

Energética de la territorialidad en vertebrados

JAVIER MANJARREZ SILVA*

Territorial Energetic in Vertebrates

Abstract. In the present article a number of mechanisms of cost-benefit in the territoriality of vertebrates are discussed, mainly in reptiles and principally illustrated through the example of lizards. The causes and the consequences of energy relations involved in the expansion and conservation of territory are discussed using an approach of individual adaptation. The examples allow a discussion of only a small part of the energetic mechanisms and functions involved in the problem of territoriality, and its ecological function.

Introducción

La territorialidad se atribuye a la competencia intra e interespecífica para la defensa del área que contenga recursos escasos como parejas, alimento, sitios de ovoposición, asoleo, refugios, etcétera (Morse, 1980). Para muchas especies, la adquisición de un territorio produce algunos beneficios (en términos de su sobrevivencia y reproducción), que superan o deben superar la inversión inicial y la resultante del mantenimiento de la propiedad.

Para maximizar estos beneficios, las especies aparentemente compiten más o invierten más energía en aquellos territorios que garanticen mayor número de recursos que incrementen su adecuación (Krebs y Davies, 1993). Sin embargo, una mayor calidad del territorio y de sus recursos implica más riesgos potenciales que requieren un mayor costo para su defensa y mantenimiento (*ibid.*), y para que un territorio funcione como una ventaja adaptativa, las ganancias obtenidas por el defensor deberán exceder a los costos de su defensa.

El beneficio puede medirse en términos del incremento de la adecuación (*fitness*). Por su parte, los costos pueden estimarse con base en las agresiones recibidas, y por el tiempo y la energía destinadas al sostenimiento del recurso (Morse, *op. cit.*).

I. Territorialidad en reptiles

Dentro de la herpetofauna, el comportamiento territorial se ha reportado en ranas, sapos, salamandras, lagartijas y cocodrilos. Las lagartijas han sido las más estudiadas y de las 3000 especies que aproximadamente existen, se ha estudiado la territorialidad en sólo 150, principalmente de las zonas templadas de Norteamérica (Stamps, 1977a). Las más conocidas de éstas, son las familias Iguanidae y Phrynosomatidae en las que la mayoría de los machos tienden a ser agresivos y territoriales, por ejemplo *Sceloporus jarrovi*, *Anolis aeneus*, *A. carolinensis*, *Uta stansburiana*, entre otras (Tinkle, 1982).

Esta alta incidencia de la territorialidad ha creado una especulación acerca de su función en las lagartijas. Básicamente se han propuesto el alimento y la pareja para la reproducción como los dos recursos más defendidos, y es la segunda la más importante, excepto en especies como los anoles en los que existe un marcado dimorfismo sexual por tamaño y las hembras y machos se alimentan de lo mismo. Por lo tanto, si la defensa del alimento fuera el principal objetivo de la territorialidad en lagartijas, se esperaría que los territorios de machos y hembras no se solaparan y fueran además defendidos igualmente contra jóvenes y adultos de ambos sexos.



* Coordinador del Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, UAEM. El Cerrillo, Piedras Blancas, Estado de México. C. P. 50200. Teléfonos: (729) 6 55 56 y 6 55 54 (también fax).

Correo electrónico: jsilva@miranda.ecologia.unam.mx

Agradezco a los biólogos Ulises Aguilera Reyes y Pedro del Aguila Juárez por su apoyo para la realización de la presente investigación. A los dos revisores anónimos que enriquecieron el contenido del escrito y a Carmen Zepeda por sus comentarios y el apoyo logístico.

II. Energética involucrada en la expansión territorial

Brown (1964), define el concepto de territorio económicamente defendible como aquel en el que el animal invierte más tiempo y energía al interactuar con otros individuos para defenderlo, cuando éste le produce más beneficios que otro comportamiento alternativo, como podría ser el caso opuesto a la territorialidad que consiste en explotar los recursos todo el tiempo e ignorar a los demás coespecíficos.

