



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**“Una aproximación novedosa para poner a prueba
la Hipótesis del Cerebro Social en aves”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

Pablo Lavaniegos Puebla

**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Alejandro González Voyer**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2019





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno

Lavaniegos

Puebla

Pablo

2. Datos del tutor

González

Voyer

Alejandro Emmanuel

3. Datos del sinodal 1

Torres

Avilés

Laura Roxana

4. Datos del sinodal 2

Cordero

Macedo

Carlos Rafael

5. Datos del sinodal 3

García

Trejo

Erick Alejandro

6. Datos del sinodal 4

González

Santoyo

Isaac

7. Datos del trabajo escrito

“Una aproximación novedosa para poner a prueba la Hipótesis del Cerebro Social en aves”

43 pp

2019

AGRADECIMIENTOS

Agradezco mucho a mi tutor, Alejandro González Voyer, por todo su apoyo y paciencia a lo largo de la realización de este trabajo. Gracias a él he aprendido mucho, no solamente con respecto a mi formación académica, sino también respecto a la calidad humana que debe tener un científico.

Agradezco a mis sinodales Roxana Torres, Erick Trejo, Carlos Cordero e Isaac Santoyo, por haber dedicado su tiempo para leer mi trabajo y haberme proporcionado sus valiosos comentarios. Sobre todo, les agradezco por brindarme su ayuda para realizar este trabajo.

Agradezco a mis compañeros del Laboratorio de Conducta Animal, por estar siempre dispuestos a ayudar y por hacer de cada comida un buen momento para reír (y chismear). Agradezco especialmente a mis “hermanos académicos” Dante, Verónica e Iker, quienes siempre están dispuestos a ayudar. Especialmente, quisiera agradecer a Dante, por su gran apoyo.

Agradezco mucho a mi familia, que siempre me ha apoyado sin importar lo que esté sucediendo. A mis padres, a mi hermana y a mis mascotas. Estoy seguro de que no pude haber tenido una familia más solidaria y amorosa. Los amo mucho a todos.

Agradezco a mis amigos de la carrera, Isaac, Pedro, Daniel, Tere, Laura, Carlos, Danny y todos los demás (perdón si no mencioné a algunos, pero a todos los quiero por igual). Agradezco las emotivas pláticas, celebraciones y vivencias que hemos tenido. Sin ustedes, estudiar una carrera no habría sido lo mismo.

Agradezco también a mis amigos en general. Especialmente, agradezco a Diego, Aarón, Fer, Rodrigo, Chepo, Sarita, Jero y Julián. Con ustedes he aprendido a crecer y estoy feliz de conservar su amistad a pesar del paso del tiempo.

ÍNDICE

RESUMEN.....	5
INTRODUCCIÓN.....	6
OBJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES.....	15
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	15
METODOLOGÍA.....	16
DESCRIPCIÓN DE VARIABLES.....	16
MASA CORPORAL Y MASA CEREBRAL.....	16
TIPO DE CUIDADO PARENTAL.....	17
FILOGENIA.....	18
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	19
MÍNIMOS CUADRADOS GENERALIZADOS FILOGENÉTICOS (PGLS).....	19
TASAS DE EVOLUCIÓN FENOTÍPICA.....	20
RESULTADOS.....	23
DATOS.....	23
PGLS.....	23
TASAS DE EVOLUCIÓN FENOTÍPICA.....	25
DISCUSIÓN.....	27
LA RELACIÓN ENTRE EL TIPO DE CUIDADO PARENTAL Y EL TAMAÑO DEL CEREBRO.....	27
LA HIPÓTESIS DEL CEREBRO SOCIAL.....	29
CONCLUSIONES.....	32
REFERENCIAS.....	33
ANEXO.....	40

RESUMEN

Al comparar las diversas especies de vertebrados se observa una gran variación en el tamaño del cerebro, incluso después de considerar las diferencias en tamaño corporal. Grupos como los primates, los cetáceos y los córvidos presentan cerebros de tamaño mayor al esperado de acuerdo con su tamaño corporal, lo cual ha generado gran interés, ya que el cerebro es un órgano energéticamente costoso y se espera que dicho costo limite la evolución de cerebros grandes. Se han propuesto distintas hipótesis para explicar el aumento en el tamaño del cerebro partiendo de los costos y beneficios de este. Una de ellas es la hipótesis del cerebro social, la cual propone que los cerebros grandes se originaron como una respuesta a la gran demanda cognitiva de vivir en un grupo social estable. Dicha demanda cognitiva, derivada de la complejidad de interacciones sociales, selecciona por cerebros grandes que confieren mayor flexibilidad conductual, permitiendo lidiar con las demandas de la vida social. La hipótesis surgió inicialmente para explicar los grandes cerebros de los primates, aunque posteriormente se ha adaptado a otros grupos, llegando a proponerse como una explicación general de la variación en el tamaño del cerebro en vertebrados. No obstante, los resultados de los estudios que la han puesto a prueba son mixtos, ya que las numerosas interacciones sociales que forman los primates son, en cambio, raras en la mayoría de los vertebrados, ocasionando problemas con la manera de medir la complejidad social. En aves se ha propuesto que la interacción social más compleja ocurre con la pareja reproductiva, por tanto, la formación de lazos de pareja estables y duraderos implica una mayor complejidad social que selecciona por cerebros de mayor tamaño. De acuerdo con lo anterior, deberíamos observar cerebros más grandes en aquellas especies que forman lazos de pareja estables.

En el presente trabajo probé los supuestos de la hipótesis del cerebro social en aves considerando al tipo de cuidado parental como sucedáneo de la estabilidad del lazo de pareja, y evaluando el efecto de este sobre el tamaño del cerebro. En una muestra de 1,750 especies, realicé análisis de mínimos cuadrados filogenéticos (PGLS, por sus siglas en inglés) para determinar si el tipo de cuidado parental explica las diferencias en el tamaño del cerebro relativo al tamaño corporal; dicho análisis permite controlar por las relaciones filogenéticas, ya que las especies no representan datos independientes debido a su historia evolutiva compartida. Asimismo, estimé modelos de tasas de evolución fenotípica para evaluar el efecto del tipo de cuidado parental sobre la tasa de evolución del tamaño del cerebro a lo largo de la filogenia, así como su efecto sobre el tamaño corporal. Estimar por separado las tasas de evolución de ambos rasgos me permitió evaluar cuál fue la vía evolutiva que originó los cerebros de mayor tamaño relativo al cuerpo, ya que estos pudieron surgir por un aumento en la talla cerebral con respecto al cuerpo, o por una disminución de la talla corporal con respecto al cerebro. Los resultados de este trabajo muestran que el tipo de cuidado parental no afecta al tamaño del cerebro relativo al cuerpo, ni sobre la tasa de evolución del cerebro o el tamaño corporal. Estos resultados se suman a otros estudios que proveen evidencia en contra de la hipótesis del cerebro social en aves, e indican la necesidad de desarrollar hipótesis alternativas que permitan explicar las diferencias en tamaño del cerebro a través de los vertebrados.

INTRODUCCIÓN

El tamaño del cerebro varía considerablemente entre diferentes especies de vertebrados (Jerison, 1973), hecho que ha causado gran interés en biología evolutiva, pues es el órgano que efectúa todos los procesos cognitivos, teniendo así un papel crucial en la conducta. Debido a lo anterior, se espera observar que el tamaño del cerebro de cada especie se relacione con sus habilidades cognitivas (Striedter, 2005). La talla cerebral escala proporcionalmente al tamaño del cuerpo, sin embargo, observamos variación en el tamaño del cerebro entre especies del mismo tamaño corporal, por ende, hay un interés por entender los factores que influyen en la evolución del tamaño del cerebro relativo al cuerpo —de ahora en adelante, al mencionar el tamaño del cerebro, siempre será relativo al tamaño corporal—. Algunos de los grupos de vertebrados que poseen cerebros más grandes de lo que se esperaría dado su tamaño corporal son los primates, los cetáceos, los perisodáctilos y algunas aves (Shultz y Dunbar, 2010a). Quizá, el ejemplo más extremo es el ser humano, que tiene un cerebro, aproximadamente, 4.6 veces más grande que el de un mamífero del mismo tamaño corporal (Aiello y Wheeler, 1995). Algunos grupos de aves también tienen cerebros de gran tamaño, entre los que se encuentran los pericos (Psittaciformes), los búhos y lechuzas (Strigiformes), los pájaros carpinteros (Picidae), los cálaos (Bucerotinae) y los passeriformes, especialmente los córvidos (Corvidae) (Striedter, 2004; Isler y van Schaik, 2006b). Dicha variación ha llevado a buscar las características conductuales, fisiológicas y ecológicas compartidas por estos grupos con la finalidad de entender las causas que la originaron. Actualmente, la variación en el tamaño del cerebro está ampliamente documentada en diversos grupos de vertebrados, hecho que, aunado a la disponibilidad de métodos comparativos que incorporan las relaciones filogenéticas, han permitido poner a prueba hipótesis sobre la evolución del tamaño cerebral partiendo de los factores que explican dicha variación (Isler y van Schaik, 2006b, 2009; Tsuboi *et al*, 2014; Aiello y Wheeler, 1995; González-Lagos *et al*, 2010; Minias y Podlaszczuk, 2017; Sol *et al*, 2007; González-Voyer *et al*, 2016; Kverková *et al*, 2017; Fox *et al*, 2017; Shultz y Dunbar, 2006, 2010a, 2010b ; West, 2014; Beauchamp y Fernández-Juricic, 2004; Finarelli y Flynn, 2009).

Un factor que podría explicar la variación observada en el tamaño del cerebro es la cantidad de energía destinada para su desarrollo y funcionamiento, ya que esta impone fuertes constricciones en su evolución (Isler y van Schaik, 2009). Un cerebro de mayor tamaño implica

requerimientos químicos y termorregulatorios específicos para su mantenimiento, los cuales provienen de factores como el bombeo de iones para mantener los potenciales de membrana, la síntesis de neurotransmisores y el suministro de glucosa y oxígeno como fuente de energía (Aiello y Wheeler, 1995). La tasa de consumo energético del tejido cerebral es constante, a diferencia de otros órganos que disminuyen su consumo en estado de reposo (Isler y van Schaik, 2009). Además de los costos metabólicos, un cerebro de mayor tamaño afecta algunos rasgos de la historia de vida, siendo que puede modificar la tasa de crecimiento y reproducción de un individuo, pues aumenta la inversión reproductiva porque los neonatos son más grandes, se reduce el tamaño de nidada o camada, se prolonga el tiempo de desarrollo y se retrasa la edad de primera reproducción (Barton y Capellini, 2011; Iwaniuk y Nelson, 2004; González-Voyer *et al*, 2016; Jiménez-Ortega, 2017).

Se han propuesto algunos mecanismos por los cuales las especies con cerebros grandes podrían cubrir los elevados costos energéticos de este órgano. La hipótesis del cerebro costoso, por ejemplo, afirma que dichos costos se pueden superar mediante un aumento en la cantidad total de energía destinada al mantenimiento del cerebro, así como, la reducción de energía destinada a otras actividades costosas, como el crecimiento, la reproducción, la locomoción o la digestión (Aiello y Wheeler, 1995). Estas disyuntivas energéticas pueden implicar el aumento de la talla cerebral a expensas de la disminución de la masa de algún tejido costoso, como los riñones, el hígado, el intestino o el corazón (Aiello y Wheeler, 1995). En aves, el vuelo implica un alto costo energético, por lo que representa un impedimento para el aumento en la talla cerebral en especies que realizan vuelos prolongados (Isler y van Schaik, 2006b); un ejemplo son las especies migratorias, que tienden a tener cerebros de menor tamaño que las especies no migratorias (Sol *et al*, 2010). Se ha planteado también que una alternativa para cubrir el gasto energético del cerebro es el aumento de la tasa metabólica basal (medida del gasto energético de un tejido en estado de reposo). La evidencia que apoya esta idea proviene de estudios sobre este rasgo en mamíferos, donde se observa una correlación entre el tamaño del cerebro y la tasa metabólica basal, controlando por el tamaño corporal (Isler y van Schaik, 2006a); sin embargo, no se encontró la misma correlación en aves (Isler y van Schaik, 2006b). Por otro lado, cambios en la dieta que incorporen alimentos de alto contenido energético podrían aliviar los costos del aumento en la masa cerebral (DeCasien *et al*, 2017). Por último, una mayor inversión parental en el crecimiento de las crías podría facilitar el desarrollo de un cerebro grande (Isler y van Schaik, 2009; Tsuboi *et al*, 2014). No obstante las diferentes maneras de cubrir los requerimientos energéticos del

cerebro, un estudio reciente ha demostrado que las especies de mamíferos con cerebros grandes tienen mayor vulnerabilidad a la extinción debido a los costos de una reproducción más lenta asociada a cerebros grandes (González-Voyer *et al*, 2016).

