

Respuestas comportamentales a las actividades humanas e implicaciones para la conservación

F. Mougeot^{1,*}, B. Arroyo¹

(1) Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos, IREC (CSIC-UCLM-JCCM). Ronda de Toledo 12, 13071, Ciudad Real, España.

* Autor de correspondencia: F. Mougeot [francois.mougeot@uclm.es]

> Recibido el 23 de enero de 2017 - Aceptado el 19 de octubre de 2017

Mougeot, F., Arroyo, B. 2017. Respuestas comportamentales a las actividades humanas e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* 26(3): 5-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.02

La ecología comportamental tiene un papel esencial en la conservación de fauna. Los estudios del comportamiento aplicados a la conservación de la fauna son cada vez más numerosos, aunque esta temática cruzada tiene todavía grandes posibilidades de desarrollo. Revisamos brevemente algunos beneficios de la interacción entre ambas disciplinas, centrándonos en las molestias humanas, y las ilustramos con dos ejemplos de aves esteparias con interés para la conservación. El primero ilustra los beneficios de combinar medidas de comportamiento y de estrés fisiológico para evaluar los efectos de las molestias humanas en siones y gangas invernantes en España central. Mostramos cómo las actividades humanas (fundamentalmente la caza) aumentan el tiempo pasado en vuelo, el tamaño de los bandos invernantes y los niveles de hormonas de estrés, así como el tiempo pasado alimentándose tras las molestias. Estos resultados indican que la creación de reservas de caza (i.e., zonas donde la caza no está permitida) con hábitats para la alimentación minimizaría los efectos de dichas molestias. En el segundo ejemplo, examinamos cómo las molestias humanas durante las visitas al nido han cambiado la composición fenotípica de una población de aguiluchos cenizos monitorizada durante 20 años. Las visitas al nido son necesarias para proteger a los pollos durante la cosecha del cereal. Las respuestas comportamentales durante dichas visitas dependen de la personalidad de las hembras (agresivas o tímidas). Las molestias durante las visitas llevan al fracaso reproductor de las hembras tímidas, pero no de las agresivas, lo que lleva a una cada vez mayor proporción de hembras agresivas en la población monitorizada. Enfatizamos la importancia de los estudios de comportamiento enfocados a problemas de conservación, particularmente en un contexto en que las actividades humanas son cada vez más frecuentes y extendidas.

Palabras clave: comportamiento; conservación; fisiología; molestias humanas; aves esteparias

Mougeot, F., Arroyo, B. 2017. Behavioural responses to human activities and implications for conservation. *Ecosistemas* 26(3): 5-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.02

Behavioural ecology has a key role to play for improving wildlife conservation. Behavioural studies applied to animal conservation are increasingly frequent, although research at the intersection of both research disciplines has still potential for further development. We briefly review some of the benefits of the interplay between both disciplines, focusing on human disturbances, and illustrate them using two case studies on steppe-birds of conservation concern. We first highlight the benefits of combining measures of behaviour and physiological stress to assess the potential adverse effects of adverse effects of human activities on little bustards and pin-tailed sandgrouse wintering in central Spain. We show how human activities (particularly hunting) increase the time spent flying, the size of wintering flocks, the levels of stress hormones and foraging behaviour after the disturbances. We highlight that creation of hunt-free reserves with good feeding habitats should minimize the negative effects of disturbances. In the second case study, we look at how human disturbances through nest visits may have had long-term effects on the phenotypic composition, in terms of behavioural personality types, of a population of Montagu's harrier monitored over 20 years. Behavioural responses to nest visits, which are necessary to protect nestlings from mortality during cereal harvesting, define female personalities (bold vs shy). Disturbance during nest visits induce breeding failure in shy but not in bold females, leading to a population compositional change with an increasing proportion of bold females in monitored populations. We highlight the importance of behavioural studies aimed at conservation problems, particularly in a context where human activities are increasing in space and time.

Key words: behaviour; conservation; physiology; human disturbance; steppe birds

Introducción

Muchas especies animales sufren actualmente debido a modificaciones del entorno asociadas a las actividades humanas, y los biólogos de la conservación se esfuerzan en buscar soluciones para prevenir declives poblacionales, ayudar a la recuperación de especies amenazadas y evitar una pérdida global de biodiversidad. En este contexto, los estudios de comportamiento tienen un papel muy relevante para identificar problemas a tiempo, y ayudar a mejorar la gestión y la conservación de las especies amenazadas. Hacemos

una breve reseña (no exhaustiva) de las aportaciones de los estudios de comportamiento a la biología de la conservación, destacando el potencial de desarrollo de la integración entre ambas disciplinas. Para ilustrar estas interacciones, nos centramos en el caso de las molestias humanas, y de cómo los estudios de comportamiento pueden permitir identificar y solucionar problemas de conservación asociados al creciente impacto de las actividades humanas en la naturaleza, basándonos en dos casos de estudio de aves esteparias típicas de la península ibérica con necesidades de conservación.

La interfaz comportamiento-conservación

El estudio del comportamiento puede ser extremadamente útil en el contexto de la gestión y conservación de la fauna. Por un lado, los cambios comportamentales son, en muchos casos, la primera línea de defensa de los animales frente a cambios ambientales, y su estudio permite por tanto identificar y predecir el impacto global de dichos cambios; de hecho, puesto que las respuestas comportamentales preceden a las respuestas demográficas, el comportamiento se puede usar como un indicador temprano de problemas potenciales (Greggor et al. 2016). Además, no tener en cuenta las respuestas comportamentales puede dar lugar al fracaso de la implementación de ciertas herramientas de conservación, incluyendo las translocaciones o repoblaciones o la utilización de zonas protegidas.

A lo largo de los años 1990, numerosas publicaciones, incluyendo editoriales, revisiones y libros especializados, reseñaron la importancia de la aportación de las disciplinas del comportamiento animal o la ecología comportamental para entender mejor los requerimientos de conservación de especies vulnerables o amenazadas, o para mejorar la eficacia de las medidas de gestión diseñadas para beneficiar a dichas especies (Caro y Durant 1995; Caro 1998, 1999; Curio 1996, 1998; Ulfstrand 1996; Clemmons y Buchholz 1997; Sutherland 1998; Holway y Suarez 1999). Estas publicaciones demostraban el amplio rango de áreas en las que el estudio del comportamiento podía aportar contribuciones relevantes a problemas de conservación: algunos ejemplos incluyen la extinción de poblaciones pequeñas si el éxito de apareamiento depende de la densidad poblacional (efecto Allee); el impacto de la fragmentación del hábitat en las poblaciones, asociado a los factores que afectan a las decisiones de dispersión entre fragmentos; la cría en cautividad como herramienta para repoblar poblaciones, ya que el comportamiento de los individuos criados en cautividad puede estar influido por experiencias tempranas; los factores que influyen en la búsqueda de alimento, que pueden explicar la capacidad de adaptación a cambios en la disponibilidad de alimento de ciertas especies, y también informan sobre la adecuación de los tamaños de zonas protegidas en relación a las áreas de campeo; el efecto de los cambios en la comunidad de depredadores sobre las especies presa, ya que el riesgo de depredación está afectado por el comportamiento de las mismas, y el comportamiento de los depredadores puede también modificarse a través de medidas como el condicionamiento aversivo; o el estudio y la gestión de especies invasoras y su impacto.

