

El valor de los estudios a largo plazo en la ecología del comportamiento

O. Gordo^{1,2,*}, J.M. Avilés³

(1) Departamento de Biología de la Conservación, Estación Biológica Doñana (CSIC). Avda. Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla, España.

(2) Novia University of Applied Sciences. Raseborgsvägen 9, 10600 Ekenäs, Finlandia.

(3) Grupo de Ecología Evolutiva y de la Conducta, Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC). Crta. de Sacramento s/n, 04120 La Cañada de San Urbano, España.

* Autor de correspondencia: O. Gordo [ogvilloslada@gmail.com]

> Recibido el 24 de enero de 2017 - Aceptado el 02 de octubre de 2017

Gordo, O., Avilés, J.M. 2017. El valor de los estudios a largo plazo en la ecología del comportamiento. *Ecosistemas* 26(3): 21-31. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.04

Los estudios a largo plazo se caracterizan por tener más duración de lo que es habitual en su campo. En ecología son imprescindibles para: comprender los procesos ecológicos que ocurren a escalas temporales largas, determinar la generalidad de los patrones emergentes de los hallazgos puntuales, y conectar la causa y el efecto en procesos biológicos que se producen con demora temporal. La mayoría de ecólogos coinciden en su elevado valor científico, aunque paradójicamente muy pocos los llevan a cabo (0.3% de los estudios publicados). El principal obstáculo es mantener la financiación ininterrumpida a lo largo de mucho tiempo, cuando el sistema de evaluación y subvención está basado en periodos cortos. Sin embargo, existen oportunidades de desarrollar estudios a largo plazo con datos preexistentes, tales como los programas de seguimiento de las áreas protegidas o de fauna amenazada, colecciones de museos, actividad cinegética, pesquerías, o proyectos de ciencia ciudadana; siempre y cuando seamos conscientes de que tales datos no se tomaron con un propósito de desarrollar un estudio a largo plazo y que eso puede limitar la robustez de nuestras conclusiones. Pese a que la ecología del comportamiento es una disciplina joven en nuestro país, ya existen destacables ejemplos de estudios a largo plazo. Por ejemplo, se ha demostrado que aves e insectos están alterando sus ciclos vitales en respuesta al reciente cambio climático y que esto les podría estar causando un desajuste fenológico con otros niveles tróficos de los que dependen. El marcaje y seguimiento de los mismos individuos a lo largo de años en el sistema parásito-hospedador formado por críalos y urracas ha permitido demostrar que las urracas son capaces de aprender a lo largo de su vida a defenderse del parasitismo de los críalos, mientras que son inflexibles a la hora de ajustar su fenología reproductora a las condiciones ambientales. El marcaje individual de milanos negros ha permitido descubrir el efecto de la senescencia y el aprendizaje en el comportamiento migratorio, la adquisición de territorios de cría y, en definitiva, sobre los cambios en el éxito reproductor de las aves a lo largo de su vida. Resultados similares se han hallado para otras aves de vida larga como cigüeñas, gaviotas o paíños. El marcaje individual también ha permitido construir las genealogías completas de varias generaciones en poblaciones de aves que usan cajas nido para criar, lo que ha sido clave para entender la heredabilidad de diversos rasgos de la coloración del plumaje directamente asociados a la calidad fenotípica individual.

Palabras clave: microevolución; modelos animales; plasticidad fenotípica; replicación; seguimiento individual; tendencias temporales

Gordo, O., Avilés, J.M. 2017. The value of long-term studies in behavioural ecology. *Ecosistemas* 26(3): 21-31. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.04

Long-term studies are those studies with a longer duration than usual in its topic. They have been essential in ecology to understand the ecological processes that happen in long temporal scales, to determine how general is a pattern emerging from a punctual finding, and to connect cause and effect in biological processes happening with some time lag. Most of ecologists agree about the scientific relevance of long-term studies, but they seldom carry out them (0.3% of published studies). The main handicap is to keep continuous funding during a long time because funding and evaluation system of science is based on short periods. However, there are opportunities to develop long-term studies with available data yet, such as monitoring programs of protected areas or threatened species, museum collections, hunting bags, fisheries or citizen sciences projects; although we will need to keep in mind that those data were not gathered with a long-term aim and this fact may constrain soundness of our conclusions. In spite of the fact that behavioral ecology is a young discipline in Spain, there are already some notable examples of long-term studies. For instance, it has been demonstrated that birds and insects are changing their life cycles in response to climate change and these changes can be leading to phenological mismatches with the trophic levels in which they rely on. Marking and monitoring of the same individuals along years in the host-parasite system of magpies and cuckoos demonstrated that magpies learn to protect themselves against parasites, while have an inflexible reproductive phenology unable to adapt to environmental variation. Individual-based monitoring of black kites showed the effect of senescence and learning in migratory behavior, breeding territory acquisition, and fitness changes along the life of these birds. Similar results were found for other long-lived birds such as white storks, gulls or storm petrels. Individual marking has allowed building complete pedigrees in bird populations using nest boxes for breeding. Such pedigrees have been essential to understand heritability of several coloration traits of plumage directly linked to the phenotypic individual quality.

Key words: animal models; individual-based monitoring; microevolution; phenotypic plasticity; replication; temporal trends.

¿Qué es un estudio a largo plazo?

Existen dos posibles definiciones de estudio a largo plazo. Un estudio a largo plazo podría considerarse aquel de una amplitud temporal tal que incluya el tiempo de generación de la especie objeto de estudio o, al menos, suficientemente largo como para incluir todos aquellos procesos que configuran un ecosistema (Strayer et al. 1986). Así, por ejemplo, si estamos trabajando con bacterias, un estudio de una semana podría considerarse a largo plazo, ya que en ese tiempo se han podido dar varias generaciones. Sin embargo, si estamos trabajando con árboles o vertebrados de longevidad similar a la nuestra, lo más probable es que a lo largo de toda una vida de investigación a duras penas lleguemos a ver más de una generación.

Una segunda definición mucho menos restrictiva sería considerar como estudio a largo plazo aquel cuya duración sea mayor de lo que suele ser habitual en su área de investigación (Strayer et al. 1986). Aquí nos ceñiremos a esta definición. Nótese que, al aceptar esta definición, estaríamos aceptando que los factores que afectan a la continuidad en la toma de datos, tales como la esperanza de vida de los investigadores, periodos de financiación, duración de los estudios de postgrado, etc., en vez de la temporalidad de los procesos naturales a estudiar, serían los factores más relevantes a la hora de determinar la duración máxima de nuestro estudio. Por tanto, desde la perspectiva de esta definición, los obstáculos para el desarrollo de un estudio a largo plazo serían ajenos a las propiedades puramente biológicas del proceso ecológico-evolutivo que pretendemos estudiar.

Sorprendentemente, aunque la mayoría de ecólogos reconocen el elevado valor de los estudios a largo plazo, se da la paradoja de que muy pocos incorporan estudios a largo plazo en sus planes de investigación (Strayer et al. 1986). Una evidencia de esa carencia de estudios a largo plazo nos la ofrece una búsqueda en *Web of Science* de las palabras “long-term study” o “long-term experiment” tanto en el título, como entre las palabras clave, como en el resumen de los artículos publicados durante el periodo 1987-2017 en las 18 revistas más relevantes dentro del campo de la ecología que publican estudios de ecología del comportamiento (*Functional Ecology*, *Journal of Animal Ecology*, *Proceedings of the Royal Society B*, *Ecology*, *Evolution*, *Oikos*, *American Naturalist*, *Behavioral Ecology*, *Oecologia*, *Biology Letters*, *Journal of Evolutionary Biology*, *Ecology and Evolution*, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *Evolutionary Ecology*, *Acta Oecologica*, *Ecological Research*, *Annales Zoologici Fennici*, *Ecoscience*). De los 71 553 artículos publicados en esas revistas en los últimos 30 años (búsqueda realizada el 11-06-2017), tan sólo 252 contenían esas palabras, lo que supone un exiguo 0.35% del total de los estudios. Cabe argumentar que nuestra búsqueda es algo burda y que podría estar infravalorando el porcentaje de estudios a largo plazo reales, puesto que la mayoría de estas revistas publican otro tipo de artículos que no corresponden al campo de la ecología del comportamiento. Sin embargo, si refinamos la búsqueda limitándola a las revistas estrictamente dedicadas al tema que nos ocupa más aquellas que tratan de una manera más amplia cualquier aspecto de la ecología del comportamiento de los animales, lo que tradicionalmente se ha conocido como etología (*Behavioral Ecology*, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *Animal Behavior*, *Ethology*, *Behaviour*, *Journal of Ethology*, *Acta Ethologica*, *Behavioural Processes*, *Ecology*, *Ethology and Evolution*), se observa que la tasa de estudios a largo plazo es un 0.30%, (50 artículos de 16 591 publicados), o sea, una cifra muy parecida a la anterior. Hay que señalar que no es nuestro objetivo establecer una estimación cuantitativa exacta del sesgo negativo hacia los estudios a largo plazo. Aunque los estudios a largo plazo son excepcionales y cabe esperar que los autores tiendan a destacar este hecho en lugares clave de los artículos, no puede descartarse, sin un escrutinio exhaustivo de cada artículo, que las palabras elegidas como criterios de búsqueda pudieran no aparecer en esos tres campos del artículo examinados en algunos casos. Por el lado contrario, tampoco puede descartarse que haya artículos que mencionen esas palabras que hemos buscado, pero que dichas palabras

no hagan referencia a la metodología empleada en el estudio en sí, por lo que la cifra podría estar sobreestimada. En cualquier caso, un 0.3% es un valor tan bajo que, incluso aunque lo estuviéramos subestimando mucho, nos da una idea de lo raros que son los estudios a largo plazo en ecología del comportamiento.

¿Por qué son necesarios los estudios a largo plazo?

