



Mucho más que plumas

Joan Carles Senar

Monografies

del Museu de Ciències Naturals



n° 2

any 2004

Mucho más que plumas

Institut de museu de
cultura: **ciències naturals**
Institut Botànic de Barcelona

Mucho más que plumas

J. C. Senar



Diseny de la coberta: Fons Gràfic
Fotografia de la coberta: J. C. Senar

Monografies del Museu de Ciències Naturals 2, 2004

Mucho más que plumas

J. C. Senar

Editor: A. Omedes

Dibuixos: J. Domènech

Figures: J. Domènech i J. C. Senar

Edició: Institut de Cultura de Barcelona, Ajuntament de Barcelona
© 2004, Museu de Ciències Naturals, Institut de Cultura, Ajuntament de Barcelona

Maquetació: Montse Ferrer

Fotomecànica i impressió: Sociedad Cooperativa Librería General, S. A.

ISSN: 1695-8950

Depòsit legal: Z-339-2003

A qui més he estimat i a qui més estimo

Presentación

El mundo es un lugar repleto de color: desde los peces damisela deslizándose fugazmente entre los arrecifes de coral, hasta las mariposas libando el néctar de las flores, o las paradas nupciales de las aves del paraíso. La mayoría de nosotros damos por sentado que el mundo es un lugar multicolor. Nuestros recuerdos de la infancia incluyen el color como una de las múltiples características de esa etapa inolvidable. Ahora bien, ¿por qué el color está presente en todas partes? ¿Por qué las aves presentan unos colores tan vivos? ¿Por qué algunos colores son más frecuentes que otros? ¿Por qué no existe prácticamente ninguna diferencia entre los colores de ciertos rasgos —como las plumas oscuras que sobresalen en los extremos de las alas— y en cambio se produce una diferencia abismal en el color y las pautas cromáticas de otros, como los que caracterizan la cabeza de las aves, que pueden presentar anillos perioculares, líneas oculares, líneas superciliares, manchas en las plumas de la coronilla —ya sean ocultas o visibles—, bandas mostachales, o los contrastados colores vivos del lorum o del cuello? ¿Por qué en algunas aves se dan algunas de estas características, todas a la vez o ninguna de ellas? ¿Por qué existen tantos colores y variaciones? Este es el tema de investigación llevado a cabo por el Dr. Senar y de este conciso, aunque provocativo libro.

Sobre el color de las aves se han llevado a término numerosos estudios, y el Dr. Senar ha realizado un excelente trabajo de destilación de los conceptos clave de la amplia literatura existente. Pero su libro no se limita a presentar una recopilación de las principales ideas, acompañadas de fascinantes ejemplos, sino que también introduce al lector en el proceso científico: la anatomía, desarrollo y terminología de las plumas, así como la medición del color y de las pautas cromáticas. Provisto de estos conocimientos básicos, el lector es invitado a considerar las distintas hipótesis propuestas para explicar el color. El autor nos describe el color y las pautas cromáticas, plantea una pregunta y da al lector la oportunidad de detenerse y reflexionar sobre su posible función, y anticiparse así a las observaciones y manipulaciones experimentales que han conducido a los ornitólogos a los conocimientos actuales, por ejemplo, sobre la longitud o las manchas de color que presenta la cola de la Golondrina (*Hirundo rustica*) o la variación en la reflectancia ultravioleta de las plumas del píleo del Herrerillo común (*Parus caeruleus*). Esto convierte al libro en una lectura fascinante, que estimula a la reflexión. El Dr. Senar consigue introducir al lector en el proceso y el debate científico, en el intercambio de ideas y en la emoción compartida que envuelve a la ciencia.

El autor proporciona una breve síntesis de las funciones estructurales y fisiológicas del color, funciones que dependen de las propiedades químicas de las melaninas, los carotenos y las porfirinas. Estas pautas cromáticas reflejan las principales necesidades estructurales y fisiológicas del organismo. Así, por ejemplo, la abrasión que producen las partículas transportadas por el aire puede dañar gravemente las plumas de vuelo entre una muda y la siguiente. Puesto que el plumaje rico en melanina es más resistente a este tipo de abrasión, las plumas de vuelo de la mayoría de las aves son melánicas, por lo que adquieren una tonalidad negra o marrón oscuro.

El tema central de este libro es la transmisión de señales por medio del color y de las pautas cromáticas. Dado que la mayoría de las investigaciones —incluida la desarrollada por el Dr. Senar— han abordado el color como una señal, el centrarse en este aspecto resulta muy apropiado y emocionante a la vez. Las aves, al igual que nosotros, son animales visuales, por lo que emplean el color y las pautas cromáticas para establecer relaciones de dominancia, atraer pareja y alejar a los rivales.

La evolución es el proceso que permite la aparición y elaboración de señales, pero la pregunta clave es: ¿qué fuerzas selectivas condujeron —y conducen— a la aparición de determinados colores y pautas cromáticas?, no sólo en el ámbito de una especie concreta —como puede ser el babero negro del gorrión común (*Passer domesticus*)—, sino también dentro de cada familia o incluso dentro de un marco más amplio, por ejemplo las manchas de color claro que observamos en las plumas exteriores de la cola de numerosas especies de aves. El Dr. Senar explica los métodos y resultados de los experimentos realizados para que el lector pueda comparar su interpretación con la defendida por los científicos, pero además también plantea otras hipótesis alternativas. Por ejemplo, las supuestas señales de dominancia ¿representan únicamente correlaciones con la edad y el sexo, que a su vez se correlacionan con la dominancia? ¿Y qué podemos decir acerca del engaño, de esas señales que exageran el estatus de un individuo? La presentación de las distintas alternativas ofrece al lector la oportunidad de apreciar la complejidad de las fuerzas selectivas y la dificultad que entraña diseñar experimentos claros y concluyentes. De un modo similar, el autor presenta las múltiples hipótesis que abordan la selección sexual y la maduración retrasada del plumaje, facilitando de este modo al lector, la comprensión de los distintos temas tratados y una mejor apreciación de los elegantes experimentos que se han utilizado para formular y defender algunas de esta hipótesis. El camuflaje se trata en un capítulo aparte, pero el Dr. Senar no sólo se centra en los colores de la presa, que constituyen el objeto de numerosas investigaciones, sino también en el color de los depredadores, cuyo estudio ha sido objeto de una atención mucho menor. La interpretación del color como un bioindicador constituye un innovador planteamiento que se propone hacia el final del libro. Ésta es la primera vez que se me he planteado esta posibilidad, pero, tal y como señala el autor, si las aves determinan la calidad del hábitat por el color de la pareja potencial que vive en el mismo, no cabe duda alguna de que nosotros también deberíamos ser capaces de determinar la calidad de un hábitat empleando medios similares. A lo largo de todo el libro se describen experimentos que nos permiten evaluar este planteamiento.

El libro concluye con un elocuente llamamiento a recordar que los colores y las pautas cromáticas son algo más que la suma de las distintas hipótesis, que las fuerzas selectivas interactúan entre sí para producir colores y pautas cromáticas que constituyen un compromiso, que el reduccionismo representado por hipótesis y experimentos individuales debe interpretarse tomando en consideración la totalidad del color y de las pautas cromáticas, así como las numerosas, distintas y a menudo contradictorias funciones que desempeñan los colores de las aves a lo largo de todo su ciclo vital.

Dr. Edward. H. Burtt, Jr.
Profesor de Zoología de la Cincinnati Conference
Ohio Wesleyan University
5 de junio de 2004

Presentation

The world is a colorful place whether you are watching damselfish darting about a coral reef, butterflies sipping nectar from flowers, or courtship displays of birds of paradise. Most of us accept a colorful world without question. Our earliest memories include color as one of many features of that memorable event, but why is color ubiquitous? Why are birds so colorful? Why are some colors more common than others? Why is there little variation in the color of some features, for example the dark feathers of the wing tips, and riotous variation in the color and pattern of other features, for example the head which may have eye rings, eye lines, eyebrow stripes, crown patches that can be hidden or exposed, moustache marks, contrastingly colored lores or throat, some of these marks, all of them or none of them. How did all this color and variation come to be? That is the subject of Dr. Senar's research and of this concise, thought-provoking book.

Studies of avian color are numerous and Dr. Senar does an excellent job of distilling the core concepts from the vast literature, but his book is more than a distillation supported by fascinating examples. Dr. Senar introduces the reader to the process of science; the anatomy, development, and terminology of feathers; and the measurement of color and pattern. Equipped with this basic knowledge the reader is invited to consider the different hypotheses that have been suggested to explain color. Dr. Senar describes the color and pattern, poses the question, and the reader has an opportunity to pause and think about the potential function of the color and pattern, to anticipate the observations and experimental manipulations that led ornithologists to our current understanding of, for example, the Swallow's (*Hirundo rustica*) tail spots and streamers or the variation in the ultraviolet reflectance of the Blue Tit's (*Parus cerulea*) crown feathers. This makes the book exciting to read and ponder. Dr. Senar has succeeded in bringing the reader into the scientific process, into the ongoing discussion, the exchange of ideas, and into the shared excitement that attends science.

Dr. Senar provides a brief overview of what I consider the structural and physiological functions of color. These functions depend on the chemical properties of melanins, carotenes, and porphyrins. The predicted patterns of color reflect underlying structural and physiological needs of the organism. For example, abrasion by airborne particles can severely damage flight feathers between molts. Since feathers with melanin are more resistant to abrasion by airborne particles, the flight feathers of most birds are melanic, which turns them black or dark brown.

The heart of the book is the transmission of signals by the color and pattern of color. As most research, including that of Dr. Senar, has dealt with color as a signal, focus on this aspect is appropriate and exciting. Birds, like us, are visual animals and their colors and patterns of color are used to express dominance, attract mates, and repel rivals.

Evolution is the process by which signals appear and are elaborated, but the question is what were and are the selective forces that led to particular colors and patterns, not only within species, for example the black bib of the House Sparrow (*Passer domestica*), but also within families or more broadly, for example the light colored spots that occur on the outer tail feathers of many species of birds. Dr. Senar not only explains the methods and results of experiments so that the reader can compare his or her interpretation with

that of the scientists, but he also raises alternative hypotheses. For example, are so-called dominance signals simply correlations with age and sex, which are also correlated with dominance? And what of cheating, signals that exaggerate the owner's status? Presentation of the alternatives gives the reader a chance to appreciate the complexity of the selective forces and the difficulty of designing clean, conclusive experiments. Similarly Dr. Senar presents the many hypotheses that address sexual selection and delayed plumage maturity thereby enriching the reader's understanding of the topics and appreciation of the elegant experiments that have been used to tease apart some of the hypotheses. Camouflage is considered in a separate chapter, but Dr. Senar addresses not only colors of the prey, which are the subject of much study, but also the color of predators, which is far less studied. Consideration of color as a bioindicator is a novel approach advocated toward the close of the book. This is the first time I have been asked to consider this possibility, but, as Dr. Senar points out, if birds assess the quality of the habitat by the color of the potential mate which occupies the habitat, then certainly we should be able to measure habitat quality by similar means. As throughout the book, Dr. Senar describes experiments that allow the reader to evaluate this approach.

The book closes with an eloquent plea to remember that the colors and patterns of color are more than the sum of the hypotheses, that the selective forces interact to produce colors and patterns that are a compromise, that reductionism as represented by individual hypotheses and experiments needs to be grounded in consideration of the totality of color and pattern and the many different, often conflicting functions that avian colors must perform throughout the life of the bird.

Dr. Edward H. Burtt, Jr.
Cincinnati Conference Professor of Zoology
Ohio Wesleyan University
5 June 2004

Índice

Prólogo	13
Agradecimientos	15
1. La importancia del plumaje: algunas nociones generales	19
Tipos de plumas	19
El color de los pájaros	22
El cuidado del plumaje	23
El color, un aliado en el cuidado de las plumas	24
La muda, un esfuerzo necesario	25
Aprovechar el desgaste de las plumas	28
2. Introducción al método científico	33
El arte de formular preguntas	33
Sobre los datos y las variables	34
Dos formas de buscar respuestas: el método inductivo frente al hipotético–deductivo	34
Análisis de diferencias y tendencias frente a trabajos experimentales	36
Los principios del diseño experimental: qué medir y qué manipular	38
La utilización de controles	42
Las variables secundarias	42
La necesidad de replicar los experimentos	44
Experimentos naturales y diseños <i>quasi</i> experimentales	45
Diseños avanzados	47
Decálogo del investigador	47
3. ¿Cómo se mide el plumaje?	51
La medición del color	51
La medición del tamaño de las manchas de color	53
La medición de la muda	55
El crecimiento de las plumas y la <i>ptilocronología</i>	61
4. Señales de dominancia	65
¿Señalización de dominancia o reconocimiento individual?	66
¿Señal de estatus o simple correlación?	71
¿Señales de dominancia o indicadores de sexo y edad?	78
Los individuos de mancha más grande no siempre ganan	78
¿Por qué no hay individuos mentirosos?	81
Conclusión	83
Otros contextos sociales	84

5. Escoger pareja	87
Un color brillante es señal de buena salud	88
"A perro flaco todo son pulgas"	90
Las hembras saben lo que hacen	93
¿Qué cualidades valora una hembra a la hora de escoger pareja?	100
¿Seduca la dominancia a las hembras?	109
¿Los machos también eligen?	110
Elecciones que no vemos	111
Teorías sobre la selección de pareja y su evolución	112
El fantasma de la mentira	113
Resumen y conclusión	117
6. Maduración retrasada del plumaje	121
Machos de primer año vestidos de hembra	122
Machos de primer año vestidos con "piel de cordero"	126
Machos de primer año vestidos de jóvenes	126
Machos de primer año vestidos de adultos	128
Machos de primer año crípticos	130
Hipótesis no adaptativas	131
¿Adaptación al invierno o a la primavera?	132
¿Qué condiciones favorecieron que apareciera la MRP?	133
Resumen	134
7. Cazadores y cazados	139
Plumaje para esconderse	140
Plumaje coloreado: ¿señal de mal sabor?	141
En los pájaros, el mimetismo del plumaje ¡brilla por su ausencia!	142
El riesgo de tener un plumaje atractivo	142
La hipótesis de las presas no provechosas	144
Los colores del cazador	146
Resumen.....	147
8. El plumaje como bioindicador de calidad ambiental	151
La polución y el amarillo de los carboneros	152
Asimetría fluctuante: la cola de las golondrinas de Chernobyl	154
Las barras de crecimiento de la cola	154
Un campo prometedor	156
9. Mucho más que plumas	159
¿Qué sabemos y qué nos queda por aprender?	159
Referencias	163
Lista de nombres comunes y científicos	189

Prólogo

Cuando vemos por primera vez a una persona, el aspecto que le da su vestido nos proporciona una inmediata e importante información sobre ella. El plumaje es el vestido en el que se envuelven las aves, así como el principal componente que determina su imagen. Este libro trata de los mensajes que el plumaje puede transmitir, tanto a sus congéneres como a otras especies y a nosotros los humanos. Estos mensajes pueden ser diversos: informan sobre la condición física de los individuos, su habilidad para encontrar alimento, la calidad de la zona donde habitan y se desarrollan, si son portadores o no de parásitos, si son dominantes o subordinados dentro de su especie, a qué sexo pertenecen, qué edad tienen, etcétera. Los diferentes capítulos de esta obra se han organizado de forma que reflejen los principales tipos de mensajes.

En el primer capítulo se explica qué son las plumas, los diferentes tipos que existen y cómo se forman. El segundo es una introducción al método científico y al diseño experimental. En el tercero se describen las principales variables a considerar y la mejor manera de medirlas, como el color del plumaje o la velocidad de la muda. Existen gran número de publicaciones con abundante información sobre resultados científicos, pero pocas explican el proceso empleado para llegar a obtener estos resultados, lo que hace que la ciencia se convierta en una disciplina ajena y distante. El principal objetivo de los tres primeros capítulos es aproximar los científicos y el trabajo que estos realizan a los lectores y proporcionarles, mediante un texto de carácter divulgativo, los principales rasgos del llamado proceso científico. Esta información se encuentra generalmente en libros muy especializados, donde las explicaciones son frecuentemente muy teóricas o demasiado generales. En estos tres primeros capítulos se tratan aspectos de nomenclatura y se explican los procesos básicos para una buena comprensión de los restantes contenidos del libro.

Del cuarto al séptimo capítulo se profundiza en los diferentes mensajes que el plumaje puede transmitir. En el capítulo cuarto se estudia la función del plumaje como señalizador de estatus social. El quinto analiza el valor del plumaje como ornamento y cómo puede ser utilizado por las hembras para escoger pareja; este es el capítulo más largo, debido a que la selección sexual es uno de los campos más estudiados en ecoetología. El sexto capítulo trata de la evolución del plumaje característico de los machos durante su primer año de vida, durante el cual es más parecido al de las hembras y el de los individuos juveniles que al de los machos adultos; este capítulo es, en parte, una prolongación del de selección sexual, pero al estar también muy relacionado con el de señalización de estatus ha sido preferible dedicarle un apartado independiente. Es este un tema muy complejo y controvertido, en el que las hipótesis frecuentemente se solapan.

Creo que esta complejidad es útil para que el lector se concientice de que en ciencia nunca nada está resuelto por completo.

El séptimo capítulo trata del valor comunicativo del plumaje entre especies, especialmente entre predador y presa. El octavo nos introduce en la vertiente aplicada de los estudios del plumaje. El razonamiento es muy simple: si un ave puede descifrar a través del plumaje de un congénere su estado de salud y la cualidad de la zona donde vive, de igual forma podemos nosotros utilizar el color y la forma de las plumas como bioindicadores de la calidad del medio.

En el noveno y último capítulo se efectúa una recapitulación de los apartados anteriores, llegando a la conclusión de que al igual que un bosque es mucho más que los árboles que lo componen, el plumaje es mucho más que plumas. Pretende llamar la atención del lector sobre algunos aspectos aún no resueltos y en los que todavía queda mucho camino por recorrer, enfatizando el hecho de que cada pregunta que se responde genera otras muchas nuevas, siendo este uno de los motores principales que da continuidad a la ciencia.

En el texto aparecen muchos ejemplos basados en unas pocas especies: gorriones, golondrinas, papamoscas, carboneros y lúganos, por ser estas especies las más estudiadas y, por lo tanto, las que nos proporcionan los ejemplos más completos y claros.

En ecoetología, la mayoría de textos se dedican a explicar conceptos y hechos. Yo he preferido dar además los detalles de los diferentes experimentos y de las aproximaciones utilizadas para llegar a estos resultados, es decir los procedimientos y métodos. Para que el texto resulte más ligero, parte de la información metodológica ha sido descrita a pie de figuras y del mismo modo he introducido también una gran cantidad de bibliografía. La ciencia se basa en aportar nuevas ideas y datos sobre los conocimientos obtenidos con anterioridad, y su rigor precisa que las afirmaciones estén apoyadas por datos propios o ajenos, convenientemente referenciados; con ello pretendo familiarizar al lector con esta práctica científica. Leyendo libros de divulgación me he encontrado con conceptos y ejemplos muy interesantes, de los que me hubiera gustado poder obtener mas información. Utilizando un gran número de referencias quiero evitar que mis lectores sientan esta frustración. Por último, quiero añadir que la citación es también un justo reconocimiento al trabajo de otros investigadores, sin los cuales, ni este libro ni muchos otros hubieran sido posibles.

Dr. J. C. Senar

Museu de Ciències Naturals de la Ciutadella

Agradecimientos

Quiero dar las gracias, en primer lugar, a mi madre, Margarita Jordá, por su constante apoyo y cariño. A mi padre, Fernando Senar, por introducirme en la técnica de la medición del color. A mi amigo Toni Borrás, por ser mi primer maestro en el mundo de las aves y por haber leído el manuscrito, ayudándome a conseguir que los puntos oscuros no lo fuesen tanto. A Lluïsa Arroyo, por haberse leído el texto una y otra vez, así como por sus comentarios que contribuirán a que los lectores puedan digerir este libro un poco mejor. A Jordi Domènech, por aceptar realizar las ilustraciones y por todos sus comentarios sobre el libro. A Edward Burt por escribir la presentación. A Jordi Figuerola, que también me ha proporcionado sugerencias para mejorar algunas partes del libro. A todos mis compañeros, que han trabajado conmigo para investigar el porqué del comportamiento de los pájaros, porque con ellos he compartido no solamente conocimientos y fatigas sino también amistad: Lluïsa Arroyo, David y Lluís Boné, Toni Borrás, Juli Broggi, Josep y Toni Cabrera, Montse Camerino, Xevi Colomer, Jordi Domènech, Jordi Figuerola, Jordi Pascual, Anna Serra, Didac Valera y Ester Vilamajor. Al Museu de Ciències Naturals de la Ciutadella por su apoyo. Por último, quiero dar las gracias a todos aquellos investigadores que amablemente me han proporcionado sus fotos. Este libro ha sido escrito durante el proyecto de investigación BOS 2000–0141, financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología.



1.
La
importancia
del
plumaje:
algunas
nociones
generales

1. La importancia del plumaje: algunas nociones generales

Las plumas son la característica más obvia de las aves. Al igual que el pelo en los mamíferos, suponen un gran avance evolutivo respecto a las escamas de los reptiles, ya que permiten un perfecto aislamiento térmico. Este aislamiento es muy importante para mantener constante la temperatura del organismo (homeotermia) y, de este modo, poder dar el paso evolutivo de aumentar el metabolismo que permite una mayor independencia del ambiente y realizar actividades energéticamente tan costosas como el vuelo. La cualidad más importante de la pluma es que consigue un perfecto aislamiento, manteniendo una gran flexibilidad y un mínimo peso, aspectos básicos que facilitan el vuelo. El plumaje también protege a las aves de la radiación solar y del agua. En algunos grupos concretos, el plumaje puede servir para otras funciones como regular la flotabilidad, como en el caso de los patos y ocas, producir sonido, como en los chotacabras y las agachadizas, transportar agua, como las gangas, aumentar la audición, en algunas rapaces nocturnas, dar soporte mecánico, como en el caso de las colas de los picos y los agateadores, aumentar la sensibilidad táctil de los kiwis, o ayudar en la digestión de los alimentos en algunos zampullines (Jenni & Winkler, 1994a).

El plumaje es también el principal responsable de la figura, color y forma de los pájaros, adquiriendo una importante funcionalidad en la comunicación entre individuos y en su camuflaje (Butcher & Rohwer, 1989; Savalli, 1995). El plumaje sirve para señalar la calidad de un individuo, atraer posibles parejas, defender su territorio y esconderse de los predadores. Es de estos aspectos de los que tratará fundamentalmente este libro.

Tipos de plumas

Una pluma típica está formada por una estructura central en forma de mástil, llamada *cañón*. La parte central del cañón se llama *cálamo* y el resto *raquis*. A cada lado del raquis salen, en forma de velas, hileras de pequeñas ramificaciones

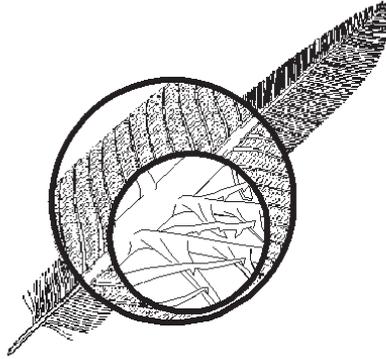


Fig 1.1 – Representación esquemática y ampliada de la estructura de una pluma. Se muestra una parte del raquis y de dos bárbulas. Se puede ver que la parte más próxima a las bárbulas presenta una estructura curvada donde se insertan las bárbulas distales en forma de ganchitos. Para aumentar la claridad de la figura, las bárbulas se han dibujado más espaciadas de lo que realmente están. (Dibujo basado en Ginn & Melville, 1983a.)

paralelas llamadas *barbas*. De cada barba salen dos hileras de ramitas más pequeñas, las *bárbulas*. Estas bárbulas tienen diferentes estructuras según de qué lado de la barba salgan: las que salen en dirección a la punta de la pluma son planas, con unos pequeños ganchitos (*barbicelos*) que miran hacia abajo; las que salen hacia la base de la pluma tienen forma de canal, con unas pequeñas protuberancias donde encajan los barbicelos de la barba contigua. De esta manera se forma un entramado plano que es la esencia de la pluma (fig. 1.1). Las barbas de la parte inferior de la pluma tienen sus bárbulas no entrelazadas y muy sedosas, llamadas *bárbulas plumáceas*. La estructura de estas bárbulas es muy variable, hasta el punto que puede ser utilizada para identificar especies a partir de restos de plumas (Ginn & Melville, 1983a).

Debido a que el plumaje tiene diferentes funciones, existen diferentes tipos de plumas, cada una especializada en una función. Las *plumas de contorno* responden al esquema básico descrito anteriormente. Forman el recubrimiento de la cabeza, el cuerpo y las plumas de vuelo del ala y cola (fig. 1.2). Las *semiplumas* son muy similares a las plumas de contorno del cuerpo, excepto en que todas sus bárbulas son plumáceas. Generalmente se encuentran mezcladas con las plumas de contorno, especialmente donde finalizan las llamadas líneas de plumas (ver más adelante). El *plumón*, que aparece también en la misma posición de las semiplumas excepto en los pollos en los que este es la pluma principal, es enteramente plumáceo y tienen un raquis muy pequeño, de forma que todas las barbas salen aproximadamente del mismo punto al final del cálamo. Las *plumas empolvadoras* están formadas por unos filamentos largos y finos que salen del cálamo y están en constante crecimiento. La punta se rompe con facilidad produciendo una especie de polvillo que es utilizado por

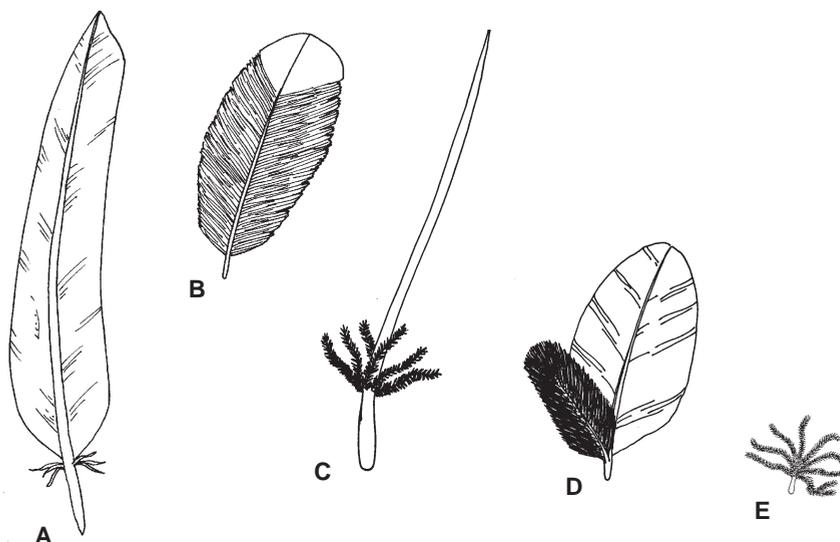


Fig. 1.2 – Principales tipos de plumas: A. Pluma de vuelo típica; B. Pluma de contorno del cuerpo; C. Sierra; D. Semipluma; E. Plumón. (Dibujo basado en Ginn & Melville, 1983a.)

las aves, especialmente los ardéidos, para impermeabilizar el plumaje. Las *sierras* son unas plumas de contorno formadas por un largo cañón, normalmente sin bárbulas; se localizan alrededor de los agujeros de la nariz (*nostrilos*), la boca y los ojos. Las *filoplumas* tienen una apariencia parecida a la de los pelos de los mamíferos y se encuentran directamente asociadas a las plumas de contorno. Se distinguen dos tipos de filoplumas: uno formado por un filamento largo con una especie de plumero de bárbulas en la punta, que se encuentra mezclado y escondido entre las plumas del cuerpo, y otro formado por unos hilos que sobresalen por encima de las plumas del cuerpo, especialmente en la zona de la nuca y en la parte superior de la espalda. En algunas especies las filoplumas forman una especie de crin característica. Existen además otros tipos de plumas con características intermedias a las descritas.

Las plumas no crecen por igual por todo el cuerpo del pájaro, sino que se distribuyen en diferentes franjas nombradas pterilas, que se alternan con las zonas apterilas, donde faltan plumas o solamente aparecen semiplumas. Estas dos zonas alternativas no son visibles desde el exterior, ya que las plumas de una u otra zona pterila entran en contacto, formando una cobertura uniforme de plumas. La forma de estas franjas es muy variable y ha sido utilizada como criterio taxonómico para diferenciar unas especies de otras.

Las plumas reciben diferentes nombres según la parte del cuerpo donde se encuentran (fig. 1.3).

El color de los pájaros

El color de los pájaros depende de la estructura de las plumas y del color de los pigmentos y otras sustancias depositadas en ellas (Prum, 1999). Los colores estructurales pueden ser de tres tipos: el blanco de las plumas no pigmentadas, los colores iridiscentes y los colores no iridiscentes (Prum, 1999). Los colores iridiscentes cambian de tonalidad según el ángulo desde donde se observen. Es el caso del plumaje de la urraca, que puede visualizarse como color negro, verde o azul metalizado, o el del estornino (foto 1). **La estructura responsable de la iridiscencia está en las bárbulas que, con una especial curvatura, reflejan la luz.** Para imaginarnos los efectos ópticos de una superficie curvada recordemos las irisaciones de la pared de una pompa de jabón. En los colores estructurales no iridiscentes, como pueden ser el color azul, verde o ultravioleta, la luz responsable del color es reflejada por unas estructuras especializadas de las barbas (Vevers, 1982; Prum, 1999). En el caso de las plumas azules, la estructura responsable del color son unas células especiales incoloras y llenas de aire, con un fondo oscuro bajo las mismas. Encima de todas estas células hay una capa cortical incolora (Heinroth, 1979). Si la capa cortical está pigmentada de amarillo, el color de las plumas que aparecerá será verde. Si una pluma azul o verde se moja mucho, de manera que las células especiales pierden el aire, la pluma pasa a tener una apariencia oscura, lo que acentúa la gran importancia que ejerce sobre el color la presencia de aire dentro de estas células (Heinroth, 1979).

Las coloraciones pigmentadas pueden ser producidas por tres tipos principales de pigmentos: las melaninas, los carotenos y las porfirinas (Dorst, 1976). **La melanina es la responsable de los colores negros, grises, marrones, marrones rojizos y algunos amarillos pálidos,** siendo sintetizada por el pájaro a partir de diferentes aminoácidos como la tirosina, el triptófano y la fenilalanina. La melanina es segregada por unas células especializadas en la producción de estos pigmentos (melanocitos) y se deposita en la pluma en forma de gránulos durante su crecimiento, quedando fijada en su estructura queratinosa (Fox, 1976; Brush, 1978). Los carotenos proporcionan coloraciones rojas, amarillas y naranjas. Al contrario que las melaninas, los carotenos no pueden ser sintetizados por los pájaros, que sólo los pueden obtener a través de la alimentación (Hill, 1992, 1994a, 1996a; Olson & Owens, 1998). Las porfirinas, menos abundantes que los otros dos pigmentos, son también responsables de los colores rojos, verdes y marrones, que aparecen en las plumas de las partes inferiores de diversos pájaros y en las de contorno de las rapaces nocturnas. Las porfirinas son muy sensibles a la luz y se degradan fácilmente por el efecto del sol (Ginn & Melville, 1983a). Existen además otros tipos de pigmentos, más especializados, que aparecen en unas pocas especies muy concretas de aves; es el caso, por ejemplo, de las psittacofulvinas (Stradi et al., 2001) o las turacinas (With, 1957).

Una vez ingeridos, algunas especies de pájaros modifican bioquímicamente ciertos carotenos y forman el amarillo o rojo de su plumaje (Stradi, 1998; Stradi et al., 1996). Como veremos más adelante, que un tipo de pigmento pueda ser sintetizado por un pájaro o, por el contrario, haya de ser forzosamente ingerido, tiene una gran importancia sobre el tipo de señales e información que aquella coloración puede transmitir a los compañeros de grupo o a los individuos del sexo contrario.

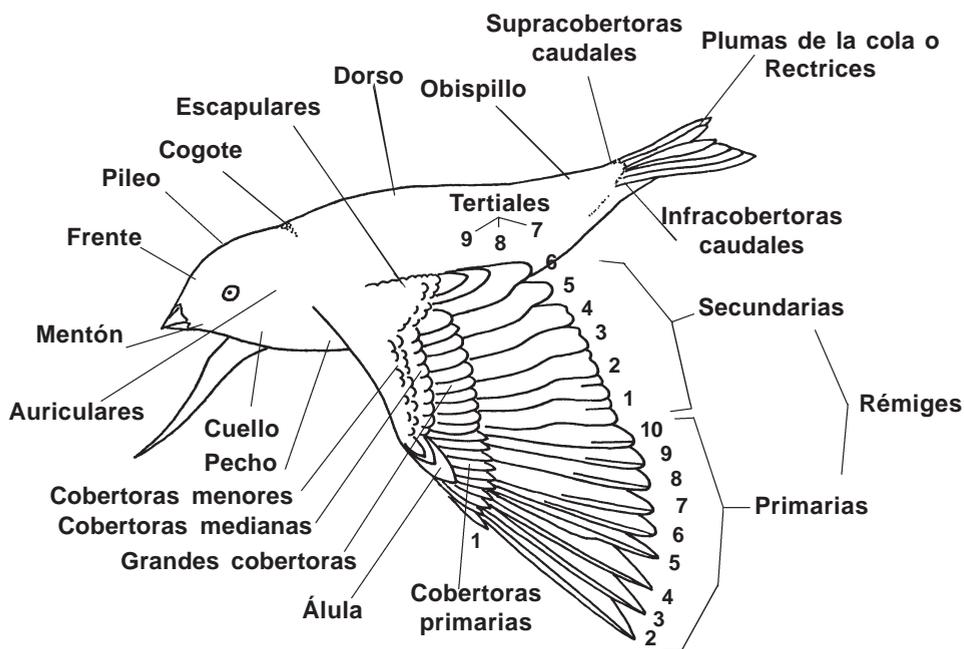


Fig. 1.3 – Topografía de un ave en la que se detallan algunas partes del cuerpo y los nombres de las diferentes plumas según el área del cuerpo donde están situadas.

Aparte de los colores a base de pigmentos y de los estructurales, que son los dos más importantes, pueden existir otros tipos de coloraciones. En algunas especies, como en el caso de la gaviota vulgar, la secreción oleosa de la glándula uropigial contiene carotenos, de manera que cuando el pájaro se arregla el plumaje lo recubre con esta sustancia. Son los llamados colores cosméticos (Dorst, 1976; Ginn & Melville, 1983a; Piersma et al., 1999). Otras sustancias externas al pájaro, por ejemplo el óxido de hierro, pueden ser también parcialmente responsables de su color. El óxido de hierro se ha encontrado en unas 120 especies diferentes, como el quebrantahuesos (Negro et al., 1999; Negro et al., 2002) y en algunas especies de patos (Parrish et al., 1994). Las partículas de óxido son obtenidas de la tierra o del agua, y se fijan entre los orgánulos microscópicos de las bárbulas (Dorst, 1976).

El cuidado del plumaje

Las plumas son estructuras inertes formadas principalmente por queratina, uno de los materiales biológicos más duraderos y con gran resistencia a las bacterias, a las enzimas y al agua. A pesar de esto, el plumaje está sometido a diversas

agresiones. El roce contra la vegetación o el nido produce un importante desgaste (Flegg & Cox, 1977; Francis & Wood, 1989). La luz del sol, y en especial la luz ultravioleta, altera la estructura física de la queratina y los pigmentos. Este problema se acentúa especialmente en las regiones mediterráneas (Mester & Prünste, 1982). Los ectoparásitos, como los piojos (malófagos), y algunos ácaros devoran literalmente las plumas (Clayton & Moore, 1997). Los hongos, las bacterias (Clayton, 1999; Burt & Ichida, 1999) y la interacción con los propios compañeros o con predadores son factores que también producen importantes agresiones al plumaje. Todos estos diversos factores son causa de que el color del plumaje se desgaste y cambie su tonalidad e intensidad a lo largo del año. Este es el caso por ejemplo, del carbonero común, cuyo plumaje va perdiendo brillo con el paso de los meses desde la muda (Figuerola & Senar, in press).

Para mantener la funcionalidad del plumaje, los pájaros realizan actividades de mantenimiento, se arreglan, se ahuecan, se rascan, se bañan y untan las plumas con aceite procedente de la glándula uropigial, situada en la parte superior del principio de la cola. Algunas especies, como ya se ha comentado antes, se empolvan el plumaje con un polvo que producen unas plumas altamente especializadas. Otros se bañan con arena, toman el sol y algunas cazan hormigas con el pico y las restregan contra su plumaje (Potter & Hauser, 1974; Potter, 1985). Estas tres últimas actividades, que antes se pensaba servían para controlar insectos ectoparásitos, parece están dirigidas a controlar las bacterias que recubren el plumaje y que terminan estropeándolo (Wolfe, 1996): al restregar hormigas contra su cuerpo los pájaros consiguen de estas secreciones antibióticas (Ehrlich et al., 1986); y al bañarse en arena o tomar el sol, resecan y recalientan el plumaje con los consiguientes efectos bactericidas (Clayton, 1999).

El color, un aliado en el cuidado de las plumas

Los pigmentos de las plumas no sólo sirven para exhibir brillantes colores, sino que muchas veces tienen funciones de protección del plumaje. Edward Burt, de la Universidad de Ohio, ha demostrado que la melanina presta resistencia a las plumas frente al desgaste (Burt, 1979): posiblemente por esto, las superficies más vulnerables a la abrasión, como las puntas de las alas y de las colas, y la parte dorsal del plumaje, son más oscuras (Burt, 1979; Burt & Gatz, 1982; Burt, 1986). Estudios con carboneros demuestran cómo la coloración del dorso, que contiene melanina, se degrada menos con el paso del tiempo que la del pecho, a base de carotenos (Figuerola & Senar, in press). Por esta misma razón, las especies de pájaros que viven en el desierto, donde la arena produce una importante abrasión en las plumas, estas suelen ser negras (Burt & Gatz, 1982). La termorregulación también puede favorecer los plumajes oscuros (Burt, 1981). La melanina sirve para absorber la radiación ultravioleta, lo que puede explicar que los pájaros que viven en zonas abiertas sean también de coloraciones más oscuras (Burt, 1979). La mayor resistencia de la melanina a los agentes degradantes de las bacterias (Burt & Ichida, 1999) puede ser la razón por la que los pájaros de zonas cálidas y húmedas, donde las bacterias son más activas, tienden a estar muy pigmentados, tendencia que se conoce con el nombre de regla de Gloger (Burt, 1999).

La muda, un esfuerzo necesario

Pese a la presencia de pigmentos y a las diversas actividades de mantenimiento antes comentadas, el plumaje acaba por estropearse. Al contrario que otras estructuras queratinosas, como el pelo y las uñas, las plumas no tienen un crecimiento continuado, sino que la renovación de las mismas tiene lugar mediante la sustitución de la pluma vieja por una nueva, en un proceso denominado muda. Un inconveniente de este proceso es que para la renovación de una pluma es preciso expulsar primero la pluma vieja, de manera que la sustitución de varias plumas a la vez dificulta la capacidad de vuelo, la impermeabilización y la termorregulación, a la vez que reduce la efectividad de las actividades de despliegue y comunicación relacionadas con la coloración o forma del plumaje. En pequeños passeriformes, se ha comprobado que mudar más de cinco plumas primarias a la vez comporta la total pérdida de la capacidad de vuelo (Jenni & Winkler, 1994a). La muda completa del plumaje supone la sustitución de entre el 20% y el 30% del peso del individuo, lo que ocasiona un importante consumo energético. Adicionalmente, durante la muda se produce un importante incremento de vascularización en las zonas periféricas del cuerpo, necesario para el crecimiento de las plumas, que da lugar a una pérdida añadida de calor ya que la falta de plumas favorece su disipación. La tasa metabólica basal del pinzón, por ejemplo, se incrementa de 7,7 kcal/día a 9,9 kcal/día durante el periodo de muda (Dolnik, 1982). Durante el momento álgido de la muda, el incremento general de consumo energético en las diferentes especies estudiadas llega al 20%, y en algunas, como el pechiazul o el pardillo sizerín, puede incluso doblar la tasa metabólica normal (Jenni & Winkler, 1994a).

Debido al esfuerzo energético que supone la muda, las diferentes especies llevan a cabo este proceso evitando, en la medida de lo posible, otros periodos de alto desgaste energético dentro de la vida de un pájaro: la migración, la cría y el invierno. Consecuentemente, la muda se produce en dos periodos principales: a finales de verano, después de haber criado, antes de la emigración y antes de que llegue el invierno (muda postreproductora o de otoño), y justo después del invierno, antes de la época de cría (muda prerreproductora o de primavera). Dentro de cada periodo, el número de plumas mudadas puede ser variable: pueden mudar todas las plumas (muda completa), solamente las plumas de contorno del cuerpo o parte de las rémiges (muda parcial), o pueden mudar todas excepto las rémiges. La combinación de periodos y tipos de muda da lugar a las diferentes estrategias que desarrollan las distintas especies de pájaros (tabla 1.1) (Jenni & Winkler, 1994a). La mayoría de especies llevan a cabo una muda postreproductora completa y en primavera ya no vuelven a mudar (estrategia 1). Un número importante de especies además de efectuar esta muda postreproductora completa, después de la primavera vuelven a mudar de forma parcial, renovando solamente las plumas del cuerpo (estrategia 2). De esta manera, y como veremos después en otros capítulos, los pájaros consiguen renovar el plumaje desgastado en una muda completa en otoño, que les proporciona un plumaje nuevo con una coloración apagada que les permitirá pasar el invierno más inadvertidos de los predadores; después, en primavera, durante la muda preproductora, adquieren un plumaje más coloreado que les permite atraer pareja (foto 2). No es de extrañar, así pues, que

Tabla 1.1 – Principales estrategias de muda desarrolladas por los paseriformes europeos. Estas varían según los periodos en que se realiza la muda y el tipo de plumas mudadas. (Basado en Jenni & Winkler, 1994a.)

Plumas mudadas en invierno / primavera	Plumas mudadas en verano / otoño		
	Todas	Parte de las rémiges	Todas excepto las rémiges
Ninguna	estrategia 1		
Plumas del cuerpo	estrategia 2		
Parte de la rémiges		estrategia 4	
Todas	estrategia 6	estrategia 5	estrategia 3

en muchas especies esta muda parcial de primavera se reduce a ciertas zonas del cuerpo probablemente utilizadas para encontrar pareja: la medalla del cuello del pechiazul, el babero del gorrión alpino o las plumas de la cabeza del escribano palustre son algunos ejemplos de ello.

Se han descrito otras estrategias, principalmente en especies que hibernan en los trópicos, en las que puede solaparse la muda con la hibernada ya que la gran disponibilidad de alimento de estas zonas y la bonanza climatológica no les supone tanto estrés. Dentro de esta muda (estrategia 3), hay algunos migrantes de larga distancia que realizan primero una muda parcial en otoño (en la que mudan las plumas de vuelo) y, más tarde, después de la migración y en las zonas de hibernada, realizan la muda completa aprovechando las buenas condiciones del trópico. Existen otras estrategias dependiendo de lo completa que sea la muda realizada en primavera, y otras, totalmente anárquicas, que pueden tener lugar en cualquier periodo del año (Jenni & Winkler, 1994a).

Los individuos juveniles presentan un patrón de muda ligeramente diferente al descrito. Las aves, en nuestras latitudes, se reproducen generalmente entre abril y junio. Los pollos presentan un plumaje más esponjoso, con menos plumas y una textura no tan compacta. Esto les ha sido muy útil durante su estancia en el nido para poder recibir el calor que la madre les transmite. Al salir del nido, mantienen este plumaje, de color amarronado y apagado que les ayuda a pasar inadvertidos de los predadores. Al llegar la época de muda, entre julio y agosto, estos individuos juveniles tienen el plumaje todavía muy nuevo, por lo que realizar una muda completa resulta innecesario, de modo que efectúan una muda postjuvenil parcial reteniendo todo el plumaje de vuelo (alas y cola) y mudando sólo las plumas del cuerpo para obtener un plumaje con cualidades de aislamiento equiparables a las de los adultos. Este plumaje está mejor adaptado al otoño y al invierno que se avecina y presenta un color más brillante. Este es el patrón más generalizado, pero existen especies con mudas particulares (Jenni & Winkler, 1994a).

En esta muda postjuvenil parcial frecuentemente se retienen varias plumas además de las rectrices y rémiges, como las grandes cobertoras o las cobertoras primarias, que no serán mudadas hasta el otoño siguiente. Esto permite distinguir

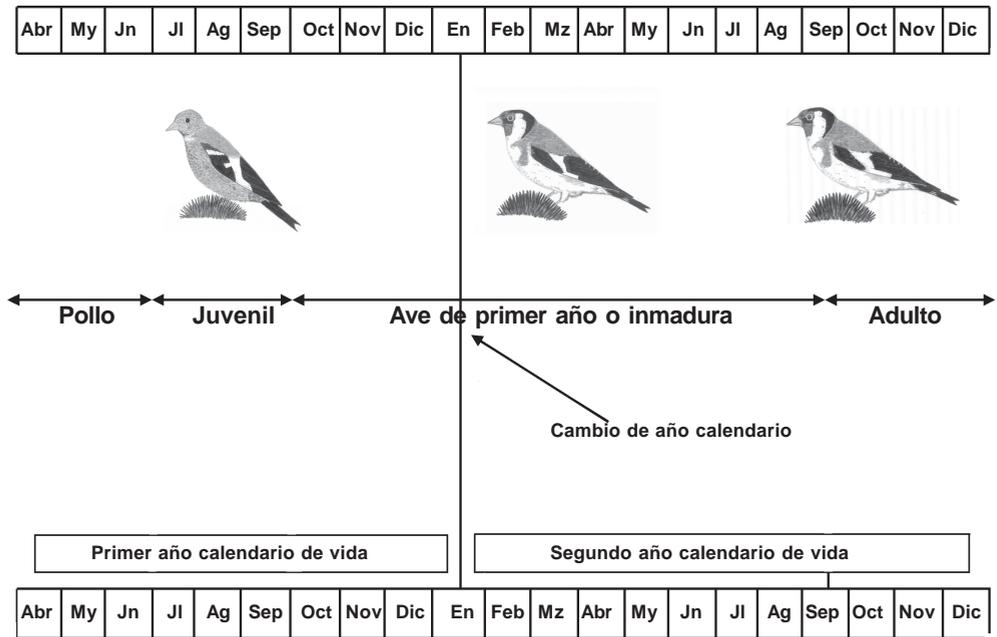


Fig. 1.4 – La nomenclatura del código de edades pretende situar la edad de cada pájaro dentro de un determinado periodo del ciclo biológico. Los nombres concretos que reciben los diferentes periodos de edad varían entre Europa y América (McClure, 1984). Por esto, más que proporcionar unos códigos concretos he preferido establecer unos nombres sencillos e intuitivos de aplicación general. Tenemos, por tanto, que mientras el pájaro permanezca en el nido sin volar se denomina pollo. Una vez salga del nido, pero todavía con el plumaje amarillado críptico que le ayuda a pasar desapercibido, se denomina juvenil. Al final del verano tiene lugar la muda parcial en la que se renueva el plumaje del cuerpo, pero no el de vuelo. El pájaro adquiere así un nuevo plumaje, pero la retención de las plumas de vuelo todavía le delata como un individuo nacido durante aquel mismo año; a estos individuos se les denomina inmaduros o individuos de primer año. Después de la primera reproducción y de haber renovado todo el plumaje durante su segunda muda de otoño, el pájaro ya adquiere un plumaje de individuo adulto.

fácilmente los pájaros que están en su primer año de los pájaros adultos (i.e.: que ya se han reproducido) (Mulvihill, 1993). Como el tipo de plumas retenidas puede variar entre especies, existen diversos manuales destinados a la identificación de la edad de los pájaros (Busse, 1984; Pyle et al., 1987; Svensson, 1992; Jenni & Winkler, 1994a) (ver la figura 1.4 para un resumen gráfico de los códigos de edad utilizados en paseriformes).

Además de ajustarse a periodos adecuados, la muda cuenta con otra forma de reducir costes renovando las diferentes plumas en un orden estricto que minimice la pérdida de funcionalidad. Por ejemplo, los pájaros empiezan a mudar la primaria más interna (P10); cuando esta está a medio crecer comienzan a mudar la siguiente (P9), y cuando empieza a crecer la primaria ocho (P8), la P10 ya está casi crecida. Las secundarias no empiezan a mudar hasta que las tres o cuatro primarias más internas están completamente crecidas, y también son mudadas en una secuenciación que sigue un efecto dominó a partir de la secundaria 1 (S1). De esta manera, los dos huecos producidos por la muda de las primarias y secundarias no coinciden. Debido a esta necesaria secuenciación, el proceso de la muda puede tener una duración bastante larga, entre seis y ocho semanas, pero existe una gran variabilidad entre especies (Jenni & Winkler, 1994a). Los pingüinos reales mudan todas las plumas a la vez, de manera que no pueden echarse al agua ni desplazarse a buscar comida durante todo este periodo. El pequeño tamaño de sus plumas y su baja densidad, permiten a esta especie completar la muda en tan solo 14 días (Heinroth, 1979). En los patos, grullas, zampullines, alcas y otros grupos, las plumas de vuelo son mudadas simultáneamente, por lo que estas aves no pueden volar durante semanas. Para compensar esta deficiencia, realizan unas emigraciones llamadas de muda, desplazándose a determinadas zonas tranquilas y protegidas para renovar su plumaje (Salomonsen, 1968; Boere, 1976; Jehl, 1990). Esta selección de lugares específicos, especialmente óptimos para mudar, ha sido descrita también en pequeños pájaros (Nakamura, 1979; Wolfenden, 1980; Ellegren & Staav, 1990; Rohwer & Manning, 1990; Thompson, 1991; Young, 1991).

Aprovechar el desgaste de las plumas

La muda de primavera sirve para aumentar el atractivo del plumaje justamente en el periodo en que las hembras buscan pareja. El proceso de la muda es energéticamente muy costoso. Los fringílidos, los gorriones y los estorninos han desarrollado un método alternativo para adquirir coloraciones vistosas en el pecho y en el píleo sin necesidad de efectuar una muda, simplemente aprovechando el desgaste que experimentan las diferentes partes de la pluma según su pigmentación. La parte interna de la pluma está más pigmentada, lo que le proporciona una mayor coloración y resistencia protegiéndola del desgaste. Por el contrario, la falta de pigmentación en las puntas de las plumas acelera su erosión. Al llegar la primavera, las puntas de estas plumas han desaparecido totalmente y se hace visible la parte interna de la pluma mucho más vistosa, con lo que se obtiene un plumaje más coloreado sin el esfuerzo que supone la muda (fig. 1.5). De esta manera, al llegar la primavera, el gorrión consigue aumentar el tamaño de la mancha negra que tiene bajo el pico (Bogliani & Brangi, 1990), el pardillo sustituye el color gris de su pecho por un intenso color rojo (Newton, 1972) y el jilguero de Lawrence lo sustituye por amarillo (Willoughby et al., 2002). Estos son, sin duda, unos bonitos ejemplos de cómo la naturaleza sabe aprovechar óptimamente todos los recursos que tiene a su alcance.