A pesar [PLP1] de la importancia de las constricciones energéticas, éstas, por sí solas, no son suficientes para explicar la evolución del tamaño del cerebro, ya que, para que haya un aumento evolutivo en el tamaño del cerebro, los beneficios de este deben superar a los costos de su desarrollo y mantenimiento (Sol, 2009b). Por ello, es necesario considerar en la ecuación los factores que favorecerían el aumento evolutivo de la talla cerebral. En este sentido, algunas hipótesis proponen que un cerebro más grande confiere beneficios cognitivos, tales como la flexibilidad conductual, la innovación en el comportamiento, el aprendizaje social, la resiliencia ante cambios en el medio y el éxito al invadir nuevos ambientes (Sol y Lefebvre, 2000; Sol *et al*, 2002, 2005a, 2005b; Shultz y Dunbar, 2006; Lefebvre *et al*, 1997, 2004; Lefebvre y Nicolakakis, 2000; Reader y Laland, 2002). Una de éstas es la hipótesis del *buffer* cognitivo, la cual propone que un cerebro más grande provee la capacidad de lidiar con las adversidades del hábitat mediante la construcción de respuestas conductuales adaptativas, reduciendo así la mortalidad extrínseca y aumentando la longevidad total (Sol, 2008, 2009a). En apoyo a dicha hipótesis se ha documentado, tanto en aves como en mamíferos, que las especies con cerebros grandes tienden a ser más longevas que aquellas con cerebros pequeños (González-Lagos *et al*, 2010; Minias y Podlasczuk, 2010; Jiménez-Ortega, 2017) [AGV2], además, especies de aves con cerebros más grandes tienen menores tasas de mortalidad (Sayol *et al*, 2016; Sol *et al*, 2006; Jiménez-Ortega, 2017).

Además del posible beneficio de una longevidad prolongada, [AGV3] se ha encontrado que algunas de las especies con cerebros grandes son capaces de extraer alimentos cuya distribución es heterogénea, o de difícil acceso —como raíces, frutos, granos e insectos enterrados—, sugiriendo que, al seguir estrategias de forrajeo más complejas, forman mapas mentales que requieren una mayor capacidad cognitiva, lo que favorecería un incremento en la talla cerebral (Clutton-Brock y Harvey, 1980; King, 1986). Por otro lado, algunos estudios plantean que los animales con cerebros grandes presentan con más frecuencia innovaciones en el comportamiento. Se ha documentado, por ejemplo, que ciertas especies de aves con cerebros grandes, tales como los córvidos y psitácidos, son capaces de utilizar e incluso manufacturar herramientas (Lefebvre *et al*, 2002; Lambert *et al*, 2015; Auersperg *et al*, 2011, 2012; Hunt, 1996). Asimismo, un estudio

realizado en el orden Carnivora demostró experimentalmente que las especies con cerebros grandes son más hábiles para resolver problemas, demostrando así una mayor flexibilidad conductual (Benson-Amram *et al*, 2016).

Otra de [PLP4] las hipótesis propuestas para explicar la variación observada en el tamaño del cerebro es la hipótesis del cerebro social (Dunbar, 1998; Dunbar y Schultz, 2007), la cual, más allá de describir los beneficios de tener un cerebro de mayor tamaño, propone un escenario evolutivo que favorecería el aumento del tamaño del cerebro. De acuerdo con esta, la complejidad de interacciones dentro de un grupo de individuos impone una demanda cognitiva que favorece la evolución de cerebros más grandes (Dunbar, 1998). Dicha demanda cognitiva puede deberse a factores como el reconocimiento e interpretación de señales visuales para identificar a otros individuos y su comportamiento, limitaciones de la memoria para reconocer rostros, la habilidad de recordar quién se relaciona con quién dentro del grupo, además de manipular esta información, así como la capacidad de procesar información con respecto al estado emocional de otros individuos (Dunbar, 1998).

El desarrollo [PLP5] histórico de la hipótesis del cerebro social comienza a partir de la observación de la conducta de los primates, cuyas interacciones sociales son complejas y muchas veces implican tácticas de manipulación, engaño y/o cooperación (Adolphs, 2009; Whiten y Byrne, 1988; Dunbar, 1998). Este hecho llevó a pensar que el complejo entorno social en el que viven debió haber impuesto una fuerte presión selectiva para el desarrollo de su capacidad cognitiva (Humphrey, 1976). Así, en 1988 se propuso la hipótesis de la inteligencia maquiavélica (Byrne y Whiten, 1988), misma que afirma que la capacidad cognitiva de los primates se vincula con su compleja vida social y los problemas que esta representa (Byrne y Whiten, 1988). El término “maquiavélico” hacía referencia a la capacidad de manipulación conductual de los miembros de un mismo grupo social que presentan algunos primates, por lo que la hipótesis adquirió una connotación negativa (Byrne y Whiten, 1997). Se propuso renombrarla y llamarla hipótesis del cerebro social, con la finalidad de tomar en cuenta dicha capacidad de cooperación, así como de manipulación.

Aunque la [PLP6] hipótesis del cerebro social surgió para explicar la evolución del cerebro en primates, posteriormente se propuso como una explicación general de la evolución del cerebro en vertebrados (Dunbar y Shultz, 2007), poniéndose a prueba en grupos como los cetáceos, carnívoros, murciélagos, insectívoros, ungulados, cíclidos y algunas especies de aves, obteniendo

resultados mixtos (Kverková *et al*, 2018; Beauchamp y Fernández-Juricic, 2004; Pérez-Barbería, 2005; Fox *et al*, 2017; Pitnik *et al*, 2006 Dunbar y Shultz, 2007, Shultz y Dunbar, 2010b). En varios estudios que ponen a prueba la hipótesis se han encontrado correlaciones entre el tamaño del cerebro y algunos sucedáneos del comportamiento social, como el tamaño del grupo, la estructura social y el sistema de apareamiento (Dunbar, 1998; Dunbar y Shultz, 2007; Shultz y Dunbar, 2006, 2010a, 2010b; Boucherie *et al*, 2018; Fox *et al*, 2017; West, 2014). No obstante, también se han encontrado resultados que no apoyan esta hipótesis, además de que se han generado críticas respecto a la manera de medir la complejidad social y el tamaño cerebral (Bergman y Beehner, 2015; Kverková *et al*, 2018; Healy y Rowe, 2007; Finarelli y Flynn, 2009).

Según mi punto de vista, la controversia relacionada con la hipótesis del cerebro social puede deberse a las diferencias en la conducta social de los primates y los demás vertebrados. En [AGV7] primates [PLP8], las interacciones sociales dentro de un grupo ocurren entre casi todos sus miembros, y un grupo más grande implica un mayor número de interacciones (Dunbar *et al*, 2007). Aunado a lo anterior, se observa que las especies de primates con cerebros más grandes forman grupos de mayor número de individuos, lo cual ha sido la principal evidencia de la hipótesis del cerebro social en estos (Dunbar, 1998). Contrario a lo que se observa en primates, estudios realizados en artiodáctilos, carnívoros (Shultz y Dunbar, 2007) y algunas especies de aves (Beauchamp y Fernández-Juricic, 2004), muestran que no existe una correlación entre el tamaño del cerebro y el tamaño del grupo, a pesar de que muchas especies pertenecientes a estas taxa son gregarias. Lo anterior se debe a que el comportamiento social en estas dista mucho de ser igual al de los primates, ya que, por lo general, forman relaciones diferenciadas sólo con un número reducido de individuos (ej. la pareja reproductiva, las crías, parientes cercanos o compañeros de nido), mientras que el resto del grupo se trata sin distinción (Bergman y Beehner, 2015). Lo anterior queda más claro si pensamos en una parvada o un cardumen, donde la interacción entre los individuos es casi nula y el tamaño del grupo tiende a ser muy variable; estos grupos son anónimos, ya que los individuos no forman lazos con otros miembros del grupo, ni modifican su comportamiento respecto a otros individuos, sino que siguen reglas simples de comportamiento con relación a sus vecinos (Reynolds, 1987), lo cual hace que el tamaño del grupo sea un mal sucedáneo de la complejidad social (Shultz y Dunbar, 2007).

Debido a que [PLP9] el tamaño del grupo es un mal sucedáneo de la complejidad social en vertebrados no primates (Shultz y Dunbar, 2007), y que el propósito es proponer una hipótesis que

se aplique de manera general a todos los vertebrados, para probar los supuestos de la hipótesis del cerebro social en estos se ha propuesto cuantificar la complejidad social con base en la cualidad de las interacciones sociales, en lugar de la cantidad de interacciones que un individuo forma (Shultz y Dunbar, 2007). La interacción social más estrecha en estos grupos suele ser con la pareja reproductiva, por ello, se ha planteado que el lazo de pareja es un factor clave en la evolución del cerebro en vertebrados (Shultz y Dunbar, 2007), siendo los primates un caso particular en el cual los lazos se forman también con otros individuos del grupo, a lo cual Dunbar (2009) argumenta que *“algo pasó en la evolución temprana de los primates que cambió el proceso del cerebro social de un modo cualitativo a uno cuantitativo (...). Lo que este cambio de fase parece haber involucrado es una generalización del lazo de pareja reproductiva con otros miembros del grupo (...) produciendo una serie de ‘lazos de pareja’ intensos con varios individuos (en efecto, ‘amigos’)”*. De acuerdo con esta idea, la formación de lazos de pareja fuertes y duraderos implica una demanda cognitiva, tanto por su formación (elección de pareja), como por su mantenimiento (coordinación en el comportamiento de la pareja) (Dunbar, 2009). Al elegir a su pareja, un individuo debe ser cuidadoso, ya que corre el riesgo de una inversión desproporcional en los costos reproductivos; esto implica que el individuo debe ser capaz de evaluar el comportamiento futuro de su pareja. Además, vivir en pareja implica que ambos individuos deben sincronizar su comportamiento en aras de cubrir los costos reproductivos de manera equitativa, anticipándose a la conducta de la pareja y coordinando el comportamiento de ambos (Dunbar, 2009).

Al considerar [PLP10] las modificaciones mencionadas anteriormente, el planteamiento de la hipótesis del cerebro social queda de la siguiente manera: la gran demanda cognitiva que implica la formación y mantenimiento de un lazo de pareja impone una presión selectiva que favorece el aumento de la talla cerebral (Dunbar, 2009). No obstante, es necesario considerar algunos aspectos metodológicos en aras de probar los supuestos de la hipótesis del cerebro social en aves. Uno de ellos es que cuantificar la demanda cognitiva derivada de los lazos de pareja puede ser complicado. Respecto a lo anterior, Dunbar (2009) advierte que *“...no tenemos una medida con la cual comparar la intensidad de los lazos, ya sea entre individuos de una misma especie o, peor aún, entre especies. Consecuentemente, no podemos evaluar tanto las demandas cognitivas como las implicaciones funcionales (en términos de adecuación) de lazos de diferente calidad”*. La duración del lazo de pareja se ha utilizado como un indicador de su fuerza y estabilidad (Shultz y Dunbar, 2010a), sin embargo, aún entre especies que permanecen con una misma pareja toda su vida, la cualidad del lazo puede ser muy variable (Emery *et al*, 2007), por lo que la duración del lazo de

pareja no necesariamente refleja su fuerza. Dado que no hay una medida que indique la fuerza del lazo de pareja, es necesario encontrar un sucedáneo que nos brinde dicha información. El lazo de pareja está relacionado con aspectos conductuales como el sistema de apareamiento y el cuidado parental. La mayoría de las aves que forman lazos de pareja tienen cuidado biparental (Owens, 2002).

En especies [PLP11] con cuidado biparental debe haber una negociación y sincronización en el comportamiento de los padres para la crianza, tareas que contribuyen a la fuerza y estabilidad del lazo de pareja. Aunque también hay especies con cuidado uniparental que forman lazos de pareja (Coddington y Cockburn, 1995; McKinney, 1986), la demanda cognitiva en estos casos sería menor, ya que no involucra la sincronización en el comportamiento de la pareja en beneficio de la crianza. Por lo tanto, el tipo de cuidado parental implica una dicotomía en el lazo de pareja: las especies con cuidado biparental forman lazos más fuertes, mientras que las especies con cuidado uniparental no forman lazos. Por lo que, de acuerdo con la hipótesis del cerebro social deberíamos observar cerebros más grandes en especies donde ambos padres cuidan a las crías, en comparación con aquellas cuyo cuidado es uniparental.