Hay tres razones fundamentales para llevar a cabo estudios a largo plazo. En primer lugar, los estudios a largo plazo son esenciales para entender algunos procesos ecológicos que ocurren a escalas temporales largas (Krebs 1991), tales como el aprendizaje, la transmisión cultural, la senescencia, la selección natural o social, o la microevolución. Por tanto, ciertas preguntas en la ecología del comportamiento sólo pueden responderse superando ciertos umbrales de tiempo de estudio. Así, por ejemplo, si queremos conocer la eficacia biológica real de dos cohortes de individuos que difieran en un comportamiento, deberemos esperar hasta que el último de ellos haya muerto, y esto puede suponer muchos años, si estamos trabajando con especies longevas. Si nos interesa estudiar el efecto de la senescencia sobre el comportamiento reproductor de una especie, habrá que esperar a que los ejemplares marcados al nacer y, por tanto, de edad conocida alcancen y/o sobrepasen la esperanza de vida de la especie, algo que puede suponer años, una vez más, si la especie es longeva. Años que se pueden ver incrementados por las dificultades de observar el fenómeno en la naturaleza dadas las altas tasas de mortalidad por otras causas ajenas a la propia senectud (p.ej., depredación, hambruna, enfermedad). Si queremos conocer la heredabilidad de un rasgo comportamental, pero el reclutamiento de individuos en la población de estudio es muy bajo, necesitaremos recolectar información a lo largo de varias generaciones para lograr una muestra con el tamaño suficiente para sacar conclusiones robustas. Si queremos determinar el impacto de unas condiciones ambientales extremas (p.ej. sequía, El Niño, ola de frío, riada, erupción, etc.) sobre cierto proceso, no nos quedará más remedio que repetir nuestro estudio diversos años hasta que la casualidad nos provea con las condiciones extremas que queremos estudiar. La lista de ejemplos en los que un diseño a largo plazo es la única vía para responder a ciertas preguntas en la ecología del comportamiento sería interminable.

La segunda razón para llevar a cabo estudios a largo plazo está en la replicación del mismo protocolo o experimento varios años para determinar la generalidad de los patrones emergentes, así como la influencia de condiciones ambientales particulares (las contingencias) sobre dichos patrones (Fig. 1). Muchos autores han destacado la falta de réplicas de la mayoría de estudios que se hacen hoy en día en ecología del comportamiento (Owens 2006), uno de los pilares del método científico. Por tanto, los resultados de un experimento puntual, sobre todo cuando este se lleva a cabo con individuos salvajes en condiciones naturales no controladas, pueden estar totalmente determinados, para bien o para mal, por las condiciones ecológicas que se dan en el momento que decidimos hacerlo (Fig. 1). Así, por ejemplo, si queremos determinar el efecto de un aporte suplementario en la dieta sobre el crecimiento de las crías y lo hacemos un año en que hay superabundancia de recursos, es posible que lleguemos a la conclusión de que la alimentación suplementaria no tiene efecto. Del mismo modo, si queremos testar el efecto de la reducción de la carga parasitaria sobre la supervivencia de los individuos de una especie, pero coincide que ese año hay muy poca prevalencia del parásito, es probable que, aunque quitemos los parásitos no detectemos ningún beneficio sobre la eficacia biológica respecto a los individuos control. Se podría aplicar el mismo razonamiento a la inversa en ambos ejemplos para cuando detectásemos efectos desproporcionadamente acusados. En resumen, a falta de la posibilidad de replicar nuestro estudio en diversas poblaciones bajo diferentes condiciones, una alternativa es replicarlo en la misma población diversos años para evitar inferir patrones espurios que sean fruto de las contingencias.

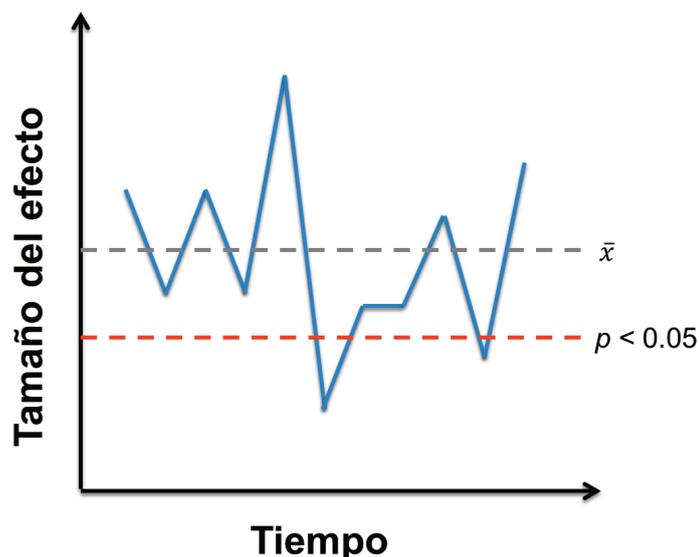


Figura 1. El tamaño del efecto suele variar entre réplicas temporales del mismo estudio (línea azul), ya que en condiciones naturales muchos otros factores también están afectando las respuestas de nuestros individuos sujetos a estudio. Esta variabilidad interanual puede llevar a situaciones en que no alcancemos el umbral de significación estadística (línea roja) y concluyamos que no hay efecto, si nuestro estudio únicamente se llevó a cabo ese año.

Figure 1. Effect size often varies among temporal repeats of the same study (blue line) as many other factors may potentially affect the responses of the studied individuals in the wild. This among years variability may lead us to conclude that there is no effect, if we do not reach the threshold for statistical significance (red line) in a single year study.

La tercera razón es que los estudios a largo plazo nos permiten conectar la causa y el efecto en procesos biológicos que se producen con cierta demora temporal. En la actualidad el estudio de la ontogenia de los distintos comportamientos es una cuestión clave en la ecología del comportamiento. Por ejemplo, muchos rasgos comportamentales del individuo en su estado adulto pueden estar determinados por las condiciones que experimentó durante su desarrollo (Stamps y Groothuis 2010). Así pues, nos va a ser imposible identificar las causas de la variación en comportamiento de los ejemplares que estamos estudiando, si no conocemos previamente lo que les pasó durante su desarrollo, ya que los compromisos fisiológicos que modulan el comportamiento pueden operar sobre escalas de tiempo muy largas. Por ejemplo, estudios recientes en aves han mostrado que la tendencia a tener copulas extrapareja en la edad adulta estaría relacionada con el estrés sufrido durante el desarrollo (Crino et al. 2014).

Limitaciones para hacer un estudio a largo plazo

Pese a que, como hemos dicho anteriormente, el único limitante real para llevar un estudio a largo plazo debería ser nuestra naturaleza humana finita, la realidad es que existen, desde un punto de vista práctico, muchos otros factores que torpedean nuestras aspiraciones y que hacen que raramente esa sea la causa real por la que se interrumpen los estudios a largo plazo. Probablemente el principal escollo para el desarrollo de estudios a largo plazo es cómo se evalúa y financia la ciencia (Callahan 1984; Strayer et al. 1986; Clutton-Brock y Sheldon 2010). Un estudio a largo plazo requiere dinero, tiempo, personal, instalaciones, etc. garantizados durante mucho tiempo, en el caso más extremo *sine die*, y eso en estos tiempos en que se buscan respuestas inmediatas a los problemas que surgen, es algo casi imposible de lograr, máxime cuando el rendimiento, en términos de conocimiento, sólo se podrá empezar a cosechar después de varios años y muchos recursos invertidos (Fig. 2; Strayer et al. 1986). No obstante, el tiempo es

un valor añadido a la información generada, y así es como cada año extra que se continúa un cierto estudio esa información recabada resulta aún más importante. De modo que un estudio a largo plazo se puede entender como un proyecto con una gran inversión inicial, que luego requiere unos costes fijos, normalmente escasos, para su mantenimiento, y en el que el rendimiento va siendo cada vez mayor (Fig. 2; véase también Box 3 en Clutton-Brock y Sheldon 2010).

Un estudio a largo plazo implica una estabilidad de recursos y personal que los sistemas de I+D+i raramente contemplan en sus esquemas de financiación cortoplacistas (3-5 años). El resultado, desgraciadamente, es que casi nadie se embarca en ambiciosos proyectos de este estilo dentro del mundo académico. Una estrategia habitual es combinar el seguimiento a largo plazo con estudios más cortos, normalmente de carácter experimental, que además nos van a ayudar a comprender mejor los mecanismos que gobiernan los procesos que estamos estudiando en el largo plazo (Krebs 1991; Yoccoz et al. 2001). Estos últimos proporcionarían el rendimiento académico para justificar y garantizar la renovación de los fondos necesarios para mantener de manera continuada el estudio sobre cierta población o sistema a largo plazo. Lamentablemente, los objetivos científicos a largo plazo, oficialmente, se han de realizar en la 'clandestinidad', cuando no han de quedar supeditados a las necesidades de otros pequeños estudios puntuales. En estas situaciones, lo ideal es usar sólo una parte de la población de estudio en esos proyectos cortos, que normalmente suponen algún tipo de manipulación experimental, mientras que la otra parte debería dejarse "sin tocar". No obstante, esto en la práctica resulta difícil, por no decir imposible, de lograr con total limpieza, ya que los individuos viven mezclados en la naturaleza y es imposible descartar efectos indirectos de un tratamiento en parte de la población sobre la parte usada a modo de control.

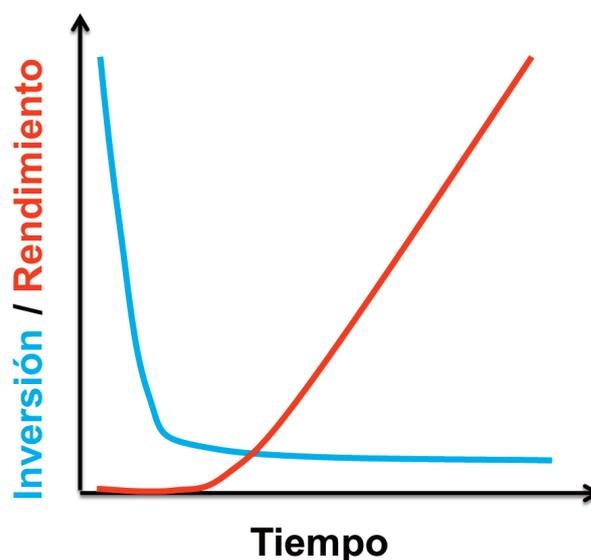


Figura 2. Evolución teórica del coste-beneficio de un proyecto a largo plazo. Como en cualquier proyecto, la mayor inversión se debe realizar al inicio debido a la puesta a punto del proyecto. Posteriormente, su mantenimiento suele requerir una tasa modesta de inversión más o menos constante. Por el contrario, el rendimiento, entendido como generación de conocimiento (cuantificable en términos de artículos, comunicaciones a congresos, patentes, tesis, etc.), inicialmente es nulo, pero una vez superado cierto umbral de tiempo, empezaría a aumentar sin cesar.