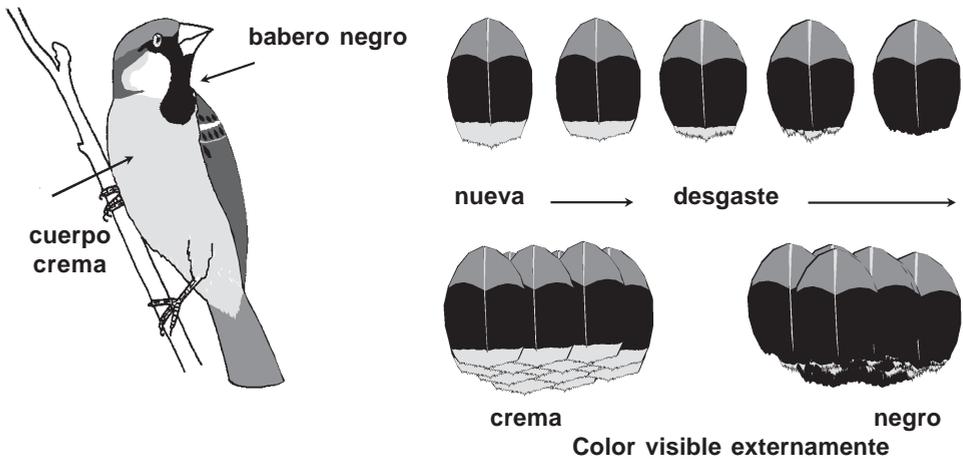


Fig. 1.5 – El cambio de color del plumaje de algunas especies de pájaros, como es el caso del babero negro del gorrión común, se debe a que la punta de las plumas de aquella zona presenta pocos pigmentos y se desgasta más que el centro, que está mucho más pigmentado y mantiene su estructura y color por más tiempo. En las plumas de contorno, al estar situadas como las tejas de una casa, encajadas las unas con las otras, el plumaje formado por plumas no desgastadas luce el color de la punta de estas plumas. Una vez la punta se ha gastado, aparece el color del centro de la pluma y todo el plumaje adquiere esta nueva coloración más viva. Este es el mecanismo por el cual el color crema del pecho del gorrión se convierte en negro al llegar la primavera (Bogliani & Brangi, 1990).



Edward Burt fue uno de los primeros investigadores en demostrar que el color del plumaje sirve para proteger a los pájaros del efecto de la intemperie, la luz ultravioleta y el desgaste. Recientemente, ha realizado una aportación muy importante al demostrar que existe un grupo de bacterias especializadas en la degradación de las plumas. Algunas actividades de los pájaros como tomar el sol o restregarse hormigas pueden interpretarse ahora como una forma de controlar el efecto de estas bacterias.



2. Introducción al método científico

2. Introducción al método científico

Muchas culturas han basado sus conocimientos en la sabiduría popular, en la que los hechos, mil veces interiorizados, se transmiten oralmente de generación en generación; muchas preguntas pueden ser contestadas por la voz de la experiencia; todos tenemos nuestras opiniones sobre los diversos aspectos que nos envuelven. Pero nada de esto tiene que ver con la ciencia. La ciencia acumula hechos y conocimientos mediante una metodología muy estricta con el fin de garantizar su objetividad. En ciencia no valen las opiniones sino los datos y los análisis que de ellos se desprenden.

Es posible que buena parte de la sociedad se sienta alejada del proceso científico y de los investigadores que con su trabajo hacen ciencia. Este proceso no sigue, sin embargo, una metodología extraña o complicada: aunque de forma estricta y sistemática, los diferentes procesos siguen razonamientos muy lógicos. El objetivo que me he planteado con el presente capítulo es aproximar al lector al proceso de hacer ciencia y facilitarle una mayor comprensión de los capítulos que seguirán; además, verá qué es lo que motiva a los científicos a complicarse tanto la vida para conseguir que sus intuiciones o ideas se conviertan en hechos científicamente aceptados.

El arte de formular preguntas

Hacer ciencia es observar, formular preguntas y buscar la respuesta a las mismas (Barnard et al., 1993b). A pesar de esta aparente simplicidad, hacer ciencia no es tan fácil porque las preguntas se han de formular de forma adecuada para poder obtener respuestas. Imaginemos que estamos caminando por un parque y vemos un pájaro muy coloreado cantando, bajando las alas y dando pequeños saltos. Nos podemos preguntar por qué la naturaleza es tan colorista. Esta pregunta, sin embargo, es demasiado general para poder obtener una respuesta concreta. Una mejor pregunta sería, ¿por qué este pájaro tiene un plumaje tan coloreado? o, mejor todavía, aumentar la

concreción de nuestra pregunta: ¿por qué aquel pájaro presenta una mancha de color amarillo tan extensa en el ala? Si nos fijamos más en el pájaro, veremos que los pequeños saltos los realiza delante de otro individuo mucho menos coloreado. Una pregunta todavía más precisa podría ser ¿por qué un individuo tiene la mancha amarilla del ala de mayor tamaño que el otro?, ¿será un individuo macho y el otro hembra? Y si esto es verdad, ¿quién tendrá más color, el macho o la hembra?, ¿y por qué?...

Hacer ciencia es, por tanto, plantearse preguntas adecuadas de la forma más correcta posible para poder encontrar la respuesta. Las preguntas surgen de diversas maneras: de la curiosidad innata que todos llevamos dentro en mayor o menor grado, de sucesos o resultados casuales durante una investigación, de conversaciones con otros colegas, de la lectura de estudios previos, consultando bibliografía, o del análisis exploratorio de los datos de que disponemos (Barnard et al., 1993b). De todas maneras, plantear buenas preguntas es un trabajo complejo, que está directamente relacionado con la creatividad y la imaginación de cada investigador. Darwin ya afirmó que, mirando hacia atrás, le fue más difícil ver cuáles eran los problemas que encontrarles solución (James & McCulloch, 1985). Por lo tanto, aquí no trataremos acerca de cómo plantear buenas preguntas, sino de cómo plantearlas correctamente.

Sobre los datos y las variables

Los datos son la materia prima de la ciencia. En el ejemplo anterior, los datos estarían formados por una serie de medidas tomadas sobre el amarillo del ala de los machos y las hembras. Con objeto de organizarlos mejor, los datos se agrupan bajo un encabezamiento al que llamaremos variables. La longitud del amarillo del ala es una variable, el sexo otra variable. Hay diversos tipos de variables: la longitud de la mancha amarilla es una variable cuantitativa con valores concretos muy distintos según los individuos, el sexo es una variable cualitativa con sólo dos casos: macho y hembra. Sin el soporte de los datos ninguna afirmación tiene valor, y es por ello por lo que los científicos invierten mucho esfuerzo en medir las diferentes variables. Encontrar cuáles son las variables más adecuadas para medir, las que mejor se ajustan para responder nuestras preguntas, es otro de los retos de los científicos, donde queda reflejada su intuición y experiencia (Krebs, 1989a). Parte de la discusión que sigue intenta dar algunas de las directrices a seguir.

Dos formas de buscar respuestas: el método inductivo frente al hipotético-deductivo

Existen dos formas de buscar respuestas. Hasta los años setenta el método más generalizado era el inductivo, que a partir del estudio de casos particulares extraía una generalización. Esta aproximación estuvo ligada en parte al sentimiento de que la estadística, especialmente la multivariante, lo podía resolver todo. En este periodo, en la universidad se nos enseñaba a recoger los máximos datos posibles y de cuantas más variables mejor, y extraer con su posterior

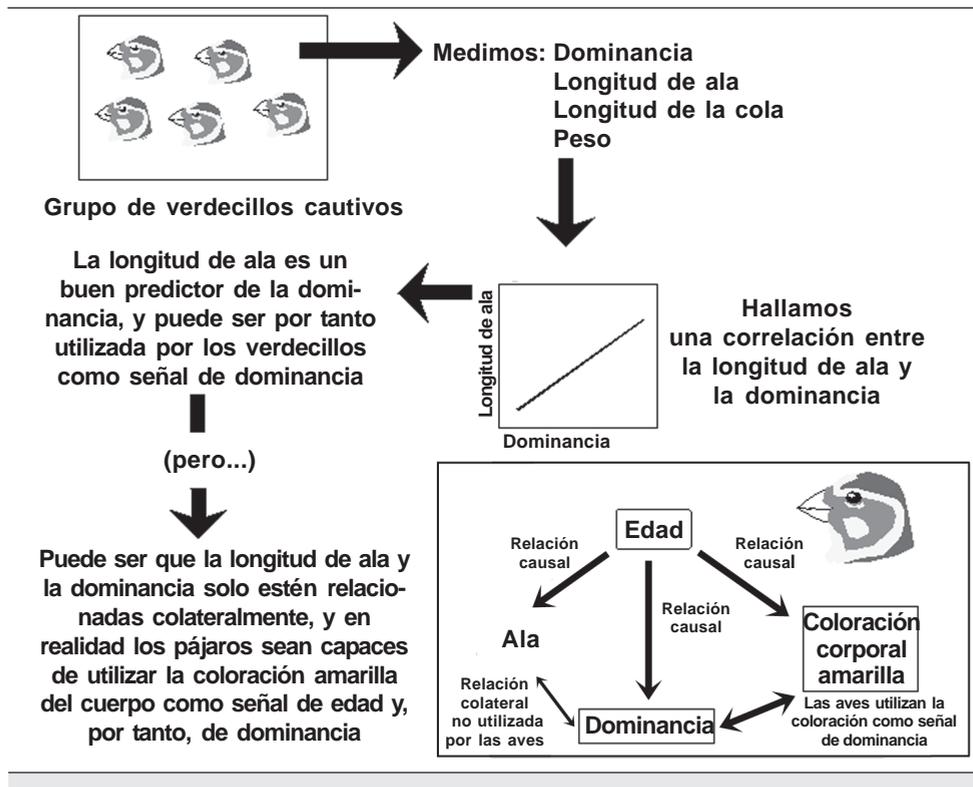


Fig. 2.1 – Imaginémonos que cogemos un grupo de verdecillos en cautividad y nos dedicamos a anotar qué individuos son los que ganan los diferentes enfrentamientos que tienen lugar para conseguir el alimento. Con estos datos podemos establecer un ranking de dominancia, ordenando a los individuos de mayor a menor dominancia. Posteriormente correlacionamos esta dominancia con una serie de variables morfométricas, como por ejemplo la longitud del ala, la cola, el peso, etcétera. Y encontramos que cuanto más grande es el ala de un pájaro más dominante es. A partir de estos datos podemos generalizar que el ala es una variable predictiva de la dominancia y que por tanto puede ser utilizada por los diferentes individuos del grupo como una señal de dominancia. Esta generalización no tiene porque ser cierta: en el presente estudio no se ha tenido en cuenta la edad de los diferentes individuos. Los individuos adultos tienen las alas más largas que los de primer año. Y también son dominantes sobre ellos, por tanto la correlación que hemos encontrado entre longitud del ala y dominancia podría ser un efecto colateral de la edad. Además, como los adultos son más amarillos que los pájaros de primer año y el amarillo es mucho más fácil de advertir que la longitud del ala, es posible que el ala no sea utilizada para señalar la dominancia y que, en cambio, los verdecillos se fijen en el amarillo del oponente como un indicativo de su edad y, por tanto, de su dominancia. Este ejemplo nos muestra de forma muy clara hasta qué punto puede ser peligroso efectuar una generalización a partir del análisis de una serie de datos sin partir de una hipótesis previa.

análisis los diferentes patrones que nos permitiesen interpretar el funcionamiento del mundo natural. El problema, con esta aproximación, es que aun cuando partiendo de la variabilidad observada se puede extraer una generalización, no podemos estar seguros de que esta sea la correcta. En la figura 2.1 se presenta un ejemplo de lo equívoca que puede ser una generalización a partir del análisis de datos concretos, sin tener ninguna hipótesis previa. Por ello, actualmente se dice que el método inductivo sirve para plantear hipótesis, pero no para probarlas.

A principios de los años setenta, Popper (1959, 1968) planteó que la investigación científica no era acumular información y posteriormente buscar patrones, sino que hacer ciencia habría de ser una actividad dedicada a resolver problemas (James & McCulloch, 1985). Era el nacimiento del método científico hipotético–deductivo. Este método consiste en formular hipótesis que planteen una posible solución a una pregunta previamente determinada. Para que una hipótesis sea cierta, deberían cumplirse una serie de hechos y predicciones. En el método hipotético–deductivo se recogen los datos que creamos necesarios para resolver la hipótesis planteada y se analizan. Si las predicciones no se cumplen, rechazamos la hipótesis; si se cumplen, de momento podemos aceptar la hipótesis como una posible explicación o respuesta a la cuestión sometida a estudio. La ciencia es muy conservadora y no considera nunca cierta, del todo, una hipótesis (Barnard et al., 1993b). Esto se debe a que si una hipótesis es rechazada, podemos estar seguros de que es errónea, pero si no es rechazada siempre queda la duda de no haber planteado las predicciones de forma correcta. Imaginemos que estamos en la edad media e hipotetizamos que la Tierra es redonda, en contra de la creencia alternativa y más generalizada de que es plana. Si esta hipótesis es cierta, podemos predecir que al viajar en línea recta, después de un tiempo determinado volveremos al punto de partida, cosa que no sucedería en el caso de que la Tierra fuera plana, ya que después de un tiempo determinado los exploradores caerían al vacío. Supongamos que disponemos de los medios técnicos adecuados para viajar en línea recta y que volvemos al punto de partida. Los resultados de los experimentos nos permitirían rechazar la hipótesis de que la Tierra fuera plana, pero la hipótesis de que es redonda no sería totalmente aceptada, sino que simplemente aumentaría su credibilidad. Por ejemplo, a pesar de que se cumpliera la predicción, podría suceder que la tierra fuera cilíndrica y que por casualidad hubiéramos tomado la dirección adecuada para no caer al vacío (fig. 2.2).

Análisis de diferencias y tendencias frente a trabajos experimentales

Los datos para comprobar la validez de una hipótesis se pueden obtener y analizar de dos maneras: con una cuantificación y posterior análisis de patrones, o con una aproximación experimental con manipulación de variables. En un principio los científicos naturalistas se dedicaban a la descripción de las diferentes expresiones de la vida: se describían nuevas especies, su distribución o su comportamiento. Un avance importante fue darse cuenta que dentro de una misma especie, la morfología, el comportamiento o la ecología presentaban una gran variabilidad (Lott, 1991), que hacía necesaria su cuantificación. La estadística pasó a ser una herramienta

Hipótesis: la Tierra es redonda

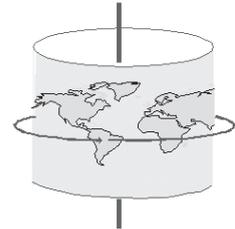
Predicción: si nos desplazamos en línea recta, tras un cierto tiempo desconocido volveremos al punto de salida



Si viajando en línea recta y caemos al vacío, podemos rechazar la hipótesis de que la Tierra es redonda



Si después de viajar en línea recta volvemos al punto de origen, la hipótesis de que la Tierra es redonda no queda rechazada...



...pero esto no quiere decir que sea cierta, puesto que aunque se haya cumplido la predicción, podría suceder que la Tierra fuera cilíndrica y que por casualidad hubiéramos elegido la dirección adecuada para no caer al vacío

Fig. 2.2 – Ilustración con un ejemplo imaginario de cómo las predicciones sirven para rechazar hipótesis pero no pueden ser utilizadas como demostración incuestionable de nuestra hipótesis.

imprescindible para el análisis de los fenómenos biológicos, hasta el punto que actualmente la mayoría de predicciones tienen unas formulaciones estadísticas. Pero esto no nos debe asustar, ya que la mayoría de formulaciones se presentan simplemente en forma de análisis de diferencias o tendencias (Barnard et al., 1993b). Un ejemplo de diferencia es analizar si los adultos tienen las plumas de la cola más largas que los jóvenes, y un ejemplo de tendencia es analizar si la longitud de la cola tiende a aumentar con el tamaño del individuo (fig. 2.3).

El inconveniente del análisis de tendencias y diferencias es que no podemos extraer relaciones de causa–efecto. El descenso en el número de niños nacidos en Europa Central desde mediados de siglo muestra una fuerte correlación con la reducción del tamaño de la población de cigüeñas (James & McCulloch, 1985). Esta simpática coincidencia no quiere decir, evidentemente, que exista una relación de causa–efecto y que a los niños los traiga la cigüeña según la conocida leyenda. Lo que sucede es que las dos variables están ligadas por una tercera, el desarrollo industrial, que es la causa de la disminución tanto del número de cigüeñas como de la tasa de natalidad. En el capítulo cuatro veremos que en el lúgano se ha encontrado una correlación entre la dominancia y el tamaño de la mancha negra que tiene bajo el pico. Que exista esta correlación no quiere decir que los animales

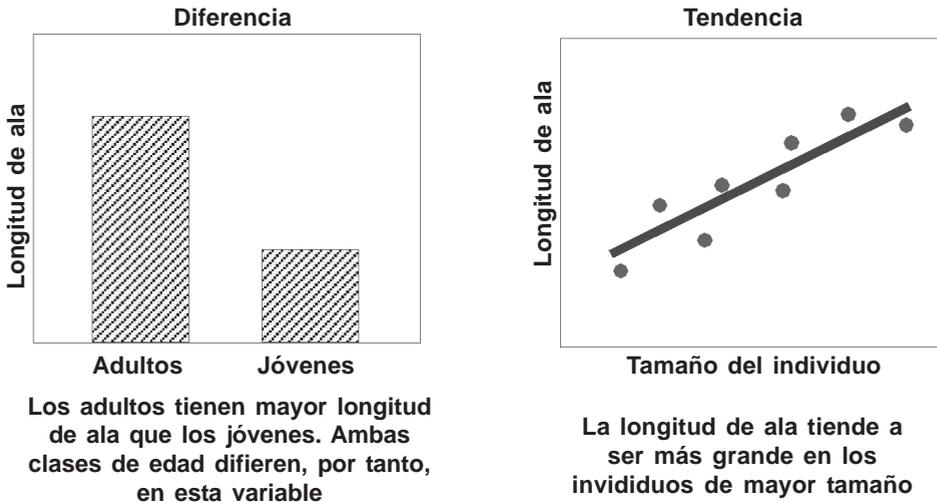


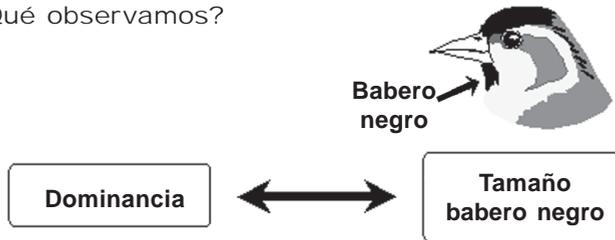
Fig. 2.3 – La mayoría de tests estadísticos pretenden comprobar si una variable difiere según los valores de otra variable (por ejemplo, longitud del ala con relación a la edad), o si una variable muestra una determinada tendencia con relación a la variación de otra variable (por ejemplo, longitud del ala con relación al tamaño general del cuerpo). En el análisis de diferencias, la variable de comparación toma valores cualitativos (por ejemplo, adultos con relación a jóvenes), mientras que en el análisis de tendencias toma valores cuantitativos continuos (por ejemplo, diferentes valores del tamaño del cuerpo).

utilicen esta mancha como señal de dominancia. Podría ser, como en el ejemplo anterior de la figura 2.4, que exista esta correlación porque las dos variables están correlacionadas con una tercera (por ejemplo, la edad). La única manera que tenemos de demostrar que esta correlación responde a una relación causal será realizar un experimento: si manipulamos la mancha negra, pintándola más grande o reduciéndola, y los animales responden a esta manipulación, podremos concluir que el cambio en el comportamiento es debido al único cambio producido, que es la apariencia de dicha mancha y que esta es utilizada como señal.

Los principios del diseño experimental: qué medir y qué manipular

La clave de un buen trabajo experimental está en su diseño. La primera norma es definir claramente cuáles son las variables a estudiar. Se definen tres tipos de variables: las dependientes, las independientes y las secundarias. La **variable dependiente**, como su nombre indica, es la que varía por efecto de otras variables. Si estamos estudiando cómo determina la disponibilidad de alimento la longitud de las plumas de la cola que un individuo desarrollará durante la muda, la

¿Qué observamos?



¿Cuál es la relación real?

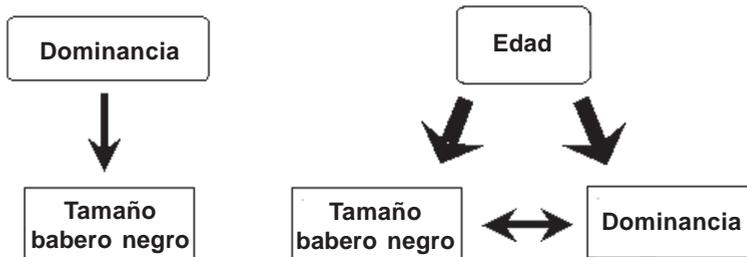
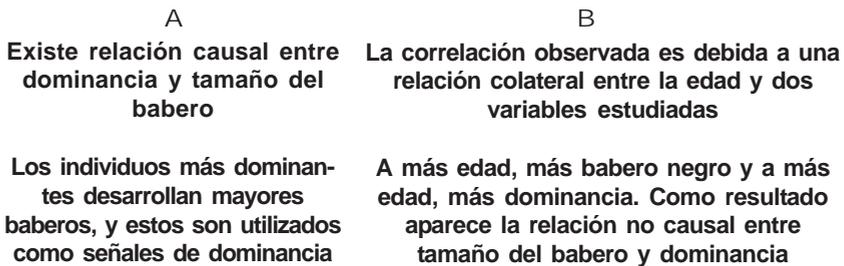


Fig. 2.4 – Ejemplo de cómo la relación entre dos variables puede estar motivada por la relación causal entre estas dos variables y una tercera. El lúgano presenta un babero negro bajo el pico, cuyo tamaño está correlacionado con la dominancia del individuo: a mayor dominancia, mayor babero (Senar et al., 1993). Esta relación no tiene porque ser causal: podría ser que fuera simplemente un resultado colateral de que ambas variables estuviesen relacionadas con la edad del individuo.

longitud de las plumas es la variable dependiente: la longitud de la cola depende de la cantidad de alimento disponible, pero no al contrario. La variable dependiente se refiere a la variable objeto de nuestro estudio y, por lo tanto, es la variable a medir para comprobar su variación en función de las otras variables (fig. 2.5).

La **variable independiente** es aquella en la que nos basamos para efectuar el estudio y, por tanto, la variable a manipular: en nuestro caso es la disponibilidad de alimento durante el periodo en que el pájaro está mudando. Esta variable se

Hipótesis: la disponibilidad de alimento afecta al crecimiento de las plumas
Predicción: los animales que ingieran una dieta rica en proteínas desarrollarán colas más largas

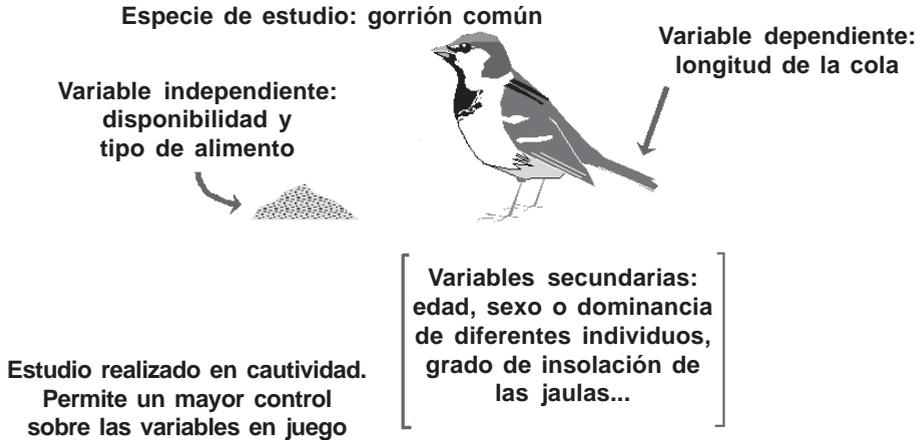


Fig. 2.5 – Esquema de un diseño experimental hipotético en el que queremos comprobar si la disponibilidad de alimento durante el periodo de muda afecta al crecimiento de las plumas desarrolladas. Se detalla cuáles habrían de ser en este caso la variable dependiente, la independiente y las variables secundarias.

podría manipular, por ejemplo, variando la cantidad de alimento suministrado a individuos en cautividad (fig. 2.5). Por el contrario, si lo que estamos estudiando es cómo afecta la longitud de la cola a la maniobrabilidad durante el vuelo, la variable independiente a manipular pasa a ser la longitud de la cola, que se puede manipular recortándola a diferentes longitudes, y la maniobrabilidad será la variable dependiente, que varía según la longitud de la cola. En este segundo caso, el problema será como medir la maniobrabilidad. Este es un buen ejemplo de cómo el ingenio y la pericia del investigador pueden ser determinantes: Neil Metcalfe y Susan Ure (1995) midieron la maniobrabilidad de vuelo de los diamantes moteados colocando en una jaula muy alta diferentes obstáculos, obligando a los pájaros que alzaban el vuelo a volar salvándolos y realizar de esta manera una especie de *slalom*; en cada experimento, Metcalfe y Ure asustaban a los pájaros y medían el tiempo que necesitaba cada individuo para salvar aquella distancia: este valor se utilizó como medida de habilidad de maniobra. Anders Møller (1991a), estudiando la habilidad de vuelo de las golondrinas en función de la longitud de la cola, realizó un diseño experimental todavía más complicado: en una jaula de unos cuatro metros de longitud, colgó numerosas cuerdas de color blanco; justamente antes de dejar pasar a las golondrinas de un extremo a otro de la jaula, les pintó las puntas del

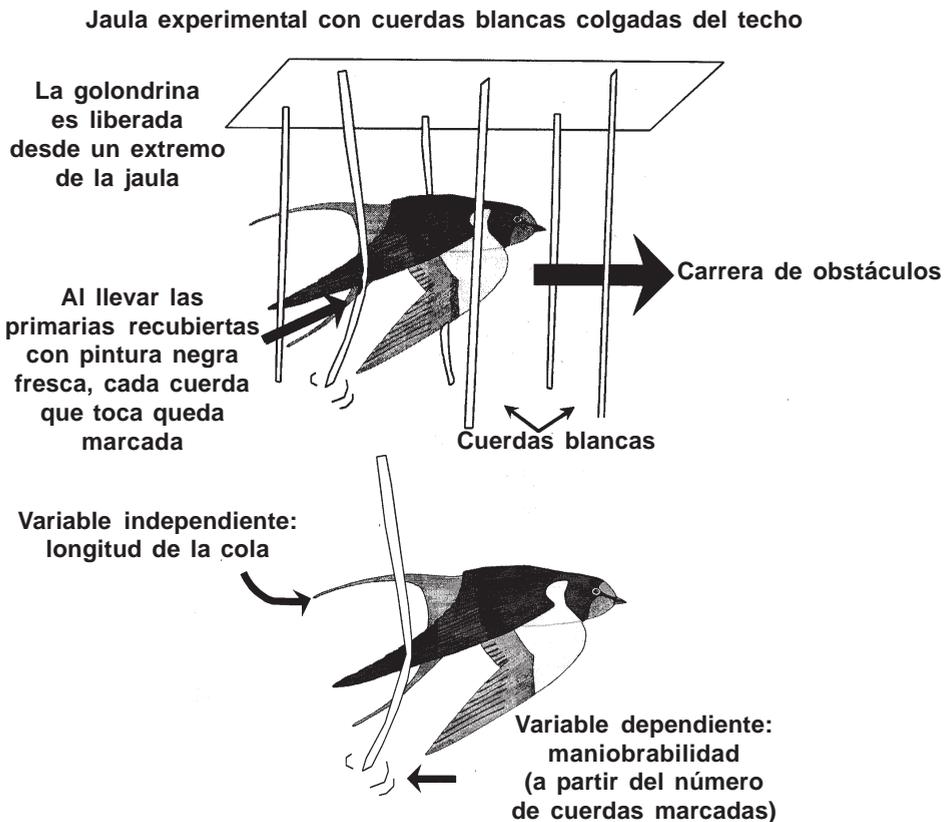


Fig. 2.6 – Esquema del experimento de Møller (1991a) para estudiar la habilidad de vuelo de las golondrinas en función de la longitud de la cola. En este experimento, la variable independiente pasa a ser la longitud de la cola, que se manipula recortándola o implantando plumas más largas; la variable dependiente es la maniobrabilidad, medida como el inverso del número de cuerdas que quedan marcadas.

ala con tinta negra; el animal huía del experimentador sorteando los obstáculos y cuantas más cuerdas dejaba manchadas de negro por los impactos durante el vuelo, peor era la habilidad de maniobra de aquel individuo (fig. 2.6).

Las variables secundarias son otras variables adicionales, en algunos casos imprevisibles, que pueden afectar a la variable dependiente y enmascararla, pero que habrían de ser tenidas en cuenta a la hora de efectuar el diseño experimental. Por ejemplo, en el experimento con pájaros cautivos en que analizábamos la relación entre cantidad de alimento disponible y longitud de las plumas de la cola, el grado de insolación de las diferentes jaulas o la edad, sexo o dominancia de los diferentes individuos analizados podría afectar en grado desconocido al crecimiento de las plumas (fig. 2.5).

La utilización de controles

En todo experimento de manipulación de variables, uno de los grupos experimentales no ha de estar manipulado y se utilizará como patrón de comparación. A este grupo no manipulado se le da el nombre de control. Por ejemplo, imaginemos que queremos demostrar que la cantidad de pulgas y ácaros que normalmente hay en los nidos de carboneros (Christe et al., 1996) afecta a la intensidad del color amarillo que los pollos desarrollan. Una buena aproximación experimental para demostrar esto sería fumigar los nidos con insecticida antes de que los pollos nazcan, y medirles el color una vez estén ya desarrollados. El amarillo de estos pájaros debería de ser de más intensidad que el color amarillo estándar de los carboneros; el problema es que definir este estándar puede resultar muy complicado, ya que el amarillo varía de año en año y de una zona a otra (Slagsvold & Lifjeld, 1985). La solución es diseñar el experimento de forma que una parte de los nidos los fumiguemos con insecticida y otra no, y la comparación la realicemos entre los nidos tratados y los no tratados; en este caso, a los nidos a los que no les hemos administrado insecticida les llamaremos nidos control (fig. 2.7).

Las variables secundarias

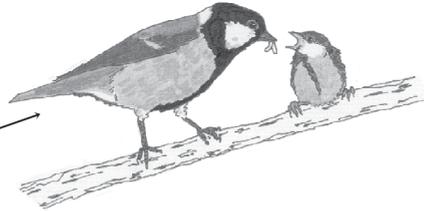
Para evitar el efecto colateral de las variables secundarias existen diferentes métodos. El primero es la utilización de controles, como en el ejemplo anterior. Imaginemos que como Collias y sus colaboradores (Collias et al., 1979), queremos comprobar si el tamaño de la mancha amarilla que presentan en las alas los machos del tejedor les sirve para atraer a las hembras y aumentar su éxito de apareamiento. El estudio lo llevamos a cabo en cautividad, en un gran jaulón con diferentes individuos de ambos sexos. Para estar seguros de que la relación es causal, reducimos la mancha amarilla de una parte de los machos pintando el amarillo con un rotulador negro, y los volvemos a dejar en el jaulón. Al resto de los machos no se les manipula (serán controles) y comparamos el éxito de apareamiento de los dos grupos de machos. El experimento parece en principio estar bien diseñado, pero si pensamos con más detalle en el posible efecto de variables colaterales, observaremos que los controles que nosotros hemos definido como tales no son verdaderos controles ya que no han sido tratados exactamente igual que los individuos manipulados. La reducción en el éxito de apareamiento de los individuos manipulados frente a los no manipulados podría ser debido al propio estrés de la manipulación y no al hecho de tener una mancha amarilla más pequeña: por ejemplo, las hembras podrían no querer aparearse con ellos porque los perciban más estresados o por algún otro efecto colateral de la manipulación. Para evitar el efecto de esta posible variable colateral secundaria, habríamos de capturar también al grupo control y manipularlo de manera similar simulando que le pintamos la mancha. Conclusión: es imprescindible recordar que si en un diseño experimental no se ha tenido en cuenta la inclusión de controles, no se puede concluir nada definitivo sobre el experimento (Krebs, 1989a).

Una segunda manera de tratar los efectos de las variables secundarias es que todo experimento se lleve a cabo con el valor de la variable secundaria constante. Por ejemplo, si no sabemos si la edad de los individuos experimentales puede

La utilización de cajas nido control permite conocer el efecto del grado de parasitación de las cajas nido sobre el amarillo de los pollos

Especie de estudio: carbonero común

Variable dependiente:
intensidad del amarillo
de los pollos ya crecidos



Variable independiente: ausencia o presencia de parásitos en el nido

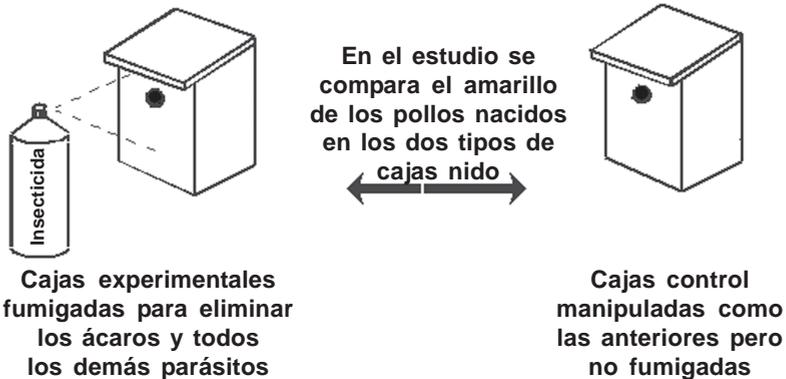


Fig. 2.7 – Al realizar un experimento, uno de los grupos experimentales no ha de estar manipulado para que pueda ser utilizado como patrón de comparación. Es lo que se denomina un grupo control. En la figura esto se ilustra con un estudio que pretende demostrar la influencia negativa de los parásitos que hay en el nido sobre la intensidad del plumaje amarillo de los pollos de carbonero.

afectar al resultado de los experimentos, este se puede diseñar de forma que todos los individuos utilizados sean adultos o todos jóvenes. El problema de este método es que reduce la capacidad de generalización de nuestro experimento: si solamente utilizamos individuos adultos, no sabemos si los resultados obtenidos se pueden generalizar a los individuos jóvenes (Kamil, 1988).

Una tercera forma de tratar las variables secundarias es la llamada sistematización del experimento. En este caso, la variable secundaria se introduce en el análisis como variable independiente o como covariante. Recordemos el experimento en el que queríamos ver si la cantidad de alimento ingerida durante la muda afecta a la longitud de la cola que el pájaro desarrolla. Un buen diseño puede ser establecer

dos grupos de pájaros cautivos, a uno de los cuales se les suministra alimento suplementario mientras al otro se le deja como control, y comprobar cómo afecta esto al crecimiento de las plumas. Nos podemos preguntar si la edad influye en esta relación, a causa de diferencias metabólicas entre individuos jóvenes y adultos, y si dichas diferencias hacen que la cantidad de alimento ingerido sea más importante para el crecimiento de las plumas de los pájaros jóvenes respecto a los adultos. En este caso, la edad se podría incluir en el análisis como una variable más. La ventaja de esta aproximación es que permite detectar interacciones como la mencionada. La desventaja es que la sistematización, al introducir nuevas variables en el análisis, reduce la potencia de los tests estadísticos. Además, en algunos casos la sistematización es impracticable (Kamil, 1988).

La cuarta manera de tratar variables secundarias es que en los diferentes experimentos estas varíen de forma aleatoria (aleatorización). Por ejemplo, si no estamos interesados en qué efecto ejerce la edad de los diferentes individuos sobre la relación entre alimentos ingeridos y longitud de la cola, sino que simplemente queremos eliminar el posible efecto colateral, los diferentes pájaros habrían de ser escogidos al azar con relación a esta variable. La ventaja de esta aproximación es que aumenta la generalización del experimento, mientras su desventaja es que aumenta la varianza de los diferentes resultados con la correspondiente reducción del poder de los tests estadísticos utilizados.

La necesidad de replicar los experimentos

Los experimentos se han de repetir, es decir, replicar, varias veces. No se puede utilizar un solo individuo experimental y sacar conclusiones, de la misma manera que una sola observación de un hecho no conduce a realizar extrapolaciones generales. Replicar un experimento nos permite extraer valores de dispersión y, por tanto, nos permite comparar los resultados con los de otros experimentos (fig. 2.8). La replicación también permite aumentar la precisión de las medidas obtenidas y evitar los efectos del azar. Imaginemos que estamos estudiando un individuo y que no nos hemos percatado de que estaba enfermo; como resultado del experimento vemos que por mucho alimento complementario que le demos, las plumas de la cola no experimentan un mayor crecimiento. Si sólo utilizamos este individuo experimental, el grado de crecimiento de sus plumas no es representativo del efecto de la alimentación complementaria en este crecimiento.

El error más corriente en un diseño experimental es utilizar réplicas que no son independientes entre sí. Por ejemplo, si queremos comprobar si las hembras de carbonero con plumaje muy amarillo ponen más huevos que las menos amarillas, la unidad muestral, las réplicas, no son los diferentes huevos, sino las diferentes puestas. Los huevos de una misma puesta se parecen más entre ellos que a los de otras puestas, por lo que cada puesta se ha de considerar como una unidad. En un estudio de este tipo lo que hay que hacer es computar la media de tamaño de los huevos de cada puesta y correlacionar estos valores con el amarillo de las diferentes hembras que los pusieron (fig. 2.9). Realmente, estaríamos efectuando una falsa replicación del experimento, error que se conoce con el nombre de pseudoreplicación (Hurlbert, 1984; Bart et al., 1998).

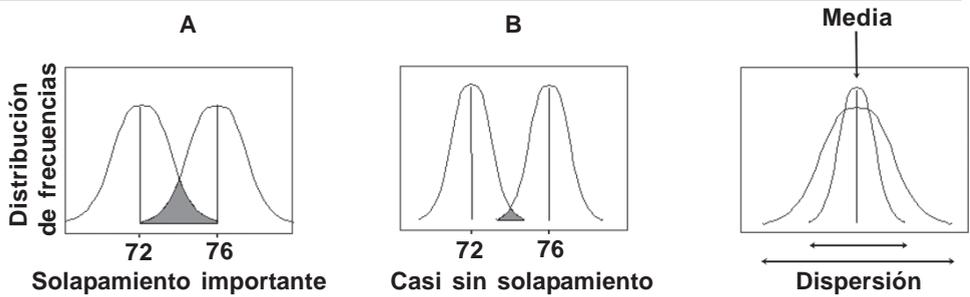


Fig. 2.8 – En estadística, para ver si dos medias procedentes de dos poblaciones difieren se necesita conocer el grado de dispersión de la variable medida. Dicho de otra manera, se necesita saber cuánto se solapan las dos curvas de frecuencias. En el ejemplo se representa la longitud del ala de los machos en una especie cualquiera, con una media de 76 mm, y la de las hembras, con una media de 72 mm. En el caso A, las dos poblaciones (machos y hembras) presentan un gran solapamiento de medidas, con muchas hembras próximas a los 76 mm y muchos machos próximos a los 72 mm. En el caso B, casi no hay solapamiento. Por tanto, a pesar de que en ambos casos las medias sean las mismas, en el caso A no encontraremos diferencias significativas entre machos y hembras y en el caso B las diferencias serán muy significativas. La dispersión (por ejemplo la varianza o el error estándar) es, por lo tanto, una medida imprescindible y tan importante como la media. Para extraer el valor de dispersión y comparar dos poblaciones se necesita, evidentemente, tomar medidas a varios individuos; de forma similar, para comparar dos experimentos se necesitan varias réplicas de cada uno.

Cuando existen varias réplicas, los elementos de las mismas, o sea, los diferentes individuos, han de estar asignados a cada experimento de forma adecuada para evitar efectos colaterales. Para realizar esta asignación existen diversos métodos, que pueden consultarse en la referencia bibliográfica (Kamil, 1988)

Experimentos naturales y diseños *quasi*experimentales

Muchas veces, a pesar de ver claramente cómo debería realizarse un experimento, cuestiones prácticas o éticas no nos dejan llevar a termino un diseño experimental técnicamente correcto. Por ejemplo para ver cómo afecta un incendio o la tala de un bosque a la fauna que lo habita, es evidente que no podemos escoger al azar diferentes bosques y prenderles fuego o talarlos. Lo mismo pasaría si quisiéramos conocer el efecto de una determinada droga o enfermedad. En estos casos, lo aconsejable sería obtener datos de situaciones lo más aproximadas posibles al caso que pretendemos estudiar y analizarlos

Hipótesis: la intensidad de color del plumaje de un individuo refleja su calidad
Predicción: las dimensiones de los huevos puestos por las hembras del herrerillo común (una medida de calidad), estarán correlacionados con la intensidad de la coloración amarilla del plumaje

Los huevos de una misma puesta se parecen más entre ellos que los de las otras puestas, por lo que no se pueden tomar como "unidades" independientes. La unidad muestral no son los diferentes huevos, sino las diferentes puestas.

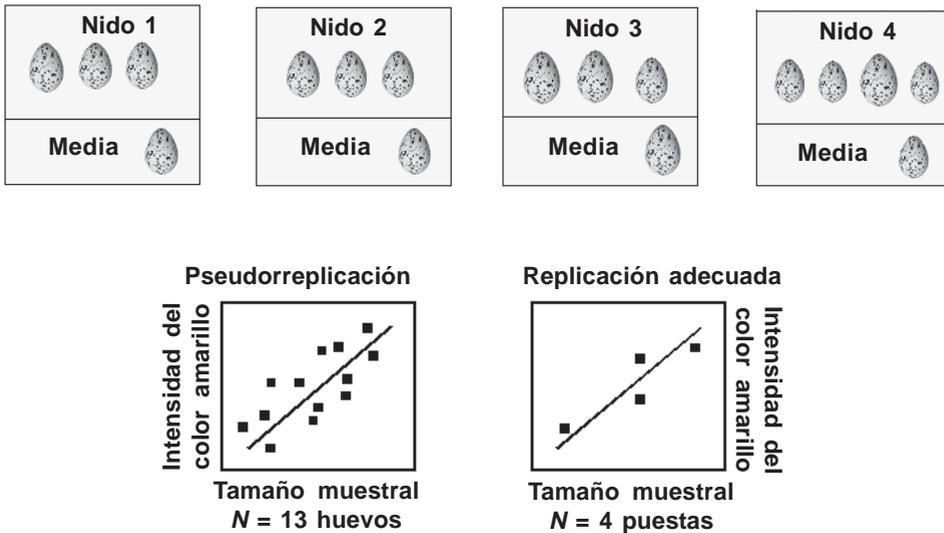


Fig. 2.9 – Ejemplo de un típico error de pseudorreplicación, en el que los datos son ficticiamente replicados. La figura simula un estudio en el que se quiere relacionar la intensidad del amarillo del plumaje de las hembras con el tamaño de los huevos que ponen, basándonos en la premisa de que el tamaño del huevo es importante para la supervivencia posterior de los pollos y que las hembras bien alimentadas y de calidad ponen huevos de mayor tamaño.

siendo conscientes de las limitaciones que estos estudios presentan y de que muchas veces impiden establecer una relación causa–efecto (James & McCulloch, 1985; Kamil, 1988).

Tapio Eeva et al. (1998) querían demostrar que el grado de polución ambiental de metales pesados afectaba a la coloración del plumaje amarillo de los carboneros. El estudio era interesante ya que permitía utilizar la intensidad de la coloración de este plumaje como bioindicador de la calidad del hábitat. Como era éticamente inviable contaminar al azar bosques con diferentes concentraciones de metales pesados y comprobar seguidamente cómo podía afectar esta situación experimen-

tal a la coloración del plumaje, lo que hicieron fue establecer una serie de estaciones de muestreo a diferentes distancias de una fábrica productora de cobre, níquel y fertilizantes del sur de Finlandia que se había comprobado que desprendía metales pesados. A diferentes distancias de la fábrica colocaron cajas nido en las cuales criaban los carboneros. De esta manera podían medir fácilmente el color amarillo de los pollos desarrollados bajo diferentes grados de polución. La media del amarillo de los pollos de cada nido era una réplica, y la distancia de la fábrica a las diferentes zonas de estudio se consideraba el "tratamiento". Si utilizásemos cada pollo como una réplica caeríamos en el típico error de la pseudorreplicación. Este experimento se podría haber mejorado realizándolo al mismo tiempo en un bosque no contaminado, determinando un punto al azar desde donde establecer estaciones de muestreo. Este bosque actuaría, por lo tanto, de "control". Su trabajo demostró que, efectivamente, el color amarillo de los carboneros era menos intenso cuanto más cerca se encontraban de la fábrica y cuanto mayor era la concentración de elementos polucionantes (Eeva et al., 1998).

A veces la imposibilidad de establecer un diseño experimental con manipulación de variables no se debe a una cuestión ética, sino a que simplemente es inviable. Jordi Figuerola (1999) quería demostrar que dentro de los limícolas, las especies que realizan despliegues sexuales en vuelo tienen mayor superficie de ala que los que realizan el cortejo en tierra. Para realizar este estudio, evidentemente, no se podía llevar a cabo ninguna manipulación del comportamiento de los individuos de estas especies para ver si los comportamientos seleccionaban evolutivamente determinadas formas de ala o superficies. Lo que se hizo fue agrupar las diferentes especies en parejas de pájaros del mismo género, pero de manera que dentro de cada pareja una especie efectuara vuelos sexuales y la otra no. En este caso, cada género actuaba como una réplica y el hecho de realizar despliegues de vuelo o no se consideraba que eran los "tratamientos". El estudio pudo demostrar que una mayor superficie alar y un ala más redondeada es una adaptación morfológica a los vuelos sexuales.

Diseños avanzados

Hasta aquí hemos desarrollado la forma básica de plantear el diseño de un experimento. Existen además otras formas de diseño experimental: diseños aparejados, diseños factoriales, diseños anidados, etcétera, que se pueden adaptar a las necesidades particulares de cada experimento. Aconsejo la lectura de los manuales de Krebs (1989a), Kamil (1988) o Scheiner y Gurevitch (1993a) a los lectores a quienes les interese profundizar más en estos diseños.

Decálogo del investigador

Como en cualquier otra disciplina científica, el estudio del plumaje necesita que establezcamos de forma clara cuáles son las preguntas que queremos responder. Estas preguntas las hemos de formular como hipótesis y hemos de establecer cuáles son las predicciones que de ellas se desprenden. Es muy importante que definamos qué variables hemos de medir y cómo hemos de tomar estas medidas. A lo largo del presente capítulo hemos realizado un repaso general de los pasos a

seguir en la realización de cualquier experimento. Los resumimos en el siguiente decálogo (adaptado a partir de Kamil (1988), Barnard et al. (1993b) y Krebs (1989a): 1. Ten una idea original y plantéate bien una pregunta; 2. Identifica la especie y la población ideal para responder la pregunta; 3. Plantéate una hipótesis y las predicciones que se desprenden; 4. Define cuáles serán las variables dependientes y las independientes, y cómo se establecerá el control; programa con antelación lo que has de medir y como lo has de medir; 5. Identifica las variables secundarias y cómo controlarlas; 6. Escribe sobre un papel cuál puede ser el posible diseño experimental y, si tienes posibilidad, coméntalo con alguna persona con criterio; 7. Comprueba que tu diseño pueda ser controlado estadísticamente y ahorra tiempo y dinero computando el tamaño muestral que puedes necesitar antes de empezar; 8. Recuerda que las relaciones causales solamente se pueden determinar con experimentos; 9. Replica el experimento suficientemente pero evita la pseudorreplicación; 10. Si no has tenido suerte, vuelve a plantearte tu hipótesis y sus predicciones

Existe una extensa literatura sobre el diseño experimental. Aconsejaría, por tanto, al lector interesado que consulte las diferentes obras especializadas que existen sobre el tema (Quinn & Dunham, 1983; Hurlbert, 1984; James & McCulloch, 1985; Loehle, 1987; Mentis, 1988; Kamil, 1988; Hairston, 1989; Krebs, 1989a; Kepler, 1990; Maxwell & Delany, 1990; Martin & Bateson, 1993; Scheiner & Gurevitch, 1993a; Barnard et al., 1993b). De todos modos, el objetivo del presente capítulo es que el lector se sienta familiarizado con los conceptos del diseño experimental y del método científico, de forma que el resto de capítulos del libro puedan resultarle más comprensibles.



Frank Götmark es el investigador más representativo en el estudio de los mecanismos de caza de los depredadores aéreos y el rol de la coloración de sus presas sobre el éxito de captura, siendo referencia obligada en este tema.



3.
¿Cómo
se
mide
el
plumaje?

3. ¿Cómo se mide el plumaje?

La ecoetología moderna es básicamente una ciencia cuantitativa. Los datos, extraídos de la medición de determinadas variables, son la materia prima utilizada para comprobar nuestras hipótesis y predicciones (Lehner, 1979; Krebs, 1989a; Martin & Bateson, 1993). En el estudio del valor comunicativo del plumaje hay diferentes variables a medir; en el presente capítulo se quiere efectuar un repaso de cuáles son estas variables y cómo se ha de llevar a término la medición. Estos conocimientos serán útiles para poder entender los capítulos que siguen.

La medición del color

Los pájaros presentan una gran variabilidad de color entre individuos, incluso dentro de una misma especie. La intensidad del color del pecho en los piquituertos machos puede variar entre el amarillo y el rojo pasando por tonalidades intermedias. El amarillo del pecho de un carbonero puede ser muy claro, casi beige, hasta llegar a un amarillo muy intenso. Al medir el color de un animal nos encontramos con una serie de dificultades debidas a que la percepción que podemos tener del color varía según la intensidad y el tipo de luz, la extensión de la mancha, el color del fondo, el ángulo de medición, además de la sensibilidad y la interpretación personal (Minolta Corporation, 1994). Por estos motivos, si preguntamos el color de un objeto a cuatro personas posiblemente obtendremos cuatro respuestas diferentes. Es evidente, por lo tanto, que para poder obtener medidas objetivas necesitamos un aparato especializado en la medición del color, de la misma manera que para pesar un objeto necesitamos una balanza.

Al igual que los rayos X, las ondas de radio o televisión, los rayos ultravioleta, los infrarrojos o los rayos cósmicos, la luz visible es una onda electromagnética que atraviesa el espacio, formada por la unión de diferentes longitudes de onda. Si hacemos pasar la luz blanca del sol a través de un prisma se crea el llamado espectro de colores, como una especie de arco iris. El espectro visible varía según

la longitud de onda del rojo al naranja, amarillo, verde, azul, añil y violeta (de mayor a menor longitud de onda). Cuando la luz incide sobre un objeto, parte del espectro es absorbido por el objeto y parte es reflejada, la parte reflejada es la que estimula la retina y la que nos da la sensación de color. Por ejemplo, un objeto amarillo absorbe todas las longitudes de onda excepto la correspondiente al color amarillo, el color negro aparece cuando un objeto absorbe todas las longitudes de onda y el blanco lo hace cuando las refleja todas. El ojo humano tiene en la retina tres tipos de receptores (los conos), que envían información al cerebro al ser estimulados respectivamente por los colores rojo, amarillo y verde. Además tiene otros receptores (los bastones), sensibles a las diferentes tonalidades de gris (se podría decir que solamente funcionan en blanco y negro). Diversos estudios han puesto de manifiesto que el color que el ojo humano percibe se puede desdoblar en tres parámetros, que varían de forma más o menos independiente: tono, luminosidad y saturación. El tono es el término utilizado en el mundo del color para clasificar los colores: amarillos, rojos, verdes, azules, etcétera. Se refiere, por tanto, a la longitud de onda media de un color. Dentro de cada color, la luminosidad está compuesta por el porcentaje de blanco o negro que contiene un color y nos da idea de brillo. El color rosa es, por ejemplo, un color rojo con un alto porcentaje de blanco. La saturación, también llamada intensidad, se refiere a la pureza del color, al monocromatismo: el color grana es rojo mezclado con azul y marrón; por tanto, es menos saturado que el rojo puro.