Un análisis bibliométrico ilustra la perspectiva histórica de los temas cruzados abordados desde ambas disciplinas. Para este análisis descriptivo, hicimos una búsqueda de artículos en la Web of Science en Diciembre 2016 que incluyeran el tema comportamiento ("Behavior" o "Behaviour") en tres de las principales revistas de conservación ("Conservation Biology", "Biological Conservation" y "Animal Conservation") y artículos que incluyeran el tema conservación ("Conservation") en tres de las principales revistas de ecología del comportamiento ("Behavioral Ecology", "Animal Behaviour" y "Behavioral Ecology and Sociobiology"). Asumiendo que estas revistas sean representativas en su ámbito, vemos diferencias temporales en la aparición de estudios cruzados entre ambas disciplinas (Fig. 1). El número de artículos que incorporan el comportamiento en las revistas de conservación ha aumentado de manera continua desde los 1970s, mientras que el interés en la conservación en artículos publicados en revistas de comportamiento despegó mucho más tarde, a finales de los 1990s (coincidiendo con la aparición de las revisiones mencionadas anteriormente). Teniendo en cuenta el porcentaje con respecto al total que representan estos artículos, vemos que la importancia del comportamiento en artículos publicados en revistas de conservación tuvo un máximo en los 1980s, y se ha mantenido después en torno a 20-25%. En contraste, el tema "conservación" aparece en menos del 5 % de los artículos publicados en revistas comportamentales (Fig. 1). Es decir, la biología de conservación ha ido integrando de forma creciente temas de estudio y he-

rramientas procedentes de la etología y ecología comportamental, lo que refleja la multidisciplinaridad global de este campo. Por otro lado, el campo del comportamiento animal contempla menos frecuentemente sus implicaciones para la conservación, lo que refleja el enfoque más fundamental que aplicado en la mayoría de los estudios realizados en esta disciplina, y también sugiere que hay posibilidad de desarrollar más estudios de interés para ambas disciplinas (ecología del comportamiento y biología de la conservación).

De hecho, las revisiones mencionadas anteriormente, así como otras más recientes, han enfatizado la necesidad de que las interacciones entre ambas disciplinas aumenten, y que esta integración, aunque deseada y necesaria, es muy lenta y heterogénea (Caro 2007; Angeloni et al. 2008; Berger-Tal et al. 2016). Varios de estos trabajos abogan por que se realice un mayor esfuerzo para aumentar el número de estudios de ecología comportamental que sean relevantes y aplicables en el contexto de la conservación (Caro 1999, 2007; Berger-Tal et al. 2016; Greggor et al. 2016). Por otro lado, reconocen que los avances teóricos en comportamiento han tenido demasiado poco impacto en la conservación de especies silvestres (Caro 2007).

Molestias a la fauna asociadas a las actividades humanas

Un claro ejemplo de la utilidad de los estudios comportamentales en el contexto de la conservación lo constituye la evaluación del impacto de las molestias humanas en la fauna silvestre. Los humanos pueden ser percibidos como una amenaza o un depredador potencial (Beale y Monaghan 2004; Blumstein 2006), y la fauna puede reaccionar en su presencia con comportamientos anti-depredatorios. Muchos estudios han mostrado que las actividades humanas pueden tener un efecto disruptivo en el comportamiento de las aves (Verhulst et al. 2001; Quan et al. 2002; Thomas et al. 2003; Rees et al. 2005). Así, se han realizado estudios que evalúan cómo las molestias humanas alteran comportamientos que potencialmente pueden influir en la eficacia biológica o la supervivencia de los individuos, como el tiempo que pasan los individuos alimentándose frente a vigilando, o el tiempo de ausencia del nido tras una molestia (Lord et al. 2001; Gutzwiller et al. 1998; Trimper et al. 1998; Verhulst et al. 2001; Traut y Hostettler 2003; Mullner et al. 2004; Mougeot et al. 2014).

Por otro lado, dichos estudios pueden utilizarse para diseñar estrategias para mitigar los impactos negativos de las molestias. Por ejemplo, la evaluación de la distancia a la que los humanos dejan de tener efecto sobre el comportamiento de las aves se ha utilizado para determinar zonas de "seguridad" y la creación de "buffers" de protección alrededor de nidos de especies protegidas (Knight y Temple 1995; Richardson y Miller 1997; Arroyo y Razin 2006; González et al. 2006). Igualmente, la evaluación del impacto relativo de distintos tipos de molestias permite identificar cuáles son aquellas cuya regulación es crítica, y cuáles son tolerables alrededor de las zonas sensibles. La evaluación de los factores que afectan a la variación en la respuesta puede también utilizarse en la gestión de dichas molestias. Por ejemplo, un estudio sobre el efecto de los descorches en el comportamiento de los buitres negros reproductores (actividad que no puede prohibirse ya que de su mantenimiento depende la conservación de los hábitats de nidificación de esta especie) permitió determinar que el volumen de ruido era más importante que el tamaño del grupo de personas realizando los descorches, o la duración de dichas actuaciones, por lo que la simple minimización del ruido entre los trabajadores permite mitigar los efectos negativos de dicha actividad (Margalida et al. 2011).

En cualquier caso, es importante que estos estudios no se limiten a cuantificar los cambios comportamentales: más importante que esto es la evaluación de si dichos cambios tienen realmente consecuencias negativas para la eficacia biológica de los individuos (Fig. 2), por ejemplo, un efecto en el éxito reproductor o en

