

Selección de hábitat: comprendiendo las causas del movimiento animal

Zaida Ortega¹

¹ Dpto. de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Área de Zoología, Universidad de León, Campus de Vegazana s/n, 24071, León
zortd@unileon.es

Resumen

El movimiento de los animales determina la eficacia biológica de los individuos, y la composición de poblaciones, comunidades y ecosistemas, condicionando también fenómenos como la transmisión de enfermedades y parásitos, la polinización o la dispersión de semillas. Por eso es clave comprender las causas y consecuencias del movimiento animal. Este artículo pretende ser una introducción para quien quiera trabajar en movimiento animal, y, más concretamente, en selección de hábitat. Para ello, he resumido el marco teórico de la ecología del movimiento y sus principales métodos y temáticas de estudio: análisis de trayectorias, estudio de los patrones de movimiento y las áreas de campeo y selección de hábitat. A continuación, explico el marco teórico de la selección de hábitat, ilustrando los principales métodos de estudio con algunos estudios de caso específicos sobre reptiles y mamíferos. Al final, discuto las principales ventajas de cada método de estudio en selección de hábitat.

Palabras clave

Comportamiento animal, conservación, ecología del movimiento, selección de recursos, telemetría, Zoología

Introducción

Podemos definir el movimiento de un organismo como el cambio en la localización espacial del individuo –al completo– a lo largo del tiempo. La localización normalmente consiste en un par de coordenadas espaciales (X o longitud, Y o latitud), aunque también puede incorporar la altura o profundidad (Z). El movimiento determina la eficacia biológica de los individuos, y la estructura y dinámica de las poblaciones, comunidades y ecosistemas, condicionando, en última instancia, la evolución y la diversidad de la vida en la Tierra (Nathan et al., 2008).

Hasta finales del s. XX, al estudiar las poblaciones animales, se abordaban el tiempo y el espacio por separado. Por ejemplo, era común estudiar bien la distribución de una especie –en un momento concreto– o bien su abundancia a lo largo

del tiempo –para un lugar determinado. Estudiar el movimiento animal supone integrar la escala espacial y la temporal. Esto aumenta la complejidad de los métodos de estudio, pero mejora nuestra comprensión de los procesos ecológicos (Turchin, 1998). Así, el estudio del movimiento animal proporciona un nexo –buscado por el personal científico durante mucho tiempo– entre el comportamiento animal, la ecología del paisaje y la ecología de poblaciones (Hooten *et al.*, 2017).

Dado que muchos animales son difíciles de observar o residen en áreas inaccesibles, estudiar su movimiento mediante la observación directa sería muy costoso y, a menudo, directamente imposible. Por suerte, la telemetría ha revolucionado el estudio del movimiento animal. En las últimas décadas se ha avanzado mucho, tanto en los métodos de recolección de datos como en nuevos y sofisticados métodos de análisis del movimiento animal (Hooten *et al.*, 2017). Además, se ha desarrollado un marco teórico unificador denominado “ecología del movimiento” (Nathan *et al.*, 2022). Cada vez somos más conscientes de la importancia de estudiar las interrelaciones entre la heterogeneidad ambiental y el movimiento de los organismos para comprender las dinámicas ecológicas y mejorar la gestión de las especies animales (Katzner y Arlettaz, 2020). Esto convierte al estudio del movimiento animal en una herramienta clave para la conservación de la fauna amenazada. Uno de los principales temas de estudio sobre el movimiento animal es la selección de hábitat, que permite comprender cómo toman los animales sus decisiones sobre hacia dónde moverse (Hooten *et al.*, 2017). Además, conocer qué hábitats seleccionan o evitan las diferentes especies permite mejorar la gestión de los espacios naturales (Thurfjell *et al.*, 2014).

Este artículo pretende resumir los conceptos y métodos de estudio esenciales de la selección de hábitat, así como sus aplicaciones para la gestión de fauna, ilustrados con algunos casos de estudio para facilitar su comprensión. Para ello, es esencial hacerse una idea de en qué consiste la ecología del movimiento. Por eso, comenzaré explicando el marco conceptual del movimiento animal y los temas de investigación más relevantes. Después, pasaré a centrarme en la selección de hábitat, introduciendo los principales conceptos y métodos, que desarrollaré a través de estudios de caso específicos. Por último, discutiré la relevancia de la selección de hábitat para comprender el comportamiento animal –identificando los principales desafíos y temas de investigación actuales– y sus aplicaciones en la gestión y conservación de fauna.

Marco teórico de la ecología del movimiento

Nathan y colaboradores (2008) establecieron el marco conceptual de la ecología del movimiento, que permite formular hipótesis para comprender las causas, las consecuencias, los mecanismos subyacentes y los patrones espacio-temporales que emergen durante el fenómeno del movimiento. Para ello, formularon cuatro preguntas esenciales: (1) ¿por qué moverse?, (2) ¿cómo moverse?, (3) ¿cuándo y a dónde moverse?, y (4) ¿cuáles son las consecuencias ecológicas y evolutivas del movimiento?

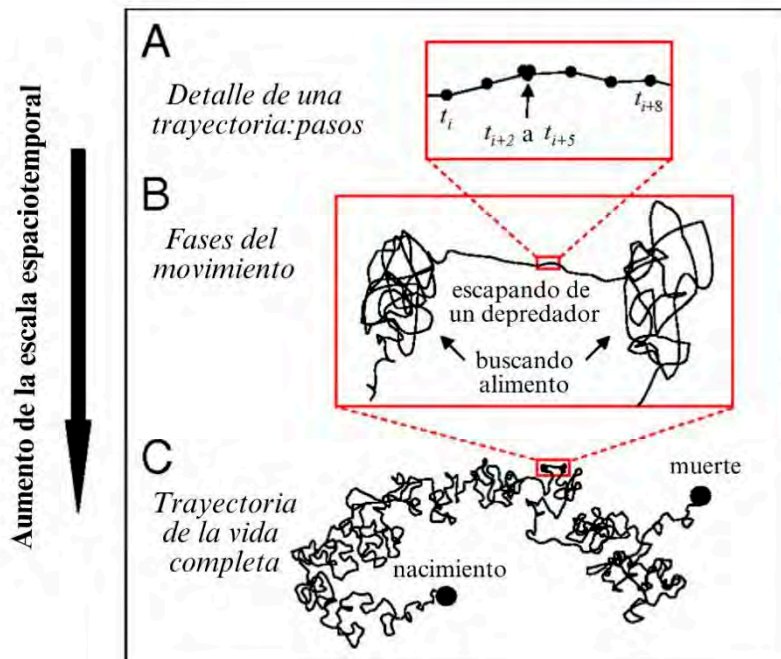


Figura 1. La trayectoria (secuencia temporal de pasos o localizaciones de un individuo) es el principal objeto de análisis para comprender el movimiento. En la figura se muestra una trayectoria ficticia de un animal a tres escalas fundamentales: (A) un desplazamiento corto con cinco pasos y una parada, (B) una trayectoria más larga en la que podemos diferenciar tres fases del movimiento (busca alimento - escapa de un depredador - busca alimento), y (C) la trayectoria que podría mostrar el individuo a lo largo de toda su vida. Figura tomada y traducida de Nathan *et al.* (2008).