Esta determinación en costos y beneficios conduce a observar el comportamiento territorial como una forma de maximizar la ganancia neta de energía o adecuación dentro de un punto de vista de optimización (Davies y Houston, 1984). Algunos trabajos consideran al tamaño del territorio como un problema de optimización; el ejemplo clásico es el de los colibríes (Kodrick-Brown y Brown, 1978), y otro tipo de aves de forrajeo muy activo (Davies y Houston, *op. cit.*). Estos trabajos lo definen como un problema económico en el que un territorio puede producir beneficios en cuanto al éxito forrajero o reproductivo. Si los beneficios y los costos se estiman bajo la misma variable, es posible calcular el beneficio neto ganado.

Si se considera solamente la variable energética, se observa que al incrementar el tamaño del territorio, inicialmente aumentan los beneficios energéticos. Después se estabilizan debido a que existe un punto máximo de alimento digerible por el forrajeador; por otra parte los costos energéticos aumentan continuamente para poder defender y mantener la posesión de ese territorio.

En esta interpretación del tamaño del territorio como un problema energético, las predicciones se han considerado como cualitativas más que cuantitativas. Predecir el tamaño óptimo requiere medir la función costo/beneficio, mientras que las predicciones cualitativas comprenden la forma en que éste puede cambiar como consecuencia de los efectos por separado de la función costo/beneficio (Arnold, 1988). Por ejemplo, Kodrick-Brown y Brown (*op. cit.*) analizaron cómo el tamaño territorial de los colibríes puede ser afectado por la densidad de flores usadas como fuente de energía. Cuando las flores son más densas, los colibríes son capaces de defender territorios más pequeños que cuando las flores están más esparcidas y ocupan una extensión más grande, lo que implica mayor gasto energético.

Este estudio demostró que es más costoso defender un medio ambiente con alta densidad de flores que uno con baja. Las funciones del beneficio son idénticas en ambas densidades; sin embargo, dado que es la misma energía ganada, los costos están en función de la distribución de las flores.

Al estudiar una lagartija del género *Sceloporus*, Simon (1975) estableció una relación inversa entre la cantidad de alimento y el tamaño del territorio, además fue capaz de manipular el tamaño de éste al modificar la cantidad de alimento. También encontró que el tamaño del territorio varía en función del sexo, de tal manera que los machos defienden áreas del doble de tamaño que las hembras. Además, reportó que los individuos más grandes presentaron territorios mayores.

Experimentos de laboratorio han demostrado que el establecimiento de territorialidad en salamandras y lacertillos tiene un considerable índice de energía ganada durante el forrajeo. Mientras que los estudios de campo prueban que las especies carentes de territorio obtienen menos alimento por día que aquellas con territorios (Jaeger, 1980; Stamps y Tollestrup, 1984). Estos resultados se han interpretado como conductas tendientes a incrementar la ganancia neta de energía por día, lo cual parece lo más razonable; pero también pueden interpretarse como una forma de reducir los costos diarios más que incrementar las ganancias.

Gran parte de los estudios en organismos territoriales se han basado en la interacciones individuales; sin embargo, el comportamiento territorial por grupos se ha observado en algunos mamíferos. Por ejemplo, al estudiar el comportamiento del ratón *Meriones unguiculatus*, Agren *et al.* (1989) observaron que los límites territoriales de una manada pueden ser influidos al manipular la calidad del alimento de los bordes territoriales entre grupos, lo que también modifica el comportamiento cooperativo y territorial dentro de los miembros del grupo.

III. Mantenimiento territorial

Los costos involucrados en la territorialidad demandan tiempo y energía en cantidades considerables, además de representar un riesgo a la depredación y las agresiones. Ambos requieren grandes costos energéticos durante el enfrentamiento con sus coespecíficos (Krebs y Davies, *op. cit.*).

Durante la formación de territorios individuales, el comportamiento puede presentar interacciones agresivas para definir las jerarquías de dominancia y subordinación entre los vecinos que influyen en la adquisición de un territorio. El tamaño o la calidad del territorio que puede obtener y sostener un individuo, depende en gran medida de su grado de agresividad que demuestre (*ibid.*).