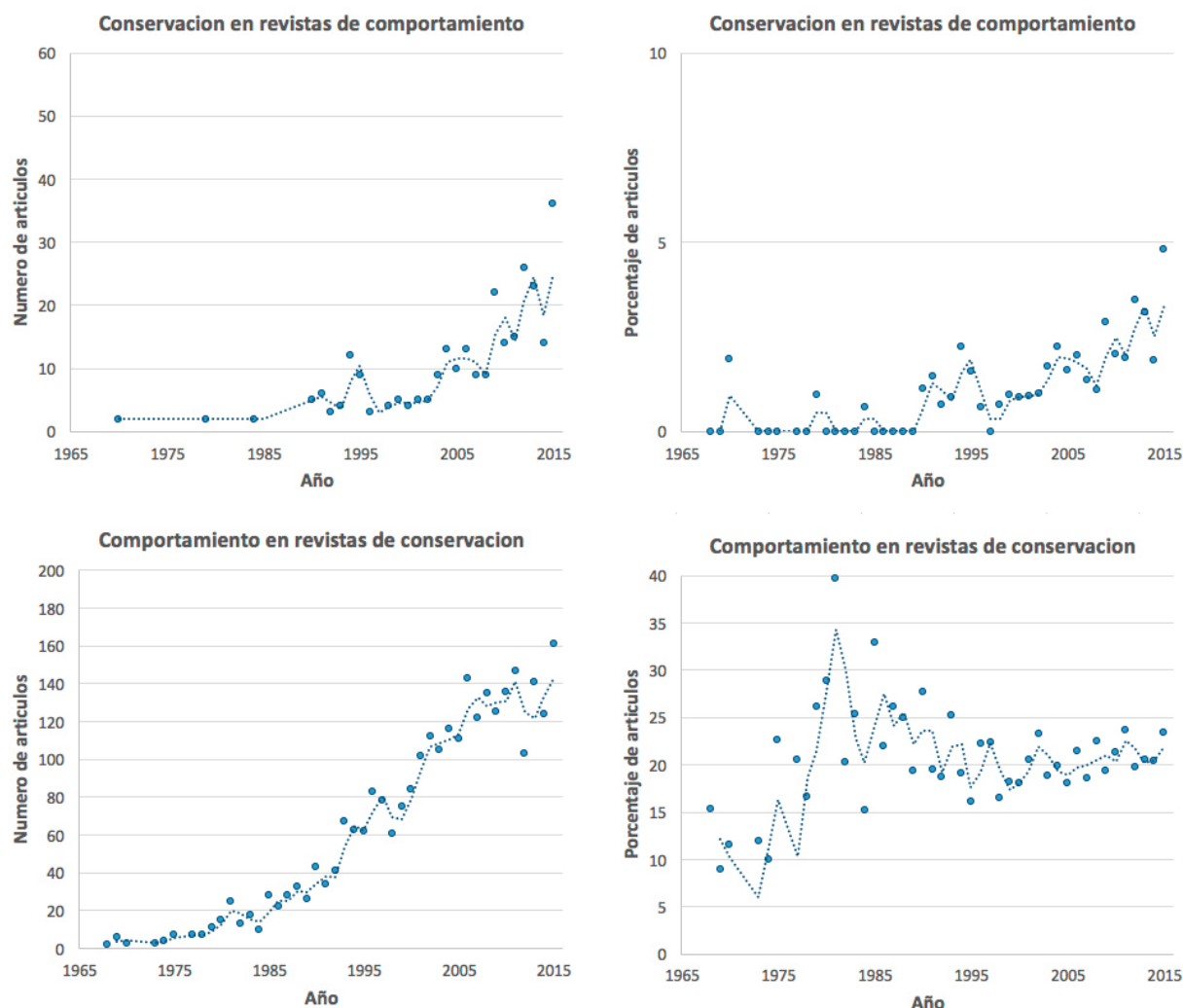


Figura 1. Tendencias temporales (1968-2015) del número (paneles de izquierda) y porcentaje (paneles de derecha) de artículos con el tema “conservación” en 3 revistas de ecología del comportamiento (“Behavioral Ecology”, “Animal Behaviour” y “Behavioral Ecology and Sociobiology”) o con el tema “comportamiento” en 3 revistas de conservación (“Conservation Biology”, “Biological Conservation” y “Animal Conservation”). Basado en una búsqueda de artículos en la Web of Science en diciembre 2016.

Figure 1. Temporal trends (1968-2015) in the number (left panels) and percentage (right panels) of papers with the topic “conservation” in 3 behavioural journals (“Behavioral Ecology”, “Animal Behaviour” y “Behavioral Ecology and Sociobiology”), or with the topic “behaviour” or “behavior” in 3 conservation journals (“Conservation Biology”, “Biological Conservation” and “Animal Conservation”). Based on a search in the Web of Science in December 2016.

la supervivencia (Fraser et al. 1985; White y Thurow 1985; Gill et al. 2001; Ruhlén et al. 2003; Mullner et al. 2004), o en medidas indirectas que se sepa son indicativas de efectos negativos para los individuos (Millsaugh y Washburn 2004; Partecke et al. 2006; Cook et al. 2014). En ese sentido, es importante remarcar la utilidad de desarrollar enfoques cada vez más multidisciplinarios, como por ejemplo integrando fisiología y comportamiento para mejorar la conservación (Walker et al. 2006; Thiel et al. 2008; Steven et al. 2011; Cook et al. 2014). Como se indicaba más arriba, una ventaja de los estudios de comportamiento para identificar problemas de conservación es que suele ser una de las primeras respuestas fácilmente detectable a cambios ambientales, como por ejemplo actividades humanas percibidas como molestias o cambios de calidad del hábitat (Steven et al. 2011). Un enfoque que combina herramientas comportamentales (identificando cambios en el comportamiento) y fisiológicas (que valore si estos cambios comportamentales están asociados a cambios fisiológicos como un aumento del estrés) permite una valoración rápida y temprana de factores que pueden afectar negativamente a especies amenazadas, lo que es particularmente útil en especies en las que es difícil conseguir datos demográficos (Fig. 2).

Los dos ejemplos que describimos a continuación ilustran estas ideas.

Caso de estudio 1: molestias humanas, comportamiento y fisiología del estrés

En el primer caso de estudio, valoramos cómo una combinación de medidas de comportamiento y de medidas no invasivas del estrés fisiológico pueden informar sobre las molestias humanas y sus efectos negativos en dos especies de aves esteparias amenazadas de la península ibérica, así como de las medidas que se podrían aplicar para mitigar estos efectos. Las dos especies de interés son el sisón común *Tetrax tetrax* y la ganga ibérica *Pterocles alchata*, cuyas poblaciones se encuentran en declive en España y en otros países europeos (Morales et al. 2015; Benítez-López et al. 2015). Dos estudios (Tarjuelo et al. 2015; Casas et al. 2016) evaluaron cómo las actividades humanas afectan a estas dos especies en el centro de España, durante el periodo no reproductor (otoño / invierno), cuando estas especies granívoras y herbívoras se agrupan en bandos de hasta cientos de individuos y hacen frente a condiciones climáticas duras, cuando la abundancia de alimento es más reducida. Es una época del año durante la cual también se desarrolla la actividad cinegética: en las zonas agrarias donde ocurren gangas y sisones, ésta se concentra sobre todo en la caza de perdices y de liebres. Los estudios valoraban hasta qué punto esto podría ser una molestia para estas especies en declive.

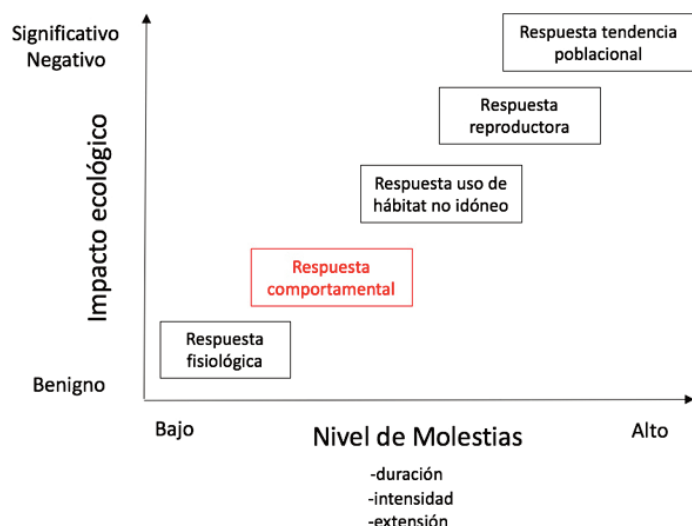


Figura 2. Relación esquemática entre los tipos de respuestas de las aves a las molestias humanas según el nivel de la molestia (eje X) y su impacto ecológico asociado (eje Y). Las respuestas comportamentales (rojo) permiten detectar molestias de nivel bajo-medio antes de que los impactos ecológicos sean severos (p.e. respuesta demográfica). Adaptado de [Steven et al. 2011](#).