Un desafío importante al abordar estas cuestiones reside en averiguar las causas (tanto inmediatas como evolutivas) responsables de las **trayectorias** que obtenemos a partir de los datos de telemetría, que habitualmente es nuestra variable respuesta. ¿Y qué es una trayectoria? Pues no es otra cosa que una secuencia temporal de localizaciones de un individuo (**Fig. 1**). La trayectoria es el registro que tenemos del movimiento del animal, y como tal podemos dividirla en partes funcionales de ese movimiento. Para comprender las partes funcionales de una trayectoria hemos de comprender su estructura, ya que refleja los procesos básicos que la producen. La unidad funcional básica de una trayectoria animal sería una **fase del movimiento**, donde se refleja algún objetivo funcionalmente relevante para el animal, como huir de un depredador o buscar alimento (**Fig. 1B**). Si disponemos de datos de movimiento con la suficiente resolución, el principal desafío sería comprender los factores que determinan las diferentes fases del movimiento (en el ejemplo de la **Fig. 1B**, trataríamos de comprender qué factores llevan al animal a buscar alimento o huir de un depredador en un momento determinado y de la manera observada en la trayectoria). La trayectoria de la vida completa de un animal puede consistir en fases del movimiento repetidas a diferentes frecuencias, que dan como resultado diferentes **fenómenos**

de movimiento, como, por ejemplo: el forrajeo, el aprendizaje, las migraciones estacionales, o la dispersión (Fryxell *et al.*, 2008). Por lo tanto, para comprender la jerarquía funcional que subyace en la trayectoria completa de la vida de un individuo necesitamos investigar los mecanismos y patrones de movimiento a través de múltiples escalas espaciotemporales (Nathan *et al.*, 2008). Jeltsch y colaboradores (2013) establecen tres escalas espaciotemporales del movimiento: (1) movimientos locales (forrajear, territorialidad), (2) movimientos a media escala (dispersión), (3) movimientos a larga distancia (migración y nomadismo).

Para comprender las causas y consecuencias del movimiento animal, podemos pensar en cuatro **componentes básicos** que condicionan la trayectoria: (1) factores de estado interno, (2) capacidad motriz, (3) capacidad de navegación y (4) factores externos al animal (**Fig. 2**). Las tres primeras están relacionadas con el individuo y la cuarta con el entorno. Así, las trayectorias observadas resultarían de dinámicas interactivas de estas cuatro componentes básicas, aunque no todas tienen que estar presentes en todos los tipos de movimiento.



Figura 2. Esquema del marco conceptual de la ecología del movimiento, establecido en Nathan *et al.* (2008) (recuadro amarillo). En él se muestran las relaciones entre las cuatro componentes básicas (factores de estado interno, capacidad motriz, capacidad de navegación y factores externos) y sus efectos sobre la trayectoria (que es lo que observamos). En los rectángulos de otros colores, se muestra el tipo de datos que se pueden obtener actualmente gracias a sensores remotos y que nos ayudan a comprender el efecto de las diferentes componentes, así como las causas y consecuencias, del proceso del movimiento animal. Imagen realizada a partir de Nathan *et al.*, 2008 y Nathan *et al.*, 2022.

La **componente de estado interno** (**Fig. 2**) respondería a la pregunta ¿por qué moverse?, por ejemplo, para obtener energía (p. ej. alimentación), para obtener seguridad (p.ej. huir de un depredador), para aprender (p. ej. seguir a individuos adultos) o para reproducirse (p. ej. buscar una pareja reproductora). Así, la componente de estado interno consistiría en un vector multidimensional formado por múltiples estados que expliquen el objetivo por el que un animal se mueve (Nathan *et al.*, 2008). La segunda componente es la **capacidad motriz** (**Fig. 2**), que responde a la cuestión ¿cómo moverse?,

reflejando la capacidad de locomoción del animal en cuestión. La capacidad de locomoción depende de las propiedades biomecánicas, bien del animal (p. ej. vuela, corre, nada, salta) o de un vector (si es desplazado pasivamente por otro animal o soporte móvil). Excepto en animales con metamorfosis, la maquinaria motriz es similar a lo largo de la vida de un animal. No obstante, su rendimiento puede variar dependiendo de factores de estado interno o de factores externos al animal (p. ej. aumentar la velocidad para atrapar una presa, o desplazarse más despacio o más deprisa cuando hace mucho calor). La tercera componente es la **capacidad de navegación**, que incluye la habilidad de orientarse en el tiempo y en el espacio, y la selección del inicio y fin del movimiento, así como la dirección y sentido. La capacidad de navegación responde, por lo tanto, a la pregunta de “¿cuándo y hacia dónde moverse?” (**Fig. 2**). Esta componente requiere sentir y responder a la información de la estructura espaciotemporal del entorno (incluyendo la presencia de otros individuos), para lo que las diferentes especies dependen de su repertorio sensorial y cognitivo (p. ej. detectar señales químicas de un depredador, orientarse hacia un lugar más cálido o seguir una ruta de migración fijada genéticamente). La cuarta componente son los **factores externos** al individuo que se está moviendo, que pueden ser bióticos (p. ej. presión de depredación, cantidad de potenciales parejas reproductivas, competencia intraespecífica) o abióticos (p. ej. la composición y estructura del sustrato en que se desplaza el animal, o las condiciones de temperatura, humedad o presencia de viento en hábitats terrestres). El marco conceptual integra las relaciones entre estas cuatro componentes básicas (**Fig. 2**).