El cuidado parental [PLP12] en aves se divide en prenatal (ej. construcción del nido, protección e incubación de los huevos) y postnatal (ej. protección y alimentación de los polluelos) (Tullberg *et al*, 2002). Por lo general, la duración total del cuidado parental escala con el tamaño del cerebro, de modo que los cerebros grandes se asocian con tiempos de desarrollo prolongados (Iwaniuk y Nelson, 2003; Winkler, Leisler y Bernroider, 2004), y mayor inversión parental (Shultz y Dunbar, 2010b). Además, se ha sugerido que la repartición de los trabajos de crianza entre los padres podría aliviar los costos del desarrollo de un cerebro grande (Shultz y Dunbar, 2010b). De acuerdo con Cockburn (2006), de las 9,993 especies existentes, en la mayoría (81%) ambos padres se encargan del cuidado de las crías; en otras, el cuidado es realizado únicamente por uno de los padres, comúnmente la madre (8.2%) y, en menor medida, el padre (1%). Sólo una pequeña proporción de especies evitan la incubación de los huevos y el cuidado de los polluelos mediante el parasitismo de puesta o la incubación por calor geotérmico (1.8%) (Cockburn, 2006). Un rasgo peculiar en algunas aves es el cuidado cooperativo (9%), en el que participan otros individuos además de la pareja reproductiva, mismos que pueden ser hermanos de las crías o individuos externos, miembros de un grupo social en el que hay múltiples parejas reproductivas (Iwanuk y Arnold, 2004; Cockburn, 2006).

Otro de los [PLP13] aspectos que se deben considerar para probar los supuestos de esta hipótesis es que la variación observada en el tamaño del cerebro a lo largo de las especies puede verse afectada por cambios en el tamaño corporal, ya que dicho rasgo con frecuencia está sujeto a diferentes presiones de selección (Smaers *et al*, 2012; Font *et al*, 2019; Gonzalez-Voyer *et al*, 2009). En este sentido, podemos distinguir dos procesos evolutivos que podrían resultar en cerebros de mayor tamaño: la reducción del tamaño corporal sin un cambio proporcional en el tamaño del cerebro y, por otro lado, el aumento de la talla cerebral respecto a la talla corporal (Figura 1). De acuerdo con esta hipótesis, es necesario demostrar que las especies de aves con cerebros de mayor tamaño relativo al cuerpo estuvieron sujetas a una presión selectiva hacia cerebros más grandes ejercida por la complejidad social, independientemente de cambios en la talla corporal.

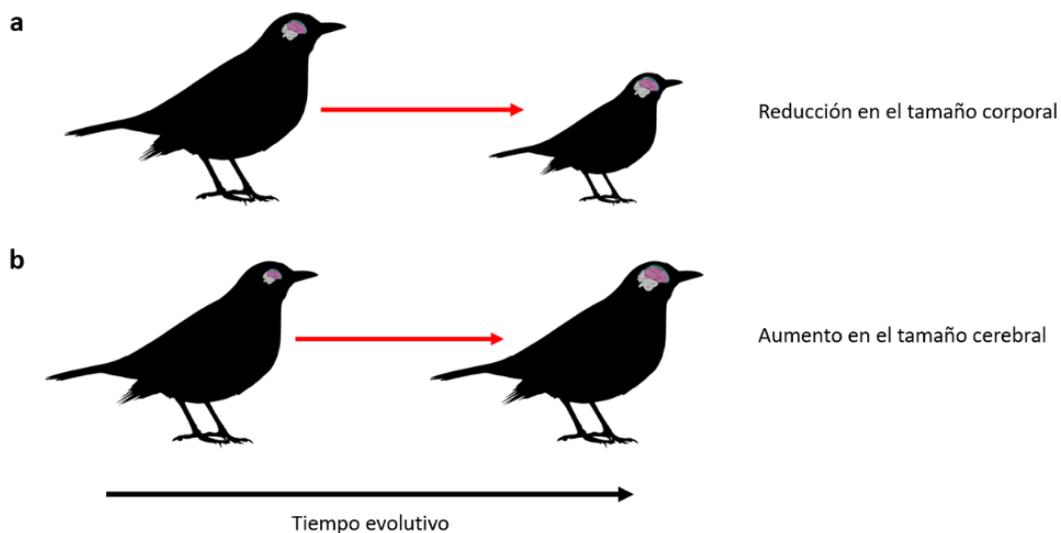


Figura 1. Dos vías evolutivas que resultan en cerebros grandes. (a) se reduce el tamaño corporal y el tamaño cerebral se mantiene constante (o se reduce a una tasa menor) a lo largo del tiempo evolutivo; (b) aumenta el tamaño cerebral y el tamaño corporal se mantiene constante.

Por lo general [PLP14], los estudios comparativos se apoyan de modelos lineales para explicar la variación residual en el tamaño del cerebro, es decir, qué tanto se alejan los valores observados respecto a una pendiente alométrica que describe el tamaño del cerebro esperado para un taxón dado su tamaño corporal (Smaers *et al*, 2012; Font *et al*, 2019). Sin embargo, no distinguen entre ambos procesos descritos y tienden a asumir que toda desviación hacia un cerebro más grande respecto a dicha pendiente alométrica se debe a presiones selectivas

actuando sobre la talla cerebral. Por otro lado, los modelos de evolución fenotípica nos permiten analizar si la tasa de evolución de un rasgo cambia en función del estado de un segundo rasgo, el cual se propone está influyendo en la evolución del primero, por lo cual son una alternativa útil para evaluar si los cambios en el tamaño del cerebro están directamente asociados a cambios en la complejidad social a lo largo de la filogenia, como esperaríamos de acuerdo con la hipótesis del cerebro social (Thomas y Freckleton, 2012).

Otro de [PLP15] los aspectos metodológicos que se deben tomar en cuenta es que, en estudios comparativos, las especies no representan datos independientes entre sí desde un punto de vista estadístico. La ausencia de independencia de los datos se produce por la similitud fenotípica derivada de la historia evolutiva compartida entre especies —aquellas especies cercanas filogenéticamente son, por lo general, más similares que aquellas lejanamente relacionadas—. Dicha ausencia de independencia resulta en una covarianza en los residuales de los modelos lineales que incumple los supuestos del método comparativo (Martins y Hansen 1997; Revell 2010; Felsenstein, 1985). Por ello, se deben tomar en cuenta las relaciones filogenéticas para lidiar con la covarianza en los residuales (Freckleton, 2009); si estas no son consideradas, aumenta la probabilidad de encontrar correlaciones falsas, es decir, aumenta el error tipo 1 (Freckleton, 2009; Felsenstein, 1985). Aquellos métodos que corrigen por las relaciones filogenéticas se les conoce comúnmente como métodos comparativos filogenéticos.

En el presente [PLP16] trabajo probé la hipótesis del cerebro social en aves, analizando si el tipo de cuidado parental, sucedáneo de la estabilidad del lazo de pareja, puede explicar las diferencias inter-específicas en el tamaño del cerebro en aves. Utilicé el método de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS, por sus siglas en inglés), que se describirá más adelante, para determinar si la variación observada actualmente en el tamaño del cerebro se explica por diferencias en el tipo de cuidado parental. Por otro lado, realicé un análisis de tasas de evolución fenotípica para evaluar si el tipo de cuidado parental afecta a la tasa de evolución del tamaño del cerebro a lo largo de la filogenia, de manera que podamos determinar si la variación en este rasgo se debe a una presión de selección actuando directamente sobre el tamaño del cerebro. Dicho análisis consistió en estimar modelos de tasas de evolución fenotípica, los cuales permiten evaluar si los cambios en las tasas de evolución de una variable de interés (talla cerebral y talla corporal) se explica por el estado de una variable categórica (tipo de cuidado parental) (Thomas y Freckleton, 2012).

OBJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES

1. Evaluar la hipótesis del cerebro social en aves, analizando la relación entre el tamaño del cerebro, el tamaño del cuerpo y el cuidado parental.
 - 1.1. Evaluar si las diferencias en el tamaño del cerebro relativo al cuerpo se asocian con diferencias en el tipo de cuidado parental
 - 1.2. Analizar si los cambios en las tasas de evolución fenotípica del tamaño cerebral y/o del tamaño corporal se asocian con cambios en el tipo de cuidado parental

HIPÓTESIS

De acuerdo con la hipótesis del cerebro social, la formación y mantenimiento de un lazo de pareja impone una presión selectiva hacia el aumento de la talla cerebral, por ello, las diferencias en el tipo de cuidado parental deberían estar asociadas a diferencias en el tamaño del cerebro.

PREDICCIONES

- Las especies con cuidado biparental tendrán cerebros de mayor tamaño relativo que aquellas con cuidado uniparental.
- La tasa de evolución fenotípica del tamaño del cerebro será mayor en especies con cuidado biparental, en comparación con aquellas con cuidado uniparental.
- La tasa de evolución fenotípica del tamaño corporal no mostrará diferencias significativas respecto al tipo de cuidado biparental.

METODOLOGÍA

Descripción de variables y obtención de datos

Masa corporal y masa cerebral

Obtuve los datos de masa corporal y masa cerebral de una base de datos recopilada por mi asesor y su grupo de trabajo, la cual contiene datos obtenidos de trabajos previamente publicados (Sayol *et al*, 2016; Iwaniuk y Nelson, 2003; Jiménez, 2017; Armstrong^[PLP17] y Bergeron, 1985; Boire y Baron, 1994; Garamszegi *et al*, 2002, 2005; Milkovsky, 1989a, 1989b, 1989c, 1990; Crile y Quiring, 1940; Burish *et al*, 2002). Como medida del tamaño corporal, utilicé la masa corporal (g); de igual manera, utilicé la masa cerebral (g) para el tamaño del cerebro. Las medidas anteriores representan el valor promedio de cada especie, por lo que la base incluye un valor de masa cerebral y otro de masa corporal para cada una de las 1,750 especies incluidas en ella. Dichas medidas fueron obtenidas de individuos adultos de ambos sexos (Jiménez, 2017). A pesar de que muchas especies presentan dimorfismo sexual, no corregí por las diferencias entre sexos, sin embargo, Garamszegi y colaboradores (2005) encontraron una fuerte correlación entre el tamaño del cerebro de hembras y machos de diversas especies de aves ($p < 0.001$, $n = 161$) —resultado que atribuyen a que ambos sexos están sujetos a presiones selectivas similares—. Por otro lado, las diferencias de tamaño entre sexos son mínimas en comparación con las diferencias entre especies, por lo que los posibles sesgos resultado del dimorfismo sexual deberían ser mínimos. Los datos de masa cerebral provienen de medidas directas de esta, además de medidas indirectas, como el volumen endocraneal —calculado a partir del rellenado de cráneos con balines calibrados— (Iwaniuk y Nelson, 2002). A pesar de que las medidas anteriores provienen de diferentes métodos, hecho que podría afectar los resultados obtenidos (Healy y Rowe, 2006), Iwaniuk y Nelson (2002) encontraron una fuerte correlación entre ambas medidas ($r = 0.98$, $P < 0.01$, $n = 24$); además de que los cerebros de las aves llenan casi por completo la cavidad craneal (Isler y van Schaik, 2006a), lo cual indica que el volumen endocraneal es un sucedáneo confiable de la masa cerebral.

Transformé los valores de masa cerebral y de masa corporal a logaritmo base 10 antes de realizar mis análisis comparativos. La finalidad de lo anterior es que los datos se ajusten a un supuesto básico del método comparativo, según el cual cambios proporcionales a lo largo de cualquier rama de la filogenia tienen una probabilidad igual (Mundry, 2014).

Tipo de cuidado parental

Obtuve los datos del tipo de cuidado parental de la información recopilada por Cockburn (2006), en la cual el autor asignó a las especies a una de las siguientes seis categorías: especies donde sólo la madre cuida a las crías (*cuidado de la madre*); especies donde sólo el padre cuida a las crías (*cuidado del padre*); especies donde ambos padres cuidan (*cuidado biparental*); especies donde otros individuos además de los padres cuidan (*cuidado cooperativo*); especies que se desentienden del cuidado, ya sea por colocar sus huevos en otros nidos (*parasitismo de puesta*) o por enterrarlos (*incubación de huevos mediante calor geotérmico*). De las categorías anteriores utilicé las primeras cuatro; omití las últimas dos categorías correspondientes a la ausencia de cuidado, ya que mi interés se enfocaba en el cuidado parental. La clasificación de Cockburn (2006) se basa principalmente en el cuidado de los huevos y recién nacidos, ya que los datos sobre el cuidado de los volantones son escasos. En su estudio, el autor separa los datos de cuidado parental en “conocido” e “inferido”: los primeros corresponden a las especies para las cuales existía información previa sobre su tipo de cuidado parental, y los segundos corresponden a las especies para las cuales esta información no se conocía anteriormente o era considerada ambigua, de modo que el autor infiere este rasgo con base en los patrones de cuidado parental de las especies filogenéticamente cercanas (Cockburn, 2006). En mis análisis utilicé sólo las especies con cuidado parental “conocido”, con la finalidad de minimizar los posibles sesgos derivados de inferencias erróneas.

