

EVOLUCIÓN DEL COMPORTAMIENTO

J.J.Presa

Cualquier comportamiento en una especie, que posea una base heredable, está sujeto a la evolución, de la misma manera que cualquier estructura morfológica, fisiológica, etc. de este animal. Al tratarse de un rasgo heredado, se asume que procede de la transformación de un comportamiento previamente existente. Por tanto, sólo puede ser completamente entendido cuando se conoce la historia evolutiva del mismo. Dicha historia no es sino una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas del grupo animal al que pertenece la especie y, gracias a ella, es posible comparar los comportamientos, sus variantes y posibles transformaciones en cada una de las especies de ese linaje. Sólo así es posible realizar el estudio de la evolución de un comportamiento.

Sin embargo, al estudio de la evolución del comportamiento no se le ha prestado la atención necesaria por parte de los investigadores hasta tiempos muy recientes y, como consecuencia de ello, su valor como indicador de relaciones filogenéticas no ha sido considerado. Esto se ha debido a múltiples causas, unas de tipo metodológico y otras conceptuales.

Entre ellas cabe mencionar la dificultad para definir y medir los comportamientos. Por ejemplo, ante un comportamiento que presente los elementos A, B y C, existe la posibilidad de que éstos sean independientes entre sí, que sean (AB) y C o quizás (ABC). Esto tiene como consecuencia que cualquier interpretación, y su posterior utilización en un estudio filogenético, dependa ampliamente del observador. Relacionado con lo anterior, no se debe obviar la acusada escasez de datos disponibles sobre el comportamiento en numerosos grupos de. Si comparamos los datos etológicos con, por ejemplo, los datos morfológicos, de los que se dispone, sólo contando con los ejemplares depositados en colecciones científicas, podemos ver que la información morfológica potencial es enorme. Sin embargo, los datos sobre comportamiento depositados en videotecas o fonotecas son muy escasos y mucho más costosos de conseguir. Afortunadamente, estos problemas están desapareciendo con el desarrollo de la tecnología digital que facilita la recopilación de inventarios del comportamiento y el desarrollo de la sociedad de la información que facilita el acceso a esa información a los especialistas.

Otra causa es que la variabilidad observada en el comportamiento dentro de las especies, ha llevado a veces a la errónea idea de que el comportamiento es evolutivamente muy lábil, o incluso a considerarlo totalmente plástico en su origen. Por tanto, esto ha llevado a considerar que los cambios ocurren en el comportamiento tan rápidamente que no queda en ellos ningún rastro de su historia evolutiva. Que el comportamiento, por tanto presentaba un grado de homoplasia muy grande, lo que complicaba enormemente el reconocimiento de los comportamientos homólogos, base de los estudios evolutivos. También la casi inexistencia de restos fósiles del comportamiento complicaba más estos estudios.

Por todo esto, los datos etológicos han tenido un escaso papel en la reconstrucción filogenética basada en métodos modernos. Sin embargo, llama la

atención que en los primeros tiempos de los estudios del comportamiento Lorenz (1941) fuese pionero en esta disciplina y propusiese algunas hipótesis, sobre la evolución de las pautas de comportamiento de cortejo en varias especies de patos. Estos prolongados y extensos trabajos aunque realizados empleando una metodología ya superada en la actualidad, siguen siendo apreciados por su elegante factura y no han tenido, por desgracia, continuación posterior.

ACTUALIZACIÓN DE CONCEPTOS ETOLÓGICO CLÁSICOS

Lorenz (1937) consideraba que el comportamiento de los animales se presentaba formado por una intercalación de patrones de acción fija y patrones aprendidos. Para Lorenz, las pautas de comportamiento fijas eran tan reconocibles en los animales como sus ~~las~~ características morfológicas como, por ejemplo, la coloración de las alas de las mariposas.

Su constancia se debía a que eran innatos, invariables y, por tanto, marcados en los genes e imposibles de modificar por el ambiente y desencadenados por estímulos desencadenadores externos. Estos comportamientos eran denominados Patrones Fijos de Conducta. (PFC). Estos PFC, son por definición, estereotipados e innatos. Posteriormente Lorenz (1965) cambió la formulación del problema y arguyó que la información necesaria para que un comportamiento se adapte al ambiente de una especie puede venir de dos fuentes, los genes y de la interrelación con el ambiente. No obstante la idea del PFC permaneció en la etología.