Como hemos visto, la trayectoria sería la variable que nos indica el movimiento de un animal (variable respuesta). Además, dependiendo de la(s) hipótesis que queramos responder, necesitaremos registrar datos de la(s) variable(s) que determinan la trayectoria observada (variables explicativas). Puede haber variaciones de este modelo, dependiendo de los objetivos del estudio en cuestión, pero este sería el esquema más habitual. Para obtener la trayectoria necesitamos tomar coordenadas de posición del animal a lo largo del tiempo, lo que haremos, habitualmente, mediante sensores de telemetría. Tradicionalmente, se ha utilizado el radio-marcaje, colocando un emisor de radio al animal y una antena receptora –que normalmente portaba el investigador o investigadora de turno– y obteniendo una localización cada vez que se encontraba al animal. Después aparecieron los métodos de satélite (p. ej. GPS, Argos) cuyo sensor –colocado en el animal– se programa para registrar la posición cada periodo de tiempo establecido, proporcionando un mayor número de localizaciones y más regulares en el tiempo (Kays *et al.*, 2015; ver un resumen de los métodos de telemetría para los diferentes grupos animales en la Figura 6C de Nathan *et al.*, 2022). Para obtener las variables explicativas, además de la medición directa, es habitual utilizar *biologgers* (para variables de estado interno del animal; p. ej. acelerómetros para estimar el comportamiento y el uso de energía, termómetros, o medidores de la frecuencia cardíaca) o sensores remotos (*remote sensing*; para variables externas;

p. ej. registradores de temperatura y humedad). Además, se pueden combinar los datos de otros individuos para obtener información sobre las interacciones entre organismos de la misma o distintas especies (**Fig. 2**). En las últimas décadas se ha producido una revolución tecnológica que permite obtener un volumen de datos y una resolución cada vez mayor, a través de un amplio abanico de opciones, por lo que conviene seleccionar cuidadosamente los mejores instrumentos de medida para cada estudio concreto (Williams *et al.*, 2019). Podemos afirmar que la ecología del movimiento ha entrado de lleno en la era del *big data*, lo que ofrece muchas oportunidades de estudio, pero requiere una rápida modernización de los métodos de análisis, que es donde nos encontramos ahora (Nathan *et al.*, 2022).

Principales temas de estudio de la ecología del movimiento

El estudio del movimiento animal se encuentra en un momento de rápido desarrollo, por lo que esperamos que los temas de estudio se amplíen en los próximos años. No obstante, y aunque todos los temas están relacionados y se puede profundizar en las interacciones entre ellos, hasta el momento se suelen abordar cuatro temas principales de estudio, debido a los métodos de análisis que utilizan: (1) análisis de trayectorias, (2) patrones de movimiento, (3) áreas de campeo (y otras áreas de interés), y (4) selección de hábitat.

Respecto al **análisis de trayectorias**, hay diferentes aplicaciones y métodos, pero uno de los más ampliamente investigados es la clasificación de comportamientos (las fases del movimiento de Nathan *et al.*, 2008) utilizando análisis de *Hidden Markov Models* (HMMs) o derivados (Langrock *et al.*, 2012). Los HMMs se basan en que las variables observadas en una trayectoria –longitud del paso y ángulo de giro entre dos localizaciones sucesivas, entre otras– se generan a partir de una secuencia de estados latentes que pueden ser interpretados como “estados comportamentales” del animal, y se modelan como una cadena de Markov. Por ejemplo, en el estudio fundacional de los HMMs, Morales y colaboradores (2004) encontraron que las longitudes de paso y ángulo de giro de las trayectorias de un grupo de alces (*Alces alces*) liberados en Ontario (Canadá) se ajustaban a dos tipos de distribuciones, mediante las cuales se podría clasificar si el animal estaba explorando –con pasos cortos y ángulos de giro grandes– o desplazándose –con pasos largos y ángulos de giro pequeños. Una vez clasificados los comportamientos, se pueden sobreponer variables ambientales, para comprender su efecto en la conducta de los animales. En el ejemplo de los alces, se vio que los animales se desplazan en hábitats abiertos, como campos agrícolas o bosques abiertos, mientras que el comportamiento exploratorio no se asociaba a un hábitat particular (Morales *et al.*, 2004). Este tipo de estudios se está desarrollando rápidamente, permitiendo el modelado a diferentes escalas al incorporar datos con estructuras jerárquicas (Leos-Barajas *et al.*, 2017), o analizar datos de acelerómetros y otros *biologgers* para identificar patrones de comportamiento

muy detallados (p. ej., Connors *et al.*, 2021). Para quien quiera profundizar en estos métodos, Glennie y colaboradores (2023) han elaborado una completa guía.

Normalmente, los HMMs se utilizan para estudiar el movimiento a una escala espaciotemporal fina. Si pensamos en escalas más grandes, podemos clasificar, en general, cuatro **patrones de movimiento**: nomadismo, sedentarismo, dispersión, y migración. La mayoría de las especies de animales se ajustan a uno de estos patrones, bien durante toda su vida, o en ciertas etapas. Por suerte, existe una sencilla métrica, el *Net Squared Displacement* (NSD; i.e., el valor al cuadrado de las longitudes de cada paso de una trayectoria con respecto al punto de inicio) cuya evolución temporal se ajusta a una función determinada para cada patrón de movimiento: (1) una recta con pendiente positiva para el patrón nómada, (2) una curva asintótica para el patrón sedentario, (3) una curva sigmoideal para el patrón de dispersión, y (4) una doble sigmoideal para el patrón de migración (**Fig. 3A**).

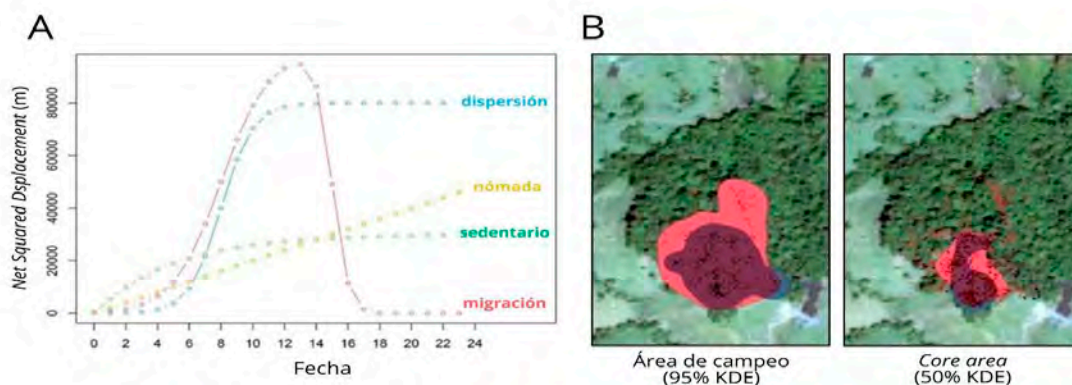


Figura 3. (A) Para conocer el patrón de movimiento general de un individuo, podemos ajustar una función del *Net Squared Displacement* (NDS, ver texto) frente al tiempo, de forma que los animales nómadas se ajustarán a una función recta (amarillo), los sedentarios a una asintótica (verde), los dispersivos, sigmoideal (azul) y los migradores, doble sigmoideal (rojo). Además, los parámetros de cada función informarán sobre el movimiento del animal. (B) Para animales sedentarios, podemos estimar su área de campeo y áreas principales o *core areas*. En el ejemplo, se han utilizado estimaciones de kernel en localizaciones de un grupo de mono tití de Caquetá (*Plecturocebus caquetensis*), una especie amenazada que habita en las selvas de Colombia (rojo: estación de lluvias, gris: estación seca). Se han utilizado el 95 % KDE para el área de campeo y el 50 % KDE para el *core area* (Acero-Murcia *et al.*, 2024).