Aunque los medios de esta agresividad son muy variables, las señales de comunicación no son necesariamente de un contacto físico directo, pueden ser visuales, auditivas o químicas (Morse, *op. cit.*). El reconocimiento de las mejores áreas determina la táctica territorial que el individuo adoptará; a este respecto, Itzkowitz (1979) ob-

servó que en peces tropicales los individuos más agresivos son los que defienden las mejores áreas. Los individuos con áreas pobres mostraron además una tendencia a cambiarla. Este comportamiento antagonista se manifiesta como una forma de competencia intraespecífica en la que los individuos mantienen un máximo esfuerzo por defender su área cuando su ciclo reproductivo es más corto.

La agresividad territorial se ha demostrado principalmente en varios insectos, como los odonatos (Jacobs, 1955; Johnson, 1962; Crowley *et al.*, 1988); en aves territoriales y sociales y en algunos mamíferos (Krebs, 1971; Davies, 1978; Davies y Houston, *op. cit.*), entre otros. Se dan casos en que los animales más dominantes aseguran su territorio y excluyen a los subordinados de su propio espacio.

En reptiles, algunos trabajos ecológicos en lagartijas indican que la agresividad puede relacionarse al tamaño o calidad del territorio. Las investigaciones de Jennsen (1970), Brattstrom (1974) y Fox *et al.* (1981), muestran que en iguanidos la agresividad en la adquisición y mantenimiento territorial se asocia estrechamente a la calidad del área defendida. Congdon *et al.* (1982) demostraron que la frecuencia e intensidad de las interacciones está en función de la energía disponible en el individuo y sus tasas metabólicas.

Debido a que las agresiones y los despliegues son energéticamente limitados, muchos animales los han reducido sólo para aquellas ocasiones en que resultan necesarios. La teoría predice que la ocurrencia e intensidad de las interacciones agresivas es influida por los costos y beneficios potenciales para los dos contendientes (Maynard-Smith, 1976).

La energética de los organismos ectotérmicos, como las lagartijas, es especialmente importante en la capacidad de recepción y respuesta a los estímulos, por lo que los costos relacionados al sostenimiento y defensa de su territorio evolucionan con bajos índices de gasto energético en sus respuestas individuales (Bennett, 1978; Bennett y Ruben, 1979). Por ejemplo, en los despliegues involucrados durante el establecimiento territorial y de jerarquías, muchas lagartijas toman posiciones de sumisión y las interacciones directas entre dos machos ocurren rara vez (Brattstrom, *op. cit.*); mientras que en las aves los despliegues adquieren dimensiones energéticas expansivas (Bennett y Ruben, *op. cit.*). Por otra parte, el tiempo de forrajeo se reduce al observar o enfrentar estos intrusos, lo que disminuye la ganancia neta de energía por el defensor. Este tipo de costo también se ha demostrado en especies con dominancias sociales como los insectos (Johnson y Hubbell, 1974; Carpenter y MacMillen, 1976; Morse, 1981).

IV. Asimetría durante el mantenimiento territorial

La teoría afirma que los poseedores de un territorio prevalecen en él durante los encuentros, debido a que han invertido más tiempo y energía que el intruso, conocen mejor su área y establecen relaciones con sus vecinos (Morse, 1980); sin embargo, existe otro tipo de hipótesis para explicar por qué el poseedor es capaz de desalentar a todos los posibles usurpadores.

Se han dado argumentos basados en la teoría de juegos y en la analogía con la teoría económica, que de alguna manera explican la ayuda prestada por vecinos auxiliadores que defienden intereses mutuos con los residentes territoriales (Getty, 1987). Tales interpretaciones consideran los costos y beneficios a partir de la evolución de los costos netos de la defensa, en función de las relaciones de los residentes territoriales con sus vecinos de área, los que potencialmente pueden cooperar o no en la exclusión de los usurpadores territoriales.