Figure 2. Expected evolution of costs and benefits of a long-term study. As usually, most of the investment must be done at the start of the project as we need to set up it. Later on, project maintenance involves usually a small and rather fix investment. By contrast, there is no knowledge return initially (in terms of articles, congress communications, patents, thesis, etc.), but it would increase constantly once a certain time threshold is exceeded.

Por ejemplo, si queremos analizar el efecto de los pesticidas sobre el comportamiento polinizador de las abejas en condiciones naturales, pese a que coloquemos nuestras colmenas estratégicamente en campos con y sin pesticidas, no podremos evitar que parte de los individuos visiten las parcelas que “no deben” visitar (David et al. 2016). Por otro lado, ciertos grupos taxonómicos, como los vertebrados, suelen vivir más de un año, de manera que al cabo de varias temporadas usando la misma población para realizar estudios experimentales, lo más probable es que la mayoría de ejemplares hayan recibido directa o indirectamente (p.ej., son hijos de) alguna manipulación o tratamiento. Aunque el tipo de manipulación que se realiza en los estudios de ecología del comportamiento suele ser leve, especialmente cuando se trabaja en condiciones naturales, y, por tanto, se tiende a asumir que no hay un efecto prolongado más allá del tratamiento experimental, la realidad es que estrictamente pocos investigadores se preocupan de verificar si esto es realmente así o si, por el contrario, las manipulaciones tienen efectos duraderos o incluso transgeneracionales, entre otros motivos porque esto implicaría un diseño de tipo largo plazo. Por ejemplo, si hacemos un experimento en que proporcionamos alimentación suplementaria durante la reproducción, lo esperable es que las crías del grupo experimental acaben con una calidad fenotípica mejor, probablemente sobrevivan mejor hasta el reclutamiento en la población reproductora y al final se conviertan en los individuos predominantes en la población, y todo esto sin estar estrictamente relacionado con su genotipo sino simplemente con el hecho fortuito de haber recibido experimentalmente unas condiciones excepcionalmente favorables durante el desarrollo (p. ej., Kerr et al. 2007).

A parte de los posibles efectos indirectos que suponen la utilización simultánea de experimentos y seguimiento a largo plazo en una misma localidad, resulta evidente que un enfoque cortoplacista en ecología del comportamiento no permite abordar preguntas claves para la disciplina que necesariamente requieren para ser contestadas del seguimiento de individuos durante periodos de tiempo muy superiores a los de la duración actual de los programas de financiación de la ciencia. Esta situación mantenida en el tiempo podría estar generando un sesgo hacia el estudio únicamente de cuestiones abordables mediante una aproximación cortoplacista, lo que a la larga puede limitar gravemente nuestra capacidad para comprender los procesos y mecanismos evolutivos que afectan a los organismos.

Estudios a largo plazo a partir de datos preexistentes: una cuestión de oportunidad

Ya que las condiciones socio-económicas a las que se ve supeitado el ámbito académico parecen poco propicias para apoyar proyectos de investigación a largo plazo, muchos científicos han optado por usar información pre-existente, normalmente generada con otros fines, para contestar preguntas que requieran de una ventana temporal amplia. Por ejemplo, en el ámbito de la gestión y manejo de fauna, sí existen numerosos programas de seguimiento a largo plazo que se llevan a cabo en áreas protegidas o sobre ciertas especies en peligro, como parte de los requerimientos legales que implican dichos estatus de protección o amenaza. Precisamente, para gestionar de la manera más adecuada estas zonas o poblaciones se necesita conocer permanentemente su estado, funcionamiento o biología, y eso sólo se puede lograr mediante un seguimiento constante. El resultado suele ser una ingente cantidad de información recolectada durante mucho tiempo y que potencial e indirectamente permite el desarrollo de valiosos estudios a largo plazo en ecología. Un clásico ejemplo lo tenemos en el uso de las series de caza de pieles en el ártico canadiense y como esta información permitió conocer los ciclos poblacionales de liebres y lince y su sincronización temporal (Krebs et al. 2001). El interés cinegético del lagópodo escocés (*Lagopus lagopus*) hace que se dispongan datos precisos de los ciclos poblacionales de las especies en cientos de áreas del Reino Unido y que se hayan hecho experimentos de medicación a gran escala para comprender el rol de los parásitos intestinales en las dinámicas de dichas poblaciones

(Hudson et al. 1998). En España, se han usado las bolsas de caza en una finca cinegética manchega a lo largo de 14 años para conocer la estructura de edades y sexos en unas poblaciones de perdiz roja *Alectoris rufa* y comprender que ambos factores están íntimamente ligados a las condiciones climáticas que determinan tanto la disponibilidad de alimento como la abundancia de sus depredadores (Nadal et al. 2016). En el Parque Nacional de Doñana se llevan censando y anillando desde los años 60 las poblaciones de aves con fines de gestión, lo que ha permitido disponer indirectamente en ciertas especies, como el milano negro *Milvus migrans*, de una población marcada individualmente con muchos ejemplares de edad conocida, lo que ha facilitado el estudio de los procesos de senescencia en el éxito reproductivo, la selección del territorio de cría o la señalización de la dominancia social (Sergio et al. 2007, 2009, 2011; Blas et al. 2009).

De manera análoga, algunos museos de historia natural albergan colecciones con especímenes conservados (pieles o huevos) de algunas especies que han sido recogidos a lo largo de periodos largos de tiempo en una misma localidad o región. El objetivo inicial de las colecciones de historia natural era recopilar cuanta más información mejor sobre la diversidad natural, así como la mera exposición con fines educativos, por lo que en general la recogida de especímenes ha estado guiada por un criterio de oportunidad o por las preferencias de los cuidadores de las colecciones (Alberch 1993; Winker 2004; Pyke y Ehrlich 2010). No obstante, en ocasiones los científicos han sabido sacar rédito de este ingente acúmulo de especímenes para estudiar cuestiones que demandan una perspectiva temporal larga en ecología del comportamiento (Pyke y Ehrlich 2010). Así por ejemplo, se ha podido investigar la evolución del polimorfismo de color en el auillo europeo *Otus scops* durante el siglo XX a partir de especímenes de la especie recogidos en Italia, demostrándose un aumento de los fenotipos más rojizos parcialmente relacionado con el aumento de temperaturas y lluvias (Galeotti et al. 2009). Gracias a los huevos depositados en la colección del Museo de Zoología de Copenhague desde 1918 se ha podido determinar cómo ha evolucionado el mimetismo de color entre los huevos del cuco común *Cuculus canorus* y el carricero común *Acrocephalus scirpaceus*, uno de sus hospedadores principales, en un área de reciente simpatria (Avilés et al. 2006). La golondrina *Hirundo rustica* recolectadas en Chernobyl antes de 1986 y disponibles en el Museo de Historia Natural de Kiev permitieron demostrar que la exposición a los altos niveles de radiactividad después del accidente nuclear hicieron aumentar más de 10 veces la tasa de albinismo en la zona, una prueba de que la radiación estaba teniendo efectos mutagénicos (Ellegren et al. 1997). Los azores *Accipiter gentilis* recolectados en el norte de Finlandia a lo largo de las últimas cinco décadas, han permitido determinar que el dimorfismo sexual en esas poblaciones ha aumentado debido a un declive de las poblaciones de tetraónidas, que ha llevado a una selección diferencial de presas entre machos y hembras (Tornberg et al. 1999). De manera similar, gracias a los especímenes de iivi *Vestiaria coccinea* cazados a principio del s. XX, se ha podido ver que el pico se ha vuelto más corto para adaptarse a la morfología de las nuevas especies de flores que han sustituido su dieta tradicional basada en plantas de la familia Lobelioideae y que prácticamente han desaparecido de Hawái (Smith et al. 1995). Desgraciadamente, las colecciones de historia natural existentes en España son escasas y cuentan con pocos ejemplares (González y Baratas 2013), en comparación con las de otros países de más tradición naturalista como el Reino Unido, Alemania o los países escandinavos, lo que ha llevado a que no existan estudios en base a colecciones con una perspectiva temporal larga.

Otra fuente masiva de datos son los proyectos de ciencia ciudadana (Dickinson et al. 2010; Magurran et al. 2010). Aunque la mayoría han nacido a lo largo de la última década gracias a las facilidades actuales para registrar ingentes cantidades de datos en amplias extensiones geográficas, cabe esperar que a lo largo del tiempo lleguen a convertirse en una herramienta muy valiosa para testar ciertas cuestiones en ecología y evolución de las especies,

ya que combinarán el largo plazo con la amplia escala geográfica (p.ej., [Gordo y Sanz 2006a](#)). En nuestro país estos programas, de momento, están centrados en el seguimiento de la diversidad y los cambios en las abundancias de las poblaciones (p.ej., véanse programas de seguimiento de la SEO/BirdLife, el Butterfly Monitoring Scheme, etc.), pero podrían aprovecharse fácilmente estas redes de observadores ya establecidas para registrar además ciertos comportamientos, como uso de hábitat, selección de dieta, rutinas de actividad diaria, etc.