Si calculamos los valores de NSD de una trayectoria y evaluamos cuál de los cuatro modelos se ajusta mejor, podremos inferir el patrón de movimiento. Además, los parámetros de la respectiva función aportan información relevante. Para patrones nómadas –modelo lineal– la pendiente de la recta indica la velocidad; para sedentarios –modelo asintótico– la asíntota indica el tamaño del área de campeo y el punto de inicio es el centro de esta área. Para movimientos de dis-

persión –modelo sigmoïdal– la asíntota es la distancia hasta el lugar de dispersión, el tiempo en el punto de inflexión de la curva es el que tarda el animal hasta llegar a la mitad del camino, y la pendiente de la curva representa la velocidad de desplazamiento. Para movimientos de migración –modelo sigmoïdal doble– la asíntota representa la distancia del lugar al que se migra; el tiempo en el punto de inflexión de la primera sigmoïdal es lo que tarda en llegar a la mitad del camino de la migración, y la pendiente es la velocidad de ida; y lo mismo con la segunda sigmoïdal y el camino de regreso desde la migración (Bunnefield *et al.*, 2011).

El **área de campeo** es “aquella que atraviesa un animal en sus actividades normales de búsqueda de alimento, apareamiento y cuidado de las crías. Las salidas ocasionales –de naturaleza, quizás, exploratoria– no deben de considerarse parte del área de campeo” (Burt, 1943). Dentro de esta área, el patrón de uso del espacio por parte de un organismo representa un elaborado mapa cognitivo del ambiente percibido por el individuo (Börger *et al.*, 2008). Las técnicas más comunes para estimar el área de campeo son el mínimo polígono convexo (*Minimum Convex Polygon*, MCP) y el estimador de densidad de Kernel (*Kernel Density Estimator*, KDE). Un MCP al 95 % es el mínimo polígono que contiene el 95 % de las localizaciones del individuo, mientras que el 95 % KDE es el contorno que delimita la región que contiene el 95 % de la densidad total de localizaciones del individuo (Hooten *et al.*, 2017; **Fig. 3B**). Además, dentro del área de vida, muchas veces nos interesa estudiar las zonas utilizadas con mayor intensidad, que denominamos *core areas*, y se suelen calcular como el 50 % KDE (**Fig. 3B**). En los últimos años se han desarrollado métodos más sofisticados para estudiar el área de campeo. El más prometedor es el CTMM (*Continuous-Time Movement Modeling*; Flemming *et al.*, 2015) que –además de mejorar la precisión de cálculo del área de campeo– informa sobre la distancia diaria que recorre el animal dentro de ella, la direccionalidad y el tiempo que tarda en atravesar dicha área. Así, por ejemplo, estudiando el área de campeo de osos hormigueros gigantes (*Myrmecophaga tridactyla*) mediante CTMMs, hemos averiguado que los machos hacen un uso más intenso del área de campeo que las hembras –lo que cuadra con su sistema reproductor poligínico. Además, cuando disminuye la proporción de bosque en una zona, los individuos aumentan su área de campeo, probablemente porque dependen de las zonas forestales para su termorregulación (Giroux *et al.*, 2021).

El cuarto gran bloque temático de la ecología del movimiento animal es el de la **selección de hábitat**, que será el objeto de estudio de las próximas secciones.

Selección de hábitat: conceptos y escalas

El análisis de selección de recursos es un marco conceptual amplio, que profundiza en la toma de decisiones por parte de los animales. Los recursos pueden ser de cualquier tipo: alimento, pareja reproductiva, o el hábitat a utilizar. Para conocer el proceso de selección de un recurso, hemos de comparar su uso

con lo que está disponible –pero no está siendo utilizado. Así, deducimos que un animal selecciona un recurso cuando lo utiliza en mayor medida de lo que está disponible, mientras que lo evita cuando lo utiliza en menor proporción de lo que está disponible. Si el animal utiliza el recurso en igual proporción a lo que hay disponible en su ambiente, deducimos que actúa de manera aleatoria con ese recurso, ni seleccionándolo ni evitándolo (Manly *et al.*, 2002). Además, hablamos de preferencia cuando estudiamos la selección de un recurso estando todas las opciones igualmente disponibles en el entorno –normalmente, en experimentos de laboratorio (p. ej., cuando estudiamos el rango de temperaturas preferidas en un animal ectotermo; Hertz *et al.*, 1993).