Apoyándome en el trabajo de Cockburn (2006), clasifiqué el tipo de cuidado parental de acuerdo con el número de padres que participan en la crianza, de modo que las especies donde sólo uno de los padres se encarga del cuidado conforman la categoría de cuidado *uniparental*, y las especies donde ambos padres participan en la crianza conforman la categoría de cuidado *biparental* (en esta última categoría incluí a las especies con cuidado cooperativo, es decir, aquellas donde la pareja es asistida por otros individuos). La razón por la que clasifiqué mis datos de esta manera es porque utilicé al tipo de cuidado parental como un sucedáneo del comportamiento social, incluyendo a las especies que forman lazos de pareja fuertes en la categoría de cuidado *biparental*, y aquellas que no los forman en la categoría de cuidado *uniparental*.

Dado que el cuidado cooperativo implica un mayor número de interacciones sociales por la participación de individuos extra-pareja en la crianza, esto podría tener un efecto sobre el

tamaño del cerebro, de acuerdo con la hipótesis del cerebro social. Por ello, repetí los análisis distinguiendo tres categorías: las especies con cuidado *uniparental*; las especies con cuidado *biparental*; y las especies con cuidado *cooperativo*.

Filogenia

La información filogenética que utilicé en mis análisis proviene de Jetz y colaboradores (2012), quienes realizaron su reconstrucción combinando datos moleculares para 6,663 especies y datos taxonómicos para 3,330, obteniendo como resultado la primera filogenia fechada que incluye a las 9,993 especies de aves existentes actualmente. Dicha filogenia está calibrada con un reloj molecular relajado, por lo que las longitudes de rama reflejan el tiempo absoluto de divergencia entre los taxa. Jetz y colaboradores (2012) ponen a disposición la dirección electrónica en la cual se puede descargar la filogenia completa o subconjuntos de esta: "<https://birdtree.org/>". Los autores se basaron en el trabajo de Hackett y colaboradores (2008) para definir las principales relaciones filogenéticas en su reconstrucción, sin embargo, consideran una filogenia alternativa, basada en el trabajo de Ericson y colaboradores (2006). La diferencia entre ambas filogenias radica en la inclusión del gen β -fibrinógeno, de la cual depende la monofilia del grupo Metaves: si este gen es incluido, Metaves resulta ser un grupo monofilético (Hackett *et al*, 2008); de lo contrario, resulta polifilético (Ericson *et al*, 2006; Jetz *et al*, 2012, información suplementaria). Debido a que el papel de este gen en las reconstrucciones filogenéticas de aves resulta controversial (Morgan-Richards *et al*, 2008), decidí considerar ambas filogenias en mis análisis.

Ya que algunas especies dentro de mi base de datos no se encontraban en la filogenia de Jetz y colaboradores (2012), hice una búsqueda de sus posibles sinonimias y renombré aquellas que, de acuerdo con los sinónimos encontrados, estuvieran en la lista taxonómica utilizada por dichos autores en su reconstrucción. Como referencia taxonómica, Jetz y colaboradores (2012) se apoyaron en la lista *Birdlife V3 world list* (junio 2010). Descargué dicha lista en la dirección "<https://birdtree.org/>", y consulté la lista *IOC World Bird List* (versión 8.1, 2018; disponible en <https://www.worldbirdnames.org>) para buscar las sinonimias. Encontré sinónimos de 392 especies y eliminé 51 especies de mi base debido a que no encontré ningún sinónimo de éstas que se encontrara en la lista taxonómica de Jetz y colaboradores (2012).

Para incluir las relaciones filogenéticas en mis análisis, obtuve del sitio web BirdTree.org (<https://birdtree.org>, Jetz *et al*, 2012) dos muestras bayesianas de 1,000 árboles de la probabilidad posterior, correspondientes a la filogenia de Ericson y a la de Hackett. Con cada una de éstas, seleccioné un árbol de máxima credibilidad de clados (MCCT, por sus siglas en inglés), el cual es aquel árbol dentro de una muestra bayesiana con la suma máxima de probabilidades posteriores de los clados —dicho de otra manera, el árbol con la topología de mayor probabilidad posterior (Suchard *et al*, 2018; (Rubolini *et al*, 2015) —. Utilicé el paquete “phangorn” (Schliep, 2011) en R para seleccionar los árboles de máxima credibilidad de clados. [PLP18]

Análisis estadísticos

Mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS)

El método de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS) es un modelo de regresión lineal que incorpora las relaciones filogenéticas con la finalidad de controlar por la no independencia estadística de los datos producida por la historia evolutiva compartida entre las especies (Symonds y Blomberg, 2014). Para ello, el PGLS calcula una matriz de varianza-covarianza, misma que describe la correlación esperada en los datos con base en las relaciones filogenéticas, y, de acuerdo con esta, otorga un peso estadístico a los residuales en la regresión (Symonds y Blomberg, 2014). Para calcular dicha matriz, el PGLS se basa en el movimiento browniano (Felsenstein, 1985) como modelo de evolución fenotípica, equivalente a procesos evolutivos como la deriva génica y algunos tipos de selección natural (Revell *et al*, 2008). En un modelo browniano, la varianza fenotípica es proporcional al tiempo y el cambio esperado de un tiempo a otro es independiente del estado en el que se encuentre el rasgo, pudiendo ser positivo o negativo con la misma probabilidad; por ende, el cambio total en el rasgo tiene una distribución normal con media de cero (Felsenstein, 1985), y la covarianza entre los valores de dos especies en las puntas es proporcional a la cantidad de historia evolutiva que comparten (Revell *et al*, 2008). La medida en que la historia evolutiva compartida entre taxones afecta a su fenotipo se conoce como *señal filogenética*: si esta es muy débil o nula, no es necesario ajustar el peso de los residuales y un modelo de regresión lineal ordinaria sería más apropiado; de lo contrario, es necesario corregir por las relaciones filogenéticas (Revell *et al*, 2008).

Analicé la relación entre el tamaño relativo del cerebro y el tipo de cuidado parental en aves mediante modelos de PGLS realizados empleando el paquete “caper”, en R (Orme, 2013). Incluí el tipo de cuidado parental de dos maneras: como un factor con dos niveles (biparental y uniparental); y como un factor con tres niveles (cooperativo, biparental y uniparental). Centré los datos de tamaño corporal a una media de 0, con el fin de facilitar la interpretación del modelo — así, al incluir una interacción entre dos covariables, los efectos en una covariable corresponden a los efectos de la otra covariable cuando esta tiene un valor de 0 (Mundry, 2014; Schielzeth, 2010) —. Utilicé el árbol de máxima credibilidad de clados obtenido con la filogenia de Ericson para calcular la matriz de varianza-covarianza; no obstante, repetí los análisis con el árbol respectivo a la filogenia de Hackett. Para medir la señal filogenética utilicé la lambda de Pagel (λ) (Pagel, 1999; Freckleton *et al*, 2002), la cual es un múltiplo de los valores fuera de la diagonal de la matriz de varianza-covarianza, los cuales indican la similitud fenotípica esperada con base en el grado de ancestría común que refleja la filogenia (Symonds y Blomberg, 2014). Este parámetro varía entre cero y uno: un valor de $\lambda=0$ corresponde a la ausencia de señal filogenética (las especies evolucionan de manera independiente), mientras que $\lambda=1$ corresponde a la señal filogenética esperada para un rasgo que evoluciona de acuerdo con el movimiento browniano (la covarianza esperada está perfectamente reflejada por la cantidad de historia evolutiva compartida entre especies) (Freckleton *et al*, 2002; Thomas *et al*, 2006). A pesar de que existen diferencias conductuales, entre sexos, espaciales y temporales dentro de una misma especie, no consideré estas en mis modelos, ya que la cantidad de datos de variación intraespecífica disponibles en la literatura son insuficientes.

Tasas de evolución fenotípica

Considerar la heterogeneidad en las tasas de evolución fenotípica en una filogenia nos permite evaluar si la tasa de evolución de un rasgo continuo es dependiente del estado de un carácter discreto (Revell y Collar, 2009). El primer paso para estimar cambios en las tasas de evolución es realizar una reconstrucción de estados ancestrales, cuyo fin es definir en cada nodo de la filogenia los estados del rasgo que creemos que está influyendo en la evolución de otro. Con base en dicha reconstrucción, se divide la filogenia y se estima una matriz de varianza-covarianza para cada partición, la cual describe la covarianza entre especies cuando el rasgo se encuentra en cierto estado; la varianza dentro de dicha matriz está determinada por una tasa de evolución fenotípica.

Finalmente, obtenemos un modelo con una tasa de evolución fenotípica distinta para cada partición (esto es, cada estado del rasgo). Mediante una prueba de razón de verosimilitud se compara la verosimilitud del modelo anterior (tasas diferentes) respecto a la verosimilitud de un modelo nulo, el cual asume una tasa de evolución constante a lo largo de toda la filogenia (una sola matriz de varianza-covarianza, independientemente del estado del rasgo). Si el modelo nulo difiere significativamente del modelo estimado, podemos afirmar que el estado del rasgo tiene un efecto sobre la tasa de evolución fenotípica.

En el presente trabajo, estimé los cambios en las tasas de evolución fenotípica de la talla cerebral respecto al tipo de cuidado parental categorizado como un rasgo con dos estados (biparental y uniparental). Utilicé el paquete “ape” (Paradis y Schliep, 2018), en R, para la reconstrucción de estados ancestrales del cuidado parental, la cual se basa en un modelo de Markov para definir las particiones de la filogenia correspondientes al cuidado biparental y al cuidado uniparental. Partiendo de la reconstrucción anterior, estimé el modelo de evolución de la masa cerebral con el paquete “motmot” (Thomas y Freckleton, 2012) en R, mismo que se basa en el modelo Browniano, así como métodos de máxima verosimilitud para estimar las tasas de evolución (Thomas y Freckleton, 2012). Además de las tasas de evolución, el modelo también estima la señal filogenética a partir del parámetro λ (Pagel, 1999). Ya que los patrones de variación en el tamaño del cerebro podrían deberse a cambios en la talla corporal, estimé también un modelo de evolución fenotípica de la masa corporal, siguiendo el procedimiento anterior. Asimismo, repetí los análisis categorizando el tipo de cuidado parental como un rasgo con tres estados (cooperativo, biparental y uniparental).

Estudios previos sugieren que, cuando existe heterogeneidad en las tasas de evolución de un rasgo de interés, en ciertos casos ésta puede ser asignada erróneamente a otro rasgo, sin que éste realmente sea responsable por dicha heterogeneidad, derivando en elevadas tasas de error tipo 1 (Rabosky y Goldberg, 2015). Con la finalidad de asegurarme de que este no fuese el caso en mis análisis, y determinar la incidencia de error tipo 1, estimé modelos de evolución fenotípica utilizando datos del tipo de cuidado parental obtenidos mediante simulaciones. En total, realicé 100 simulaciones de la evolución del tipo de cuidado parental bajo los mismos parámetros estimados a partir de los datos observados en mi muestra. Con cada conjunto de datos obtenido en dichas simulaciones, estimé los modelos de tasas de evolución fenotípica siguiendo la metodología que describí anteriormente, usando los datos de masa corporal y masa cerebral en

las puntas del árbol. Dado que los datos de cuidado parental resultaban de simulaciones, cada reconstrucción de estados ancestrales representaba un escenario evolutivo falso; por ello, no se esperaba observar efecto alguno del tipo de cuidado parental sobre las tasas de evolución del tamaño corporal o del tamaño del cerebro. Todas las simulaciones fueron hechas con ayuda del paquete “geiger” (Harmon *et al*, 2008), utilizando el árbol de máxima credibilidad de clados basado en Ericson y colaboradores (2006), y considerando el tipo de cuidado parental como un rasgo con dos estados.

RESULTADOS

En esta sección muestro los resultados de los análisis realizados con la filogenia basada en el trabajo de Ericson y colaboradores (2006), ya que aquellos obtenidos con la filogenia de Hackett y colaboradores (2008) fueron cualitativamente similares. De la misma manera, muestro solamente los resultados de los análisis realizados categorizando el tipo de cuidado parental como un carácter binario, debido a que separar este en tres categorías no afectó notablemente los valores obtenidos. En el anexo de este trabajo se pueden consultar los resultados de los análisis que no incluyo en esta sección.