Todo este tipo de fuentes de datos, tradicionalmente, han tenido poco impacto científico, porque normalmente se desconocen o, si se conocen, los científicos tienden a desconfiar de la calidad y validez de la información recolectada ([Lindermayer y Likens 2009](#); [Pyke y Ehrlich 2010](#)). No debemos olvidar que esas fuentes de datos se generaron con otros fines que poco o nada tienen que ver con nuestras posibles cuestiones de interés en ecología del comportamiento y, por tanto, es en cierto modo esperable que la información no cumpla todas nuestras expectativas. Por ejemplo, los programas de seguimiento de áreas protegidas o especies amenazadas, en la mayoría de casos, consisten únicamente en conteos de ejemplares, lo que puede resultar insuficiente para comprender muchos de los aspectos ecológicos y evolutivos de las poblaciones. Pero esto no invalida estos programas, ya que su objetivo primordial es simplemente monitorizar abundancias, y eso lo cumplen. Las colecciones científicas, por su lado, tampoco están libres de problemas, pese a que se hayan desarrollado con frecuencia al amparo de naturalistas y científicos. La falta de información sobre el esfuerzo de muestreo realizado para la obtención de los ejemplares o la tendencia a recolectar o evitar aquéllos más anómalos puede dar lugar a muestras totalmente sesgadas no representativas de las características de las poblaciones de antaño ([Pyke y Ehrlich 2010](#)). Los investigadores deben ser plenamente conscientes de este tipo de inconvenientes y sesgos potenciales que pueden tener las fuentes de datos que podemos encontrar de manera oportunista para desarrollar estudios a largo plazo. Estos problemas no las invalidan, siempre y cuando se identifiquen y corrijan antes de usar los datos.

Protocolos flexibles

Normalmente, cuando se piensa en un estudio a largo plazo, nos imaginamos un trabajo repetido rutinariamente una y otra vez exactamente de la misma manera durante años. Es cierto que la constancia y rigurosidad en los protocolos deben ser una de las piezas angulares de un estudio a largo plazo, pero, por otro lado, es imprescindible usar la información que se ha recolectado para verificar si se están logrando los objetivos y, por tanto, si vamos o no a poder responder a las preguntas que nos planteamos al inicio de nuestro estudio. En caso que veamos que no es así, necesitaríamos replantearnos las preguntas iniciales o mejorar nuestra metodología, por ejemplo, porque estábamos obviando variables importantes, o debemos incrementar el esfuerzo para lograr más tamaño de muestra, o aumentar el grado de manipulación experimental para detectar efectos. La posibilidad de hacer reajustes en el protocolo parece especialmente importante cuando se trabaja con seres vivos, cuyo comportamiento o respuestas siempre comportan un cierto grado de impredecibilidad. Por ejemplo, puede resultar que nos sea imposible recapturar los ejemplares porque aprenden el método de trapeo, o puede ser que nuestra manipulación experimental suponga el abandono de la nidada. El estudio en detalle de la bibliografía existente, así como la consulta a otros colegas con experiencia previa pueden ayudarnos en este sentido. El desarrollo de estudios piloto parece esencial, cuando nuestro objetivo es hacer un estudio a largo plazo en una especie o población totalmente nuevas de las que no se sabe nada. En este sentido, parece claro que, teniendo en cuenta que un estudio a largo plazo va a suponernos años de trabajo, merece la pena invertir tiempo previamente en pensar concienzudamente el diseño, así como a conocer a fondo las propiedades de nuestro sistema de estudio.

Por otro lado, hoy en día la tecnología ofrece constantes avances, de manera que ciertas herramientas que son demasiado caras o ni siquiera existen cuando empezamos nuestro estudio pueden estar a nuestra disposición pocos años más tarde ([Peters 2010](#)). Estas opciones pueden abrir nuevas puertas a cuestiones que no nos pudimos plantear en su momento, o dar pie a revisar los protocolos para hacerlos más eficaces (más rápidos y/o baratos) en la obtención de información.

Casos de estudio

Si los estudios a largo plazo son, en general, la excepción que marca la regla en ecología del comportamiento, cuando echamos un vistazo al panorama nacional, nos encontramos con una escasez especialmente acusada de los mismos. Sin duda, esto puede achacarse a razones históricas, en el sentido de que somos un país joven científicamente hablando, y en el que la ecología del comportamiento no se afianza hasta los 90 (p.ej., la Sociedad Española de Etología se fundó en 1984). Por tanto, materialmente no hemos tenido tiempo aún para desarrollar potencialmente estudios comparables en duración a los que uno puede encontrar en países de larga tradición científica como Reino Unido ([Dunnet et al. 1979](#); [Robinson et al. 2006](#); [Wilkin et al. 2006](#); [Foerster et al. 2007](#); [Charmantier et al. 2008](#)), Estados Unidos ([Grant y Grant 1989](#); [Armitage 1991](#); [Brown y Brown 2014](#); [Koenig y Walters 2015](#)), Holanda ([Kluijver 1951](#); [Nussey et al. 2005](#)), Dinamarca ([Møller et al. 2006a, 2006b](#)), Francia ([Blondel et al. 2006](#)) o Finlandia ([Karell et al. 2011](#); [Vatka et al. 2011](#)). Por otro lado, existen aún tantos aspectos básicos de la biología de las poblaciones ibéricas por conocer que sólo en algunos de los grupos mejor conocidos, como son las aves, se ha empezado a plantear la posibilidad de incluir la dimensión temporal en los estudios (p. ej., [Herrera 1998](#); [Sanz et al. 2003](#); [Kim et al. 2013](#); [Potti et al. 2013](#); [Senar et al. 2014](#); [Björklund et al. 2015](#); [Rodríguez et al. 2016](#)).

En esta sección haremos un breve repaso a algunos estudios que se llevan realizando en España con esta perspectiva a largo plazo. Cabe destacar que la práctica totalidad de los ejemplos que aportaremos son con aves. Este sesgo hacia este grupo taxonómico es el reflejo de la falta de estudios a largo plazo en el resto de grupos.

Cambio climático y ciclos vitales

Si existe un tema de investigación en el que los estudios a largo plazo han resultado clave, ese es sin duda el de los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad ([Rosenzweig et al. 2008](#)). La única manera de determinar si los organismos están respondiendo a las nuevas condiciones climáticas es haberlos estado estudiando a lo largo de las últimas décadas, el periodo en el que el clima ha mostrado una alteración más acusada. Y así es como muchos programas de seguimiento o estudios a largo plazo que nacieron con otros objetivos se han convertido indirectamente, gracias a la visión oportunista de muchos investigadores ([Sparks 2007](#); véase apartado anterior), en fuentes de datos clave para entender los efectos del cambio climático sobre los seres vivos (p. ej., [Crick y Sparks 1999](#); [Charmantier et al. 2008](#)).

Está claro que si queremos entender el efecto del clima sobre un proceso biológico necesitamos someter a ese proceso biológico a diferentes condiciones climáticas. Para ciertos grupos esto se puede hacer experimentalmente en el laboratorio mediante cámaras climáticas en las que se controlan con exactitud las condiciones de temperatura y/o humedad a las que sometemos a los individuos. Esta aproximación es útil, por ejemplo, en insectos o vertebrados ectotermos. No obstante, esta aproximación queda limitada no sólo a estos taxones (aunque véase [Schaper et al. 2012](#)) sino también a ciertos procesos biológicos, sobre todo aquellos directamente determinados por la fisiología (como pueden ser el desarrollo embrionario, el crecimiento, la actividad metabólica, etc.). Por tanto, sólo nos podemos aproximar a una pequeña porción del amplio abanico de preguntas que abarca la ecología del comportamiento.

Si queremos someter un determinado proceso biológico a diferentes condiciones climáticas, la única vía suele ser el gran experimento natural que suponen los cambios atmosféricos que experimentamos año tras año, o sea, debemos repetir nuestro estudio varios años para obtener resultados bajo diferentes escenarios meteorológicos. Para determinar el efecto de una variable meteorológica sobre un proceso biológico, de hecho, tampoco nos hacen falta series larguísimas de datos, especialmente cuando la magnitud del efecto es fuerte. A veces, una decena de años puede ser suficiente para detectar un efecto estadísticamente significativo. Si no queremos esperar tantos años, otra aproximación posible es el uso de la variación espacial del clima (p.ej. gradientes altitudinales o latitudinales) que equivale, en cierto modo, a esta variabilidad interanual observable en un lugar particular (Sundqvist et al. 2013). Por desgracia, esta aproximación no es perfecta, ya que hay otros factores ambientales y ecológicos que covarían espacialmente con el clima haciendo difícil la atribución de efectos puros a las variables climáticas de interés (Körner 2007). Sin embargo, si queremos constatar el efecto del cambio climático, sí que vamos a necesitar tener información del proceso biológico de interés a lo largo de las últimas décadas, las mismas en las cuales el clima ha variado marcadamente. Es difícil poner una cifra a como de largos deben ser estos estudios, aunque algunos autores han sugerido 20 años, como la duración mínima de una serie temporal para determinar con certeza la existencia de tendencias temporales y de covariación con el clima (Sparks y Menzel 2002).

En la península ibérica las principales evidencias de que el comportamiento animal se está viendo alterado en respuesta al cambio climático las debemos a los estudios basados en la información recopilada por la red fenológica de la AEMET (Gordo 2007). Esta red está formada por observadores voluntarios que han estado registrando ciertos eventos fenológicos en sus localidades, en algunos casos desde los años 40 del pasado siglo. Sin duda, un esfuerzo titánico de recolección de datos con una escala temporal y espacial inabarcable para cualquier investigador o grupo de investigación. Pero ha sido gracias a este esfuerzo y al rigor y constancia de mantener un protocolo de observación durante varias décadas que se ha podido determinar el impacto del cambio climático sobre el comportamiento migratorio de las aves. Así sabemos que las aves ibéricas están adelantando su fecha de llegada en primavera, pero que esto lo están haciendo únicamente desde mediados de los 70, en coincidencia con el periodo más reciente de aumento de temperaturas (Gordo y Sanz 2006a), pero también de mejora en las condiciones ecológicas en sus principales zonas de invernada en el África sub-sahariana (Gordo y Sanz 2008). Del mismo modo, las largas series temporales nos permiten enmarcar mucho mejor estas tendencias de las últimas décadas dentro de una perspectiva histórica. Gracias a ello podemos afirmar que pese al adelanto fenológico detectado, el calendario migratorio de las aves ibéricas sigue estando dentro de los límites de variación que ya se habían observado para estas especies hasta mediados del siglo XX (Gordo y Sanz 2005, 2006a).