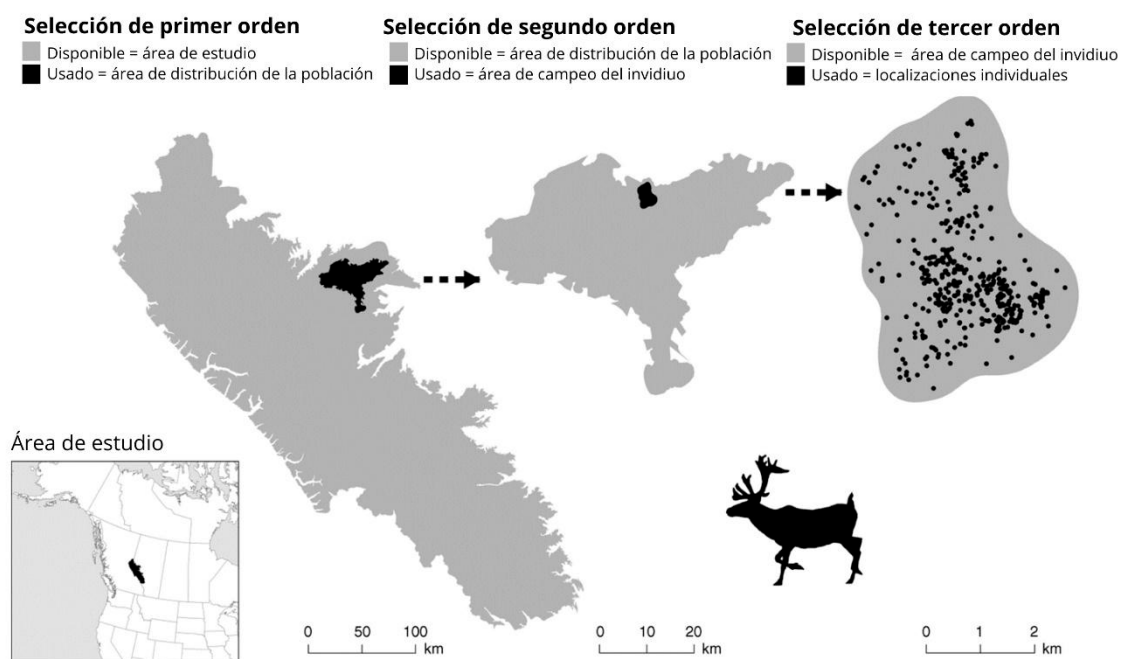


Figura 4. Escalas de selección de hábitat, ilustradas con un ejemplo de un individuo de caribú boreal (*Rangifer tarandus Caribou*). Tomado y traducido de DeCesare *et al.* (2012).

Dado que el hábitat puede considerarse un recurso, podemos estudiar el proceso de selección de hábitat, para relacionar la distribución de los animales con características de este (Boyce y McDonald, 1999). Aquí vamos a utilizar la definición más sencilla de hábitat: “el lugar ocupado por un individuo, una población, una especie, un género o incluso un gremio” (Di Bitetti, 2012). Así, podemos estudiar la selección de hábitat a diferentes escalas, siendo las principales: (1) selección de primer orden: el rango de distribución de la especie, (2) selección de segundo orden: el área de campeo de un individuo o un grupo natural de individuos, (3) selección de tercer orden: selección de características dentro del área de campeo (p. ej., tipos de hábitat dentro del área de campeo, y (4) selección de

cuarto orden: microambiente y comportamiento (p. ej., adquisición de alimento, apareamiento, construcción del nido) (Johnson, 1980; DeCesare *et al.*, 2012).

Selección de hábitat: métodos y ejemplos

El método más utilizado para cuantificar la selección de hábitat son las Funciones de Selección de Recursos (*Resource Selection Function*, RSF; Manly *et al.*, 2002; Hooten *et al.*, 2017), que no es otra cosa que ajustar una función que calcule la distribución de probabilidad de las localizaciones de un animal utilizando diferentes recursos o condiciones ambientales –dada su disponibilidad. El método de ajuste de la RSF puede variar, dependiendo de nuestros objetivos, como veremos más adelante. En cualquier caso, para que los resultados sean robustos, es muy importante que la disponibilidad de cada recurso esté suficientemente representada y que se base en puntos de ausencia real (es decir, dónde el animal podría estar, pero ha decidido no estar). Tras los análisis –utilicemos un método u otro para ajustar la función– las RSFs resultan en unos coeficientes de “fuerza de selección” de cada recurso o condición ambiental. Así, podemos conocer la contribución de cada variable de interés (que formarán parte de alguna de las cuatro componentes principales del marco conceptual de la ecología del movimiento) en la toma de decisiones respecto a la pregunta ¿hacia dónde moverse? (**Fig. 2**). Métodos más avanzados pueden ayudar a responder también el por qué y el cuándo, como veremos en los siguientes ejemplos. Aunque existen más métodos de estudio en selección de hábitat, en este artículo vamos a ver tres, dos de ellos ampliamente utilizados.

Modelos Lineares Generales (GLMs): ejemplo de la selección de microhábitat en un lagarto arborícola

La manera más sencilla y habitual de calcular las RSFs es mediante Modelos Lineares Generalizados (*Generalized Linear Models*, GLMs), lo que permite modelar la probabilidad de ocurrencia de un individuo dada ciertas variables explicativas y sus interacciones. Además, se puede calcular el efecto de cada variable explicativa en un mismo proceso de selección probabilístico (Liedke *et al.*, 2018). La opción tradicional era considerar los puntos de disponibilidad para todos los individuos de la población. No obstante, si ajustamos la RSF utilizando modelos mixtos (GLMM o regresión condicional logística), podemos incorporar al modelo la disponibilidad de cada variable ambiental para cada individuo, simultáneamente al momento de observación de un punto de uso. Esto nos asegura tener puntos reales de disponibilidad (ausencias reales) y aporta una aproximación más potente y mecanicista –es decir, que permite una mejor comprensión de las causas del proceso de selección (Manly *et al.*, 2002; Duchesne *et al.*, 2010).

Veremos este método utilizando como ejemplo un lagarto arborícola que habita en el Pantanal de Brasil: *Tropidurus lagunablanca*. Nuestro objetivo de estudio era averiguar si los individuos de esta especie seleccionaban los árboles dependiendo de sus propiedades térmicas y/o el grosor del tronco (Benício *et al.*,

2021). En este caso, estamos estudiando la selección de hábitat de tercer y cuarto orden (Johnson, 1980; ver más arriba), también llamada selección de microhábitat. Para ello, establecimos un sencillo diseño experimental de caso-control, donde cada vez que se observaba un individuo se anotaban la temperatura del sustrato y el diámetro del árbol (medido a la altura del pecho, siempre por la misma persona). Hacíamos esto tanto para el lugar en el que estaba el animal (uso) como para los cuatro árboles más cercanos con diámetro > 7 cm (disponibilidad; **Fig. 5A**). Así, para cada microhábitat utilizado por un lagarto, obtuvimos cuatro puntos de disponibilidad simultáneos, y analizamos los datos utilizando regresión condicional logística –condicionada por la identidad del individuo. Los modelos revelaron que estos animales seleccionan troncos significativamente más gruesos y, dentro de ellos, lugares más cálidos que el promedio disponible en su área de campeo, probablemente para obtener más oportunidades para refugiarse, alimentarse y regular su temperatura corporal. De hecho, la probabilidad de encontrar a esta especie es más del 50 % para árboles con diámetro > 40 cm y cuya corteza se encuentre por encima de los 34 °C (Benício *et al.*, 2021). Estos resultados ayudan a comprender la toma de decisiones de los individuos de *T. lagunablanca*, ofrecer indicaciones para que futuras expediciones científicas los encuentren y recomendar medidas de conservación –ambos asuntos necesarios, dado que es una especie poco conocida y probablemente muy amenazada (Carvalho, 2016).

