

**Estudio sobre la relación entre el síndrome de audacia-agresividad y el éxito de apareamiento en papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*).
¿La consistencia de los comportamientos puede resultar atractiva?**



**Máster en Etología
Universidad de Córdoba
Curso 2012-13**

Trabajo Fin de Máster

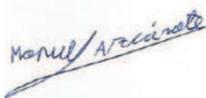
**Autor: Manuel Azcárate García (mazcarategarcia@gmail.com)
Director del Trabajo: László Zsolt Garamszegi
Tutor Académico: Alberto José Redondo Villa**

**Estudio sobre la relación entre el síndrome de
audacia-agresividad y el éxito de apareamiento
en papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*).
¿La consistencia de los comportamientos
puede resultar atractiva?**

**Trabajo Fin de Máster
Perfil: Investigador**

**Máster en Etología
Universidad de Córdoba
Curso 2012-13
Septiembre del 2013**

El alumno



Manuel Azcárate

VºBº Director del Trabajo



László Zsolt Garamszegi

VºBº Tutor Académico



Alberto José Redondo

Estudio sobre la relación entre el síndrome de audacia-agresividad y el éxito de apareamiento en papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*). ¿La consistencia de los comportamientos puede resultar atractiva?

Manuel Azcárate García

Índice

I.	Resumen.....	1
II.	Introducción.....	2
	(1) El estudio del SYD en el papamoscas collarino.....	8
III.	Material y métodos.....	10
	(1) Especie y área de estudio.....	10
	(2) Métodos generales.....	12
	(3) Agresividad.....	13
	(4) Audacia.....	14
	(5) Éxito y velocidad de emparejamiento.....	14
	(6) Tratamiento de los datos y análisis estadísticos.....	15
	(7) Nota ética.....	17
IV.	Resultados.....	18
V.	Discusión.....	20
	(1) La consistencia de los comportamientos (SYD) y la eficacia biológica.....	21
	(2) El tipo de conducta (BT) y la eficacia biológica.....	23
VI.	Conclusiones.....	25
VII.	Agradecimientos.....	26
VIII.	Bibliografía.....	26

Resumen

El estudio sobre la personalidad animal, definida como la consistencia de un rasgo de comportamiento en un individuo a través del tiempo y contextos, ha cambiado nuestra perspectiva sobre la evolución del comportamiento en las últimas décadas. Diversas investigaciones profundizan en el estudio de conjuntos de caracteres correlacionados consistentemente denominados síndromes. Estos tienen una gran importancia evolutiva al limitar la plasticidad de los rasgos

comportamentales, pero su estudio por definición está restringido a nivel población. Para abordar esta limitación utilizaremos el novedoso concepto de “desviación del síndrome”. Esta nueva perspectiva nos permite el estudio del síndrome a nivel de individuo dentro de una escala continua mediante la observación de la variación individual respecto a un hipotético síndrome perfecto. Con este concepto analizamos la relación de la consistencia y el tipo de comportamiento (behavioural type, BT) de un síndrome con la eficacia biológica (fitness) en una población salvaje de papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*). En los resultados obtuvimos que ni el BT ni la consistencia afectó a la velocidad de emparejamiento, sin embargo, presentar consistencia individual en nuestro síndrome resultó ser un carácter atractivo para las hembras, favoreciendo el éxito de emparejamiento en estos paseriformes, no siendo así con el BT. Estos resultados pueden ser relevantes para el conocimiento sobre los posibles mecanismos que actúan en la evolución y mantenimiento de los diferentes comportamientos en las poblaciones de papamoscas en su medio natural.

Introducción

Desde el punto de vista psicológico, sabemos desde hace tiempo de la existencia de diferentes personalidades en humanos. También sabemos que otras especies (como por ejemplo perros, gatos o roedores de laboratorio) exhiben consistencias individuales en configuraciones particulares de comportamiento, a las que se les define como “**tipo de conducta**” (behavioural type, BT) (Bell and Sih, 2007). Sin embargo, desde un punto de vista más evolutivo podemos definir al “**BT**” como la variación en el nivel de expresión de un comportamiento (por ejemplo dentro del eje cobardía-audacia), “**personalidad animal**” como la consistencia de un solo rasgo de comportamiento en un individuo a través del tiempo y contextos (donde el contexto es un gradiente ambiental), y a “**síndrome de comportamiento**” como el conjunto de comportamientos que son funcionalmente diferentes y están correlacionados el uno con el otro (Caja 1). Recientes trabajos sugieren que los conceptos de personalidad y de síndromes de comportamiento se aplican a lo largo de todo el reino animal (Bell et al., 2009; Garamszegi et al., 2012; Gosling, 2001; Smith and Blumstein, 2008). Como consecuencia, en los últimos años el estudio de la variación en el comportamiento animal a nivel intra- e inter-individual ha sufrido un importante cambio, pasando de ser considerado como un elemento que solo producía ruido en nuestros resultados, y que no merecían mayor interés, a

convertirse en uno de los puntos clave en los estudios sobre la producción y mantenimiento de las diferentes personalidades de comportamiento animal, sobre los que recaen importantes consecuencias ecológicas y evolutivas (Reale et al., 2010a). Algunos ejemplos lo podemos encontrar en diversos trabajos que, dentro del marco teórico de la variación de personalidad, profundizan en mecanismos evolutivos tales como los procesos de selección dependientes de la frecuencia, la variación espacial de los individuos o poblaciones bajo condiciones específicas, el

Caja 1. ¿A que llamamos rasgos de personalidad?: Definición por agrupación y repetibilidad

En el presente artículo definiremos a los rasgos de personalidad según estos dos criterios:

Réale (2007) propone una agrupación de los rasgos de personalidad en 5 categorías fundamentales, a partir de las cuales se pueden definir y clasificar los datos obtenidos en nuestros estudios en diferentes contextos. Estas son: (1) *actividad*, el nivel de actividad general de un individuo; (2) *exploración-avoidancia*, respuesta individual a situaciones novedosas, como nuevos hábitats u objetos nuevos en una zona conocida; (3) *audacia-cobardía*, respuesta individual ante situaciones de riesgo (pero no ante situaciones nuevas), tales como respuestas a depredadores o humanos; (4) *agresividad*, respuesta agonística individual hacia conespecíficos y (5) *sociabilidad*, respuesta individual a la ausencia o presencia de conespecíficos (no incluida la agresividad), en la que individuos sociables buscan la presencia de conespecíficos mientras que los insociables la evitan. Aunque estas categorías no recogen todos los tipos de comportamientos que podemos medir en nuestras investigaciones sobre personalidad (véase por ejemplo el canto), nos resultara de gran utilidad para el presente estudio de los síndromes, ya que agrupa las medidas más generales. Finalmente también debemos considerar que, según Réale (2007), estos rasgos deben presentar tres características fundamentales para poder ser medidos y categorizados. Estas son: (1) la existencia de una variación fenotípica entre los rasgos y entre individuos dentro de la población, (2) que presenten una base genética (sean heredables) y (3) que exista repetibilidad, la cual puede ser usada como la primera estimación de la consistencia individual de un rasgo.

En un contexto más amplio, cabe profundizar en el concepto de “repetibilidad”, la cual entendemos como la proporción de la variación en el comportamiento entre los individuos relativo a la variación total, y que es reproducible a través de la repetición de medidas de un mismo individuo en el grupo. Según esta definición, todos los rasgos comportamentales que demuestran repetibilidad pueden considerarse como rasgos de personalidad. De este modo, cuando los individuos se comportan consistentemente a través del tiempo, y a su vez existe una gran variación en el comportamiento entre los diferentes individuos, es cuando estos son más repetibles (Bell et al., 2009; Nakagawa and Schielzeth, 2010). Este concepto es un elemento clave en el estudio del comportamiento en general y especialmente relevante en personalidad animal, ya que ésta se focaliza en la consistencia entre las diferencias individuales en el comportamiento de un grupo de individuos.

equilibrio dinámico de las especies o las repercusiones de dicha variación en la eficacia biológica (fitness) (Dingemanse and Wolf, 2010; Wolf and Weissing, 2010). Incluso hay estudios recientes que afirman que la personalidad, junto con la psicología y las estrategias vitales (life history) pueden conformar un marco teórico heurístico que explique el comportamiento, psicología o diferencias demográficas dentro y entre poblaciones y también especies (Reale et al., 2010b).