Los cromómetros, también llamados colorímetros, son unos aparatos que disponen de tres sensores, también estimulados respectivamente por los colores rojo, amarillo y verde, que transmiten la información a un microprocesador que determina unos valores numéricos de color basados en la información recibida de los sensores. Se han desarrollado diferentes escalas, pero la más utilizada en estudios zoológicos da información sobre valores de tono, luminosidad y saturación (fig. 3.1) (Minolta Corporation, 1994; Hill, 1998a; Figuerola et al., 1999a). Alternativamente, y para quién no disponga de un colorímetro, puede tomar una fotografía digital o puede escanear las plumas, y la imagen obtenida se analiza posteriormente con un programa estándar de análisis de imágenes (e.g. Photoshop) o programas especializados (e.g. Spectramagic). En este caso, la imagen debe tomarse incluyendo una carta de color que permita calibrar los colores obtenidos.

La transcripción numérica del color que reflejan los colorímetros está basado en la percepción del ojo humano, y se conoce que la percepción que tienen los pájaros puede ser muy diferente (Cuthill et al., 1999a). Por ejemplo, los pájaros tienen cuatro tipos de conos, en vez de tres, y el cuarto está especializado en la detección del color ultravioleta, totalmente imperceptible al ojo humano (Bennett et al., 1994; Bennett & Cuthill, 1994; Cuthill et al., 1999a). Por esta razón, algunos autores aconsejan utilizar espectrofotómetros y no colorímetros (Endler, 1990; Cuthill et al., 1999b). Estos aparatos disponen de sensores para cada una de las longitudes de onda principales y proporcionan un gráfico de reflectancia espectral con el porcentaje reflejado que se produce por cada longitud de onda (fig. 3.2). El inconveniente de este método es que no da valores numéricos intuitivos que puedan ser fácilmente interpretados y de fácil tratamiento numérico (Hill, 1998a), a pesar de que recientemente algunos autores han propuesto algunas transformaciones numéricas (Andersson et al., 1998; Sheldon et al., 1999). El problema se agrava si aparecen varios máximos de reflectancia al mezclar diferentes colores. De todas maneras, hasta que no dispongamos de los

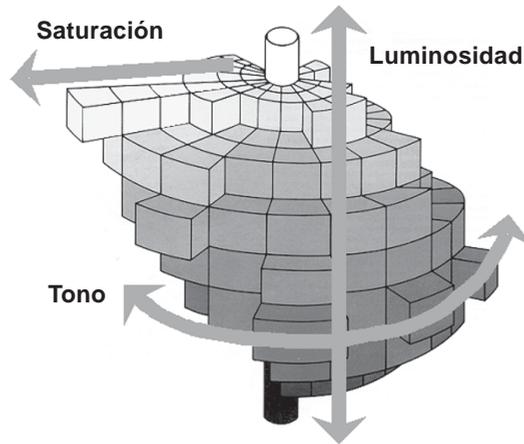


Fig. 3.1 – Representación tridimensional de las tres medidas que definen el color (tono, luminosidad y saturación), tal y como lo percibe el ojo humano y lo describe un cromómetro. El valor del tono se da en una escala circular, que va del rojo (0°), al amarillo (90°), el verde (180°), el azul (270°) y de nuevo el rojo ($360^\circ = 0^\circ$). Un valor, por ejemplo, de 45° se refiere a un color naranja mientras que uno de 95° se refiere a un amarillo puro con un poco de verde. La luminosidad se da en una escala de 0 (negro puro) a 100 (blanco puro). La saturación se recoge también en una escala numérica cuyo valor es mayor cuanto más saturado de color está el objeto. (Basado en Minolta Corporation, 1994.)

parámetros que nos definen la percepción que el pájaro tiene de los colores, y que los cromómetros se adaptan a estos parámetros, el espectro nos da la medida más objetiva del color de que podemos disponer. Para profundizar más sobre la medición del color y sobre las diferencias entre distintos métodos puede consultarse (Endler, 1990; Zuk & Decruyenaere, 1994; Repentigny et al., 1997; Tella et al., 1998; Villafuerte & Negro, 1998; Hill, 1998a; Figuerola et al., 1999a; Cuthill et al., 1999b; Grill & Rush, 2000; Osorio & Ham, 2002). Algunos trabajos recientes están intentando relacionar el color de las plumas con su contenido en pigmentos, especialmente carotenos (Inouye et al., 2001; Saks et al., 2003a), pero el tema es más complejo de lo que pueda parecer y está todavía en sus inicios (ver también Hill, 2002).

La medición del tamaño de las manchas de color

En ciertas especies, los diferentes colores que conforman el plumaje se distribuyen formando manchas de colores. El gorrión presenta una mancha de color negro debajo del cuello en forma de babero, el petirrojo una amplia mancha en el pecho de color rojo, el carbonero común tiene una mancha negra que le recorre todo el pecho en forma de corbata, el jilguero y el lúgano presentan una mancha amarilla en el ala. El tamaño de estas manchas es tan importante como la medición del

color que las forma; (Hill, 1992, 1998b) y en el caso de las manchas de color negro, el tamaño es generalmente la única variable utilizada.

La medición de estas manchas presenta normalmente problemas por su superficie irregular. Una manera sencilla de medirlas puede ser superponer a la mancha un papel milimetrado transparente y contar todos los cuadraditos que la contienen, obteniendo de esta manera la superficie en milímetros cuadrados (Senar et al., 1993). Otro procedimiento puede ser colocar un papel transparente sobre la mancha y reseguir su forma calcándola; posteriormente, se recortan y pesan los diferentes recortes de las manchas de diferentes individuos, obteniendo así un índice de tamaño relativo. Más sencillo puede ser realizar una foto de cada mancha y recortarla, pero en este caso todas las fotos se deben realizar desde la misma distancia para no crear problemas de escala. En algunos casos lo que se ha hecho es utilizar diapositivas, colocando junto a la fotografía del pájaro una escala que sirva más tarde de referencia. Al proyectar la diapositiva, el proyector se puede mover hasta hacer coincidir la escala que previamente hemos dibujado en la pantalla de proyección con la escala de comparación que hemos fotografiado. De esta manera conseguiremos hacer coincidir la escala de todas las diapositivas. Entonces se puede reseguir con lápiz o sobre papel la imagen proyectada, que al igual que antes, se recorta y pesa.

El proceso descrito anteriormente necesita una gran inversión de tiempo. Muchas veces es mejor, por tanto, obtener un índice que se correlacione con la medida a obtener. Por ejemplo, en el caso del babero negro del gorrión, se cogen unos cuantos individuos a los que además de medirlas la superficie de la mancha con cualquiera de los métodos señalados, se les mide también la longitud y anchura máxima. Si la regresión de la superficie con el producto de longitud por anchura es significativa e importante, podemos utilizar el producto de estas medidas para extrapolar matemáticamente la superficie real de la mancha (Møller, 1987a; Senar et al., 1993).

En el caso de una mancha de forma tan irregular como la corbata negra del carbonero, el proceso se complica. La longitud de esta mancha es más o menos constante para todos los individuos; donde presenta más variación es en la anchura y a pesar de que la mayoría de los autores utilicen esta medición, la dificultad es decidir cuál es el punto ideal de medición. Seguramente por esto se han descrito para esta especie más de ocho puntos "idóneos" donde medir la mancha (Figuerola & Senar, 2000) (fig. 3.3). Es importante, por tanto, validar nuestra medida con la medida de la superficie real (o la más próxima). Con Jordi Figuerola (Figuerola & Senar, 2000) comparamos y correlacionamos las diferentes medidas de la mancha del carbonero común descritas en la bibliografía con una medida obtenida mediante fotografías digitales. Colocábamos el carbonero en posición horizontal sobre un fondo de papel milimetrado, de forma que las diferentes medidas podían ser posteriormente calibradas. La fotografía digital se analizaba posteriormente con un analizador de imágenes de un ordenador personal. De esta manera podíamos obtener el área real de la mancha con la máxima exactitud de medida. Posteriormente comparábamos esta medición obtenida con la fotografía digital con los diferentes índices comentados, comprobando que mientras algunos se correlacionaban mucho con la mancha real, otras medidas presentaban correlaciones más bajas (Figuerola & Senar, 2000) (fig. 3.3). Esto nos alerta acerca de la importancia de escoger un buen método de medida a la hora de estimar el tamaño de cualquier mancha de color.

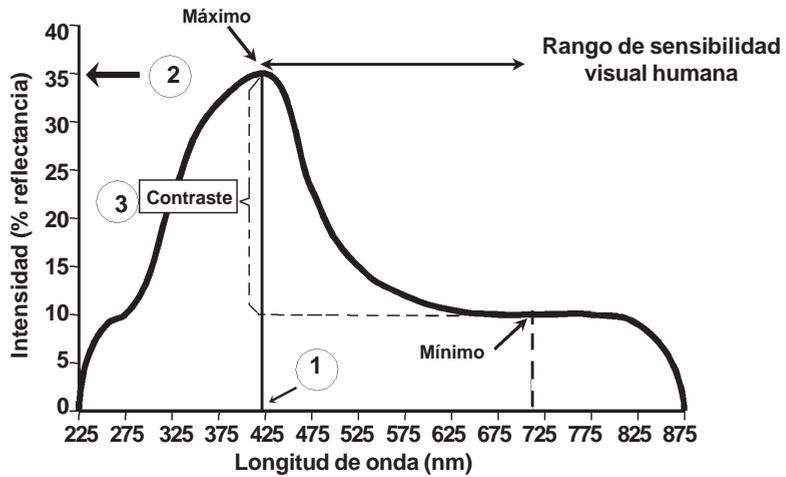
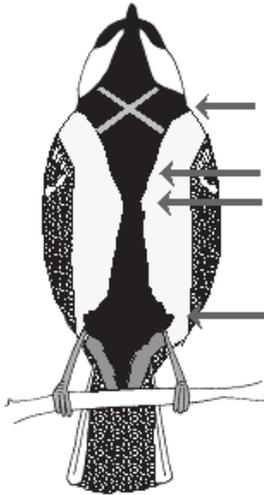


Fig. 3.2 – Representación del espectro de reflectancia del plumaje de los machos de picogordo azul. La línea curva representa el porcentaje de reflectancia que tiene el plumaje de esta especie para cada longitud de onda. Los humanos son sensibles a la reflectancia de las longitudes de onda que están entre 400 nm (azules) y 700 nm (rojos). Como se puede ver, el picogordo azul refleja las longitudes de onda que están en la franja del ultravioleta (< 400 nm), un color que a pesar de que los humanos no pueden verlo, es perfectamente percibido por los pájaros (Cuthill et al., 1999a). En la figura se representan las principales medidas que podemos tomar a partir de la representación espectral: 1. La longitud de onda con máximo de reflectancia, que está muy relacionada con el tono del plumaje; 2. La intensidad, que se refiere al porcentaje de luz reflejada en el punto de máxima reflectancia; y 3. El contraste, medido como la diferencia de intensidad entre el punto de máxima y el de mínima reflectancia. (Figura basada en Keyser & Hill, 1999, 2000.)

La medición de la muda

El proceso de renovación de las plumas durante la muda puede ser muy variable. Los dos parámetros más importantes para describir la muda de un pájaro son el periodo escogido respecto a su ciclo anual y la velocidad con que las plumas se renuevan. El primer parámetro determina el grado de solapamiento de la muda con otras actividades importantes como la reproducción o la migración (Siikamäki et al., 1994; Svensson & Merilä, 1996). El segundo parámetro tiene consecuencias energéticas y aerodinámicas: como el cambio de unas plumas por otras no es inmediato sino que necesita unos días, una muda rápida implica un mayor esfuerzo energético y haber de pasar unos días con menos plumas que si realizara una muda más lenta y, como consecuencia, sufrir una reducción en la capacidad termorreguladora y

Diferentes mediciones del área de la corbata negra del carbonero común



	Error de medida	Correlación con el área
Producto diagonales	95%	0,73
Anchura en esternón	17%	0,81
Anchura mínima	9%	0,87
Anchura máxima	34%	0,77
Suma anchura en 4 puntos	20%	0,90
Suma anchura en 8 puntos	14%	0,98
Área escaneada	2%	–

Fig. 3.3 – Ejemplar de macho de carbonero común, en el que se representan siete maneras diferentes mediante las cuales se puede medir el tamaño de la corbata negra. Cada una de ellas ha sido utilizada por diferentes investigadores. Para cada medida se proporciona un error, en porcentaje, que se realiza en promedio, cuando se toma cada una de las medidas (Senar, 1999a). Como se puede ver, la medida de la anchura máxima de la mancha tiene un importante error de medición (34%), mientras que el área tomada a partir de una fotografía escaneada o una foto digital tiene tan sólo un 2% de error. Ningún método con un error de más del 10% debería ser utilizado (Senar, 1999a). Se proporcionan también los valores de correlación de cada una de las medidas con el área de la mancha estimada a partir de la fotografía escaneada, que presumiblemente es la que más se aproxima a la superficie real de la mancha. Como se puede ver, la medida obtenida, a partir del producto de diagonales, está poco correlacionada con la superficie de la mancha ($r = 0,73$) y, por tanto, no es recomendable su utilización. La suma de anchuras en diferentes puntos presenta buenas correlaciones con el área de la mancha ($r > 0,90$), por lo que se puede considerar como una buena estimación de esta medida. Si no disponemos de cámara digital y queremos utilizar una sola medida lineal como estimación del tamaño de la mancha, hay que encontrar un punto de compromiso entre escoger una medida con un bajo error y con una alta correlación con la estimación del área. En nuestro caso, las mejores medidas serían la anchura mínima y la suma de anchuras en ocho puntos equidistantes; puesto que la determinación de la anchura mínima es mucho más rápida que medir ocho puntos, esta sería la medida aconsejada a utilizar para estimar el tamaño de la corbata negra del carbonero común. (Datos basados en el trabajo de Figuerola & Senar, 2000.)

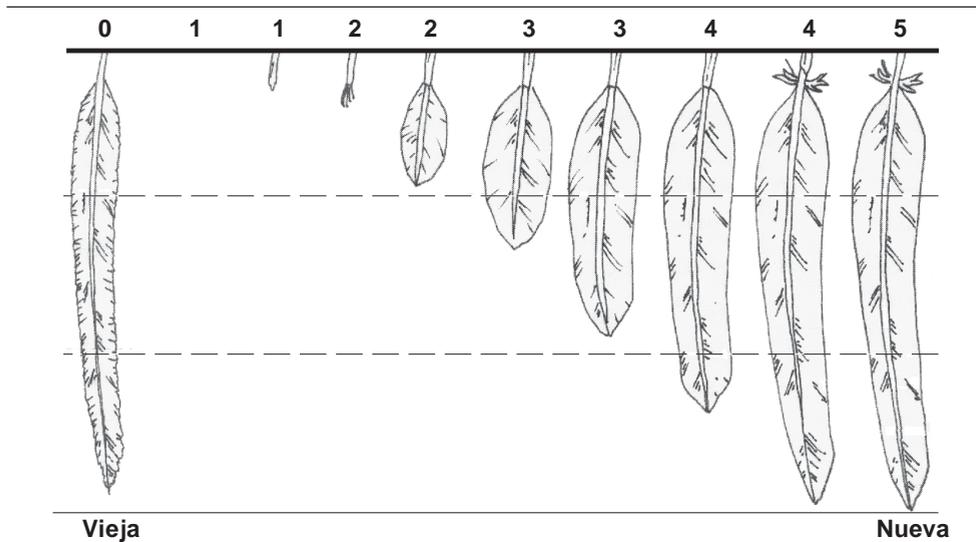


Fig. 3.4 – Codificación utilizada para tomar datos sobre el crecimiento de las diferentes plumas: 0. Pluma todavía vieja; 1. La pluma vieja ya ha caído, pero la nueva todavía no ha salido o todavía está dentro del cañón; 2. La pluma nueva está justamente saliendo de la vaina y todavía no ha logrado un tercio de su crecimiento; 3. La pluma nueva está entre 1/3 y 2/3 de crecimiento; 4. La pluma nueva ha crecido ya unos 2/3, pero todavía está en crecimiento; 5. La pluma nueva está ya totalmente crecida y ha perdido el cañón. (Notación basada en Ginn & Melville, 1983a.)

dificultades en el vuelo (Ginn & Melville, 1983a; Swaddle et al., 1996). Estos valores pueden ser, por tanto, un índice del estado de salud y disponibilidad de recursos de un individuo (Grubb, 1995; Møller et al., 1995).

El método más generalizado para cuantificar el estadio de muda de un pájaro consiste en apuntar el valor de crecimiento de cada una de las rémiges según una escala que va del 0 al 5 (Ginn & Melville, 1983a) (fig. 3.4). El valor de la muda de un individuo determinado se obtiene sumando los valores de crecimiento de cada una de las primarias (Ginn & Melville, 1983a). Un pájaro con valor igual a 0 significa que todavía no ha empezado a mudar, mientras que un valor 50 (para pájaros con diez primarias) indica que el pájaro ya ha completado la muda. Si tenemos datos de muda de muchos individuos capturados en diferentes momentos dentro de este periodo, podemos realizar una regresión entre la fecha de captura (variable dependiente) y el valor de muda (variable independiente). Obtenemos entonces una recta de regresión representativa de la fecha aproximada en que la población empieza y finaliza la muda (fig. 3.5). Otro método consiste en realizar una correlación logística entre el estadio de muda de los individuos capturados (variable dependiente: 0, si aún no ha empezado la muda; 1, si ya la ha empezado) en relación al número de días transcurridos desde un valor predeterminado (e.g. 1 de junio) (Rothery & Newton, 2002; Borrás et al.,

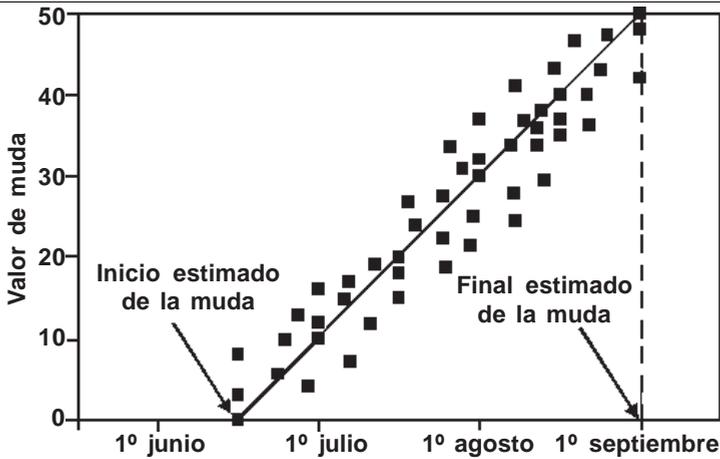


Fig. 3.5 – Ejemplo hipotético de regresión entre la fecha de captura (variable dependiente) y el valor de muda (variable independiente) que presentaba el pájaro. Este valor de muda varía entre 0 (pájaro con todas las plumas rémiges viejas) y 50 (todas las rémiges nuevas). Cada punto representa un individuo. La recta representa el valor promedio de todos los individuos. Se señalan las fechas promedio en las que la población empieza y acaba la muda, estimadas a partir de la recta de regresión.

2004). Los valores obtenidos de ordenada en el origen (a) y pendiente (b) son posteriormente utilizados para computar el valor medio (\pm d.e.) de inicio de la muda. La fecha de finalización de la muda se analiza del mismo modo, pero la variable dependiente se computa como 0 (si aún no ha finalizado la muda) o 1 (si ya la ha finalizado). Este método tiene la ventaja de poderse aplicar simplemente con datos sobre si el pájaro muda o no, sin necesidad de haber de calcular el estadio de muda.

Para saber a qué velocidad está mudando el pájaro, habríamos de capturarlo varias veces dentro de este periodo, y esto, en la mayoría de los casos, no es factible. Para solucionar este problema Staffan Bensch & Mats Grahn (1993c), de la Universidad de Lund, propusieron la utilización del tamaño del espacio vacío creado por la muda de primarias y secundarias. Este hueco se cuantificaba de forma inversa a la del valor de muda: por ejemplo, un valor de muda de cuatro se corresponde con un valor de hueco 1. Para valorar la velocidad de muda consideraban tanto la velocidad a la que crecía la pluma como el número de plumas que se mudaban simultáneamente (el hueco del ala). Analizando los datos de pájaros recapturados varias veces Bensch & Grahn (1993c) comprobaron que existía una buena correlación entre el tamaño del hueco del ala y la velocidad de muda de las rémiges (fig. 3.6). Møller et al. (1995), utilizando el índice antes citado, han encontrado recientemente que las golondrinas con mejor condición física y con colas más largas y simétricas, factores indicativos de la calidad del individuo, mudan a mayor velocidad. Borrás et al. (2004), con la misma aproximación, han demostrado cómo la velocidad de muda puede variar entre localidades de distinta calidad. Esto nos indica la utilidad de este sencillo método para

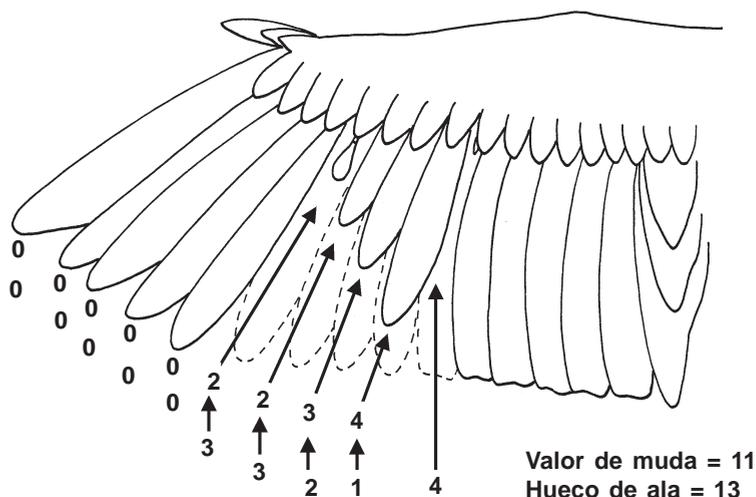


Fig. 3.6 – Staffan Bensch y Mats Grahn (1993c) han ideado un método para estimar la velocidad de muda a partir del hueco producido por la renovación de las plumas. En la figura el ala presenta las primarias cuatro a siete en crecimiento, por lo que el valor del estadio de muda de las plumas será de 11 ($2+2+3+4$; ver fig. 3.4) El valor del hueco de muda se estima de forma inversa a su estadio de crecimiento. En el ejemplo, la primaria siete está en estadio 2 y, por tanto, su valor de hueco será de 3. Evidentemente los valores de muda 0 (pluma vieja) y 5 (pluma nueva) se corresponden ambos a un valor de hueco 0. La suma de los valores de cada pluma nos da el valor total del hueco. En nuestro caso, el pájaro tiene un valor de hueco 13. Cuanto más grande sea este valor, mayor es la velocidad de muda. El valor de muda se calcula sobre las primarias, y el de hueco sobre las primarias y secundarias. El tamaño del hueco está positivamente correlacionado con el estadio de muda, ya que cuando un pájaro está comenzando a mudar, el hueco que presenta es mínimo y no es tan representativo de la velocidad. Por tanto, lo que hacían era realizar una regresión entre el hueco de muda del ala (variable dependiente) y el valor de muda de las primarias (variable independiente). El valor estadístico obtenido de esta regresión (llamada residuo del hueco) sirve para estandarizar el hueco respecto al estadio de la muda. Este residuo del hueco (independiente del estadio de muda) es el que está muy correlacionado con la velocidad de muda real y es, por tanto, el utilizado como estimador de la velocidad de muda.

medir la velocidad de muda a partir de una sola captura, a la vez que apoya la idea de que este valor puede ser utilizado como índice de calidad fenotípica.

La medición de la muda de las plumas del cuerpo es más complicada que la de las primarias ya que presentan más dificultades para diferenciarlas y, al ser más pequeñas y más curvadas, es más difícil establecer estadios de crecimiento. Rohwer (1983; Rohwer & Manning, 1990), considerado como el pionero en el

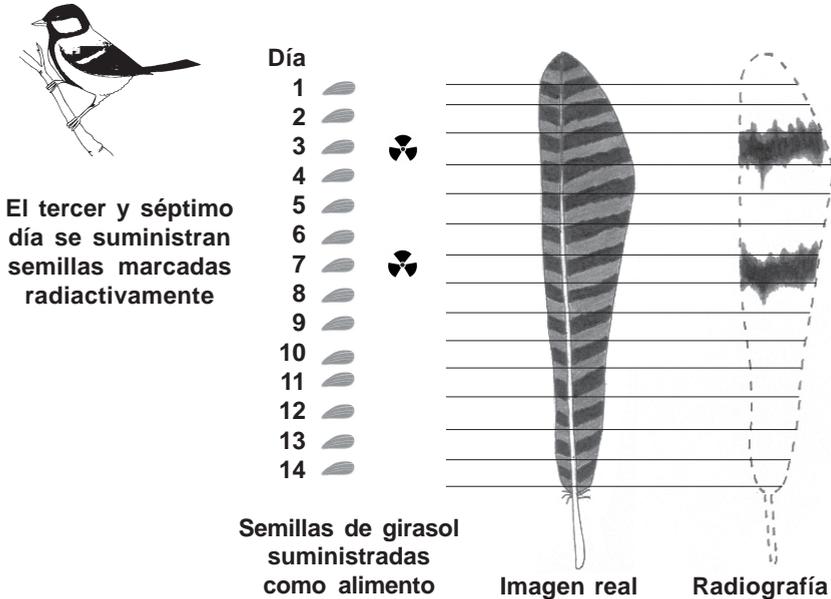
estudio de la muda desde un punto de vista ecoetológico, propuso dividir el cuerpo en seis regiones (cuello, pecho, vientre, cabeza, espalda y obispillo) (Rohwer & Manning, 1990) y, para establecer el estadio de muda en cada una de estas zonas, con la ayuda de una aguja, levantar las plumas en cinco o diez puntos diferentes de cada región, contando el número de cañones en crecimiento y plumas a medio crecer, según la escala: 0. Sin mudar; 1. Una o dos plumas en crecimiento; 2. Tres o cuatro plumas creciendo, y así sucesivamente hasta 5. Nueve o más plumas en crecimiento. En especies o clases de edad en las que se puede valorar por el color del plumaje que las plumas han sido ya mudadas, por ejemplo en el caso de un juvenil de cualquier especie de fringílido, lo que se puede hacer es cuantificar por cada zona del cuerpo el porcentaje de plumas mudadas (es decir, con distinto color) (Rohwer, 1986). El primer método nos permite saber en que época del año la muda es más intensa, mientras el segundo permite estimar mejor lo adelantada que está la muda en un momento concreto. Una metodología similar ha sido desarrollada por Willoughby et al. (2002). El método anteriormente comentado de Rothery & Newton (2002), en el que se computa mediante una regresión logística los cambios en las proporciones de individuos con o sin muda, puede ser utilizado para establecer la fecha de inicio y final de muda de los individuos juveniles.

El crecimiento de las plumas y la *ptilocronología*

En la naturaleza es frecuente que los procesos de crecimiento se vean reflejados en una alternación de capas de diferentes colores que permiten estudiar la cronología de este crecimiento o su origen. Es de todos conocido que al seccionar el tronco de un árbol se hacen visibles las anillas de crecimiento que se producen de forma alternada entre el verano y el invierno: las células que se forman durante el verano son pequeñas y con una pared ancha, mientras que las formadas durante el invierno son de mayor tamaño pero de paredes finas. Esto produce una alternancia anual de anillas de diferente color y textura que permite estimar la edad del árbol. Las barbas de los glaciares o los depósitos oceánicos de hierro oxidado precámbricos son otros ejemplos. Un proceso similar tiene lugar durante el crecimiento de las plumas: durante el periodo que dura la muda las plumas crecen de forma continuada, pero debido a cambios metabólicos, el fragmento de pluma que crece durante el día es de color oscuro, mientras que el que crece durante la noche es de color claro. Esto provoca que las plumas presenten unas líneas claras y oscuras de uno a tres milímetros, que se van alternando, denominadas barras de crecimiento (Grubb, 1995; Domènech & Senar, 1997). Brodin (1993d), utilizando alimento marcado con radiactividad que suministraba a un grupo de carboneros, demostró que cada 24 horas se formaban una barra de crecimiento oscura y otra clara, correspondientes al día y a la noche (fig. 3.7).

Que una barra de crecimiento sea más o menos ancha viene determinado por la condición fisiológica en que el animal se encuentre, su estado de salud y la cantidad de recursos a los que tenga acceso en el momento de su formación. Por tanto, la anchura de estas barras puede ser una buena medida de condición física y nutricional (Domènech & Senar, 1997). Thomas Grubb (1989b), de la Universidad de Ohio, fue el primero en proponer esta medida, llamándola *ptilocronología*. Trabajos posterior-

Antes de empezar se extrae una pluma de la cola, para que durante el experimento vaya creciendo una nueva pluma en condiciones controladas por el experimentador



La secuencia de aparición de bandas radiactivas coincide con la secuencia diaria de suministro de semillas marcadas radiactivamente, lo que demuestra que las barras crecen en periodos de 24 horas

Fig. 3.7 – El experimento de Brodin (1993d) realizado con carboneros consistía en arrancar una pluma de la cola para inducir un nuevo crecimiento y suministrar seguidamente comida estándar y esporádicamente semillas radiactivas. Las sustancias radiactivas eran asimiladas por el animal y depositadas en la pluma, de manera que mediante una posterior radiografía se podían identificar las barras marcadas con radiactividad, producidas durante los días en que se habían suministrado las semillas marcadas. Las barras no marcadas coincidían con los días en que los animales habían ingerido comida estándar y las marcadas con radiactividad con los días con comida radiactiva, lo que demostraba que el crecimiento de cada línea se había efectuado en un periodo de 24 horas.

res han demostrado de forma experimental que los periodos con estrés nutricional se traducían en una reducción de la anchura de las barras de crecimiento de la cola (Grubb & Cimprich, 1990; Polo & Carrascal, 1998; Waite, 1990; Grubb, 1991; Zuberbier & Grubb, 1992; Hogstad, 1992; Yosef & Grubb, 1992; Grubb & Yosef, 1994; Jenkins et al., 2001). Ésta técnica es ya de amplia utilización en muchos campos de la ecología y la etología actuales (Harder & Kirkpatrick, 1994; Grubb, 1995; Brown, 1996; Domènech & Senar, 1997).



4.
Señales
de
dominancia

4. Señales de dominancia

La convivencia entre individuos de una misma especie y el hecho de compartir espacio, alimento u otros recursos conlleva siempre conflictos de intereses entre los diferentes miembros de un grupo. Las peleas son la forma más común de resolver quién tiene preferencia en la explotación de los recursos citados. Si observamos con detalle estas peleas, nos daremos cuenta de que hay unos cuantos individuos que, por sus características, ganan la mayoría de los enfrentamientos. De esta manera consiguen el acceso a los mayores territorios y ser los primeros a la hora de comer, elegir pareja o escoger zona. Algunos individuos, incluso, son los únicos de su grupo que consiguen emparejarse (Wilson, 1975). Para los zoólogos, este es un hecho ampliamente reconocido ya desde el siglo pasado (Schein, 1975) y fue Schjelderup-Ebbe el primero en formalizarlo, en 1922 (Schjelderup-Ebbe, 1922), con la definición de las jerarquías sociales, acuñando el nombre de dominantes para los individuos ganadores y de subordinados para los perdedores.

El término jerarquía había sido utilizado originariamente para definir la organización eclesiástica (Roper, 1986). Los cardenales estaban (y están) jerárquicamente por encima de los obispos, y estos por encima de los sacerdotes. Estas y otras jerarquías, como por ejemplo la militar, la judicial, etcétera, a todos nos resultan familiares. Un rasgo distintivo de estas jerarquías es que pueden ser fácilmente reconocidas por símbolos externos: los obispos utilizan mitras y los sacerdotes no, en las fuerzas armadas marcan el estatus con la utilización de estrellas y galones, y en el mundo judicial las togas y las puñetas marcan las diferencias. De hecho, todos nosotros, de una u otra forma, consciente o inconscientemente, utilizamos el simbolismo social. Ropas, coches, casas, tarjetas de crédito, joyas, proporcionan de forma externa, información constante sobre nuestra clase social.

En 1975, Sievert Rohwer (1975), de la Universidad de Washington, propuso que la gran variabilidad en la coloración del plumaje que presentan muchas especies de aves en invierno podría también funcionar como señalizador del estatus social (fig. 4.1). La ventaja de un sistema comunicativo como este es evidente: reconocer el grado de dominancia de un oponente antes de iniciar un enfrentamiento

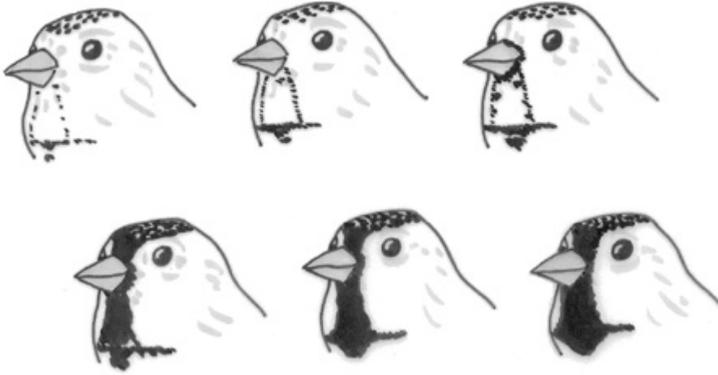


Fig. 4.1 – Variación en la coloración del plumaje invernal del gorrión de Harris, que Sievert Rohwer predijo que estaría correlacionada con el índice de dominancia. (Basado en Rohwer & Rohwer, 1978.)

agresivo podría ahorrar un gran número de luchas innecesarias y potencialmente peligrosas. El sistema sería ventajoso tanto para los subordinados, que evitarían riesgos innecesarios, como para los dominantes, que se ahorrarían muchas luchas. ¿Pero, podría existir realmente en las aves un sistema de señalización como este?

¿Señalización de dominancia o reconocimiento individual?

La idea de Rohwer de la señalización de la dominancia a través de la coloración del plumaje era muy atractiva, pero también muy atrevida. William Shields, de la Universidad de Ohio, fue de los primeros en atacar esta hipótesis argumentando que las diferencias en la coloración del plumaje podían existir simplemente para facilitar el reconocimiento individual (Shields, 1977). Un ingenioso experimento efectuado por Philip Whitfield con modelos de vuelvepiedras realizados con fibra de vidrio corroboraba esta función de reconocimiento individual y rechazaba la función de reconocimiento de estatus (Whitfield, 1986). El vuelvepiedras presenta una gran variabilidad en el contraste de manchas negras y blancas de la cabeza (fig. 4.2). En los experimentos con vuelvepiedras de fibra de vidrio Whitfield utilizó dos tipos de modelos que colocó en diez territorios diferentes: uno con el diseño de color de plumaje igual al de un compañero de territorio (un vecino), y por tanto conocido por él, y otro con el diseño de un pájaro extraño, y por lo tanto desconocido (fig. 4.3). Los individuos vecinos tienen todos territorios, por lo que no suponen ningún peligro para el propietario. Los extraños normalmente van en busca de territorios vacíos. Si el vuelvepiedras es capaz de reconocer distintos individuos a través del plumaje, habría de atacar a los extranjeros y no hacerlo a sus compañeros. Los resultados obtenidos apoyaban perfectamente la predicción: los vuelvepiedras atacaron a los modelos de individuos extranjeros, pero ignoraron los modelos que imitaban a los

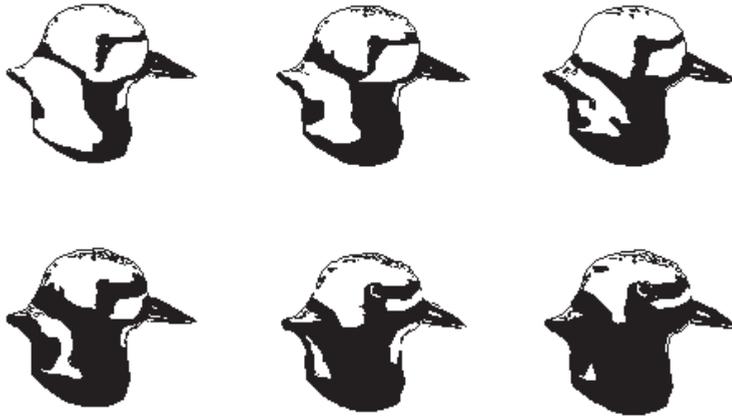


Fig. 4.2 – Vista lateral de la cabeza y el cuello de diferentes vuelvepedras estudiados por Whitfield, machos y hembras, en la que se puede apreciar la variabilidad en la coloración del plumaje de esta especie. La superficie total del plumaje negro era obtenida fotografiando a cada individuo en posición lateral. Las correspondientes diapositivas de cada uno de los pájaros eran posteriormente proyectadas sobre una cartulina con el perfil de un pájaro tipo sobre el que se dibujaban las diferentes manchas negras. La Posición del proyector se movía adelante y atrás hasta conseguir encajar la fotografía del pájaro en el perfil estándar mencionado. De esta forma se conseguía reducir o aumentar todos los animales a la misma medida y obtener el porcentaje de área independientemente del tamaño del pájaro. (Basado en Whitfield, 1986.)

individuos vecinos. Esto demostró que utilizan la variabilidad en el diseño del color del plumaje para reconocer a los diferentes individuos vecinos. El hecho de que no se encontrara ninguna relación entre la coloración de plumaje y la cantidad de territorios que los machos ocupaban, rechazaba, según Whitfield, la función del plumaje como señalizador de estatus social. Estos resultados contrastan con los obtenidos por otros investigadores que han encontrado una correlación significativa entre la cantidad de zona pigmentada en el plumaje y la dominancia. El tamaño del babero negro del gorrión, el carbonero sibilino y el lúgano, la corbata negra del carbonero común, o la cantidad de zona negra en la cabeza y el pecho de los gorriónes de Harris o del chingolo pizarroso, por citar algunos (tabla 4.1), son todos ellos proporcionales a la capacidad de ganar enfrentamientos agresivos, y por tanto apoyan la hipótesis de que en algunas especies el plumaje funciona posiblemente para señalar el estatus social.

Para poder discriminar más claramente entre la hipótesis de la señalización de estatus y la del reconocimiento individual, Doris J. Watt planteó, en 1986, dos sugestivos experimentos (Watt, 1986a). Watt aprovechó el hecho de que entre los embercídos norteamericanos existe mucha variabilidad entre especies en el



Fig. 4.3 – Diseño experimental utilizado por Whitfield para comprobar si el vuelvepiedras es capaz de utilizar la coloración del plumaje para discriminar entre diferentes individuos. Whitfield escogió al azar diez territorios en los que colocó dos modelos de vuelvepiedras de fibra de vidrio: uno de los modelos estaba pintado con el diseño de un individuo vecino, y otro con el diseño de un individuo no conocido. En cinco territorios colocó primero el modelo diseñado como vecino, y al cabo de unos días el modelo no conocido; en los otros cinco territorios presentó los modelos en el orden inverso. De esta manera conseguía eliminar el posible efecto que pudiera producir el colocar los modelos en un orden u otro. Por el hecho de utilizar el mismo individuo territorial en ambos experimentos, en lugar de presentar cada modelo a un individuo diferente, se aseguraba que la respuesta fuera debida al tipo de modelos y no al resultado de efectos individuales. Si los vuelvepiedras fueran capaces de distinguir entre los diferentes individuos, y por tanto distinguir a los vecinos, que ya tienen su propio territorio y en principio no son ningún problema, los pájaros propietarios deberían de dirigir sus agresiones a los individuos no conocidos.

grado de poliformismo del color del plumaje. El gorrión de Harris presenta una gran variabilidad en la cantidad de negro del cuello y la cabeza, por lo que es un buen candidato para probar la existencia de señalización de estatus, mientras que el gorrión de corona blanca tiene poca variabilidad en su coloración, pudiendo ser utilizado como especie control en la que no existe señalización. Según la hipótesis de la señalización de estatus, el plumaje habría de ser utilizado desde el primer momento en que dos animales se encuentran, y antes de que se produzca ninguna interacción física. Sobre esta base Watt planteó dos predicciones mutuamente excluyentes: 1. Si en una especie hay señalización de estatus en función del plumaje

Tabla 4.1 – Algunos ejemplos de especies en que se ha intentado relacionar la variabilidad en el color del plumaje (en general, cantidad de zona pigmentada de negro u otros colores) con la dominancia. En todas las especies se ha encontrado que a más coloración mayor dominancia (es decir, relación positiva). La principal correlación se refiere a la capacidad que tiene el color de predecir la dominancia: el valor de r^2 es el porcentaje de variación del plumaje que la dominancia es capaz de explicar (según una correlación) y cuando nada más se da un porcentaje, se refiere a la proporción de enfrentamientos ganados por el individuo con un valor de coloración de plumaje más elevado. En algunos casos los autores de los trabajos no han calculado estos valores. El lúgano americano (Balph & Balph, 1979), aunque es citado en algunos trabajos, no ha sido incluido en la tabla porque los resultados obtenidos son dudosos y no han sido nunca publicados.

Especie	Tipos de variabilidad en el plumaje	Correlación	Autor
<i>Aethia pusilla</i>	blanco en cuerpo	75%	(Jones, 1990)
<i>Agelaius phoeniceus</i>	rojo en espalda		(Eckert & Weatherhead, 1987)
<i>Dendroica petechia</i>	líneas marrones en pecho		(Studd & Robertson, 1985a)
<i>Ficedula albicollis</i>	mancha blanca en frente		(Pärt & Qvarnström, 1997)
<i>Parus major</i>	corbata negra	r^2 74%	(Järvi & Bakken, 1984; Maynard Smith & Harper, 1988)
<i>Parus montanus</i>	babero negro	r^2 92–96%	(Hogstad & Kroglund, 1993)
<i>Parus ater</i>	babero negro		(Brotons, 1998)
<i>Fringilla coelebs</i>	blanco hombros		(Jablonski & Matyjasiak, 2002)
<i>Carduelis chloris</i>	amarillo general		(Maynard Smith & Harper, 1988)
<i>Carduelis spinus</i>	babero negro	r^2 50–70%	(Senar et al., 1993)
<i>Passer domesticus</i>	babero negro	r_s^2 27–79%	(Møller, 1987a; Maynard Smith & Harper, 1988)
<i>Emberiza calandra</i>	babero negro		(Maynard Smith & Harper, 1988)
<i>Junco hyemalis</i>	cabeza y pecho negros	69%	(Balph et al. 1979; Ketterson, 1979)
	blanco en cola	72%	(Balph et al., 1979)
<i>Zonotrichia querula</i>	cabeza y pecho negros	75%	(Rohwer, 1975)
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	negro y blanco cabeza	87–96%	(Parsons & Baptista, 1980; Fugle et al., 1984)

(por ejemplo, gorrión de Harris), los subordinados habrían de evitar a los probables dominantes ya en el primer enfrentamiento; 2. Si en una especie no hay ninguna señalización de estatus, y este sólo se utiliza para el reconocimiento individual (por ejemplo, gorrión de corona blanca), el número de evitaciones habría de ir aumentando con el paso del tiempo, a medida que los subordinados aprendieran a reconocer individualmente a los diferentes dominantes. Los resultados obtenidos por Watt con

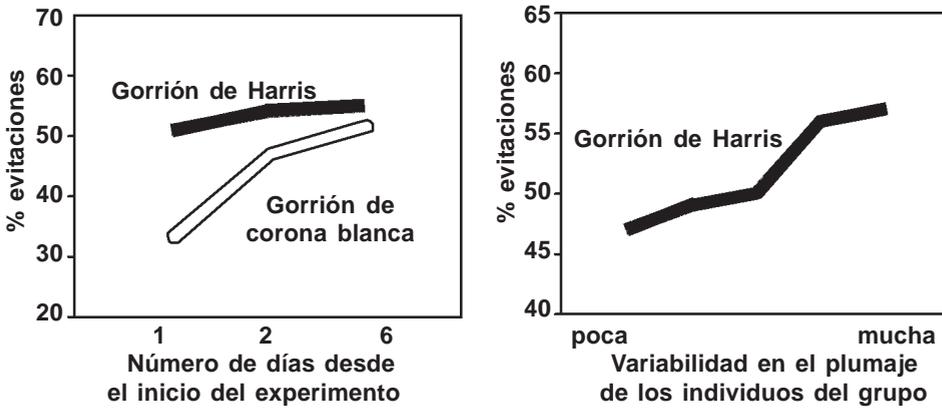


Fig. 4.4 – Resultados de los experimentos de Watt (1986a), realizados con pájaros cautivos, comparando el gorrión de corona blanca (que muestra poca variación en la coloración del plumaje y, por tanto, es un buen candidato para no mostrar señalización de estatus), con el gorrión de Harris (que muestra mucha variabilidad en la coloración del plumaje y, por tanto, posiblemente presenta señalización de estatus). En la primera figura se muestra como, en el gorrión de corona blanca, el porcentaje de evitaciones en las que un individuo se aparta de su oponente antes de que este realice alguna agresión, va aumentando con el paso de los días, probablemente como resultado del reconocimiento individual. En el caso del gorrión de Harris el número de evitaciones ya es alto desde el primer día y no muestra ninguna variación significativa, lo que apoya la existencia de señalización de estatus a través del plumaje. En la segunda figura se muestra como, en el gorrión de Harris, el aumento de variabilidad en la coloración y diseño del plumaje entre los individuos del grupo va asociado a un aumento en el número de evitaciones como principal forma de interacción social dentro del grupo. Este resultado también apoya la existencia de señalización de estatus en esta especie.

pájaros cautivos se ajustaron a las predicciones. El número de evitaciones mostradas por los gorriones de Harris durante el primer día en que se les colocó en una jaula (y por tanto no se conocían) fue del 51%, mientras que para los gorriones de corona blanca este valor fue del 30%, significativamente menor que en la otra especie. Al mismo tiempo, se obtuvo que mientras los gorriones de Harris no aumentaban el número de evitaciones con el paso del tiempo, los gorriones de corona blanca sí que aumentaban la tasa de evitaciones, corroborando la segunda predicción (fig. 4.4). Una predicción adicional era que en el gorrión de Harris, al aumentar el grado de variabilidad en el plumaje entre los individuos que forman un grupo, habría de aumentar el número de evitaciones. Los datos también apoyaron esta predicción (fig. 4.4). Por lo tanto, los experimentos de Watt, juntamente con los datos de casi una docena de especies en las que se demosta-

Tabla 4.2 – Circunstancias en las que aparece la relación entre plumaje y dominancia para diferentes especies. Según una serie de autores (Balph et al., 1979; Whitfield, 1987; Maynard Smith & Harper, 1988) si la relación entre plumaje y dominancia aparece sólo cuando se enfrentan individuos de diferentes sexos y edades, pero no entre individuos de una misma clase, no se puede hablar de verdadera señalización de estatus, mientras que para otros autores (Ketterson, 1979; Watt, 1986b; Jones, 1990) la señalización continúa siendo válida. En la tabla "?" indica que la relación no ha sido analizada, y "-" que la relación no es posible, ya que el plumaje del macho y el de la hembra son totalmente diferentes y la hembra no presenta señales de estatus: S. Entre sexos; E. Entre edades; I. Entre individuos.

Especie	S	E	I	Autor
Carbonero común	sí	sí	no	(Pöysä, 1988; Wilson, 1992)
Carbonero sibilino	?	?	sí	(Hogstad & Krogglund, 1993)
Chingolo pizarroso	sí	sí	no	(Balph et al., 1979)
Gorrión de corona blanca	sí	sí	no	(Parsons & Baptista, 1980; Fugle et al., 1984)
Gorrión de Harris	sí	sí	no	(Watt, 1986a, 1986b; Jackson et al., 1988)
Gorrión común	–	sí	no	(Ritchison, 1985)
Pinzón vulgar	sí	?	?	(Marler, 1956)
Lúgano	–	sí	sí	(Senar et al., 1993)

ba una correlación entre dominancia y coloración del plumaje (tabla 4.2), sugieren que existe una verdadera señalización del estatus social mediante el uso del color de las plumas. El hecho de que existan especies en las que esta relación no aparece, como en el caso del vuelvepiedras expuesto anteriormente, el ostrero (Ens & Goss–Custard, 1986), el mirlo de cabeza amarilla (Rohwer & Roskaft, 1989), el pinzón mejicano (Belthoff et al., 1994), los cardenales (Wolfenbarger, 1999a), o el gorrión de garganta blanca (Watt, 1986a), no significa que la señalización de estatus no exista, sino simplemente que esta no aparece en todas las especies.

¿Señal de estatus o simple correlación?

La existencia de correlación entre la dominancia y el plumaje no implica necesariamente que este sea utilizado como señal de estatus. Podría suceder que los pájaros no se fijasen en las diferentes manchas de color, sino en otras características. Esto es, por ejemplo, lo que sucede con el cardenal (Wolfenbarger, 1999a), en el que a pesar de existir una correlación entre la intensidad del color rojo y la dominancia, la coloración no es utilizada por este pájaro como señal de estatus social. Para poder demostrar que el plumaje es utilizado como verdadera señal es imprescindible realizar experimentos manipulando las presuntas señales de domi-

nancia y ver cuáles son las distintas reacciones que muestran los subordinados frente a los diferentes individuos manipulados. Por ejemplo, si a un individuo sin mancha le pintamos una mancha como si fuera dominante y los demás empiezan a evitarlo, es evidente que los pájaros se han fijado en esta mancha, ya que todas las otras variables se han mantenido constantes.

Los noruegos Torbjörn Järvi y Morten Bakken fueron los primeros en demostrar que las manchas funcionaban como verdaderas señales de estatus (Järvi & Bakken, 1984). Su diseño experimental consistió en una mesa comedero, donde un grupo de carboneros libres se acostumbró a ir a alimentarse. En la zona central de la mesa había situado un carbonero disecado movido a control remoto por los investigadores, que le hacían mostrar la mancha negra del pecho en un típico movimiento de amenaza, hacia los individuos libres que se aproximaban a la mesa en busca de alimento (fig. 4.5). Se utilizaron tres individuos disecados que diferían en el tamaño de la mancha: un individuo de mancha pequeña, uno de mancha mediana y uno de mancha grande. Los carboneros que se acercaban y tenían una mancha más grande que la del pájaro disecado, se aproximaban mucho y hasta agredían al modelo, mientras que los pájaros con manchas más pequeñas que el individuo disecado se comportaban de forma sumisa. Esto demostró que la corbata negra era utilizada por los carboneros para proclamar su estatus social.