Más adelante, los estudios realizados sobre este tipo de comportamientos nos han puesto de manifiesto que no son tan estereotipados, habiéndose observado variaciones en la duración, frecuencia, etc. dentro de las especies y que también, aunque sea sólo en parte, son sensibles al ambiente. No obstante, existen comportamientos que responden a los criterios de Lorenz principalmente en invertebrados y menos en vertebrados.

En relación el PFC se estableció el término y concepto de **Mecanismo Desencadenador Innato (MDI)**. Este concepto se propuso al observar que los animales, ante un estímulo particular, al que se le denominaba **Estímulo Clave**, siempre respondían con un comportamiento adecuado al mismo. Esta conexión se debía establecer en algún lugar del sistema nervioso que actuaba a modo de cerradura que sólo se abría con una llave adecuada para hacer algo en particular. Por ejemplo, la aparición del depredador activaba la huida, la hembra el cortejo, etc.

Esta idea de la existencia de una caja negra o una cerradura, está hoy en día totalmente superada, en particular debido al desarrollo de las ideas de la motivación y la toma de decisiones en los animales, que muestran cómo las respuestas de los animales no son automáticas sino que, en general, dependen de las circunstancias en que se desenvuelve la vida del animal. Un modelo actualizado de estos cambios lo encontramos en los sistemas de comportamiento de Hogan (1988).

Sin embargo, encontramos comportamientos que responderían a esta idea de estímulo-respuesta como por ejemplo, la caza de las larvas de libélulas, donde la

presencia de la presa dispara las mandíbulas tan rápidamente que no da tiempo a la retroalimentación y aunque la presa se mueva no da tiempo a corregir el ataque.

Las ideas de Lorenz sobre la invariabilidad del comportamiento fueron combatidas en particular por Lerhman (1953) que establecía la duda de la existencia de comportamientos innatos, considerando que todos los comportamientos tenían una fase de aprendizaje. Consideraba que incluso comportamientos que aparecen totalmente formados en los animales eran consecuencia de una experiencia previa. Así consideraba que el comportamiento de picoteo de los pollos de muchas aves se debía a que dentro del huevo la cabeza del pollo se situaba sobre su corazón que con su movimiento rítmico “ensañaba” al pollito el picoteo.

Este enfrentamiento entre lo innato y lo adquirido se ha mantenido a lo largo del estudio del comportamiento y hoy día podemos considerar la existencia de una corriente, prácticamente aceptada por todos los estudiosos del comportamiento, que considera que existe una interacción entre los factores innatos y los ambientales. Existen estudios que demuestran que los animales no pueden aprender todo, sino que muy al contrario, lo que los animales aprenden es debido a una propensión inherente para aprender ese objetivo. Garcia et al, (1968) demostraron que, si bien las ratas pueden aprender a relacionar el sabor del alimento con enfermedades, o el tamaño de las bolas de comida con descargas, no pueden relacionar el sabor con las descargas o el tamaño con la enfermedad. Si no que muy al contrario lo que los animales aprenden es debido a una propensión inherente para aprender ese objetivo.

Por otro lado, estudios sobre la ontogenia del comportamiento nos muestran que lo innato no puede siempre separarse de lo aprendido y que están en continua interacción. Por lo tanto los comportamientos innatos no son impermeables a la experiencia. Como señalan Hogan y Bolhuis (2009), incluso los patrones de comportamiento que deben su adaptación a la información genética requieren interacción con el ambiente para desarrollarse en el individuo.

Homologías y analogías conductuales

Cuando se estudia la evolución de cualquier característica en un grupo animal, como ya hemos indicado anteriormente, resulta fundamental establecer una hipótesis sobre si las características que se estudian y comparan son homólogas o análogas.

Como se ha indicado más arriba, dos conductas serán homólogas cuando provienen, por herencia, de un ancestro común. Analogías son semejanzas que evolucionan en varias especies independientemente de su parentesco. Debe recordarse aquí que no existe forma alguna de identificar dos caracteres como homólogos o análogos (homoplásticos) antes de realizar la reconstrucción filogenética de un grupo. Por lo que la hipótesis inicial sobre la homología (relación de parentesco) de dos caracteres es una hipótesis de trabajo.