Varios de estos estudios han dirigido su interés hacia dos cuestiones clave, las cuales se pueden abordar desde los dos enfoques comentados anteriormente, de un único rasgo comportamental (personalidad), o del de diferentes comportamientos simultáneamente (síndromes) (Dingemanse et al., 2010; Dingemanse and Wolf, 2010). Estas cuestiones son: (1) ¿Por que existe una variación en el comportamiento de los individuos de una misma población cuando estos se están viendo sometidos a las mismas condiciones ambientales? (Stamps, 2007), y (2) ¿porque existe consistencia individual de estas variaciones, altamente estructuradas, entre diferentes sujetos a través del tiempo y del espacio ante diferencias en factores ecológicos clave? (Stamps, 2007; Wolf and Weissing, 2012).¹

Diversos estudios han demostrado que la personalidad puede ser un rasgo importante evolutivamente hablando (Dingemanse and Reale, 2005; Garamszegi et al., 2012; Sih et al., 2004a; Smith and Blumstein, 2008; Wolf and Weissing, 2012). La existencia de variación en los comportamientos de personalidad está sistemáticamente asociada al uso de diferentes estrategias vitales relacionadas con la mortalidad y la fecundidad de los individuos (Biro and Stamps, 2008; Wolf and Weissing, 2012). Esta relación es contemplada en uno de los recientes trabajos de Wolf y Weissing (2012), donde exponen algunos ejemplos dentro de las 14 implicaciones evolutivas y ecológicas de la personalidad animal que proponen. Por ejemplo, los individuos que asumen un mayor riesgo hacia depredadores se

¹ Cabe destacar que cuando en este contexto hablamos de “**consistencia**”, no queremos decir que los individuos no puedan cambiar el valor de sus rasgos comportamentales con la edad o las condiciones del medio, sino que las diferencias entre ellos se mantienen en gran medida (Reale, 2007) ya que presentan un alto carácter jerárquico entre los individuos (Bell and Sih, 2007; Herczeg and Garamszegi, 2012). Por ejemplo, si hablamos de la agresividad, los individuos pueden aumentar o disminuir su nivel de este rasgo (dicho nivel solo lo podemos conocer si conocemos la distribución en la población entera, por lo que debemos enfocarnos, en este caso, a nivel de población) según si se enfrentan a un contexto en presencia de depredadores o no, pero los individuos que eran más agresivos en uno de los contextos seguirán siendo de los más agresivos en el otro, aunque el nivel de agresividad que presenta a nivel individual haya variado.

enfrentan a una mortalidad más temprana en comparación a los que asumen menos riesgo o, en el caso del comportamiento exploratorio, la tendencia a una mayor dispersión por nuevas zonas puede aumentar la exposición a parásitos y patógenos respecto a los individuos que muestren menor tendencia a este comportamiento.

Sobre la relación de la personalidad con variables reproductivas, Schuett et al. (2010) realizan una disección de como la selección sexual puede contribuir a la generación de personalidades en animales y por ello afectar a su eficacia biológica. En dicho trabajo analiza también el papel de la consistencia en la personalidad y el BT como señales honestas a la hora de elegir pareja. Propone que la preferencia por una pareja u otra puede deberse a : (1) que la personalidad sea un indicador fiable de beneficios directos (como por ejemplo de mayor cuidado parental o mayor capacidad de encontrar alimento) o indirectos (tiene genes que incrementan su eficacia biológica) que lo hará más deseable a la hora de encontrar pareja (figura 1), o (2) en el caso de la consistencia, la preferencia puede orientarse hacia los individuos predecibles que permitan ajustar su propio comportamiento al de la pareja predecible para obtener la mayor eficacia biológica posible. Aunque también sería plausible el caso contrario, en el que la preferencia puede dirigirse hacia individuos menos consistentes en su comportamiento, ya que podrían presentar una mayor flexibilidad de adaptación ante cambios en su entorno, siendo este un carácter deseable para la descendencia.

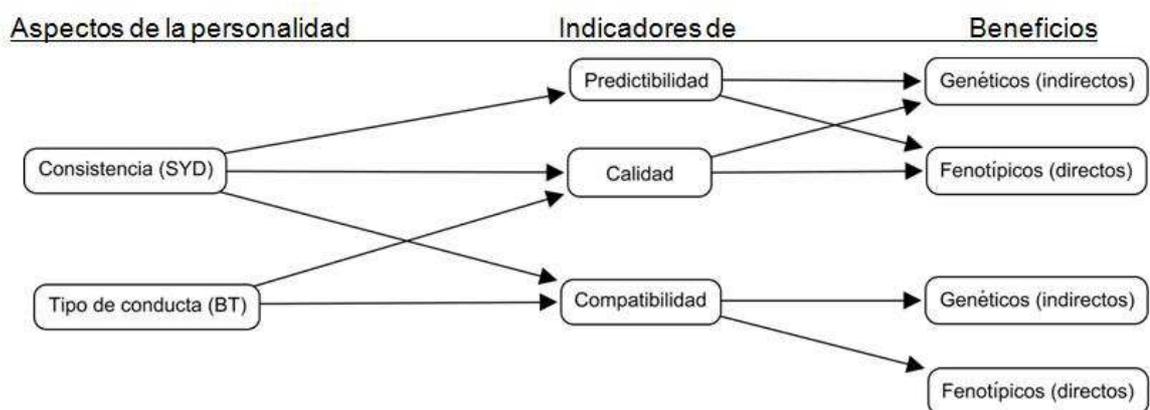


Figura 1. Modificación de la gráfica de Schuett et al. (2010). Relación de aspectos de la personalidad con posibles beneficios de la pareja. En ella vemos los dos principales aspectos de la personalidad animal: la consistencia comportamental (SYD) a través de tiempo y contextos, y la variación en el nivel de expresión del comportamiento (tipo de conducta, BT).

Dentro del campo de la personalidad animal nosotros nos centraremos en el estudio de la correlación entre los rasgos de comportamiento que conforman los síndromes. Estos presentan una gran importancia y consecuencias a nivel evolutivo en los individuos (Sih et al., 2004a), debido entre otras causas, a que producen una reducción de la capacidad de variación de los rasgos comportamentales de manera independiente. Estas consecuencias producidas por la conexión entre rasgos se manifiesta en (1) una reducción de la plasticidad comportamental que pueden presentar los sujetos (no pueden cambiar el tipo de comportamiento a diferentes contextos de una manera tan flexible como sería si fueran independientes). En consecuencia, (2) no pueden alcanzar comportamientos óptimos en todos los contextos (por ejemplo, el ser “audaz” puede ser beneficioso frente a los congéneres, pero costoso en presencia de depredadores). Además, (3) es una de las principales causas de mantenimiento de la variación individual en el comportamiento dentro de una población (Dingemanse et al., 2010; Garamszegi et al., 2012; Sih et al., 2004a).

Otra de las principales características de los síndromes es que estos se presentan a nivel de población, ya que para que podamos detectar este tipo de consistencia de correlaciones fenotípicas entre los individuos necesitamos una muestra de sujetos entre los que comparar (Garamszegi et al., 2012; Herczeg and Garamszegi, 2012; Sih et al., 2004a; Wolf and Weissing, 2012). Esta característica ha sido uno de los principales inconvenientes que encontramos en el estudio de los síndromes, teniendo como consecuencia que los estudios en este tema se focalicen en observar y comparar poblaciones sujetas a regímenes selectivos diferentes. Sin embargo, para hacer implicaciones evolutivas necesitamos trabajar a nivel de individuo, de modo que podamos demostrar si el comportamiento consistente es heredable y si los individuos que se comportan consistentemente tienen una mayor o menor eficacia biológica. Dingemanse et al (2010), en un artículo sobre las normas de reacción, propone el estudio de la personalidad animal basada en la repetición de medidas de un rasgo de personalidad en los mismos individuos a través de diferentes gradientes ambientales, permitiéndonos separar la personalidad de la plasticidad comportamental, y estudiar su interacción. Esto nos permite un adecuado estudio de la “personalidad animal”, la cual está basada en un solo rasgo de comportamiento, pero no resulta adecuada para el análisis de la consistencia en los

“síndromes”, basados en la correlación de diferentes rasgos a nivel de población. Recientemente se ha desarrollado un nuevo marco teórico, el de la “**desviación del síndrome**” (syndrome deviation, SYD), el cual nos permite comparar diferentes rasgos de personalidad (tras estandarizar sus datos dentro de un rango de igual escala) y describir cuanto se aleja el comportamiento de un individuo de un hipotético síndrome perfecto dentro de una población (figura 2), ofreciendo la ventaja de poder estudiar las correlaciones de un síndrome a nivel de individuo (de otra forma solo podríamos verlas a nivel de poblaciones) (Garamszegi and Herczeg, 2012; Herczeg and Garamszegi, 2012).