Estas relaciones entre vecinos no son estrictamente competitivas y tienen una reciprocidad muy compleja (*ibid.*). Debido a que las demostraciones empíricas son poco reconocidas, es necesario realizar experimentos cuidadosos que determinen y demuestren estos sistemas.

V. Éxito reproductivo

El éxito reproductivo está relacionado en gran medida con el balance energético (Arnold, *op. cit.*). En las curvas de costo/beneficio se pueden observar los conflictos relacionados a los procesos conductuales que demandan energía y que repercuten en la adecuación del individuo. En los estudios de aves y reptiles, las variables energéticas estimadas han quedado fuera de su relación con el comportamiento reproductivo. En el análisis costo/beneficio debe relacionarse la adecuación del individuo durante todo el ciclo de vida. Es claro que existe una fuerte dependencia de las variables energéticas con el comportamiento, tal como la dependencia del éxito reproductivo en el comportamiento. Por consiguiente, los efectos del comportamiento en la adecuación son influidos por el balance energético del organismo.

Generalmente, los análisis de costo/beneficio en ecología o en energética conductuales son realizados en las escalas de tiempo más cortas del ciclo de vida, por ejemplo la territorialidad de juveniles, el éxito reproductivo en cierto año, etcétera. En estos casos, el comportamiento territorial se ha relacionado con las fluctuaciones de los recursos en tiempos cortos, ejemplo de ello son los trabajos en aves de Brown y Watson (*op. cit.*) y Krebs (*op. cit.*); y los de lacertilios de Simon (*op. cit.*) y Stamps (1977b). Pero cuando se requieren los recursos

de un territorio o se mantiene un territorio algún tiempo, se puede esperar que los individuos sean capaces de ignorar las fluctuaciones de los recursos en lapsos cortos de tiempo, debido a que el costo energético de su defensa territorial depende a la vez del valor presente y futuro de esos recursos (Davies, *op. cit.*; Stamps y Tollestrup, *op. cit.*).

En estos estudios no se analiza la forma en que el balance energético —a través de todo el ciclo de vida— puede repercutir o modificar el comportamiento. En la práctica es difícil medir el balance energético, sobre todo en vertebrados superiores con ciclos de vida largos. Por otra parte, es posible mal interpretar que la calidad del territorio, más que su tamaño, es la responsable del gradiente energético. En este sentido, algunos trabajos estiman, erróneamente, los aspectos de la calidad del territorio y concluyen que el tamaño territorial es la causa de su defensa por la especie en estudio.

El balance energético de los organismos ectotérmicos es más sometido a las fluctuaciones del medio físico que el de los endotérmicos. Su fisiología termal y su comportamiento termorregulador pueden relacionarse con su éxito reproductivo. Esto se observa en lacertilios, cuyas preferencias termales determinan en gran parte la elección de territorios en sitios soleados y con refugios contra los depredadores (Stamps, 1977b y 1983). Su capacidad energética para defender estos territorios está influida por su actividad termorreguladora (Spotila y Standora, 1985).

Se han estimado presupuestos energéticos a lo largo del ciclo de vida de algunos lacertilios de las familias Iguanidae y Phrynosomatidae y en algunas tortugas de agua dulce (para una revisión ver Congdon *et al.*, 1982). Los presupuestos energéticos destinados a la reproducción consideran al esfuerzo en función de la cantidad de energía neta invertida en la formación de los huevos dentro de la utilización anual de la energía.


La energía destinada a la actividad reproductiva se estima en laboratorio, en función de la respiración del individuo; sin embargo, no es claro que parte de este presupuesto corresponda a la energía invertida en las interacciones individuales como la territorialidad, existen limitaciones técnicas y metodológicas que impiden el cálculo de estas variables, por lo que este tipo de estudios tienen serias limitaciones prácticas.

Conclusión

Los ejemplos anteriores permiten vislumbrar sólo una pequeña parte de los mecanismos y funciones energéticas involucradas en la territorialidad.