Figure 2. Schematic representation of the type of response triggered by human disturbances depending on their level (X axis) and their associated ecological impact (Y axis). Behavioural responses (red) allow detecting low-intermediate disturbance levels before they reach more severe impact (e.g. demographic response). Adapted from [Steven et al. 2011](#).

Una limitación a la implementación de este tipo de estudios es que es difícil experimentar para cuantificar los efectos cuando se trata de especies vulnerables o amenazadas, ya que no es deseable molestar voluntariamente a estas especies, aunque sea puntualmente, simplemente para estudiar sus respuestas. En estos casos, se pueden aprovechar los patrones de variación espacio-temporal en la frecuencia y el tipo de actividades humanas a las que están expuestas para cuantificar los posibles efectos de las mismas, comparando zonas o momentos con niveles y tipos contrastados de molestias potenciales. En el caso del sisón y de la ganga, se aprovechó el hecho de que las actividades de ocio en general, y de la caza en particular, aumentan de forma marcada durante los fines de semana en las zonas agrícolas donde ocurren dichas especies. Se trata por lo tanto de un diseño quasi-experimental, que permite comparar el comportamiento de las aves y sus niveles de estrés, mediante técnicas no invasivas, tanto antes-durante-después del fin de semana, como de manera simultánea entre zonas con distintas tasas de molestias.

Lo primero que se describió fue el patrón de variación temporal en la frecuencia de actividades humanas ([Fig. 3a](#)). Lo más destacable fue, como se esperaba, un fuerte aumento de las actividades humanas en el campo durante el fin de semana, relacionadas principalmente con la caza: esta actividad se desarrolla en la zona estudiada principalmente durante los fines de semana y sobre todo por la mañana ([Casas et al. 2016](#)). Esto se vio reflejado en un mayor número de personas en el campo, un mayor número de coches y de perros (galgos para la caza), así como disparos de escopeta en esos momentos ([Tarjuelo et al. 2015](#); [Casas et al. 2016](#)). Las otras actividades eran menos frecuentes y temporalmente menos variables, incluyendo aquellas ligadas a la agricultura y trabajos en el campo, así como la presencia de gente en bicicleta o paseando por el campo, las dos últimas limitadas espacialmente a los caminos y carreteras.

El estudio mostró que al mismo tiempo que aumentaban los niveles de molestias humanas, cambiaba el comportamiento de ambas especies. Por un lado, los sisones se agrupaban en bandos más grandes y pasaban más tiempo vigilando durante los picos de actividad humana ([Casas et al. 2009](#); [Tarjuelo et al. 2015](#)).

El tamaño de bando de la ganga ibérica también variaba entre días, según el nivel de molestias, pero dependiendo también de si esta especie se asociaba o no al sisón en bandos mixtos ([Casas et al. 2016](#)). La ganga ibérica cambia su uso del hábitat en invierno cuando se junta con el sisón común en bandos mixtos, posiblemente para beneficiarse de una mejor capacidad de vigilancia del sisón ([Martin et al. 2010](#)). Ambas especies (sisón común y ganga ibérica) también pasaban más tiempo en vuelo durante los periodos con mayores frecuencias de molestias, lo que supone un gasto energético mayor ([Fig. 3b](#)).

Añadir información sobre las respuestas fisiológicas a las molestias a las observaciones de comportamiento puede proporcionar una mejor interpretación de los posibles efectos de las molestias en las aves ([Thiel et al. 2008](#); [Cook et al. 2014](#)). La corticosterona es la principal hormona del estrés en aves y se produce en respuesta a perturbaciones, tanto para evitarlas como para facilitar que el individuo se recupere lo más rápidamente y

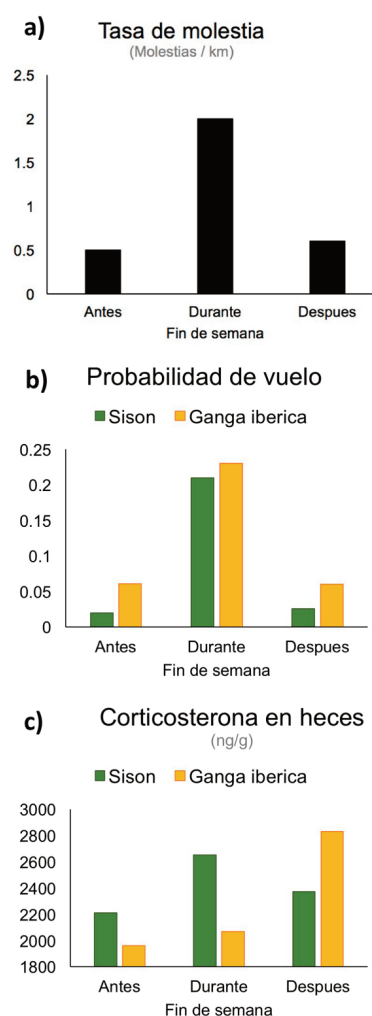


Figura 3. Cambios temporales (antes, durante y después de fin de semana) en (a) la frecuencia de molestias humanas, (b) probabilidad de vuelo y (c) niveles de estrés fisiológico (concentración de metabolitos de corticosterona en heces) en el sisón común (barras verdes) y en la ganga ibérica en una zona de invernada importante para las aves esteparias localizada en el centro de España (ZEPA Campo de Calatrava, Ciudad Real). Adaptado de [Tarjuelo, et al. \(2015\)](#) y [Casas, et al. \(2016\)](#). Fotos de F. Mougeot.

Figure 3. Temporal changes (before, during and after weekend) in (a) human disturbance rates, and in the (b) flying probability and (c) physiological stress levels (corticosterone metabolites in faeces) of little bustards (green bars) and pin-tailed sandgrouse wintering in an area important for steppe-birds located in central Spain (ZEPA Campo de Calatrava, Ciudad Real). Adapted from [Tarjuelo, et al. \(2015\)](#) and [Casas, et al. \(2016\)](#). All photos by F. Mougeot.