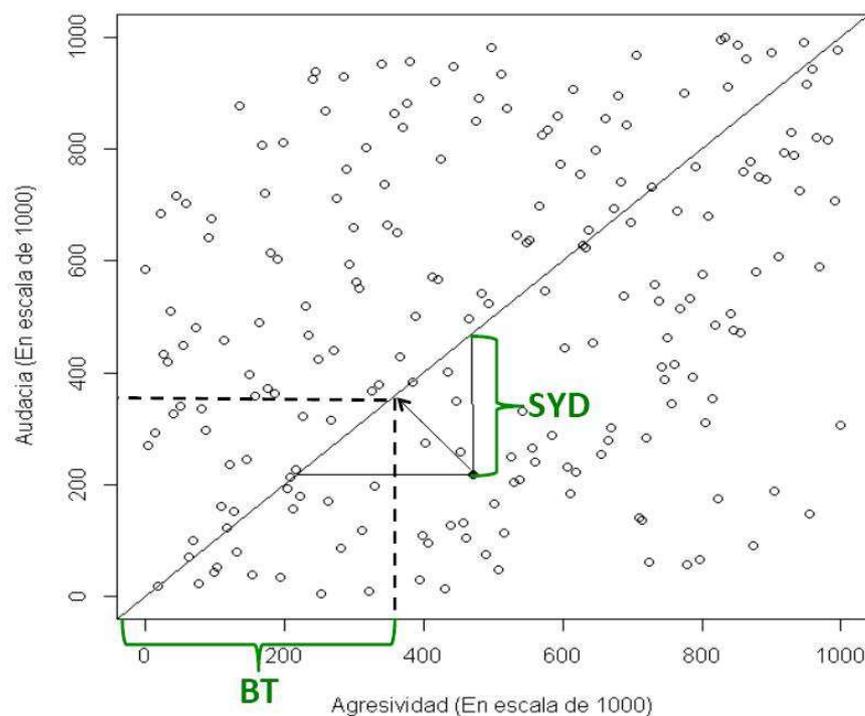


Figura 2. Ejemplo del SYD: Tras estandarizar ambos rasgos dentro de un rango de 1000, cada punto representa a un individuo y la pendiente es el hipotético síndrome perfecto (donde un individuo tiene el mismo valor de rango en los dos rasgos y por tanto los rasgos tienen una $r=1$). El valor del SYD (el cual es representado en la figura con la posición del punto oscuro respecto a la pendiente) se toma de la distancia de la desviación de este síndrome perfecto, por lo que valores más pequeños del SYD representa mayor consistencia comportamental del síndrome. El BT está representado por los valores de los rangos (la altura a la que está situado el punto oscuro en ambos ejes). Puntos en valores más altos, por ejemplo, en el rango de agresividad significa que son individuos más agresivos.

La teoría del SYD está en pleno proceso experimental y aun no existen estudios previos con los que comparar su eficacia. Para colmar esta laguna en nuestro conocimiento, en el presente trabajo estudiaremos la relación entre el BT, la consistencia de un síndrome de comportamiento medida por el SYD y la eficacia biológica, ya que esperamos que si el grado por el cual los individuos se ajustan al síndrome perfecto (es decir, el nivel de consistencia entre sus rasgos de

comportamiento, que define el SYD) es un rasgo individual y este puede ser objeto de selección, el SYD tiene que demostrar repetibilidad dentro los individuos y estar relacionado con la eficacia biológica.

El estudio del SYD en el papamoscas collarino

Para la obtención de datos relevantes, realizaremos un estudio de campo con los machos de una población húngara de papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*), una especie migratoria de paseriforme que anida en oquedades. Estas aves muestran unos patrones de conducta muy elaborados que han sido objeto de intensos estudios de campo sobre la función evolutiva del comportamiento. Varios de estos estudios demuestran que dichos individuos presentan una alta consistencia en sus comportamientos de personalidad a nivel individual, y a través del tiempo (Garamszegi et al., 2009; Garamszegi et al., 2006). Teniendo en cuenta esto y la preferencia que muestran por anidar en las cajas nido, esta especie nos resulta un buen objeto de estudio de los síndromes de comportamiento en relación a la eficacia biológica en estado de libertad. Sobre la realización del estudio en dichas condiciones de libertad queremos remarcar que, pese a tener obvios inconvenientes de recaptura e imprevisibilidad de diversos factores, ofrece una serie de ventajas respecto a la repetibilidad de las medidas de comportamiento, ya que en su entorno natural los animales se encuentran en un ambiente con el menor estrés posible que pueda modificar dichas medidas y hacernos obtener resultados irrelevantes a nivel biológico (Biro, 2012). Por ello, trabajos como el de Bell et al. (2009) apoyan la realización de estudios en su medio natural, ya que demuestran que los comportamientos son más repetibles en el campo que en condiciones de laboratorio. Esto es debido posiblemente, según justifica la autora y sus colaboradores, a que la gran varianza ambiental que hay en el medio natural permite la expresión de mayor variedad en el comportamiento entre los individuos, incrementándose así la repetibilidad.

Bajo estas condiciones y mediante el marco teórico del SYD comprobaremos la presencia de un efecto de la consistencia y el BT sobre la eficacia biológica.

En nuestro trabajo la eficacia biológica estará representada por el **éxito de emparejamiento** (si llegan a poner un nido con huevos o no) y la **velocidad de emparejamiento**. Ambos caracteres poseen una gran la importancia evolutiva en

general y específicamente en el papamoscas. Diversos estudios sobre la eficacia biológica utilizan frecuentemente la primera medida, ya que obviamente el tener éxito en conseguir pareja y llegar a reproducirse es un carácter fundamental para la eficacia biológica. La segunda variable también es muy utilizada, ya que refleja que, probablemente, los machos que encuentran más rápido y en fases más tempranas de la temporada de cría pareja resultan más atractivos para las hembras, por lo que tendrán más probabilidades de tener descendencia (Buchanan and Catchpole, 1997; Garamszegi et al., 2005; Reid and Weatherhead, 1990).

Por otro lado, el síndrome con el que comprobaremos la relación de estos componentes de la eficacia biológica es el síndrome de **audacia** (riesgo tomado ante un depredador) y **agresividad** hacia conespecíficos del mismo sexo. En diversos artículos se hace referencia a como los síndromes pueden afectar a diferentes factores ecológicos de una especie determinada. Algunos de estos son: (1) el rendimiento de la especie y los límites de su distribución y abundancia, (2) su capacidad de interacción con otras especies, (3) su dinámica de poblaciones, (4) su capacidad de respuestas a cambios en el medio o a (5) su capacidad de invasión ecológicas (Sih et al., 2012). Además de presentar estas implicaciones, el caso concreto de la correlación entre estos dos rasgos (audacia y agresividad) resulta especialmente relevante, ya que presentan una alta repetibilidad (Garamszegi et al., 2012; Garamszegi et al., 2006), está altamente reconocida y comprobada en varios estudios a través de diferentes especies (Bell and Stamps, 2004; Garamszegi et al., 2013; Groothuis and Carere, 2005; Huntingford, 1976; Riechert and Hedrick, 1993) y se ha observado su cercana conexión con la eficacia biológica (Ariyomo et al., 2013; Dingemanse and Reale, 2005; Smith and Blumstein, 2008), ya que puede facilitar el éxito de forrajeo, dispersión, de reproducción o de supervivencia (en algunos casos) (Ariyomo et al., 2013; Biro and Stamps, 2008; Smith and Blumstein, 2010; Stamps, 2007) o tener consecuencias negativas en la longevidad y éxito reproductivo en los individuos que asumen mayores riesgos en, por ejemplo, un contexto con depredadores (Smith and Blumstein, 2008; Stamps, 2007). Concretamente en el papamoscas estos dos rasgos tienen una gran importancia evolutiva, ya que en diversos trabajos se ha comprobado que dichas variables resultan determinantes en diferentes interacciones de la especie (macho-macho, macho-hembra, con depredadores, etc.), afectando a muy diversos contextos (territorio, pareja,

alimentación, etc..) y pudiendo llegar a ser un potencial objeto de selección, definiendo los compromisos (trade-offs) que afectan a la reproducción de la especie y a las estrategias vitales que pueden adoptar (Garamszegi et al., 2009; Garamszegi et al., 2008; Garamszegi et al., 2006).

Nuestro objetivo es realizar un estudio sobre la relación de la consistencia de un síndrome y el BT con la eficacia biológica, a través de un estudio con datos de varios años (2007-2013) de una población de papamoscas collarinos. Este trabajo presenta como novedad la utilización del SYD como medida de consistencia a nivel individual de un síndrome. Con tal objetivo nos planteamos dos preguntas principales con una importante significancia biológica: 1) ¿Cómo afecta la consistencia del síndrome audacia-agresividad a la eficacia biológica? y 2) ¿Cómo afecta el nivel de BT de audacia-agresividad a la eficacia biológica? Para la primera pregunta nuestra predicción es que machos que muestren mayor consistencia (valores de SYD más bajos) encontraran antes pareja al ser preferidos por las hembras, ya que al resultar más predecibles, las hembras pueden ajustar mejor su comportamiento para obtener un mayor éxito en la cría. En adición, esperaríamos que en el caso de los individuos más audaces y agresivos, el poder mantener consistentemente este comportamiento seria también una señal de calidad, ya que este requiere unos costes (Schuett et al., 2010) y por ello resultara más atractivo a las hembras, mejorando así su eficacia biológica. Para la segunda cuestión esperaríamos que los individuos que muestren un BT de niveles más altos (es decir, son más audaces con los depredadores y más agresivos con los conespecíficos) sean más atractivos para las hembras. Esto sería debido a que indican que son individuos de mayor calidad (al sobrevivir asumiendo más riesgo ante depredadores y por enfrentarse a coespecíficos sin sufrir heridas). Además también seria predecible que esta facilidad para encontrar pareja se vea aumentada por la mayor calidad de los sus zonas de cría, ya que estos defienden mejor su territorio y pueden obtener las mejores áreas donde anidar (menos depredadores, menos estrés).

Material y métodos

Especie y área de estudio

Para el estudio utilizamos una población húngara de papamoscas collarino (Imagen 1) que ha sido objeto de diferentes trabajos científicos desde 1981, y en la

que desde el año 2007 se realizan investigaciones sobre personalidad animal. Dicha población se encuentra en la zona de las montañas Pilis (47°43'N, 19°01'E), en un área boscosa con predominio del roble, dentro del Parque Nacional Danubio – Ipoly, situadas al norte de Budapest. Este es con sus 603,14 km² el parque nacional más extenso de Hungría.