Este tipo de programas de ciencia ciudadana a gran escala y con tanta gente implicada han de ser necesariamente simples para garantizar una buena cobertura, continuidad y homogeneidad de la información recolectada (Greenwood 2007; Schmeller et al. 2012). Con este tipo de datos podemos detectar patrones a nivel poblacional, pero poco podemos decir acerca de los mecanismos que hay detrás de ellos. La falta, por ejemplo, en paralelo de información sobre el éxito reproductor de los individuos nos impide saber si las tendencias temporales en el comportamiento de los animales tienen carácter adaptativo o son simplemente respuestas de tipo plástico (Knudsen et al. 2011). Para descubrir los mecanismos hace falta un seguimiento más preciso de los individuos que componen las poblaciones, algo que se ha hecho, por ejemplo, mediante el uso de cajas nido en poblaciones de pequeños passeriformes trogloditas forestales. Gracias al estudio continuado del ciclo reproductor de algunas de estas especies en el Sistema Central sabemos que la fenología reproductora también se está adelantando (Potti 2009), y que dicho adelanto probablemente esté me-

diado por una selección favorable hacia las parejas que inician la puesta antes (Nussey et al. 2005; Charmantier et al. 2008).

Las aves, debido a su conspicuidad y popularidad, gozan de gran cantidad de evidencias, pero no son el único grupo de organismos que muestra respuestas a largo plazo al cambio del clima. Los insectos son otro grupo que ha alterado sus ciclos de vida en las últimas décadas (Bale et al. 2002; Hegland et al. 2009). En la península Ibérica, cada vez aparecen antes en primavera, lo cual era previsible teniendo en cuenta que su desarrollo depende de las temperaturas (Stefanescu et al. 2003, Gordo y Sanz 2006b). Pero lo más interesante en este caso es que su adelanto fenológico es de una magnitud diferente que el de las plantas de las que se alimentan, por lo que se puede hablar de desajustes fenológicos entre ambos niveles tróficos (Doi et al. 2008; Hegland et al. 2009). Si los insectos no van a poder usar ciertas plantas como recurso trófico, por ejemplo, debido a que ya no coinciden en el tiempo, deberán cambiar su comportamiento o de lo contrario estarán abocados a la extinción (Gordo y Sanz 2005; Donoso et al. 2016).

De la población al individuo: estudios longitudinales

Un salto cualitativo en los estudios sobre ecología y evolución resulta del marcaje e identificación a nivel individual de los organismos implicados y de su seguimiento a largo plazo (Clutton-Brock y Sheldon 2010). Los estudios longitudinales, mediante el muestreo sucesivo de los mismos individuos en un rango amplio de condiciones a lo largo de su vida, constituyen la manera más precisa de estudiar como varían los parámetros de la historia vital de una especie a lo largo de la vida. Pero aún se puede ir un paso más allá, cuando esta información individualizada se une al pedigrí de los individuos (la red con las estructuras de parentesco entre los individuos de la población estudiada). Esto ha permitido la aplicación de métodos de genética cuantitativa para responder a preguntas fundamentales sobre el mantenimiento de la variabilidad genética, la heredabilidad de los componentes de la eficacia biológica, o la contribución relativa de la plasticidad y micro-evolución en los procesos de variación fenotípica (Kruuk et al. 2008). No obstante, el marcaje e individualización de la información es un proceso muy laborioso. Llegar a conseguir una población completa de individuos marcados de todas las edades y con su pedigrí supone fácilmente una o dos décadas de trabajo, lo que podría ser la justificación para los escasísimos casos de estudio en los que se ha logrado alcanzar este objetivo (Clutton-Brock y Sheldon 2010; Mills et al. 2015).

En España la tradición de estudios longitudinales es aún escasa, y su uso en ecología de comportamiento se circunscribe de manera casi exclusiva al seguimiento de individuos marcados en poblaciones de aves (p. ej., Blas et al. 2009; Kim et al. 2013; Potti et al. 2013; Senar et al. 2014; Rodríguez et al. 2016; Ibáñez et al. 2017).

En un estudio sobre las interacciones entre un parásito de cría obligado, el críalo europeo *Clamator glandarius*, y su hospedador principal, la urraca *Pica pica*, que dura ya una década y en el que se han marcado individualmente buena parte de los individuos hospedadores se han podido acometer cuestiones muy poco estudiadas dentro del marco de la coevolución entre parásitos de cría y sus hospedadores (Molina-Morales et al. 2015). Así, se ha podido constatar que dentro de las poblaciones de urraca existen hembras con muy distinta probabilidad de ser parasitadas por el críalo a lo largo de su vida, sugiriendo que el parasitismo estaría estructurado a nivel individual dentro de la población (Molina-Morales et al. 2013). Además, el estudio año tras año del comportamiento defensivo por parte de las mismas urracas frente al críalo ha permitido comprobar por primera vez que las urracas pasan de aceptar el parasitismo a rechazarlo a lo largo de su vida, poniendo de manifiesto un papel esencial de la ontogenia en la expresión de un comportamiento defensivo frente al parásito (Molina-Morales et al. 2014).

El seguimiento continuado de la población y de los individuos que la componen a lo largo de una década ha permitido estudiar también el papel del clima en el acople fenológico entre urracas y críalos, así como el papel de la plasticidad fenotípica en la fenología del hospedador (Avilés et al. 2014). A nivel poblacional se ob-

servó que la fenología de las urracas, y el desacople fenológico con el críalo, se relacionaron con las temperaturas. Cuando se consideró la identidad de las hembras de urraca, se observó que una misma hembra variaba muy poco su fecha de puesta en años distintos con independencia de las condiciones climáticas, sugiriendo un papel menor de la plasticidad fenotípica en los ajustes al clima detectados a escala poblacional para esta interacción (Avilés et al. 2014).

En Doñana se está llevando a cabo un seguimiento de las poblaciones de rapaces desde la década de los 60 del siglo pasado. Este seguimiento exhaustivo (con individuos marcados) ha permitido estudiar en algunas especies longevas, como el milano negro, cuestiones que sólo pueden ser resueltas con estudios a largo plazo. Así, por ejemplo, en un estudio en el que se combinaron una aproximación transversal (muestreo en años distintos o en el mismo año de individuos distintos de edad conocida) y longitudinal (muestreo en años distintos de los mismos individuos de edad conocida) se investigó como cambia la fecundidad de la especie con la edad y se pudieron investigar los mecanismos que hay detrás de esos cambios (Blas et al. 2009). A nivel poblacional (aproximación transversal) se observó un patrón de incremento de la fecundidad con la edad hasta la edad de once años. El análisis longitudinal reveló que dicho patrón fue consecuencia del efecto combinado de la desaparición de individuos de peor calidad de la población y de la adquisición de experiencia a lo largo de sucesivas reproducciones (Blas et al. 2009). Además, el estudio a largo plazo combinando una aproximación transversal y longitudinal ha permitido comprobar que el proceso de adquisición del territorio en el milano negro está determinado por una interacción entre la edad y una llegada temprana de la migración (Sergio et al. 2009). Dicha interacción se explicaría porque los reproductores más viejos, y de más calidad, llegarían antes a la población y monopolizarían los mejores territorios de reproducción y los individuos de peor calidad llegarían más tarde y accederían a lugares con menos recursos (véanse conclusiones similares con otra ave longeva como la cigüeña blanca *Ciconia ciconia* en: Vergara y Aguirre 2006; Vergara et al. 2007, 2010). Los individuos flotantes que no se reproducen supondrían, por tanto, la manifestación extrema del fallo reproductivo (Sergio et al. 2009). Más recientemente estos autores combinaron el seguimiento a largo plazo de algunos de estos individuos de edad conocida con la colocación de dispositivos GPS que les permitió seguirlos durante su migración a África (Sergio et al. 2014). Mediante el análisis de los episodios migratorios de 92 individuos de edades comprendidas entre 1 y 27 años pudieron mostrar que existe un proceso gradual y prolongado de aprendizaje en el uso de las rutas migratorias, y que los mecanismos que propiciaban dicha mejora eran la experiencia y una mortalidad diferencial que operaba en los primeros años de vida (Sergio et al. 2014).

Investigadores del Museo Nacional de Ciencias Naturales, en Madrid, han llevado a cabo también estudios a largo plazo en otra rapaz, el cernícalo vulgar *Falco tinnunculus*. Estos investigadores utilizaron datos recogidos durante 18 años en una población de individuos marcados en la que se conocía el pedigrí para estudiar mediante técnicas de genética cuantitativa la heredabilidad de un conjunto de rasgos que presuntamente se expresaban pleiotrópicamente, como eran la coloración melánica del obispillo, el peso y una medida de respuesta inmune (Kim et al. 2013). Además, usando análisis de selección analizaron como actuaba la selección sobre ese conjunto de rasgos. Los análisis de heredabilidad mostraron covariación negativa entre la coloración melánica y el peso de los machos y positiva entre el peso y la medida de respuesta inmune en los volantes, que estarían de acuerdo con una expresión pleiotrópica de los receptores de la melanocortina (Kim et al. 2013). Los análisis de selección revelaron que los machos de fenotipos intermedios con respecto al color del obispillo y peso eran los más exitosos en la población, y globalmente este estudio constituye un ejemplo de cómo la herencia y la selección de rasgos que se relacionan con la coloración melánica puede variar entre sexos

dentro de una misma especie (Kim et al. 2013). En otro estudio reciente este equipo vinculó el fenotipo que exhibían los jóvenes de cernícalo con el posterior éxito que obtenían en términos de reclutamiento cuando eran adultos y encontraron que en ambos sexos los individuos con apariencia más femenina en su juventud reclutaban más en la población, lo cual podría suponer una limitación para la evolución de un dimorfismo acusado en esta especie (López-Rull et al. 2016).