Experimentos similares con pájaros disecados se han llevado a término con el carbonero sibilino (Hogstad & Kroglund, 1993) y la reinita amarilla (Studd & Robertson, 1985a) con resultados similares. Estos experimentos, sin embargo, no demuestran con seguridad si los carboneros evitan a los individuos por el tamaño de la corbata o por otras características del plumaje correlacionadas con la presencia de esta mancha. Para poder distinguir entre estas dos posibilidades, como ya se ha comentado antes, es necesario manipular las diferentes características del plumaje (pintándolos para aumentar o disminuir las manchas).

Un experimento que comparaba la reacción de diversos individuos frente a un mismo pájaro disecado antes y después de pintarlo fue realizado por el canadiense Ian Jones, en 1990, con el mérgulo marino (Jones, 1990). En esta pequeña especie de pájaro marino existe una gran variabilidad en la coloración de la parte ventral, que va desde blanco puro hasta totalmente negro. Jones observó que los individuos más blancos dominaban sobre los más oscuros. Para comprobar que el plumaje funcionaba como una verdadera señal de estatus, colocó varios modelos disecados de color blanco en el centro de una colonia y midió la distancia a la que los diferentes individuos se acercaban al modelo. Posteriormente, pintó los mismos modelos blancos de oscuro y volvió a medir la distancia a la que se acercaban de nuevo los diferentes individuos. La distancia que mantenían los pájaros frente a los modelos blancos fue considerablemente superior a la mantenida frente al modelo oscurecido. Como la respuesta de los diferentes individuos al pájaro disecado había variado únicamente por haber sido pintado de oscuro, Jones pudo concluir que el color del vientre en esta especie actuaba como una verdadera señal de estatus social.

A pesar del interés de los experimentos de Jones, para poder comprobar de forma inequívoca y concluyente que los pájaros son capaces de discriminar el estatus de dominancia a partir del plumaje tendrían que realizarse experimentos de manipulación, tanto aumentando como reduciendo la apariencia de la posible señal de dominancia, diseñándolos de tal manera que el individuo test hubiera de

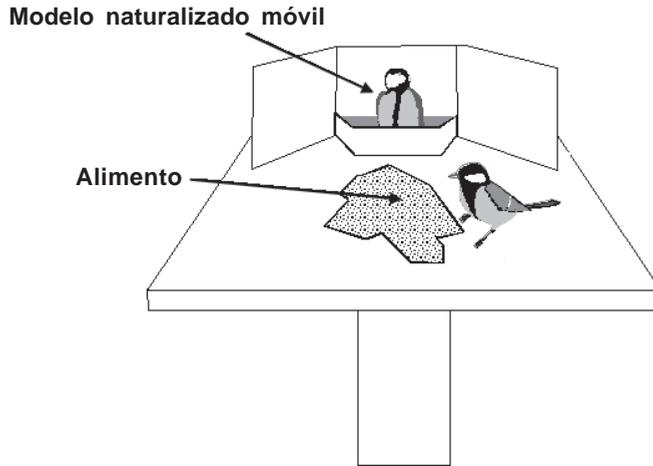


Fig. 4.5 – Diseño experimental utilizado por Järvi & Bakken (1984) para demostrar que la corbata negra del carbonero común funciona como verdadera señal de estatus social. En una mesa comedero colocó un modelo de pájaro disecado que se podía mover por control remoto. Al acercarse un individuo a comer se accionaba el modelo haciendo que se pusiera derecho y enseñase la corbata negra del pecho (este es un despliegue agresivo típico de la especie). El modelo podía tener la mancha grande o pequeña.

escoger entre dos individuos, uno con señal supuestamente de dominante y otro de subordinado. Esto permitiría eliminar el efecto colateral, y no deseado, de la posible preferencia del pájaro bajo observación (pájaro test) de comer solo o en compañía. Además sería deseable utilizar animales vivos, ya que así no solamente se podría manipular la apariencia del pájaro sino tener en cuenta también su comportamiento (ver más adelante). Un experimento que recoge todas estas necesidades de diseño fue llevado a término con el lúgano (fig. 4.6; foto 3) por nuestro equipo de investigación del Museo de Zoología de Barcelona (Senar & Camerino, 1998).

Para poder demostrar que esta mancha está correlacionada con la dominancia, se realizaron observaciones tanto en libertad como en cautividad. Los estudios en libertad se llevaron a término en la zona suburbana de Barcelona, donde colocamos una mesa comedero larga y estrecha (8 x 100 cm), que obligaba a los lúganos a disponerse a comer en forma alineada; esto facilitaba la observación de las manchas de los diferentes individuos. Utilizando prismáticos, se observaron las diferentes interacciones agresivas que tenían lugar en la mesa comedero, apuntando quien perdía cada enfrentamiento (huida o sumisión) y la mancha relativa de los dos contendientes. Los resultados demostraron que los pájaros de mancha grande dominaban sobre los de mancha pequeña, ya que en casi el 80% de los enfrentamientos observados el individuo de mancha grande era el que ganaba (Senar et al., 1993).



Fig. 4.6 – Tres ejemplares de lúgano macho en los cuales se puede ver la variación en el tamaño de la mancha negra debajo del pico, en forma de babero. Cuanto más grande es la mancha, más dominante es el individuo.

Esta relación sólo nos indicaba que tener manchas grandes (o mejor dicho, más grandes que el oponente), confería una mayor probabilidad de dominancia. Como estábamos interesados en ver el tipo de relación entre el tamaño de la mancha y la dominancia, decidimos tomar datos sobre esta relación a partir de pájaros cautivos con los que pudiésemos valorar mejor el tamaño de la mancha real y la dominancia basándonos en observaciones sistemáticas, además de tener mayor facilidad para manipular las manchas. Los resultados obtenidos fueron muy claros: a mayor mancha, mayor era el grado de dominancia de un individuo (fig. 4.7).

Esta mancha de debajo del pico presenta una gran variabilidad: desde individuos carentes en absoluto de mancha hasta individuos con una mancha de 70 mm², siendo el valor medio de esta de unos 20 mm² (Senar et al., 1993). La mancha tiene una forma irregular, cuya superficie medimos utilizando papel milimetrado transparente, que colocado sobre la mancha de un individuo determinado nos permite contar el número de cuadraditos cubiertos por la mancha y, por tanto, la superficie total. Como este sistema consumía mucho tiempo, posteriormente se relacionó la superficie real de la mancha con la superficie estimada a partir del producto de la longitud por la anchura utilizando una regresión lineal. La correlación entre ambos parámetros fue muy buena (fig. 4.8), por lo que se podía estimar la superficie real de la mancha mediante el producto de su longitud por la anchura de la misma, que son valores mucho más fáciles y rápidos de medir en el campo.

Para demostrar que la mancha funcionaba como verdadera señal, se diseñó otro experimento que cumpliera con las condiciones experimentales comentadas anteriormente (Senar & Camerino, 1998). En el interior de una jaula grande de unos 2 m de longitud por 1 m de ancho, colocamos dos jaulas pequeñas a cada uno de los extremos, con un pájaro vivo dentro, con unas medidas de mancha determinadas. Al lado de cada jaula pequeña se colocó una pequeña cantidad de alimento. En el exterior de la jaula grande había otra jaula pequeña con un pájaro experimental, que hacíamos entrar en la jaula grande a través de una pequeña puerta de acceso accionada por nosotros (fig. 4.9). El experimento consistía en ver si el pájaro experimental prefería comer al lado del pájaro dominante o del subordinado, instalados en cada una de las jaulas pequeñas. Para comprobar esto colocamos en estas jaulas pequeñas diferentes combinaciones de individuos según el tamaño de su mancha (por ejemplo, pequeña frente a pequeña, pequeña frente a grande, pequeña frente a agrandada con pintura, etcétera), y se contabilizaba al lado de quien preferían comer los diferentes individuos experimentales (fig. 4.9).

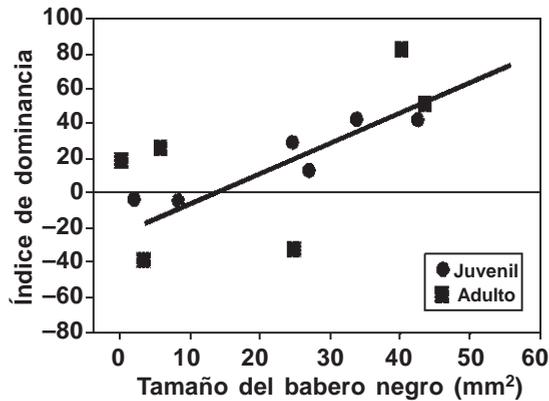


Fig. 4.7 – Relación entre el tamaño del babero negro de debajo del pico del lúgano y la dominancia, en un grupo de pájaros cautivos (Senar et al., 1993). Cada punto corresponde a un individuo (redondo si es juvenil, cuadrado si es adulto). La dominancia ha sido estimada según Senar et al. (1994c); los valores positivos indican que el animal es dominante, y los valores negativos que es subordinado. Se puede observar que existe una fuerte correlación positiva entre ambos valores, de forma que cuanto más dominante es un lúgano, mayor es el tamaño de su babero negro.

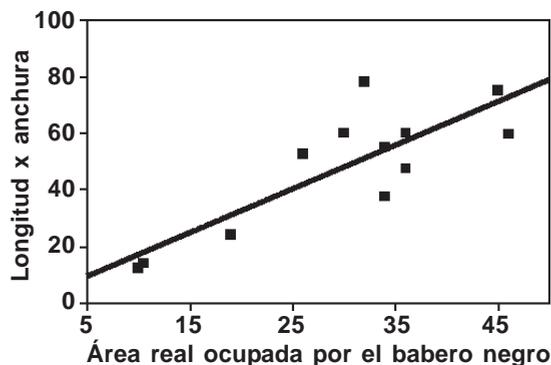


Fig. 4.8 – Relación entre el producto de longitud por la anchura del babero negro del lúgano y el área real de la mancha ($r = 0,83$, $p < 0,001$). La recta de regresión obtenida (forzada al origen) [área babero = $0,594 \times$ (longitud \times anchura)] permite estimar los valores de área real a partir del producto de la longitud por la anchura.

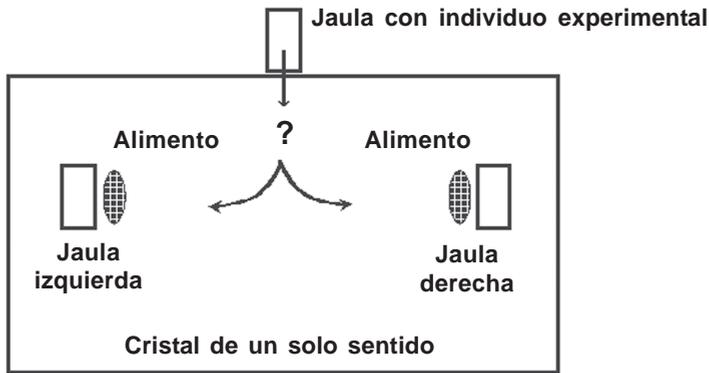


Fig. 4.9 – Diseño experimental utilizado para comprobar si los lúganos reconocen el babero negro de debajo del pico de sus compañeros como una verdadera señal de estatus social. Los diferentes pájaros experimentales se colocaban en la jaulita externa y, mediante un mecanismo accionado por el observador, se hacían pasar al interior de la jaula experimental. El experimento consistía en ver si el pájaro experimental prefería comer al lado del pájaro de mancha grande o del de mancha pequeña, instalados en cada una de las jaulas pequeñas (Senar & Camerino, 1998).

Pero antes teníamos que demostrar que los pájaros no prefiriesen, por alguna razón desconocida, un lado determinado de la jaula grande y, por lo tanto, escogiesen comer siempre al lado de una de las jaulas pequeñas falseando de esta manera los resultados. Se realizaron dos experimentos control: el primero consistió en colocar las dos jaulas pequeñas vacías y el segundo en colocar en cada una de ellas un individuo de mancha pequeña. Los lúganos experimentales no mostraron ninguna preferencia por ir a comer a ninguna de las jaulas pequeñas (fig. 4.9) lo que confirmaba que no existía ninguna preferencia por ir a comer a un lado u otro de la jaula. En un tercer experimento se colocó en una de las jaulas pequeñas un lúgano de mancha grande y en la otra un lúgano de mancha pequeña. La mayoría de los individuos escogieron para alimentarse el lado de la jaula pequeña donde estaba el lúgano con la mancha pequeña (fig. 4.10).

Posteriormente, en una de las jaulas pequeñas teníamos un lúgano de mancha pequeña y en la otra un lúgano también de mancha pequeña pero que habíamos agrandado con un rotulador negro. Este segundo lúgano, por tanto, tenía apariencia de dominante, pero comportamiento de subordinado. Los resultados demostraron de forma clara que estos lúganos con mancha aumentada artificialmente también eran evitados como si fuesen dominantes. El experimento definitivo fue colocar en una jaula pequeña un lúgano de mancha pequeña y en la otra uno de mancha grande, pero al que se la habíamos reducido pintándole parte de la mancha con color amarillo verdoso (el color normal del pecho del lúgano). Este

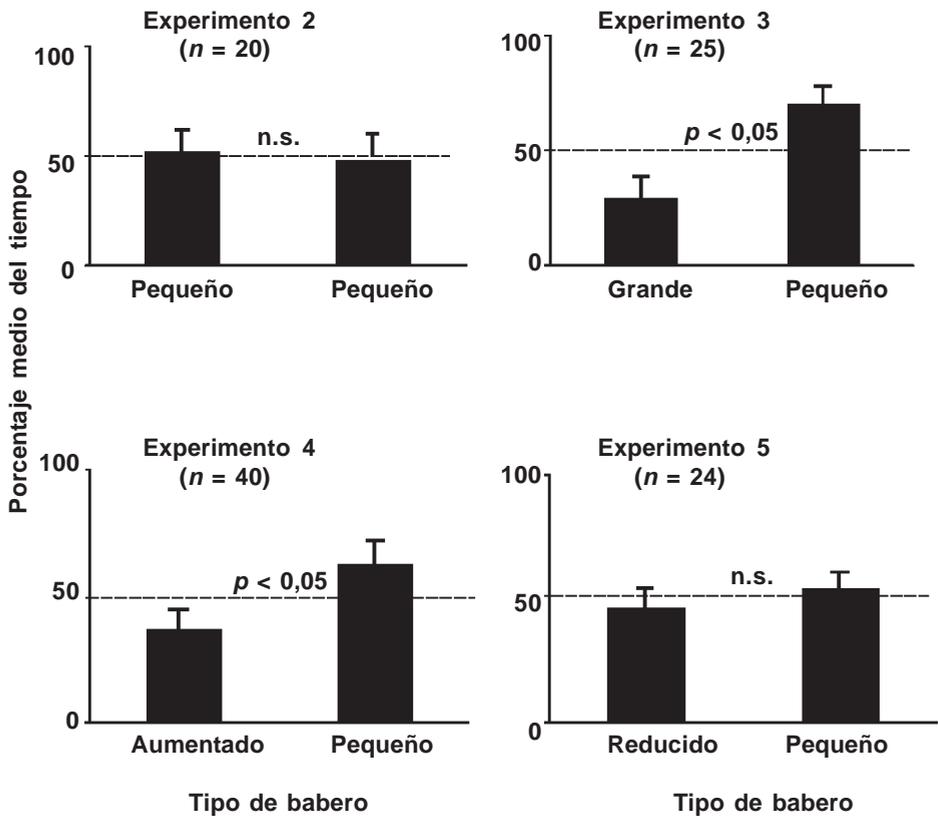


Fig. 4.10 – Resultados del experimento ilustrado en la figura 4.9, en el que se hace elegir a diferentes individuos experimentales entre comer al lado de lúganos con diferentes tamaños de babero negro. Experimento 1: cuando las dos jaulitas están vacías (no ilustrado). Experimento 2: ambas contienen lúganos con baderos pequeños: los pájaros experimentales no muestran ninguna preferencia. Experimentos 3 y 4: cuando, por el contrario, una de las jaulitas contiene un lúgano de babero grande, ya sea natural o aumentado por el experimentador, los pájaros experimentales muestran una clara preferencia por comer al lado del individuo de babero pequeño. Experimento 5: cuando a un lúgano de babero grande le reducimos su mancha, los diferentes individuos experimentales ya no lo evitan y, por lo tanto, no muestran preferencia entre comer con lúganos de babero pequeño o reducido. En cada figura, la línea horizontal marca la altura esperada que habrían de tener los rectángulos de frecuencia en el supuesto de que no aparecieran diferencias significativas. Para cada figura se proporciona el número de pájaros experimentales utilizados (n) y el valor de probabilidad (p) que indica si existen diferencias significativas cuando los individuos experimentales tienen que escoger donde comer (n.s., indica que la diferencia no es significativa; Senar & Camerino, 1998).

individuo, por tanto, tenía apariencia de subordinado, pero comportamiento de dominante. En este experimento el individuo con la mancha parcialmente borrada ya no era evitado y los lúganos experimentales volvían a comer al 50% al lado de cada una de las jaulas pequeñas (fig. 4.10) (Senar & Camerino, 1998). Quedaba demostrado, por consiguiente, que la mancha negra del babero del lúgano funcionaba como verdadera señal de estatus social y que los individuos se fijaban principalmente en esta mancha a la hora de decidir qué hacer ante un lúgano desconocido. El lúgano está reconocido, por tanto, como uno de los mejores ejemplos de especie con señales de estatus (Maynard Smith & Harper, 2003).

¿Señales de dominancia o indicadores de sexo y edad?

Esta es una de las polémicas más importantes sobre las señales de estatus (Whitfield, 1987). Tal como se había comentado, en el gorrión común, en el gorrión de Harris, en el lúgano, o en el carbonero, los individuos con manchas más grandes son también los más dominantes. El origen de la polémica es que en varias especies esta correlación sólo se cumple cuando los individuos que estamos observando son de diferente sexo y edad (tabla 4.2). Cuando se analizan las interacciones entre individuos de la misma clase (por ejemplo, sólo entre machos jóvenes, entre hembras adultas, etcétera), la correlación entre plumaje y dominancia ya no aparece. Esto ha llevado a que diversos autores (Balph et al., 1979; Whitfield, 1987; Maynard Smith & Harper, 1988) consideren que en estas especies no se puede hablar de verdadera señalización de estatus, sino que los animales están señalizando su sexo y edad.

La tabla 4.2 muestra que el lúgano es una de las pocas especies con una verdadera señalización de estatus. A pesar de que los adultos tienden a mostrar las manchas de debajo del pico de mayor tamaño que los jóvenes (fig. 4.11), estos individuos de manchas grandes son dominantes sobre los de mancha pequeña, independiente de la edad (es decir, un joven con la mancha grande es capaz de ganar enfrentamientos con un adulto de mancha pequeña) (fig. 4.7). Por tanto, esta señal es primordialmente un indicador de estatus social y no de edad.

Los individuos de mancha más grande no siempre ganan

A lo largo del capítulo hemos visto que los individuos que presentan manchas de señalización de estatus más grandes ganan los diferentes enfrentamientos agresivos en los que se encuentran implicados. A pesar de esto, existen algunos casos concretos en que individuos de manchas pequeñas, y por tanto subordinados, son capaces de ganar a los teóricamente dominantes. Lemel y Wallin han encontrado que, en el carbonero común, si un subordinado tiene mucha hambre es capaz de ganar enfrentamientos frente a un individuo de mancha más grande que en ese momento se encuentre menos motivado que él por el alimento (Lemel & Wallin, 1993). De igual manera, si un individuo se encuentra en su territorio, es capaz de ganar enfrentamientos y desplazar fuera del mismo a individuos transeúntes (individuos que acaban de llegar) con mancha mayores que él (Wilson, 1992; Lemel &

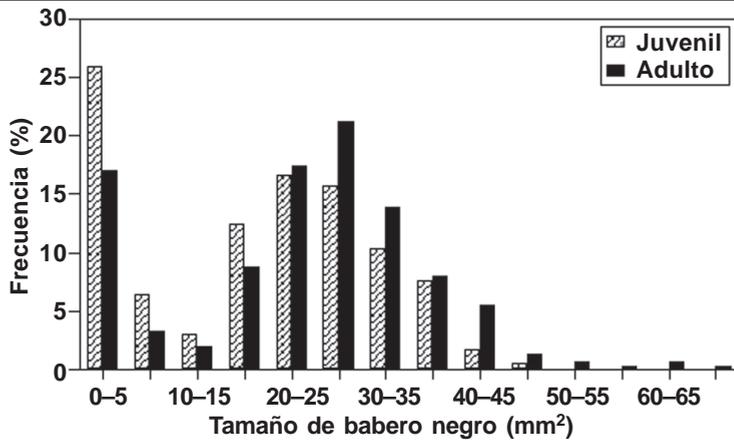


Fig. 4.11 – Variación del tamaño del babero negro del lúgano, según la edad. Los datos aparecen como porcentaje de individuos juveniles o adultos que presentan cada uno de los diferentes tamaños de manchas posible. La figura se basa en las medidas obtenidas sobre un total de 638 juveniles y 311 adultos (Senar et al., 1993). Se puede observar que si bien hay un porcentaje más elevado de adultos con manchas grandes ($> 25 \text{ mm}^2$) [diferencia significativa, $p < 0,001$], tanto jóvenes como adultos tienen baberos grandes y pequeños. Un aspecto que vale la pena remarcar de estos datos es la fuerte bimodalidad que aparece en el tamaño del babero: hay muchos individuos de baberos grandes y pequeños, pero pocos con tamaños intermedios $5\text{--}15 \text{ mm}^2$. (Para más detalles sobre esta bimodalidad, ver Ripoll et al., 2004)

Wallin, 1993). Es el denominado efecto "de jugar en casa", en el que por el sólo hecho de estar en nuestra propia casa nos sentimos más fuertes ante un enemigo. En lúganos y carboneros garrapinos (Brotons, 1998) también se ha encontrado un efecto similar. Aun cuando los lúganos de babero más grande son más dominantes, un individuo de mancha pequeña, pero residente (que ha llegado a una zona antes), es capaz de desplazar a individuos transeúntes con el babero más grande (fig. 4.12).

La señalización de estatus funciona especialmente cuando los individuos que se enfrentan no se conocen entre ellos. De hecho, Rohwer sugirió esta señalización como un mecanismo para reducir el número de luchas en sistemas sociales en los que cada individuo interacciona a lo largo del día con muchos otros individuos a los que no conoce (Rohwer, 1975): si cada vez que me encuentro con un oponente me hubiera de pelear para ver quien tiene preferencia de acceso al alimento, no me quedaría mucho tiempo para alimentarme. Especies nómadas, como el lúgano, que deambulan cada día decenas de kilómetros en busca de alimento e interaccionan con centenares de individuos nuevos (Senar et al., 1990b, 1992), son las típicas especies en las que la señalización de estatus social puede tener una especial relevancia (Senar, 1994).

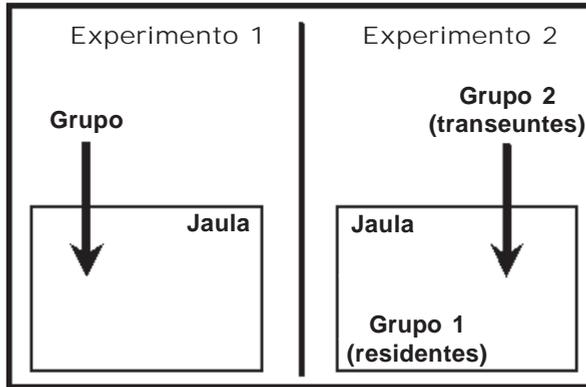


Fig. 4.12 – Diseño experimental utilizado para discriminar hasta que punto la residencia puede enmascarar la relación entre dominancia y señales de estatus social. El experimento se realizó con lúganos cautivos marcados con anillas de colores para poder reconocerlos individualmente. En un primer experimento colocamos un grupo de lúganos dentro de una jaula. Al introducirse todos los individuos simultáneamente, la jaula resultó igualmente desconocida para todos ellos. Después de observar centenares de enfrentamientos agresivos, los resultados demostraron que en este caso, en el que no existe un efecto residencia, la variable más correlacionada con la dominancia es el tamaño del babero negro de debajo del pico. En un segundo experimento los lúganos fueron introducidos en la jaula en dos fases: un primer grupo se colocó en la jaula durante un mes hasta que los individuos se familiarizaron con ella, simulando de esta manera que los animales eran residentes. Posteriormente se introdujo otro grupo nuevo en la jaula, que se podían considerar transeúntes. Los resultados de este segundo experimento demostraron que cuando se enfrentan residentes y transeúntes, la variable más correlacionada con la dominancia es la residencia y que la mancha del babero negro pasa a un segundo término.

En especies territoriales, o en aquellas cuya zona de deambulaci3n invernal ser3 utilizada posteriormente como territorio reproductor, la se3alizacion de estatus est3 enmascarada, como ya se ha dicho, debido a que en todo enfrentamiento uno de los individuos est3 en su casa. En todas estas especies existen periodos de su ciclo reproductor en que la se3alizacion de estatus puede ser especialmente 3til. Este es el caso de la dispersi3n postreproductora, en la cual los juveniles, nacidos durante el a3o, est3n buscando una zona en la que asentarse e iniciar una nueva vida como individuos emancipados. En este periodo la se3alizacion de estatus recobra gran importancia, ya que estos individuos interaccionan con un gran n3mero de p3jaros a los que todav3a no conocen individualmente (Lemel & Wallin, 1993). La situaci3n, por tanto, se asimila a la de las especies n3madas y ratifica que las se3ales de dominancia son especialmente relevantes cuando el tipo de organizaci3n social no permite que los diferentes individuos se reconozcan individualmente.

¿Por qué no hay individuos mentirosos?

Como ya he dicho antes, la principal ventaja de la señalización de estatus es que los pájaros con plumaje de dominantes son evitados antes de que exista un verdadero enfrentamiento agresivo. Esto presenta un grave problema evolutivo: si los animales confían en la utilidad de esta señal, sin comprobar si el individuo portador de esta no engaña ¿cómo se evita que aparezcan impostores que señalicen más habilidad para la lucha que la que realmente tienen?

El norteamericano Rohwer (Rohwer, 1977; Rohwer & Rohwer, 1978) y posteriormente los europeos Järvi et al. (1987) y Caryl (1982) plantearon la hipótesis del receptor escéptico, que proponía que para que los dominantes fueran creíbles no solamente debían tener apariencia de dominantes sino también comportarse como tales. Estos investigadores argumentaron que normalmente no se intenta engañar para esconder cualidades, sino para todo lo contrario, para exagerarlas. Por esta razón, si un individuo recibe señales incongruentes, como un tamaño de mancha grande y un comportamiento de subordinado, lo más plausible y parsimonioso (siguiendo el principio de Occam) será creer la señal que indique menor nivel y, por tanto, que el individuo es un subordinado.

Para apoyar su hipótesis realizaron unos experimentos con gorriones de Harris y con carboneros comunes, agrandándoles con pintura las manchas que señalizan la dominancia e inyectándoles testosterona (la hormona que aumenta el grado de agresividad). Los resultados mostraron que pintando o inyectando testosterona por separado no conseguían que los individuos subieran de estatus social, pero cuando los diferentes pájaros recibían simultáneamente ambos tratamientos, eran capaces de dominar a individuos de estatus superior que ellos.

Trabajos posteriores, con otras especies, en los que se hacía subir de jerarquía social a un individuo por el simple hecho de pintarlo para que pareciera dominante, rechazaron esta hipótesis del receptor escéptico (Parsons & Baptista, 1980; Fugle & Rothstein, 1987; Holberton et al., 1989; Hogstad & Kroglund, 1993; Grasso et al., 1996; Senar & Camerino, 1998). Además, aunque se hubiese podido demostrar que la presencia de testosterona está relacionada con el comportamiento territorial, esta no parece tener ninguna relación con la dominancia (Hogstad & Kroglund, 1993). Pudiera ser que la inyección de testosterona convirtiese a los individuos en territoriales altamente agresivos a los cuales los otros compañeros preferiesen evitar por su comportamiento estereotipado y no porque los reconociesen como dominantes.

Como la hipótesis del receptor escéptico no estaba muy clara, paralelamente se propuso la hipótesis del control social (Rohwer, 1977; Shields, 1977; Dawkins & Krebs, 1978; Balph et al., 1979; Ketterson, 1979; Owens & Hartley, 1991; González et al., 2002). Si la mayoría de interacciones agresivas tienen lugar entre los dominantes, que son los que luchan por mantener su estatus, todo animal que se haga pasar por dominante se verá inmerso en este flujo de agresiones. Como un subordinado siempre tiene menos habilidades para la lucha y menos recursos energéticos que los dominantes, las constantes luchas le representan un coste demasiado elevado que no se puede permitir, de manera que las ventajas que pueda obtener de ser dominante no le compensan. Es como si alguien de bajo poder adquisitivo consiguiera gratuitamente un Ferrari: dispondría de una importante señal

de estatus social, engañoso, pero lo más probable es que tuviera que renunciar pronto de este lujo inadecuado, al no poder mantener los costes que acarrea.

En gorriones comunes (Møller, 1987a, 1987b), carboneros sibilinos (Ficken et al., 1990) y lúganos (Senar et al., 1990b) se ha comprobado que las agresiones tienen lugar mayoritariamente entre los individuos dominantes, lo que apoya, por tanto, la hipótesis del control social (Møller, 1987b). Estudios teóricos recientes (Ripoll et al., 2004) han enfatizado que esta agresión entre dominantes es incluso necesaria para mantener la estabilidad evolutiva de la señalización de estatus. Pero en otras especies, como el gorrión de corona blanca y el verdecillo, esto no es así, sino que los dominantes dirigen la mayor parte de sus agresiones hacia los individuos subordinados (Fugle & Rothstein, 1987; Keys & Rothstein, 1991; Slotow et al., 1993). Esta hipótesis no sirve, por consiguiente, para explicar de forma general cómo se ha evitado que evolucionen individuos mentirosos, o como mínimo, esta no se puede aplicar a todas las especies.

Algunos autores han propuesto que podría ser que las manchas grandes, típicas de los dominantes, fueran más fácilmente detectables por los depredadores. Esta mayor detectabilidad no habría de ser gran problema para un verdadero dominante, que se supone tiene mayor experiencia y fuerza de vuelo, pudiendo compensar así el handicap de su mayor conspicuidad. Este no sería el caso de los subordinados y podría explicar cómo los impostores, es decir, subordinados con mancha grande, serían eliminados de la población. En el gorrión común se ha visto que los pájaros con mayores baberos negros realmente son más depredados (Møller, 1989), pero esto también podría ser debido a que estos animales son más activos. La veracidad de este sistema es dudosa. Es difícil creer que el gavilán vea mejor a un pájaro que tiene en el pecho un centímetro más de color negro que otro compañero. Ni tampoco existen datos de que los dominantes sean más "listos" que los subordinados (Wiley, 1991). En los casos en que las señales de estatus están ligadas a la edad (con jóvenes más crípticos y con menores manchas que los adultos), puede ser que se aceptara esta hipótesis. Los adultos, debido a su mayor edad, sí son más experimentados (Maccarone, 1987; Enoksson, 1988; Desrochers, 1992). Por tanto, es factible que a los jóvenes con mucho color negro se les viera más, a la vez que su inexperiencia no les permitiera escapar del depredador.

Otra posibilidad para que las señales de estatus fueran honestas sería que su producción o mantenimiento fuera costosa desde un punto de vista fisiológico (Owens & Hartley, 1981; Johnstone & Norris, 1993). Diversos trabajos han demostrado la presencia de testosterona. Otra posibilidad para que las señales de estatus fueran honestas sería que su producción o mantenimiento acarrearía importantes costes desde un punto de vista fisiológico (Owens & Hartley, 1991; Johnstone & Norris, 1993; Számadó, 2000). Diversos trabajos han demostrado como la presencia de testosterona es necesaria para el buen desarrollo de las manchas de color que señalizan el estatus social (Evans et al., 2000). Sin embargo, la presencia de testosterona también reduce la eficacia del sistema inmunológico (Folstad & Karter, 1992; Saino et al., 1995; Møller et al., 1996; Saino & Møller, 1996; Silver et al., 1996; Buchanan et al., 2003; Evans et al., 2000; Møller, 1995; Poiani et al., 2000; Verhulst et al., 1999), por lo que se ha sugerido que sólo los individuos de muy alta calidad podrían permitirse el coste

de un elevado nivel de testosterona que les permitiese sintetizar la señal de estatus, dificultándose así y en gran medida, que existieran individuos mentirosos. Recientemente se ha comprobado que los animales que se ven implicados, durante el periodo de muda, en muchas luchas, son los que posteriormente desarrollan mayores manchas de estatus (McGraw et al., 2003). Estos resultados son de gran interés, ya que los individuos dominantes son los que normalmente se ven implicados en un mayor número de luchas, luchas que activarían la secreción de testosterona y en consecuencia, la síntesis de melanina (mayoritariamente) utilizada en las señales de estatus. De este modo se ligaría la hipótesis del coste fisiológico con la del coste social, lo cual daría mayor fuerza a la explicación de porqué las señales de dominancia son honestas.

Una forma totalmente nueva de ver el problema de los impostores fue planteada por Rohwer (1982), Maynard Smith (1982) y Maynard Smith & Harper (1998). Hasta el momento se había supuesto que ser subordinado no suponía ninguna ventaja, y que estos individuos no tenían más remedio que resignarse a su estatus con la esperanza de poder ascender algún día en la jerarquía social (Fretwell, 1969; Dhondt, 1979; Craig et al., 1982; Ekman & Askenmo, 1984; Ens & Goss-Custard, 1984; Hegner, 1985; Millikan et al., 1985; Ekman, 1987; Ekman, 1989; Keys & Rothstein, 1991). Los sajones denominaron *hopeful-dominants* (es decir "los que esperan ser algún día dominantes") a los subordinados en esta situación (West Eberhard, 1975). Pero esto no tenía porque ser estrictamente así. Rohwer y Maynard Smith propusieron que la dominancia y la subordinación eran dos estrategias. Estas dos estrategias tienen ventajas e inconvenientes, por lo que ninguna de ellas es mejor ni peor, sino simplemente una forma diferente de resolver el problema de la vida en grupo. Desde esta nueva perspectiva, ya no tiene sentido pensar que un individuo se quiera hacer pasar por otro de estatus superior, de modo que el problema de los impostores desaparece. La bimodalidad encontrada en el tamaño del babero de los lúganos apoya perfectamente esta forma de entender la dominancia (fig. 4.11).

Pero, ¿es universal esta visión de la vida en grupo? Una revisión exhaustiva de la literatura nos muestra que no, que hay muchos tipos de organización social (Senar, 1994). Está claro, entonces, que no podemos buscar una única solución que sirva para todas las especies. Hemos de aceptar que el problema de la evolución del engaño en los sistemas de señalización de estatus se puede solucionar de diferentes maneras y que la forma concreta de resolverlo de una o otra especie dependerá de su sistema de organización social.

Conclusión

Después de innumerables trabajos y controversias durante casi veinte años de investigación quedan todavía muchas incógnitas y muchas preguntas por resolver. Pero lo que es evidente es que algunos pájaros señalizan de manera honesta su estatus social a través del plumaje. Futuras investigaciones nos ayudarán a conocer el grado de generalización de esta hipótesis y cuáles son sus limitaciones.

Otros contextos sociales

La señalización de estatus ha evolucionado a través del proceso denominado de selección social, que viene marcado por los costes y beneficios de la vida en grupo social (Tanaka, 1996; Wolf et al., 1999). Existen sin embargo otros posibles escenarios en los que el plumaje puede evolucionar por selección social. Uno de estos contextos podría ser el del reclutamiento de individuos en las zonas de alimentación —que los sajones denominan "local enhancement" (Hinde, 1961). En general se asume que los animales pueden buscar el alimento de dos formas: buscando el alimento directamente, o buscando actividad de alimentación. Un ejemplo que nos puede ser próximo: si nos encontramos en nuestra ciudad, generalmente vamos a los restaurantes que ya conocemos y nos ofrecen buenas garantías de calidad y precio; sin embargo, si nos encontramos en una ciudad en la que no conocemos, una buena estrategia podría ser fijarnos en aquellos restaurantes con muchos clientes, esto es, con mucha actividad de alimentación. En las aves ocurre algo similar: los individuos residentes van directamente a las fuentes de alimento, mientras que los individuos recién llegados se dirigen a los puntos en los que ven a otros individuos alimentándose (Senar & Metcalfe, 1988). Para los individuos residentes es una buena estrategia intentar atraer a los recién llegados, aumentando así el tamaño del bando, ya que con ello disminuyen su propio riesgo de predación (Senar, 1994). No es de extrañar por tanto que muchas aves sociales emitan llamadas de contacto para intentar atraer a los individuos que están de paso (Senar & Metcalfe, 1988; Senar et al., 1994). En la década de los setenta unos pocos trabajos (Armstrong, 1971; Kushlan, 1977) propusieron que las manchas de color blanco en las alas y otras partes del cuerpo podrían funcionar también para atraer a otros individuos y aumentar así el tamaño del bando. El reciente trabajo de Beauchamp (2001) parece confirmar esta hipótesis.



Geoffrey Hill es una de las figuras clave en el estudio del plumaje desde el punto de vista de la selección sexual y de la elección de pareja. Sus trabajos sobre el pinzón mejicano, en el que demostró que las hembras de esta especie utilizan la coloración del plumaje para escoger pareja, son ya un clásico. Hill también ha trabajado profusamente en temas de maduración retrasada del plumaje.



5.
Escoger
pareja

5. Escoger pareja

Sin duda, uno de los mayores atractivos de los pájaros, es su variabilidad y riqueza de colores. En algunas especies, largas plumas en la cola o plumones en la cabeza añaden mayor atractivo y riqueza a sus plumajes. Toda este despliegue de formas y colores tiene un coste, las plumas coloreadas y largas pueden atraer especialmente a los depredadores y, en algunos casos, pueden dificultar su huída. A esto hemos de añadir además indudables costos energéticos para su producción y mantenimiento. La larga cola del pavo real es un buen ejemplo de ello: una estructura tan larga o más que el propio cuerpo y con un considerable peso dificulta claramente el vuelo, especialmente en el caso de una huída rápida (foto 4). ¿Qué utilidad tiene entonces esta cola para que, a pesar de estos inconvenientes, continúe apareciendo, generación tras generación, aunque la selección natural actúe en su contra? ¿Es necesario realmente que la cola sea tan larga, tan aparatosa, tan extravagante? Estas preguntas fueron la principal preocupación de Darwin durante muchos años: "Cada vez que veo la cola de un pavo real me da dolor de cabeza", escribió en cierta ocasión! (Cronin, 1991).

La británica Marion Petrie se propuso resolver este enigma y, a principios de los años noventa, decidió estudiar qué podía tener de bueno pavonear una cola tan espectacular. Petrie encontró que la longitud de la cola y el número de dibujos en forma de ojos (ocelos) que presentaba estaban relacionados con la edad del pavo (Petrie et al., 1991; Petrie, 1993). La cola podía ser, por tanto, un indicador de la edad del individuo y de su experiencia. Las hembras preferían emparejarse con los machos con mayor número de ocelos en la cola, y cuantos más ocelos tenía la cola del macho, más huevos ponía la hembra emparejada con él (Petrie et al., 1991, 1992; Petrie & Williams, 1993). Parecía, por tanto, que a pesar de que los ornamentos fueran desfavorables para la selección natural, existía otra fuerza, relacionada con el aumento del éxito de emparejamiento, que los favorecía. Es lo que Darwin denominó selección sexual (Darwin, 1871).

Intentar responder por qué y cómo existían "pavos" en tantas y tantas especies, ha sido el dolor de cabeza preferido de etólogos y ecólogos evolutivos, hasta el punto que la selección sexual es el tema sobre el que más se ha escrito en ecoetología (Gross, 1994).

Un color brillante es señal de buena salud

Uno de los aspectos más memorables del otoño es la gran cantidad de colores amarillos y rojos que genera. Dichos colores los forman los carotenos, unos pigmentos que existen en las hojas. En primavera y verano estos pigmentos también están presentes, pero la predominante presencia de la clorofila durante estos periodos, con su pigmentación verde, los enmascara (Hall & Rao, 1977). Las orugas son unas grandes devoradoras de hojas, por lo que ingieren grandes cantidades de carotenos (Grayson & Edmunds, 1989; Grayson et al., 1991). Los carboneros son el siguiente paso dentro de la cadena trófica, ingiriendo cantidades enormes de orugas. Una pareja de carboneros comunes, en época de cría, puede llegar a ingerir 10.000 orugas en un periodo de sólo 18–21 días (Gosler, 1993). Los pigmentos de la oruga pasan, por tanto, al carbonero y durante la época de muda del plumaje se depositan en las nuevas plumas (Partali et al., 1987). La intensidad del amarillo que el carbonero o el herrerillo tienen en el pecho (fotos 5, 9) está correlacionada, así pues, con la cantidad de orugas que han ingerido (Slagsvold & Lifjeld, 1985; Eeva et al., 1998) y, en consecuencia, con su habilidad para encontrarlas o con la calidad del territorio que habitan.

Una buena manera de demostrar que el desarrollo de la coloración amarilla o roja depende de la ingestión de carotenos puede ser utilizar animales cautivos y ver cómo varía su coloración según la cantidad de carotenos suministrada. A pesar de que esto era conocido desde hacía años entre los criadores de pájaros, y algunos ornitólogos alemanes habían realizado, hacia los años treinta, algunos experimentos al respecto (Brockmann & Völker, 1934; Völker, 1934, 1938), los norteamericanos Alan Brush y Geoffrey Hill han sido los primeros en efectuar recientemente, y con unos protocolos más cuidados, estos experimentos con fringílicos cautivos. Sus trabajos prueban que si un individuo no ingiere carotenos no puede desarrollar los colores amarillos y rojos típicos de dichas especies (Hill, 1992, 1994a; McGraw & Hill, 2001). En cambio, suministrando un suplemento a base de carotenos en su alimentación, se puede conseguir que todos los individuos tengan un plumaje muy coloreado, independientemente de la edad y del color que tuvieran antes de la muda (Brush & Power, 1976; Hill, 1992; Bortolotti et al., 1996). Experimentos similares permitieron a Hill demostrar que la variación en la intensidad de coloración del plumaje entre diferentes zonas geográficas puede ser resultado de que las diversas poblaciones tengan diferentes posibilidades de acceso a los alimentos ricos en carotenos (Hill, 1993a). Al igual que en el caso de los carboneros, los fringílicos muy coloreados demuestran con su color que son capaces de conseguir carotenos (Hill, 1994a, 1999) y, por extensión, que son hábiles en la busca de alimento (Senar & Escobar, 2002). Como los carotenos son imprescindibles para el buen estado de salud (Olson & Owens, 1998), un pájaro con plumaje brillante nos está demostrando su estado saludable y su habilidad para alimentar a sus hijos con alimento de calidad.

En el segundo capítulo hemos comentado que la anchura de las barras de crecimiento de la cola es un buen indicador de la condición física de un individuo y de la cantidad de alimento a la que puede acceder. Que en el pinzón mejicano (Hill & Montgomerie, 1994), el escribano cerillo (Sundberg, 1994), el picogordo azul (Keyser & Hill, 1999) y el carbonero común (Senar et al., 2003) se haya encontrado una correlación entre la anchura de las barras de crecimiento de la cola y la

intensidad de coloración del plumaje demuestra que los individuos más coloreados son realmente más capaces de conseguir alimento de calidad. En relación a la longitud de las plumas, las golondrinas de cola más larga muestran una barra de crecimiento más ancha (Møller, 1994). Esta es una prueba indirecta, pero altamente sugestiva, de que tener buen color y desplegar plumas ornamentales está relacionado con la condición física del animal. Datos basados en otras medidas de condición física llevan a la misma conclusión. Los escribanos cerillos más amarillos tienen menos barras de falta en las plumas de la cola (Sundberg, 1994). En la golondrina, los individuos de cola más larga presentan menos barras de falta y mudan a mayor velocidad (Møller et al., 1995) y, en la volatinia a los individuos de plumaje más brillante las plumas les crecen a mayor velocidad (Stephanie, 2002). En la urraca aparece una relación similar entre barras de falta y longitud de la cola (Blanco & Puente, 2002). En el herrerillo los individuos con mayores reservas grasas son más coloreados (Svensson & Merilä, 1996) y en el gorrión común son los que tienen el babero negro más grande (Veiga, 1993). Los experimentos de Pablo Veiga (1996a) con gorriónes cautivos demostraron que en libertad los adultos tienen los baberos más grandes que los individuos jóvenes, desapareciendo esta diferencia al estar los animales en cautividad y tener un buen acceso al alimento. El estudio se realizó en condiciones muy controladas y analizando la concentración de proteínas en sangre. Sus resultados sugieren que un pobre acceso a los nutrientes es la causa del menor tamaño del babero negro que presentan los individuos juveniles.

En algunas especies, el desarrollo de la coloración es todavía más complicado. A pesar que la criptoxantina parece ser el carotenoide que ingieren los machos de piquituerto en su dieta, los más de siete tipos diferentes de carotenoides que realmente se encuentran en su plumaje provienen de diferentes transformaciones metabólicas (Stradi et al., 1995a, 1996) (foto 6). Estos trabajos demuestran que para desarrollar los colores rojos que les caracterizan, los machos, además de una dieta adecuada, necesitan disponer de capacidades hormonales y enzimáticas para oxidar los carotenoides ingeridos. Algo parecido sucede con otras especies (Stradi et al., 1995b, 1998). El grado y tipos de coloración de un pájaro puede ser también, por tanto, indicativo de sus capacidades metabólicas y de su estado de salud general.

Otra aproximación al estado de salud de un individuo es su capacidad de respuesta inmune. Los pájaros presentan un órgano cerca de la cloaca llamado bursa de Fabricius, de gran importancia en la síntesis de anticuerpos, por lo que los animales que están luchando contra una enfermedad lo tienen muy desarrollado (Glick, 1983). En gorriónes, por ejemplo, se ha encontrado que los pájaros altamente parasitados presentan una bursa mayor, y que los pájaros con muchas barras de falta en las plumas también la tienen más desarrollada (Møller et al., 1996). El tamaño de esta bursa es, por consiguiente, un buen indicador de la salud del individuo. En los gorriónes se ha comprobado que cuanto mayor es el babero negro, menor es la bursa de Fabricius (fig. 5.1), apoyando la idea de que el tamaño del ornamento es un indicativo de la salud del individuo (Møller et al., 1996).

Los diferentes tipos de leucocitos forman parte del sistema inmunológico; su número y proporción refleja el nivel de respuesta inmune de un individuo y, por tanto, su estado de salud (Dufva & Allander, 1995). Los leucocitos responden rápidamente a diferentes estímulos como el estrés, las enfermedades o las reacciones alérgicas. Los linfocitos y los heterófilos son los dos tipos de

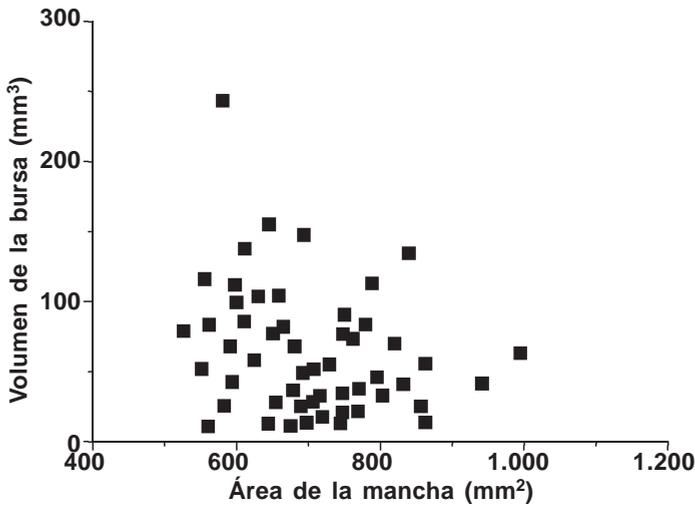


Fig. 5.1 – En los machos de gorrión, cuanto más grande es el babero negro menor es el volumen de la bursa de Fabricius, un órgano relacionado con la capacidad de respuesta inmune de un individuo. La figura se basa en un estudio realizado por Møller, Kimball y Erritzoe (Møller et al., 1996) a partir de la colección de gorriones que J. Erritzoe había preparado treinta años antes. El estudio se pudo efectuar, evidentemente, porque Erritzoe guardó cuidadosamente todas las partes internas del animal además de su piel.

leucocitos más abundantes en un organismo. Un número alto en sangre se interpreta como una mayor capacidad para luchar contra las infecciones (Dufva & Allander, 1995) (si bien pueden existir otras interpretaciones). En el carbonero (Dufva & Allander, 1995) y el escribano soteño (Figueroa et al., 1999b) se ha encontrado una correlación positiva entre el número de heterófilos y la intensidad del color amarillo del pecho, lo que nos sigue indicando que los pájaros más ornamentados disfrutan de mejor salud. Experimentos con gorriones comunes a los que se inyecta un cuerpo extraño en el patagio y se les cuantifica seguidamente la subsiguiente inflamación (González et al., 1999a), que es otra medida de respuesta inmunológica (González et al., 1999b), confirman esta relación entre el grado de ornamentación y la salud del animal (ver Møller et al., 2000 para una revisión en relación con las coloraciones basadas en carotenos).

"A perro flaco todo son pulgas"

Todos tenemos la idea intuitiva de que la apariencia física de un individuo refleja su estado de salud. Los pájaros, como estamos viendo, no constituyen una excepción. Los parásitos, ya sean insectos, gusanos, protozoos, virus o bacterias, son los principales responsables de los problemas de salud de un pájaro, en detrimento de

la apariencia y la vistosidad de su plumaje (Møller et al., 1990; Loye & Zuk, 1991; Clayton & Moore, 1997). La importancia de este hecho hace que merezca una mención especial.

William Hamilton y Marlene Zuk, en un artículo en *Science* publicado en 1982 (Hamilton & Zuk, 1982), fueron los primeros en proponer que la coloración del plumaje podría ser una señal de la resistencia que un individuo presenta a la parasitación. Las coccidias son unos protozoos parásitos del sistema digestivo. Su presencia reduce la capacidad de absorción del sistema digestivo, por lo que los pájaros parasitados por este protozoo no pueden asimilar los carotenos, responsables de las coloraciones roja, naranja y amarilla (Olson & Owens, 1998; Hill, 1999). En experimentos con pinzones mejicanos cautivos, Geoffrey Hill y William Brawnner (1998) comprobaron que si infectaban animales con coccidias antes de la muda, los animales desarrollaban menos coloración roja que los individuos no infectados. Resultados similares han sido obtenidos en el jilguero americano respecto al nivel de parasitación por coccidias y la coloración amarilla del plumaje del cuerpo (Olson, 1996).

La presencia de parásitos sanguíneos también parece influir en la apariencia del pájaro. En el escribano cerillo (Sundberg, 1995a), el verderón (Merila et al., 1999), el papamoscas cerrojillo (Potti & Merino, 1996), el carbonero común (Hörak et al., 2001) y en algunas especies de ictéridos (Kirkpatrick et al., 1991) y algunas otras aves (Doucet & Montgomerie, 2003) se ha comprobado que los pájaros más coloreados presentan menores niveles de parasitación en sangre. El efecto de los parásitos sanguíneos, sin embargo, no está tan demostrado como en el caso de las coccidias (Weatherhead et al., 1991; Seutin, 1994; Hill, 1999).