en la mejor condición posible (por ejemplo, cambiando el comportamiento para huir de depredadores, o estimulando la búsqueda de comida tras una escasez o un gasto energético más alto de lo normal; Romero 2004). Pero una respuesta inadecuada (por ejemplo, una producción de hormonas de estrés demasiado importante o prolongada en el tiempo) tiene efectos negativos, como por ejemplo una posible inmunosupresión y mayor susceptibilidad frente a enfermedades o parásitos (Romero 2004). Por lo tanto, un aumento de los niveles de hormona de estrés puede ser adaptativo (facilitando una respuesta y recuperación adecuada) o excesivo y sintomático de efectos negativos. En este contexto, combinar medidas no invasivas de estrés con observaciones de comportamiento puede ser muy útil para valorar posibles efectos de las molestias. En los estudios de gangas y sisonos mencionados anteriormente se midieron también de manera no invasiva cambios temporales en los niveles de hormonas de estrés (recogiendo heces en los dormitorios y midiendo los niveles de metabolitos de corticosterona en las mismas). Tanto en el sisón común como en la gansa ibérica, los niveles de corticosterona en heces se vieron afectados por los cambios en las frecuencias de molestias antes, durante y después del fin de semana, pero con diferencias temporales entre ambas especies (Fig. 3c). En el caso del sisón, se observó un aumento de los niveles de corticosterona en heces durante el fin de semana, coincidiendo con el pico de molestias. En el caso de la gansa, se observó un aumento después del fin de semana. La corticosterona es una hormona que puede estimular la búsqueda de alimento, así que unos niveles elevados pueden ser indicativos de que las aves hayan sufrido previamente un mayor gasto energético, o una tasa de alimentación insuficiente, y que estos ajustes hormonales permitan movilizar reservas para compensar esta carencia o estimular el forrajeo. En el caso del sisón, de hecho, se observó un aumento del comportamiento de alimentación no durante, sino justo después del fin de semana, lo que apoya la idea de que las aves intentan compensar un desgaste energético previo (asociado por ejemplo a la mayor frecuencia de vuelo, a la mayor cantidad de tiempo dedicado a la vigilancia, o a un uso de hábitats sub-óptimos) asociado a la elevada tasa de molestias durante los fines de semana. En el caso de la gansa es probable que ocurra algo similar, pero con una respuesta hormonal retrasada, más desacoplada de los picos de molestias. En esta especie se observó también una tendencia a que los niveles de corticosterona fueran más bajos los días que los tamaños de bandos eran más grandes, lo que puede explicar por qué los valores más altos de corticosterona no aparecen inmediatamente durante los episodios de caza (que están asociados a la aparición de tamaños de bando más grandes), y por tanto sugiere que las modificaciones de los tamaños de bando pueden ser una manera inicial de hacer frente a las molestias.

Globalmente, tanto las observaciones de comportamiento como los niveles de hormonas de estrés indican efectos potencialmente negativos de las elevadas tasas de molestias durante el fin de semana para ambas especies. Por lo tanto, sería deseable, dado que se trata de especies amenazadas y en declive, proponer medidas para reducir estos impactos en zonas ZEPAs que albergan estas especies. Los resultados obtenidos permiten también identificar acciones posibles para minimizar estos impactos. Sería aconsejable proporcionar zonas libres de molestias a las aves (zonas de reserva de caza, donde no se caza y la frecuentación humana es restringida) donde las aves puedan concentrarse cuando son molestadas en el resto del territorio, particularmente si éstas proporcionan recursos tróficos adecuados para las especies diana, que permitirían compensar los efectos negativos del gasto energético adicional. Un diseño espacial de las zonas de reserva en los cotos de caza asociados a los hábitats disponibles (el tipo de cultivo, por ejemplo), permitiría conseguir este objetivo. En otro estudio llevado a cabo en el oeste de Francia, donde existen reservas de caza obligatorias en todos los cotos de caza, se observaron también cambios de comportamiento marcados en el sisón común durante los fines de semana asociados a la caza: en este caso, los sisonos utilizaban exclusivamente las zonas de reserva durante dichos días (Casas et al. 2009), particularmente las parcelas dentro de las zonas de

reserva plantadas con colza, que representa un alimento importante para esta especie. Estos resultados indican que una medida de gestión relativamente simple y fácil de implementar (la delimitación de zonas de reserva de caza con cobertura vegetal adecuada) puede evitar los problemas asociados a la actividad cinegética, permitiendo la compatibilización de una actividad humana con la conservación de especies amenazadas.

Caso de estudio 2: molestias humanas y selección dirigida según la personalidad comportamental

Un aspecto a tener en cuenta cuando evaluamos el efecto de las actividades humanas en los animales es que no todos los individuos responden de la misma manera ante los mismos estímulos, y que las molestias pueden afectar más a ciertas especies o a ciertos individuos que a otros (Blumstein 2006; Blumstein et al. 2005; Evans et al. 2010; Samia et al. 2015). Este tema, de interés creciente, es muy relevante para la conservación: entre otras cosas, mantener una variabilidad fenotípica en los comportamientos dentro de las poblaciones de especies amenazadas puede ser particularmente importante para su viabilidad a largo plazo (Smith y Blumstein 2013).

Cuando un comportamiento es variable entre individuos, pero se expresa de forma consistente en el mismo individuo independientemente del contexto, se considera que dicho comportamiento es un elemento asociado al “carácter” o la personalidad de dicho individuo (Sih et al. 2004; Evans et al. 2010; Smith y Blumstein 2013). En este segundo caso de estudio, valoramos cómo las molestias humanas asociadas a la monitorización de poblaciones reproductoras o a las intervenciones de protección pueden afectar a las aves según su personalidad, y qué consecuencias podría tener esto. En un estudio reciente, Arroyo et al. (2017) mostraron que las molestias humanas pueden a largo plazo cambiar la composición fenotípica de una población en cuanto a las personalidades comportamentales de las aves que la componen.

El aguilucho cenizo, *Circus pygargus*, es una rapaz típica de las zonas agrícolas de Europa occidental y común en España. El aguilucho nidifica en el suelo y con frecuencia usa los campos de cereal para criar (Fig. 4). Eso le hace muy vulnerable en el momento de la cosecha, cuando los pollos pueden morir si no han volado antes de que pase la cosechadora (Arroyo et al. 2002). Por ello, esta especie es muy dependiente de medidas de conservación (Santageli et al. 2014, 2015). Las campañas de protección se basan en la localización de nidos; su visita para determinar la edad de los pollos, y por tanto la fecha en la que se van a volar, y si esto va a ocurrir después de la cosecha, lo que suele producirse en muchos casos; la negociación con los agricultores para retrasar la cosecha o bien dejar parte del cereal sin cosechar alrededor del nido; o el traslado de los pollos a una zona segura (Arroyo et al. 2002; Santageli et al. 2014). Durante las visitas a los nidos, los adultos reproductores ven a los humanos como una amenaza y defienden sus pollos con vuelos rasos, gritos de alarma e incluso ataques (Fig. 4 a y b). En el caso de los aguiluchos, el comportamiento de defensa del nido está modulado por variables ambientales, como la abundancia de alimento o la edad de los pollos, ya que los padres defienden más intensamente sus nidos cuando las condiciones ambientales son mejores y cuanto mayor es la edad de los pollos, es decir, cuando la probabilidad de supervivencia de la progenie aumenta. Pero no todos los individuos son igual de agresivos en las mismas condiciones ambientales, y tras tener en cuenta estas variables, se ha podido comprobar que los comportamientos de las hembras de aguilucho en respuesta a los humanos cuando visitan los nidos son muy repetibles, y definen la personalidad de cada hembra (Arroyo et al. 2017). Ciertas hembras son consistentemente más agresivas u “osadas” frente a los humanos que visitan su nido, mientras que otras son más “tímidas” y suelen alejarse durante una intervención humana, tardando un tiempo variable en volver al nido para atender los huevos o los pollos.

