puede ayudarnos a comprender mejor cómo se adaptan los seres vivos a las condiciones ambientales de los ecosistemas urbanos. Observemos el mundo vivo que nos rodea, también en las ciudades: salgamos a las calles, las avenidas y los parques, y estudiemos el comportamiento de las aves y otros animales ante nuestra presencia.

Estaremos, así, en una mejor posición para documentar qué consecuencias acarrea la urbanización sobre este componente del mundo animal, y para identificar las especies más sensibles ante nuestra presencia y proponer medidas correctoras de nuestro impacto.

REFERENCIAS

- Breed MD and Moore J (2016). *Animal Behavior*. Second Edition. Amsterdam: Academic Press.
- Briffa M and Lane SM (2019). Signals in conflict resolution: conventional signals, aggression and territoriality. En Choe JC (Ed.), *Encyclopedia of Animal Behavior*. Vol. 1. Second Edition (pp. 531-538). Amsterdam: Academic Press.



© **Angela Arziniaga**. De la serie *Lerrumbre y vida eterna IX*. Impresión giclée intervenida.

- Brown JS (2019) Ecology of fear., en En Choe JC (Ed.), *Encyclopedia of Animal Behavior*. Vol. 2. Second Edition (pp. 196-202). Amsterdam: Academic Press.
- Davies NB, Krebs JR and West SA (2012). *An Introduction to Behavioural Ecology*. Fourth Edition. Chichester: Wiley-Blackwell.
- Evans J, Boudreau K and Hyman J (2010). Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows. *Ethology*, 116(7):588-595.
- Manning A and Dawkins MS (2012). *An Introduction to Animal Behaviour*. Sixth Edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rubenstein DR and Alcock J (2018). *Animal Behavior*. Eleventh Edition. New York: Sinauer.
- Stankowick T (2014). Predation and antipredator behavior. En Yasukawa K, Martínez-Tang Z (Eds.), *Animal Behavior: How and Why Animals Do the Things They Do*. Vol. 2: *Function and Evolution* (pp. 23-50). Santa Barbara: Praeger, ABC-CLIO.
- Tinbergen N (1963). On aims and methods of Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410-433.
- Yasukawa K (2014). This is how we do it: the scientific study of animal behavior. En Yasukawa K, Tang-Martínez Z (Eds.). *Animal Behavior. How and Why Animals do the Things They Do* (pp. 1-31). Santa Barbara: Praeger.

Vera Laura Spindler Díaz
José Antonio González Oreja
Facultad de Ciencias Biológicas
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla
gjonzorj@hotmail.com



© **Angela Arziniaga**. De la serie *Lerrumbre y vida eterna X*. Impresión giclée intervenida.