Las evidencias sobre el efecto de los parásitos en la coloración y longitud de las plumas son también especialmente importantes con relación a los parásitos externos, como piojos, moscas planas, o ácaros. Christopher Thompson et al. (1997) comprobaron que en el pinzón mejicano, los pájaros que antes de la muda presentaban un alto nivel de parasitación por ácaros desarrollaban una coloración roja mucho menos intensa que la de los animales libres de parásitos. David Harper (1999) ha encontrado una relación similar en bastantes especies más de paseriformes. Anders Møller, uno de los investigadores que más han contribuido al estudio de la relación entre ornamentos y parásitos, encontró que los machos de golondrina infectados con piojos y ácaros tenían las colas más cortas que los individuos sanos (Møller, 1991b). Encontró, además, que en golondrinas reproductoras, los individuos que mantienen sus nidos más limpios de ácaros, al año siguiente la cola les había crecido más (Møller, 1990a, 1991b). Estas correlaciones indican que debe existir una relación causal entre la abundancia de estos dos parásitos y el crecimiento de las plumas de la cola. Como ya hemos comentado en el capítulo 2, para estar seguros de que existe una relación causal hemos de realizar experimentos en los que podamos manipular el número de parásitos y ver cómo afecta esto a la longitud de la cola o a la coloración (Møller, 1994). Anders Møller manipuló el número de parásitos del nido de las golondrinas. Unos cuantos nidos los fumigó con insecticida, a otros les añadió experimentalmente ácaros y a un tercer grupo de nidos no les aplicó ningún tratamiento a fin de utilizarlos como grupo control. La relación causal antes apuntada se confirmó: las golondrinas de los nidos fumigados incrementaron el tamaño de la cola en la siguiente muda, y los animales infectados redujeron la longitud de este ornamento (Møller, 1990a) (fig. 5.2). Una relación causal similar entre la presencia de ácaros y otros ectosimbiontes en las

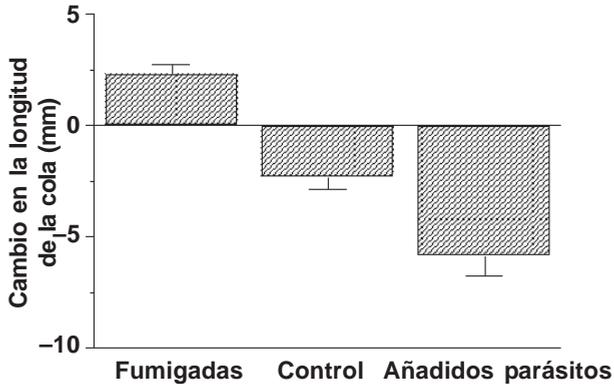


Fig. 5.2 – Una buena forma de demostrar que la longitud de las plumas ornamentales depende del grado de parasitación es realizar un experimento en el que se comparen individuos a los que se les eliminan los parásitos con individuos a los que artificialmente se les infecta con estos mismos parásitos. Esto es lo que realizó Anders Møller (1990a). Aprovechando que sabía que el número de parásitos que una golondrina tiene en el nido está correlacionado con la longitud de la cola en la siguiente muda, fumigó un grupo de nidos con insecticida y a otro grupo le añadió parásitos. Un tercer grupo de nidos no tratados se utilizó como control. En la figura se puede ver la tasa de crecimiento de las colas de distintos individuos de golondrina comparando la longitud de un año con respecto a la del siguiente, según el tratamiento experimental recibido. Como puede observarse, las golondrinas de los nidos fumigados incrementaron al siguiente año el tamaño de la cola, y los animales infectados redujeron la longitud de este ornamento. (Basado en los trabajos de Møller, 1990a, 1994.)

plumas antes de la muda y el subsiguiente color del plumaje que se desarrollaba fue obtenido en un experimento con verdecillos realizado por el equipo del Museo de Zoología de Barcelona en el año 1998 (Figuerola et al., 2003). Una fracción de la población fue tratada, en los meses anteriores a la muda, con un insecticida de larga duración, mientras que el resto de la población actuó de control. Después de la muda, los animales tratados presentaban una coloración del plumaje más brillante que los no tratados, lo que demostraba que, cuando menos en parte, la presencia de ectosimbiontes afecta a la coloración del plumaje.

Se ha comprobado que enfermedades como la viruela aviar (Thompson et al., 1997) o la conjuntivitis micoplasmática (Nolan et al., 1998) también reducen la coloración del plumaje de los individuos infectados. El caso de la conjuntivitis es especialmente interesante. El *Mycoplasma gallisepticum* causa una típica enfermedad con síntomas de conjuntivitis en los pájaros de granja, y hasta el año 1994 no se había detectado nunca en pájaros en estado libre. En 1994 empezaron a observarse pinzones mejicanos infectados

por esta enfermedad en la costa este de Estados Unidos, en los estados de Massachusetts y Maryland. Al ser esta especie una de las que más visita los populares comederos para pájaros que frecuentemente son instalados en los jardines de Estados Unidos, el prestigioso Laboratorio de Ornitología de la Cornell University aprovechó este hecho para organizar un seguimiento de la enfermedad a escala estatal (Fischer et al., 1997; Dhondt et al., 1998; Hochachka & Dhondt, 2000; Hartup et al., 2001). Los síntomas, ojos llorosos con el anillo ocular inflamado, eran muy fáciles de detectar con unos simples prismáticos por los propietarios del jardín que disfrutaban de sus visitantes. Se hicieron campañas de sensibilización y se distribuyeron a la población trípticos con la información pertinente e instrucciones para este seguimiento. También en Internet aparecieron varias páginas al respecto. De esta manera se pudo seguir por primera vez el desarrollo de una epidemia en aves en estado natural. En el verano de 1996, la enfermedad ya se había extendido por toda la costa este de Estados Unidos y parte de Canadá. Dada la virulencia de esta enfermedad, se estima que murieron unos 225 millones de pinzones mejicanos (Nolan et al., 1998). Por aquellas fechas Paul Nolan, Geoffrey Hill y Andrew Store (Nolan et al., 1998) estaban estudiando una población de esta especie en Alabama, donde los primeros síntomas de epidemia se detectaron a finales de 1995 y el periodo más crítico, en el que el 60% de los pájaros estaban infectados, fue entre junio y septiembre de 1996. A finales de octubre de aquel año, la epidemia ya había prácticamente remitido. Como Geoffrey Hill y sus colaboradores llevaban estudiando aquella población desde 1993, pudieron comprobar que los pájaros que habían sobrevivido a la epidemia eran más rojos que la media de los pájaros presentes antes de la aparición de la enfermedad (Nolan et al., 1998). Esto indicaba claramente que los pájaros más coloreados habían sido más resistentes a la infección por micoplasmas. Como ante una epidemia sólo sobreviven los individuos más fuertes, más rojos, se produce una selección de la población hacia un aumento de la proporción de dichos individuos.

En el caso de la viruela, debido a la idiosincrasia de esta enfermedad, el resultado es totalmente diferente. La viruela no es tan extremadamente virulenta como la conjuntivitis micoplasmática, de forma que muchos individuos que la contraen pueden sobrevivir (Friend, 1987; McClure, 1989; Senar & Conroy, 2004). Como los individuos que padecen la enfermedad desarrollan un plumaje menos rojo (Thompson et al., 1997), una epidemia de viruela hace que la población se seleccione hacia una disminución de la proporción de individuos más rojos. Esto es justamente lo que han demostrado Sherie Zahn y Stephen Rothstein (1999). En la costa oeste de Estados Unidos la viruela pasó a ser especialmente frecuente a partir de los años setenta. Estudiando pieles de museos y animales vivos pudieron comprobar que las poblaciones californianas de pinzones mejicanos eran en promedio más rojas antes de los años cincuenta que después de los setenta, cuando el virus de la viruela se comenzó a extender.

Las hembras saben lo que hacen

Como hemos estado viendo, el plumaje, su coloración y la longitud de las diferentes plumas ornamentales, es un importante indicador de la condición física y del nivel nutricional y de salud de un individuo. Sería presumible que las hembras, al escoger pareja, eligieran los machos utilizando el plumaje como indicador de su calidad. Y esto es realmente lo que hacen.

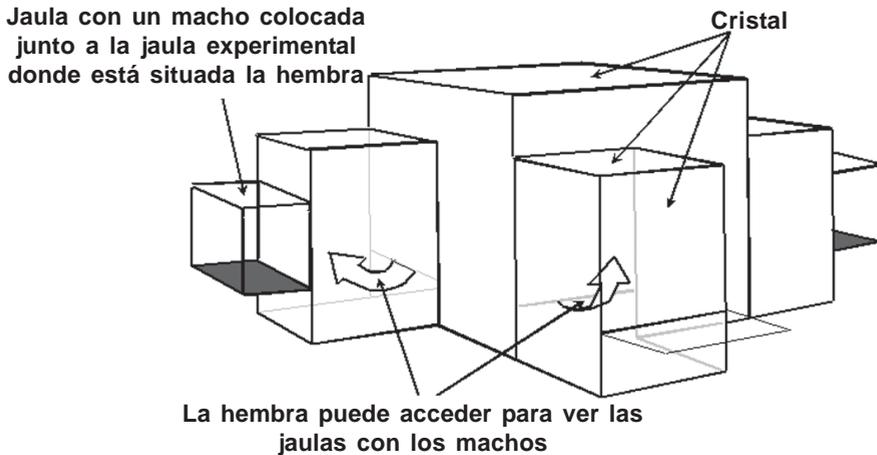


Fig. 5.3 – Jaula experimental utilizada por Geoffrey Hill (1990) en los experimentos de elección de pareja por parte de las hembras de pinzón mejicano, según la coloración del plumaje de los machos. La jaula constaba de una cámara central conectada a cuatro brazos. La hembra era introducida en la cámara central (65 x 65 x 55 cm), donde disponía de alimento, agua y posaderos para descansar. De esta zona central podía pasar a cada uno de los brazos (30 x 35 x 40 cm), en cuyo extremo se situaban los machos dentro de una jaulita. Desde la zona central, la hembra no podía ver a ninguno de los machos, de manera que para entrar en contacto visual con ellos tenía que pasar a cada uno de los brazos. Cuando se empieza un experimento y se introduce una hembra en la jaula, se deja un periodo de una hora para que se habitúe a esta. Posteriormente, se computa el número de minutos que la hembra pasa con cada uno de los machos, durante un periodo de tres horas. Como se ha podido ver en diferentes experimentos, esta es una buena estima de la preferencia que la hembra muestra por diferentes tipos de machos y puede ser utilizada para el estudio de la elección de pareja (Burley et al., 1982; Hill, 1990; Hunt et al., 1998). Para computar el tiempo que una hembra pasa con un macho se conectan unos sensores en los palos situados en cada brazo, de forma que al posarse el pájaro sobre el palo se activa el sistema de contador (Hunt et al., 1998). Otro procedimiento es utilizar detectores de infrarrojos en cada uno de los brazos, conectados a un ordenador (Senar et al., in press). (Figura basada en el trabajo de Burley et al., 1982.)

Geoffrey Hill ha sido uno de los investigadores que más ha contribuido a demostrar que las hembras escogen a los machos basándose en la coloración de su plumaje. En 1990 Hill realizó un experimento con el pinzón mejicano en el que hacía elegir a diferentes hembras entre machos de diferentes intensidades de color del plumaje (foto 7, fig. 5.3). Las hembras prefirieron claramente los machos más coloreados. Como experimento control, hizo que las hembras escogiesen entre hembras de diferentes coloraciones, y en este caso, como era de esperar, las hembras no mostraron ninguna preferencia,

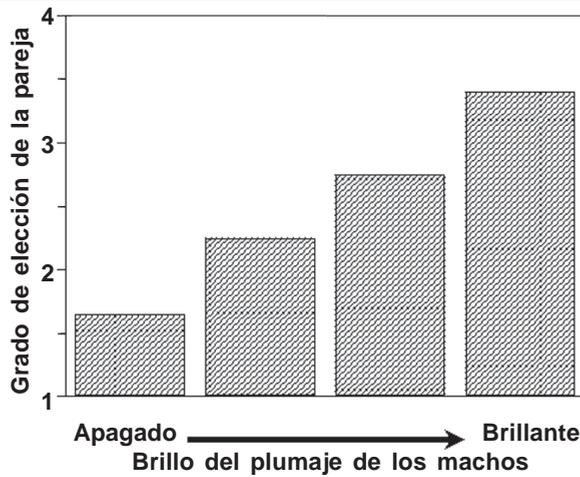


Fig. 5.4 – Resultados de los experimentos de elección de pareja de Hill (1990) con el pinzón mejicano. Como el experimento se efectuaba con cuatro machos simultáneos, a los machos más escogidos les asignaba un valor de 4, y a los menos escogidos un valor de 1. En la figura se muestra el valor medio obtenido por los diferentes individuos según la coloración de su plumaje, que variaba de un color amarillento apagado a un rojo brillante (ver foto 7). Los colores de los pájaros no eran los originales sino que habían sido manipulados con productos para teñir el cabello.

demostrando que el diseño experimental era correcto. Para intentar discriminar que la elección de los machos más rojos era realmente por su coloración, y no por otras características, como que cantasen más, fuesen de mayor tamaño, o adultos, Hill volvió a repetir el experimento con machos a los que manipulaba la coloración del plumaje. Utilizando tinte para el pelo y otros productos de peluquería, conseguía individuos muy rojos a partir de individuos pálidos y decoloraba pájaros muy rojos. Estos experimentos le permitieron demostrar claramente que las hembras de esta especie escogían a los machos por la coloración de su plumaje y no por otro carácter (fig. 5.4). Pero Geoffrey Hill quiso ir todavía más lejos. Con unos elegantes experimentos publicados en la revista *Nature* (Hill, 1991), demostró que en el campo, los pájaros más rojos están en clara ventaja para conseguir hembra. Hill capturó 40 pinzones mejicanos y con el método mencionada los tiñó de rojo; 40 individuos más fueron manipulados para darles un plumaje apagado, mientras que 20 individuos fueron manipulados con productos de cabello que dejaron intacta su coloración natural (individuos control). Dejó en libertad a todos estos individuos y siguió controlando su éxito reproductor en el campo. El 22% de los individuos con plumaje rojo consiguieron pareja, en un promedio de 12 días, mientras que solamente el 7% de los individuos con plumaje apagado se emparejaron, necesitando 28 días aproximadamente para hacerlo (tabla 5.1). Y lo que todavía es más importante, los machos rojos conservaban más a sus parejas y eran menos abandonados que los individuos de plumaje apagado.

Tabla 5.1 – Resultados del experimento de Geoffrey Hill (1991) en el que capturaba individuos de pinzón mejicano y les manipulaba la coloración del plumaje justo antes del periodo de reproducción. Se detalla el peso, la longitud alar y el valor codificado del color original para demostrar que los diferentes grupos experimentales no diferían en estas variables. Esto da más valor todavía a las diferencias encontradas en los parámetros de emparejamiento. Se proporciona el valor de probabilidad (p) obtenido con los análisis estadísticos en los que se comparan los pájaros con los tres tipos de plumaje; si $p < 0,05$ quiere decir que la diferencia es significativa.

Características de los machos	Tipos de manipulación del color del plumaje			p
	Coloreados	Controles	Decolorados	
Peso (g)	21,9	22,3	21,8	0,42
Longitud alar (mm)	80,2	79,3	80,3	0,17
Color original	141	140	141	0,95
Color manipulado	162	140	129	< 0,0001
% emparejados	100	60	27	< 0,0001
Días hasta emparejarse	12	20	28	0,07

En otras especies se ha llegado a resultados similares. En el escribano cerillo se ha comprobado, utilizando modelos de machos disecados, que las hembras prefieren emparejarse con los machos más amarillos (Sundberg, 1995b). En el jilguero americano (Johnson et al., 1993) (fig. 5.5) o los pinzones de Darwin las hembras también prefieren emparejarse con machos de plumaje más brillante (Grant & Grant, 1987). En los tejedores (Collias et al., 1979) y los lúganos (Senar et al., in press) los machos con mayor cantidad de amarillo en la ala (foto 8) también tienen un mayor éxito de emparejamiento. La preferencia de las hembras por los machos más coloreados parece ser, por tanto, generalizada.

En especies territoriales, demostrar la preferencia de las hembras por los machos más coloreados ha sido más complicado, debido a la interferencia de otro factor importante como es la calidad del territorio. En el papamoscas cerrojillo los primeros experimentos parecían demostrar que las hembras escogían pareja en función de la calidad de su territorio y no según la calidad del macho, expresada a través de su coloración (Alatalo et al., 1986; Slagsvold, 1986). Posteriormente, se ha visto que aunque la calidad del territorio es prioritaria, las hembras del papamoscas cerrojillo valoran otras características del macho, antes de decidirse por uno de ellos, y la coloración del plumaje es uno de los factores clave (Dale & Slagsvold, 1996a). En experimentos en que la calidad del territorio es constante, ya sea porque la zona es homogénea (Lifjeld & Slagsvold, 1988) o porque el experimento se realiza en cautividad bajo condiciones controladas (Saetre et al., 1994), la coloración del plumaje pasa a ser un importante criterio para la elección de pareja. Esta interacción entre la calidad del territorio y la coloración del plumaje podría, por tanto, explicar porque en algunas especies como el cardenal no se ha

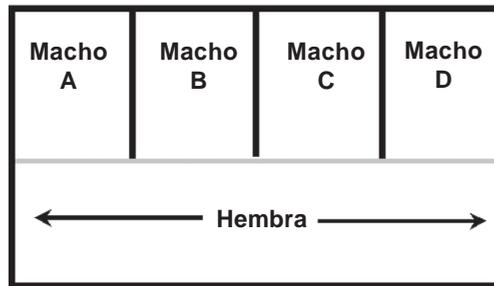


Fig. 5.5 – Experimentos de elección de pareja en el jilguero americano realizados por Kristine Johnson, Roseta Dalton y Nancy Burley (Johnson et al., 1993). La jaula experimental es muy diferente de la utilizada por Hill (fig. 5.3). Los diferentes machos están situados en cuatro compartimentos paralelos y la hembra en una jaula adjunta desde la que puede interaccionar con los diferentes machos sin tener que pasar por ninguna puerta. El experimento es menos artificioso, pero dificulta la implementación de los detectores de infrarrojos o células fotoeléctricas que permitan el registro automático de las preferencias de la hembra para interaccionar con uno u otro macho. Además, al no existir una zona neutral, es más difícil distinguir cuando la hembra no realiza ninguna elección.

encontrado una preferencia de las hembras por los machos más coloreados (Wolfenbarger, 1999b, 1999c; ver también Ballentine & Hill, 2003).

Como ya hemos comentado, la longitud de los plumas de la cabeza y de la cola puede ser, en algunas especies, un buen indicador de la calidad del macho, y por lo tanto puede ser también utilizado por las hembras como criterio para escoger pareja. El mérgulo crestado es un ave marina con una espectacular cresta que le sale de la frente (fig. 5.6). Ian Jones y Fiona Hunter (1993), utilizando machos disecados de esta especie a los que manipulaban el tamaño de la cresta, comprobaron que las hembras preferían realmente a los machos con mayores crestas. Los experimentos de elección de pareja con relación a la longitud de la cola han sido de los más conocidos, hasta el punto que el trabajo de Malte Andersson sobre la elección de pareja en las viudas del paraíso de cola larga se ha convertido en un clásico de la literatura ecoetológica (Andersson, 1982). Las hembras de esta especie son de color amarronado con pequeñas manchitas oscuras y una cola corta. Los machos son de mayor tamaño que las hembras, con un plumaje negro brillante con franjas alares rojas y una cola de casi medio metro de longitud. Andersson manipuló unos cuantos individuos machos y les cortó la cola, reduciéndosela a una longitud de 14 cm. A otro grupo de individuos le alargó la cola hasta conseguir una longitud de 75 cm, añadiéndoles los trozos de la cola cortada al primer grupo de pájaros. Finalmente utilizó dos grupos de control, uno formado por individuos simplemente capturados y soltados sin manipularles la cola, y otro formado por individuos a los que les había



Fig. 5.6 – Macho de médgulo crestado, una especie americana de ave marina, habitante de diversas islas del mar de Bering. Tanto los machos como las hembras presentan una cresta frontal, formada por una docena de plumas largas y estrechas (rango 2–23), caídas hacia adelante, con una longitud que puede variar entre 8 y 60 mm (Jones & Hunter, 1993). La cresta es utilizada en rituales de cortejo, en los que tanto la hembra como el macho valoran la calidad de su posible pareja.

cortado la cola y les volvía a pegar las plumas recortadas; de esta manera podía comprobar si el hecho de llevar un trozo de cola añadido podía dificultar el vuelo de los individuos con la cola alargada. Los machos son polígamos y defienden un territorio en el que crían con varias hembras. Después de realizar el experimento de manipulación de las colas, los machos de colas más largas habían conseguido atraer a su territorio cuatro veces más hembras que los machos con colas naturales y recortadas.

Experimentos similares han sido posteriormente realizados con otras especies de viudas (Andersson, 1989), ploceidos (Barnard, 1990), nectarínidos (Evans & Hatchwell, 1992) y golondrinas (Møller, 1988; Smith & Montgomerie, 1991). El caso de las golondrinas, estudiado por Anders Møller (1994), es especialmente interesante y a buen seguro se convertirá en otro clásico de la literatura sobre selección sexual. Møller encontró que la cola de los machos de golondrina emparejados era mucho más larga que la de las golondrinas que no habían conseguido pareja, independientemente de la edad de los individuos (Møller, 1992a) (fig. 5.7). Esta correlación entre estatus de emparejamiento y longitud de la cola era muy sugerente. Para demostrar que esta correlación respondía a una relación de causa y efecto, Møller inició en 1987 un experimento de manipulación de la cola, alargando y acortando la pluma más externa, al estilo del experimento efectuado por Andersson unos años antes con las viudas. En total consiguió manipular 44 golondrinas: 11 con la cola recortada, 11 con la cola alargada, 11 con la cola simplemente manipulada mantenido su misma longitud y 11 que solamente fueron capturadas. De todos estos machos sólo dos individuos se quedaron sin conseguir pareja. Estos dos pájaros pertenecían justamente al grupo al que se le había recortado la cola, pero, evidentemente, con

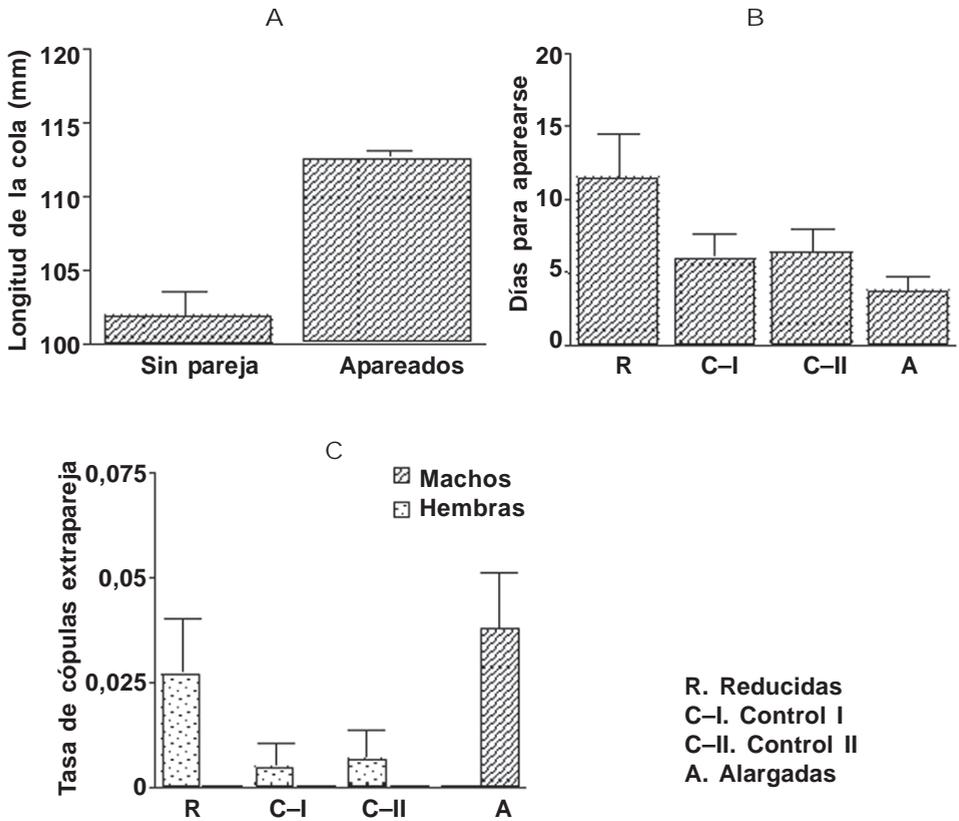


Fig. 5.7 – Resultados experimentales obtenidos por Møller (1994) sobre el éxito de emparejamiento de las golondrinas según la longitud de su cola: A. Longitud de la cola para los individuos que habían conseguido pareja y para los individuos sin pareja; como se puede observar, los individuos con cola larga tienen mayores probabilidades de obtener pareja, la diferencia es altamente significativa, tanto si se comparan todos los machos (caso de la figura, $t_{773} = 7,09$, $p < 0,001$) como si sólo se comparan para los individuos de primer año. B. Días que necesita un macho para emparejarse, con relación a la longitud de la cola; esta longitud había sido modificada de forma experimental justamente cuando los machos llegaban a las zonas de cría, de manera que a una parte de los machos se les alargó la cola y a los otros se les recortó; se dejaron además dos grupos control, uno en el que la cola se recortaba y se volvía a pegar dejándola con la misma longitud, y otro al que no se le manipulaba la cola; como se puede observar, cuanto más larga es la cola menos tardan en encontrar pareja; C. Utilizando los mismos grupos experimentales, Møller midió también la tasa de cópulas fuera de la pareja; como se puede observar en la figura, los machos con la cola alargada son los que consiguieron más cópulas con hembras que no eran sus parejas.

valores tan bajos la diferencia no era significativa. Sin desanimarse por los resultados de su trabajo, Møller decidió utilizar aquellos datos como trabajo piloto y calculó que si las proporciones se mantenían, para obtener diferencias significativas habría de manipular 50 individuos dentro de cada grupo en vez de los 11 que previamente había utilizado. En 1991 decidió llevar a término este experimento a gran escala. Desgraciadamente, el número de individuos no emparejados durante aquel año fue muy bajo y tampoco pudo extraer ningún resultado concluyente (Møller, 1994). Este es un buen ejemplo de las dificultades con que frecuentemente se encuentran los biólogos de campo (Lehner, 1979). Tratándose de animales vivos en estado natural no basta con un excelente diseño experimental, siempre se necesita además mucha suerte. Pero Anders Møller es una persona especialmente tenaz, de modo que más tarde analizó sus datos desde otra perspectiva diferente. Durante el emparejamiento, los machos de golondrina intentan atraer a las hembras con despliegues aéreos en los que, mientras cantan, abren la cola de una forma muy estereotipada. Si el macho tiene éxito en atraer a una hembra a su territorio, extiende de nuevo la cola contra una superficie vertical invitando a la hembra a construir el nido en aquel emplazamiento, al mismo tiempo que sigue cantando. Muchas hembras se marchan tan pronto ven que el macho realiza este despliegue, pero si alguna hembra se pone en el lugar señalado por el macho, se establece una pareja. Que una hembra decida quedarse con un macho no quiere decir que definitivamente críe con él. Algunas hembras abandonan a los machos después de unos días (1–16 días), emparejándose posteriormente con otro macho (Møller, 1994). Por consiguiente, durante una estación de emparejamiento un macho de golondrina puede atraer a varias hembras, que más tarde lo pueden abandonar para buscarse otro macho. Møller observó que los machos de cola corta eran abandonados más frecuentemente que los de cola larga (Møller, 1990b). Los experimentos de manipulación de la cola confirmaron que el abandono está ligado causalmente a la longitud de la cola: los pájaros con las colas acortadas eran rechazados en promedio por un 7% de las hembras, en cambio los machos de los otros grupos experimentales no fueron abandonados por ninguna hembra (Møller, 1988, 1992b). El tiempo que necesitaba un macho para emparejarse también estaba relacionado con la longitud de la cola, tanto si esta era natural como si había sido manipulada (Møller 1988, 1990b, 1992a). Mediante análisis de paternidad (Martínez, 1998), Møller demostró que los machos que más copulaban con hembras que no eran su pareja, sino que estaban emparejadas con otros machos, eran de cola larga. Las hembras que aceptaban cópulas fuera de la pareja eran justamente las emparejadas con machos de cola corta (Møller, 1992a). Experimentos como el ya comentado de manipulación de la longitud de la cola dieron los mismos resultados (Møller, 1988) (fig. 5.7). Anders Møller consiguió demostrar, sin duda alguna, que las hembras de golondrina valoraban claramente la longitud de las plumas de la cola en el momento de escoger a sus posibles parejas.

¿Qué cualidades valora una hembra a la hora de escoger pareja?

Las cualidades de un macho, como ya hemos visto, pueden ser muy diferentes: un buen macho puede ser dominante y ser capaz de defender un buen territorio, puede ser un individuo muy saludable, resistente a los parásitos y a las enfermedades, puede ser capaz de encontrar mucho alimento y de calidad y, asimismo, puede ser

un buen padre. Por tanto, entre todas estas cualidades, ¿cuál es la que una hembra busca preferentemente en un macho? La pregunta es muy pertinente, porque varias de estas cualidades pueden entrar en conflicto entre ellas. El papamoscas de collar presenta una mancha blanca en la frente relacionada con la dominancia del individuo y, por tanto, con la capacidad de defender buenos territorios (Pärt & Qvarnström, 1997). Los individuos con manchas más grandes consiguen hembras más rápidamente que los individuos de mancha pequeña y pueden además conseguir varias hembras y ser polígamos (Gustafsson et al., 1995), a la vez que las hembras con las que se emparejan son más fieles y casi todos sus hijos son biológicamente suyos (Sheldon et al., 1997). Anna Qvarnström, de la Universidad de Uppsala, realizó un experimento en el que incrementaba el tamaño de la mancha blanca de la frente del papamoscas de collar. Los individuos con manchas agrandadas aumentaron su capacidad para conseguir buenos territorios, pero al estar tan ocupados en su defensa, realizaban una menor inversión parental y ayudaban menos a las hembras en la alimentación de los pollos que los machos de buena calidad que habitaban en estos territorios óptimos (Qvarnström, 1997, 1998). Tenemos, por tanto, que un macho puede ser de buena calidad para una hembra en algún aspecto, pero no en otros.

Una de las controversias más importantes en selección sexual se centra en si las hembras buscan obtener de un macho beneficios directos, como un buen territorio o una buena inversión parental, o en cambio buscan beneficios indirectos en individuos genéticamente de alta calidad, cuyos genes se transmitirán más tarde a sus hijos (Johnstone, 1995). Esta diferencia es muy importante, ya que determina si los caracteres del plumaje han de ser o no heredables. Y si son heredables, el problema se centra en cuál es el mecanismo evolutivo que mantiene el polifirmismo y por qué no todos los individuos derivan a un plumaje vistoso y atractivo (Charlesworth, 1987; Kirkpatrick, 1987).

La idea de que las hembras buscasen de un macho beneficios genéticos (también llamados beneficios indirectos) surgió del estudio de las especies que forman leks (Kirkpatrick & Ryan, 1991). En estas especies, los machos se reúnen en puntos especiales en los que empiezan a luchar y a realizar espectaculares despliegues sexuales. Las hembras van a estas zonas (denominadas arenas) y escogen para emparejarse a los machos ganadores. Como en estas especies el macho copula con la hembra y no efectúa ninguna inversión parental, se dice que la única cosa que la hembra puede pretender obtener de estos machos son unos buenos genes que pasen posteriormente a sus hijos (ver también Johnstone, 1995). Algo similar sucede en especies en las que las hembras copulan y tienen una alta proporción de hijos fuera de su pareja: estos machos sólo interaccionan con la hembra durante la cópula, de modo que las hembras sólo pueden estar interesadas en la calidad genética del macho (Birkhead & Møller, 1992; Møller, 1992c; Birkhead & Møller, 1998; Møller & Thornhill, 1998; ver también Sheldon, 1994).

Condición necesaria, pero no suficiente, para que una hembra utilice un carácter del plumaje para escoger machos de alta calidad genética para emparejarse, es que los caracteres sean heredables. Generalmente, lo que se hace para investigar la heredabilidad de un carácter en libertad es correlacionar las características medias de los padres con la media de los hijos; la pendiente de la recta de regresión nos da una buena estimación de la heredabilidad de aquel carácter (Grant, 1986; Boag & Van Noordwijk, 1987). Estudios de esta índole realizados sobre el babero negro de

gorrión común (Møller, 1989), el color general rojo del pinzón mejicano (Hill, 1991), la mancha blanca de la frente del papamoscas cerrojillo (Potti, 1993), o la longitud de la cola de la golondrina (Møller, 1991c), sugieren que estos caracteres son heredables. El problema con este tipo de estudios es que si un padre muy ornamentado tiene hijos muy ornamentados no se puede diferenciar si esto es debido a que el carácter es heredable, o simplemente a que los padres más ornamentados, al tener una buena condición física, pueden dar más alimento a sus hijos y, en consecuencia, estos consiguen también una buena condición física y una ornamentación similar a la de sus padres. La manera de distinguir el efecto genético heredable del efecto ambiental es realizar experimentos de cruzamiento de polladas. Si cambiamos los pollos de un nido a otro, y una vez crecidos medimos el color de su plumaje, podremos distinguir cómo influye el color del padre biológico (efecto genético) y el del padre adoptivo (efecto ambiental) sobre el color de los mismos. Tore Slagsvold y Jan Lifjeld realizaron un experimento de este tipo con el papamoscas cerrojillo y pudieron comprobar que el color general de los pollos una vez abandonan el nido se correlacionaba significativamente con el color de los padres biológicos, pero no con el de los padres adoptivos (Slagsvold & Lifjeld, 1992). Posteriormente, experimentos similares han demostrado que la corbata negra del carbonero común (Norris, 1993), la mancha blanca sobre la frente del papamoscas de collar (Sheldon et al., 1997), o el color general del plumaje y el número de manchas de color de la lechuza (Roulin et al., 1998) también son heredables (fig. 5.8). En cambio, experimentos de cruzamiento de puestas realizados con gorriónes comunes han demostrado que el babero negro

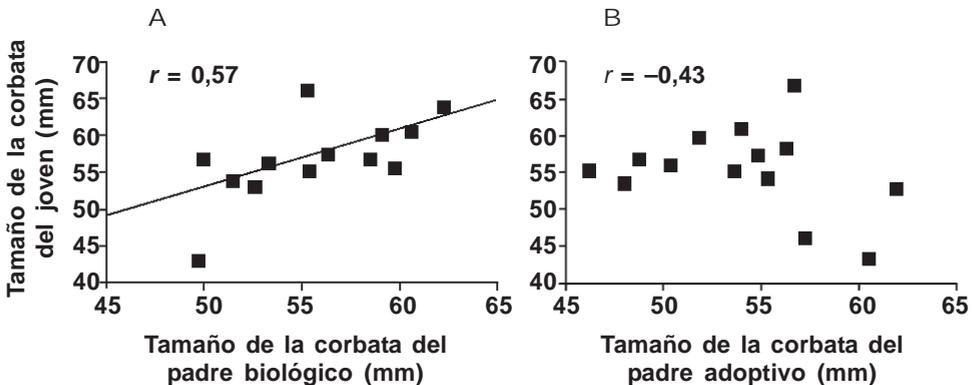


Fig. 5.8 – Para poder distinguir hasta qué punto la corbata negra del carbonero común es heredable y no resultado de que los padres con mayores manchas diesen más alimento a sus pollos, Ken Norris (1993) cruzó polladas entre diferentes nidos. En la figura se puede ver que la mancha de los hijos estaba correlacionada con la mancha de su padre biológico, pero no con la mancha de su padre adoptivo. Esto demostraba que la corbata negra del carbonero era un carácter heredable. (Basado en el trabajo de Norris, 1993.)

A. Borrás



Foto 1. El estornino tiene el plumaje típicamente iridiscente y atornasolado. Aunque aparentemente es negro, su color varía según el ángulo de visión.

N. Jary



Foto 2. Los machos de jilguero americano adquieren su plumaje amarillo brillante con una muda de primavera. El resto del año, su plumaje es muy apagado.

J. C. Senar



Foto 3. El tamaño de la mancha negra que tiene el lúgano debajo del pico, señala el estatus de dominancia del individuo, independientemente de la edad. A mayor mancha, mayor es su estatus de dominancia.

J. C. Senar



J. C. Senar



a



J. C. Senar

b

Foto 4. Interpretar porqué los machos de pavo real presentan unas colas tan espectaculares, a pesar de las evidentes dificultades que ello conlleva para el vuelo, fue una de las principales preocupaciones de Darwin. Ahora sabemos que la preferencia de las hembras por aparearse con machos con colas más vistosas y con más ocelos, compensa los costes de vuelo y permite que este carácter se seleccione desde un punto de vista evolutivo. a. Macho de pavo real con cola desplegada, b. Detalle de los ocelos.

J. C. Senar



J. C. Senar

Foto 5. El amarillo de los carboneros es muy variable y está relacionado con el número de orugas que han ingerido durante el periodo de muda. Cuanto más amarillo es un individuo, más habilidad demuestra tener para conseguir alimento.

A. Borrás



Foto 6. El color del plumaje del piquituerto común depende tanto de los carotenoides ingeridos como de la condición física de cada individuo que le permite la realización de distintas transformaciones metabólicas a partir de carotenoides precursores.



G. Hill

Fig. 7. Las hembras de pinzón mejicano escogen pareja fijándose en los machos más rojos. Estos individuos más coloreados tienen mejor condición física, más resistencia a los parásitos, y son mejores padres. Los estudios de G. Hill sobre esta especie se han convertido ya en un clásico.

J. C. Senar



J. C. Senar

Foto 8. La longitud de la mancha amarilla que el lúgano tiene en el ala está relacionada con la habilidad del individuo para encontrar alimento. Esta es la principal característica utilizada por las hembras a la hora de elegir pareja: a. Individuo con poco amarillo; b. Individuo con mucho amarillo.

A. Borràs



Foto 9. Recientemente se ha descubierto que los pájaros pueden ver los colores ultravioletas invisibles a nuestros ojos y que los utilizan para escoger pareja. En el herrerillo común, el píleo que nosotros vemos similar en machos y hembras muestra un marcado dimorfismo sexual a los ojos de los pájaros.



A. Borràs

Foto 10. El típico plumaje listado críptico de los individuos juveniles de varias especies de aves, puede también presentar dimorfismo sexual. En la foto aparecen dos ejemplares juveniles de lúgano; el individuo de la izquierda, más grisáceo, es presumiblemente una hembra, mientras que el de la derecha, más ocre, es presumiblemente un macho.

J. J. Sanz



a



J. Potti

b

J. Potti



c

Foto 11. Así como los machos adultos de papamocas cerrojillo tienden a mostrar un contrastado plumaje negro y blanco, algunos machos de primer año prefieren mostrar coloraciones amarronadas imitando el plumaje de las hembras. Esta tendencia, además, muestra variaciones geográficas: los machos centroeuropeos tienden a ser mucho más amarronados que los del norte y el sur de Europa. El individuo con coloración blanca y negra contrastado es un macho adulto (a), el de coloración intermedia es un macho de primer año (b) y el individuo amarronado es una hembra (c).

J. C. Senar



a



J. C. Senar

b

Foto 12. En varias especies de aves, los individuos de primer año pueden retener un número variable de plumas del estadio juvenil: a. Macho de primer año de verderón serrano que ha retenido 6 grandes cobertoras, de color beige, que contrastan con las verdes ya mudadas; b. Macho de primer año de lúgano que ha retenido solamente 2 grandes cobertoras, también de color beige, frente a las verdes ya mudadas.

A. Borrás



Foto 13. Los colores amarrados del chotacabras gris le sirven para pasar perfectamente desapercibido.



A. Borrás

Foto 14. El plumaje de los ejemplares juveniles de autillo los camufla perfectamente mientras permanecen posados cerca del nido.

A. Borrás



Foto 15. Un torcecuello sobre un tronco seco es muy difícil de detectar.



J. C. Senar

Foto 16. Pluma rectriz de carbonero común en la que puede apreciarse las distintas barras de crecimiento. Las barras oscuras se desarrollan durante el día, mientras que las más claras lo hacen durante la noche.

de esta especie depende más de factores ambientales, como la fecha en la que nacen, que del tamaño de la mancha de su padre (Griffith et al., 1999).

Si determinadas manchas del color del plumaje son heredables, indicando la calidad del individuo portador, y las hembras, al aparearse, buscan individuos de alta calidad para dar a sus hijos buenos genes, sería de esperar que las hembras efectuaran, fuera de su pareja, cópulas con individuos más ornamentados que su macho, a la vez que las hembras ya emparejadas con individuos muy ornamentados, no buscaran relaciones fuera de la pareja. Como ya hemos visto antes, esto es lo que observó Møller (1992a, 1994) en la golondrina con relación a la longitud de su cola. Datos también de Møller (1990c) sobre el gorrión común y de Sheldon et al. (1997) sobre el papamoscas de collar dan los mismos resultados (fig. 5.9) (Sheldon et al., 1997) (ver, sin embargo, Cordero et al., 1999). El trabajo de Ben Sheldon es en este sentido muy interesante (Sheldon et al., 1997). Sheldon aprovechó que muchas de las puestas de papamoscas de collar están compuestas por pollos de la pareja social y pollos de otro macho producto de la cópulas de la hembra fuera de la pareja. La ventaja de este diseño respecto al método del cruzamiento de polladas es que las condiciones ambientales, incluso la madre, son las mismas para todos los pollos del nido, y lo único que los distingue es el efecto genético que los dos padres les proporcionan. Sheldon (1997) comprobó que la condición física de los pollos (midiendo el peso a los 13 días de edad) dependía de forma significativa del tamaño de la mancha blanca de la frente que tenía el padre biológico, con lo que demostraba que las hembras que habían engendrado hijos de un macho de mejor calidad habían conseguido mejores genes de condición física para sus pollos, utilizando la mancha blanca de la frente de los machos como señal de calidad.

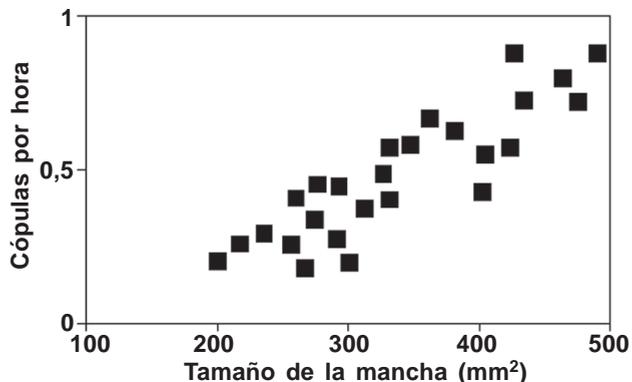


Fig. 5.9 – Número de cópulas que realiza un macho de gorrión común por hora con su hembra con relación al tamaño de su babero negro. Claramente, los machos más ornamentados copulan con sus parejas con una tasa mucho más alta que los machos poco ornamentados y, por tanto, de peor calidad. La correlación también se mantiene con relación al número de cópulas fuera de la pareja. (Basado en el trabajo de Møller, 1990c.)

Pero si bien en algunos pájaros se ha demostrado que las hembras persiguen obtener buenos genes para su hijos, en muchas otras especies parece que las hembras buscan simplemente beneficios directos, y que lo que más valoran de un macho es que realice una buena inversión parental o que esté saludable y no le contagie parásitos. Jan Sundberg y Christer Larsson comprobaron que los machos de escribano cerillo más coloreados conseguían criar más pollos que los poco coloreados (Sundberg & Larsson, 1994). En el cernícalo común, Päivi Palokangas y otros (Palokangas et al., 1994) encontraron que los machos más coloreados pasaban más tiempo cazando que los poco coloreados, y las hembras emparejadas con estos machos producían más hijos que las emparejadas con machos de coloración apagada. Resultados similares se han obtenido para los cardenales (Linville et al., 1998), los pinzones mejicanos (Hill, 1991), los picogordos azules (Keyser & Hill, 2000), los carboneros (Norris, 1990a) y los papamoscas cerrojillos (Saetre et al., 1995), en los que los machos más coloreados son también mejores padres. Estos resultados han dado lugar a lo que se conoce como el "proceso de los buenos padres" (Hoelzer 1989), un mecanismo evolutivo sencillo y ampliamente aceptado que puede explicar perfectamente cómo han podido evolucionar por selección sexual las colas largas o las coloraciones brillantes (Heywood, 1989; Hoelzer, 1989; Grafen, 1990a; Price et al., 1993; Andersson, 1994; Møller, 1994; Johnstone, 1995).

El proceso de los buenos padres y el proceso de los buenos genes muchas veces se entremezclan. En el carbonero o el papamoscas cerrojillo hemos visto que los caracteres indicativos de buena inversión parental son heredables. Para poder estar seguros de que un carácter evoluciona por el proceso de los buenos padres, deberíamos ser capaces de discriminar si la buena condición física de los hijos de pájaros más coloreados es consecuencia de que sus padres los alimentan mejor o simplemente han heredado genes de buena calidad. En 1998 iniciamos, con Jordi Figuerola y Jordi Pascual (Senar et al., 2002), un estudio sobre la heredabilidad del amarillo del herrerillo. Al principio del capítulo ya hemos comentado que estas especies obtienen el amarillo por ingestión de orugas (Slagsvold & Lifjeld, 1985; Partali et al., 1987; Dufva & Allander, 1995; Eeva et al., 1998) y que, por lo tanto, un individuo muy amarillo puede estar señalizando que es capaz de encontrar muchas orugas y puede ser un buen padre. El estudio, realizado con cruzamientos de puestas demostró que el amarillo no es heredable, resultado parecido al obtenido por Hörak et al. en el carbonero común (Horak et al., 2000) (ver, sin embargo, Tschirren et al., 2003; Fitze et al., 2003). Lo más interesante es que, al cruzar las puestas, comprobamos que la condición física de los pollos dependía del grado de amarillo del padre adoptivo y no del amarillo del padre genético. De esta manera pudimos demostrar que el proceso de los buenos padres puede explicar por sí solo la evolución de la preferencia de las hembras por determinadas coloraciones del plumaje. Las coloraciones que es más probable que evolucionen por este proceso son, como en el caso de los carboneros, las derivadas de carotenos, ya que los animales no los pueden sintetizar a partir de otros compuestos, sino que han de ingerirlos (Hill, 1999). En este sentido, es interesante ver que Geoffrey Hill (1994) no encontrase en el pinzón mejicano ninguna relación entre el número de pollos fuera de la pareja y el grado de intensidad de la coloración roja, que también depende de la ingestión de carotenos, de los machos de esta especie. Resultados recientes (Griffith et al., 1999), obtenidos intercambiando polladas de gorriones comunes entre

nidos, que demuestran que el babero negro de este especie no es heredable sino que depende de aspectos ambientales, hacen que todavía tengamos que ser muy cautelosos antes de efectuar generalizaciones al respecto.

¿Seduca la dominancia a las hembras?

El mundo natural es variación y, precisamente por eso, se dice que la biología no es una ciencia exacta. Lo que es cierto para unas especies de animales no lo es para otras. En un principio, la etología intentaba buscar patrones generales que simplificasen el mundo natural, incluyendo a todos los animales dentro de unas pocas leyes. Hoy en día, lo que se pretende es encontrar explicaciones a la gran variabilidad existente, y lo verdaderamente interesante es encontrar cuáles son las circunstancias que hacen que los animales se comporten de una u otra manera. (Lott, 1991). Pero aun siendo conscientes de esto, cada vez que se abre un nuevo campo de investigación, la variación con que nos encontramos entre las diferentes especies siempre es polémica. Buen ejemplo de ello es si, dentro de la selección sexual, las hembras prefieren o no emparejarse con machos dominantes (Qvarnström & Forsgren, 1998). Muchas veces, la dominancia va asociada a conseguir mejores territorios, a un mejor acceso a los recursos y a una mejor condición física. Sería lógico, por tanto, pensar que las hembras habrían de preferir a los machos dominantes y no a los subordinados. Una revisión bibliográfica sobre el tema muestra que este es un patrón general, y algunos autores (Berglund et al., 1996) hasta han propuesto que muchas de las manchas de color del plumaje evolucionaron primero como señal de estatus social, siendo utilizadas en los enfrentamientos entre machos, y posteriormente las hembras aprendieron que aquellos colores indicaban el grado de calidad de los machos y empezaron a escoger a los que presentaban mayores señales de dominancia. Sin embargo, datos recientes demuestran que esto no es siempre así, y que la cantidad de cuidado parental que proporciona un macho o su experiencia reproductora pueden valorarse más por las hembras que la dominancia (Qvarnström & Forsgren, 1998).

La polémica es especialmente importante debido a que hasta ahora no se había encontrado ninguna especie que presentara señales de dominancia y de experiencia de forma simultánea, pero en distintas áreas de su plumaje. La mayoría de especies tienen una mancha de color con función ambivalente, que funciona tanto como armamento (es decir, señal de dominancia) como de ornamento sexual (Berglund et al., 1996). Este es el caso del babero negro del gorrión común (Møller, 1989) o la corbata negra del carbonero común (Järvi & Bakken, 1984; Norris, 1990a, 1990b; Wilson, 1992; Lemel & Wallin, 1993; Norris, 1993). Esto hace muy difícil que pueda distinguirse qué factor es más importante para la hembra a la hora de escoger pareja (Bradbury & Davies, 1987). El lúgano es una excepción: ya hemos visto en el capítulo cuatro que la mancha negra que tiene bajo el pico en forma de babero funciona como señal de dominancia; y que la mancha amarilla que tiene en el ala (fig. 5.10, foto 8) está relacionada con la edad del animal y con su habilidad para encontrar alimento (Senar & Escobar, 2002). Experimentos de elección de pareja, similares a los realizados por Geoffrey Hill (1990) (fig. 5.3), demuestran que las hembras de lúgano escogen a los individuos con más cantidad de amarillo en el ala

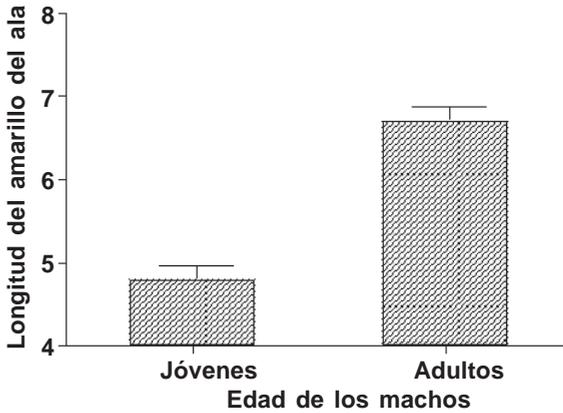


Fig. 5.10 – Variación en la longitud del amarillo de las primarias de los machos de lúgano, según la edad del individuo.

(Senar et al., in press). Aprovechando que en el lúgano confluyen las señales de habilidad para encontrar alimento y de dominancia de forma independiente en dos áreas diferentes del cuerpo, la pregunta más interesante ahora es qué prioriza la hembra: la capacidad para encontrar alimento o la dominancia. En experimentos de elección de pareja en que se analizan simultáneamente ambas señales encontramos que las hembras priorizan en su selección que los machos tengan más amarillo en la ala (o sea, que tengan más experiencia a la hora de encontrar alimento), pero no se dejan seducir por los que tienen los baberos más grandes (es decir, los dominantes).