Cuando estudiamos la evolución del comportamiento nos encontramos con un problema añadido: la existencia de otra base común de información además de los genes, la memoria. Por ejemplo, consideremos una especie que presenta un comportamiento,

como sujetar a la hembra para la cópula. Este comportamiento puede aparecer en el animal de modo “innato”, sin ningún tipo de relación con el ambiente o puede aprenderse. Este comportamiento sería homólogo al que presentan sus congéneres tanto si posee una base hereditaria de tipo genético como si ésta es ambiental, al haberse aprendido de padres o hermanos. Por último, este comportamiento lo puede obtener el animal por sí mismo al interrelacionarse con el ambiente en cuyo caso, de aparecer en diversos individuos, podría considerarse como análogo. Este fenómeno lo debemos tener en cuenta cuando comparamos el comportamiento de dos especies. Las semejanzas en el comportamiento entre ellas se puede deber a que tengan un ancestro común, lo haya aprendido una de otra, o la han desarrollado como adaptación al medio por convergencia evolutiva. Se corresponderían en el primer caso a comportamientos homólogos pues son heredados de los ancestros, en el segundo caso serían las denominadas homologías tradicionales pues los comportamientos son el mismo pero se han transmitido por tradición y en el tercer caso tendríamos las analogías.

Esto implica una mayor dificultad en la determinación de las homologías, pues debemos considerar la posibilidad de que estemos estableciendo una homología entre dos señales y sin embargo no se corresponda con una relación de parentesco entre sus portadores. En este caso sólo serían importantes para el conocimiento de la evolución aquellas homologías que sean innatas y se hayan transmitido por los genes.

Para proponer la posible relación de ascendencia común de dos caracteres etológicos, es decir su posible homología, se pueden utilizar los mismos criterios que se emplean en el estudio de los rasgos morfológicos. Estos son los denominados **criterios de homología**. De ellos, los más conocidos y empleados son los criterios de Remane (1952), a saber, los criterios de posición, cualidad especial y conexión por intermediarios.

El criterio de cualidad especial es el de mayor utilidad en etología de los considerados por Remane siendo, a su vez, el más difícil de aplicar. Si los movimientos complejos de varias especies toman la misma forma en el mismo contexto y parecen ser innatos, se pueden considerar como homólogos. Ejemplo clásico de la aplicación de este criterio se encuentran en el estudio del comportamiento de cortejo de aves como los manequines (Prum, 1990).

El criterio de posición consiste en considerar homólogos comportamientos que ocupan la misma posición relativa en una misma secuencia de comportamiento en varias especies. Buen ejemplo de ello es el movimiento ondulante de la cola de dos especies de *Tilapia* que, aunque aparecen como diferentes, se asume que son homólogos porque ocurren exactamente en el mismo lugar de la ceremonia de cortejo. Timbergen (1951) lo utilizó en la ceremonia de saludo de las gaviotas. Éste es un criterio de poco peso, y suele ser utilizado junto con otros.

El criterio de conexión a través de formas intermedias es el más utilizado por los etólogos para establecer un proceso evolutivo que se desarrolla entre dos extremos. Es posible que modelos de comportamiento que no son muy similares (o parecidos)

entre dos especies puedan ser homólogos si encontramos una serie de comportamientos de transición entre ambos cuando se estudian especies relacionadas con éstas. Un ejemplo clásico es el cortejo de Gallináceas. Las transiciones pueden ocurrir tanto en las formas adultas como en la ontogenia de las especies consideradas.

Estos criterios han sido discutidos, modificados y ampliados a lo largo del tiempo por diferentes autores y, así mismo, se han establecido otros nuevos con objeto de solucionar el problema del establecimiento de homologías de una manera más satisfactoria. Entre ellos destaca el **criterio de la congruencia**.

Con el desarrollo de la biología molecular y la elaboración cada vez más completa de árboles filogenéticos que ilustran las relaciones entre las especies, ha sido propuesto el **Criterio de la congruencia con otros datos**, desarrollado al hilo del pensamiento cladista. Dicho criterio, considera que, independientemente de si unos caracteres son morfológicos, genéticos o de comportamiento, son caracteres homólogos aquellos que son concordantes en un análisis filogenético mientras que son homoplásicos aquellos que no pueden conformar un modelo consistente.