Además de la creciente deforestación (Guerra *et al.*, 2020), en los últimos años el Pantanal está sufriendo incendios cada vez más grandes y frecuentes (Marques *et al.*, 2021), que provocan un impacto severo en la fauna de vertebrados (Tomas *et al.*, 2021). Si queremos conservar las poblaciones de *T. lagunablanca* en el Pantanal se recomienda priorizar la protección y conservación de árboles maduros, que puede impulsarse mejorando la prevención de incendios y las políticas de uso sostenible del territorio (Tomas *et al.*, 2024). Con este ejemplo hemos ilustrado cómo estudiar las variables que condicionan la selección de microhábitat de un vertebrado terrestre y obtener resultados prácticos para su conservación.

Modelos de Ecuaciones Estructurales (*mixed*-SRSF): ejemplo con dos especies de lagartos neotropicales

Resolviendo las RSF mediante GLMs (ver apartado anterior) obtenemos la contribución de cada variable de interés en la selección de hábitat, así como las posibles interacciones entre factores. Sin embargo, estos modelos no permiten evaluar relaciones indirectas entre variables. Por ejemplo, en el caso anterior, sabemos que el lagarto selecciona árboles más gruesos que el promedio disponible, pero desconocemos qué motiva esa selección: ¿es porque ofrecen más refugio, porque ofrecen más recursos tróficos, o quizá por otro motivo que no conocemos? Para conocer las causas que llevan a un animal a seleccionar un determinado hábitat, podemos resolver las RSF mediante Modelos de Ecuaciones Estructura-

les (Lefcheck, 2016; Shipley, 2016), incluyendo la identidad del individuo como factor aleatorio. Este método de análisis se denomina *mixed-Structural Resource Selection Function* (*mixed-SRSF*) y permite incorporar variables explicativas que a su vez dependan de otras (**Fig. 5B**), para desentrañar las causas de la selección de hábitat, comprender efectos indirectos y comparar la contribución de cada variable en el proceso de selección (Ortega *et al.*, 2019).

Para ilustrar este método, utilizamos dos especies de lagarto o lagartija del Pantanal de Brasil: *Tropidurus oreadicus* y *Ameivula ocellifera*. En este caso se trata de especies que habitan en el suelo, no en árboles. El diseño muestral fue similar al del ejemplo anterior, con cuatro puntos de muestreo (disponibilidad) por cada observación de cada individuo (uso). En este caso –dado que la selección de microhábitat se considera una de las principales componentes de la termorregulación conductual de ectotermos terrestres– el objetivo era desentrañar el efecto de cada fuente de calor en el proceso de selección. Para ello, cuantificamos las siguientes variables explicativas: (a) temperatura del sustrato, (2) temperatura del aire, (3) tipo de sustrato (roca, hierba seca, hierba, hojarasca o arena), y (4) exposición al sol (sol total, sol filtrado o sombra). Igual que antes, la variable respuesta era la presencia del animal (presente, en los lugares usados, o ausente, en los disponibles) y se incluyó la identidad del individuo como factor aleatorio. Con estas variables podemos comprobar siete hipótesis sobre qué factores externos condicionan la selección de microhábitat de estas especies (**Fig. 5B**).

Ajustamos un *mixed-SRSF* para cada especie, resultando la radiación solar como el principal factor que determina la selección de microhábitat de ambas especies, mientras que ni la convección ni la conducción tuvieron efecto. Las lagartijas de la especie *A. ocellifera* seleccionan lugares en sol filtrado y la sombra –evitando exponerse al sol total– mientras que los lagartos de la especie *T. oreadicus* evitan, con igual magnitud, tanto las zonas soleadas como en sombra. Al contrario de lo que se observa en zonas templadas, donde la mayoría de las especies de lagartijas seleccionan sustratos al sol para termorregularse, en áreas tropicales exponerse a la radiación solar directa puede conllevar un elevado riesgo de sobrecalentamiento. Además, las temperaturas del entorno suelen ser lo suficientemente próximas a las preferencias térmicas de reptiles como los estudiados aquí (Vickers *et al.*, 2011). Este resultado muestra la importancia de conservar la vegetación tropical, con sus microhábitats en sol filtrado y sombra, para la conservación de pequeños ectotermos. El otro gran factor que condiciona la selección de microhábitat son las propiedades no térmicas de los sustratos, de forma que *A. ocellifera* selecciona arena y *T. oreadicus* selecciona roca y troncos. El *mixed-SRSF* nos ha permitido descartar que estos sustratos sean seleccionados por sus propiedades térmicas, así que el siguiente paso sería cuantificar otras variables bióticas –como la disponibilidad de alimento, la presión de depredación o la competencia intraespecífica– y abióticas –como la rugosidad del sustrato o la disponibilidad de refugio–, para tener una comprensión completa de los mecanismos de selección de microhábitat en estas especies (Ortega *et al.*, 2019). Esta

herramienta analítica es poco conocida por el momento, pero es prometedora, ya que, como hemos visto, permite responder a las cuestiones fundamentales del marco conceptual de la ecología del movimiento (**Fig. 2**).

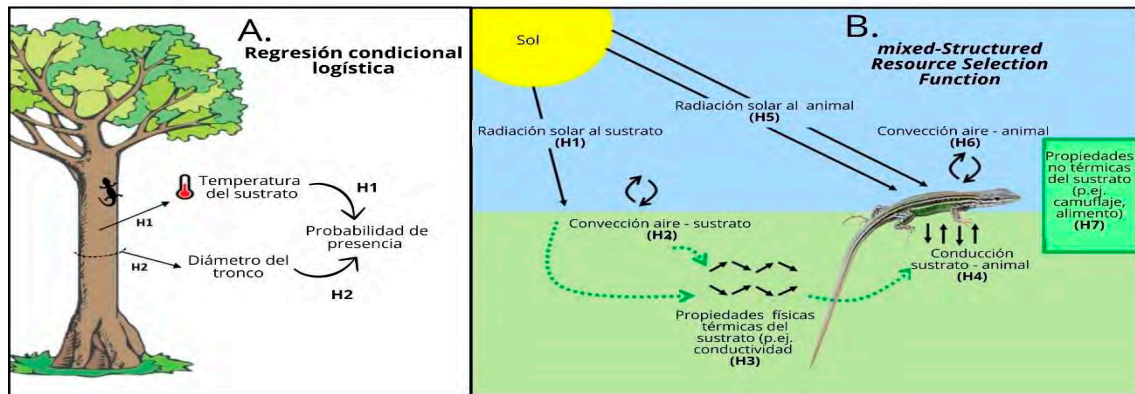


Figura 5. Ejemplos de casos reales de algunos métodos de estudio en selección de hábitat. **(A)** Análisis de la selección de microhábitat de un lagarto arborícola utilizando regresión condicional logística (Benício *et al.*, 2021). **(B)** Incorporando Modelos de Ecuaciones Estructurales a la selección de hábitat, podemos desentrañar el efecto de las diferentes fuentes de calor en el proceso de selección (Ortega *et al.*, 2019).