Cuando la relación entre la personalidad y la eficacia biológica o bien la selección de hábitat varía en función de las condiciones

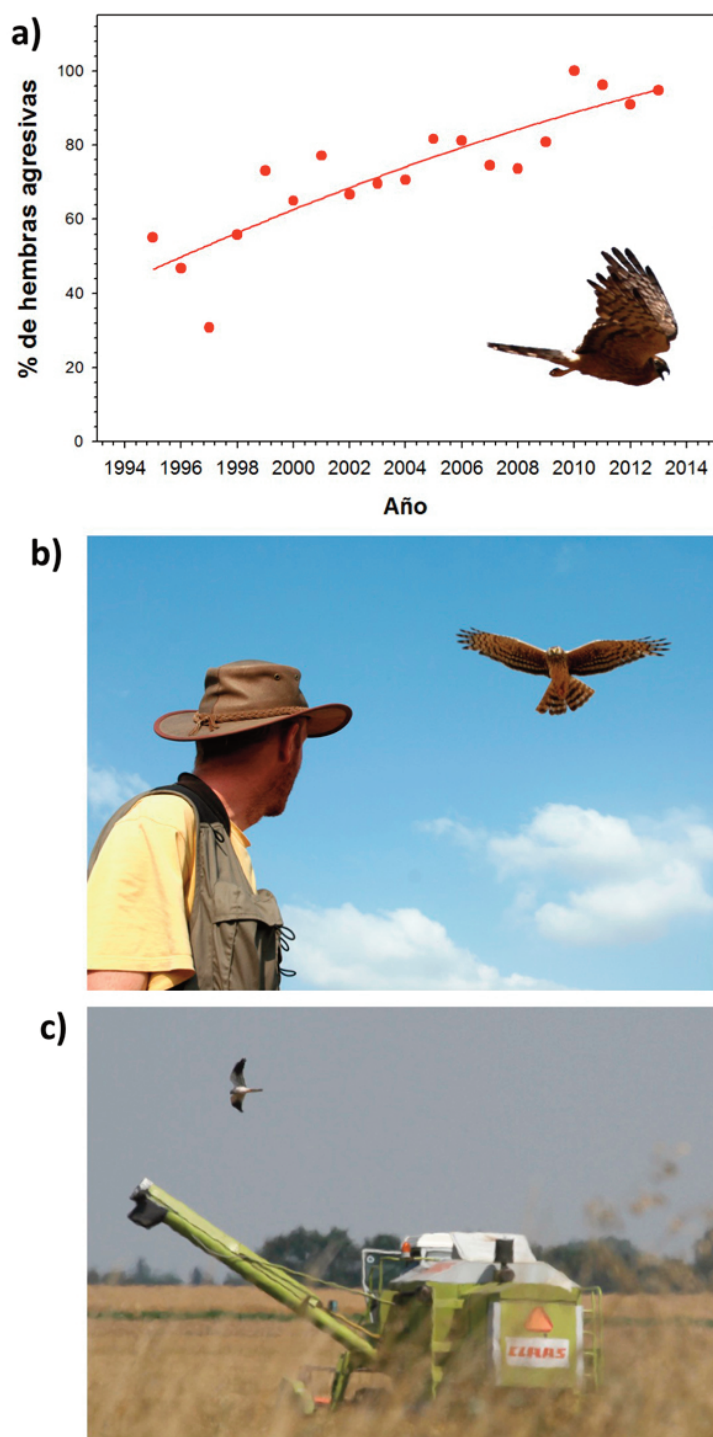


Figura 4. (a) Cambios a largo plazo de la proporción de hembras agresivas que componen una población de aguilucho cenizo monitorizada para la investigación y conservación durante 19 años consecutivos (4-5 generaciones de aguiluchos) en el oeste de Francia (adaptado de Arroyo et al. 2017). (b) una hembra de aguilucho sobrevuela un biólogo durante una visita a su nido; (c) un macho de aguilucho cenizo vuela sobre campos de trigo durante la cosecha. Fotos de A. Villers (b) y F. Mougeot (a,c).

Figure 4. (a) Long-term changes in the proportion of aggressive (bold) females composing a breeding population of Montagu's harrier monitored for conservation and research purposes during 19 consecutive years (4-5 harrier generations) in western France (adapted from Arroyo et al. 2017). (b) a female harrier flies over a researcher during a nest visit; (c) a male Montagu's harrier flying over wheat fields during harvesting. Photos by A. Villers (b) and F. Mougeot (a,c).

ambientales, el hecho de que ciertos componentes ambientales cambien de forma no aleatoria y se vuelvan dominantes puede llevar a una selección natural o direccional de ciertos tipos de personalidad. Por ejemplo, si los individuos más agresivos sobreviven mejor

los transportes intercontinentales, puede haber una predominancia de individuos agresivos entre los que colonizan una zona nueva tras escapar del comercio (Carrete y Tella 2011). Los individuos con menos tolerancia a las molestias humanas (más tímidos y menos agresivos) pueden seleccionar zonas más alejadas de las zonas urbanas, por lo que también puede haber una predominancia de individuos agresivos en zonas urbanizadas (Evans et al. 2010; Partecke et al. 2006; Carrete y Tella 2010; Vincze et al. 2016). Si los individuos tímidos tienen más probabilidades de pasar desapercibidos en momentos de persecución humana, en momentos en los que la persecución es habitual, los individuos tímidos pueden tener una ventaja selectiva y pasar a ser dominantes en la población. La relación entre personalidad y presencia en zonas urbanas ha sido detallada en numerosos estudios (Evans et al. 2010; Møller 2010; Carrete y Tella 2011), pero esta temática es también relevante cuando se consideran sólo poblaciones en zonas rurales, ya que éstas están sometidas a una creciente presencia humana.

En el caso de los aguiluchos cenizos, en una población monitorizada y protegida en el oeste de Francia durante 19 años consecutivos, se observó un fuerte cambio en la proporción de hembras agresivas dentro de la población: éstas pasaron de suponer el 40% a situarse en el 90% del total en el transcurso de 4-5 generaciones de aguiluchos. El estudio también mostraba que este aumento se puede explicar por un mecanismo de selección direccional que perjudica a las aves más tímidas, dado que su probabilidad de fracaso reproductor aumenta con la frecuencia de visitas al nido, mientras que el éxito de las hembras agresivas no se ve afectado (Arroyo et al. 2017). Esto puede provocar que las hembras tímidas en poblaciones sujetas a monitorización de nidos contribuyan menos a las generaciones siguientes, y/o que elijan criar fuera de esa población en años siguientes (la dispersión reproductora de esta especie puede ser alta y depende del éxito, con una mayor dispersión reproductora tras un fracaso reproductor). Los resultados de este estudio muestran que las molestias humanas actúan de manera sutil pero relevante sobre la composición fenotípica de las poblaciones expuestas a ellas, y que es importante tener en cuenta estos efectos tanto a la hora de interpretar los resultados de los estudios a largo plazo, como para evaluar el impacto de actuaciones de conservación que necesitan intervenciones recurrentes. El aguilucho cenizo es una especie con un comportamiento social complejo, que puede formar colonias de reproducción relativamente grandes o bien nidificar de manera aislada (Arroyo et al. 2002). Si una mayor agresión frente a humanos estuviera asociada a una mayor agresión intra-específica (algo que actualmente no se conoce), el que las molestias humanas produzcan una selección dirigida hacia hembras agresivas podría reducir el grado de reproducción en colonia de esta especie. Esto, a su vez, tiene implicaciones para la conservación, porque el coste-eficacia de las distintas medidas de conservación que se pueden implementar para proteger los pollos de aguiluchos en el momento cosecha varía según el tamaño de colonia de esta especie (Sanganteli et al. 2014). El desarrollo de más estudios sobre la interacción entre personalidad, parámetros ecológicos y respuestas a las actividades humanas permitiría mejorar, por tanto, el diseño de medidas de conservación eficaces en cada contexto.