Imagen 1. Macho de papamoscas collarino. Fotografía tomada por Miklos Laczi.

Después de realizar su migración desde sus áreas de invernada en Sudáfrica, los machos de papamoscas collarino llegan a sus zonas de cría en los bosques europeos antes que las hembras (Cramp and Perrins, 1993). De inmediato comienzan a ocupar y defender las cajas nido o cavidades naturales, alrededor de las cuales establecen pequeños territorios en los que cantan y se exhiben antes las hembras que van llegando también a estas zonas de cría. La calidad del agujero donde anidan y de los alrededores influye de manera determinante en el apareamiento y el éxito reproductivo de los machos (Part, 1994). Estos a menudo se involucran en disputas territoriales. Tras su llegada, las aves con varios territorios o territorios variables pueden buscar nuevas áreas de reproducción desocupadas, que son muy abundantes en las zonas de cajas nidos artificiales, o pueden tratar de obtener un agujero ocupado con un macho residente. Los machos residentes son muy intolerantes con estos intrusos conoespecíficos en sus territorios, ya que son potenciales competidores por sus hoyos de nidada (Cramp and Perrins, 1993). Cuando llegan las hembras, estas eligen entre los machos que se exhiben a su pareja, para a continuación, construir el nido ellas solas y realizar una puesta de entre 6 y 7 huevos. Ambos sexos realizan cuidado parental en la fase de cría. Finalmente, tras abandonar las crías el nido, se preparan para la migración en sus áreas de invernada subsaharianas a principio de otoño (Garamszegi et al., 2009).

Métodos generales

El procedimiento por el que obtuvimos los datos de audacia y agresividad consistió en una serie de tests sobre personalidad que lleva realizando el grupo de Ecología Comportamental en el Departamento de Zoología y Ecología Sistemática de la Universidad Eötvös Loránd de Budapest en esta misma zona desde el 2007². Los tests se realizaron con la llegada de los machos a las áreas donde están situadas las cajas nido, en la primera quincena de abril, y la toma de datos se extiende hasta la época de incubación a principios de mayo. Para la realización de los tests utilizamos unos machos estímulo que son capturados en los primeros días de campo de la temporada en zonas distantes. Durante la toma de datos estos eran colocados en pequeñas jaulas de 15x20 y 15 cm de alto (las cuales iban tapadas con un trapo para mayor bienestar del ave). En cada temporada se utilizan diferentes aves estímulo (4 machos en este año por ejemplo) para controlar este posible factor de confusión sobre los machos residentes en el apartado estadístico (Garamszegi et al., 2006). El periodo de esta toma de datos lo iniciábamos desde las 6:30 a.m. hasta las 13:00 p.m. ya que es cuando esperamos mayor actividad. Cuando localizábamos a un macho que estuviera cantando en la caja nido o mostrando el orificio de entrada (señal inequívoca de cortejo y de que considera la caja nido como su territorio) iniciábamos la toma de datos siempre en el mismo orden. Preferimos mantener un orden fijo, ya que esto nos garantiza que todas las aves se han visto sometidas a las mismas situaciones, permitiéndonos la comparación. Además, hay recientes trabajos como el de Bell (2013) que apoya este sistema para estudios de síndromes con las características que presentan trabajos como el nuestro. También nos asegurábamos de que el macho no tuviera pareja, por lo que si durante el test observábamos la presencia de una posible compañera finalizábamos inmediatamente y no capturábamos al individuo. En caso contrario, al finalizar la toma de datos procedíamos a la captura del macho (solo en el caso de que fuera la primera vez que lo veíamos y no estuviera todavía identificado) mediante una puerta metálica que colocábamos en la caja nido, la cual se cerraba al

² **Nota:** Considero importante aclarar que yo solo participe en el proyecto en el transcurso de este año 2013 (de marzo a julio). Durante dicho periodo realice, junto con el resto del equipo, todas las tareas nombradas en el artículo (realización de tests, toma de datos, captura y mantenimiento de las aves, creación de bases de datos, análisis estadísticos, chequeo de cajas nido, etc...). Las tareas de años anteriores fueron plenamente realizadas por el grupo de personalidad de la Universidad Eötvös Loránd, mediante el mismo protocolo de trabajo. Los datos que se obtuvieron en estos años se me facilitaron amablemente para el análisis del presente estudio.

entrar el ave. Tras su captura se tomaban las medidas fisiológicas necesarias y se liberaba de nuevo tras su anillamiento.

Agresividad

Primero realizábamos el test de agresividad (imagen 2). Este consistía en la colocación de uno de los machos estímulo sobre un taburete muy cerca de la caja nido (a medio metro o menos aproximadamente). Tras su colocación, el investigador retiraba el trapo para mostrar al ave y volvía a su puesto de vigilancia situado a una distancia suficiente para no perturbar al residente (25-30 metros). Tras la localización visual del ave residente en las cercanías de la caja nido comenzábamos a cronometrar el tiempo que tardaba en posarse sobre la jaula del macho estímulo (latencia), cuando lo hacía, anotábamos el resultado en nuestro cuaderno de campo. Si superaban el tiempo máximo de 5 min sin posarse, finalizaba el test y se trataba al macho residente como “no agresivo”, anotando un tiempo de 301 segundos. También obtuvimos varios resultados de 0 segundos, los cuales correspondían a cuando el macho residente se posaba sobre la jaula del estímulo durante el tiempo en que el investigador volvía a su puesto de observación. Estos criterios han proporcionado una distribución con inflado de ceros (zero-inflated) y censurada (censored) con los que trabajamos mediante la utilización de los rangos de los datos obtenidos (ver bajo). Para más detalles ver Garamszegi et al. (2009). Como podemos observar, la variable de latencia que obtenemos por este sistema es la inversa de la agresividad, es decir, las aves que muestran mayores latencias son las que consideramos menos agresivas y a la inversa. Además, dicha variable también es útil para predecir otras posibles características de la agresividad, como puede ser el número de ataques en un tiempo dado (Garamszegi et al., 2006).



Imagen 2. Test de agresividad. Fotografía tomada por Miklos Laczi.

Audacia

A continuación iniciábamos el test de audacia. La distancia a la cual un ave vuela para escapar de un potencial depredador (en este caso, de un humano) es una variable conocida como FID (flight initiation distances) y en la literatura aparece como una estimación inversa de la audacia (Blumstein, 2006; Carrete et al., 2011; Møller, 2010; Møller et al., 2008). Por ello, nuestro test consistía en aproximarse a la jaula del macho estímulo, donde estaba posado el residente tras finalizar el test de agresividad, desde nuestro puesto de observación (a unos 25-30 metros). La aproximación la realizábamos a un paso normal hasta que saliera volando el residente, tras lo cual parábamos de andar y esperábamos un tiempo prudencial (entre 1 y 2 minutos aproximadamente) por si volvía. Si esto ocurría, continuábamos aproximándonos a la jaula hasta que llegásemos a una distancia en la que ya no volviera a posarse sobre esta. Finalizábamos midiendo la distancia con el número de pasos (1 paso = 1 metro aproximadamente) y anotándola en el cuaderno de campo. Para más detalles ver Garamszegi et al. (2009; 2008)

Éxito y velocidad de emparejamiento

Tras el comienzo de las primeras puestas en mayo, realizábamos un mínimo de dos visitas semanales a las áreas de cría donde chequeábamos todas las cajas nido. En dicho proceso anotábamos si había nido y en qué fase de construcción, la fecha de puesta de los huevos, el número de estos, el número de pollos nacidos, su edad o si el nido había sido depredado o abandonado. Estos chequeos duraban hasta mediados de junio, fecha en la que los pollos abandonan el nido. También durante esta fase se realiza el reconocimiento de los padres que correspondían a cada puesta mediante su captura en las fases menos sensibles de la cría. Para los datos de éxito de emparejamiento utilizamos un código binomial, en la que 1 correspondía al caso de que el nido del macho residente tuviera huevos y 0 cuando no tenía nido o no había puesta. Por otro lado, para calcular la velocidad de emparejamiento, utilizábamos la diferencia entre la fecha de puesta del primer huevo y el primer día que vimos a esa ave durante las observaciones de los comportamientos (ya que pueden indicar la fecha de llegada). Asumimos que los machos que tuvieron crías más rápidamente son los más atractivos para las hembras.

Tratamiento de los datos y análisis estadísticos

Mediante los procesos mencionados anteriormente, entre todo el equipo obtuvimos datos de 56 machos en el presente año 2013. Estos fueron añadidos a la base de datos de la que dispone el grupo de investigación desde el año 2007 sobre el papamoscas. De esta base de datos eliminamos los datos repetidos de un mismo macho en diferentes años para evitar problemas de pseudoreplicación (en total redujimos los datos de 29 machos). El criterio que se siguió para esta eliminación fue: (1) eliminar los datos que estuvieran incompletos, y si seguía habiendo datos repetidos de otros años, (2) se elegía al azar cual usaríamos para este estudio. Finalmente dispusimos de datos de agresividad y audacia de 208 machos para realizar nuestro análisis (2013=56, 2012=20, 2011=48, 2010=31, 2009=33, 2007=20). Lamentablemente no todos estos machos disponían de datos completos de las variables de cortejo y creación de nido, por lo que el número de individuos que podíamos utilizar para cada una de las hipótesis se vio reducido a 49 individuos en el caso de la velocidad de emparejamiento, y a 137 en el éxito de emparejamiento.