¿Los machos también eligen?

Los machos de la mayoría de especies de aves son más ornamentados y espectaculares que las hembras (Andersson, 1994). Todos estamos de acuerdo que estos ornamentos han evolucionado por selección sexual, en la que los machos luchan y compiten entre ellos para tener acceso o ser elegidos por las hembras. Las hembras, por el contrario, son generalmente de colores más apagados y formas menos espectaculares. Esto ha llevado al sentimiento generalizado de que las hembras no compiten entre ellas para acceder a los machos, y de que los machos no escogen pareja sino que simplemente son escogidos (Andersson, 1994).

Los datos empíricos demuestran que si bien las hembras pueden competir entre ellas por el acceso a los machos (Slagsvold et al., 1992; Slagsvold, 1993; Dale & Slagsvold, 1995; Slagsvold & Dale, 1995; Karlsen & Slagsvold, 1997), la coloración y otros trazos ornamentales del plumaje de las hembras no parecen haber evolucionado por selección sexual. José Luis Tella y otros miembros del equipo de la Estación Biológica de Doñana (Tella et al., 1997) han estudiado la presencia de características masculinas en el plumaje de las hembras de cernícalo primilla y no han encontrado ninguna relación entre el grado de ornamentación del plumaje de las hembras y su

condición física, supervivencia, tamaño o fecha de puesta, número de pollos que consiguen criar con éxito, o cantidad de alimento aportado al nido por estas hembras. Resultados similares han sido encontrados en mirlos de ala roja americanos respecto al color rojo de la escápula (Muma & Weatherhead, 1989), en el pinzón mejicano respecto a la coloración general rojiza del cuerpo (Hill, 1993b), la medalla bajo el cuello del pechiazul (Rohde et al., 1999), la mancha blanca de la frente del papamoscas cerrojillo (Potti, 1993) o la cola de las golondrinas (Cuervo et al., 1996). Por ello se cree que la expresión de rasgos ornamentales en las hembras es un resultado colateral de la selección por estos caracteres en los machos: a pesar de que sólo tengan funcionalidad en los machos, los caracteres están genéticamente fijados por lo que también aparecen en mayor o menor grado en las hembras (Andersson, 1994).

A pesar de estos resultados, experimentos de elección de pareja con pinzones mejicanos (Hill, 1993b), pechiazules (Amundsen et al., 1997), o mérgulos crestados (Jones & Hunter, 1993) han demostrado que los machos prefieren emparejarse con hembras más ornamentadas. Trabajos con diversas especies han demostrado que los ornamentos que presentan las hembras también están correlacionados con sus cualidades: Jaime Potti y Santiago Merino (Potti & Merino, 1996), de la Universidad de Alcalá de Henares, han encontrado que la manchita blanca de la frente de las hembras del papamoscas cerrojillo es indicadora de un bajo nivel de infección por parásitos sanguíneos. Susan Linville et al. (1998) han demostrado que las hembras más rojas de los cardenales son también las que más alimento aportan a la cría de los pollos. En el carbonero común, nosotros hemos visto que las hembras más amarillas son las que aportan más material para la construcción del nido, aspecto de gran importancia para mantener los huevos y los pollos en óptimas condiciones durante su ausencia (Hoi et al., 1994, 1996). Todos estos datos recientes sugieren que el sentimiento generalizado de que los machos no escogen a su pareja no está tan generalizado como se pensaba (Amundsen, 2000). Se necesitan todavía muchos más datos para tener una idea clara sobre el rol de cada uno de los dos sexos en la elección de pareja.

Elecciones que no vemos

Si observamos un herrerillo común, seguramente nos costará mucho saber si es macho o hembra (foto 9). A pesar de que existen algunas diferencias entre sexos, detectables más fácilmente con aparatos para medir el color (Figueroa et al., 1999a), nadie afirmaría que esta especie sea claramente dimórfica. Pero aunque nosotros no lo veamos, los herrerillos sí saben distinguir perfectamente el sexo de sus compañeros: la clave está en el color ultravioleta (UV) (Hunt et al., 1998; Andersson et al., 1998). Uno de los descubrimientos más relevantes de los últimos años en ecoetología ha sido conocer que los pájaros pueden ver el color ultravioleta y lo utilizan para señalar sus cualidades individuales, de la misma manera que lo hacen con relación a las coloraciones dentro del espectro visible a nuestros ojos, por ejemplo, colores amarillos, rojos o azules (Cuthill et al., 1999a). Estudios recientes han demostrado que la elección de pareja se realiza realmente en algunas especies basándose en este color, y que los machos más coloreados respecto al UV son elegidos preferentemente. Este es el caso del estornino (Bennett et al., 1997), el pechiazul (Andersson & Amundsen, 1997), el herrerillo (Hunt et al., 1998; Andersson et al., 1998; Hunt et al., 1999; Sheldon et al., 1999; Griffith et al., 2003), el

papamoscas (Siitari et al., 2002), el pico de coral (Bennett et al., 1996) o el periquito (Pearn et al., 2001; Hausmann et al., 2003; Hawsey & Peterson, 2002).

El ojo humano dispone de tres tipos de conos: uno es sensible al rojo, otro al azul y otro al verde. Lo pájaros tienen un cuarto tipo de conos sensibles al ultravioleta (Bennett et al., 1994; Bennett & Cuthill, 1994; Cuthill et al., 1999a); su visión es, por tanto, tetracromática. Esto es especialmente patente en los colores azules o blancos, que reflejan fácilmente el UV, mientras que en las coloraciones marrones o rojas, lo que ven los pájaros es más similar a lo que percibimos los humanos ya que no reflejan UV (Eaton & Lanyon, 2003) (ver también MacDougall & Montgomerie, 2003 para un ejemplo de cómo los colores amarillos pueden también reflejar el UV). Los ojos de los pájaros tienen además adaptaciones fisiológicas que hacen que su mundo de colores sea un poco diferente al nuestro, aspectos todos que han de ser tenidos en cuenta en el estudio de los procesos de selección sexual en relación con la coloración (Bennett et al., 1994; Hästad, 2003). En 1871 Darwin escribió que todos sabemos hasta qué punto son coloreados los pájaros; ahora podemos decir que son todavía más coloreados y espectaculares que lo que vemos (Andersson & Amundsen, 1997).

Teorías sobre la selección de pareja y su evolución

La selección sexual ha sido de los campos más prolíficos en ecoetología, pero también uno de los más controvertidos. La razón de esto ha sido la dificultad para encontrar un mecanismo que explicara la evolución conjunta de los caracteres de los machos preferidos por las hembras y de los genes que determinan esta preferencia (Cronin, 1991; Andersson, 1994; Carranza, 1994a; Møller, 1994; Ryan, 1997).

Fisher ha sido uno de los genetistas y ecoetólogos más influyentes de este siglo. En 1930 Fisher propuso que, en un principio, podía existir una correlación entre el carácter de un macho y su viabilidad, pero que si las hembras empiezan a utilizar este carácter para elegir pareja se inicia un proceso de retroalimentación positiva llamado *runaway* (Fisher, 1930). Por ejemplo, la mayor longitud de las plumas de la cola puede proporcionar inicialmente al macho una mejor maniobrabilidad en el vuelo, pero al preferir las hembras aparearse con machos de cola más larga tienen más posibilidad de tener descendencia, de modo que este carácter se va seleccionando. La clave del proceso es que cuando una hembra escoge un macho con plumas largas en la cola, sus hijos llevan estos genes (por parte de padre) al igual que los de preferencia de este carácter (por parte de madre). La asociación de ambos tipos de genes produce que, evolutivamente, la cola realmente se alargue. Estas plumas no siguen creciendo de forma desproporcionada puesto que las ventajas de ser escogidos por las hembras se contrarrestan con la dificultad en el vuelo que comportaría tener la cola demasiado larga (Andersson, 1994; Carranza, 1994a). Como extensión de este principio está el hecho de que las hembras que se emparejan con machos atractivos tienen hijos también atractivos; es lo que se llama hipótesis de los "hijos sexy" (Weatherhead & Robertson, 1979).

El "principio del Handicap", introducido por Amotz Zahavi en 1975, ha sido sin duda uno de los conceptos más importantes de este siglo (Zahavi, 1975; Zahavi & Zahavi, 1997). Según Zahavi, las hembras preferirían emparejarse con los machos con estructuras excesivamente aparatosas y poco prácticas para sobrevivir, precisamente

porque estas funcionarían como señales de su habilidad de supervivencia: ¡un macho que consigue sobrevivir con este handicap demuestra ser de muy alta calidad! El principio del handicap fue, en un primer momento, muy controvertido y atacado por los biólogos teóricos y genéticos de poblaciones, generando docenas de publicaciones sobre el tema. En un reciente congreso sobre señalización que tuvo lugar en Berna, Amotz Zahavi dio públicamente las gracias a Maynard Smith, su principal adversario, porque sus reiterados ataques al principio del handicap (Maynard Smith, 1976, 1978) habían llamado la atención de la comunidad científica, popularizando en gran manera la idea de Zahavi. Hoy en día, las diferentes acepciones del principio original están ampliamente aceptadas y se considera el principio del handicap como uno de los modelos que mejor explica la evolución de los ornamentos sexuales (Grafen, 1990b; Johnstone, 1995). Los amplificadores de las señales se pueden incluir como una de las acepciones del principio (Hasson, 1990; Hasson, 1991; Hasson et al., 1992; Fitzpatrick, 1997, 1998a, 1998b).

Otra teoría sobre la evolución de los ornamentos sexuales considera que lo que hacen los machos es aprovechar las preferencias estéticas de las hembras, desarrolladas en otros contextos no sexuales, para ser escogidos de forma preferente; es lo que llamamos "explotación sensorial" (Ryan, 1990) o elección de pareja simplemente basada en cuestiones estéticas (Burley, 1985). Esto podría explicar porque las hembras de jilguero americano tienen cierta preferencia por emparejarse con machos que han sido anillados con anillas de color azul, cuando los machos de esta especie no presentan ninguna mancha de este color (Johnson et al., 1993).

Un último mecanismo que puede llevar a las hembras a utilizar un determinado carácter de los machos para escoger pareja es que este carácter vaya ligado a beneficios directos para la hembra: por ejemplo, cuando un ornamento indica que el animal no está infectado con parásitos (Clayton, 1990) o que es capaz de encontrar alimento para la hembra y los pollos (el proceso de los buenos padres, Hoelzer 1989). Este mecanismo, que no implica ninguna clase de heredabilidad del carácter, ha sido desde siempre aceptado por todos (Andersson, 1994; Carranza, 1994a; Møller, 1994; Ryan, 1997). Aquí entrarían también los handicaps no heredables (Møller, 1994).

A lo largo del capítulo, y todavía de forma no explícita, hemos hecho especial hincapié en los mecanismos directos y en el principio de handicap. Estos son los dos mecanismos más generalmente aceptados para explicar la evolución de los ornamentos y son, en mi opinión, los que dan mayor coherencia para poder desarrollar este tema. Quien quiera profundizar más puede consultar las magníficas revisiones de Anderson (1994), Møller (1994), Carranza (1994a), Johnstone (1995) y Ryan (1997).

El fantasma de la mentira

Con la coloración de su plumaje y con la longitud de sus plumas, los pájaros machos señalizan sus cualidades y las hembras los escogen como pareja. Pero si esto es así ¿cómo no aparecen individuos mentirosos, que con plumas más coloreadas de lo que realmente les corresponde, consiguen aumentar su éxito de apareamiento de forma engañosa? Muchas de las coloraciones que hemos visto están directamente ligadas a las cualidades del macho: un carbonero puede ser muy amarillo solamente si es capaz de encontrar e ingerir muchas orugas

(Slagsvold & Lifjeld, 1985; Partali et al., 1987); si un pinzón mejicano está infectado por coccidias, un protozoo parásito del sistema digestivo, no podrá asimilar los carotenos necesarios para conseguir su coloración roja; estos son los handicaps reveladores o amplificadores. En estos casos, la honestidad de la señal está plenamente asegurada por sus propias características y no es necesario buscar ningún coste adicional.

El problema de la mentira es especialmente relevante en los handicaps estratégicos, en los que una señal no tiene ninguna asociación aparente con la información suministrada. Es un buen ejemplo el caso de la mancha blanca sobre la frente del papamoscas de collar. No se conoce ninguna relación directa que pueda explicar porque los individuos de mancha más grande defienden mejores territorios o crían más pollos (Qvarnström, 1998). El problema es, por tanto, similar al ya discutido en el capítulo de señalización de estatus de dominancia.

La teoría del handicap propone que para que una señal sea honesta ha de implicar necesariamente un coste (Zahavi & Zahavi, 1997). Y dicho coste, además, ha de ser más importante para los individuos de baja calidad (Kodric-Brown & Brown, 1984; Grafen, 1990a, 1990b; Johnstone & Grafen, 1993) De esta manera, sólo los individuos de alta calidad son capaces de lucir ornamentos sexuales más desarrollados, de forma que si un individuo es muy ornamentado ha de ser necesariamente de buena calidad, lo que impide que se produzca engaño. José Pablo Veiga, del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, nos ha ejemplificado de forma muy elegante este hecho con unos experimentos con gorriones (Veiga, 1993, 1995). Con el gorrión ya hemos visto que la mancha negra en forma de babero que presenta debajo del pico funciona como ornamento sexual (Møller, 1989, 1990c) y como señal de dominancia (Møller, 1987a). Veiga aumentó el tamaño de este babero a una tercera parte de los individuos de una colonia bajo estudio, a otra tercera parte se la redujo, y dejó sin manipular a la tercera parte restante, utilizándola como control. Los individuos con el babero agrandado, gracias a su mayor estatus social, vieron en principio aumentar sus posibilidades de defender y conseguir cajas nido y tuvieron, por lo tanto, una tasa de reproducción por encima de sus posibilidades (Veiga, 1993), pero posteriormente pagaron este sobreesfuerzo para el que no estaban preparados con una alta tasa de mortalidad (Veiga, 1995). Lars Gustafsson, Anna Qvarnström y Ben Sheldon, de la Universidad de Uppsala, han llegado a conclusiones similares estudiando al papamoscas de collar (Gustafsson et al., 1995). En esta especie ya hemos visto que la mancha blanca que tiene en la frente (fig. 5.11) está relacionada con la capacidad del macho de defender su territorio y con el número de hijos que puede criar (Qvarnström, 1998). Estos autores manipularon el tamaño de la puesta y, por consiguiente, el esfuerzo reproductor del individuo; en los nidos donde se añadieron huevos, el tamaño de la mancha blanca de los machos se reducía al año siguiente, mientras que en los nidos donde se quitaron huevos la mancha aumentaba de tamaño al año siguiente (Gustafsson et al., 1995) (fig. 5.12). La mancha del papamoscas de collar parece reflejar, por tanto, de forma honesta la condición física del animal.

Como sólo los individuos de alta calidad parecen soportar los costes de desplegar mayores ornamentos sexuales, parece claro que el principio de handicap puede explicar perfectamente que las señales sexuales sean honestas (Johnstone, 1995). La cuestión ahora es analizar por qué se producen estos costos. En el caso de un ciervo está claro que tener una cornamenta más grande le supone un coste de producción y un coste de mantenimiento, por ejemplo el inconveniente de



Fig. 5.11 – El tamaño de la mancha blanca que presentan los machos de papamoscas de collar en la frente está relacionada con la capacidad para defender sus territorios y, por los tanto, con su habilidad para atraer a las hembras. Cuanto mayor es la mancha, más éxito tiene el individuo (Qvarnström, 1998).

correr entre la vegetación con unos grandes cuernos o simplemente el hecho de soportar su peso. En el caso de las colas largas también podemos argumentar costes de maniobrabilidad o de producción (Møller, 1994). Pero en el caso de una mancha blanca en la frente o un babero negro en el pecho, es difícil imaginarse que su tamaño pueda ir ligado a algún coste. Desgraciadamente,

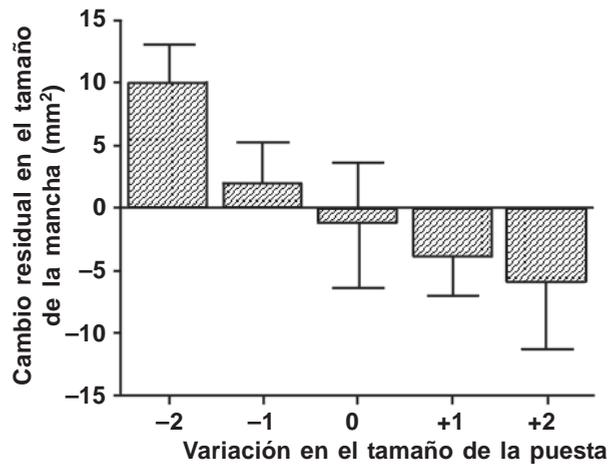


Fig. 5.12 – Resultados de los experimentos de Lars Gustafsson, Anna Qvarnström y Ben Sheldon (Gustafsson et al., 1995) en los que manipulaban el tamaño de puesta del papamoscas de collar, con relación al tamaño de la mancha blanca de la frente. Los animales a los que se les había aumentado el tamaño de puesta en uno o dos huevos, obligándolos a realizar un mayor esfuerzo reproductor, presentaban en la primavera siguiente un menor tamaño de mancha blanca en la frente, mientras que los animales a los que se les reducía el tamaño de puesta, la mancha de la frente que presentaban en la primavera siguiente era de mayor tamaño.

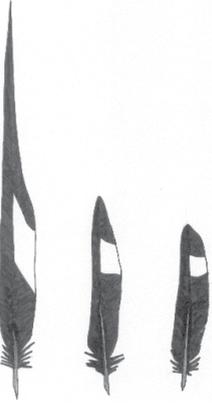


Fig. 5.13 – Las plumas de la cola de la golondrina presentan unas manchas de color blanco altamente contrastadas con el color oscuro del resto de las plumas. La mancha es más grande en los individuos adultos que en los jóvenes, y en los machos más que en las hembras (Kose & Møller, 1999). La pluma, al no presentar en esta zona de la mancha el pigmento a base de melanina, se vuelve más débil. Los ectoparásitos prefieren atacar la pluma en este punto. Presentar manchas blancas en la cola supone, por lo tanto, un handicap, que sólo los animales de alta calidad pueden costear.

esta pregunta aún no tiene respuesta. Folstad y Karter (1992) propusieron en un provocativo trabajo publicado en *American Naturalist*, en 1992, que la testosterona, responsable entre otras funciones de la síntesis de la melanina, podía entrar en competencia con el sistema inmunológico: de esta manera los animales que invirtiesen en manchas negras grandes, verían disminuida su capacidad de respuesta inmune, y sólo los individuos de alta calidad podrían permitirse el handicap de invertir en ornamentos. Esta hipótesis recibe el nombre de inmunocompetencia y es actualmente muy polémica, y aunque algunos trabajos parecen apoyarla, otros demuestran que el mecanismo propuesto no acaba de funcionar (Folstad & Karter, 1992; Møller, 1995; Saino et al., 1995; Owens & Short, 1995; Lochmiller, 1995; Silver et al., 1996; Saino & Møller, 1996; Møller et al., 1996; Skarstein & Folstad, 1996; Saino et al., 1997; Hillgarth & Wingfield, 1997; Sheldon & Verhulst, 1997; Hasselquist et al., 1999; Evans et al., 2000; Saks et al., 2003b). Sin embargo, en el caso de las manchas blancas en la cola sí se ha encontrado un posible coste: las manchas blancas no tienen melanina, por lo que la pluma es más susceptible de romperse por el punto de la mancha. Datos procedentes de un estudio de Mati Kose y Anders Møller (1999) con la golondrina (fig. 5.13) demuestran que cuanto mayor sea la mancha blanca, más posibilidades tiene la cola de romperse en aquel punto. Además, se ha encontrado que los parásitos como los piojos, especializados en alimentarse de plumas, tienden a concentrarse en las manchas blancas, aumentando así la susceptibilidad de rotura de las plumas. El tamaño de estas manchas blancas de la cola de la golondrina, y de acuerdo con la teoría del handicap, puede funcionar como una señal de calidad del macho, el cual, a pesar de los costes de tener estas manchas las mantiene sin que las plumas se le rompan. Experimentos consistentes en aumentar o reducir el tamaño de estas manchas de golondrina han demostrado que las hembras realmente prefieren emparejarse con los individuos con manchas blancas más grandes (Kose & Møller, 1999).

Tenemos, por lo tanto, que sea cual sea el tipo de handicap, las señales basadas en la coloración del plumaje son honestas, y que las hembras, a la hora de buscar pareja, pueden confiar en la fiabilidad de las señales.

Resumen y conclusión

Las características del plumaje, el color y la longitud de las plumas, son utilizados por las hembras de muchas especies de pájaros para escoger pareja (Johnstone, 1995). Estos ornamentos señalizan la edad, la experiencia, la dominancia, la salud y la condición física, la habilidad para encontrar alimento y la predisposición para defender y alimentar a los pollos. También existen evidencias de que las hembras emparejadas con machos atractivos consiguen criar más pollos. La hembra que se empareja con el macho más ornamentado obtiene, por lo tanto, unos beneficios. Dichos beneficios se han clasificado en dos tipos: los directos, en los que la hembra obtiene, principalmente, una buena inversión parental, y los indirectos, con los que la hembra consigue buenos genes para sus hijos. Las evidencias actuales apoyan en mayor medida la existencia de beneficios directos que indirectos, a pesar de que es cierto que la mayoría de decisiones tomadas por una hembra a la hora de escoger pareja están influidas por ambos tipos de criterios: por ejemplo, un macho adulto es más experimentado y puede ser mejor padre, a la vez que el hecho de haber llegado a la edad adulta demuestra que tiene unas habilidades, posiblemente hereditarias, para sobrevivir; un macho no parasitado indica una resistencia genética a la parasitación, por lo que si la hembra se empareja con él evitará contagiarse de parásitos.

Los ornamentos son en la mayor parte de los casos honestos, ya sea porque sólo aparece cuando el animal cumple una serie de características (por ejemplo, la presencia de parásitos intestinales que inhiben la absorción de carotenos, imprescindibles para tener colores amarillos o rojos), o porque solamente los individuos de calidad superior se pueden permitir el coste de tener el ornamento (por ejemplo, el coste de vuelo de una cola larga). El dolor de cabeza de Darwin al pensar cómo pueden evolucionar unos caracteres que *a priori* confieren al individuo portador unas claras desventajas ha sido resuelto: aumentar las posibilidades de ser escogido por una hembra compensa con creces cualquier riesgo.



Las aportaciones de **Anders P. Møller** sobre la selección sexual y la longitud de las plumas de la cola de la golondrina han sido un verdadero revulsivo en ecoetología. Møller ha realizado importantísimas contribuciones acerca de la importancia de los ornamentos sexuales durante la elección de pareja, el efecto de los parásitos y el estado del sistema inmunológico sobre los diferentes parámetros ecoetológicos, así como sobre las implicaciones de la paternidad fuera de la pareja para entender desde una perspectiva más amplia los diferentes procesos de selección sexual.



6.
Maduración
retrasada
del
plumaje

6. Maduración retrasada del plumaje

En muchas especies de aves los machos tienen un plumaje más vistoso y brillante que las hembras (Andersson, 1994; Badyaev & Hill, 1999). Este dimorfismo sexual en la coloración y vistosidad del plumaje es resultado de los procesos de selección sexual: la hembra es la que generalmente escoge pareja, basándose en los ornamentos sexuales, lo que propicia una fuerte competencia entre los machos y favorece que, evolutivamente, estos estén cada vez más ornamentados que las hembras (Andersson, 1994). Factores ecológicos muy diversos, como el riesgo de predación, la tendencia migratoria de la especie, su distribución geográfica, o su sistema de emparejamiento, modulan adicionalmente este dimorfismo: así pues, las especies migratorias, que son las más extendidas geográficamente, las de mayores altitudes, y las especies poligínicas muestran un mayor dicromatismo sexual (Badyaev & Hill, 1999).

El grado de dimorfismo sexual dentro de una misma especie va aumentando con la edad de los individuos. Cuando los pájaros son jóvenes, machos y hembras tienen un plumaje muy similar, en el que los tonos amarronados y oscuros son los más corrientes (Jenni & Winkler, 1994a), aunque en algunas especies, como recientemente hemos podido comprobar, los individuos pueden ser ya sexados en este estadio (Borras et al., 1993; Senar et al., 1998b) (foto 10). En los pájaros de primer año, los machos tienen un plumaje mucho más coloreado que el de las hembras, que continúa siendo amarronado y oscuro, pero la apariencia de estos machos no es todavía tan coloreada ni brillante como la de los adultos (Badyaev & Hill, 1999). El dicromatismo sexual es máximo entre los individuos adultos.

El presente capítulo se centra en la coloración de los individuos de primer año, y su interés se ve marcado por la gran variación entre especies en el grado de dimorfismo sexual en esta edad. Desde pájaros como el papamoscas cerrojillo, en el que las hembras y algunos machos de primer año son indistintos y mucho menos coloreados que los machos adultos (Lundberg & Alatalo, 1992), hasta especies como el gorrión común en la que los machos de primer año y adultos no se distinguen prácticamente (Svensson, 1992). Todavía más interesante es la gran variabilidad dentro de la misma especie en la coloración de estos machos de primer

año: en el papamoscas cerrojillo, por ejemplo, la coloración de los machos presenta una variación continua, con individuos con un contrastado plumaje negro y blanco, individuos amarronados parecidos a las hembras, e individuos con todas sus posibles coloraciones intermedias (foto 11) (Lundberg & Alatalo, 1992). Para hacerlo todavía más complicado, la frecuencia relativa de los diferentes tipos de plumaje varía geográficamente (Potti & Montalvo, 1991; Lundberg & Alatalo, 1992). En el colirrojo tizón la variación de la coloración de los machos no es continua, de manera que podemos tener individuos de primer año con plumas exactamente iguales a las de las hembras y a los juveniles, y a la vez individuos que ya tienen el contrastado plumaje de los machos adultos. Esto resulta muy intrigante si tenemos en cuenta que las hembras escogen para emparejarse a los machos más brillantes, de forma que los machos con apariencia de jóvenes o hembras estarán en clara desventaja frente a los machos adultos o más coloreados. La razón por la cual algunos individuos de primer año reducen sus posibilidades de reproducción ha sido una gran incógnita que desde los años sesenta preocupa a los biólogos especializados en selección sexual.

Machos de primer año vestidos de hembra

Rohwer (Rohwer, 1978; Rohwer et al., 1980) propuso que los machos de primer año con maduración retrasada del plumaje (a partir de ahora MRP) aprovechan la semejanza de su plumaje con el de las hembras justamente para que los confundan con ellas. Con este engaño podrían establecerse más fácilmente en un territorio de mayor calidad en medio de los machos adultos, evitando sus agresiones y pudiendo tener alguna posibilidad de copular con las hembras e intentar llegar a emparejarse. Las hembras, para escoger pareja, valoran tanto el plumaje como el territorio en el que está el macho; conseguir instalarse en un buen territorio sin mucho coste podría suponer para estos machos de primer año una gran ventaja que compensaría la falta de atractivo de su plumaje (Saetre & Slagsvold, 1996).

Tore Slagsvold y Glenn–Peter Saetre (1991b) han proporcionado uno de los mejores ejemplos que apoyan esta hipótesis. Su especie en estudio era el papamoscas cerrojillo, que presenta una fuerte variabilidad en la coloración de su plumaje: en el centro y norte de Europa, los machos de primer año presentan un plumaje muy amarronado, parecido al de las hembras, pero a medida que aumenta su edad y también debido a variaciones individuales, este marrón va siendo sustituido por un negro cada vez más marcado (Lundberg & Alatalo, 1992). Esta especie cría fácilmente en cajas nido y tolera bien las manipulaciones de los investigadores, por lo que resulta ideal para estudiar estos aspectos. Slagsvold y Saetre (1991b) colocaron una pequeña jaula con un papamoscas cerrojillo cerca de una caja nido que ya tenía propietario y registraron cuántas agresiones y cuántos despliegues sexuales realizaba el propietario hacia el pájaro de la jaula. El pájaro enjaulado podría ser un macho o una hembra y, en el caso de los machos, se utilizaban individuos muy variados en cuanto al grado de color marrón o negro de su plumaje. Los resultados fueron muy claros (fig. 6.1): las hembras no eran casi nunca atacadas y recibían gran cantidad de despliegues sexuales, mientras que en el

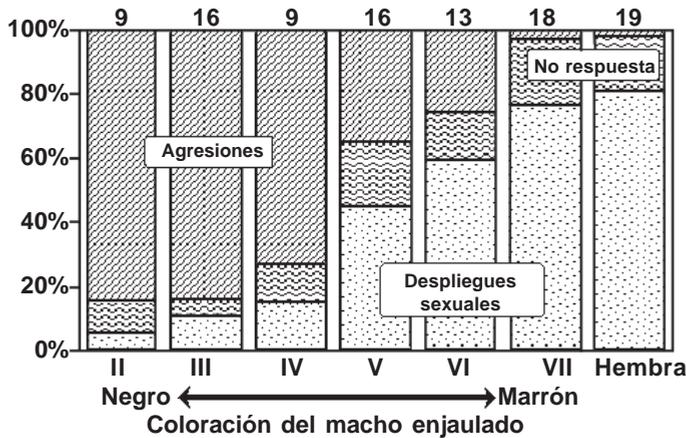


Fig. 6.1 – Al colocar una jaula pequeña con un papamoscas cerca de la caja nido de otro macho, Slagsvold & Saetre (1991b) constataron que el grado de respuesta agresiva o sexual que el propietario realizaba variaba según la coloración del macho enjaulado: cuanto más amarronado era aquel macho, menos agresiones recibía y más despliegues sexuales le hacían. La utilización de verdaderas hembras como control (columna derecha) les permitió comprobar que los machos que parecían hembras eran tratados como tales. Los resultados del experimento se presentan como porcentaje deminutos en que el macho propietario realiza los diferentes comportamientos comentados. El números sobre cada barra se refieren a las veces que se repitió cada experimento, para cada una de las diferentes coloraciones del plumaje de los pájaros enjaulados (réplicas).

caso de los machos, cuanto más amarronado era su plumaje menos agresiones recibían, y el número de despliegues sexuales era más bajo, hasta el punto que los machos que parecían completamente hembras eran tratados como tales. En su trabajo Slagsvold y Saetre (1991b) también comprobaron que cuanto más marrón era el plumaje de un macho, más capaz era de establecerse en territorios cerca de los machos adultos residentes. El precio que tenían que pagar estos machos era, evidentemente, que las hembras también los confundían con hembras y los atacaban.

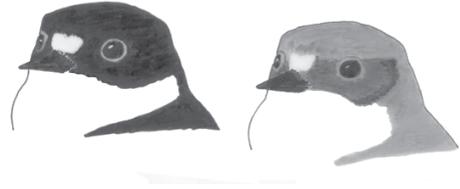
Con el cernícalo se han obtenido resultados similares. En experimentos sobre elección de pareja en cautividad se ha comprobado que los machos adultos no distinguen entre hembras y machos de primer año con el plumaje de hembra (Hakkarainen et al., 1993). Estos machos con apariencia de hembra también conseguían buenos territorios cerca de los machos adultos.

No obstante, existen algunos experimentos con otras especies, en los que se presentaban pájaros disecados o machos territoriales, que demuestran que los machos adultos distinguen perfectamente a las hembras, de los machos de

primer año con plumaje de hembra (Flood, 1984; Stutchbury & Robertson, 1987; Hill, 1989; Stutchbury, 1991; Enstrom, 1992; McDonald, 1993; Muehler et al., 1997; Weggler, 1997). La observación de patrones de agresiones entre las diferentes clases de sexos y edades también confirma este punto de vista (Foster, 1987a). La hipótesis de los machos vestidos de hembra no se puede tomar, por tanto, como un patrón general, y hay que encontrar otra explicación para estos plumajes.

Fig. 6.2 – Cuadro sintético de las diferentes hipótesis que intentan explicar por qué razón en algunas especies los machos de primer año presentan plumajes menos brillantes y coloreados que los machos adultos. En general, se asume que las ventajas que obtienen los individuos de primer año (indicadas en la figura objetivos) que han de facilitar la evolución de estas coloraciones son: 1. El aumento de la posibilidad de emparejamiento de los individuos de primer año, que al llevar este plumaje reducen el riesgo de que los machos adultos les agredan mientras intentan acercarse a las hembras (hipótesis H1 y H3); 2. El aumento de la probabilidad de supervivencia, ya sea por evitar las fuertes agresiones de los machos adultos (H 2) o los ataques de los predadores (H 4). Otro aspecto clave para distinguir entre las diferentes hipótesis, se refiere al método utilizado para obtener los objetivos antes mencionados: 1. En alguna hipótesis se asume que es el engaño, de manera que los individuos de primer año se hacen pasar por hembras (H 1) o jóvenes (H 3); estas hipótesis asumen que los animales son capaces de engañar, un aspecto que actualmente está muy de moda con resultados verdaderamente apasionantes (Dawkins & Krebs, 1978; Barash, 1982; Trivers, 1985; Hauser & Nelson, 1991; Carranza, 1994b). La utilización que hago yo aquí del engaño no asume que este sea o no consciente, sino simplemente que el tener un plumaje determinado engaña a los individuos receptores de la señal que no reconocen al verdadero portador de aquel plumaje; en este sentido, el engaño se puede aplicar también a los individuos que con plumaje críptico intentan pasar desapercibidos frente a los predadores, si bien, para que la figura aparezca con más claridad, he separado estos dos tipos de engaños (H 4 y H 2). En otras hipótesis se asume que el método para reducir las agresiones de los machos adultos es la señalización honesta, en la que los individuos de primer año pretenden indicar a los machos adultos que son individuos competitivamente bajos y que no les harán competencia frente a las hembras (que prefieren emparejarse con los adultos). Desde esta perspectiva se entiende que algunos machos de primer año prefieran mostrar plumajes más brillantes, arriesgándose a recibir las agresiones de los adultos, a cambio de aumentar sus posibilidades a emparejamiento (ver texto, machos de primer año vestidos de adultos). Por último, se comenta la hipótesis no adaptativa (H5), que considera que el plumaje de los individuos de primer año no es resultado de ningún proceso adaptativo.

Hipótesis:
para explicar por qué algunas especies de machos de primer año presentan unos plumajes menos brillantes que los machos adultos (MRP)



<p>Objetivo: aumentar el éxito reproductor de los machos de primer año</p> <p>H1: machos vestidos de hembras H3: machos vestidos de jóvenes</p>	<p>Objetivo: aumentar la supervivencia de los machos de primer año</p> <p>H2: machos vestidos con "piel de cordero" H4: machos vestidos de camuflaje</p>	
<p>Método</p> <p>El engaño, hacia los machos adultos, ante los cuales pasan por ser hembras (H1) o por ser jóvenes (H3), logrando evitar las agresiones de los adultos y acercarse a las hembras</p>	<p>Método</p> <p>La señalización honesta de que son machos de primer año "inofensivos", evitando así las agresiones de los machos adultos</p>	<p>Método</p> <p>Aprovechar la crisis de su plumaje para no ser detectados por los depredadores</p>

Objetivo: ahorrar energía durante la muda

El plumaje poco brillante de las aves del primer año sería el resultado colateral de que la muda sea energéticamente costosa y las aves prefieran no mudar

H5: constricciones energéticas

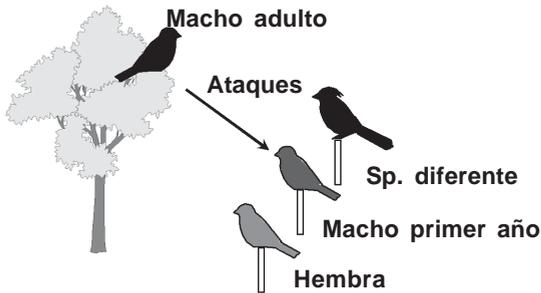
Machos de primer año vestidos con "piel de cordero"

Al comprobar que en algunas especies los machos de primer año con plumaje de hembra no engañaban a los individuos adultos, Lyon y Montgomerie (1986) propusieron que este plumaje lo utilizaban los individuos de primer año para señalar que son individuos de baja calidad y que, por lo tanto, eran poco competitivos ante los machos adultos. De esta manera y de forma similar a la hipótesis anterior, los individuos de primer año recibirían menos agresiones y aumentarían sus posibilidades de supervivencia. La diferencia clave entre ambas hipótesis, que nos permite plantear predicciones excluyentes y diseñar experimentos, es que en la primera hipótesis la reducción de agresiones se conseguía mediante el engaño, mientras que en el segundo caso se conseguiría mediante la señalización honesta de su estatus de individuo de primer año (fig. 6.2).

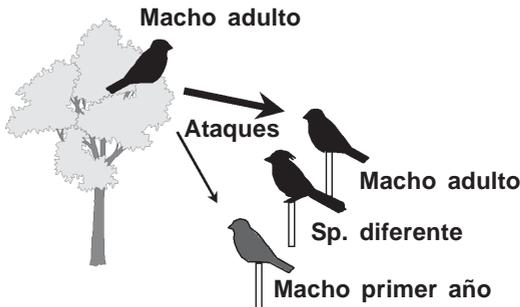
Muehter et al. (1997) han realizado tres experimentos que analizan ambas hipótesis y refuerzan claramente la señalización de estatus. Los experimentos se realizaron con el escribano de Lazuli utilizando pájaros disecados colocados en territorios ocupados por diferentes machos adultos. En el primer experimento utilizaron tres pájaros disecados: una hembra, un macho de primer año y un individuo de otra especie, que actuaba como control. Los diferentes machos adultos atacaron sólo al modelo de macho de primer año, e intentaron hacer algunas cópulas con el modelo de hembra, no reaccionando en ningún sentido delante del modelo de la otra especie (fig. 6.3). Esto demostraba que los escribanos distinguían perfectamente a los machos de primer año de las hembras y que, por tanto, su plumaje no servía para que los machos adultos los confundiesen con hembras. En el segundo experimento utilizaron un ejemplar disecado de macho de primer año, uno de macho adulto y uno como control de otra especie. Los escribanos atacaron preferentemente al modelo de macho adulto, demostrando que con su plumaje de primer año, los escribanos de Lazuli inmaduros reciben menos agresiones que si lucieran un plumaje de adulto. A pesar de los resultados de este segundo experimento, que permitía saber si los machos territoriales eran capaces de distinguir a los de primer año de los adultos a partir del plumaje, la situación no era del todo natural, ya que un pájaro territorial raramente se ha de enfrentar, de forma simultánea, con ambos tipos de intrusos. Por este motivo, Muehter et al. diseñaron un tercer experimento en el que presentaban a los machos territoriales y, de forma secuencial, pájaros disecados con plumaje de machos de primer año y de adultos, además de un pájaro control. Nuevamente, los pájaros con plumaje de adulto fueron más atacados que los que presentaban plumajes de primer año (fig. 6.3), lo que refuerza perfectamente la hipótesis de que los de primer año señalizan a los adultos que son unos individuos poco competitivos. Experimentos parecidos con otras especies han dado resultados similares (Flood, 1984; McDonald, 1993; Weggler, 1997; VanderWerf & Freed, 2003; ver también la cita Greene et al., 2000).

Machos de primer año vestidos de jóvenes

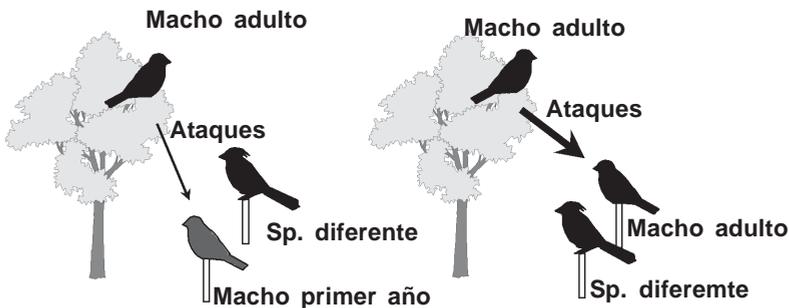
Marcy y Robert Lawton (1986a) y Mercedes Foster (1987a) plantearon la hipótesis de los machos vestidos de jóvenes como explicación alternativa a la MRP, proponiendo que los individuos de primer año se quieren hacer pasar por



Experimento 1
Solo atacaban al macho de primer año. Los adultos diferencian machos de hembras. El plumaje de primer año no sirve para que los machos adultos los confundan con hembras



Experimento 2
Los machos con plumaje de primer año reciben menos agresiones que los machos adultos



Experimento 3
Los machos con plumaje adulto fueron los más atacados

Fig. 6.3 – Diseño y resultados de los experimentos de Muehter et al. (1997) en los que se analizaba si la coloración del plumaje de los machos de primer año del escribano de Lazuli les sirve para hacerse pasar por hembras o para señalar que son individuos con poca capacidad competitiva frente a los adultos. En el experimento utilizaron individuos naturalizados de diferentes sexos y edades, además de pájaros de otra especie que actuaba como control, que colocaban dentro del territorio de machos adultos. La observación y posterior análisis de las agresiones recibidas por los diferentes modelos demuestra que los escribanos de primer año son perfectamente distinguidos de las hembras (H1), rechazando la hipótesis de los machos vestidos de hembras, pero reciben menos agresiones que si lucieran un plumaje de individuo adulto, lo que apoya la hipótesis de machos vestidos con "piel de cordero" (H2).

juveniles no reproductores. El objetivo sería recibir menos agresiones por parte de los machos adultos y poder establecerse en las áreas de buena calidad. Esta hipótesis surgió por la observación de interacciones entre los diferentes individuos, que demostraban que si bien los machos adultos dirigían menos agresiones a los machos con MRP, los distinguían perfectamente de las hembras debido a su comportamiento. La hipótesis de los machos vestidos de jóvenes es muy similar a la detallada anteriormente de los machos vestidos de corderos, en la que los machos de primer año señalan su estatus de subordinación y poca competitividad frente a los adultos. La única diferencia se refiere a diferenciar si los machos de primer año utilizan el color de su plumaje para engañar a los adultos o para señalar de forma honesta su estatus de subordinación (fig. 6.2). Evidentemente, esta es una diferencia muy difícil de comprobar de forma objetiva, y los propios Lawton, que propusieron la hipótesis de los machos vestidos de jóvenes, reconocen que ambas hipótesis pueden ser equivalentes (Lawton & Lawton, 1986; Thompson, 1991).

Machos de primer año vestidos de adultos

En varias especies, el plumaje de los machos de primer año puede ser muy variable. Existen individuos inmaduros que conservan el plumaje apagado y otros que presentan un plumaje brillante, muy similar al de los machos adultos (Rohwer et al., 1980; Lyon & Montgomerie 1986) (fig. 6.4). Existen entonces individuos que, aun siendo de primer año, tienen un plumaje muy parecido al de los adultos. La pregunta ahora es: ¿por qué hay individuos de primer año que parecen adultos cuando hemos visto que el plumaje de primer año les permite evitar agresiones por parte de estos?

La respuesta, muy evidente, nos la proporciona la observación del éxito reproductor de los machos de primer año, según el grado de brillantez de su plumaje. En el picogordo de cabeza negra, Geoffrey Hill ha comprobado que sólo consiguen emparejarse los individuos de primer año de plumaje más parecido a los machos adultos (Hill, 1988). Este patrón aparece también en otras especies (Ralph & Pearson, 1971; Rohwer & Niles, 1979; Payne, 1982; Price, 1984; Grant, 1990) lo que sugiere que si bien los machos de primer año con plumaje apagado reciben menos agresiones por parte de los individuos adultos, el individuo de plumaje brillante consigue un mayor éxito reproductor. Los pájaros de primer año, por tanto, han de decidir en qué quieren invertir: si quieren beneficios en el éxito de apareamiento han de pagar los costos de la competencia con los machos adultos; si prefieren no recibir el estrés de la agresión de los machos y aumentar su supervivencia, han de perder eficacia en la posibilidad de reproducirse (Grant, 1990). Este dilema ("*trade-off*") está perfectamente ejemplificado con el pinzón de Darwin de cabeza grande; Rosemary Grant (1990) comprobó que los machos de primer año con una maduración del plumaje más avanzada (es decir, los que más se parecían a los adultos), conseguían emparejarse mejor y tenían más hijos que los de primer año con plumaje retrasado. Por el contrario, estos individuos que llamamos adelantados, se veían implicados en muchas más agresiones. Esto puede ser especialmente un handicap cuando las condiciones ambientales son severas. En el caso de los pinzones de Darwin, Rosemary Grant comprobó que en los años de sequía, en los que hay más competencia por el alimento, los machos de primer año con plumaje de adulto tienen

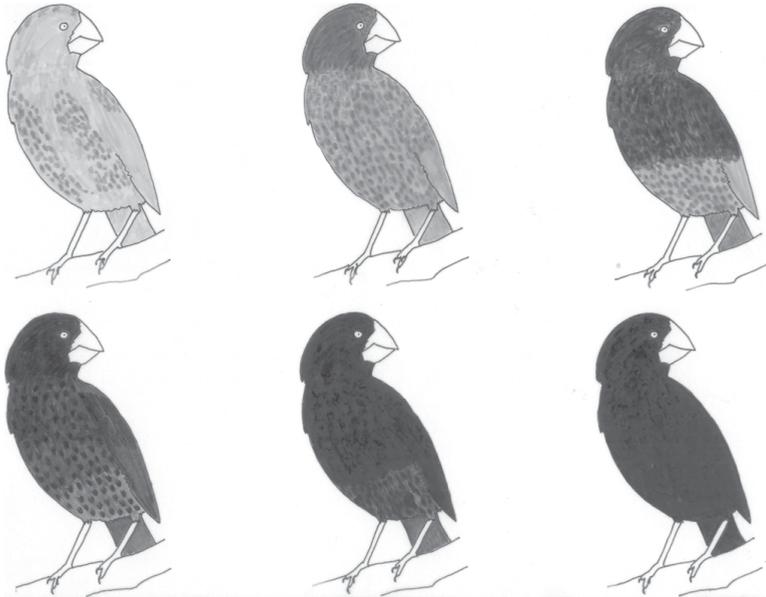


Fig. 6.4 – Variabilidad en la coloración del plumaje de los machos de pinzón de Darwin de cabeza grande. La maduración del plumaje de los machos de esta especie dura varios años, pero pueden existir importantes variaciones entre individuos (Grant, 1990).

una mayor mortalidad que los de plumaje apagado. De forma similar y con nuestro trabajo con el lúgano, hemos encontrado que durante el otoño, cuando el alimento es más abundante, los individuos de primer año con plumaje ya de adulto tienen una mejor condición física que los de plumaje con maduración retrasada, pero al llegar el invierno, cuando el alimento escasea y las temperaturas son más bajas, los individuos de primer año con plumaje de adulto pasan a tener peor condición física que los de MRP y reciben más agresiones por parte de los machos adultos (Senar et al., 1998a).

La pregunta que ahora se nos plantea es saber si estos individuos machos de primer año con plumaje brillante son reconocidos por otros individuos de la población como adultos o como machos de primer año. La pregunta es importante porque, de forma similar a los apartados anteriores, nos permitirá discernir si este plumaje con apariencia de adulto puede tener una función de engaño o si, por el contrario, su función es la de señalar que son individuos de primer año de alta calidad. La observación de flujos de agresión en los lúganos entre las diferentes clases de pájaros demostró que los individuos de primer año con plumaje de adulto no eran confundidos como tales, ya que los machos de lúgano adultos agredían mucho más a estos individuos que a los

individuos con plumaje retrasado o a los otros adultos (tabla 6.1) (Senar et al., 1998a). Con un experimento realizado con pájaros disecados Geoffrey Hill (1989), comprobó como los machos adultos territoriales atacaban más a los modelos de machos adultos, significativamente menos a los machos de primer año con plumaje de adulto y mucho menos todavía a los machos de primer año con MRP. Esto demostraba que si bien los individuos de primer año con MRP señalizan a los machos adultos que son inmaduros y competitivamente inferiores, los individuos de primer año con plumaje de adulto señalizan (posiblemente a las hembras) que son individuos de alta calidad (Hill, 1988; Senar et al., 1998a) (foto 12).

Machos de primer año crípticos

Otra hipótesis para explicar la MRP de los machos de primer año de muchas especies es que les sirve para pasar inadvertidos frente a los predadores (Lack, 1954; Selander, 1965; Lack, 1968; Selander, 1972; Stutchbury, 1991) (fig. 6.2). Como ya hemos visto y está ampliamente aceptado, los machos de primer año son inexpertos y tienen dificultades para competir con los machos adultos a la hora de defender buenos territorios y conseguir hembras (Hill, 1988). Al tener el plumaje apagado, estos machos de primer año reducen sus posibilidades de emparejarse, pero este inconveniente frente a la reproducción quedaría compensado con creces por la reducción en el riesgo de depredación (Procter–Gray & Holmes, 1981; Hill, 1988). De Vries (1976) encontró que los ratoneros de las Galápagos capturaban más pinzones de Darwin de primer año con apariencia de adulto que con MRP. En el papamoscas cerrojillo se ha encontrado que los individuos con plumaje más apagado sobreviven más que los de plumaje brillante, lo que se ha interpretado como la consecuencia de un mayor riesgo de depredación por parte de estos individuos (Slagsvold et al., 1995). Los trabajos más recientes de sobre la coloración del plumaje y riesgo de depredación parecen también demostrar que los plumajes crípticos sufren menos depredación Götmark et al. (1997) y Götmark (1997). No obstante, a pesar de que la coloración críptica puede comportar menos depredación, esta no es seguramente una razón suficiente para que evolucionase una MRP. Existen muchas especies donde la diferencia entre machos de primer año y adultos está marcada solamente por la diferente coloración de unas pocas plumas en el ala o la cola (Jenni & Winkler, 1994a). Esta pequeña diferencia es suficiente para señalar su edad o si son machos de primer año de alta o baja calidad, sin que muestren una coloración más o menos críptica (Lyon & Montgomerie, 1986; Senar et al., 1998a). Esto hace rechazar la hipótesis de la cripsis como una explicación general a la MRP. Además, y como señalan Rohwer et al. (1980), si la cripsis fuera tan importante ante los depredadores, los individuos de primer año habrían de ser tan crípticos como los individuos juveniles que tienen el típico plumaje listado amarronado de cuando acaban de abandonar el nido, lo que no se cumple. El hecho de que los individuos con plumaje de primer año se comporten muchas veces de forma muy conspicua, con cantos y vuelos espectaculares, añade todavía más dudas sobre esta hipótesis como explicación general a la MRP.

Tabla 6.1 – Tabla de contingencia que relaciona el número de agresiones que un lúgano inicia (pájaro que inicia el ataque) según su edad y plumaje (adultos, pájaros de primer año vestidos de adultos –avanzados– o pájaros de primer año con restos de plumaje de juvenil –retrasados–) y según la edad y plumaje del individuo con el que se enfrenta (pájaro receptor de los ataques). Se proporciona la frecuencia observada de agresiones y la esperada, dentro del paréntesis, en el supuesto de que los pájaros dirigiesen sus agresiones a los oponentes al azar. La frecuencia esperada se calcula teniendo en cuenta la proporción de pájaros de cada clase en la población, estimada a partir de muestreos de pájaros capturados en los comederos. Esto permite estandarizar el efecto de que si en la población hay más individuos avanzados que retrasados, es más probable que un adulto (u otro individuo) ataque a los pájaros avanzados que a los retrasados, simplemente por cuestiones de probabilidad, ya que hay más individuos avanzados para atacar. Los datos demuestran como los individuos adultos atacaban preferentemente a los pájaros avanzados. (Basado en Senar et al., 1998a.)