Conclusiones

En este trabajo, hemos ilustrado con ejemplos concretos algunos de los beneficios de una mejor integración entre ecología del comportamiento y biología de la conservación, así como de enfoques multidisciplinarios para anticipar problemas asociados a las molestias humanas y diseñar herramientas de gestión y conservación para solucionarlos. Al mismo tiempo, es importante reconocer que las acciones humanas, sea para los estudios o para la conservación, pueden afectar a las especies diana, a algunas más que otras, y a ciertos individuos más que otros. Dado que las actividades humanas van a ser cada vez más frecuentes y extendidas, es particularmente importante desarrollar más investigación sobre los efectos de las mismas, en la interfaz entre ambas disciplinas.

En ese sentido, posibles direcciones futuras de estudios podrían incluir las siguientes: el impacto de la variación individual en la tolerancia a las molestias, y la capacidad de adaptación de los animales frente a nuevas actividades humanas que ocurran en su entorno; la evaluación de cómo la percepción sensorial o las respuestas comportamentales a las molestias humanas se pueden usar para estimar la configuración óptima de las zonas protegidas (por ejemplo, el impacto del efecto borde); cómo los parámetros comportamentales (incluyendo el uso del espacio o las respuestas a las molestias) pueden ayudar en el diseño de medidas de mitigación del impacto de infraestructuras asociadas al transporte o producción de energía; la evaluación de qué parámetros comportamentales pueden predecir la resiliencia o vulnerabilidad de las especies al cambio climático; o el impacto del ruido, la luz o la contaminación química en la comunicación animal, en modos que afecten la supervivencia o la reproducción (Greggor et al. 2016).

Por último, es importante reseñar que los progresos para una mejor integración entre ecología del comportamiento y conservación pueden estar limitados por una escasa o mala comunicación entre científicos y gestores. En este sentido, se ha destacado la importancia de identificar más claramente las prioridades de gestores y técnicos de la conservación en términos de estudios de comportamiento que respondan a sus necesidades (ver Greggor et al. 2016 para una lista de 50 prioridades en materia de estudios de comportamiento aplicados a la gestión y conservación). Una mayor comunicación entre científicos y gestores, así como una mayor visibilidad y valoración científica y social de estos estudios, contribuirán a un crecimiento significativo de esta interfaz.

Referencias

- Arroyo, B., Razin, M. 2006. Effects of human activities on bearded vulture behaviour and breeding success in the French Pyrenees. *Biological Conservation* 128: 276–284.
- Arroyo, B.E., García, J.T., Bretagnolle, V. 2002. Conservation of the Montagu's Harrier (*Circus pygargus*) in agricultural areas. *Animal Conservation* 5:283-290.
- Arroyo, B., Mougeot, F., Bretagnolle, V. 2017. Individual variation in behavioural responsiveness to humans leads to differences in breeding success and long-term population phenotypic changes. *Ecology Letters* online, doi: 10.1111/ele.12729
- Angeloni, L., Schlaepfer, M.A., Lawler, J.J., Crook K.R. 2008. A reassessment of the interface between conservation and behaviour. *Animal Behaviour* 75: 731-737
- Beale, C.M., Monaghan, P. 2004. Human disturbance: people as predation-free predators? *Journal of Applied Ecology* 41(2):335-343.
- Benítez-López, A., Casas, F., Mougeot, F., García, J.T., Martín, C.A., Tatin, L., Wolff, A., Viñuela, J. 2015. Individual traits and extrinsic factors influence survival of the threatened pin-tailed sandgrouse (*Pterocles alchata*) in Europe. *Biological Conservation* 187:192-200.
- Berger-Tal, O., Blumstein, D.T., Carroll, S., Fisher, R.N., Mesnick, S.L., Owen, M.A., Saltz, D., St Claire, C.C., Swaisgood, R.R. 2016. A systematic survey of the integration of animal behavior into conservation. *Conservation Biology* 30(4):744-753.
- Blumstein, D. T. 2006. Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour* 71:389-399.
- Blumstein, D.T., Fernandez-Juricic, E., Zollner, P.A., Garity, S.C. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* 42(5):943-953.
- Caro, T. 1998. *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Caro, T. 1999. The behaviour-conservation interface. *Trends in Ecology and Evolution* 14:366-369.
- Caro, T. 2007. Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology and Evolution* 22:394-400.
- Caro, T. M., Durant, S.M. 1995. The importance of behavioural ecology for conservation biology: examples from Serengeti carnivores. En: Sinclair, A.R.E., Arcese, P. (eds.), *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*, pp. 451-472. University of Chicago, Chicago Press, IL. Estados Unidos.
- Carrete, M., Tella, J.L. 2010. Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. *Biology Letters* 6:167-170.
- Carrete, M., Tella, J.L. 2011. Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds. *PLoS ONE* 6(4):e18859.
- Casas, F., Mougeot, F., Viñuela, J., Bretagnolle, V. 2009. Effects of hunting on the behaviour and spatial distribution of farmland birds: importance of hunting-free refuges in agricultural areas. *Animal Conservation* 12:346-354.
- Casas, F., Benítez-López, A., Tarjuelo, R., Barja, I., Viñuela, J., García, J.T., Morales, M.B., Mougeot, F. 2016. Changes in behaviour and faecal glucocorticoid levels in response to increased human activities during weekends in the pin-tailed sandgrouse. *Science of Nature* 103:11-12.
- Clemmons, J.R., Buchholz, R. 1997. *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Cooke, S.J., Blumstein, D.T., Buchholz, R., Caro, T., Fernandez-Juricic, E., Franklin, C.E., Metcalfe, J., O'Connor, C.M., St Clair, C.C., Sutherland, W.J., Wikelski, M. 2014. Physiology, Behavior, and Conservation. *Physiological and Biochemical Zoology* 87 (1):1-14.
- Curio, E. 1996. Conservation needs ethology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 260-263.
- Curio, E. 1998. Behavior as a tool for management intervention in birds. En: Caro, T. (ed.), *Behavioral Ecology and Conservation*, pp. 163-187. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Evans, J., Boudreau, K., Hyman J. 2010. Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows. *Ethology* 116(7):588-595.
- Fraser, J.D., Frenzel, L.D., Mathisen, E., 1985. The impact of human activities on breeding bald eagles in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 49:585-592.
- Gill, J.A., Norris, K., Sutherland, W.J. 2001. Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation* 97 (2):265-268.
- Gonzalez, L.M., Arroyo, B.E., Margalida, A., Sánchez, R., Oria, J. 2006. Effect of human activities on the behaviour of breeding Spanish Imperial Eagles *Aquila adalberti*: management implications for the conservation of a threatened species. *Animal Conservation* 9:85-93.
- Greggor, A.L., Berger-Tal, O., Blumstein, D.T., Angeloni, L., Bessa-Gomes C., Blackwell, B.F., St Clair, C.C., Crooks, K., de Silva, S., Fernandez-Juricic, E., Goldenberg, S.Z., Mesnick, S.L., Owen, M., Price, C.J., Saltz, D., Schell, C.J., Suarez, A.V., Swaisgood, R.R., Winchell, C.S., Sutherland, W.J. 2016. Research Priorities from Animal Behaviour for Maximising Conservation Progress. *Trends in Ecology and Evolution* 31(12):953-964.
- Gutzwiller, K.J., Marcum, H.A., Harvey, H.B., Roth, J.D., Anderson, S.H. 1998. Bird tolerance to human intrusion in Wyoming montane forests. *Condor* 100: 519-527
- Holway, D.A., Suarez, A.V. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology and Evolution* 14:328-330.
- Knight, R.L., Temple, S.A. 1995. Wildlife and recreationists: coexistence through management. En: Knight, R.L., Gutzwiller, K.J. (eds.), *Wildlife and recreationists: coexistence through research and management*, pp 327-333. Island Press, Washington D.C. Estados Unidos.
- Lord, A., Waas, J. Innes, M.J., Whittingham, A. 2001. Effects of human approaches to nests of northern New Zealand dotterels. *Biological Conservation* 98: 233-240
- Margalida, A., Moreno-Opo, R., Arroyo, B.E., Arredondo, A. 2011. Reconciling the conservation of endangered species with economically important anthropogenic activities: interactions between cork exploitation and the cinereous vulture in Spain. *Animal Conservation* 14: 167-174.
- Martin, C.A., Casas, F., Mougeot, F., García, J.T., Viñuela, J. 2010. Positive interactions between vulnerable species in agrarian pseudo-steppes: habitat use by pin-tailed sandgrouse depends on its association with little bustard. *Animal Conservation* 13:383-389.
- Millsaugh, J.J., Washburn B.E. 2004. Use of fecal glucocorticoid metabolite measures in conservation biology research: considerations for application and interpretation. *General and Comparative Endocrinology* 138(3):189-199.
- Møller, A.P. 2010. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology* 21:365-371.
- Morales, M., Traba, J., Arroyo, B. 2015. El declive del sisón en el centro de España. *Quercus* 356: 36-43.