Es necesario que en el futuro se investigue el comportamiento territorial de manera cuantitativa más que descriptiva, y se realicen estudios de campo a más largo

plazo, en los que se vislumbren las interacciones intraespecíficas y sus demandas energéticas en función de los comportamientos ecológicamente relevantes para las especies, como son la reproducción, la depredación, etcétera. Estos comportamientos requieren del máximo de resistencia y demandan gran parte del presupuesto energético. Los datos de estos estudios pueden incorporarse a los modelos que predicen la adecuación del individuo en los diversos actos involucrados en la territorialidad.

Por otra parte, es necesario profundizar en los mecanismos fisiológicos del comportamiento que determinan las diferentes estrategias de utilización de los recursos territoriales. 



BIBLIOGRAFÍA

- Agren, G., Zhou, Q. y Zhong, W. (1989). "Territoriality, Cooperation and Resource Priority: Hoarding in the Mongolian Gerbil *Meriones unguiculatus*", en *Anim. Behav.* 37. pp. 28-32.
- Arnold, S. (1988). "Behavior, Energy and Fitness", en *Amer. Zool.* 28. pp. 815-827.
- Bennett, A.
 — (1978). "Activity Metabolism of the Lower Vertebrates", en *Ann. Rev. Physiol.* 400. pp. 447-469.
 — y Ruben, J. (1979). "Endothermy and Activity in Vertebrates", en *Science*. 206. pp. 649-654.
- Brattstrom, B. (1974). "The Evolution of Reptilian Social Behavior", en *Amer. Zool.* 14. pp. 35-49.
- Brown, L. y Watson, A. (1964). "The Golden Eagle in Relation to its Food Supply", en *Amer. Nat.* 106. pp. 78-100.
- Carpenter, F. y MacMillen, R. (1976). "Threshold Model of Feeding Territoriality and Test with Hawaiian Honeycreeper", en *Science*. 194. pp. 639-642.
- Congdon, J., Dunham, E. y Tinkle, D. (1982). "Energy Budgets and Life Histories of Reptiles", en *Biology of the Reptilia*. Vol. 13. Gaus, C. (ed.). Academic Press, New York. pp. 233-271.
- Crowley, P., Gillett, S. y Lawton, J. (1988). "Contests Between Larval *Dansellia*: Empirical Steps Toward a Better ESS Model", en *Anim. Behav.* 36. pp. 1496-1510.
- Davies, N. (1978). "Ecological Questions About Territorial Behaviour", en *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. Krebs, R. y Davies, B. (eds.). Sinauer. pp. 317-350.
- Davies, N. y Houston, A. (1984). "Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach", Krebs, R. y Davies, B. (eds.). Sinauer. pp. 148-169.
- Fox, S., Rose, E. y Myers, R. (1981). "Dominance and the Acquisition of Superior Home Range in the Lizard *Uta stansburiana*", en *Ecology* 62. pp. 888-893.