Desde finales de los años 80 se vienen estudiando ininterrumpidamente varias poblaciones de aves trogloditas mediante el uso de cajas nido en el Sistema Central. Usando datos de 26 temporadas reproductoras consecutivas de una población de papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*, que se encuentra espacialmente estructurada en dos tipos de bosques, se ha testado por primera vez en condiciones naturales las predicciones de la hipótesis de la selección de hábitat por ajuste, que sugiere que los individuos se distribuirán entre los hábitats disponibles en función de su fenotipo, eligiendo aquellos hábitats donde su fenotipo sea más exitoso (Edelaar et al. 2008). Contrariamente a la hipótesis de partida, se encontró que no fueron más exitosos los fenotipos (el tamaño en este caso) más frecuentes en cada tipo de bosque (Camacho et al. 2015). Miembros del mismo equipo de investigación analizaron también las causas de la variación en la aparición de un parche frontal blanco en las hembras del papamoscas. Mediante un estudio longitudinal combinado con análisis de selección mostraron que la probabilidad de que se expresara ese rasgo aumentaba de manera no lineal con la edad, y que dicho cambio fue debido a cambios en el individuo y no a la aparición o desaparición de individuos mostrando el rasgo en la población (Potti et al. 2013). Los análisis de selección mostraron que de manera global las hembras ornamentadas y las no ornamentadas tuvieron una eficacia biológica parecida en términos de reclutamiento (Potti et al. 2013).

Las aves marinas también son especies que destacan por su longevidad, lo que las ha hecho objeto de no pocos estudios a largo plazo (Dunnet et al. 1979; Wooller et al. 1992). Durante más de una década se han estado marcando las poblaciones reproductoras de paíño europeo *Hydrobates pelagicus* en la isla de Benidorm y mediante el uso de modelos de captura y recaptura se ha podido descubrir que la supervivencia local y el éxito reproductor incrementa con la edad en esta especie (Sanz-Aguilar et al. 2009). En otro estudio a largo plazo sobre la gaviota de audouin *Larus audouinii* se analizó la relación existente entre el éxito reproductivo relativo a la edad en función de las condiciones ambientales durante 26 años (Oro et al. 2014). Los modelos teóricos predicen que los individuos más jóvenes, debido a su inexperiencia, y los más adultos, debido a su senescencia, deberían ser menos productivos que los de edades intermedias. Pero estas predicciones no se habían analizado como podrían verse alteradas en situaciones de alta o baja disponibilidad de recursos. Se encontró que en condiciones ambientales adversas (pocos recursos alimentarios) los rasgos reproductivos de las gaviotas siguieron una relación cuadrática débil con la edad, y que el carácter cuadrático de dicha relación se acentuaba en años de bonanza ambiental (muchos recursos alimentarios), cuando los individuos de edades intermedias aumentaban mucho su éxito reproductor (Oro et al. 2014).

Un buen ejemplo del potencial de aunar conservación con el estudio de cuestiones de ecología evolutiva nos lo ofrece un estudio recientemente publicado con galápagos europeos *Emys orbicularis* (Ibáñez et al. 2017). Aprovechando las reintroducciones de la especie que se llevan haciendo desde 2006 en el Delta del Ebro, se planteó la posibilidad de estudiar los compromisos entre desarrollo somático y la expresión de señales fenotípicas, como es la coloración, gracias a que los ejemplares liberados en el medio eran de edad conocida y estaban marcados individualmente. Su posterior recaptura ha permitido estudiar la estrategia seguida por cada individuo a lo largo de la vida, demostrándose que los ejemplares más grandes y que han crecido más rápido también pudieron costear una coloración más brillante y rica en carotenoides.

Conclusiones

Los seres vivos y los ecosistemas están en permanente cambio, son entes dinámicos, aunque con frecuencia dichos cambios se producen a un ritmo demasiado lento como para ser perceptible (Strayer et al. 1986; Magnuson 1990). Sólo un registro sistemático de la información a lo largo de años, a veces más allá de nuestra esperanza de vida, puede proporcionar la evidencia irrefutable de esos cambios y ayudarnos a comprender cómo y por qué suceden. La ausencia del contexto temporal que proporcionan los estudios a largo plazo únicamente nos puede conducir a graves errores a la hora de entender el mundo que nos rodea y predecir sus cambios (Fig. 3; Peters 2010). Esto parece especialmente necesario actualmente dadas las profundas y rápidas transformaciones que está sufriendo el medio natural (p. ej., cambio climático, usos del suelo, invasiones biológicas, etc.), las cuales imponen un importante reto para las especies, y al que es importante saber si se están o no adaptando. De lo contrario, su supervivencia va a estar directamente comprometida.

La ausencia de estudios a largo plazo y el predominio de una visión cortoplacista podrían desembocar en sesgos importantes en el conocimiento de cualquier disciplina y en particular de aquella que precise de una aproximación histórica o temporal para controlar los efectos de las situaciones extraordinarias (contingencias) sobre los procesos a estudiar. A parte de su evidente valor para comprobar de manera eficiente el efecto de cualquier transformación en el medio, los estudios a largo plazo constituyen la única aproximación posible para estudiar aspectos fundamentales de la ecología del comportamiento, como es el papel de los cambios microevolutivos, la herencia genética, la ontogenia, el aprendizaje, la transmisión cultural o el envejecimiento en la expresión de los comportamientos.

Los ambientes mediterráneos destacan por su enorme variabilidad interanual, debida a su doble regulación tanto por temperaturas como por disponibilidad hídrica, a lo que hay que sumar unas redes tróficas complejas, dada la gran biodiversidad de la zona mediterránea. La única manera de conocer con certeza su funcionamiento es a través de estudios plurianuales que nos permitan comprender las estrategias tróficas que desarrollan las especies y sus consecuencias a largo plazo para los individuos en escenarios ecológicos muy distintos.

En este artículo, hemos mostrado algunos ejemplos del valor de los estudios a largo plazo en ecología y evolución, con especial énfasis en la ecología del comportamiento. Con esta revisión queda patente la necesidad de potenciar los estudios a largo plazo, especialmente en España donde existe poca tradición en este tipo de proyectos y, por tanto, donde la ciencia aún tiene mucho que descubrir sobre esa faceta largoplacista de nuestra fauna y ecosistemas. Una manera de potenciar este tipo de estudios sería, sin duda alguna, adecuando el sistema de financiación a este tipo de requerimientos del sistema investigador, por ejemplo, dejando de premiar la producción científica basada en el cortoplacismo y la inmediatez en la obtención de los resultados, lo que lleva con frecuencia a conclusiones poco sólidas, cuando no equivocadas (p. ej., Fig. 1; Higgison y Munafò 2016). Lo más paradójico es que, como ya se dijo anteriormente, la gran mayoría de ecólogos coinciden en señalar el gran valor de los estudios a largo plazo y de cómo han permitido responder a algunas preguntas clave en ecología y evolución, pero luego esto no se traduce en un sistema que premie a aquellos investigadores o grupos de investigación que apuestan por este tipo de retos ambiciosos.

Los estudios a largo plazo requieren una gran inversión tanto de recursos como de tiempo, por lo que sería importante que sus resultados no sólo fuesen útiles para hacer avanzar el conocimiento teórico en el ámbito de la ecología de la conducta, sino que quizás también sería importante que generasen conocimiento que fuera aplicable a la mejora de la gestión y conservación de la biodiversidad. Esto parece especialmente relevante cuando dichos estudios a largo plazo se estén realizando en zonas protegidas (p. ej., Sergio et al. 2007, 2009, 2011) y/o con poblaciones bajo cierto grado de

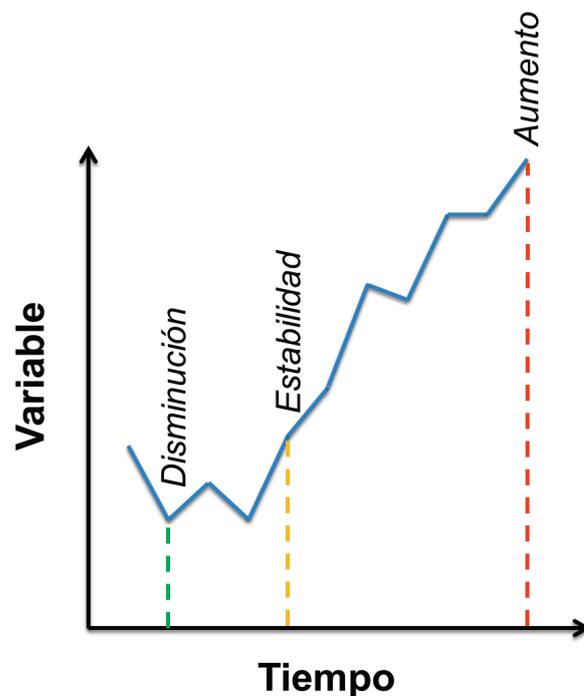


Figura 3. Las tendencias temporales de una variable pueden mostrarse muy distintas según el intervalo temporal que elijamos y, por eso, es importante usar un marco suficientemente amplio como para detectar tendencias veraces fuera de la estocasticidad asociada al ruido interanual. Así, por ejemplo, cuantificando cierta variable de interés en sólo dos momentos podríamos llegar a la conclusión que hay una disminución (verde). Cuando se analiza varias veces más, podríamos pensar que no hay una tendencia neta (ámbar). Sin embargo, cuando usamos un contexto amplio, la realidad es que hay una clara tendencia al aumento (rojo).