Sin lugar a dudas, la codificación de los caracteres es, con mucho, el paso más difícil en este proceso, pues requiere muchos pasos previos. En opinión de Wenzel (1992), la congruencia con otros datos debe ser considerada el último criterio de homología, y todos los demás son simples herramientas para llegar a este punto. En opinión de este mismo autor los etólogos utilizan inconscientemente todos los criterios cuando seleccionan los caracteres.

En resumen, no se puede determinar en principio si un comportamiento es o no un buen carácter filogenético; cualquier carácter observable y medible tiene potencial para serlo. Depende del tipo de organismo, el nivel taxonómico y el tipo de comportamiento que utilicemos si un carácter comportamental es apropiado para un estudio en particular.

Estudios recientes como el de Queiroz y Wimberg (1993) demuestran que la consistencia de los caracteres morfológicos y de los de comportamiento no presentan diferencias significativas y que no hay razón para discriminar estos últimos como utilizables en estudios filogenéticos. También ha quedado establecida que las homoplasias aparecen en casi igual frecuencia en los caracteres morfológicos, como en los genéticos y de comportamiento (Rendall y Fiori, 2007).

Mayr y Ashlock (1991) indicaron que los caracteres del comportamiento son a menudo claramente superiores a los caracteres morfológicos en el estudio de especies relacionadas estrechamente, particularmente las especies hermanas, porque las características del comportamiento son los mecanismos de aislamiento más importante.

Esta idea ha sido discutida por distintos autores, así Queiroz y Winberger (1993) consideran que no hay diferencia en cuanto a si el comportamiento es más o menos homoplásico cuando consideramos caracteres a nivel de especies o a nivel de taxonómico superior, lo que hay es mucha menos estudios y por tanto información cuando queremos establecer relaciones filogenéticas a un nivel alto de filogenia. En este mismo sentido Randall y Di Fiore, (2007) consideran que en general, el comportamiento parece ser una característica valioso, capaz de mostrar variaciones filogenéticas en todos los niveles taxonómicos.

Toda la información de que disponemos actualmente apunta en el sentido de que los datos que nos puede proporcionar el comportamiento a escala filogenética son tan válidos como los que aportan la morfología, la biología molecular o cualquier otra característica, en concordancia con lo expresado ya hace más de 50 años por Tinbergen (1959).

ENFOQUE DEL ESTUDIO DE LA FILOGENIA

Desde el punto de vista metodológico la investigación de la evolución del comportamiento es bastante difícil pues, como ya se ha indicado, uno de las más importantes fuentes de información, los fósiles, es prácticamente “desconocidos”. Sin embargo, con los nuevos conocimientos que se van teniendo de los fósiles, esta información va siendo cada vez mayor Plotnick (2012) y mejor interpretada (Benton, 2010). Valga como ejemplo el comportamiento de cuidado de la descendencia o la caza en grupo por parte de los Reptiles fósiles. En Alcock (1993) podemos encontrar dos buenos ejemplos de este método de estudio, sobre el origen del vuelo en las aves y del bipedalismo en humanos.

Por tanto, la base principal para el estudio de la evolución del comportamiento está en el estudio de las especies vivas.

Hay dos métodos para estudiar la evolución del comportamiento en las especies vivas, el primero consiste en observar en la ontogenia del comportamiento y la segunda consiste en la comparación de especies estrechamente relacionadas.

El primero de ellos consiste en encontrar en el comportamiento de los jóvenes características que no aparecen en los adultos pero que pueden considerarse propias de la especie ancestral. Por ejemplo aves que cuando son jóvenes se desplazan saltando sobre sus patas cuando son adultas se desplazan moviendo alternativamente sus patas, nos puede indicar que el ancestro de estas aves era arborícola, y se desplazaba saltando de rama en rama.

En algunos casos estos rudimentos del comportamiento pueden aparecer también en los adultos. Como por ejemplo la presencia en el cortejo de los Piqueros de Patas Azules (*Sula nebouxi*) de comportamientos de aportar material para el nido, cuando estos animales en la actualidad no construyen tales estructuras. Esto apuntaría en la dirección de que sus ancestros eran aves que construían nidos.