Para la realización de todos los procesos estadísticos y creación de gráficas utilizamos el programa estadístico “R” versión 2.15.3 (2013-03-01). Para el análisis de los modelos lineales mixtos trabajamos con el paquete de R “lme4” en su versión 0.999999-2, y para las correlaciones con el paquete “Hmisc” en su versión 3.10-1.1.

El primer paso que realizamos fue crear rangos estandarizados tanto para las medidas de audacia como para las de agresividad. Esto fue necesario ya que para el estudio del síndrome y posterior obtención de las medidas de SYD y BT necesitamos transformar las medidas de agresividad y audacia a una misma escala que nos permita compararlas. Para dicha creación de rangos estandarizados usamos las siguientes formulas (ver Herczeg and Garamszegi, 2012 para más detalles):

$$y_i = ax_i + b$$

Donde y_i es el rango estandarizado y x_i es el rango original. Los valores de “a” y “b” utilizados para la estandarización los sacamos de:

$$a = (R_{\max}/2) / (x_{\max} - x_{\text{med}})$$

$$b = R_{\max}/2 - ax_{\text{med}}$$

Donde R_{\max} es el valor máximo del rango común que queremos crear (por lo que $R_{\max}/2$ es la mediana), x_{\max} es el valor más alto del rango original y x_{med} su mediana. En nuestro caso, para adecuarlo a nuestro número de muestra, creamos un rango de 1000 (R_{\max}) en ambos caracteres. Tras la creación de los rangos, utilizamos estos para obtener los valores de SYD (con los cuales vemos cuanto se aleja nuestro síndrome de un hipotético síndrome perfecto en los que ambos rasgos tienen una correlación de $r=1$) y de BT para el síndrome de audacia-agresividad mediante las siguientes ecuaciones:

$$\text{SYD}_{\text{aud-agr}} = |y_{\text{aud}} - y_{\text{agr}}|$$

$$\text{BT}_{\text{aud-agr}} = (y_{\text{aud}} + y_{\text{agr}}) / 2$$

El siguiente paso fue comprobar la fuerza y dirección de la relación entre estos caracteres mediante la realización de un test de **correlación de Pearson** utilizando los rangos estandarizados. Tras ello comenzamos con el análisis del efecto del SYD y el BT sobre el éxito de emparejamiento y la velocidad de emparejamiento mediante **modelos lineales mixtos** (Generalized linear mixed model, GLMM). Para nuestro primer modelo introdujimos a la velocidad de emparejamiento como variable dependiente y al SYD y BT como independientes. Además, añadimos la edad como factor fijo, y la hora y fecha de cortejo como covariables. Estas tres variables las introducimos por motivos biológicos, ya que tienen un importante peso en la variación del comportamiento del papamoscas. En el caso de la hora, está comprobado que la actividad territorial de defensa del nido del papamoscas decrece a medida que avanza el día (Lundberg and Alatalo, 1992). La fecha de cortejo también afecta a la velocidad de emparejamiento, ya que machos que llegan antes e inician su cortejo en fases más tempranas de la temporada, cuando la mayoría de las hembras aun no han llegado, tendrán más dificultades de emparejarse que otros que migren en unas fechas más avanzadas. Del mismo modo, los machos que lleguen en fases tardías tendrán más prisa y motivación, ya que sus expectativas de reproducirse esa temporada son más bajas, por lo que se mostraran más audaces y agresivos (Wolf et al., 2007). También añadimos una serie

de factores aleatorios de los que queremos controlar su efecto en nuestro estudio. Estos son el año y las aves estímulo utilizadas en los test. En este caso utilizamos un modelo gaussiano, por lo que realizamos una transformación a los datos que lo necesitaran, con el fin de asegurar la normalidad y homocedasticidad de estos y asegurarnos de que cumplen los criterios paramétricos. Este fue el caso de los datos de velocidad de emparejamiento y la hora, los cuales se transformaron mediante logaritmos. En nuestro segundo modelo utilizamos como variable dependiente al éxito de emparejamiento e introdujimos las mismas variables independientes (SYD y BT), factores fijos (edad), covariables (hora y fecha) y factores aleatorios (año y estímulo) que en el primer modelo. En este caso al tratarse de datos de 0 y 1 utilizamos la familia binomial en el modelo lineal mixto. En ambos modelos, a través de una serie de tests de diagnóstico, nos aseguramos de que, además de cumplir con las asunciones básicas de distribución normalidad de residuos y homocedasticidad en los casos que fuera necesario, cumplieran también con las asunciones de colinealidad y de ausencia de puntos influyentes, no encontrándose ningún indicio de valores atípicos (outliers) que produjeran una obvia desviación de las asunciones nombradas anteriormente.

El paquete lmr4 no ofrece en su análisis un valor de significancia (P) individual para cada una de las variables. No obstante, hay diversos métodos para obtenerlo. En nuestro caso lo hicimos mediante la comparación del modelo completo con un modelo reducido. El proceso consistía en comparar el modelo completo (cualquiera de los dos expuestos anteriormente) con una versión reducida del mismo modelo en la que eliminábamos la variable de la que queremos obtener su valor de P (el SYD o el BT por ejemplo). Esta comparación del modelo completo con el reducido la realizamos mediante una prueba de razón de verosimilitud (likelihood ratio test). El valor de P obtenido de esta manera, puede ser utilizado para expresar la significancia de la variable eliminada en el modelo reducido.

Nota ética

Una de las ventajas que tiene el trabajo de campo, es que nos permite obtener datos para nuestra investigación sin tener que mantener en cautividad a un gran número de individuos, evitándoles situaciones de estrés. Esto además de mejorar la fiabilidad de nuestros resultados (Biro, 2012) también tiene importantes

implicaciones en el bienestar del animal. Sin embargo, para la realización de nuestros tests hemos precisado de la captura de aves estímulo. Esta se ha realizado con todos los permisos necesarios. Durante la toma de datos, mientras estaban en las jaulas pequeñas, nos asegurábamos de que permanecieran todo el tiempo posibles tapados con una tela para reducir su estrés, y que dispusieran de alimento suficiente. La alimentación durante esta fase consistió en tenebrios (*Tenebrio molitor*). Además, las rejas de la jaula eran lo suficientemente estrechas para reducir la posibilidad de que el macho residente dañara al estímulo a través de ellas. Cuando finalizábamos los tests se volvían a colocar en unas jaulas individuales más grandes (40x24 cm y 40 cm de alto) en la cabaña de trabajo. Ahí se les suministraba comida y agua ad libitum y se les tapaba con una tela. Al finalizar la temporada de toma de datos, a primeros de mayo, se libero a las aves estímulo tras comprobar que estuvieran en buenas condiciones. En estudios anteriores se comprobó que estas aves, en su mayoría, llegan a criar en esa misma temporada (Garamszegi et al., 2009; Garamszegi et al., 2006).

Resultados

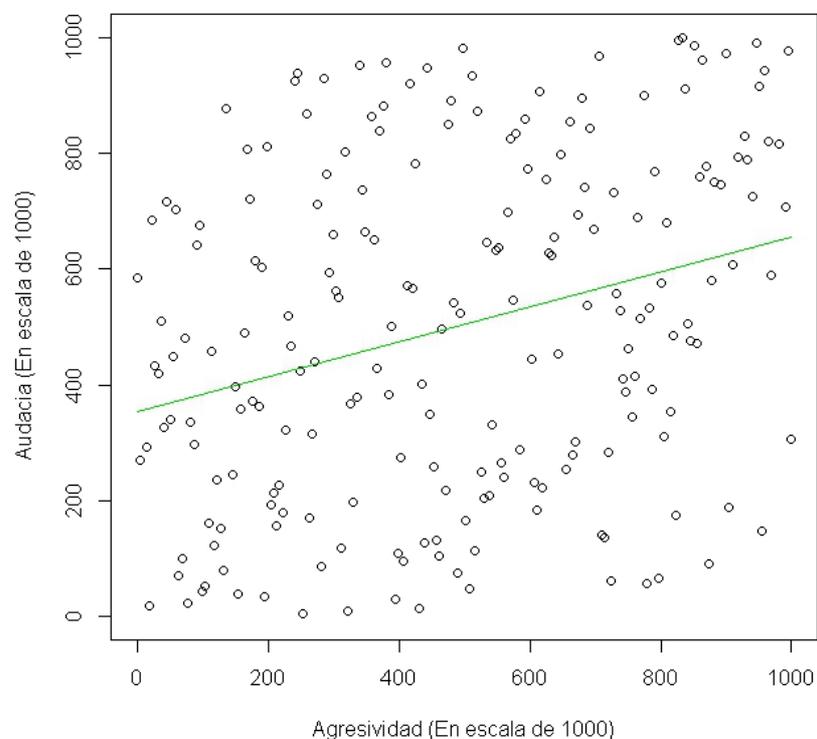


Figura 3. Diagrama de puntos donde podemos observar la correlación positiva entre la audacia y la agresividad (N=208).