Datos

La base de datos que utilicé comprendió a 1,750 especies en total, todas ellas con datos del tipo de cuidado parental, valores de masa cerebral y de masa corporal. Las especies se distribuyeron en 38 órdenes, de los cuales, aquellos con más representantes fueron Passeriformes (672 especies), Charadriiformes (182), Psittaciformes (112) y Anseriformes (112). En cuanto a las familias, dicha base tuvo al menos un representante para 172 de ellas. La proporción de especies respecto al tipo de cuidado parental fue la siguiente: biparental (1,365 + 204 cooperativo = 1,569), uniparental (181).

Análisis de máximos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS)

Los análisis de PGLS indican que la interacción basada en el tipo de cuidado parental no fue significativa, es decir, que la relación entre el tamaño del cerebro y el tamaño corporal para ambos tipos de cuidado parental se puede explicar por una misma pendiente alométrica. Además, el tipo de cuidado parental no afecta al tamaño del cerebro, dado un tamaño corporal. De acuerdo con los resultados presentados en la tabla 1, podemos ver que los parámetros de regresión de la masa cerebral sobre la masa corporal tuvieron valores de P significativos, sin embargo, el valor de P de la interacción no fue significativo, ni tampoco el valor de P del tipo de cuidado parental. Los resultados también reafirman la pronunciada alometría de la masa cerebral, ya que la cantidad de variación en este rasgo que es explicada por el cambio en la masa corporal fue muy elevada, de acuerdo con el valor de R^2 . Asimismo, la señal filogenética fue muy elevada (λ), lo cual indica que

las especies cercanamente relacionadas tienen valores de masa cerebral similares, y justifica la necesidad de corregir por las relaciones filogenéticas entre las especies.

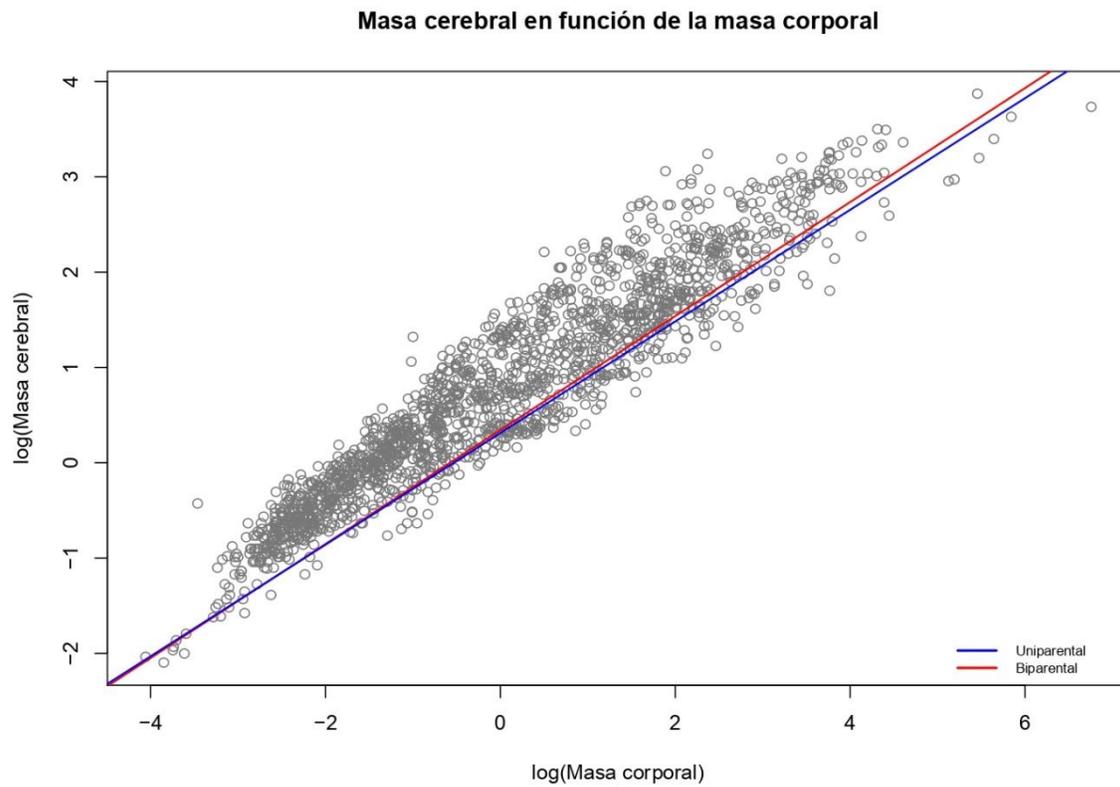


Figura 2. Efecto del tipo de cuidado parental sobre la masa cerebral, controlando por la masa corporal. Las líneas de tendencia corresponden a los coeficientes del PGLS.

Coefficientes	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de P
Cuidado biparental	0.343	0.113	3.030	0.002
Masa corporal	0.598	0.006	101.715	< 0.001
Cuidado uniparental	-0.032	0.020	-1.587	0.113
Interacción	-0.012	0.010	-1.230	0.219

Tabla 1. Valores del análisis de PGLS del efecto del tipo de cuidado parental sobre la masa cerebral, controlando por la masa corporal. En negritas, valores de P significativos. $\lambda = 0.890$ (0.864 - 0.911 I.C.). $R^2 = 0.860$.

Tasas de evolución fenotípica

Un modelo con tasas de transición diferentes se ajustó mejor a mis datos para la reconstrucción de estados ancestrales del tipo de cuidado parental necesaria para los análisis de tasas de evolución fenotípica (prueba de razón de verosimilitud: tasas diferentes vs tasas iguales: $P < 0.001$, $gl = 1$). El modelo indica que la transición de cuidado uniparental hacia biparental (0.025) fue considerablemente más elevada que la transición contraria (0.001). Una vez hecha la reconstrucción, estimé los modelos de evolución fenotípica de la masa corporal y la masa cerebral. En la comparación de modelos, nuevamente con pruebas de razón de verosimilitud (tasas diferentes vs. tasas iguales), tuvo un mayor apoyo el modelo de tasas de evolución distintas (ver Tabla 2). Lo anterior sugiere que el tipo de cuidado parental tiene un efecto significativo sobre las tasas de evolución de la masa cerebral y la masa corporal. Sin embargo, los intervalos de confianza de las tasas de evolución para los distintos tipos de cuidado parental se traslapan en todos los casos, lo que no debería ocurrir si dichas tasas realmente difieren. Esto me sugiere que, en realidad, dichas tasas no son significativamente distintas.

Los análisis de tasas de evolución con los datos simulados de cuidado parental mostraron una muy elevada proporción de error tipo 1 (se encontraron valores de p significativos cuando no lo esperábamos). De las 100 simulaciones respectivas a la masa corporal, 47% tuvieron valores de p significativos ($p < 0.05$), de las cuales, 48% tuvieron intervalos de confianza traslapados. En las otras 100 simulaciones, respectivas a la masa cerebral, 29% tuvieron valores de p significativos, de

las cuales, 52% presentaron traslape en los intervalos. Los resultados anteriores indican que, con frecuencia, los modelos asignan erróneamente la heterogeneidad en las tasas de evolución a las diferencias en la variable que suponemos está afectando. De acuerdo con los resultados de las simulaciones, los valores de p obtenidos en los modelos de evolución fenotípica realizados no son confiables. Por ello, decidí enfocarme en los intervalos de confianza alrededor de los estimados de las tasas como medida de las diferencias entre estas. Ya que dichos intervalos se traslapan entre sí en todos los casos, asumo que no hay diferencias significativas entre las tasas de evolución. Por otra parte, la señal filogenética fue muy elevada en todos los modelos, ($\lambda \approx 1$), justificando la necesidad de tomar en cuenta las relaciones filogenéticas.

Cuidado parental	Modelo	λ	Tasas (Intervalo de confianza)		Likelihood ratio test (P)
			Uniparental	Biparental	
Binario	Masa corporal	0.986	0.672 (0.639 - 2.068)	1 (0.325 - 1.050)	0.001*
	Masa cerebral	0.988	0.818 (0.760 - 1.678)	1 (0.487 - 1.077)	0.103

Tabla 2. Valores de los modelos de tasas de evolución fenotípica. Entre paréntesis, se muestran los intervalos de confianza alrededor de las tasas de evolución fenotípica. Likelihood ratio test (Prueba de razón de máxima verosimilitud) = modelo de tasas diferentes vs. modelo de tasas iguales; *, valores de P significativos.

DISCUSIÓN

La relación entre el tipo de cuidado parental y el tamaño del cerebro

Los PGLS que realicé indican que las especies con cuidado biparental y cooperativo no tienen cerebros más grandes que las especies con cuidado uniparental, a pesar de la gran demanda cognitiva que predice la hipótesis del cerebro social por la coordinación y sincronización en el comportamiento de la pareja destinado a la crianza. Los análisis de evolución fenotípica también mostraron que los cambios evolutivos hacia el cuidado biparental no están asociados con cambios en las tasas de evolución del tamaño cerebral, ni del tamaño corporal. Dicho resultado indica que la variación observada en el tamaño del cerebro y en el tamaño del cuerpo no se debe a diferencias en el tipo de cuidado parental, específicamente entre cuidado biparental (incluyendo el cuidado cooperativo) y uniparental.

Por otro lado, los valores del coeficiente de determinación (R^2) de los PGLS muestran que la mayor parte de la variación en el tamaño del cerebro es explicada por el tamaño corporal, lo cual indica que ambos rasgos están estrechamente relacionados evolutivamente. Esta pronunciada alometría debe considerarse en todo estudio comparativo sobre el tamaño del cerebro para evitar falsas correlaciones. La pendiente alométrica obtenida en mis análisis de PGLS osciló entre 0.583 y 0.601, valores muy similares a los propuestos por Nealen y Ricklefs (2001) que oscilan entre 0.58 y 0.60. Los mismos autores obtuvieron un coeficiente de determinación de 0.888 ($n = 837$) (Nealen y Ricklefs, 2001), muy similar al 0.860 obtenido en este trabajo. Todos los análisis mostraron una fuerte señal filogenética en el tamaño cerebral y en el tamaño corporal, indicando que la covarianza entre especies en ambos rasgos es proporcional a la cantidad de historia evolutiva compartida. Por ello, se debe corregir estadísticamente por las relaciones filogenéticas, ya que, de no hacerlo, podrían obtenerse resultados erróneos.

Como mencioné anteriormente en este trabajo, comparar entre especies lejanas filogenéticamente mediante el uso de pendientes alométricas, como en el caso del PGLS, no permite distinguir si los patrones de variación residual en el tamaño del cerebro relativo al cuerpo se originaron por presiones de selección actuando sobre el tamaño cerebral o sobre el tamaño corporal (Shultz y Dunbar, 2010a). Se ha mencionado en primates, carnívoros y murciélagos que dicha variación residual se explica en gran medida por variabilidad en el tamaño corporal (Smaers *et al*, 2012). En aves, el vuelo impone fuertes constricciones al tamaño corporal, ya que está sujeto

a límites biomecánicos, por lo que cualquier incremento de tamaño podría verse limitado o desfavorecido (Hone *et al*, 2008); si bien el tamaño del cerebro se vería afectado en el mismo sentido (Isler y van Schaik, 2006a), la navegación y la orientación espacial implican una gran demanda cognitiva que podría impedir la reducción del cerebro paralela a la reducción del cuerpo, como se propone que sucede en murciélagos (Smaers *et al*, 2012). Por otro lado, los cerebros grandes podrían facilitar cambios en el comportamiento que sitúen a las especies bajo nuevas presiones selectivas, favoreciendo así la divergencia en la talla corporal (ej. innovaciones alimentarias). En apoyo a lo anterior, Sol y Price (2008) encontraron que las familias de aves con mayores tasas de diversificación de la talla corporal son aquellas con cerebros de mayor tamaño. Al considerar la heterogeneidad en las tasas de evolución de un rasgo de interés respecto a otro rasgo discreto que creemos está influyendo en su evolución, podemos evaluar directamente si los cambios en el estado de este rasgo explican la variación observada a lo largo de la filogenia. Los modelos de evolución fenotípica realizados en este trabajo nos permitieron evaluar directamente si la variación observada en el tamaño cerebral se explica por cambios en el tipo de cuidado parental a lo largo de la filogenia.