Selección de hábitat a cada paso: ejemplo del oso hormiguero gigante

Hasta el momento, hemos visto ejemplos de estudios de selección de hábitat con observaciones puntuales de los lugares utilizados y sus correspondientes datos pareados de disponibilidad del hábitat. Si disponemos de datos de localizaciones del mismo animal a lo largo del tiempo –es decir, trayectorias– podemos estudiar cómo es el proceso de selección a lo largo del día. Eso podríamos hacerlo con métodos como los vistos hasta ahora, introduciendo la hora como una variable en los modelos. Sin embargo, existen métodos más avanzados y potentes para el estudio de selección de hábitat con datos de trayectoria: los modelos de selección de paso (*Step Selection Function*, SSF). En estos modelos, para cada paso de la trayectoria observado (uso), se sortean varios tamaños de paso y ángulos de giro que representan la disponibilidad (Thurfjell *et al.*, 2014). Así, a cada paso, se compara el hábitat que ha usado un individuo con el que podría haber usado, pero ha decidido no usar (ausencias verdaderas). Lo más avanzado en esos métodos es el *Integrated Step Selection Analysis* (iSSA), que asume que el movimiento animal puede ser representado en un modelo separado, producto de dos kernels (núcleos): un kernel de movimiento independiente del hábitat (una función que determinaría el movimiento si no hay selección de hábitat) y un kernel de selección de hábitat (Avgar *et al.*, 2016).

Los osos hormigueros gigantes (*Myrmecophaga tridactyla*), a pesar de ser endotermos, tienen una baja tasa metabólica basal, por lo que dependen bastante del comportamiento para regular su temperatura corporal (Giroux *et al.*,

2022). En un estudio reciente, combinamos análisis de trayectorias (HMMs, ver más arriba) con selección de microhábitat (utilizando iSSA) para comprender el efecto de la temperatura ambiental en el comportamiento de esos animales. Así, hemos descubierto que los osos hormigueros gigantes combinan tres estrategias conductuales para termorregularse (Giroux *et al.*, 2023): (1) seleccionan los bosques como refugios térmicos, (2) cambian el periodo de actividad (diurno en condiciones de frío, nocturno en calor) y (3) modulan la duración de sus periodos de actividad (cortos en días de frío, largos en días de calor). En la Fig. 7 de Giroux *et al.* (2023) se resumen e ilustran estos mecanismos. Dadas las predicciones de aumento de la frecuencia e intensidad de los días con temperaturas extremas a lo largo del siglo XXI (IPCC, 2021) y la rápida deforestación que está teniendo lugar en Brasil (Tollefson, 2018; Guerra *et al.*, 2020), urge la conservación de los hábitats forestales, que serán cada vez más escasos y necesarios para estos emblemáticos animales.

Conclusiones

Comprender las causas y consecuencias del movimiento animal es clave para profundizar en el conocimiento de su comportamiento e informar medidas de conservación y gestión de fauna. En concreto, analizar la selección de hábitat de las diferentes especies permite responder a diferentes preguntas del marco conceptual de la ecología del movimiento, dependiendo del método utilizado y las variables que cuantifiquemos. Si resolvemos las funciones de selección de recursos mediante modelos generales lineales, podremos conocer los factores implicados en la toma de decisiones de hacia dónde moverse. Estos modelos serán más potentes si cuantificamos la disponibilidad simultánea para cada punto de observación e incluimos la identidad del individuo como factor aleatorio. Para desentrañar de manera más detallada y mecanicista las causas de la selección de hábitat, podemos resolver las funciones de selección de recursos mediante modelos de ecuaciones estructurales. Además, podemos aplicar estos métodos a trayectorias completas, con diferentes métodos de análisis de selección de paso, para comprender el proceso de toma de decisiones de cada individuo a lo largo del tiempo. Por último, si incorporamos otros análisis de movimiento –como la clasificación de comportamientos o el estudio del área de vida– al estudio de la selección de hábitat, podemos inferir el comportamiento animal a partir de datos de telemetría. Estos métodos son relativamente sencillos de aplicar en cuanto a su diseño experimental –y, algunos de ellos, también en cuanto al análisis de datos– y ofrecen información básica para la gestión de fauna, por lo que sería conveniente incorporarlos a las prácticas de conservación animal.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a todas las investigadoras e investigadores que han formado parte de los estudios que he utilizado como ejemplos aquí, en especial a Vanda Lúcia Ferreira, Aline Giroux, Ronildo Benício, Abraham Mencía y Luiz

Gustavo Oliveira Santos. Agradezco también a la profesora Daniella Canestrari de la Universidad de León por animarme a escribir este artículo.

Bibliografía

- Acero-Murcia, A. C., Almario-Vaquiro, L., Ortega, Z., Garcia, J., Camacho, R. L. y Defler, T. 2024. Seasonal behavioral patterns of the Caqueta titi monkey (*Plecturocebus caquetensis*). *bioRxiv*. 2024.01.10.573946. Disponible en: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2024.01.10.573946v1.full>
- Avgar, T., Potts, J. R., Lewis, M. A. y Boyce, M. S. 2016. Integrated step selection analysis: bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5):619-630.
- Benício, R. A., Passos, D. C., Mencía, A. y Ortega, Z. 2021. Microhabitat selection of the poorly known lizard *Tropidurus lagunablanca* (Squamata: Tropiduridae) in the Pantanal, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 61:p.e20216118.
- Börger, L., Dalziel, B. D. y Fryxell, J. M. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11(6):637-650.
- Boyce, M. S. y McDonald, L. L. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(7):268-272.
- Bunnefeld, N., Börger, L., van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Dettki, H., Solberg, E. J. y Ericsson, G. 2011. A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology*, 80(2):466-476.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3):346-352.
- Carvalho, A. L. G. 2016. Three new species of the *Tropidurus spinulosus* group (Squamata: Tropiduridae) from eastern Paraguay. *American Museum Novitates*, 2016(3853):1-44.
- Connors, M. G., Michelot, T., Heywood, E. I., Orben, R. A., Phillips, R. A., Vyssotski, A. L., Shaffer, S. A. y Thorne, L. H. 2021. Hidden Markov models identify major movement modes in accelerometer and magnetometer data from four albatross species. *Movement Ecology*, 9:1-16.
- DeCesare, N. J., Hebblewhite, M., Schmiegelow, F., Hervieux, D., McDermid, G. J., Neufeld, L., Bradley, M., Whittington, J., Smith, K. G., Morgantini, L. E. y Wheatley, M. 2012. Transcending scale dependence in identifying habitat with resource selection functions. *Ecological Applications*, 22(4):1068-1083.
- Duchesne, T., Fortin, D. y Courbin, N., 2010. Mixed conditional logistic regression for habitat selection studies. *Journal of Animal Ecology*, 79(3):548-555.