Mediante un test de correlación de Pearson estudiamos la relación existente entre los rasgos de audacia y agresividad de nuestros datos. En el test obtuvimos una correlación positiva moderada pero muy significativa biológicamente ($r=0.29$, $N=208$, $P < 0,001$) por lo que podemos confirmar la existencia del síndrome audacia-agresividad en nuestra población (figura 3).

Al realizar el análisis de los GLMM, obtuvimos en el caso del modelo con la velocidad de emparejamiento como variable dependiente, que no existen resultados significativos del SYD o el BT (tabla 1).

Velocidad de Emparejamiento						
	Estimación	Error estándar	χ^2	Tamaño del efecto	Intervalo de confianza (95%)	p*
SYD	0.0001	0.0004	0.109	0.047	-0.237/0.324	0.742
BT	0.0003	0.0003	0.883	0.134	-0.153/0.400	0.348
Edad	-0.0931	0.1547	0.482	-0.099	-0.370/0.187	0.487
Hora	-0.4860	0.4756	3.127	-0.253	-0.499/0.030	0.077
Fecha	-0.0263	0.0144	2.632	-0.232	-0.482/0.053	0.105

Tabla 1. Resultados de los efectos fijos en los GLMM para la velocidad de emparejamiento teniendo como efectos aleatorios a las aves estímulo y el año. *Valores de P obtenidos de la prueba de razón de verosimilitud ($N=49$).

Sin embargo, en el segundo modelo con el éxito de emparejamiento si encontramos resultados significativos en el SYD. Esta variable presenta una P de 0.013 y un modesto (aunque pudiendo tener una significativa importancia biológica) tamaño del efecto de -0.211. Por otro lado, no encontramos resultados significativos con el BT (tabla 2). También cabe destacar el resultado significativo obtenido en la covariable “Hora”. En la figura 4 podemos ver que individuos más consistentes en el síndrome de audacia-agresividad tienen un mayor éxito a la hora de emparejarse durante la temporada de cortejo.

Éxito de emparejamiento						
	Estimación	Error estándar	χ^2	Tamaño del efecto	Intervalo de confianza (95%)	p*
SYD	-0.0028	0.0012	6.107	-0.211	-0.366/-0.045	0.013*
BT	-0.0010	0.0008	1.536	-0.106	-0.269/0.063	0.215
Edad	-0.3968	0.4766	0.686	-0.071	-0.236/0.098	0.408
Hora	0.5971	1.2351	5.080	0.193	0.026/0.349	0.024*
Fecha	-0.0524	0.0431	1.462	-0.103	-0.266/0.066	0.227

Tabla 2. Resultados de los efectos fijos en los GLMM para el éxito de emparejamiento teniendo como efectos aleatorios a las aves estímulo y el año. *Valores de P obtenidos de la prueba de razón de verosimilitud ($N= 137$).

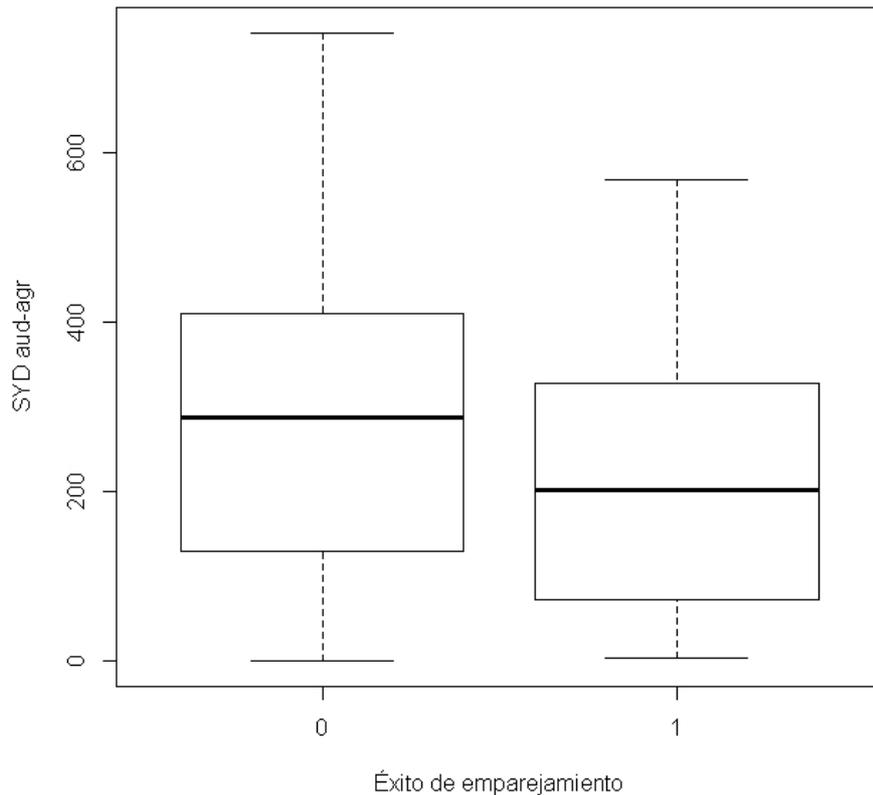


Figura 4. Diagrama de bigotes con el éxito de emparejamiento (0= no se emparejan y 1= se emparejan) frente al SYD aud-agr (N= 137).

Discusión

En investigaciones previas se ha comprobado la existencia de correlación entre diferentes caracteres de personalidad, conformando los síndromes (Garamszegi et al., 2012; Sih et al., 2004a; Sih et al., 2004b; Sih et al., 2012). Del mismo modo que también se ha observado la existencia de relación de los síndromes con la eficacia biológica a través de los diferentes estrategias vitales (Wolf et al., 2007).

Los resultados de nuestro estudio con el papamoscas collarino confirma la existencia de correlación entre los rasgos de audacia y agresividad a través de los años. Esta correlación pese a estar altamente comprobada en diferentes estudios (Bell and Stamps, 2004; Garamszegi et al., 2013; Groothuis and Carere, 2005; Huntingford, 1976; Riechert and Hedrick, 1993) no es raro que aparezca representada con bajos valores de r. Esto puede ser debido, entre otras causas, a las inexactitudes en la toma de datos que suelen acompañar a las puntuaciones de caracteres de personalidad en el medio natural y por distintos investigadores, a otros problemas que afecten a la repetibilidad o que no tengamos el poder estadístico

necesario para poder detectar efectos biológicos mayores (Garamszegi et al., 2012). Pese a ello, estos valores bajos pueden implicar (y de hecho lo hacen) una alta significancia biológica.

También encontramos que ni la consistencia ni el BT del síndrome de audacia-agresividad afectan significativamente a la velocidad de emparejamiento en esta especie (tabla 1). No obstante, si encontramos resultados significativos de la consistencia del síndrome sobre el éxito de emparejamiento. No siendo así con el BT (tabla 2)

La consistencia de los comportamientos (SYD) y la eficacia biológica

Encontramos especialmente destacable el resultado obtenido sobre la relación de la consistencia del síndrome con el éxito reproductivo, ya que dicha característica ha presentado un remarcado papel en la elección de pareja. Esto significa que los individuos que muestran una mayor consistencia en el síndrome de audacia-agresividad tienen mayor éxito para emparejarse. Trabajos como el de Dall et al. (2004) proponen que **los individuos pueden tener ventajas de mantener sus comportamientos de manera consistente ya que les permite ser predecibles en la competición por los recursos**. Existen diversas teorías que pueden explicar el porqué presentar un comportamiento de manera consistente en el espacio y en el tiempo puede favorecer, en este caso, el éxito de emparejamiento. Estas van desde facilitar que la hembra pueda seleccionar el tipo de comportamiento que más le interese en su futura pareja, a obtener beneficios del comportamiento predecible de los machos mediante el ajuste de su propia inversión en la cría para compensar el nivel de inversión que éstos presenten (Sanz et al., 2000). Otra teoría sobre la presentación de consistencia sería que los machos explotasen la predisposición de las hembras por ésta (explotación sensorial). Alternativamente, también podría darse el caso en el que sean las hembras quienes explotasen este comportamiento dirigiendo su evolución (Schuett et al., 2010).

Como hemos visto en los resultados, las hembras podrían favorecer, mediante sus preferencias, la consistencia en el comportamiento del síndrome audacia-agresividad, pero esta no va asociada a un BT concreto. Esto quiere decir que podrían variar dichas preferencias dentro del mismo carácter a nivel individual según las características propias de cada hembra (profundizaremos en este punto

más adelante, en el apartado del BT), o que sea la propia consistencia en el síndrome de audacia-agresividad la que actúe como un carácter atractivo por sí mismo. Esto podría deberse a que **dicha consistencia funciona como un indicador fiable de calidad del individuo, ya que el mantenerlo requiere unos costes que no todos los individuos pueden permitirse**. Algunos de estos serían: (1) costes de previsibilidad, ya que son señales sinceras sobre su comportamiento que pueden dar información no deseada a hembras que no les interese esa correlación de comportamientos concreto o a otros machos competidores (Schuett et al., 2010), (2) que simplemente indiquen mayor calidad del macho por tener ciertas capacidades físicas que le permita mantener ese tipo de comportamiento (Byers, 2007), o que, (3) al hablar de síndromes comportamentales, invariablemente tratamos con una escasa plasticidad fenotípica (la plasticidad fenotípica es “el cambio en la expresión fenotípica de un genotipo debido al ambiente” (Scheiner, 1993), y esta definición también se puede aplicar a la plasticidad comportamental), la cual limita al individuo haciéndole realizar comportamientos sub-óptimos en algunas situaciones (Sih et al., 2004b; Sih et al., 2012).