La comparación de especies se realiza comparando los inventarios de comportamiento de especies relacionadas. Esta comparación se puede hacer con cuatro enfoques diferentes, pero que están relacionados entre ellos de tal modo que, si es posible, deben ser aplicados conjuntamente.

Son, **enfoque histórico, enfoque funcional, enfoque correlacional y enfoque predictivo.**

Enfoque histórico.- Consideremos un comportamiento que aparece en una especie de insecto, por ejemplo la producción de sonido frotando las patas posteriores contra las alas que aparece en saltamontes. ¿Cómo podemos determinar la secuencia histórica que ha desarrollado tal comportamiento en estos insectos? Podemos intentarlo comparando los comportamientos de las especies actuales de saltamontes. Debemos

considerar, en primer lugar, que los comportamientos presentes en la mayoría de las especies son, probablemente, heredados de un ancestro común y que los que aparecen en un número limitado de especies han sido adquiridos recientemente. Por otro lado, también debemos considerar que los comportamientos sencillos son los antiguos y los más complejos los modernos. Un ejemplo clásico de la aplicación de este método es el de la evolución del comportamiento alimentario de los pinzones de las Galápagos.

Enfoque funcional.- Lo que hace es intentar valorar el significado adaptativo de los comportamientos observados en los animales. Su máxima es que si un comportamiento está muy generalizado en un grupo esto se debe sin duda a que hay importantes presiones selectivas que lo determinan. En los Oedipodinos, grupo de ortópteros que son homocromos con el sustrato donde viven, es característico el abrir y cerrar rápidamente las alas, las cuales están coloreadas, cuando están parados en el suelo o justo después de aterrizar. Este comportamiento produce como un destello que llama la atención. Este comportamiento es muy raro en otros grupos de saltamontes. Parece claro que este mecanismo se ha desarrollado para hacerles más visibles para sus congéneres con objeto de encontrarse para la reproducción. El estudio sobre la limpieza del nido por la gaviota *Larus ridibundus* realizado por Tinbergen (1963) es un ejemplo clásico de este fenómeno.

Enfoque correlacional.- Consiste en comparar distintas especies para observar si las diferencias que encontramos en el comportamiento están correlacionadas con su ecología. Siguiendo con el comportamiento de insectos, podríamos observar si los tipos de canto que presentan las especies que viven en prados son más o menos semejantes (secuencias únicas largas y constantes) y las que viven en matorrales son de otro tipo (varias secuencias cortas y repetidas rápidamente). Estas diferencias podrían estar relacionadas con las diferencias en las características del medio y los problemas que plantea en la **fonotaxis** de las hembras. Conocidos de todos son los estudios sobre marmotas de Barash (1974) o sobre tejedores de Crook (1964).

Enfoque predictivo.- Este enfoque es relativamente reciente y se plantea una visión de los comportamientos desde la perspectiva de los costos y beneficios. Los animales están diseñados por la selección natural para obtener los mayores beneficios con objeto de transmitir la mayor cantidad de genes a la siguiente generación. Por tanto optimizarán al máximo su comportamiento. Esto permite al etólogo plantear una serie de predicciones cuantitativas de cómo el comportamiento de una especie se debe manifestar para obtener el máximo beneficio. Entre los ejemplos que ilustran este fenómeno están los de alimentación de cuervos de Zach (1979), que predicen el tamaño del bivalvo del que se alimentan y la altura desde donde lo sueltan para romperlo o los de Barash (1976) sobre el comportamiento de los machos frente al adulterio en *Sialia currucoides*, donde indica la incidencia entre el periodo fértil de la hembra y la vigilancia del macho.

Estos mecanismos nos llevan a plantear la idea de que el comportamiento aporta la base sobre los que la evolución actuará y modificará las especies para su diversificación. Como señaló Mayr (1963), “el comportamiento puede como otra característica de un organismo evolucionar y, además, también puede causar la evolución”

Objetivos.

5. Que el alumno aprenda que el comportamiento como cualquier otra característica de los animales está sometido a las leyes de la evolución. Y que por tanto los comportamientos van cambiando por selección natural..