- Fleming, C. H., Fagan, W. F., Mueller, T., Olson, K. A., Leimgruber, P. y Calabrese, J. M. 2015. Rigorous home range estimation with movement data: a new autocorrelated kernel density estimator. *Ecology*, 96(5):1182-1188.
- Fryxell, J. M., Hazell, M., Börger, L., Dalziel, B. D., Haydon, D. T., Morales, J. M., McIntosh, T. y Rosatte, R. C. 2008. Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49):19114-19119.
- Giroux, A., Ortega, Z., Attias, N., Desbiez, A. L. J., Valle, D., Börger, L., y Oliveira-Santos, L. G. R., 2023. Activity modulation and selection for forests help giant anteaters to cope with temperature changes. *Animal Behaviour*, 201:191-209.
- Giroux, A., Ortega, Z., Bertassoni, A., Desbiez, A. L. J., Kluyber, D., Massocato, G. F., De Miranda, G., Mourao, G., Surita, L., Attias, N. y Bianchi, R. D. C. 2022. The role of environmental temperature on movement patterns of giant anteaters. *Integrative Zoology*, 17(2):285-296.
- Giroux, A., Ortega, Z., Oliveira-Santos, L. G. R., Attias, N., Bertassoni, A. y Desbiez, A. L. J. 2021. Sexual, allometric and forest cover effects on giant anteaters' movement ecology. *PLOS ONE*, e0253345.
- Glennie, R., Adam, T., Leos-Barajas, V., Michelot, T., Photopoulou, T. y McClintock, B. T. 2023. Hidden Markov models: Pitfalls and opportunities in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(1):43-56.
- Guerra, A., de Oliveira Roque, F., Garcia, L. C., Ochoa-Quintero, J. M., de Oliveira, P. T. S., Guariento, R. D. y Rosa, I. M. 2020. Drivers and projections of vegetation loss in the Pantanal and surrounding ecosystems. *Land Use Policy*, 91:104388.
- Hertz, P. E., Huey, R. B. y Stevenson, R. D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142(5):796-818.
- Hooten, M. B., Johnson, D. S., McClintock, B. T. y Morales, J. M. 2017. *Animal Movement: Statistical Models for Telemetry Data*. CRC Press, Florida, Estados Unidos.
- IPCC. 2021. Summary for policymakers. En: V. Masson Delmotte, P. Zhai, A. *et al.* (Eds.), Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Climate change 2021: The physical science basis (pp. 3-32). Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P. *et al.* 2013. Integrating movement ecology with biodiversity research-exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology*, 1(1):6.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1):65-71.

- Katzner, T. E. y Arlettaz, R. 2020. Evaluating contributions of recent tracking-based animal movement ecology to conservation management. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7:519.
- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W. y Wikelski, M. 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, 348(6240):p.aaa2478.
- Langrock, R., King, R., Matthiopoulos, J., Thomas, L., Fortin, D. y Morales, J. M. 2012. Flexible and practical modeling of animal telemetry data: hidden Markov models and extensions. *Ecology*, 93(11):2336-2342.
- Lefcheck, J. S. 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5):573-579.
- Leos-Barajas, V., Gangloff, E. J., Adam, T., Langrock, R., Van Beest, F. M., Nabe-Nielsen, J. y Morales, J. M. 2017. Multi-scale modeling of animal movement and general behavior data using hidden Markov models with hierarchical structures. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 22:232-248.
- Liedke, A. M., Bonaldo, R. M., Segal, B., Ferreira, C. E., Nunes, L. T., Burigo, A. P., Buck, S., Oliveira-Santos, L. G. R. y Floeter, S. R. 2018. Resource partitioning by two syntopic sister species of butterflyfish (Chaetodontidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(7):1767-1773.
- Manly, B. F. L., McDonald, L., Thomas, D. L., McDonald, T. L. y Erickson, W. P. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Kluwer Academic Publishers, Londres, Reino Unido.
- Marques, J. F., Alves, M. B., Silveira, C. F., Silva, A. A. E., Silva, T. A., Dos Santos, V. J. y Calijuri, M. L. 2021. Fires dynamics in the Pantanal: Impacts of anthropogenic activities and climate change. *Journal of Environmental Management*, 299:p.113586.
- Morales, J. M., Haydon, D. T., Frair, J., Holsinger, K. E. y Fryxell, J. M. 2004. Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, 85(9):2436-2445.
- Nathan, R., Monk, C. T., Arlinghaus, R., Adam, T., Alós, J., Assaf, M., Baktoft, H., Beardsworth, C. E., Bertram, M. G., Bijleveld, A. I. y Brodin, T. 2022. Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science*, 375(6582):p.eabg1780.
- Ortega, Z., Mencía, A., Martins, K., Soares, P., Ferreira, V. L. y Oliveira-Santos, L. G. 2019. Disentangling the role of heat sources on microhabitat selection of two Neotropical lizard species. *Journal of Tropical Ecology*, 35(4):149-156.
- Shipley, B. 2016. Cause and correlation in biology: A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference with R. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

- Thurfjell, H., Ciuti, S., y Boyce, M. S. 2014. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, 2:1-12.
- Tollefson, J. 2018. Deforestation ticks up in Brazil's savannah. *Nature*, 12 July.
<https://www.nature.com/articles/d41586-018-05695-9>
- Tomas, W. M., Andrade, M. H., Berlinck, C. N., Bolzan, F., Camilo, A. R. *et al.* 2024. Eight basic principles for the elaboration of public policies and development projects for the Pantanal. *Conservation Science and Practice*, e13207.
- Tomas, W. M., Berlinck, C. N., Chiaravalloti, R. M., Faggioni, G. P., Strüssmann, C. *et al.* 2021. Distance sampling surveys reveal 17 million vertebrates directly killed by the 2020's wildfires in the Pantanal, Brazil. *Scientific Reports*, 11(1):23547.
- Turchin, P. 1998. Quantitative Analysis of Movement. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.
- Vickers, M., Manicom, C. y Schwarzkopf, L. 2011. Extending the cost-benefit model of thermoregulation: high-temperature environments. *The American Naturalist*, 177(4):452-461.
- Williams, H. J., Taylor, L. A., Benhamou, S., Bijleveld, A. I., Clay, T. A. *et al.* 2020. Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *Journal of Animal Ecology*, 89(1):186-206.