Figure 3. Temporal trends of a variable may be totally different based on the time frame selected in a study. For this reason, using a long-term framework is essential to detect reliable trends not affected by stochastic noise due to interannual variability. For instance, if we quantify a variable only in two times (green), we would conclude that our variable is decreasing. If we repeat our sampling several times (yellow), we would conclude that our variable is not changing. However, when we study our variable with a broad temporal perspective (red), we find that there is a marked increase.

amenaza (p. ej., Sanz-Aguilar et al. 2009; Oro et al. 2014; Hernández et al. 2015; Ibáñez et al. 2017). Esta transferencia de conocimiento aplicado sería la única manera de justificar ante los gestores el cierto grado de alteración que inevitablemente va a conllevar nuestra presencia y manipulación de los individuos en áreas protegidas. Quizás una solución ideal pase por aunar esfuerzos y combinar los protocolos de manejo con los de los proyectos de investigación (Walters y Holling 1990; Bonache et al. 2016; Díaz-Delgado et al. 2016; Sánchez-Carrillo et al. 2016). Esto podría suponer un beneficio mutuo. Por un lado, los científicos podrían ganar una mayor estabilidad logística haciéndolos menos vulnerables a las siempre posibles, e indeseables, interrupciones en la financiación, ya que, en caso de falta de recursos, el seguimiento se podría seguir realizando gracias al personal al cargo de la zona protegida. Además, les daría pie a plantear estudios o experimentos dentro del marco de ambiciosos planes de manejo estatales en zonas protegidas que implican una escala espacial y temporal difícilmente abordable para la mayoría de científicos en solitario (p. ej., Martínez Ruiz 2015; Molina 2015). Por otro lado, los gestores se beneficiarían del asesoramiento directo de los científicos, lo que garantizaría diseños adecuados en los protocolos de toma de datos, que ya no sólo contemplarían rutinarios seguimientos en el marco de la gestión, sino además otras variables potencialmente útiles para responder preguntas relevantes en ecología del comportamiento. El conocimiento de los patrones aunado al descubrimiento de los procesos que los generan redundaría en pro de una gestión y conservación más eficaces.

Agradecimientos

Con este artículo rendimos un pequeño tributo a nuestro querido amigo Pablo Vergara, ya que muchas de las opiniones e ideas aquí expresadas comenzaron a gestarse años ha en incontables discusiones con él. Igualmente queremos agradecer a todos aquellos con los que hemos hablado sobre estas ideas, ya que a buen seguro esas discusiones han contribuido a mejorar este trabajo. Dos revisores anónimos nos dieron algunas sugerencias que ayudaron a mejorar el texto. O.G. agradece al Ministerio de Economía y Competitividad el apoyo económico recibido mediante el proyecto CGL2014-56041-JIN, y al Ministerio de Educación por su estancia de movilidad del programa José Castillejo CAS16/00104. JMA agradece al Ministerio de Economía y Competitividad por el apoyo económico recibido en la forma de los proyectos CGL2011-27561/BOS y CGL2014-56769-P.

Referencias

- Alberch, P. 1993. Museums, collections and biodiversity inventories. *Trends in Ecology and Evolution* 8(10):372-375.
- Armitage, K.B. 1991. Social and population dynamics of yellow-bellied martlets: results from long-term research. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 379-407.
- Avilés, J.M., Stokke, B.G., Moksnes, A., Røskaft, E., Åsmul, M., Møller, A.P. 2006. Rapid increase in cuckoo egg matching in a recently parasitized reed warbler population. *Journal of Evolutionary Biology* 19(6):1901-1910.
- Avilés, J.M., Molina-Morales, M., Martínez, J.G. 2014. Climatic effects and phenological mismatch in cuckoo-host interactions: a role for host phenotypic plasticity in laying date? *Oikos* 123(8):993-1002.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., et al. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8(1): 1-16.
- Blas, J., Sergio, F., Hiraldo, F. 2009. Age-related improvement in reproductive performance in a long-lived raptor: a cross-sectional and longitudinal study. *Ecography* 32(4): 647-657.
- Björklund, M., Borràs, A., Cabrera, J., Senar, J.C. 2015. Increase in body size is correlated to warmer winters in a passerine bird as inferred from time series data. *Ecology and Evolution*, 5(1): 59.
- Blondel, J., Thomas, D.W., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P., Lambrechts, M.M. 2006. A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in Mediterranean habitat mosaics. *Bioscience* 56(8): 661-673.
- Bonache, J., de Mingo-Sancho, G., Serrada, J., Amengual, P., Perales, J., Martínez, R., Rodado, S., Albornos, E. 2016. El seguimiento y la evaluación a largo plazo en la Red española de Parques Nacionales. *Ecosistemas* 25(1): 31-48.
- Brown, C.R., Brown, M.B. 2014. Breeding time in a migratory songbird is predicted by drought severity and group size. *Ecology* 95(10): 2736-2744.
- Callahan, J.T. 1984. Long-term ecological research. *BioScience* 34(6): 363-367.
- Camacho, C., Canal, D., Potti, J. 2015. Testing the matching habitat choice hypothesis in nature: phenotype-environment correlation and fitness in a songbird population. *Evolutionary Ecology* 29(6):873-886.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E., Sheldon, B.C. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320(5877): 800-803.
- Clutton-Brock, T., Sheldon, B.C. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 25(10): 562-573.
- Crick, H.Q.P., Sparks, T.H. 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399(6735): 423-423.
- Crino, O.L., Prather, C.T., Driscoll, S.C., Good, J.M., Breuner, C.W. 2014. Developmental stress increases reproductive success in male zebra finches. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences* 281(1795): 20141266.
- David, A., Botías, C., Abdul-Sada, A., Nicholls, E., Rotheray, E.L., Hill, E.M., Goulson, D. 2016. Widespread contamination of wildflower and bee-collected pollen with complex mixtures of neonicotinoids and fungicides commonly applied to crops. *Environment International* 88: 169-178.
- Díaz-Delgado, R., Carro, F., Quirós, F., Osuna, A., Baena, M. 2016. Contribution from Long-Term Ecological Monitoring to research and management of Doñana LTSE Platform. *Ecosistemas* 25(1): 9-18.
- Dickinson, J.L., Zuckerberg, B., Bonter, D.N. 2010. Citizen science as an ecological research tool: challenges and benefits. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41:149-172.
- Doi, H., Gordo, O., Katano, I. 2008. Heterogeneous intra-annual climatic changes drive different phenological responses at two trophic levels. *Climate Research* 36(3): 181-190.
- Donoso, I., Stefanescu, C., Martínez-Abraín, A., Traveset, A. 2015. Phenological asynchrony in plant-butterfly interactions associated with climate: a community-wide perspective. *Oikos* 125(10): 1434-1444.
- Dunnet, G.M., Ollason, J.C., Anderson, A. 1979. A 28-year study of breeding Fulmars *Fulmarus glacialis* in Orkney. *Ibis* 121(3): 293-300.
- Edelaar, P., Siepielski, A.M., Clobert, J. 2008. Matching habitat choice causes directed gene flow: A neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution* 62(10):2462-2472.
- Ellegren, H., Lindgren, G., Primmer, C.R., Møller, A.P. 1997. Fitness loss and germline mutations in barn swallows breeding in Chernobyl. *Nature* 389(6651): 593-596.
- Foerster, K., Coulson, T., Sheldon, B.C., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Kruuk, L.E. 2007. Sexually antagonistic genetic variation for fitness in red deer. *Nature* 447(7148): 1107-1110.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.L., Totland, Ø. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters* 12(2): 184-195.
- Hernández, N., Genovart, M., Igual, J.M., Oro, D. 2015. The influence of environmental conditions on the age pattern in breeding performance in a transequatorial migratory seabird. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 69.
- Herrera, C.M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs* 68(4): 511-538.
- Higginson, A.D., Munafò, M.R. 2016. Current incentives for scientists lead to underpowered studies with erroneous conclusions. *PLoS Biology* 14(11): e2000995.
- Galeotti, P., Rubolini, D., Sacchi, R., Fasola, M. 2009. Global changes and animal phenotypic responses: melanin-based plumage redness of scops owls increased with temperature and rainfall during the last century. *Biology Letters* 5(4): 532-534.
- González, A., Baratas, A. (eds) 2013. *Museos y colecciones de Historia Natural: investigación, educación y difusión*. Real Sociedad Española de Historia Natural, Madrid, España.
- Gordo, O. 2007. La fenología nos alerta del cambio climático. *Quercus* 253: 37-41.
- Gordo, O., Sanz, J.J. 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146(3): 484-495.
- Gordo, O., Sanz, J.J. 2006a. Climate change and bird phenology: a long-term study in the Iberian Peninsula. *Global Change Biology* 12(10): 1993-2004.
- Gordo, O., Sanz, J.J. 2006b. Temporal trends in phenology of the honey bee *Apis mellifera* (L.) and the small white *Pieris rapae* (L.) in the Iberian Peninsula (1952–2004). *Ecological Entomology* 31(3): 261-268.
- Gordo, O., Sanz, J.J. 2008. The relative importance of conditions in wintering and passage areas on spring arrival dates: the case of long-distance Iberian migrants. *Journal of Ornithology* 149(2): 199-210.
- Grant, B.R., Grant, P.R. 1989. *Evolutionary dynamics of a natural population: the large cactus finch of the Galápagos*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Greenwood, J.J. 2007. Citizens, science and bird conservation. *Journal of Ornithology* 148(1):77-124.
- Hudson, P.J., Dobson, A.P., Newborn, D. 1998. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science* 282(5397): 2256-2258.
- Ibáñez, A., Martín, J., Marzal, A., Bertolero, A. 2017. The effect of growth rate and ageing on colour variation of European pond turtles. *The Science of Nature* 104:49.

- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Valkama, J., Brommer, J.E. 2011. Climate change drives microevolution in a wild bird. *Nature Communications* 2:208.
- Kerr, T.D., Boutin, S., LaMontagne, J.M., McAdam, A.G., Humphries, M.M. 2007. Persistent maternal effects on juvenile survival in North American red squirrels. *Biology Letters* 3(3):289-291.
- Kim, S.Y., Fargallo, J.A., Vergara, P., Martínez-Padilla, J. 2013. Multivariate heredity of melanin-based coloration, body mass and immunity. *Heredity* 111(2): 139-146.
- Kluijver, H.N. 1951. The population ecology of the great tit *Parus m. major* (L.). *Ardea* 39: 1-135.
- Knudsen, E., Lindén, A., Both, C., Jonzén, N., Pulido, F., Saino, N., et al. 2011. Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biological Reviews* 86(4): 928-946.
- Koenig, W.D., Walters, E.L. 2015. Temporal variability and cooperative breeding: testing the bet-hedging hypothesis in the acorn woodpecker. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B* 282:20151742.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22(11): 569-574.
- Krebs, C.J. 1991. The experimental paradigm and long-term population studies. *Ibis* 133(s1): 3-8.
- Krebs, C.J., Boonstra, R., Boutin, S., Sinclair, A.R. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *Bioscience* 51(1): 25-35.
- Kruuk, L.E., Slate, J., Wilson, A.J. 2008. New answers for old questions: the evolutionary quantitative genetics of wild animal populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39:525-548.
- Lindenmayer, D.B., Likens, G.E. 2009. Adaptive monitoring: a new paradigm for long-term research and monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 24(9): 482-486.
- López-Rull, I., Vergara, P., Martínez-Padilla, J., Fargallo, J.A. 2016. Early constraints in sexual dimorphism: survival benefits of feminized phenotypes. *Journal of Evolutionary Biology* 29(2):231-240.
- Magnuson, J.J. 1990. Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience* 40(7): 495-501.
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M., Elston, D.A., Scott, E.M., et al. 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology and Evolution* 25(10): 574-582.
- Martínez Ruiz, R. 2015. Arranca LIFE ADAPTAMED, un proyecto de gestión adaptativa ante el cambio climático. *Boletín de la Red de Parques Nacionales* 39: 13-16
- Mills, J.A., Teplitsky, C., Arroyo, B., Charmantier, A., Becker, P.H., Birkhead, T.R., et al. 2015. Archiving primary data: solutions for long-term studies. *Trends in Ecology and Evolution* 30(10): 581-589.
- Molina, B. 2015. Metodología y recogida de datos de fenología de aves en Parques Nacionales. *Boletín de la Red de Parques Nacionales* 40:6.
- Molina-Morales, M., Martínez, J.G., Martín-Gálvez, D., Dawson, D.A., Burke, T., Avilés, J.M. 2014. Cuckoo hosts shift from accepting to rejecting parasitic eggs across their lifetime. *Evolution* 68(10):3020-3029.
- Molina-Morales, M., Martínez, J.G., Martín-Gálvez, D., Dawson, D.A., Rodríguez-Ruiz, J., Burke, T., Avilés, J.M. 2013. Evidence of long-term structured cuckoo parasitism on individual magpie hosts. *Journal of Animal Ecology* 82(2):389-398.
- Molina-Morales, M., Martínez, J.G., Avilés, J.M. 2015. Ecología y evolución de las interacciones parásito de cría- hospedador: un estudio longitudinal con individuos marcados. *Revista Catalana d'Ornitologia* 31:38-60.
- Møller, A.P., Flensted-Jensen, E., Mardal, W. 2006a. Dispersal and climate change: a case study of the Arctic tern *Sterna paradisaea*. *Global Change Biology* 12(10): 2005-2013.
- Møller, A.P., Flensted-Jensen, E., Mardal, W. 2006b. Rapidly advancing laying date in a seabird and the changing advantage of early reproduction. *Journal of Animal Ecology* 75(3): 657-665.
- Nadal, J., Ponz, C., Margalida, A. 2016. Age and sex ratios in a high-density wild red-legged partridge population. *PLoS ONE* 11(8):e0159765.
- Nussey, D.H., Postma, E., Gienapp, P., Visser, M.E. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310(5746): 304-306.
- Oro, D., Hernández, N., Jover, L., Genovart, M. 2014. From recruitment to senescence: food shapes the age-dependent pattern of breeding performance in a long-lived bird. *Ecology* 95(2): 446-457.
- Owens, I.P.F. 2006. Where is behavioural ecology going? *Trends in Ecology and Evolution* 21(7): 356-361.
- Peters, D.P. 2010. Accessible ecology: synthesis of the long, deep, and broad. *Trends in Ecology and Evolution* 25(10): 592-601.
- Potti, J. 2009. Advanced breeding dates in relation to recent climate warming in a Mediterranean montane population of Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Ornithology* 150(4): 893-901.
- Potti, J., Canal, D., Serrano, D. 2013. Lifetime fitness and age-related female ornament signalling: evidence for survival and fecundity selection in the pied flycatcher. *Journal of Evolutionary Biology* 26(7): 1445-1457.
- Pyke, G.H., Ehrlich, P.R. 2010. Biological collections and ecological/environmental research: a review, some observations and a look to the future. *Biological Reviews* 85(2): 247-266.
- Robinson, M.R., Pilkington, J.G., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., Kruuk, L.E. 2006. Live fast, die young: trade-offs between fitness components and sexually antagonistic selection on weaponry in Soay sheep. *Evolution* 60(10): 2168-2181.
- Rodríguez, S., Noordwijk, A.J., Álvarez, E., Barba, E. 2016. A recipe for post-fledging survival in great tits *Parus major*: be large and be early (but not too much). *Ecology and Evolution* 6(13): 4458-4467.
- Rodríguez-Muñoz, R., Bretman, A., Slate, J., Walling, C.A., Tregenza, T. 2010. Natural and sexual selection in a wild insect population. *Science* 328(5983):1269-1272.
- Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G., et al. 2008. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* 453(7193): 353-357.
- Sánchez-Carrillo, S., Álvarez-Cobelas, M., Cirujano, S., Carrasco-Redondo, M., Díaz-Cambronero, A. 2016. La información a largo plazo como herramienta clave para la evaluación de los cambios ambientales en las tablas de Daimiel: LTER-Daimiel. *Ecosistemas* 25(1): 4-8.
- Sanz, J.J., Potti, J., Moreno, J., Merino, S., Frías, O. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9(3): 461-472.
- Sanz-Aguilar, A., Massa, B., Lo Valvo, F., Oro, D., Minguéz, E., Tavecchia, G. 2009. Contrasting age-specific recruitment and survival at different spatial scales: a case study with the European storm petrel. *Ecography* 32(4): 637-646.
- Schaper, S.V., Dawson, A., Sharp, P.J., Gienapp, P., Caro, S.P., Visser, M.E. 2012. Increasing temperature, not mean temperature, is a cue for avian timing of reproduction. *The American Naturalist* 179(2): E55-E69.
- Schmeller, D.S., Henle, K., Loyau, A., Besnard, A., Henry, P.-Y. 2012. Bird-monitoring in Europe – a first overview of practices, motivations and aims. *Nature Conservation* 2: 41–57.
- Senar, J.C., Conroy, M.J., Quesada, J., Mateos-González, F. 2014. Selection based on the size of the black tie of the great tit may be reversed in urban habitats. *Ecology and Evolution* 4(13): 2625-2632.
- Sergio, F., Blas, J., Forero, M.G., Donazar, J.A., Hiraldo, F. 2007. Sequential settlement and site dependence in a migratory raptor. *Behavioral Ecology* 18(5): 811-821.
- Sergio, F., Blas, J., Hiraldo, F. 2009. Predictors of floater status in a long-lived bird: a cross-sectional and longitudinal test of hypotheses. *Journal of Animal Ecology* 78(1): 109-118.
- Sergio, F., Blas, J., Blanco, G., Tanferna, A., López, L., Lemus, J.A., Hiraldo, F. 2011. Raptor nest decorations are a reliable threat against conspecifics. *Science* 331(6015): 327-330.
- Sergio, F., Tanferna, A., De Stephanis, R., Jiménez, L.L., Blas, J., Tavecchia, G., Preatoni, D., Hiraldo, F. 2014. Individual improvements and selective mortality shape lifelong migratory performance. *Nature* 515(7527):410-413.
- Smith, T.B., Freed, L.A., Lepson, J.K., Carothers, J.H. 1995. Evolutionary consequences of extinctions in populations of a Hawaiian honeycreeper. *Conservation Biology* 9(1): 107-113.
- Sparks, T.H. 2007. Lateral thinking on data to identify climate impacts. *Trends in Ecology and Evolution* 22(4):169-171.
- Sparks, T.H., Menzel, A. 2002. Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of Climatology* 22(14): 1715-1725.
- Stamps, J.A. Groothuis, T.G.G. 2010. Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365(1560):4029-4041.

- Stefanescu, C., Peñuelas, J., Filella, I. 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology* 9(10): 1494-1506.
- Strayer, D., Glitzenstein, J.S., Jones, C.G., Kolasa, J., Likens, G.E., McDonnell, M.J., Parker, G.G., Pickett, S.T.A. 1986. *Long-term ecological studies: an illustrated account of their design, operation, and importance to ecology*. Institute of Ecosystem Studies, New York, Estados Unidos.
- Sundqvist, M.K., Sanders, N.J., Wardle, D.A. 2013. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44:261-280.
- Tornberg, R., Mönkkönen, M., Pahkala, M. 1999. Changes in diet and morphology of Finnish goshawks from 1960s to 1990s. *Oecologia* 121(3): 369-376.
- Vergara, P., Aguirre, J.I. 2006. Age and breeding success related to nest position in a white stork *Ciconia ciconia* colony. *Acta Oecologica* 30(3):414-418.
- Vergara, P., Aguirre, J.I., Fernández-Cruz, M. 2007. Arrival date, age and breeding success in white stork *Ciconia ciconia*. *Journal of Avian Biology* 38(5):573-579.
- Vergara, P., Gordo, O., Aguirre, J.I. 2010. Nest size, nest building behaviour and breeding success in a species with nest reuse: the white stork *Ciconia ciconia*. *Annales Zoologici Fennici* 47(3):184-194.
- Vatka, E., Orell, M., Rytönen, S. 2011. Warming climate advances breeding and improves synchrony of food demand and food availability in a boreal passerine. *Global Change Biology* 17(9): 3002-3009.
- Walters, C.J., Holling, C.S. 1990. Large-scale management experiments and learning by doing. *Ecology* 71(6):2060-2068.
- Wilkin, T.A., Garant, D., Gosler, A.G., Sheldon, B.C. 2006. Density effects on life-history traits in a wild population of the great tit *Parus major*: analyses of long-term data with GIS techniques. *Journal of Animal Ecology* 75(2): 604-615.
- Winker, K. 2004. Natural history museums in a postbiodiversity era. *BioScience* 54(5): 455-459.
- Wooller, R.D., Bradley, J.S., Croxall, J.P. 1992. Long-term population studies of seabirds. *Trends in Ecology and Evolution* 7(4):111-114.
- Yoccoz, N.G., Nichols, J.D., Boulinier, T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 16(8): 446-453.