- Mougeot, F., Benitez-Lopez, A., Casas, F., Garcia, J.T., Viñuela, J. 2014. A temperature-based monitoring of nest attendance patterns and disturbance effects during incubation by ground-nesting sandgrouse. *Journal of Arid Environments* 102:89-97.
- Mullner, A., Linsenmair, K.E., Wikelski, M. 2004. Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*). *Biological Conservation* 118(4):549-558.
- Partecke, J., Schwabl I., Gwinner E. 2006. Stress and the city: Urbanization and its effects on the stress physiology in European Blackbirds. *Ecology* 87(8):1945-1952.
- Quan, R.C., Wen, X.J., Yang, X.J. 2002. Effects of human activities on migratory waterbirds at Lashihai Lake. *Biological Conservation* 108:273-279.
- Rees, E.C., Bruce, J.H., White, G.T. 2005. Factors affecting the behavioural responses of whooper swans (*Cygnus cygnus*) to various human activities. *Biological Conservation* 121:368-382.
- Richardson, C.T., Miller, C.K. 1997. Recommendations for protecting raptors from human disturbance: a review. *Wildlife Society Bulletin* 25:634-638.
- Romero, L.M. 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution* 19:249-255.
- Ruhlen, T.D., Abbott, S., Stenzel, L.E., Page, G.W. 2003. Evidence that human disturbance reduces Snowy Plover chick survival. *Journal of Field Ornithology* 74, 300-304.
- Santangeli, A., Di Minin, E., Arroyo, B. 2014. Bridging the research implementation gap – Identifying cost-effective protection measures for Montagu's harrier nests in Spanish farmlands. *Biological Conservation* 177: 126-133
- Santangeli, A., Arroyo, B., Millon, A., Bretagnolle, V. 2015. Identifying effective actions to guide volunteer-based and nation-wide conservation efforts for a ground-nesting farmland bird. *Journal of Applied Ecology* 52:1082-1091.
- Samia, D. S. M., Nakagawa, S., Nomura, F., Rangel, T. F., Blumstein, D. T. 2015. Increased tolerance to humans among disturbed wildlife. *Nature Communications* 6.
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C., Ziemba, R.E. 2004. Behavioral syndromes: an integrative overview. *Quarterly Reviews in Biology* 79:241-277.
- Smith, B.R. and Blumstein, D.T. 2013. Animal personalities and conservation biology: the importance of behavioral diversity. En: Carere, C., Maestripieri, D. (eds). *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*, pp. 379-411. University of Chicago Press. Chicago, IL. Estados Unidos.
- Steven, R., Pickering, C., Castley, J.G. 2011. A review of the impacts of nature-based recreation on birds. *Journal of Environmental Management* 92(10):2287-2294.
- Sutherland, W.J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* 56:801-809.
- Tarjuelo, R., Barja, I., Morales, M.B., Traba, J., Benitez-Lopez, A., Casas, F., Arroyo, B., Delgado, P., Mougeot, F. 2015. Effects of human activity on physiological and behavioral responses of an endangered steppe bird. *Behavioral Ecology* 26:828-838.
- Thiel, D., Jenni-Eiermann, S., Braunisch, V., Palme, R., Jenni, L. 2008. Ski tourism affects habitat use and evokes a physiological stress response in capercaillie *Tetrao urogallus*: a new methodological approach. *Journal of Applied Ecology* 45 (3):845-853.
- Thomas, K., Kvitek, R.G., Bretz, C. 2003. Effects of human activity on the foraging behavior of sanderlings *Calidris alba*. *Biological Conservation* 109: 67-71.
- Traut, A.H., Hostettler, M. 2003. Urban lakes and waterbirds: effects of development on avian behaviour. *Waterbirds* 26(3): 290-300.
- Trimper, P.G., Standen, N.M., Lye, L.M., Lemon, D., Chubbs, T.E., Humphries, G.W. 1998. Effects of low-level jet aircraft noise on the behaviour of nesting osprey. *Journal of Applied Ecology* 35: 122-130
- Ulfstrand, S. 1996. Behavioural ecology and conservation biology. *Oikos* 77:183.
- Verhulst, S., Oosterbeek, K., Ens, B.J., 2001. Experimental evidence for effects of human disturbance on foraging and parental care in oystercatchers. *Biological Conservation* 101:375-380.
- Vincze, E., Papp, S., Preiszner, B., Seress, G., Bokony, V., Liker, A. 2016. Habituation to human disturbance is faster in urban than rural house sparrows. *Behavioral Ecology* 27(5):1304-1313.
- Walker, B.G., Boersma, P.D., Wingfield, J.C. 2006. Habituation of adult magellanic penguins to human visitation as expressed through behavior and corticosterone secretion. *Conservation Biology* 20(1):146-154.
- White, C.M., Thurow, T.L. 1985. Reproduction of ferruginous hawks exposed to controlled disturbance. *Condor* 87:14-22.