La heterogeneidad en las tasas de evolución puede asignarse incorrectamente al rasgo que pensamos que está influyendo en dichas tasas, produciendo una alta incidencia de error tipo 1. Los resultados de las simulaciones que realicé en este trabajo confirman este hecho, ya que obtuve una muy elevada proporción de valores significativos del estadístico P a pesar de que, al simular los datos de cuidado parental, esperaba que las tasas de evolución del tamaño cerebral y del tamaño corporal fueran independientes del tipo de cuidado parental. El peligro de apoyarse en el valor de P al aplicar este tipo de modelos podría llevarnos a conclusiones falsas. Una alternativa a utilizar el valor de P son los intervalos de confianza alrededor de los estimados de las tasas evolutivas, mismos que indican con mayor precisión la diferencia entre estas: si los intervalos se traslapan, las tasas de evolución fenotípica no difieren, y un modelo de una sola tasa para todos los grupos tendría un mejor ajuste.

En este trabajo, apoyarse en los valores de P nos llevaría a asumir que el tipo de cuidado parental tiene un efecto en las tasas de evolución de la masa cerebral y la masa corporal, hecho que se desmiente al considerar que todos los intervalos de confianza obtenidos se traslapan, y las simulaciones realizadas confirman el hecho de que los valores de P son resultado de un error de

tipo I. Por ello, sugiero que los estudios donde se utilicen modelos de tasas de evolución fenotípica sean verificados con simulaciones.

La hipótesis del cerebro social

Los análisis de PGLS y de tasas de evolución fenotípica muestran que no hay una relación entre el tipo de cuidado parental y el tamaño del cerebro en aves. Respecto a la hipótesis del cerebro social, dicho resultado puede interpretarse de dos maneras: (1) los supuestos de la hipótesis del cerebro social no se cumplen en el caso de las aves; (2) el tipo de cuidado parental, utilizado como sucedáneo de la complejidad social en este trabajo, no representa adecuadamente dicha complejidad.

Los resultados sugieren que la hipótesis del cerebro social no es una explicación factible de la evolución del cerebro en aves, ya que el cuidado parental, sucedáneo de la fuerza y estabilidad del lazo de pareja, no selecciona por cerebros más grandes, contrario a las predicciones de la hipótesis (Shultz y Dunbar, 2007). Dentro de los estudios que han explorado esta hipótesis en aves destaca el de Shultz y Dunbar (2007), quienes encontraron una relación entre la duración del lazo de pareja (sucedáneo de la complejidad social) y el tamaño del cerebro, argumentando que la coordinación en el comportamiento de la pareja implica una demanda cognitiva que seleccionó por cerebros más grandes. En dicho estudio se utilizaron datos de 135 especies (Shultz y Dunbar, 2007), cifra que contrasta con las 1,750 especies utilizadas en el presente trabajo por la cantidad de grupos taxonómicos que se abarcan, además de que los autores utilizan la filogenia de Sibley y Ahlquist (1990), que incluye aproximadamente el 15% de las especies conocidas actualmente, mientras que la filogenia de Jetz y colaboradores (2012) considera a todas las especies existentes (Jetz *et al*, 2012). La vasta muestra de especies, en conjunto con la filogenia utilizada en este trabajo generan mayor confianza en los resultados obtenidos. Probablemente, el hecho de que la hipótesis del cerebro social no se aplique en aves se debe a las diferencias en su conducta social respecto a los primates, quienes forman lazos con varios de (o todos) los individuos de un mismo grupo. En la mayoría de las aves estos lazos se limitan a la pareja reproductiva, por lo que la demanda cognitiva puede no ser suficiente como para ejercer una presión selectiva hacia cerebros de mayor tamaño.

Un caso particular son los córvidos, que, al igual que los primates, forman lazos extra-pareja y tienen cerebros grandes (Emery y Clayton, 2004; Boucherie *et al*, 2019). A pesar de que la hipótesis del cerebro social ha encontrado apoyo en córvidos (Emery *et al*, 2007), la conducta social en este grupo es diferente a la que se observa en la mayoría de las aves, por lo cual la hipótesis no puede ser utilizada como una explicación general de la evolución del cerebro en aves. Otro caso particular son las especies con cuidado cooperativo, ya que las crías muestran una prolongada convivencia con sus padres, además de asistir en la crianza (Griesser *et al*, 2017). La convivencia con las crías debería ser cognitivamente demandante debido a la sincronización en el comportamiento, sin embargo, no hay evidencia de que las especies con cuidado cooperativo tengan cerebros de mayor tamaño en comparación a otras especies. El único trabajo que se ha hecho al respecto no encontró una correlación significativa entre el tamaño del grupo y el tamaño del cerebro en córvidos con cuidado cooperativo ($Z = 1.55$, r de Pearson = 0.25, $n = 40$, $p = 0.12$), ni un efecto de este tipo de cuidado sobre el tamaño del cerebro (Iwaniuk y Arnold, 2004); el presente trabajo apoya estos resultados.

Diversos estudios han demostrado que las especies con cerebros grandes muestran habilidades superiores en varios aspectos del comportamiento, como el uso de herramientas (Lefebvre *et al*, 2002; Reader y Laland, 2002), la resiliencia ante cambios en el hábitat (Sol *et al*, 2002; Reader y Laland, 2002) y la habilidad para resolver problemas (Benson-Amram *et al*, 2015). La hipótesis del cerebro social no toma en cuenta que, comúnmente, las especies con cerebros grandes no sólo tienen mayores habilidades socio-cognitivas, sino también tienen un mejor desempeño cognitivo en otros aspectos (van Schaik *et al*, 2012), lo cual indica que poseen una capacidad cognitiva general. Lo anterior nos lleva a pensar que los beneficios de un cerebro grande no se limitan a las habilidades sociales, sino que engloban muchos aspectos del comportamiento. van Schaik y colaboradores (2012) mencionan que el aprendizaje social podría ser una vía de transmisión de conocimiento que permite la adquisición de dichas habilidades cognitivas generales, sin embargo, no hay estudios que prueben dicha afirmación.

Otra interpretación de los resultados de este análisis es que el tipo de cuidado parental podría no ser un sucedáneo que indique la complejidad social en aves en su totalidad, por lo cual no encontramos un efecto de este sobre el tamaño del cerebro. El tipo de cuidado parental nos brinda información acerca de la fuerza del lazo de pareja reproductiva, sin embargo, no nos dice nada acerca de las interacciones con otros individuos más allá de la pareja. Si bien sabemos que la

mayoría de las aves forman grupos de baja cohesión, muchas veces desconocemos la naturaleza de las relaciones entre individuos en temporada no reproductiva, por lo cual no tenemos certeza del número de lazos extra-pareja posibles dentro de un grupo, así como la fuerza y estabilidad de estos. Se ha propuesto utilizar el número de relaciones diferenciadas que un individuo establece a lo largo de su vida como medida de complejidad social que abarque las interacciones dentro y fuera de la temporada reproductiva. Lamentablemente, esta medida impone grandes dificultades para evaluar los supuestos de la hipótesis del cerebro social en muchas especies— (Bergman y Beehner, 2015). Pocas son las aves para las cuales conocemos dicha información, como el caso de algunos córvidos, psitácidos y gansos, quienes forman grupos con cierta estructura social donde ocurren lazos no reproductivos entre varios individuos (Emery *et al*, 2007; Boucherie *et al*, 2019).

CONCLUSIONES

Los análisis filogenéticos comparativos (PGLS y tasas de evolución fenotípica) arrojaron resultados consistentes, independientemente de la filogenia utilizada y la manera de codificar el tipo de cuidado parental. Dichos resultados sugieren que el tipo de cuidado parental no tiene un efecto sobre el tamaño relativo del cerebro en aves, ni tampoco sobre las tasas de evolución del tamaño cerebral y corporal, por separado. Lo anterior provee evidencia en contra de la hipótesis del cerebro social, bajo la cual esperaríamos que las especies con cuidado biparental y cooperativo tuvieran un tamaño relativo del cerebro mayor que en las especies uniparentales, debido a que forman lazos de pareja más fuertes y duraderos (Shultz y Dunbar, 2010b).

Al no encontrar apoyo a la hipótesis del cerebro social en este trabajo, sugiero que deben buscarse hipótesis alternativas para explicar la variación en el tamaño del cerebro en aves y en otros grupos de vertebrados, además de considerar que podría no haber una explicación única de la evolución del cerebro en dichas taxa. Por otra parte, los resultados reafirman la necesidad de tomar en cuenta las relaciones filogenéticas para controlar por la similitud fenotípica entre especies debido a la historia evolutiva compartida, ya que la señal filogenética fue muy elevada en todos los análisis.

REFERENCIAS

- Adolphs, R.** (2009). The social brain: neural basis of social knowledge. *Annual review of psychology*, 60, 693-716.
- Aiello, L. C. y Wheeler, P.** (1995) The expensive-tissue hypothesis—the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology*, 36(2), 199–221.
- Armstrong, E., y Bergeron, R.** (1985). Relative brain size and metabolism in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 26(3-4), 141-153.
- Auersperg, A. M., Von Bayern, A. M., Gajdon, G. K., Huber, L. y Kacelnik, A.** (2011). Flexibility in problem solving and tool use of kea and New Caledonian crows in a multi access box paradigm. *PLoS One*, 6(6), e20231.
- Auersperg, A. M., Szabo, B., Von Bayern, A. M. y Kacelnik, A.** (2012). Spontaneous innovation in tool manufacture and use in a Goffin's cockatoo. *Current Biology*, 22(21), R903-R904.
- Barton, R. A. y Capellini, I.** (2011) Maternal investment, life histories, and the costs of brain growth in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(15), 6179-74
- Beauchamp, G. y Fernández-Juricic, E. (2004).** Is there a relationship between forebrain size and group size in birds? *Evolutionary Ecology Research*, 6(6), 833-842.
- Benson-Amram, S., Dantzer, B., Stricker, G., Swanson, E. M. y Holekamp, K. E.** (2016). Brain size predicts problem-solving ability in mammalian carnivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(9), 2532-2537.
- Bergman, T. J. y Beehner, J. C.** (2015). Measuring social complexity. *Animal Behaviour*, 103, 203-209.
- Boire, D., y Baron, G.** (1994). Allometric comparison of brain and main brain subdivisions in birds. *Journal of Brain Research*, 35(1), 49-66.
- Boucherie, P. H., Loretto, M. C., Massen, J. J. y Bugnyar, T.** (2019). What constitutes “social complexity” and “social intelligence” in birds? Lessons from ravens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1), 12.
- Burish, M.J., Kueh, H.Y. y Wang, S-H. S.** (2002) Brain architecture and social complexity in modern and ancient birds. *Brain Behav. Evol.*, 63, 107-124.
- Byrne, R. W. y Whiten, A.** (Eds.) (1988). *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. New York, NY: Clarendon Press/Oxford University Press.
- Clutton-Brock, T. H. y Harvey, P. H.** (1980) Primates, brains and ecology. *Journal of zoology*, 190(3), 309-323.
- Cockburn, A.** (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375-1383.

- Coddington, C. L. y Cockburn, A.** (1995). The mating system of free-living emus. *Australian Journal of Zoology*, 43(4), 365-372.
- Crile, G. y Quiring, D.P.** (1940) A record of the body weight and certain organ and gland weight of 3690 animals. *Ohio J. Sci.*, 40, 219-259.
- DeCasien, A. R., Williams, S. A., Higham, J. P.** (2017) Primate brain size is predicted by diet but not sociality. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 112.
- Dunbar, R. I. M.** (1998) The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News and Reviews*, 6(5), 178-180.
- Dunbar, R. I. M.** (2009). The social brain hypothesis and its implications for social evolution. *Annals of Human Biology*, 36(5), 562-572.
- Dunbar, R. I. M. y Shultz, S.** (2007). Evolution in the social brain. *Science*, 317(5843), 1344-1347.
- Emery, N. J. y Clayton, N. S.** (2004). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306(5703), 1903-1907.
- Emery, N. J., Seed, A. M., Von Bayern, A. M. y Clayton, N. S.** (2007). Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 489-505.
- Ericson, P. G., Anderson, C. L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U. S., Källersjö, M., ... y Mayr, G.** (2006). Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology letters*, 2(4), 543-547.
- Felsenstein, J.** (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- Finarelli, J. A. y Flynn, J. J.** (2009). Brain-size evolution and sociality in Carnivora. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), 9345-9349.
- Font, E., García-Roa, R., Pincheira-Donoso, D., y Carazo, P.** (2019). Rethinking the Effects of Body Size on the Study of Brain Size Evolution. *Brain, behavior and evolution*, 1-14.
- Fox, K. C., Muthukrishna, M. y Shultz, S.** (2017). The social and cultural roots of whale and dolphin brains. *Nature Ecology & Evolution*, 1(11), 1699.
- Freckleton, R. P.** (2009). The seven deadly sins of comparative analysis. *Journal of evolutionary biology*, 22(7), 1367-1375.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H. y Pagel, M.** (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160(6), 712-726.
- Garamszegi, L. Z., Møller, A. P., y Erritzøe, J.** (2002). Coevolving avian eye size and brain size in relation to prey capture and nocturnality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1494), 961-967.
- Garamszegi, L. Z., Eens, M., Erritzøe, J. y Møller, A. P.** (2005). Sperm competition and sexually size dimorphic brains in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1559), 159-166.