Resumen

10) Los caracteres del comportamiento tienen dos fuentes distintas de almacenamiento, los genes y la memoria. Esto hace que tengamos que diferenciar dos tipos de homologías. Las homologías filéticas debidas a compartir información almacenada en los genes y las homologías tradicionales que se deben a que se han transmitido de unos a otros a través de la memoria.

11) Los comportamientos tienen el mismo valor que cualquier otra característica animal para establecer relaciones de parentesco en los animales.

Bibliografía.

Alcock, J. (1993). *Animal Behavior: An Evolutionary approach*. Sunderland: Sinauer Associates.

Arias de Reyna, L.M. (1994). Filogenia del Comportamiento. In. ed. J. Carranza. *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Pp.139-151. Cáceres. Servicio de Publicaciones. Universidad de Extremadura.

Barash, D.P. (1974). The evolution of the marmot societies: a general theory. *Science* 185: 415-420.

Barash, D.P. (1976). The male response to apparent female adultery in the mountain bluebird, *Sialia currucoides*: An evolutionary interpretation. *American Naturalist*. 110: 1097-1101.

Benton, M.J. (2010). Studying Function and Behavior in the Fossil Record. *PloS Biol* 8 (3): e1000321.doi:10.1371/journal.pbio.1000321.

Bolhuis, J.J., Verhulst, S. (2009). *Tinbergen's Legacy. Function and Mechanism in Behavioral Biology*. Cambridge. Cambridge University Press.

Crook, J.H. (1964). The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae) *Behaviour Supplement*. 10: 1-178.

García, J., McGowan, B.K., Ervin, F.R., Koelling, R.A. (1968). Cues: their relative effectiveness as a function of the reinforcer. *Science* 160:794-795.

Hogan, J.A. (1988). Cause and function in the development of behaviour systems. In. *Handbook of Behavioral Neurology*, Vol.9, ed. E.M. Blass. Ney York: Plenum Press.pp.63-106.

Hogan, J.A., Bolhuis. J.J. (2009). The development of behaviour: trend since Tinbergen (1963). In *Tinbergen's Legacy. Function and Mechanism in Behavioral Biology*. Ed JJ. Bolhuis y S. Verhulst. Cambridge. Cambridge University Press.

Lerhman, D.S. (1953). A critique of K. Lorenz's theory of instinctive behavior. *Quarterly. Review. Biology*. 28: 337-363

Lorenz, K. (1937). The stablishment of the instinct concept,. In *Studies in Animal and Human Behavior*. Vol.1. 1970. London: Methuen pp. 259-315

- Lorenz, K. (1941). Comparative studies of the motor patterns of the Anatinae. In *Studies in Animal and Human Behaviour*. Vol.2. 1971. London: Methuen. pp14-18; 106-114.
- Lorenz, K.Z. (1965). *Evolution and Modification of Behavior*. Chicago: University of Chicago Press.
- Mayr, E. (1967). *Animal species and Evolution*. Cambridge : Belknap Press.
- Mayr, E., Ashlock, P.D. (1991). *Principles of Systematic Zoology. Second. ed.* New York. McGraw Hill.
- Peláez del Hierro, F., Gil Burmann, C., Sánchez Rodríguez, S (2002). *Introducción a la etología. El estudio comparado del comportamiento animal*. Madrid: Biblioteca Nueva.
- Prum, R. (1990). Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the Neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Ethology*. 84: 202-231.
- Queiroz, A.de., Wimberger, P.H. (1993). The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution*. 47(1):46-60
- Remane, A. (1952). *Die Grundlagen des Natürlichen System der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetk*. Leipzig : Geest und Portig K.G.
- Rendall, D., Di Fiore, A. (2007). Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution. *Journal of human Evolution*. 52:504-521
- Slater, P.J.B. (2000). *El Comportamiento animal*. Madrid: Cambridge University Press.
- Timbergen, N. (1959). Comparative study of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour* 15: 1-70
- Timbergen, N. (1963). The shell menace. *Natural History*. 72:28-35
- Wenzel, J.W (1992). Behavioral homology and phylogeny. *Annual. Review. Ecology. Systematics*. 23: 361-381
- Zach, R. (1979). Shell dropping: decision making and optimal foraging in Northwestern crows. *Behaviour* 68: 106-117.