- Getty, T. (1987). "Dear Enemies and the Prisoner's Dilemma: Why Should Territorial Neighbors Form Defensive Coalitions?", en *Amer. Zool.* 27. pp. 327-336.
- Irtzkowitz, M. (1979). "Territorial Tactics and Habitat Quality", en *Amer. Nat.* 114. pp. 585-590.
- Jacobs, M. (1955). "Studies on Territorialism and Sexual Selection in Dragonflies", en *Ecology*. 36. pp. 566-584.
- Jaeger, R. (1980). "Fluctuations in Prey Availability and Food Limitations for a Terrestrial Salamander", en *Oecologia* 44. pp. 335-341.
- Jenness, T. (1970). "The Ethnology of *Anolis nebulosus*", en (Sauria, Iguanidae). *J. Herpetol.* 4. pp. 1-38.
- Johnson, C. (1962). "A Description of Territorial Behavior and Quantitative Study of its Function in Males of *Hetaerina americana* (Fabricius) (Odonata: Agridae)", en *Canad. Entomologist*. 94. pp. 178-190.
- Johnson, L. y Hubbell, S. (1974). "Aggression and Competition Among Stingless Bees: Field Studies", en *Ecology* 55. pp. 120-127.
- Krebs, J. (1971). "Territory and Breeding Density in the Greattit, *Parus major*", en *Ecology* 52. pp. 2-22.
- Krebs, J. y Davies, N. (1993). "An Introduction to Behavioral Ecology", 3a de. Blackwell Sci. Publ. Oxford. pp. 102-119.
- Kodrick-Brown, A. y Brown, J. (1978). "Influence of Economics Interspecific Competition and Sexual Dimorphism on Territoriality of Migrant Rufous Hummingbirds", en *Ecology* 59. pp. 285-296.
- Maynard-Smith, J. (1976). "Evolution and the Theory of Games", en *Amer. Scient.* 64. pp. 41-45.
- Morse, D.
 _____ (1980). *Behavioral Mechanisms in Ecology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. pp. 211-236.
 _____ (1981). "Interactions Among Syrphid Flies and Bumblebees on Flowers", en *Ecology*. 62. pp. 81-88.
- Simon, C. (1975). "The Influence of Food Abundance on Territory Size in the Iguanid Lizard *Sceloporus jarrovi*", en *Ecology* 56. pp. 993-998.
- Spotila, J. y Standora, E. (1985). "Energy Budgets of Ectothermic Vertebrates", en *Amer. Zool.* 25. pp. 973-986.
- Stamps, J.
 _____ (1977a). "Social Behavior and Spacing Patterns in Lizards", en *Biology of the Reptilia. Ecology and Behavior*. Gans, C. y Tinkle, D. (eds.). Academic Press, New York. pp. 265-334.
 _____ (1977b). "The Relationship Between Resource Competition, Risk and Aggression in a Tropical Territorial Lizard", en *Ecology* 58. pp. 349-358.
 _____ (1983). "Territoriality and the Defense of Predator Refuges in Juvenile Lizards", en *Anim. Behav.* 31. pp. 857-870.
 _____ y K. Tollestrup, (1984). "Prospective Resource Defense in a Territorial Species", en *Amer. Nat.* 123. pp. 99-114.
- Tinkle, D. (1982). "Results of Experimental Density Manipulation in a Arizona Lizard Community", en *Ecology*. 63(1). pp. 57-65.

investigación económica

revista de la facultad de economía de la universidad nacional autónoma de México

octubre-diciembre, 1997, núm. 222, issn 0185-1667, 520.00

Jairo Abud, LA DEUDA EXTERNA MEXICANA • Julio López, VENTAJAS COMPARATIVAS, COMERCIO EXTERIOR DE MÉXICO • Lilia Domínguez y Flor Brown, LA ESTRUCTURA INDUSTRIAL MEXICANA • Diego Guerrero, UN MARX IMPOSIBLE • Eric Jáuregui, COSTOS Y BENEFICIOS EN EL MÉXICO BORBÓNICO

INVESTIGACIÓN ECONÓMICA
 NACIONAL \$110.00
 INTERNACIONAL \$25.00 DLLS.

INFORMES Y SUSCRIPCIONES: FACULTAD DE ECONOMÍA, DEPARTAMENTO DE DISTRIBUCIÓN
 UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO. CIUDAD UNIVERSITARIA, C. P. 04510
 MÉXICO, D. F. TELÉFONOS: 91 (5) 6 22 21 51 Y 6 22 21 55

PARA SUSCRIPCIONES ENVIAR CHEQUE O GIRO POSTAL A NOMBRE DE LA FACULTAD DE ECONOMÍA, UNAM

ECONOMÍA Informa



La Unión Europea y México en el espacio de la globalización

Algo más sobre el Pemafide

La industria en la metrópoli: programas y propuestas

ECONOMÍA INFORMA
 NACIONAL \$230.00
 INTERNACIONAL \$45.00 DLLS.