- Gill, F. y Donsker, D.** (Eds.) (2018) IOC World Bird List (v8.1).
- González-Lagos, C., Sol, D. y Reader, S. M.** (2010). Large-brained mammals live longer. *Journal of evolutionary biology*, 23(5), 1064-1074.
- Gonzalez-Voyer, A., Winberg, S. y Kolm, N.** (2009). Distinct evolutionary patterns of brain and body size during adaptive radiation. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(9), 2266-2274.
- González-Voyer, A., González-Suárez, M., Vilà, C., Revilla, E.** (2016) Larger brain size indirectly increases vulnerability to extinction in mammals. *Evolution*, 70(6), 1364-1375.
- Griesser, M., Drobniak, S. M., Nakagawa, S. y Botero, C. A.** (2017). Family living sets the stage for cooperative breeding and ecological resilience in birds. *PLoS Biology*, 15(6), e2000483.
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C., Braun, E. L., Braun, M. J., ... y Huddleston, C. J.** (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320(5884), 1763-1768.
- Harmon, L. J., Weir, J. T., Brock, C. D., Glor, R. E. y Challenger, W.** (2008) GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, 24, 129-131.
- Healy, S. D. y Rowe, C.** (2006). A critique of comparative studies of brain size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1609), 453-464.
- Hone, D. W. E., Dyke, G. J., Haden, M. y Benton, M. J.** (2008). Body size evolution in Mesozoic birds. *Journal of evolutionary biology*, 21(2), 618-624.
- Humphrey, N. K.** (1976). The social function of intellect. En R. A. Hinde y P. P. G. Bateson (Eds.) *Growing points in ethology* (pp. 303-317). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Hunt, G. R.** (1996). Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature*, 379(6562), 249.
- Isler, K. y van Shaik, C. P.** (2006a) Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution*, 51(3), 228-243.
- Isler, K. y van Shaik, C. P.** (2006b) Metabolic costs of brain size evolution. *Biology Letters*, 2(4), 557-560.
- Isler, K. y van Shaik, C. P.** (2009) The Expensive Brain: A framework for explaining evolutionary changes in brain size. *Journal of Human Evolution*, 57(4), 392-400.
- Iwaniuk, A. N. y Arnold, K. E.** (2004). Is cooperative breeding associated with bigger brains? A comparative test in the Corvida (Passeriformes). *Ethology*, 110(3), 203-220.
- Iwaniuk, A. N. y Nelson, J. E.** (2002). Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds?. *Canadian Journal of Zoology*, 80(1), 16-23.
- Iwaniuk, A. N. y Nelson, J. E.** (2003). Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 81(12), 1913-1928.
- Jerison, H.** (1973) Evolution of the brain and intelligence. Los Angeles, CA: Academic Press.

- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. y Mooers, A. O.** (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444.
- Jiménez-Ortega, D.** (2017) Evolución del tamaño cerebral y su relación con historia de vida y longevidad en aves: una aproximación macroevolutiva (Tesis de maestría). *Universidad Nacional Autónoma de México*, Ciudad de México.
- King, B. J.** (1986). Extractive foraging and the evolution of primate intelligence. *Human evolution*, 1(4), 361.
- Kverková, K., Běliková, T., Olkowicz, S., Pavelková, Z., O’Riain, M. J., Šumbera, R., ... y Němec, P.** (2018). Sociality does not drive the evolution of large brains in eusocial African mole-rats. *Scientific reports*, 8(1), 9203.
- Lambert, M. L., Seed, A. M. y Slocombe, K. E.** (2015). A novel form of spontaneous tool use displayed by several captive greater vasa parrots (*Coracopsis vasa*). *Biology letters*, 11(12), 20150861.
- Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E. y Finkelstein, A.** (1997). Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, 53(3), 549-560.
- Lefebvre, L. y Nicolakakis, N.** (2000) Forebrain size and innovation rate in European birds: feeding, nesting and confounding variables. *Behaviour*, 137(11), 1415-1429.
- Lefebvre, L., Boire, D. y Nicolakakis, N.** (2002). Tools and brains in birds. *Behaviour*, 139(7), 939-973.
- Lefebvre, L., Reader, S. M. y Sol, D.** (2004). Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, behavior and evolution*, 63(4), 233-246.
- Martins, E. P. y Hansen, T. F.** (1997). Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *The American Naturalist*, 149(4), 646-667.
- McKinney, F.** (1986). Ecological factors influencing the social systems of migratory dabbling ducks. En D. I. Rubenstein y R. W. Wrangham (Eds.) *Ecological aspects of social evolution: birds and mammals* (pp. 153–171). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Mlikovsky, J.** (1989). Brain size in birds: 1. Tinamiformes through Ciconiiformes. *Vestnik Československa Spolecnosti Zoologicka*, 53, 33-47.
- Mlikovsky, J.** (1989). Brain size in birds: 2. Falconiformes through Gaviiformes. *Vest Cs Spolec Zool*, 53, 200-13.
- Mlikovsky, J.** (1989). Brain size in birds: 3. Columbiformes through Piciformes. *Vest Cs Spolec Zool*, 53, 252-64.
- Mlikovsky, J.** (1990). Brain size in birds: 4. Passeriformes. *Acta Soc Zool Bohemoslov*, 54, 27-37.
- Minias, P. y Podlaszczuk, P.** (2017). Longevity is associated with relative brain size in birds. *Ecology and evolution*, 7(10), 3558-3566.

- Morgan-Richards, M., Trewick, S. A., Bartosch-Härlid, A., Kardailsky, O., Phillips, M. J., McLenachan, P. A. y Penny, D.** (2008). Bird evolution: testing the Metaves clade with six new mitochondrial genomes. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 20.
- Mundry, R.** (2014). Statistical issues and assumptions of phylogenetic generalized least squares. En L. Z. Garamszegi, (Ed.), *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology* (pp. 131-153). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Nealen, P. M. y Ricklefs, R. E.** (2001). Early diversification of the avian brain: body relationship. *Journal of Zoology*, 253(3), 391-404.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G. y Petzoldt, T.** (2013). The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version*, 5(2), 1-36.
- Owens, I. P.** (2002). Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 283-293.
- Pagel, M.** (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877.
- Paradis E. y Schliep K.** (2018). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35, 526-528.
- Pérez-Barbería, F. J. y Gordon, I. J.** (2005). Gregariousness increases brain size in ungulates. *Oecologia*, 145(1), 41-52.
- Pitnick, S., Jones, K. E. y Wilkinson, G. S.** (2005). Mating system and brain size in bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1587), 719-724.
- Rabosky, D. L. y Goldberg, E. E.** (2015). Model inadequacy and mistaken inferences of trait-dependent speciation. *Systematic biology*, 64(2), 340-355.
- Reader, S. M. y Laland, K. N.** (2002) Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(7), 4436-4441.
- Revell, L. J.** (2010). Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 319-329.
- Revell, L. J. y Collar, D. C.** (2009). Phylogenetic analysis of the evolutionary correlation using likelihood. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(4), 1090-1100.
- Revell, L. J., Harmon, L. J. y Collar, D. C.** (2008). Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic biology*, 57(4), 591-601.
- Reynolds, C. W.** (1987). Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. *Computer Graphics*, 21(4). 25-34).
- Rubolini, D., Liker, A., Garamszegi, L. Z., Møller, A. P. y Saino, N.** (2015). Using the BirdTree.org website to obtain robust phylogenies for avian comparative studies: a primer. *Current Zoology*, 61(6), 959-965.

- Sayol, F., Maspons, J., Lapiedra, O., Iwaniuk, A. N., Székely, T. y Sol, D.** (2016). Environmental variation and the evolution of large brains in birds. *Nature communications*, 7, 13971.
- Schliep K. P.** (2011) phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, 27(4) 592-593.
- Schielzeth, H.** (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2), 103-113.
- Shultz, S. y Dunbar, R. I. M.** (2006). Both social and ecological factors predict ungulate brain size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1583), 207-215.
- Shultz, S. y Dunbar, R. I. M.** (2007). The evolution of the social brain: anthropoid primates contrast with other vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1624), 2429-2436.
- Shultz, S. y Dunbar, R. I. M.** (2010a) Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(50), 21582-6.
- Shultz, S. y Dunbar, R. I. M.** (2010b). Social bonds in birds are associated with brain size and contingent on the correlated evolution of life-history and increased parental investment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(1), 111-123.
- Sibley, C. G. y Ahlquist, J. E.** (1990). *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Smaers, J. B., Dechmann, D. K., Goswami, A., Soligo, C. y Safi, K.** (2012). Comparative analyses of evolutionary rates reveal different pathways to encephalization in bats, carnivorans, and primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(44), 18006-18011.
- Sol, D.** (2009a) Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Biology Letters*. 5(1), 130-133.
- Sol, D.** (2009b) The cognitive-buffer hypothesis for the evolution of large brains. En Dukas, R. y Ratcliffe, R. M. *Cognitive ecology II* (pp. 111-136), Chicago, IL: Chicago University Press.
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P. y Lefebvre, L.** (2005a). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15), 5460-5465.
- Sol, D., García, N., Iwaniuk, A., Davis, K., Meade, A., Boyle, W. A., Székely, T.** (2010). Evolutionary divergence in brain size between migratory and resident birds. *PLoS ONE*, 5(3), 1-8
- Sol, D. y Lefebvre, L.** (2000) Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. *OIKOS*, 90(3) 599–605.
- Sol, D., Lefebvre, L. y Rodríguez-Teijeiro, J. D.** (2005b). Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in temperate Palaeartic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1571), 1433-1441.
- Sol, D. y Price, T. D.** (2008). Brain size and the diversification of body size in birds. *The American Naturalist*, 172(2), 170-177.

- Sol, D., Timmerans, S. y Lefebvre, L.** (2002) Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour*, 63(3), 495-502.
- Striedter, G. F.** (2005) Principles of Brain Evolution. Sunderland, MA: Sinauer.
- Suchard, M. A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D. L., Drummond, A. J. y Rambaut, A.** (2018). Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution*, 4(1), vey016.
- Symonds, M. R. y Blomberg, S. P.** (2014). A primer on phylogenetic generalised least squares. En Garamszegi L. Z. (Ed.), *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology* (pp. 105-130). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Thomas, G. H. y Freckleton, R. P.** (2012). MOTMOT: models of trait macroevolution on trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(1), 145-151.
- Thomas, G. H., Freckleton, R. P. y Székely, T.** (2006). Comparative analyses of the influence of developmental mode on phenotypic diversification rates in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1594), 1619-1624.
- Tsuboi, M., Husby, A., Kotrschal, A. Hayward, A., Buechel, S. D., Zidar, J., Løvlie, H. y Kolm, N.** (2015) Comparative support for the expensive tissue hypothesis: Big brains are correlated with smaller gut and greater parental investment in Lake Tanganyika cichlids. *Evolution*, 69(1), 190-200.
- Tullberg, B. S., Ah-King, M. y Temrin, H.** (2002). Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 251-257.
- Van Schaik, C. P., Isler, K. y Burkart, J. M.** (2012). Explaining brain size variation: from social to cultural brain. *Trends in cognitive sciences*, 16(5), 277-284.
- West, R. J.** (2014). The evolution of large brain size in birds is related to social, not genetic, monogamy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(3), 668-678.
- Whiten, A. y Byrne, R. W.** (Eds.). (1997). *Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations* (vol. 2). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Whiten, A. y Byrne, R. W.** (1988). Tactical deception in primates. *Behavioral and brain sciences*, 11(2), 233-244.
- Winkler, H., Leisler, B. y Bernroider, G.** (2004). Ecological constraints on the evolution of avian brains. *Journal of Ornithology*, 145(3), 238-244.