Siguiendo este último punto, los ambientes inestables pueden actuar como un factor importante también. Un ejemplo de comportamientos sub-óptimos debido a esta limitación producida por los síndromes pueden darse al tener un comportamiento más audaz debido a un síndrome en diferentes contextos (con o sin depredador por ejemplo), incluso cuando sería más beneficioso ser prudente en alguno de ellos. (Wilson et al., 1994). Otro ejemplo lo encontramos en el trabajo con insectos sociales de Jandt et al. (2013), en el que observaron como colonias con mayores niveles de BT en síndromes de agresividad o exploratorio tenían ventaja al enfrentarse por los recursos a otras colonias en ambientes pobres. Sin embargo, esto cambiaba al encontrarse en ambientes con mayor disponibilidad de recursos, en las que seguían enfrentándose a otras colonias como consecuencia de la baja plasticidad comportamental relacionada al síndrome, resultando en pérdidas de la progenie o trabajadoras sin implicar beneficios en forma de recursos. No obstante, esta reducida plasticidad comportamental también puede aportar sus ventajas, ya que en ambientes estables puede ser preferible tener una reducida variación en el comportamiento, que disminuya la posibilidad de error que podría presentar un comportamiento totalmente plástico, haciendo más efectiva la estrategia de la

consistencia (Sih et al., 2004a), pudiendo convertirse en una ventaja por la que pueden tener preferencias las hembras.

Respecto a la relación entre la consistencia medida a través del SYD y la velocidad de emparejamiento, obtuvimos que no existían resultados significativos. Este resultado puede deberse a que **sean otros rasgos los que favorecen esa primera preferencia de las hembras** en fases más tempranas del cortejo, o que estas vayan variando a lo largo de esta. También puede ser resultado del **bajo número de individuos de los que dispusimos** de datos lo suficientemente completos como para trabajar esta hipótesis o de la presencia de **diferentes factores de confusión, de pequeño efecto biológico, que afecten a nuestro estudio**, en la toma de datos o en la repetitividad. Estas dificultades no son raras en las investigaciones en el medio natural y de los síndromes, pudiendo tener como consecuencia la alteración de nuestros resultados de manera que no podemos observar la relación existente entre la consistencia de nuestro síndrome y el emparejamiento.

El tipo de conducta (BT) y la eficacia biológica

Nuestra predicción en el caso del BT, tanto en la velocidad como en el éxito de emparejamiento, era que los machos más audaces y agresivos tendrían más éxito a la hora de encontrar pareja, y lo harían más rápidamente, debido a que estos caracteres serían interpretados por indicadores de calidad por las hembras. El que no haya sido así puede deberse a diferentes causas. La primera de ellas es que las **hembras realicen su elección de pareja basándose en otros rasgos o en síndromes más complejos**. Aunque en estudios previos sobre el papamoscas collarino se encontrase relación entre la agresividad y la audacia sobre el éxito de emparejamiento (Garamszegi et al., 2008; Garamszegi et al., 2006), estas preferencias pueden cambiar por diferentes condiciones ambientales (Smith and Blumstein, 2008) pudiendo llegar, en el caso de poblaciones de aves salvajes, a cambiar año tras año (Dingemanse et al., 2004). Una causa, siguiendo esta teoría, podría ser cambios en la densidad de la población, ya que años con mayor densidad de individuos puede ser preferible seleccionar una pareja más agresiva que sea capaz de defender mejores territorios. Sin embargo, en años con menor densidad de población o mayor cantidad de recursos se verían favorecidos los individuos que

hagan una mayor inversión en explorar nuevos territorios que en defender el que posean. También, este hipotético cambio de preferencias podría deberse al aumento de depredadores que se está produciendo en los últimos años en la zona, por lo cual podría ser menos ventajoso seleccionar parejas con valores de BT muy altos en este síndrome, ya que asumirán mayores riesgos y por lo tanto tendrían mayores índices de mortalidad, reduciendo así su propia eficacia biológica y la de su descendencia.

Una segunda alternativa puede producirse (como adelantamos en el apartado de la consistencia) en el caso de que **las hembras tengan diferentes preferencias de pareja a nivel individual**, es decir, cada hembra puede tener preferencia por un macho con distinto nivel de BT en el síndrome debido a sus propias características individuales. En este estudio, por desgracia, no hemos analizado la personalidad de las hembras que se emparejaban con nuestros machos, por lo que no podemos decir si las preferencias van orientadas hacia parejas con una personalidad en dicho síndrome parecida a la suya, si en su lugar seleccionan personalidades opuestas o si se rigen por otra estrategia. Los dos primeros casos pueden ser especialmente viables. La primera hipótesis (que tengan preferencia por machos con una personalidad similar a la suya) puede ser factible en el caso de que los comportamientos similares favorezcan una alta coordinación en la pareja, resultando en un alto éxito reproductivo (Schuett et al., 2010). Por ejemplo, Spoon et al. (2006) comprobaron que en cacatúas ninfas (*Nymphicus hollandicus*) se daba una mayor coordinación en la incubación, y presentaban un mayor éxito reproductivo en general, en parejas con comportamientos similares y compatibles. Por otro lado, la elección de una pareja con un comportamiento diferente al de la hembra podría darle una serie de ventajas tales como una mayor probabilidad de compatibilidad genética o la producción de una descendencia con una personalidad intermedia que puede resultar más viable (Schuett et al., 2010; Van Oers et al., 2008). En el artículo de Dingemanse et al. (2004) observaron en el carbonero común (*Parus major*) que las hembras preferían a machos con una personalidad diferente a la suya (de extremos opuestos), ya que estas parejas producían una descendencia con una personalidad intermedia que poseían unas mayores expectativas de vida, y por ello, un aumento en su eficacia biológica. Sin embargo, también hay trabajos como el de Van Oers et al. (2008) que pese a demostrar que las hembras provenientes de parejas con comportamientos similares tienen mayores posibilidades de realizar copulas extra

pareja, no apoya la hipótesis de que las hembras busquen machos con comportamientos diferentes a los suyos para tener una descendencia con mayor variedad de comportamiento, y por ello, mayores probabilidades de supervivencia, ya que estas hembras no seleccionaban a machos con comportamientos diferentes a sus parejas originales, ni las nidadas mixtas, resultado de las copulas extra pareja, tenían mayor reclutamiento que las provenientes solo de la pareja original.

Como tercera alternativa, no podemos descartar (al igual que comentamos en el apartado de la consistencia) la posible existencia de **diferentes factores de confusión que afecten a nuestro estudio**.

Conclusiones

Las principales conclusiones del presente estudio podemos resumirlas en los siguientes puntos:

- (i) El concepto del SYD desarrollado por Garamszegi y Herczeg (2012) resulta de gran utilidad para el estudio de los síndromes. Este marco teórico nos permite obtener implicaciones de cada individuo facilitando la obtención de conclusiones sobre las repercusiones biológicas y evolutivas de los síndromes a nivel individual.
- (ii) Corroboramos la existencia del síndrome de audacia-agresividad en la población de papamoscas investigada. Esto hace indispensable el estudio de estos rasgos de personalidad de manera conjunta.
- (iii) La consistencia en el síndrome de audacia-agresividad afecta significativamente al éxito de emparejamiento. Los machos que muestran mayor consistencia en sus comportamientos (sin importar el BT que presenten) tienen mayor probabilidad de emparejarse. Por esto podemos decir que la consistencia en este caso puede estar actuando como un indicador fiable de calidad del macho y como un carácter atractivo para la hembra, ya que podría indicarle que machos pueden ofrecerle ciertos beneficios (directos o indirectos).
- (iv) Observamos que el BT de este síndrome no afecta ni a la velocidad ni al éxito de emparejamiento. Esto podría ser consecuencia de que las hembras presenten diferentes preferencias individuales o que sean otros rasgos los que actúen como carácter atractivo para éstas.

- (v) Futuras investigaciones sobre el tema son necesarias. Estas podrían realizarse comprobando estos mismos caracteres en contextos distintos o con diferentes síndromes en diferentes variables de la eficacia biológica. También sería interesante investigaciones en la que se profundice tanto en la personalidad de los machos como de las hembras. De este modo podría comprobarse la orientación de las preferencias de estas desde un enfoque correlacional, analizando la personalidad de las parejas que se forman de manera natural en libertad o realizar pruebas con machos con comportamientos definidos para obtener datos de las preferencias de las hembras desde un enfoque más experimental. Todas estas líneas son de gran interés y favorecería la ampliación de nuestro conocimiento sobre el significado biológico y posible evolución de los síndromes y el mantenimiento de diferentes BT simultáneamente en una población.