Plumaje del pájaro atacante	Plumaje pájaro receptor del ataque		
	Adulto	Avanzado	Retrasado
Adulto	50 (85)	39 (26)	112 (128)
Avanzado	30 (22)	14 (8)	73 (44)
Retrasado	93 (128)	33 (40)	230 (193)

Hipótesis no adaptativas

El hecho de que para algunas especies no se haya podido encontrar ninguna ventaja para los individuos con MRP hizo que algunos autores sugiriesen que este plumaje no era ninguna adaptación sino simplemente el resultado de constricciones energéticas o genéticas que no les permitían (o no les compensaba) desarrollar una muda con la que adquirir el plumaje de adulto. Era la llamada hipótesis de la constricción de muda (Rohwer, 1986; Rohwer & Butcher, 1988b). En el colirrojo tizón los machos adultos tienen un plumaje muy negro, mientras que las hembras son marronas. El 90% de los machos de primer año tienen el plumaje amarronado como el de las hembras, y solamente el 10% restante tiene el plumaje negro que caracteriza a los individuos adultos (Landmann & Kollinsky, 1995a; Weggler, 1997). Tener un plumaje amarronado no conducía a que estos machos de primer año recibiesen menos agresiones de los machos adultos (Cuadrado, 1995; Landmann & Kollinsky, 1995b; Weggler, 1997). Estos machos con MRP tampoco conseguían mejores territorios, sino que criaban en zonas subóptimas, tenían menos éxito de emparejamiento y menor éxito reproductor que los adultos o los de primer año con plumaje de adulto (Landmann & Kollinsky,

1995a). Su comportamiento era tan conspicuo como el de los machos adultos, lo que sugiere que no pretenden confundirse con las hembras (Weggler, 1997). Para esta especie resulta evidente que retrasar la maduración de la coloración del plumaje no supone ninguna ventaja sino todo lo contrario (Landmann & Kollinsky, 1995a).

Que la muda es un proceso energéticamente costoso está claro. En las diferentes especies estudiadas, la muda incrementa la tasa metabólica basal entre un 10% y un 40% (Walsberg, 1983). El coste de mudar es probablemente similar en todos los casos, independientemente de la coloración que se consigue. El que varias especies hagan este esfuerzo manteniendo coloraciones de hembra o joven sugiere que la MRD no es simplemente el resultado de restricciones energéticas, sino que con este hecho deben conservar algunas ventajas propias de su condición. Este puede ser el caso de varias especies que en otoño mudan completamente su plumaje de contorno juvenil cambiándolo por otro que no es todavía de adulto (Jenni & Winkler, 1994a), y de otros que en primavera continúan manteniendo un plumaje con maduración retrasada (Rohwer & Butcher, 1988b).

¿Adaptación al invierno o a la primavera?

En un principio, la mayoría de teorías sobre MRP se centraban en las ventajas y desventajas que este plumaje podría tener durante la época reproductora. Antes de llegar a la reproducción, un pájaro ha de pasar el otoño y el invierno. Rohwer (1983, 1988b) planteó que la funcionalidad de la MRP habría de analizarse teniendo en cuenta ambos periodos. Por ejemplo, podría darse el caso que esta fuera una adaptación ventajosa para los individuos de primer año durante el invierno, para recibir menos agresiones de los machos adultos, pero que la MRP se convirtiera en un inconveniente durante la época de reproducción. Un punto clave para discernir si la MRP es una adaptación para el invierno o para la reproducción es saber si el animal presenta una muda de primavera y comparar los plumajes que tiene antes y después de esta muda. Los machos de primer año del escribano añil tienen durante el otoño e invierno un plumaje semejante a las hembras, pero a principios de primavera vuelven a mudar adquiriendo un plumaje como el de los machos adultos (Rohwer, 1986). En esta especie está claro que la MRP tiene funcionalidad solamente durante el otoño y el invierno. Los machos de primer año del escribano pintado también tienen muda de primavera, pero el nuevo plumaje que adquieren vuelve a ser del mismo color que el de las hembras (Thompson, 1991). En este caso la MRP parece tener funcionalidad durante ambos periodos, durante el invierno y durante la reproducción. En la mayoría de especies que tienen muda de primavera, los machos de primer año pierden su plumaje para obtener otro parecido al de los machos adultos (Rohwer & Butcher, 1988b). Por el contrario, la mayoría de especies que en la primavera todavía muestran MRP no presentan muda durante esta época (Rohwer & Butcher, 1988b). Por ello, Rohwer y Butcher (1988b) hipotetizaron que la MRP era principalmente una adaptación al periodo hibernal, y que la mayoría de especies que la presentan durante el periodo reproductor es como resultado de su incapacidad para llevar a término una muda adicional de primavera. Esto se relaciona con la hipótesis anterior de la constricción de la muda. Análisis comparativos parecen apoyar este punto de vista (Beauchamp, 2003).

¿Qué condiciones favorecieron que apareciera la MRP?

Hasta ahora nos hemos centrado en las ventajas y desventajas de presentar una MRP, intentando deducir a partir de este análisis de costes y beneficios el posible significado adaptativo de este plumaje. Otro punto igualmente interesante es saber bajo qué circunstancias se desarrolló la MRP y, por lo tanto, porqué este plumaje ha evolucionado solamente en unas especies y no en otras (Foster, 1987a). Comparando los rasgos de la historia natural de varias especies, Michael Studd y Raleigh Robertson (1985b) propusieron que la MRP aparecería sobre todo en especies con alta esperanza de vida, con alta tasa de mortalidad durante la reproducción y con una importante ventaja de los adultos sobre los de primer año en cuanto a habilidad para conseguir y defender territorios. Era la llamada hipótesis del umbral de reproducción. Bajo estas condiciones, a los machos de primer año les sería más ventajoso no invertir demasiado esfuerzo en reproducirse durante su primer año. El plumaje con maduración retrasada les serviría para reducir su mortalidad, ya sea por el hecho de reducir su competencia con los machos adultos, como por reducir su riesgo de depredación (Studd & Robertson, 1985b).

Un año después, Robert Montgomerie y Bruce Lyon (1986b), analizando los datos de Studd & Robertson (1985b), concluyeron que los factores ecológicos eran más importantes para determinar el plumaje de un pájaro que los factores relacionados con su historia natural. Su argumento era que la mayoría de especies de paseriformes tienen una corta esperanza de vida, por lo que este factor no habría de ser muy determinante. Montgomerie y Lyon (1986b) comprobaron que en las especies que buscan alimento fuera de su territorio, en las que, por tanto, la calidad del territorio no es lo más importante para la hembra a la hora de escoger pareja, presentar un plumaje atractivo cobra mayor importancia: las hembras escogen a los machos más brillantes, aumentando por consiguiente la competencia entre estos individuos. Para un pájaro de primer año, tener un plumaje que señalice a los adultos su subordinación y una baja competencia con relación a las hembras puede ser ventajoso para no recibir tantas agresiones de la clase adulta, a pesar de que de esta manera reducen sus posibilidades de emparejamiento (Senar et al., 1998a). Por lo tanto, estas especies son las que más generalmente desarrollan la MRP. Esta hipótesis, denominada del sistema territorial (Wegglar, 1997), explicaría muy bien porqué en algunas especies aparece la MRP mientras en otras no.

Otro punto muy importante es saber si la MRP ha aparecido recientemente dentro de la historia evolutiva de la especie o, por el contrario, es un carácter ancestral que continúa apareciendo ahora simplemente porque se arrastra a partir de un carácter que ya tenían sus antepasados. Es lo que llamamos carga filogenética. Esto es importante porque el carácter simplemente se arrastra, no tiene sentido buscarle ninguna funcionalidad adaptativa y todas las teorías antes comentadas pierden sentido. Por ejemplo, el norteamericano Philip Chu (1994), estudiando el grupo de los charadriiformes, que incluye las gaviotas, los fumareles y los limícolas, llegó a la conclusión que la MRP presente en este grupo era simplemente un resultado colateral de presiones evolutivas para reducir la intensidad y extensión de la muda, por lo que este plumaje no tenía en este grupo ninguna funcionalidad adaptativa. Por

el contrario, Geoffrey Hill (1996b), basándose en el estudio comparativo de 15 subespecies de pinzones mejicanos que habitaban toda América del Norte, tres de las cuales presentan MRP, comprobó que en esta especie la MRP sí ha aparecido recientemente dentro de su historia evolutiva. Mats Björklund, de la Universidad de Uppsala, utilizando también análisis comparativos dentro del grupo de paseriformes con nueve primarias, llegó a la conclusión que la MRP era un carácter primitivo arrastrado en algunas especies hasta la actualidad, y que el cambio evolutivo novedoso había sido que en algunas especies los machos de primer año habían desarrollado un plumaje de adulto. Por esta razón, proponía que para hablar con propiedad habría que referirse a la maduración avanzada del plumaje y no a la maduración retrasada del mismo. Como podemos ver, no existe una explicación general del porqué de la MRP aplicable a todas las especies, lo que sugiere que este proceso ha evolucionado de forma independiente varias veces en los diferentes taxones y por razones presumiblemente diferentes (Weggler, 1997).

Recapitulación

Al considerar el cómo y el porqué de la maduración retrasada del plumaje, MRP, es necesario distinguir entre los factores que promovieron originalmente su aparición y los factores actuales que favorecen su mantenimiento. Como ya hemos visto, un factor originalmente muy importante para que se presente la MRP es que las hembras escojan pareja en función de la calidad del macho y no de la calidad de sus territorios (Montgomerie & Lyon, 1986). En este caso, la coloración del plumaje como indicador de la calidad del macho adquiere una gran importancia, y la competencia entre machos para ser elegidos por las hembras tendrá lugar especialmente entre los machos más coloreados. Las diferentes hipótesis que analizan las posibles causas que favorecen el mantenimiento actual de la MRP se centran principalmente en dos factores. Un grupo de hipótesis intenta explicar la MRP como una forma de aumentar el éxito reproductivo de los machos de primer año mediante el engaño (hipótesis de los machos vestidos de hembra e hipótesis de los machos vestidos de jóvenes). El resto de hipótesis plantean la MRP como una estrategia para aumentar la supervivencia de los individuos de primer año, aunque esto conlleve una reducción en su éxito reproductor (hipótesis de los machos vestidos de cordero e hipótesis de los machos crípticos). A pesar que existe mucha variación interespecífica y que la MRP ha podido evolucionar por diferentes razones en diferentes especies, la explicación más plausible y general se apoya en esta segunda funcionalidad. De entre todas las hipótesis, la de los machos vestidos de cordero, en la que los pájaros de primer año señalizan su menor estatus competitivo frente a los adultos a fin de recibir menos agresiones por parte de estos, especialmente durante el invierno, parece ser la que mejor se ajusta a los datos empíricos obtenidos hasta el momento (tabla 6.2). Por último, es oportuno comentar que las diversas hipótesis desarrolladas para explicar el simple hecho de que los individuos de primer año muestren plumajes poco brillantes nos ilustra acerca de lo complejo que puede ser a veces el proceso científico.

Tabla 6.2 – Algunos ejemplos de especies en las que se ha intentado relacionar la MRP con las diversas hipótesis planteadas hasta el momento. Los métodos utilizados para comprobar qué hipótesis se ajustan mejor a los datos encontrados han sido la presentación de modelos con diferentes diseños de plumajes (disecados o de plástico) registrando la reacción de los diferentes individuos ante dichos modelos, la observación directa de comportamientos buscando correlaciones entre diferentes variables y el estudio de la fenología de la muda (qué plumajes tienen los diferentes individuos en diferentes periodos del año). Las hipótesis se dividen en hipótesis de invierno y de primavera, según interpreten si el plumaje con maduración retrasada sirve para uno u otro periodo. Las hipótesis tenidas en cuenta son: PX. Señalización de estatus social (machos vestidos con piel de cordero); F. Hipótesis de la imitación del plumaje de la hembra (machos vestidos de hembra); C. Hipótesis de los machos crípticos; J. Hipótesis de imitación del plumaje juvenil (machos vestidos de jóvenes); CM. Hipótesis de la constricción energética de la muda; R. Hipótesis apoyada; G. Los datos son consistentes con la hipótesis; I. Los datos son inconsistentes.

Especies	Invierno			Primavera			Método	Autor
	PX	F	C	PX	F	C		
<i>Falco tinnunculus</i>	-	-	-	I	R	-	-	Presentación pájaros (Hakkainen et al., 1993)
<i>Passerina cyanea</i>	R	-	R	I	I	I	I	Fenología muda (Rohwer, 1986)
<i>Passerina leclancherii</i>	-	R	I	I	I	I	-	Fenología muda (Thompson & Leu, 1995)
<i>Passerina citis</i>	I	R	C	I	R	I	I	Fenología muda (Thompson, 1991)
<i>Passerina amoena</i>	-	-	-	R	I	-	-	Presentación modelos (Muehter et al., 1997)
<i>Icterus galbula</i>	R	-	-	-	-	-	-	Fenología muda (Rohwer & Manning, 1990)
<i>Icterus galbula</i>	-	-	-	C	R	I	-	Presentación modelos (Flood, 1984)
<i>Icterus spurius</i>	-	-	-	I	I	I	I	Presentación modelos (Enstrom, 1992)
<i>Chiroxiphia linearis</i>	-	-	-	R	I	I	I	Presentación modelos (McDonald, 1993)
<i>Chiroxiphia linearis</i>	-	-	-	C	I	C	C	Observaciones campo (Foster, 1987a)
<i>Progne subis</i>	-	-	-	I	I	-	I	Presentación modelos (Stutchbury, 1991)

Tabla 6.2. (Cont.)

Especies	Invierno			Primavera			Método			Autor
	PX	F	C	PX	F	C	J	C	M	
<i>Progne subis</i>	-	-	-	-	C	-	-	-	-	Observaciones campo (Brown, 1984)
<i>Tachycineta bicolor</i>	-	-	-	C	-	-	-	-	-	Presentación modelos (Stutchbury & Robertson, 1987)
<i>Tachycineta bicolor</i>	-	-	-	C	-	-	-	-	-	Observaciones (Lozano & Handford 1995)
<i>Phœucticus melanocephalus</i>	-	-	-	R	-	-	-	-	-	Presentación modelos (Hill 1989)
<i>Phœucticus melanocephalus</i>	-	-	-	R	I	R	-	-	-	Observaciones (Hill 1988, Hill 1994b)
<i>Setophaga ruticilla</i>	-	-	-	I	I	-	I	-	-	Presentación modelo (Procter-Gray, 1991)
<i>Setophaga ruticilla</i>	-	-	-	-	I	C	-	-	-	Observaciones (Procter-Gray & Holmes, 1981)
<i>Setophaga ruticilla</i>	C	-	C	I	I	I	I	-	-	Fenología muda (Rohwer et al., 1983b)
<i>Geospiza fortis</i>	-	-	-	R	I	I	-	-	-	Observaciones (Grant, 1990)
<i>Ficedula hypoleuca</i>	-	-	-	I	R	-	-	-	-	Presentación pájaros (Slagsvold & Saetre, 1991b, Saetre & Slagsvold, 1996)
<i>Phœnicurus ochruros</i>	-	-	-	C	I	-	-	-	-	Observaciones (Weggler, 1997)
<i>Phœnicurus ochruros</i>	-	-	-	I	I	I	I	C	-	Observaciones (Landmann & Kollinsky, 1995a)
<i>Phœnicurus ochruros</i>	-	-	-	I	I	-	I	C	-	Present. modelos (Landmann & Kollinsky, 1995b)
<i>Phœnicurus ochruros</i>	I	I	I	-	-	-	-	-	-	Observaciones (Cuadrado, 1995)
<i>Bombycilla cedrorum</i>	-	-	-	C	I	I	-	-	-	Observaciones (Mountjoy & Robertson, 1988)
<i>Carpodacus mexicanus</i>	-	C	-	-	-	-	-	-	-	Observaciones (Brown & Brown, 1988)
<i>Carduelis spinus</i>	C	I	I	-	-	-	-	-	-	Observaciones (Senar et al., 1998b)



7.
Cazadores
y
cazados

7. Cazadores y cazados

La relación interespecífica más conocida y que ha hecho escribir más a los biólogos es, sin duda, la relación depredador–presa. Conceptos como los modelos matemáticos de Lotka y Volterra, que permiten entender y predecir la dinámica poblacional de depredadores y presas (Begon et al., 1986), o las llamadas “carreras de armamentos”, concepto acuñado durante la época de la guerra fría y que posteriormente Dawkins y Krebs (1979) aplicaron al mundo zoológico, en el que las presas se están adaptando continuamente para escapar de los depredadores y los depredadores se contraadaptan para perseguir a las presas (Endler, 1991), nos resultan a todos familiares. Este último concepto es justamente el marco teórico adecuado donde situar el problema de la evolución por selección natural de las señales comunicativas entre especies: cuanto mayor agudeza visual desarrolla el depredador, más críptica es la apariencia de las presas; una vez el depredador se familiariza con la apariencia críptica de sus presas (imagen de búsqueda), la presa desarrolla el poliformismo; cuando el depredador aprende a reconocer a las presas que son peligrosas para él y las evita, otras presas que no lo son desarrollan un gran parecido con estas, escapando de la depredación mediante esta forma engañosa (Curio, 1976; Endler, 1991; Krebs & Davies, 1993). La cripsis, el aposematismo, el mimetismo batesiano o el de Müller son ampliamente conocidos y han sido profundamente descritos en la mayoría de textos de divulgación. La mayoría de ejemplos que se conocen, excluyendo la homocromía, se refieren a los insectos, anfibios y reptiles. En el presente capítulo quiero compensar este agravio comparativo a favor de las aves, a pesar de que he de reconocer que los casos conocidos son, en realidad, muy pocos y que es un campo relativamente inexplorado todavía. No deja de sorprender que un grupo tan cromático como las aves concentre la mayoría de su potencial comunicativo en las relaciones intraespecíficas sexuales y sociales.

Una vez se discuten los conceptos clásicos de la coloración, el capítulo se centra en el conflicto entre tener un plumaje brillante para aumentar el atractivo

hacia la pareja y el aumento de las posibilidades de ser depredado al ser más fácilmente detectado por los depredadores. Es un típico caso de equilibrio (*trade off*) entre dos presiones de selección contrapuestas. El tema ha sido muy polémico en los últimos años (Götmark, 1999), pero resulta muy ilustrativo. Por último, se introduce un campo relativamente inexplorado: el de los colores de los cazadores.

Plumaje para esconderse

Las coloraciones marronosas o con manchas que desdibujen el contorno del pájaro favorecen que este sea poco conspicuo y se confunda con el color de su entorno. Es la llamada coloración críptica (Poulton, 1890; Thayer, 1909). El chotacabras gris es un ejemplo extremo de este plumaje críptico: podemos tener un ejemplar en el suelo a sólo a un metro de distancia y no verlo (Aragonés, 1997) (foto 13). Bien conocidos son también los casos de las gangas y ortegas en los llanos estepáricos ibéricos o el de las chochas perdices escondidas entre la hojarasca de un hayedo de los Prepirineos, o el de un pollo de autillo posado sobre un tronco de árbol (foto 14). La utilidad del plumaje críptico para que el pájaro pase desapercibido ante los depredadores es muy evidente y algunos experimentos así lo sugieren (Götmark & Hohlält, 1995).

La cripsis no siempre se da con tonos oscuros o marronosos; algunas especies de tucanes y muchas otras especies tropicales usan sus brillantes colores para camuflarse entre grupos de flores y frutos coloreados. La perdiz nival es perfectamente críptica sobre un paisaje nevado. Esta especie es impresionante por su casi perfecta imitación de la nieve: su plumaje blanco refleja casi el 80% de la luz y además con una tonalidad ligeramente azul, valores que son muy próximos a los de la nieve; en gallinas blancas, por ejemplo, la reflectancia de sus plumas no llega al 20% (Prum, 1999). El valor críptico del plumaje depende, evidentemente, del fondo sobre el que se superpone el pájaro (Götmark & Hohlält, 1995; Götmark, 1999). En consecuencia, si el hábitat sufre transformaciones notables a lo largo del año, la coloración del plumaje también presenta variaciones estacionales. Las perdices blancas de las cumbres alpinas y los lagópodos de las altas cumbres septentrionales cambian el color de su plumaje blanco puro invernal por el marronoso veraniego.

El potoo, un pariente tropical de los chotacabras, adquiriendo una actitud rígida y ayudado de un diseño de plumaje idéntico al de una corteza de árbol, hace una perfecta imitación de una rama seca, y es uno de los mejores ejemplos de homomorfismo, o clara imitación de formas del entorno. El avetoro común, con un plumaje marronoso lleno de rayas verticales y estirando el cuello para imitar las ramas de las cañas en un cañaveral o el torcecuello sobre un tronco seco (foto 15) son otros ejemplos cercanos.

Las especies que viven en espacios abiertos y tienen hábitos terrestres o acuáticos tienen un plumaje más críptico que las que viven entre la vegetación, es el caso de las cogujadas o las alondras (Baker & Parker, 1979). Las hembras, que son generalmente el sexo encargado de incubar, son más crípticas que los machos, especialmente en las especies que nidifican en nidos abiertos o en lugares con mayor riesgo de depredación, como en el caso de los fringílidos y embercizados (Martin & Badyaev, 1996). La coloración críptica de las hembras puede ser útil no solamente mientras están en el

nido, sino también cuando salen a buscar alimento, una actividad de la que durante la reproducción tienen mayor necesidad que los machos debido a su mayor estrés fisiológico (Götmark et al., 1997). Frank Götmark ha propuesto que mientras en los machos la selección sexual ha podido favorecer los plumajes brillantes, el riesgo de depredación puede haber favorecido en las hembras un plumaje críptico (Götmark et al., 1997), lo que tiene como consecuencia que en muchas especies exista un marcado dicromatismo sexual (Badyaev & Hill, 1999).

Plumaje coloreado: ¿señal de mal sabor?

Los animales pueden utilizar sus colores para advertir a los posibles depredadores de su desagradable sabor cuando son devorados o de que contienen productos tóxicos, evitando de esta manera ser depredados. Este hecho, denominado aposematismo (Poulton, 1890), se caracteriza por unos típicos códigos de colores: los rojos y negros de la viuda negra o las serpientes de coral, los amarillos y negros de las avispas y las salamandras. En general, son combinaciones de colores poco frecuentes, brillantes y dispuestas de forma muy vistosa y llamativa, de forma que sean muy fácilmente detectables a primer golpe de vista. La universalidad de estos códigos de colores resulta patente en la utilización que nosotros mismos hacemos de ellos: las vallas que nos avisan de las obras que se están realizando en una carretera son amarillas y negras, muchas señales de tráfico combinan rojos, negros y blancos, y los taxis de Barcelona y otras ciudades utilizan los amarillos y negros para poder ser más fácilmente detectados. Cuando las guerras se desarrollaban con luchas cuerpo a cuerpo, los soldados lucían muchas veces combinaciones aposemáticas; el caso más conocido es el del ejército de Cromwell. En cambio, ahora, con unas guerras de comandos y guerrillas, donde las agresiones al enemigo se realizan a distancia, las coloraciones utilizadas son de camuflaje y crípsis.

En algunos pájaros de Nueva Guinea del género *Pitohui* se ha comprobado que contienen en su plumaje y tejidos una poderosa neurotoxina en cantidad suficiente para matar un ratón, que actúa como un repelente contra los posibles depredadores (Dumbacher et al., 1992). Este hecho, como ya se ha comentado, era ampliamente conocido en el caso de las mariposas, ranas o salamandras (Poulton, 1890). Cott (1947), propuso que esta idea se podía extender a las aves. Cott era conservador de un museo y le daba los restos de los pájaros a sus gatos o los dejaba al alcance de las avispas. De esta forma se dio cuenta de que los gatos y las avispas rechazaban comerse algunas de las especies de pájaros, por lo que se le ocurrió que podía existir una relación entre el sabor de las diferentes especies y el color de su plumaje. Extendió los experimentos a los humanos, invitando a amigos (y quizás a algún enemigo) a comer diferentes tipos de aves, y los resultados obtenidos de estos tres "depredadores" apoyaron su idea. Trabajos posteriores realizados por Frank Götmark (1994a), en los que se controlaban muchos otros factores colaterales rechazan en cambio esta hipótesis. Tenemos, por lo tanto, que aunque el aposematismo en los pájaros no sea un área en la que se haya trabajado mucho, presumiblemente no debe ser muy destacado. Probablemente deberíamos buscar la razón de ello en el poco desarrollo que han tenido en las aves la toxicidad de las cutículas o la presencia de venenos.

En los pájaros, el mimetismo del plumaje ¡brilla por su ausencia!

En los insectos, anfibios y reptiles, algunas especies no muy peligrosas, incluso inofensivas, han sabido imitar a otras especies con apariencia aposemática, consiguiendo pasar por especies peligrosas y no ser molestadas por los depredadores. Es el llamado mimetismo. El caso más conocido es el de la serpiente *Simophis rhinostoma*, que imita a la serpiente de coral; o el de las moscas del grupo de los sírfidos, que imitan a las avispas. Las consecuencias evolutivas de estas imitaciones han sido ampliamente discutidas (Endler, 1991). Pero a pesar de la popularidad del concepto, este mimetismo respecto a la coloración del plumaje no está muy documentado en las aves. Existen algunas descripciones anecdóticas, como el torcecuello que puede imitar a las serpientes, o el papamoscas negro africano capaz de imitar a los drongos, una especie de estornino muy agresivo, pero no hay nada claramente demostrado (Savalli, 1995). Esto contrasta con los numerosos ejemplos que existen de imitaciones en otros aspectos de la vida de las aves, como la similitud entre cantos de diferentes especies o en el parecido entre los huevos de pájaros parásitos y sus huéspedes (Krebs & Davies, 1993).

El riesgo de tener un plumaje atractivo

Las ventajas de tener un plumaje brillante y ser un individuo atractivo son claras: los machos más vistosos son preferentemente escogidos por las hembras y tienen un mayor éxito reproductor. Pero tener un plumaje brillante también presenta desventajas, ya que al ser conspicuo los pájaros más vistosos atraen más depredadores (Darwin, 1871; Butcher & Rohwer, 1989; Kirkpatrick et al., 1990; Montgomerie et al., 2001). El riesgo de depredación, en consecuencia, está considerado como el principal factor que se contrapone al proceso de selección sexual.

En muchas especies, los machos tienen un plumaje más brillante que las hembras. La magnitud de esta diferencia depende de la especie: en algunos pájaros como el lúgano o el piquituerto, el macho es mucho más brillante que las hembras; en el verderón serrano o el verderón común, la diferencia no es tan espectacular; y en el jilguero o el picogordo hay que ser un experto para distinguir los dos sexos basándose en el plumaje. Aprovechando esta variabilidad, Daniel Promislow, Robert Montgomerie y Thomas Martin (Promislow et al., 1992, 1994) comprobaron que en las especies en las que el macho era mucho más coloreado que la hembra, la mortalidad de estos era superior; en especies en la que el plumaje era similar entre los dos sexos, no se apreciaron diferencias en cuanto a mortalidad. Los factores responsables de la mortalidad de una especie pueden ser muy diversos, y aunque la depredación es un factor importante (Magnhagen, 1991; Newton, 1998), las enfermedades y la falta de alimento pueden ser también determinantes (Baker, 1985; Perrins et al., 1991). Por tanto, para estudiar cómo afecta la coloración del plumaje al riesgo de depredación, tenemos que analizar el problema de una manera más directa, basándonos en análisis de la coloración de las presas capturadas por el depredador. El gavilán captura principalmente pájaros y una vez los tiene en su nido los despluma antes de dárselos a comer a sus pollos. Seppo Rytönen et al. (1998)

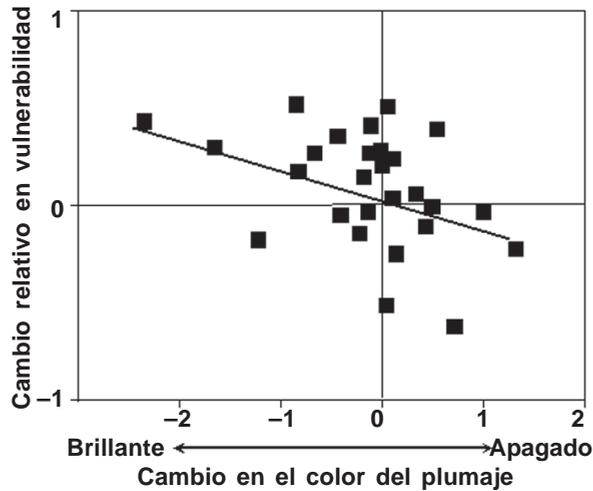


Fig. 7.1 – Relación entre el brillo del plumaje de diferentes especies de pájaros habitantes del Parque Nacional de Oulanka, en Finlandia, y su vulnerabilidad a ser capturados por gaviñanes. Los datos han sido tratados estadísticamente para estandarizar las dos variables según relaciones filogenéticas entre las diferentes especies y los efectos del tamaño de la presa y su abundancia, factores que se sabe afectan a la vulnerabilidad. Los datos, extraídos del trabajo de Rytkönen et al. (1998) demuestran que las especies con plumaje más brillante son más vulnerables a ser depredadas por los gaviñanes.

de la Universidad de Oulu, Finlandia, recolectaron las plumas de las diferentes presas encontradas en 12 nidos de gaviñán, con un total de 540 restos pertenecientes a 28 especies diferentes. Al mismo tiempo censaron la densidad poblacional de las diferentes especies de pájaros que habitaban en la zona. Al estandarizar la frecuencia con que las diferentes especies eran presa del gaviñán según su densidad de población en la zona de estudio, pudieron establecer un índice de vulnerabilidad a la depredación de las diferentes especies. Un índice de vulnerabilidad de uno significaba que la especie era capturada de forma proporcional a su abundancia en el área; valores mayores de uno indicaban que el gaviñán tenía cierta preferencia por ellas, y valores menores de uno indicaban que el riesgo de aquella especie de ser depredada por el gaviñán era bajo. El brillo del plumaje de las diferentes especies fue estimado y clasificado por sus estudiantes utilizando varias especies de pájaros disecados; este valor medio de brillo en cada especie, estandarizado por su tamaño, densidad poblacional, hábitat típico y carga filogenética, fue utilizado como índice de conspicuidad del plumaje. Rytkönen et al. (1998) comprobaron de esta manera que las especies de plumaje más brillante eran más vulnerables a la depredación (fig. 7.1). Esto datos, aunque puedan ser criticados por su aproximación metodológica a la medición del color (Bennett et al., 1994), apoyan la hipótesis de que la depredación es uno de los costos importantes de tener un plumaje vistoso.

Una crítica al trabajo anterior, es que el índice de depredación puede ser simplemente un factor colateral correlacionado con esta depredación. Tore Slagsvold et al. (1995), de la Universidad de Oslo, estudiaron la tasa de mortalidad del papamoscas cerrojillo durante el periodo reproductor, debida mayoritariamente a la depredación por el gavián. Como ya hemos visto en otros capítulos, el papamoscas presenta una gran variabilidad en la coloración del plumaje de los machos, existiendo individuos marrones y apagados que parecen hembras e individuos en los que contrastan fuertemente manchas de color blanco y negro. Slagsvold controló la edad, el tamaño y distintas variables conductuales que pudiesen afectar a la susceptibilidad de los diferentes individuos a la depredación, concluyendo que los machos de coloración más brillante eran más depredados que los de plumaje apagado. Los papamoscas crían muy fácilmente en cajas nido, circunstancia que Slagsvold et al. (1995) aprovecharon para realizar un interesante experimento utilizando un gavián naturalizado que los pájaros detectaban al dirigirse al nido. Independientemente de su edad, los papamoscas de plumaje más brillante tardaron más en entrar en la caja nido que los de plumaje apagado, lo que sugiere que estos individuos se saben más susceptibles al ataque de un depredador. Experimentos efectuados en el campo con machos de papamoscas con diferentes intensidades de coloración muestran que los animales de plumaje brillante son detectados antes que los de plumaje apagado (Dale & Slagsvold, 1996b). Algo similar ocurre con otras especies (Götmark & Hohlfält, 1995).

Pero, sin duda, el trabajo más sugerente que apoya que los machos sexualmente más atractivos también incurren un mayor riesgo de predación es el realizado por Robert Montgomerie et al. (2001) con la perdiz nival en el que comprobaron como los machos ensuciaban su conspicuo plumaje blanco con tierra, lo que les daba una apariencia mucho más críptica, una vez se habían ya apareado.

Tenemos, por tanto, que las diferentes evidencias apoyan lo que ya afirmó Darwin (1871), que los plumajes vistosos tienen un nivel preferencial a la hora de conseguir hembras, pero pagan un alto coste en el riesgo de depredación. El grado de conspicuidad del plumaje es resultado del compromiso entre las ventajas de emparejamiento y los costos de ser depredado.

La hipótesis de las presas no provechosas

Baker & Parker (1979) popularizaron, a finales de los años setenta, una antigua idea de Cott (1947) que propugnaba que los plumajes brillantes servían para advertir a los depredadores que el individuo portador de aquel plumaje era de difícil captura. Se proponía, por lo tanto, que el plumaje era una especie de señal aposemática, una idea totalmente opuesta a la que hemos visto en el apartado anterior. Entre los muchos razonamientos propuestos, se decía que los individuos con más experiencia o que vuelan más rápido, como los adultos o los machos, tienen plumajes más brillantes, por lo que los depredadores harían bien en aprender que aquellas presas no son tan provechosas y dedicarse a intentar capturar a los individuos de plumaje más apagado (Baker & Parker, 1979; Baker & Hounscome, 1983; McCleery & Perrins, 1991; Petrie & Kempnaers, 1998). Frank Götmark, de la Universidad de Göteborg, Suecia, ha dedicado buena parte de su carrera científica a demostrar que la hipótesis

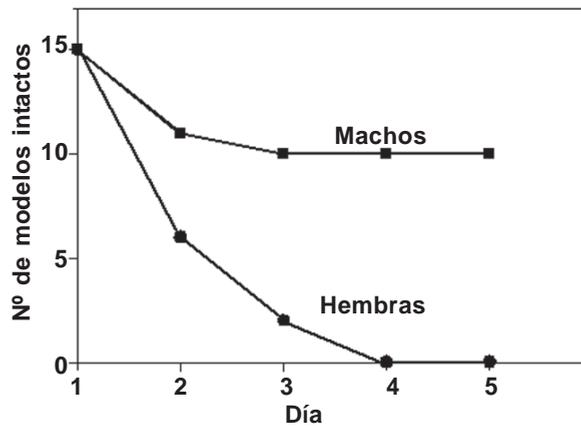


Fig. 7.2 – Resultados del experimento de Frank Götmark (1992) en el que colocaba parejas de pájaros disecados, machos y hembras de papamoscas, en el campo y comprobaba su tasa (%) de desaparición, presumiblemente por los ataques del gavián y otras rapaces. Como se puede comprobar, pasados cuatro días ya no quedaba ningún ejemplar de hembra, mientras que los machos habían sido atacados únicamente en un tercio de los casos. Según la interpretación de Götmark, el plumaje contrastado de los machos había funcionado como señal aposemática que había evitado que fueran atacados por las rapaces.

de Baker y Parker podría ser cierta (Götmark, 1992, 1993; Götmark & Unger, 1994; Götmark, 1994b, 1995). Su trabajo inicial sobre el tema en 1992, fue uno de los primeros en demostrar experimentalmente que los individuos de plumaje brillante eran menos depredados que los de plumaje apagado, revitalizando por tanto la hipótesis de la presa no provechosa (Götmark, 1992). Götmark colocó en el campo papamoscas cerrojillos disecados, en parejas de un macho y una hembra separadas a una distancia de unos 35 metros. Los machos tienen un plumaje blanco y negro muy contrastado, mientras que las hembras son marronas. El resultado del experimento fue sorprendente: todas las hembras fueron atacadas, mientras que los machos fueron atacados solamente en una tercera parte de los casos (fig. 7.2); observaciones desde los montes próximos confirmaron que los pájaros disecados eran principalmente atacados por el gavián. Su experimento apoyaba, por tanto, la hipótesis de la presa no provechosa. Pero el diseño experimental utilizado no es del todo adecuado: la utilización de pájaros disecados en lugar de pájaros vivos, de machos y hembras en vez de machos de diferentes colores, así como la colocación en palos levantados sobre la vegetación en vez de estar situados dentro del bosque podrían haber afectado a la detectabilidad o riesgo de depredación de los pájaros (Slagsvold et al., 1995). Estos resultados, como el mismo Götmark ha reconocido posteriormente (Götmark, 1995; Götmark, 1999), pueden ser interpretados de otras maneras: se sabe que los depredadores rechazan capturar presas que no les son

familiares (Curio, 1976), y este podría ser el motivo por el cual el contrastado plumaje nupcial blanco y negro de los machos fuera rechazado, prefiriendo la coloración marronosa de las hembras que es mucho más común (Götmark, 1995). Esta controversia nos demuestra la complejidad experimental, que una hipótesis nunca puede darse por completamente cierta y que puede haber hipótesis alternativas que hemos de ir eliminando (capítulo 2).

No existen, por consiguiente, buenos datos que apoyen la hipótesis de la presa no provechosa (Andersson, 1983; Reid, 1984; Lyon & Montgomerie, 1985; Slagsvold et al., 1995; Götmark, 1999), y la mayoría de trabajos son partidarios de ver la depredación como un coste del plumaje brillante y no como una causa. Por último, quisiera señalar que aunque no encuentro muy plausible la hipótesis de la presa no provechosa, creo que ha sido muy provocativa y ha hecho que los científicos no asuman la mayor depredación de los plumajes brillantes como un hecho consolidado sino que intenten comprobar su validez. Este espíritu debería mantenerse en otros muchos campos de la ciencia.

Los colores del cazador

Los plumajes poco conspicuos, que ayudan a pasar desapercibido, no son prerrogativa exclusiva de las posibles presas. A los depredadores también les interesa no ser vistos y poder sorprender mejor a sus víctimas. Muchas rapaces, como el gavián o el azor, tienen unas plumajes muy apagados y llenos de manchas que rompen su silueta (Götmark, 1999). En aves marinas como las gaviotas, que se alimentan de la pesca, el color blanco característico de las partes inferiores del cuerpo puede ayudarles a que los peces no las detecten al confundirlas con el cielo (Thayer, 1909). Frank Götmark (1987) ha trabajado también en este campo, pintando de color negro el vientre de cinco gaviotas vulgares, y utilizando cinco individuos más sin manipular como control. Götmark estudio el éxito de captura de estas gaviotas en una gran jaula con un pequeño estanque con peces, pudiendo comprobar que las que habían sido manipuladas y tenían el vientre negro capturaban menos peces que las gaviotas control con su plumaje natural blanco, hecho que demostraba el valor críptico de los vientres blancos de los pájaros marinos.

Los patrones de coloración de los pájaros depredadores no se limitan únicamente a coloraciones crípticas (Savalli, 1995). Al igual que las fuerzas militares de operaciones especiales o los jugadores de fútbol americano se pintan de negro debajo de los ojos para evitar deslumbrarse, muchas especies de pájaros presentan franjas de color oscuro alrededor de los ojos con la misma funcionalidad (Ficken et al., 1971); esta puede ser la razón por la que los picos de muchas especies de pájaros son negros u oscuros. En papamoscas de los sauces, una especie americana, se ha comprobado que si la mandíbula superior se pinta de blanco, los pájaros reducen su éxito en la captura de insectos y prefieren cazar a la sombra (Burt, 1984), lo que demuestra que evitar el deslumbramiento puede ser una importante razón para que estas franjas oscuras hayan sido seleccionadas a lo largo de la evolución.

Por último, los colores pueden ser utilizados como verdaderas herramientas de caza. Algunos pájaros tienen manchas blancas en el ala o en la cola que están

normalmente escondidas bajo el plumaje. Cuando el pájaro está cazando insectos, realiza unos movimientos inesperados que dejan ver estas manchas, produciendo una especie de destello que asusta a los insectos; estos, al moverse, facilitan que el pájaro los detecte y pueda capturarlos (Hailman, 1960; Burt et al., 1994; Jablonski 1996). Jablonski (1996) ha demostrado experimentalmente, manipulando las manchas blancas del ala del *Myioborus pictus*, un parulido de Estados Unidos, que más del 50% de sus presas son capturadas con esta técnica. De todas maneras, quisiera resaltar que no todas las manchas claras que presentan los pájaros en las alas y colas tienen como objetivo la depredación, sino que muchas de ellas han evolucionado por otras funciones (Marchetti, 1997).

Resumen

Luciendo plumas brillantes y coloreadas, los machos de muchas especies de pájaros consiguen aumentar sus posibilidades de emparejamiento, pero también aumentan el riesgo de atraer a los depredadores. Numerosas evidencias demuestran que los individuos más coloreados son más depredados. Por eso, las especies o los individuos que incurren mayores riesgos de depredación por su conducta reproductora, como las hembras, o bien por razón del hábitat que ocupan, como las especies que viven en espacios abiertos, tienen plumajes más crípticos. La depredación, por tanto es una presión de selección evolutiva importante que ha modulado también la apariencia del plumaje (Götmark, 1999).



Sievert Rhower es indiscutiblemente una de las figuras más importantes en el estudio de la coloración del plumaje. Rhower fue el primero en proponer que algunas de las manchas de color del plumaje podrían funcionar para señalar el estatus social y también en proponer el concepto de "maduración retrasada del plumaje" para explicar porqué los individuos de primer año presentan coloraciones más parecidas a las de las hembras o juveniles que a los adultos. Sus innumerables trabajos son lectura obligada para cualquiera que quiera estudiar la coloración del plumaje en un contexto no necesariamente reproductivo.



8.
El
plumaje
como
bioindicador
de
calidad
ambiental

8. El plumaje como bioindicador de calidad ambiental

Darwin (1859) basó su teoría de evolución en la premisa de que la selección natural promueve el mantenimiento y diseminación de los rasgos que aumentan la supervivencia y fecundidad de los individuos. Darwin (1871), además, reconoció que existen una serie de rasgos como los llamativos ornamentos y los costosos armamentos de los machos de muchas especies que, a pesar de no aumentar la supervivencia, estaban muy extendidos. Estos rasgos eran tan diferentes de los que evolucionan por selección natural que para explicar su existencia tuvo que invocar un nuevo mecanismo, que denominó selección sexual, del que ya hemos hablado en el sexto capítulo. Estos rasgos evolucionarían al ser escogidos por las hembras y porque los machos que los tienen compiten mejor con otros machos a la hora de encontrar una hembra o ser escogidos por ella (Andersson, 1994).

Pese a su importancia, la teoría de la selección sexual estuvo olvidada durante muchos años. Recientemente, con la aparición de la ecoetología, la selección sexual está ocupando un lugar prominente en el campo de la investigación (Gross, 1994). Como ya hemos visto, uno de los descubrimientos más importantes en la selección sexual es que los ornamentos proporcionan una información muy fiable sobre la condición física del individuo. La cola de los machos de las golondrinas, por ejemplo, consigue una longitud máxima sólo cuando los machos están libres de parásitos y tienen acceso a abundante alimento (Møller, 1994). Las hembras utilizan estos ornamentos para valorar la condición física y calidad de los machos con los que se quieren emparejar, ya que una buena elección permitirá a la hembra criar más hijos y de mejor calidad (Andersson, 1994).

La idea de utilizar seres vivos como indicadores de calidad ambiental no es nueva: los tejidos animales son utilizados desde hace tiempo para medir el grado de contaminación ambiental (Rosenberg & Resh, 1993), y los cambios de densidad poblacional de varias especies animales han sido utilizados como señal de variaciones de la calidad ambiental (Freedman, 1989). A pesar de su utilización generalizada, hasta ahora, estas aproximaciones solamente permitían detectar cam-

bios drásticos del ambiente. Por ejemplo, cuando se detectaba que la cáscara de los huevos de las rapaces era considerablemente más delgada en una zona determinada, el ambiente había llegado ya a una importante degradación (Freedman, 1989). El hecho de que los ornamentos dependan mucho de la condición física del individuo y de que sean extremadamente sensibles a los cambios del ambiente (Møller, 1994) los hace ideales como barómetros ambientales (Hill, 1995): una disminución sutil de la calidad ambiental puede provocar una rápida reducción en la expresión del ornamento en la población, cuando todavía hay tiempo de actuar en busca de alguna solución.

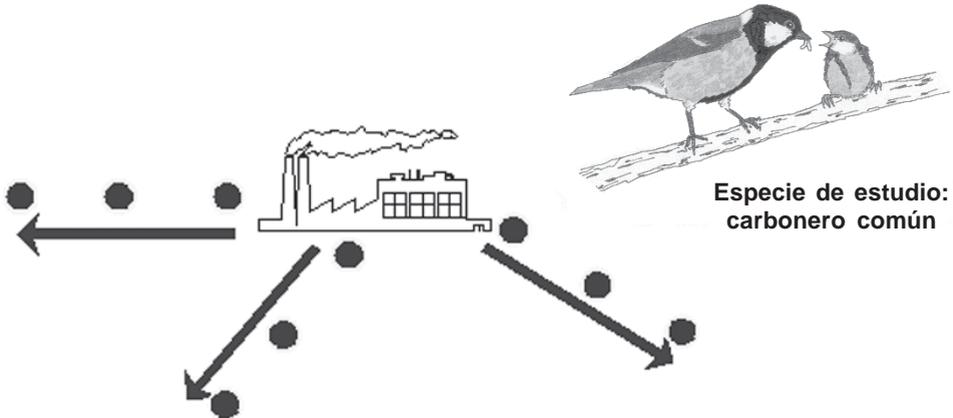
En el presente capítulo se quiere incidir en esta aplicación o uso del plumaje. En un mundo cada vez más sensibilizado por el medio ambiente y su problemática, la ecoetología tiene mucho que aportar (Emlen, 1998) y este capítulo quiere ser un ejemplo.

La polución y el amarillo de los carboneros

En los capítulos anteriores hemos visto como los carboneros obtienen los carotenos necesarios para desarrollar el amarillo de su plumaje a partir de la ingestión de orugas (Partali et al., 1987). La abundancia de estas orugas se ve afectada por el grado de polución ambiental: cuanto más próximos estemos a un foco de polución, como puede ser una fábrica de fertilizantes o una central térmica, menor será la densidad de estos insectos (Eeva et al., 1997). Dada la relación entre todas estas variables, era lógico pensar que el amarillo de los carboneros estaría relacionado con el grado de polución. En el verano de 1996, Tapio Eeva, Esa Lehtikoinen y Tuija Pahjalainen, de la Universidad de Turku, Finlandia, iniciaron un estudio en este sentido (Eeva et al., 1998). El trabajo se realizó en los alrededores de una fábrica de fertilizantes situada en el suroeste de Finlandia; análisis previos habían demostrado como el componente de SO_2 y metales pesados aumentaba al aproximarse a la fábrica. Eeva y sus compañeros escogieron diez localidades de estudio situadas a diferentes distancias de la fábrica. En cada una de dichas localidades, sometida a diferentes niveles de polución, establecieron 50 cajas nido en las que criaron los carboneros. Cuando los pollos tenían 15 días de edad les midieron el amarillo del cuerpo. Los resultados fueron muy claros: la intensidad del amarillo aumentaba al alejarse de la fábrica (fig. 8.1), confirmando el valor del color del plumaje como bioindicador.

El medio urbano se considera, en general, más polucionado y de menor calidad que otros medio naturales (Schmidt & Einloft-Achenbach, 1984; Horak, 1993; Eeva et al., 1997). En 1998, desde el Museo de Zoología de Barcelona, de manera similar al trabajo anterior desarrollado en Finlandia, pensamos en demostrar que la intensidad del amarillo de los carboneros reflejaría la calidad del hábitat urbano. Con trampas especiales (Senar et al., 1997) capturamos carboneros en la zona suburbana de Barcelona y en la cercana sierra de Collserola, en un hábitat natural en el que se mezclaban encinas, robles y pino blanco. La comparación de las dos zonas confirmó que los carboneros capturados en el hábitat natural eran mucho más amarillos que los de la zona suburbana de Barcelona. Se confirmaba, en otro contexto, el valor de barómetro ambiental del plumaje.

Hipótesis: el grado de contaminación de una zona determinada reduce la calidad de los individuos que habitan en ella



Diseño *quasi* experimental en el cual se establecen estaciones de muestreo del color de los pollos de carbonero común a diferentes distancias de la fábrica

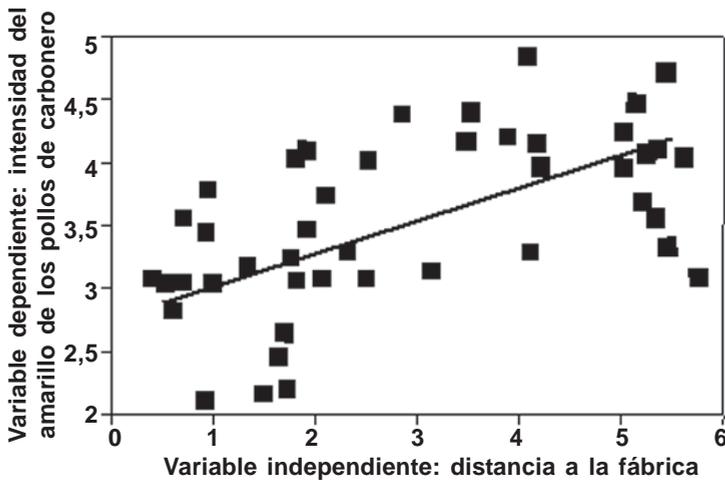


Fig. 8.1 – Tapio Eeva, Esa Lehtikoinen y Tuija Pahjalainen (Eeva et al., 1998) estudiaron cómo afectaba la distancia a una fábrica de fertilizantes, en el suroeste de Finlandia, a la coloración de los carboneros. A diferentes distancias de la fábrica colocaron grupos de cajas nido y, una vez nacidos los pollos, midieron su color. Como se puede ver en la figura, los carboneros eran más amarillos cuanto más lejos habían nacido de la fábrica.

Asimetría fluctuante: la cola de las golondrinas de Chernobyl

La mayoría de animales son simétricos: un eje imaginario separa bilateralmente el lado derecho del izquierdo, que son equivalentes. Esta simetría, sin embargo, no es del todo perfecta. Muchos de nosotros hemos experimentado, por ejemplo, al ir a comprarnos unos zapatos, que uno de nuestros pies es ligeramente mayor que el otro. Esta pequeña desviación de la perfecta simetría bilateral es lo que denominamos asimetría fluctuante (Møller & Swaddle, 1997), que se manifiesta en mayor o menor grado en todos los rasgos de todos los organismos, pero especialmente, y esto es importante, en los ornamentales. El grado de asimetría fluctuante de los diversos ornamentos es en gran parte resultado del estrés ambiental al que el animal está sometido durante su desarrollo. Por este motivo, la asimetría fluctuante podría ser utilizada como medida de la calidad del ambiente (Hill, 1995; Møller & Swaddle, 1997).