ANEXO

PGLS

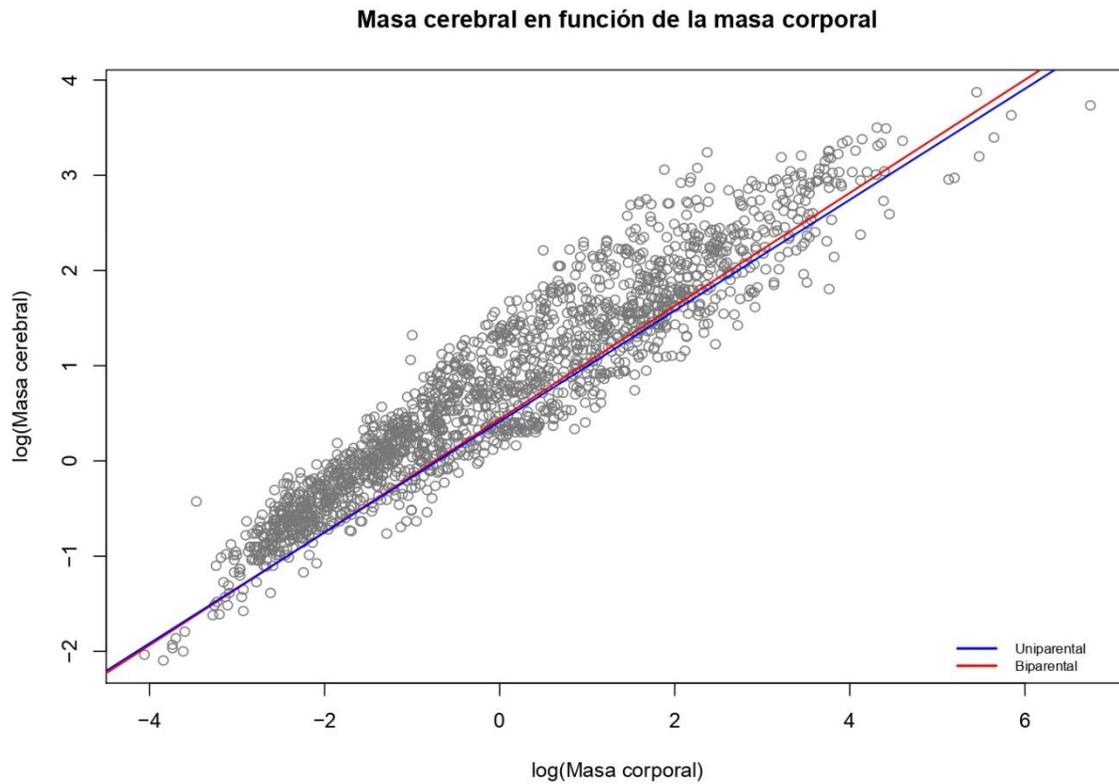


Figura S1. Efecto del tipo de cuidado parental sobre la masa cerebral, controlando por la masa corporal, obtenido con la filogenia de Hackett y codificando el tipo de cuidado parental en dos categorías. Las líneas de tendencia corresponden a los coeficientes del PGLS.

Coeficientes	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de P
Cuidado biparental	0.439	0.097	4.535	< 0.001
Masa corporal	0.594	0.006	102.821	< 0.001
Cuidado uniparental	-0.026	0.020	-1.335	0.182
Interacción	-0.011	0.010	-1.155	0.248

Tabla S1. Resultados de PGLS del efecto del tipo de cuidado parental sobre la masa cerebral, controlando por la masa corporal, obtenido con la filogenia de Hackett y codificando el tipo de cuidado parental como un rasgo binario. En negritas, valores de P significativos. $\lambda = 0.870$ (0.840 - 0.895 I.C.). $R^2 = 0.862$.

Masa cerebral en función de la masa corporal

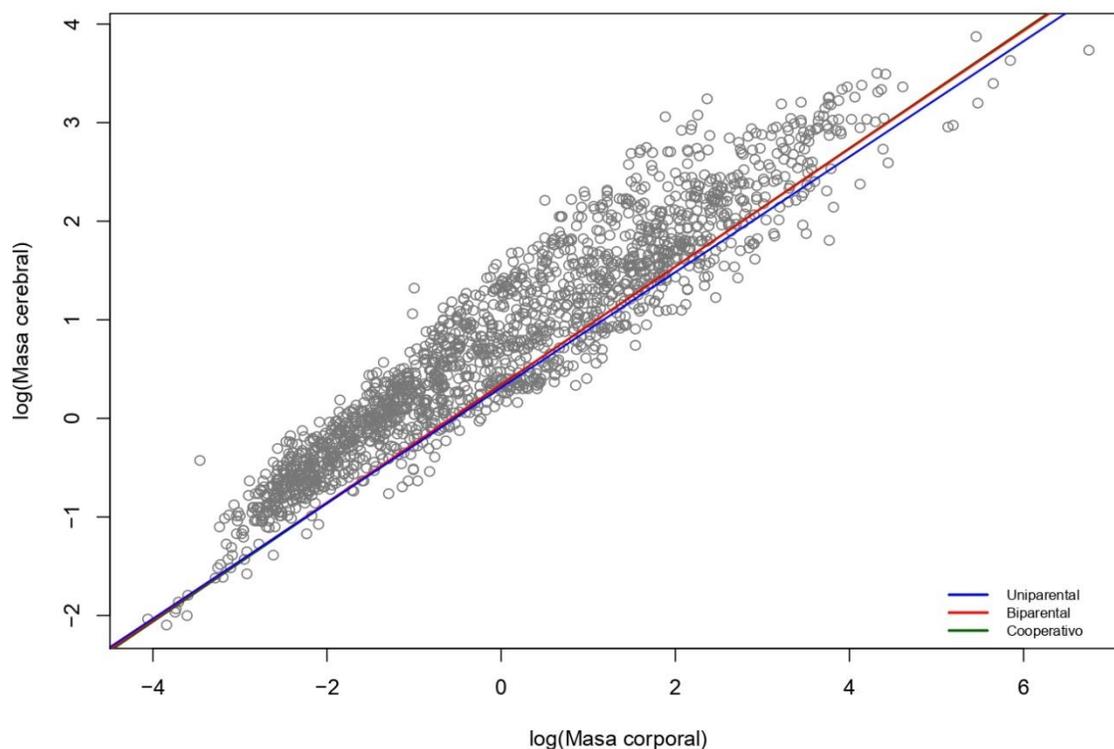


Figura S2. Efecto del tipo de cuidado parental sobre la masa cerebral, controlando por la masa corporal, obtenido con la filogenia de Ericson y codificando el tipo de cuidado parental en tres categorías. Las líneas de tendencia corresponden a los coeficientes del PGLS.

Coefficientes	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de P
Cuidado cooperativo	0.339	0.114	2.968	0.003
Masa corporal	0.600	0.010	62.032	< 0.001
Cuidado biparental	0.005	0.015	0.323	0.750
Interacción	-0.003	0.009	-0.328	0.742
Cuidado uniparental	-0.028	0.024	-1.140	0.254
Interacción	-0.015	0.012	-1.185	0.236

Tabla S2. Resultados de PGLS del efecto del tipo de cuidado parental sobre la masa cerebral, controlando por la masa corporal, obtenido con la filogenia de Ericson y codificando el tipo de cuidado parental como un rasgo con tres categorías. En negritas, valores de P significativos. $\lambda = 0.890$ (0.865 - 0.912 I.C.). $R^2 = 0.860$.

Masa cerebral en función de la masa corporal

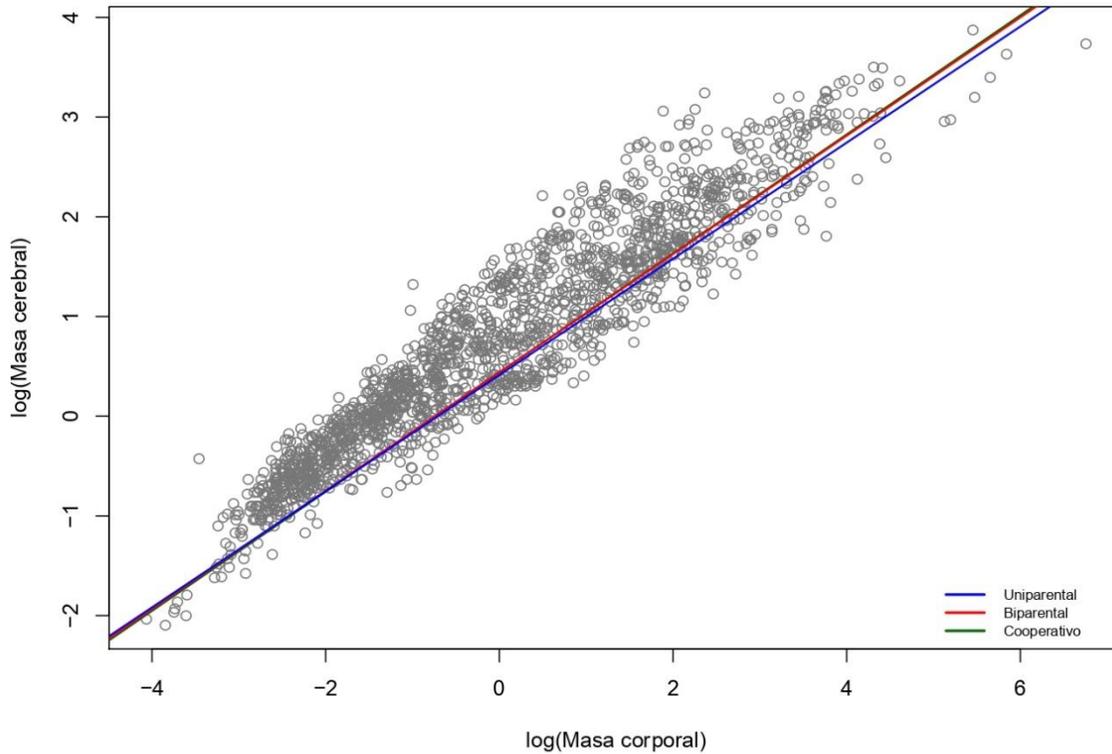


Figura S3. Efecto del tipo de cuidado parental sobre la masa cerebral, controlando por la masa corporal, obtenido con la filogenia de Hackett y codificando el tipo de cuidado parental en tres categorías. Las líneas de tendencia corresponden a los coeficientes del PGLS.

Coefficientes	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de P
Cuidado cooperativo	0.436	0.098	4.461	< 0.001
Masa corporal	0.597	0.010	61.492	< 0.001
Cuidado biparental	0.003	0.015	0.216	0.829
Interacción	-0.004	0.009	-0.435	0.664
Cuidado uniparental	-0.024	0.024	-0.980	0.327
Interacción	-0.015	0.012	-1.180	0.238

Tabla S3. Resultados de PGLS del efecto del tipo de cuidado parental sobre la masa cerebral, controlando por la masa corporal, obtenido con la filogenia de Hackett y codificando el tipo de cuidado parental como un rasgo con tres categorías. En negritas, valores de P significativos. $\lambda = 0.870$ (0.840 - 0.895 I.C.). $R^2 = 0.862$.

Tasas de evolución fenotípica

Cuidado parental	Modelo	λ	Tasas (I.C.)			Likelihood ratio test (p)
			Uniparental	Biparental	Cooperativo	
Tres categorías	Masa corporal	0.985	0.642 (0.627 - 2.842)	0.836 (0.192 - 0.872)	1 (0.297 - 1.049)	<0.001
	Masa cerebral	0.988	0.813 (0.782 - 1.794)	1.116 (0.533 - 1.202)	1 (0.481 - 1.079)	0.017

Tabla S4. Resultados de los modelos de tasas de evolución fenotípica obtenidos con la filogenia de *Ericson*, codificando el tipo de cuidado parental en tres categorías. Entre paréntesis, se muestran los intervalos de confianza alrededor de las tasas de evolución fenotípica. Likelihood ratio test (Prueba de razón de máxima verosimilitud) = modelo de tasas diferentes vs. modelo de tasas iguales; en negritas, valores de p significativos.

Cuidado parental	Modelo	λ	Tasas (I.C.)			Likelihood ratio test (p)
			Uniparental	Biparental	Cooperativo	
Binario	Masa corporal	0.985	0.500 (0.394 - 0.630)	1 (0.795 - 1.270)	/	<0.001
	Masa cerebral	0.988	0.662 (0.530 - 0.857)	1 (0.772 - 1.250)	/	<0.001
Tres categorías	Masa corporal	0.985	0.642 (0.627 - 2.842)	0.836 (0.192 - 0.872)	1 (0.297 - 1.049)	<0.001
	Masa cerebral	0.987	0.722 (0.322 - 0.771)	0.616 (0.584 - 1.146)	1 (0.703 - 1.186)	<0.001

Tabla S5. Resultados de los modelos de tasas de evolución fenotípica obtenidos con la filogenia de *Hackett*. Entre paréntesis, se muestran los intervalos de confianza alrededor de las tasas de evolución fenotípica. Likelihood ratio test (Prueba de razón de máxima verosimilitud) = modelo de tasas diferentes vs. modelo de tasas iguales; en negritas, valores de p significativos.