Agradecimientos

Quiero agradecer la ayuda prestada para la realización de este trabajo al Departamento de Zoología y Ecología Sistemática de la Universidad Eötvös Loránd de Budapest. En especial a mi director de trabajo László Zsolt Garamszegi por la guía y apoyo ofrecido durante todo el proceso, al grupo de personalidad animal y a Miklos Laczi por todo el material fotográfico facilitado (portada incluida). También a los profesores Tomas Redondo y Alberto José Redondo, y a los directores del Máster Luis Arias y Pilar Recuerda, que han hecho posible que este trabajo llegue a buen fin. Finalmente agradecer a mis padres y a Mónica todo su apoyo durante el camino.

Bibliografía

- Ariyomo, T. O., M. Carter, and P. J. Watt, 2013, Heritability of Boldness and Aggressiveness in the Zebrafish: *Behavior Genetics*, v. 43, p. 161-167.
- Bell, A., 2013, Randomized or fixed order for studies of behavioral syndromes?: *Behavioral Ecology*, v. 24, p. 16-20.
- Bell, A. M., S. J. Hankison, and K. L. Laskowski, 2009, The repeatability of behaviour: a meta-analysis: *Animal Behaviour*, v. 77, p. 771-783.
- Bell, A. M., and A. Sih, 2007, Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*): *Ecology Letters*, v. 10, p. 828-834.
- Bell, A. M., and J. A. Stamps, 2004, Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*: *Animal Behaviour*, v. 68, p. 1339-1348.
- Biro, P. A., 2012, Do rapid assays predict repeatability in labile (behavioural) traits?: *Animal Behaviour*, v. 83, p. 1295-1300.

- Biro, P. A., and J. A. Stamps, 2008, Are animal personality traits linked to life-history productivity?: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 23, p. 361-368.
- Blumstein, D. T., 2006, Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds: *Animal Behaviour*, v. 71, p. 389-399.
- Buchanan, K. L., and C. K. Catchpole, 1997, Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: Multiple cues from song and territory quality: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 264, p. 521-526.
- Byers, B. E., 2007, Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance: *Behavioral Ecology*, v. 18, p. 130-136.
- Carrete, M., J. Tella, and F. R. Adler, 2011, Inter-Individual Variability in Fear of Humans and Relative Brain Size of the Species Are Related to Contemporary Urban.
- Cramp, S., and C. Perrins, 1993, *Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The birds of the western Palearctic. Volume VII: Flycatchers to shrikes*, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Dall, S. R. X., A. I. Houston, and J. M. McNamara, 2004, The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective: *Ecology Letters*, v. 7, p. 734-739.
- Dingemanse, N. J., C. Both, P. J. Drent, and J. M. Tinbergen, 2004, Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 271, p. 847-852.
- Dingemanse, N. J., A. J. N. Kazem, D. Reale, and J. Wright, 2010, Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 25, p. 81-89.
- Dingemanse, N. J., and D. Reale, 2005, Natural selection and animal personality, p. 1159-1184.
- Dingemanse, N. J., and M. Wolf, 2010, Recent models for adaptive personality differences: a review: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 365, p. 3947-3958.
- Garamszegi, L. Z., M. Eens, and T. Janos, 2009, Behavioural syndromes and trappability in free-living collared flycatchers, *Ficedula albicollis*: *Animal Behaviour*, v. 77, p. 803-812.
- Garamszegi, L. Z., M. Eens, and J. Torok, 2008, Birds Reveal their Personality when Singing: *Plos One*, v. 3.
- Garamszegi, L. Z., and G. Herczeg, 2012, Behavioural syndromes, syndrome deviation and the within- and between-individual components of phenotypic correlations: when reality does not meet statistics: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 66, p. 1651-1658.
- Garamszegi, L. Z., D. Heylen, A. P. Møller, M. Eens, and F. De Lope, 2005, Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow: *Behavioral Ecology*, v. 16, p. 580-591.
- Garamszegi, L. Z., G. Marko, and G. Herczeg, 2012, A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables: *Evolutionary Ecology*, v. 26, p. 1213-1235.
- Garamszegi, L. Z., G. Marko, and G. Herczeg, 2013, A meta-analysis of correlated behaviors with implications for behavioral syndromes: relationships between particular behavioral traits: *Behavioral Ecology*.
- Garamszegi, L. Z., B. Rosivall, G. Hegyi, E. Szollosi, J. Torok, and M. Eens, 2006, Determinants of male territorial behavior in a Hungarian collared flycatcher population: plumage traits of residents and challengers: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 60, p. 663-671.
- Gosling, S. D., 2001, From mice to men: What can we learn about personality from animal research?: *Psychological Bulletin*, v. 127, p. 45-86.
- Groothuis, T. G. G., and C. Carere, 2005, Avian personalities: characterization and epigenesis: *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, v. 29, p. 137-150.
- Herczeg, G., and L. Z. Garamszegi, 2012, Individual deviation from behavioural correlations: a simple approach to study the evolution of behavioural syndromes: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 66, p. 161-169.

- Huntingford, F. A., 1976, Relationship between anti-predator behavior and aggression among conspecifics in 3-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): *Animal Behaviour*, v. 24, p. 245-260.
- Jandt, J. M., S. Bengtson, N. Pinter-Wollman, J. N. Pruitt, N. E. Raine, A. Dornhaus, and A. Sih, 2013, Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels: *Biological Reviews*.
- Lundberg, A., and R. Alatalo, 1992, *The Pied Flycatcher*: Poyser, London.
- Møller, A. P., 2010, Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds: *Behavioral Ecology*, v. 21, p. 365-371.
- Møller, A. P., J. T. Nielsen, and L. Z. Garamszegi, 2008, Risk taking by singing males: *Behavioral Ecology*, v. 19, p. 41-53.
- Nakagawa, S., and H. Schielzeth, 2010, Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists: *Biological Reviews*, v. 85, p. 935-956.
- Part, T., 1994, Male philopatry confers a mating advantage in the migratory collared flycatcher, (*Ficedula albicollis*): *Animal Behaviour*, v. 48, p. 401-409.
- Reale, D., N. J. Dingemanse, A. J. N. Kazem, and J. Wright, 2010a, Evolutionary and ecological approaches to the study of personality: *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 365, p. 3937-3946.
- Reale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau, and P. O. Montiglio, 2010b, Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level: *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 365, p. 4051-4063.
- Reale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall, and N. J. Dingemanse, 2007, Integrating animal temperament within ecology and evolution: *Biological Reviews*, v. 82, p. 291-318.
- Reid, M. L., and P. J. Weatherhead, 1990, Mate-choice criteria of Ipswich sparrows - the importance of variability: *Animal Behaviour*, v. 40, p. 538-544.
- Riechert, S. E., and A. V. Hedrick, 1993, A test for correlations among fitness-linked behavioral traits in the spider *Agelenopsis aperta* (araneae, agelenidae): *Animal Behaviour*, v. 46, p. 669-675.
- Sanz, J. J., S. Kranenbarg, and J. M. Tinbergen, 2000, Differential response by males and females to manipulation of partner contribution in the great tit (*Parus major*): *Journal of Animal Ecology*, v. 69, p. 74-84.
- Scheiner, S. M., 1993, Genetics and evolution of phenotypic plasticity: *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 24, p. 35-68.
- Schuett, W., T. Tregenza, and S. R. X. Dall, 2010, Sexual selection and animal personality: *Biological Reviews*, v. 85, p. 217-246.
- Sih, A., A. Bell, and J. C. Johnson, 2004a, Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 19, p. 372-378.
- Sih, A., A. M. Bell, J. C. Johnson, and R. E. Ziemba, 2004b, Behavioral syndromes: An integrative overview: *Quarterly Review of Biology*, v. 79, p. 241-277.
- Sih, A., J. Cote, M. Evans, S. Fogarty, and J. Pruitt, 2012, Ecological implications of behavioural syndromes: *Ecology Letters*, v. 15, p. 278-289.
- Smith, B. R., and D. T. Blumstein, 2008, Fitness consequences of personality: a meta-analysis: *Behavioral Ecology*, v. 19, p. 448-455.
- Smith, B. R., and D. T. Blumstein, 2010, Behavioral types as predictors of survival in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*): *Behavioral Ecology*, v. 21, p. 919-926.
- Spoon, T. R., J. R. Millam, and D. H. Owings, 2006, The importance of mate behavioural compatibility in parenting and reproductive success by cockatiels, *Nymphicus hollandicus*: *Animal Behaviour*, v. 71, p. 315-326.
- Stamps, J. A., 2007, Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals: *Ecology Letters*, v. 10, p. 355-363.
- Van Oers, K., P. J. Drent, N. J. Dingemanse, and B. Kempenaers, 2008, Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*: *Animal Behaviour*, v. 76, p. 555-563.
- Wilson, D. S., A. B. Clark, K. Coleman, and T. Dearstyne, 1994, Shyness and boldness in humans and other animals: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 9, p. 442-446.

- Wolf, M., G. S. van Doorn, O. Leimar, and F. J. Weissing, 2007, Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities: *Nature*, v. 447, p. 581-584.
- Wolf, M., and F. J. Weissing, 2010, An explanatory framework for adaptive personality differences: *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 365, p. 3959-3968.
- Wolf, M., and F. J. Weissing, 2012, Animal personalities: consequences for ecology and evolution: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 27, p. 452-461.