Anders Møller ha sido pionero en el desarrollo del concepto de asimetría fluctuante. En 1991 se trasladó a las inmediaciones de Chernobyl, donde tuvo lugar, en 1986, el tristemente famoso desastre nuclear soviético. Møller midió las colas de las golondrinas, un importante rasgo ornamental, en dos áreas: una en el mismo sitio del accidente nuclear, y otra a 100 kilómetros, en una zona no afectada por la radiación debido a las direcciones predominantes de los vientos. Los machos de la zona contaminada presentaban mayor asimetría fluctuante en la cola que los que no habían sido contaminados (Møller, 1993). Para demostrar este hecho de forma todavía más contundente, midió las colas de los machos de golondrina conservados en museos y que habían sido capturados en Chernobyl antes del desastre de 1986, pudiendo comprobar que, efectivamente, tenían las colas más simétricas que las medidas después del escape nuclear. Estas diferencias no aparecían en la asimetría de la longitud del ala o de la longitud de la cola de las hembras, rasgos que no son ornamentales. En su reciente libro, Anders Møller y John Swaddle nos proporcionan diferentes ejemplos sobre la aplicabilidad de la asimetría fluctuante (Møller & Swaddle, 1997).

Las barras de crecimiento de la cola

En el primer capítulo hemos visto como el proceso de crecimiento de las plumas conduce a la formación de unas bandas de queratina oscuras y claras que se van alternando. Estudios con animales cautivos, a los que se les variaba la cantidad de alimento suministrada (Grubb, 1991), y con animales en estado libre, a los que se les añadía alimento complementario (Grubb & Cimprich, 1990; Waite, 1990), han demostrado que la anchura de estas bandas varían en función de la condición nutricional del individuo. Esta estrecha dependencia entre el desarrollo de un rasgo y la condición física del animal es uno de los principales aspectos que dan valor a los ornamentos sexuales como bioindicadores ambientales, y aun cuando para muchas especies la longitud total de las plumas de la cola no sea un ornamento sexual, su tasa de crecimiento siempre puede ser utilizada como bioindicador de la calidad del hábitat en el que el animal se desarrolla. Thomas Grubb, de la Universidad de Ohio, fue el primero en proponer esta utilización aplicada de la ptilocronología (Grubb, 1989b, 1995). Grubb, juntamente con Reuven Yosef (Grubb

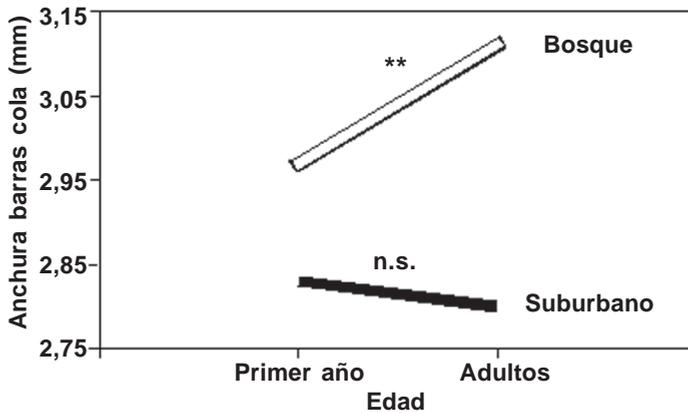


Fig. 8.2 – Las barras de crecimiento de la cola de los carboneros comunes (foto 16) del área suburbana de Barcelona son ostensiblemente menores que las desarrolladas en bosques próximos de la sierra de Collserola (Senar & Domènech, in prep). Estos datos ejemplifican la utilidad de la ptilocronología para valorar la calidad de los diferentes hábitats.

& Yosef, 1994), compararon, en alcaudones americanos, la anchura de las barras que estos desarrollaban en hábitats constituidos por campos de cítricos y pastos naturales. Los campos de cítricos son *a priori* de menor calidad que los pastos, ya que en el otoño, justamente durante el periodo de muda, los campos son fumigados con insecticidas, lo que puede reducir la disponibilidad de alimento para los alcaudones, al tiempo que la toxicidad de los compuestos utilizados les puede afectar directamente retrasando el crecimiento de las plumas. Los resultados del estudio fueron muy claros: las barras de crecimiento de la cola eran más amplias en la zona de pastos que en los campos de cítricos. El método ha sido también útil para comprobar la mayor calidad de las zonas de cañizos de juncos respecto a las zonas de marisma salobre (Yosef, 1996), o las zonas de bosques con relación a las zonas suburbanas (Senar & Domènech, in prep) (fig. 8.2).

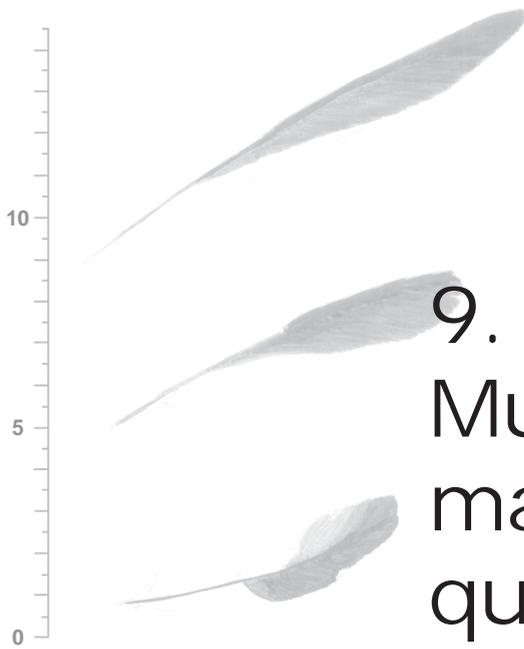
Puesto que si a un pájaro se le arranca una pluma de la cola, esta empieza a crecer inmediatamente, la ptilocronología puede ser utilizada para valorar hábitats en periodos específicos del año. En el otoño de 1994 iniciamos, juntamente con Luis M. Carrascal e Ingrid Mozetich, del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, un estudio para evaluar si las zonas de alta montaña eran de menor calidad para la invernada de los carboneros comunes que la zona mediterránea, bañada por el mar y con una tradicional bonanza climática. Los pájaros fueron capturados durante dos periodos: una primera captura a principios de noviembre, en la que se les extraía una rectriz, y otra a mediados de diciembre, en la que se les extraía la rectriz crecida durante el otoño. La comparación de las bandas de crecimiento de las plumas inducidas a crecer durante el otoño demostró que, durante aquel periodo, el hábitat mediterráneo es de mayor calidad para los carboneros comunes que no las duras zonas de alta montaña (Carrascal et al., 1998).

Un campo prometedor

Los diferentes ejemplos comentados sugieren que el color y el crecimiento de las plumas pueden tener un importante valor como bioindicadores de la calidad ambiental. Esta aplicación de las plumas está todavía en sus inicios y hay muchos aspectos que aun son desconocidos. No sabemos cómo pueden afectar las diversas condiciones ambientales a los diferentes tipos de ornamentos y, por otra parte, no se ha podido identificar todavía cuáles son las mejores especies ni cuáles son los mejores caracteres para ser utilizados como bioindicadores. Al ser los insectos muy sensibles al grado de polución, una especie insectívora como el carbonero común puede ser adecuada para monitorizar la calidad ambiental de zonas suburbanas. En cambio, una especie frugívora y granívora como el pinzón mejicano encontrará en los medios suburbanos más recursos y desarrollará más ornamentos que en su medio natural, por lo que no resultará una especie adecuada para este objetivo (Hill, 1995).

Para una eficiente utilización del plumaje como herramienta medioambiental, en los próximos años hemos de centrar nuestros esfuerzos en diferentes puntos: (1) Identificar las especies y los ornamentos potencialmente más útiles; (2) Estudiar de forma exhaustiva cómo pueden afectar los diferentes tipos de perturbaciones ambientales a la expresión de los ornamentos, comparando diferentes tipos de hábitats o zonas ambientalmente estresadas respecto a zonas naturales; (3) Llevar a cabo rigurosos experimentos controlados que nos permitan establecer relaciones causales entre el crecimiento de las plumas y los distintos factores que lo modulan.

Finalmente, no quisiera terminar el capítulo sin concienciar al lector de que la ciencia pura y la gente que investiga por el placer de descubrir el porqué de las cosas generan muchos de los descubrimientos que más tarde pueden tener una función aplicada. Si Darwin y tantos otros no hubiesen sentido curiosidad por la longitud de la cola del pavo real o por qué las hembras escogían a los machos más ornamentados, difícilmente se le hubiera ocurrido a nadie pensar que el número de ocelos de la cola del pavo real podría también indicarnos la calidad del hábitat en el que aquel individuo se desarrolló. En definitiva, que sin los capítulos anteriores, en el sentido más amplio, este capítulo no existiría.



9.
Mucho
más
que
plumas

9. Mucho más que plumas

La vida es una complicada red de relaciones entre seres vivos y la posibilidad de supervivencia de cada individuo depende de su habilidad para extraer y transmitir información de amigos y enemigos (Redondo, 1994). A lo largo de los diferentes capítulos hemos visto que el plumaje tiene una función comunicativa muy rica y compleja. Al escribir este libro, he tenido que simplificar necesariamente muchos hechos, hasta el punto que puede dar la sensación de que acerca del plumaje y su valor comunicativo ya está todo escrito. El que en estos últimos pocos años se hayan presentado varias tesis doctorales sobre el tema (por ejemplo Örnborg, 2002; Heindl, 2002; Pryke, 2003; Ninni, 2003; Jawor, 2003; Hästad, 2003) contribuye aún más a esta sensación. Nada más lejos de la realidad, y en este capítulo quisiera dejar patente que, como ha señalado Geoffrey Hill recientemente (Hill, 2002), todavía quedan muchas incógnitas por resolver.

¿Qué sabemos y qué nos queda por aprender?

Las plumas son sin duda uno de los mejores éxitos de adaptación, una de las joyas de la evolución. Con una estructura sencilla y de poco peso, los pájaros consiguieron un gran aislamiento térmico y una buena impermeabilización que les permitiría mantener la sangre caliente e irradiarse con éxito a cualquier lugar del mundo. Pero el papel de las plumas no se limita a esta función fisiológica o a facilitar el vuelo, sino que tiene una importante función comunicativa. Puesto que tanto el color como de la longitud de las plumas dependen de la condición física del animal y de su habilidad para encontrar nutrientes, las hembras han aprendido a utilizar las características de estas plumas como indicativo de la calidad del macho, y muchas especies escogen pareja basándose en la apariencia de su plumaje. Muchas manchas de color son también indicativas de la habilidad para la lucha del individuo portador, siendo utilizadas como verdaderas señales de estatus social. De esta manera se evitan muchas luchas innecesarias

ya que los enfrentamientos se resuelven mediante la comparación de los tamaños relativos entre las respectivas señales de dominancia. Es interesante comprobar que la mayoría de señales de estatus social están formadas por melaninas, y la variable que determina el grado de dominancia es su tamaño (Senar, 1999b; Jawor & Breitwisch, 2003) (ver sin embargo Pryke et al., 2002). Los carotenos, en cambio, están mayoritariamente relacionados con aspectos de selección sexual y de elección de pareja (Gray, 1996; Hill & Brawner, 1998; Olson & Owens, 1998; Hill 1999; Badyaev & Hill, 2000). Uno de los aspectos más novedosos de investigación en este campo es descubrir si los diferentes tipos de colores pueden tener diferentes funciones comunicativas, por lo cual, en este sentido, las especies que presenten diferentes tipos de coloración pueden ser especialmente interesantes. De hecho, la investigación sobre ornamentos múltiples está resultando recientemente uno de los campos más fructíferos (Brooks & Coultridge, 1999; Badyaev & Hill, 2000; McGraw & Hill, 2000; Badyaev et al., 2001; Pryke et al., 2001; Senar et al., 2002; Fitze & Richner, 2002; Senar & Escobar, 2002; Calkins & Burley, 2003; Wedekind et al., 2003; Jawor et al., 2003; Senar et al., 2003; Parker et al., 2003).

En el capítulo cinco hemos visto que el plumaje refleja el estado de salud del pájaro y que los parásitos son responsables en gran medida de su brillo. Pero existen muchos tipos de parásitos y desconocemos si los mecanismos de acción pueden variar entre especies de parásitos y de hospedadores. ¿Qué relación puede existir entre el grado de parasitación durante la muda y el color que posteriormente desarrollarán las plumas? En el caso de las coccidias, un protozoo parásito del sistema digestivo, la relación causal ha sido establecida: los carotenos no se pueden sintetizar a partir de otros productos y solamente se pueden obtener por ingestión mediante la alimentación; como la presencia de coccidias bloquea la absorción de carotenos, los animales parasitados no podrán desarrollar los colores amarillos, rojos y naranjas con tanta intensidad como los individuos sanos (Hill & Brawner, 1998; Hill, 1999). En el caso de los parásitos en sangre o de ácaros en las plumas, la relación no está nada clara. Puede ser, como ha sugerido Geoffrey Hill, que la correlación negativa entre la presencia de ácaros y la coloración del plumaje encontrada en algunas especies (Thompson et al., 1997; Figuerola et al., 2003) sea resultado de que la presencia de ácaros está positivamente correlacionada con las coccidias, de manera que el responsable de la pérdida de color fuera realmente la presencia de estos protozoos (Hill, 1999). Conocer las razones fisiológicas que ligan la coloración y longitud de las plumas con la presencia de parásitos, y conocer cómo pueden interactuar estos diferentes parásitos entre sí es otro de los retos de la selección sexual.

Hemos visto que muchas características del plumaje son heredables y que otras dependen de las características del ambiente donde el animal se desarrolla. Los datos provienen de unas pocas especies y no permiten todavía efectuar generalizaciones al respecto. Si el plumaje transmitiera diferentes tipos de mensajes, unos de fuerte carga genética y otros de carga ambiental, y estos diferentes mensajes no estuviesen correlacionados, las hembras podrían buscar emparejarse con machos con habilidad para encontrar alimento y alimentar a sus pollos basándose en señales determinadas ambientalmente, y al mismo tiempo buscar cópulas fuera de la pareja para obtener buenos genes para sus hijos con machos que señalizasen cualidades heredables. Esta es una posibilidad desconocida y las

especies con diferentes tipos de señales pueden resultar clave una vez más. En este mismo sentido, los recientes descubrimientos en cuanto a que el tipo de información transmitido por los distintos ornamentos puede depender en gran medida del contexto y de las condiciones ambientales (Qvarnström, 2000; Griffith & Sheldon, 2001; Qvarnström, 2001; Badyaev & Qvarnström, 2002; Badyaev & Duckworth, 2003) añade un factor más de complicación que sin duda aportará descubrimientos apasionantes.

La vida está en constante evolución y las cosas no son sólo resultado del azar, sino que en muchos casos son por razones adaptativas. Las plumas, evidentemente, también están sometidas a este proceso, y sus formas y colores son frecuentemente resultado de su adaptación al medio. Hemos visto que el color marrón y apagado de los individuos juveniles de muchas especies de pájaros se ha seleccionado para pasar desapercibido frente a los depredadores; que la longitud de la cola del macho de pavo real se ha seleccionado como resultado de su éxito para atraer a las hembras; que la mancha negra de debajo del pico del lúgano ha evolucionado como señal de estatus social. Estos tres ejemplos ilustran las tres vertientes de la evolución, los tres procesos de selección que modulan el proceso evolutivo de la vida: la selección natural, la selección sexual y la selección social. Estos tres diferentes procesos pueden interactuar, reforzarse o competir entre ellos. Hemos hablado de que algunas manchas de color del plumaje pueden indicar el grado de dominancia de un determinado individuo; en principio, estar emparejado con un individuo dominante puede tener ventajas, por lo que se ha propuesto que las hembras podrían utilizar estos caracteres originados bajo el proceso de selección social para escoger pareja (Berglund et al., 1996); este podría ser un buen ejemplo de dos tipos de selección concurrentes, la social y la sexual, que se refuerzan. Un ejemplo de competencia entre dos presiones de selección puede ser la longitud de las plumas de la cola, favorecida por la selección sexual, por lo que los machos con mayor longitud de plumas tendrán mayores posibilidades de emparejarse; el proceso de selección natural controla el crecimiento desmesurado de estas colas, ya que las plumas demasiado largas dificultan el vuelo y hace a los individuos más susceptibles a ser depredados. Uno de los atractivos del estudio del plumaje es que el resultado de la interacción entre los tres procesos de selección, natural, sexual y social, y el estudio de dicha interacción suponen una gran oportunidad para efectuar un avance cualitativo en el estudio de los procesos evolutivos. Los próximos años serán testimonio de ello.

Cada nueva respuesta genera un número mayor de nuevas preguntas. Este proceso es inherente a la ciencia y a esto se debe parte de su encanto. En los comienzos de la carrera de todo investigador, al margen de la gran dosis de entusiasmo y motivación, la tarea más difícil que se le plantea es idear buenas preguntas. Cuando, en 1980, mi amigo Toni Borràs me pidió un artículo para la revista que él editaba, mi primer artículo (Senar & Corbera, 1980), tuve serias dificultades para encontrar alguna idea sobre la que escribir. Veinte años después, tengo más preguntas por resolver que las que puedo investigar, pero esta es una de las cosas que, como científico, más vivo me hace sentir. Por ello, con este libro, más que haber ofrecido muchas respuestas, me gustaría haber incitado en el lector muchas nuevas preguntas.



Tore Slagsvold tiene una especial habilidad para diseñar experimentos. Sus trabajos sobre la maduración retrasada del plumaje del papamoscas cerrojillo son los únicos que han apoyado la hipótesis de los "machos vestidos de hembras". Slagsvold ha trabajado también en aspectos relacionados con el plumaje y elección de pareja y en la controvertida relación entre la coloración del plumaje y el riesgo de depredación.



Marlene Zuk, en un trabajo publicado conjuntamente con William Hamilton en *Science*, fue la primera en proponer el rol de los parásitos en la evolución de la coloración del plumaje. Esta idea, aunque ha sido controvertida, forma una importante línea de trabajo dentro de la ecoetología moderna y ha estimulado innumerables artículos.

Referencias

- Alatalo, R. V., Lundberg, A. & Glynn, C., 1986. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. *Nature*, 323: 152–153.
- Amundsen, T., 2000. Why are female birds ornamented. *Trend. Ecol. Evol.*, 15: 149–155.
- Amundsen, T., Forsgren, E. & Hansen, L. T. T., 1997. On the function of female ornaments: Male bluethroats prefer colourful females. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 1579–1586.
- Andersson, M., 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299: 818–820.
- 1983. On the functions of conspicuous seasonal plumages in birds. *Anim. Behav.*, 31: 1262–1263.
- 1994. *Sexual selection*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Andersson, S., 1989. Sexual selection and cues for female choice in leks of Jackson's widowbird *Euplectes jacksoni*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 403–410.
- Andersson, S. & Amundsen, T., 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 1587–1591.
- Andersson, S., Ornborg, J. & Andersson, M., 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 445–450.
- Aragonés, J., 1997. Influencia de la crípsis en el comportamiento del chotacabras pardo, *Caprimulgus ruficollis*. Tesis doctoral, Universidad de Córdoba, Córdoba.
- Armstrong, E. A., 1971. Social signalling and white plumage. *Ibis*, 113: 534.
- Badyaev, A. V. & Duckworth, R. A., 2003. Context-dependent sexual advertisement: plasticity in development of sexual ornamentation throughout the lifetime of a passerine bird. *J. Evol. Biol.*, 16: 1065–1076.
- Badyaev, A. V. & Hill, G. E., 1999. Variation in avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. In: *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban: 1687–1705* (N. Adams & R. Slotow, Eds.). BirdLife South Africa, Johannesburg.
- 2000. Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid-versus melanin-based coloration. *Biol. J. Linn. Soc.*, 69: 153–172.
- Badyaev, A. V., Hill, G. E., Dunn, P. O. & Glen, J. C., 2001. Plumage color as a composite trait: development and functional integration of sexual ornamentation. *Am. Nat.*, 158: 221–235.
- Badyaev, A. V. & Qvarnström, A., 2002. Putting sexual traits into the context of an organism: a life-history perspective in studies of sexual selection. *Auk*, 119: 301–310.
- Baker, R. R., 1985. Bird coloration: In defence of unprofitable prey. *Anim. Behav.*, 33: 1387–1388.
- Baker, R. R. & Housome, M. V., 1983. Bird coloration: unprofitable prey model supported by ringing data. *Anim. Behav.*, 31: 614–615.

- Baker, R. R. & Parker, G. A., 1979. The evolution of bird coloration. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 287: 63–130.
- Ballentine, B. & Hill, G. E., 2003. Female mate choice in relation to structural plumage coloration in blue grosbeaks. *Condor*, 105: 593–598.
- Balph, M. H. & Balph, D. F., 1979. On the relationship between plumage variability and social behaviour in wintering Pine siskins (*Carduelis pinus*). *XVI Int. Ethol. Conf.*
- Balph, M. H., Balph, D. F., Barash, D. P., 1982. *Sociobiology and behavior*. Hodder and Stoughton, London.
- Barnard, C., Gilbert, F. & McGregor, P., 1993b. *Asking questions in biology*. Longman Scientific & Technical, Essex, UK.
- Barnard, P., 1990. Male tail length, sexual display intensity and female sexual response in a parasitic African finch. *Anim. Behav.*, 39: 652–656.
- Bart, J., Fligner, M. A. & Notz, W. I., 1998. *Sampling and statistical methods for behavioral ecologists*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Beauchamp, G., 2003. Delayed maturation in birds in relation to social foraging and breeding competition. *Evol. Ecol. Res.*, 5: 589–596.
- Beauchamp, G. & Heeb, P., 2001. Social foraging and the evolution of white plumage. *Evol. Ecol. Res.*, 3: 703–720.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R., 1986. *Ecology: individuals, populations, and communities*. Sinauer, Sunderland Mass.
- Belthoff, J. R., Dufty, A. M. Jr. & Gauthreaux, S. A., 1994. Plumage variation, plasma steroids and social dominance in male House Finches. *Condor*, 96: 614–625.
- Bennett, A. T. D. & Cuthill, I. C., 1994. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Res.*, 34: 1471–1478.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. & Norris, K. J., 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. *Am. Nat.*, 144: 848–860.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. & Lunau, K., 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 8618–8621.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. & Maler, E., 1996. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature*, 380: 433–435.
- Bensch, S. & Grahn, M., 1993c. A new method for estimating individual speed of molt. *Condor*, 95: 305–315.
- Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A., 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 385–399.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P., 1992. *Sperm competition in birds*. Academic Press, London.
- 1998. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, San Diego.
- Blanco, G. & Puente, J. de la, 2002. Multiple elements of the black-billed magpie's tail correlate with variable honest information on quality in different age/sex classes. *Anim. Behav.*, 63: 217–225.
- Boag, P. T. & Van Noordwijk, A. J., 1987. Quantitative genetics. In: *Avian genetics: A population and ecological approach*: 45–78 (F. Cooke & P. A. Buckley, Eds.). Academic Press, London.
- Boere, M., 1976. The significance of the Dutch Waddenzee in the annual life cycle of arctic, subarctic and boreal waders. Part 1. The function as a moulting area. *Ardea*, 64: 210–291.

- Bogliani, G. & Brangi, A., 1990. Abrasion of the status badge in the male Italian Sparrow *Passer italiae*. *Bird Study*, 37: 195–198.
- Borras, A., Cabrera, J., Colome, X. & Senar, J. C., 1993. Sexing fledglings of cardueline finches by plumage color and morphometric variables. *J. Field Ornithol.*, 64: 199–204.
- Borras, A., Cabrera, T., Cabrera, J. & Senar, J. C., 2004. Inter-locality variation in speed of moult in the Citril Finch *Serinus citrinella*. *Ibis*, 146: 14–17.
- Bortolotti, G. R., Negro, J. J., Tella, J. L., Marchant, T. A. & Bird, D. M., 1996. Sexual dichromatism in birds independent of diet, parasites and androgens. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263: 1171–1176.
- Bradbury, J. W. & Davies, N. B., 1987. Relative roles of intra- and intersexual selection. In: *Sexual selection: testing the alternatives*: 143–163 (J. W. Bradbury & M. B. Andersson, Eds.). Wiley, Chichester, UK.
- Brockmann, H. & Völker, O., 1934. Der Gelbe Federfarbstoff des Kanarienvogels (*Serinus canaria canaria* (L.)) und das Vorkommen von Carotinoiden bei Vögeln. *Hoppe–Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie*, 224: 193–215.
- Brodin, A., 1993d. Radio-tilochronology –tracing radioactively labelled food in feathers. *Ornis Scand.*, 24: 167–173.
- Brooks, R. & Couldridge, V., 1999. Multiple Sexual Ornaments Coevolve with Multiple Mating Preferences. *Am. Nat.*, 154: 37–45.
- Brotons, L., 1998. Status signalling in the Coal tit (*Parus ater*): the role of previous knowledge of individuals. *Etología*, 6: 49–52.
- Brown, C. R., 1984. Light-breasted Purple Martins dominate dark-breasted birds in a roost: implications for female mimicry. *Auk*, 101: 162–164.
- Brown, M. B. & Brown, C. R., 1988. Access to winter food resources by bright- versus dull-colored house finches. *Condor*, 90: 729–731.
- Brown, M. E., 1996. Assessing body condition in birds. *Current Ornithology*, 13: 67–135.
- Brush, A. H., 1978. Avian pigmentation. In: *Chemical zoology, vol. X, Aves*: 141–161 (A. H. Brush, Ed.). Academic Press, New York.
- Brush, A. H. & Power, D. M., 1976. House finch pigmentation: carotenoid metabolism and the effect of diet. *Auk*, 93: 725–739.
- Buchanan, K. L., Evans, M. R. & Goldsmith, A. R., 2003. Testosterone, dominance signalling and immunosuppression in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 55: 50–59.
- Burley, N., 1985. The organization of behavior and the evolution of sexually selected traits. In: *Avian monogamy. Ornithology monograph*, 38: 22–44 (P. A. Gowaty & D. W. Mock, Eds.). American Ornithologists Union, Washington DC.
- Burley, N., Krantzberg, G. & Radman, P., 1982. Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Anim. Behav.*, 30: 444–455.
- Burt, E. H., 1979. Tips on wings and other things. In: *The behavioral significance of color*: 75–110 (E. H. Burt, Ed.). Garland STPM Press, New York.
- 1981. The adaptiveness of animal colors. *BioScience*, 31: 723–729.
- 1984. Colour of the upper mandible: an adaptation to reduce reflectance. *Anim. Behav.*, 32: 652–658.
- 1986. An analysis of physical, and optical aspects of avian coloration with emphasis on wood-warblers. *Ornithol. Monogr.*, 38: 1–126.
- 1999. Rules to bird by Gloger's rule and Allen's rule. *Birding*, 31: 362–365.

- Burt, E. H. & Gatz, A. J., 1982. Color convergence: is it only mimetic? *Am. Nat.*, 119: 738–740.
- Burt, E. H. & Ichida, J. M. 1999. Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. *Auk*, 116: 364–372.
- Burt, E. H., Swanson, J. A., Porter, B. A. & Waterhouse, S. M., 1994. Wing-flashing in mockingbirds of the Galápagos Islands. *Wilson Bull.*, 106: 559–562.
- Busse, P., 1984. Key to sexing and ageing of European Passerines. *Beitr. Naturk. Niedersachsens*, 37: 1–224.
- Butcher, G. S. & Rohwer, S. A., 1989. The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. *Current Ornithology*, 6: 51–108.
- Calkins, J. D. & Burley, N. T., 2003. Mate choice for multiple ornaments in the California quail, *Callipepla californica*. *Anim. Behav.*, 65: 69–81.
- Carranza, J., 1994b. *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura, Cáceres.
- 1994a. Sistemas de apareamiento y selección sexual. In: *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*: 363–406 (J. Carranza, Ed.). Universidad de Extremadura, Cáceres.
- Carrascal, L. M., Senar, J. C., Mozetich, I., Uribe, F. & Domènech, J., 1998. Interactions among environmental stress, body condition, nutritional status, and dominance in Great Tits. *Auk*, 115: 727–738.
- Caryl, P. G., 1982. Telling the truth about intentions. *J. theor. Biol.*, 97: 679–689.
- Charlesworth, B., 1987. The heritability of fitness. In: *Sexual selection: testing the alternatives*: 21–40 (J. W. Bradbury & M. B. Andersson, Eds.). Wiley, Chichester.
- Christe, P., Richner, H. & Oppliger, A., 1996. Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behav. Ecol.*, 7: 127–131.
- Chu, P. C., 1994. Historical examination of delayed plumage maturation in the shorebirds (Aves: Charadriiformes). *Evolution*, 48: 327–350.
- Clayton, D. H., 1990. Mate choice in experimentally parasitized Rock Doves: lousy males lose. *Amer. Zool.*, 30: 251–262.
- 1999. Feather-busting bacteria. *Auk*, 116: 302–304.
- Clayton, D. H. & Moore, J., 1997. *Host-Parasite Evolution: general principles and avian models*, Oxford University Press, Oxford.
- Collias, E. C., Collias, N. E., Jacobs, C. H., McAlary, F. & Fujimoto, J. T., 1979. Experimental evidence for facilitation of pair formation by bright color in weaverbirds. *Condor*, 81: 91–93.
- Cordero, P. J., Wetton, J. H. & Parkin, D. T., 1999. Extra-pair paternity and male badge size in the House Sparrow. *J. Avian Biol.*, 30: 97–102.
- Cott, H. B., 1947. The edibility of birds. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 116: 371–524.
- Craig, J. L., Stewart, A. M. & Brown, J. L., 1982. Subordinates must wait. *Z. Tierpsychol.*, 60: 275–280.
- Cronin, H., 1991. *The ant and the peacock*, Cambridge Univ. Press, New York.
- Cuadrado, M., 1995. Female-like plumage does not reduce aggression from adult male Black Redstarts *Phoenicurus ochrurus* in winter. *Ardea*, 83: 431–434.
- Cuervo, J. J., Delope, F. & Møller, A. P., 1996. The function of long tails in female barn swallows (*Hirundo rustica*): An experimental study. *Behav. Ecol.*, 7: 132–136.
- Curio, E., 1976. *The ethology of predation*, Springer-Verlag, Berlin.
- Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D., Partridge, J. C. & Maier, E. J., 1999b. Plumage

- reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *Am. Nat.*, 153: 183–200.
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C. & Bennett, A. T. D., 1999a. UV vision and its functions in birds. In: *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.* (N. Adams & R. Slotow, Eds.). BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Dale, S. & Slagsvold, T., 1995. Female contests for nest sites and mates in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ethology*, 99: 209–222.
- 1996a. Mate choice on multiple cues, decision rules and sampling strategies in female pied flycatchers. *Behaviour*, 133: 903–944.
- 1996b. Plumage coloration and conspicuousness in birds: Experiments with the pied flycatcher. *Auk*, 113: 849–857.
- Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R., 1978. Animal signals: information or manipulation? In: *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*: 282–309 (J. R. Krebs & N. B. Davies, Eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- 1979. Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 205: 489–511.
- De Vries, T., 1976. Prey selection and hunting methods of the Galápagos Hawk, *Buteo galapagoensis*. *Gerfaut*, 66: 3–42.
- Desrochers, A., 1992. Age and foraging success in European blackbirds: variation between and within individuals. *Anim. Behav.*, 43: 885–894.
- Dhondt, A. A., 1979. Summer dispersal and survival of juvenile great tits in southern Sweden. *Oecologia*, 42: 139–157.
- Dhondt, A. A., Tessaglia, D. L. & Slothower, R. L., 1998. Epidemic mycoplasmal conjunctivitis in House Finches from eastern North America. *J. Wildl. Dis.*, 34: 265–280.
- Dolnik, V. R., 1982. *Population ecology of the Chaffinch* (*Fringilla coelebs*), Nauka, Leningrad.
- Domènech, J. & Senar, J. C., 1997. Medición de la condición física de las aves a través de la Ptilocronología. *EtoloGuía*, 15: 37–44.
- Dorst, J., 1976. Los colores de las aves. In: *La vida de las aves*: 75–93 (Anonymous). Ediciones Destino, Barcelona.
- Doucet, S. M. & Montgomerie, R., 2003. Structural plumage colour and parasites in satin bowerbirds *Ptilonorhynchus violaceus*: implications for sexual selection. *J. Avian Biol.*, 34: 237–242.
- Dufva, R. & Allander, K., 1995. Intraspecific variation in plumage coloration reflects immune response in Great Tit (*Parus major*) males. *Funct. Ecol.*, 9: 785–789.
- Dumbacher, J. P., Beehler, B. M., Spande, T. F., Garraffo, H. M. & Daly, J. W., 1992. Homobatrachotoxin in the genus *Pitohui*: Chemical defense in birds? *Science*, 258: 799–801.
- Eaton, M. D. & Lanyon, S. M., 2003. The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270: 1721–1726.
- Eckert, C. G. & Weatherhead, P. J. 1987. Ideal dominance distributions: a test using red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20: 143–152.
- Eeva, T., Lehikoinen, E. & Pohjalainen, T., 1997. Pollution-related variation in food supply and breeding success in two hole-nesting passerines. *Ecology*, 78: 1120–1131.

- Eeva, T., Lehtikainen, E. & Rönkä, M., 1998. Air pollution fades the plumage of the Great Tit. *Funct. Ecol.*, 12: 607–612.
- Ehrlich, P. R., Dobkin, D. S. & Wheye, D., 1986. The adaptive significance of anting. *Auk*, 103: 835–835.
- Ekman, J. B., 1987. Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. *Anim. Behav.*, 35: 445–452.
- 1989. Ecology on non-breeding social systems of Parus. *Wilson Bull.*, 101: 263–288.
- Ekman, J. B. & Askenmo, C. E. H., 1984. Social rank and habitat use in willow tit groups. *Anim. Behav.*, 32: 508–514.
- Ellegren, H. & Staav, R., 1990. Ruggningsflyttning hos blåhaken *Luscinia s. svecica*. *Vår Fågelvärld*, 49: 80–86.
- Emlen, S. T., 1998. Relevance and responsibility in Behavioural Ecology. *ISBE Newsletter* 10: 8–10.
- Endler, J. A., 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biol. J. Linn. Soc.*, 41: 315–352.
- 1991. Interactions between predators and prey. In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*: 169–196 (J. R. Krebs & N. B. Davies, Eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Enoksson, B., 1988. Age- and sex-related differences in dominance and foraging behaviour of nuthatches *Sitta europaea*. *Anim. Behav.*, 36: 231–238.
- Ens, B. J. & Goss-Custard, J. D., 1984. Interference among oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, on the Exe Estuary. *J. Anim. Ecol.*, 53: 217–231.
- 1986. Piping as a display of dominance by wintering Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis*, 128: 382–381.
- Enstrom, D. A., 1992. Breeding season communications hypotheses for delayed plumage maturation in passerines: tests in the orchard oriole, *Icterus spurius*. *Anim. Behav.*, 43: 463–472.
- Evans, M. R., Goldsmith, A. R. & Norris, R. A., 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47: 156–163.
- Evans, M. R. & Hatchwell, B. J., 1992. An experimental study of male adornment in the scarlet-tufted malachite sunbird: II: The role of the elongated tail in mate choice and experimental evidence for a handicap. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 421–427.
- Ficken, M. S., Weise, C. M. & Popp, J. W., 1990. Dominance rank and resource access in winter flocks of Black-capped Chickadees. *Wilson Bull.*, 102: 623–633.
- Ficken, R. W., Matthiae, P. E. & Horwich, R., 1971. Eye marks in vertebrates: aids to vision. *Science*, 173: 936–939.
- Figuerola, J., 1999. A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biol. J. Linn. Soc.*, 67: 1–18.
- Figuerola, J., Domènech, J. & Senar, J. C., 2003. Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Anim. Behav.*, 65: 551–557.
- Figuerola, J., Muñoz, E., Gutiérrez, R. & Ferrer, D., 1999b. Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the Cirl Bunting *Emberiza cirlus*. *Funct. Ecol.*, 13: 594–601.
- Figuerola, J., Pascual, J. & Senar, J. C., 1999a. The use of a colorimeter in field

- studies of Blue Tit *Parus caeruleus* coloration. *Ardea*, 87: 269–275.
- Figuerola, J. & Senar, J. C., 2000. Measurement of plumage badges: an evaluation of methods used in the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 142: 482–484.
- in press. Seasonal changes in plumage coloration in the Great Tit *Parus major*. *Ibis*.
- Fischer, J. R., Stallknecht, D. E., Luttrell, M. P., Dhondt, A. A. & Converse, K. A., 1997. Mycoplasmal conjunctivitis in wild songbirds: the spread of a new contagious disease in a mobile host population. *Emerg. Infect. Dis.*, 3: 69–72.
- Fisher, R. A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Fitze, P. S., Kölliker, M. & Richner, H., 2003. Effects of common origin and common environment on nestling plumage coloration in the great tit (*Parus major*). *Evolution*, 57: 144–150.
- Fitze, P. S. & Richner, H., 2002. Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behav. Ecol.*, 13: 401–407.
- Fitzpatrick, S., 1997. Magpies' tails: damage as an indicator of quality. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 40: 209–212.
- 1998a. Birds' tails as signaling devices: markings, shape, length, and feather quality. *Am. Nat.*, 151: 157–173.
- 1998b. Colour schemes for birds: structural coloration and signals of quality in feathers. *Ann. Zool. Fennici*, 35: 67–77.
- Flegg, J. J. M. & Cox, C. J., 1977. Morphometric studies of a population of Blue and Great Tits. *Ringing & Migration*, 1: 135–140.
- Flood, N., 1984. The adaptive significance of delayed plumage maturation in male northern orioles. *Evolution*, 32: 267–279.
- Folstad, I. & Karter, A. J., 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.*, 139: 603–622.
- Foster, M. S., 1987a. Delayed maturation, neoteny, and social system differences in two Manakins of the genus *Chiroxiphia*. *Evolution*, 41: 547–558.
- Fox, D. L., 1976. *Animal biochromes and structural colours*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Francis, C. M. & Wood, D. S., 1989. Effects of age and wear on wing length of wood-warblers. *J. Field Ornithol.*, 60: 495–503.
- Freedman, B., 1989. *Environmental ecology*. Academic Press, New York.
- Fretwell, S., 1969. Dominance behavior and winter habitat distribution in Juncos (*Junco hyemalis*). *Bird banding*, 40: 1–25.
- Friend, M., 1987. Field guide to wildlife diseases. General field procedures and diseases of migratory birds. *U. S. Fish Wildl. Serv., Resour. Publ.*, 167: 1–225.
- Fugle, G. N. & Rothstein, S. I., 1987. Experiments on the control of deceptive signals of status in White-crowned Sparrows. *Auk*, 104: 188–197.
- Fugle, G. N., Rothstein, S. I., Osenberg, C. W. & McGinley, M. A., 1984. Signals of status in wintering white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Anim. Behav.*, 32: 86–93.
- Ginn, H. B. & Melville, D. S., 1983a. *Moult in birds*. BTO, Tring.
- Glick, B., 1983. Bursa of Fabricius. In: *Avian Biology*: 443–500 (D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes, Eds.). Academic Press, New York.
- González, G., Sorci, G. & Lope, F. de, 1999a. Seasonal variation in the relationship between cellular immune response and badge size in male house sparrows (*Passer*

- domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 46: 117–122.
- González, G., Sorci, G., Møller, A. P., Ninni, P., Haussy, C. & De Lope, F., 1999b. Immunocompetence and condition-dependent sexual advertisement in male house sparrows (*Passer domesticus*). *J. Anim. Ecol.*, 68: 1225–1234.
- González, G., Sorci, G., Smith, L. C. & De Lope, F., 2002. Social control and physiological costs of cheating in status signalling male House Sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, 108: 1–14.
- Gosler, A. G., 1993. *The Great Tit*. Hamlyn, London.
- Götmark, F., 1987. White underparts in gulls function as hunting camouflage. *Anim. Behav.*, 35: 1786–1792.
- 1992. Anti-predator effect of conspicuous plumage in a male bird. *Anim. Behav.*, 44: 51–56.
 - 1993. Conspicuous coloration in male birds is favoured by predation in some species and disfavoured in others. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 253: 143–146.
 - 1994a. Are bright birds distasteful? A re-analysis of H. B. Cott's data on the edibility of birds. *J. Avian Biol.*, 25: 184–197.
 - 1994b. Does a novel bright colour patch increase or decrease predation? Red wings reduce predation risk in European blackbirds. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 256: 83–87.
 - 1995. Black-and-white plumage in male pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) reduces the risk of predation from sparrowhawks (*Accipiter nisus*) during the breeding season. *Behav. Ecol.*, 6: 22–26.
 - 1997. Bright plumage in the magpie: does it increase or reduce the risk of predation? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 40: 41–49.
 - 1999. The importance of non-reproductive functions of bird colouration, especially anti-predator adaptations. In: *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban: 1706–1718* (N. Adams & R. Slotow, Eds.). BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Götmark, F. & Høglfält, A., 1995. Bright male plumage and predation risk in passerine birds: are males easier to detect than females? *Oikos*, 74: 475–484.
- Götmark, F., Post, P., Olsson, J. & Himmelmann, D., 1997. Natural selection and sexual dimorphism: sex-biased sparrowhawk predation favours crypsis in female chaffinches. *Oikos*, 80: 540–548.
- Götmark, F. & Unger, U., 1994. Are conspicuous birds unprofitable prey? field experiments with Hawks and stuffed prey species. *Auk*, 111: 251–262.
- Grafen, A., 1990b. Biological signals as handicaps. *J. theor. Biol.*, 144: 517–546.
- 1990a. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J. theor. Biol.*, 144: 473–516.
- Grant, B. R., 1990. The significance of subadult plumage in Darwin's finches, *Geospiza fortis*. *Behav. Ecol.*, 1: 161–170.
- Grant, B. R. & Grant, P. R., 1987. Mate choice in Darwin's finches. *Biol. J. Linn. Soc.*, 32: 247–270.
- Grant, P. R., 1986. *Ecology and evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton.
- Grasso, M. J., Savalli, U. M. & Mumme, R. L., 1996. Status signalling in Dark-eyed Juncos: perceived status of other birds affects dominance interactions. *Condor*, 98: 636–639.
- Gray, D. A., 1996. Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. *Am. Nat.*, 148: 453–480.

- Grayson, J. & Edmunds, M., 1989. The causes of colour and colour change in caterpillars of the poplar and eyed hawkmoths (*Laothoe populi* and *Smerinthus ocellata*). *Biol. J. Linn. Soc.*, 37: 263–279.
- Grayson, J., Edmunds, M. & Evans, E. H., 1991. Carotenoids and colouration of poplar hawkmoth caterpillars (*Laothoe populi*). *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 457–465.
- Greene, E., Lyon, B. E., Muehter, V. R., Ratcliffe, L., Oliver, S. J. & Boag, P. T., 2000. Disruptive sexual selection for plumage coloration in a passerine bird. *Nature*, 407: 1000–1003.
- Griffith, S. C., Ornborg, J., Russell, A. F., Andersson, S. & Sheldon, B. C., 2003. Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the blue tit. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 1045–1054.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. & Burke, T., 1999. Environmental determination of a sexually selected trait. *Nature*, 400: 358–360.
- Griffith, S. C. & Sheldon, B. C., 2001. Phenotypic plasticity in the expression of sexually selected traits: neglected components of variation. *Anim. Behav.*, 61: 987–993.
- Grill, C. P. & Rush, V. N., 2000. Analysing spectral data: comparison and application of two techniques. *Biol. J. Linn. Soc.*, 69: 121–138.
- Gross, M. R., 1994. The evolution of behavioural ecology. *Trend. Ecol. Evol.*, 9: 358–360.
- Grubb, T. C., 1989b. Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional status. *Auk*, 106: 314–320.
- 1991. A deficient diet narrows growth bars on induced feathers. *Auk*, 108: 725–727.
- 1995. Ptilochronology. A review and prospectus. *Current Ornithology*, 12: 89–114.
- Grubb, T. C. & Cimprich, D. A., 1990. Supplementary food improves the nutritional condition of wintering woodland birds: evidence from ptilochronology. *Ornis Scand.*, 21: 277–281.
- Grubb, T. C. & Yosef, R., 1994. Habitat-specific nutritional condition in Loggerhead Shrikes (*Lanius ludovicianus*): evidence from ptilochronology. *Auk*, 111: 756–759.
- Gustafsson, L., Qvarnström, A. & Sheldon, B. C., 1995. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature*, 375: 311–313.
- Hailman, J. P., 1960. A field study of the mockingbird's wing-flashing behavior and its association with foraging. *Wilson Bull.*, 72: 346–357.
- Hairston, N. G., 1989. *Ecological experiments. Purpose, design and execution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hakkarainen, H., Korpimäki, E., Huhta, E. & Palokangas, P., 1993. Delayed maturation in plumage colour: evidence for the female-mimicry hypothesis in the kestrel. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 33: 247–251.
- Hall, D. O. & Rao, K. K., 1977. *Fotosíntesis*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Hamilton, W. D. & Zuk, M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. *Science*, 218: 384–387.
- Harder, J. D. & Kirkpatrick, R. L., 1994. Physiological methods in wildlife research. In: *Research and management techniques for wildlife and habitats: 275–306* (T. A. Bookhout, Ed.). The Wildlife Society, Bethesda, Md.
- Harper, D. G. C., 1999. Feather mites, pectoral muscle condition, wing length and plumage coloration of passerines. *Anim. Behav.*, 58: 553–562.
- Hartup, B. K., Bickal, J. M., Dhondt, A. A., Ley, D. H. & Kollias, G. V., 2001. Dynamics of conjunctivitis and *Mycoplasma Gallisepticum* infections house finches. *Auk*,

118: 327–333.

- Hasselquist, D., Marsh, J. A., Sherman, P. W. & Wingfield, J. C., 1999. Is avian humoral immunocompetence suppressed by testosterone? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 45: 167–175.
- Hasson, O., 1990. The role of amplifiers in sexual selection: an integration of the amplifying and the Fisherian mechanisms. *Evol. Ecol.*, 4: 277–289.
- 1991. Sexual displays as amplifiers: practical examples with an emphasis on feather decorations. *Behav. Ecol.*, 2: 189–197.
- Hasson, O., Cohen, D. & Shmida, A., 1992. Providing or hiding information: on the evolution of amplifiers and attenuators of perceived quality differences. *Acta Biother.*, 40: 269–283.
- Hauser, M. D. & Nelson, D. A., 1991. "Intentional" signalling in animal communication. *Trend. Ecol. Evol.*, 6: 186–189.
- Hausmann, F., Arnold, K. E., Marshall, N. J. & Owens, I. P. F., 2003. Ultraviolet signals in birds are special. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270: 61–67.
- Hawsey, R. A. & Peterson, D. E., 2002. Fluorescence of yellow budgerigars. *Science*, 296: 655–655.
- Hästad, O., 2003. Plumage colours and the eye of the beholder: the ecology of colour and its perception in birds. PhD Thesis, Uppsala University.
- Hegner, R. E., 1985. Dominance and anti-predator behaviour in blue tits (*Parus caeruleus*). *Anim. Behav.*, 33: 762–768.
- Heindl, M., 2002. Ambient light and the signaling function of bird plumage colors. Ph. D. Thesis, Universität Wien.
- Heinroth, O., 1979. *El estudio de las aves*. Ed. Labor, Barcelona.
- Heywood, J. S., 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution*, 43: 1387–1397.
- Hill, G. E., 1988. The function of delayed plumage maturation in male Black-headed Grosbeaks. *Auk*, 105: 1–10.
- 1989. Late spring arrival and dull plumage: aggression avoidance by yearling males? *Anim. Behav.*, 37: 665–673.
- 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Anim. Behav.*, 40: 563–572.
- 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*, 350: 337–339.
- 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male House Finches. *Auk*, 109: 1–12.
- 1993a. Geographic variation in the carotenoid plumage pigmentation of male house finches (*Carpodacus mexicanus*). *Biol. J. Linn. Soc.*, 49: 63–86.
- 1993b. Male mate choice and the evolution of female plumage coloration in the house finch. *Evolution*, 47: 1515–1525.
- 1994a. House finches are what they eat: a reply to Hudon. *Auk*, 111: 221–225.
- 1994b. Testis mass and subadult plumage in Black-Headed Grosbeaks. *Condor*, 96: 626–630.
- 1995. Ornamental traits as indicators of environmental health. *BioScience*, 45: 25–31.
- 1996a. Redness as a measure of the production cost of ornamental coloration. *Ethol. Ecol. & Evol.*, 8: 157–175.
- 1996b. Subadult plumage in the House Finch and tests of models for the evolution

- of delayed plumage maturation. *Auk*, 113: 858–874.
- 1998a. An easy, inexpensive means to quantify plumage coloration. *J. Field Ornithol.*, 69: 353–363.
 - 1998b. Plumage redness and pigment symmetry in the House Finch. *J. Avian Biol.*, 29: 86–92.
 - 1999. Mate choice, male quality, and carotenoid-based plumage coloration. In: *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban: 1654–1668* (N. Adams & R. Slotow, Eds.). BirdLife South Africa, Johannesburg.
 - 2002. *A red Bird in a Brown Bag*. Oxford University Press, Oxford.
- Hill, G. E. & Brawner, W. R., 1998. Melanin-based plumage coloration in the house finch in unafected by coccidial infection. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 1105–1109.
- Hill, G. E. & Montgomerie, R., 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 258: 47–52.
- Hill, G. E., Montgomerie, R., Roeder, C. & Boag, P., 1994. Sexual selection and cuckoldry in a monogamous songbird: implications for sexual selection theory. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 35: 193–199.
- Hillgarth, N. & Wingfield, J. C., 1997. Parasite-mediated sexual selection: endocrine aspects. In: *Host-parasite evolution: General principles and Avian models: 78–103* (D. H. Clayton & J. Moore, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Hinde, R. A., 1961. Behaviour. In: *Biology and comparative physiology of birds: 373–411* (A. J. Marshall, Ed.). Academic Press, London.
- Hochachka, W. M. & Dhondt, A. A., 2000. Density-dependent decline of host abundance resulting from a new infectious disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97: 5303–5306.
- Hoelzer, G. A., 1989. The good parent process of sexual selection. *Anim. Behav.*, 38: 1067–1078.
- Hogstad, O., 1992. Mate protection in alpha pairs of wintering willow tits, *Parus montanus*. *Anim. Behav.*, 43: 323–328.
- Hogstad, O. & Kroglund, R. T., 1993. The throat badge as a status signal in juvenile male Willow tits *Parus montanus*. *J. Orn.*, 134: 413–423.
- Hoi, H., Schleicher, B. & Valera, F., 1994. Female mate choice and nest desertion in penduline tits, *Remiz pendulinus*: the importance of nest quality. *Anim. Behav.*, 48: 743–746.
- 1996. Nest size variation and its importance for mate choice in penduline tits, *Remit pendulinus*. *Anim. Behav.*, 51: 464–466.
- Holberton, R. L., Able, K. P. & Wingfield, J. C., 1989. Status signalling in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*: plumage manipulations and hormonal correlates of dominance. *Anim. Behav.*, 37: 681–689.
- Hörak, P., 1993. Low fledging success of urban Great Tits. *Ornis Fennica*, 70: 168–172.
- Hörak, P., Ots, I., Vellau, H., Spottiswoode, C. & Møller, A. P., 2001. Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia*, 126: 166–173.
- Hörak, P., Vellau, H., Ots, I. & Møller, A. P., 2000. Growth conditions affect carotenoid-based plumage coloration of great tit nestlings. *Naturwissenschaften*, 87: 460–464.
- Hunt, S., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. & Griffiths, R., 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 451–455.

- Hunt, S., Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D. & Griffiths, R., 1999. Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Anim. Behav.*, 58: 809–815.
- Hurlbert, S. H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological monographs*, 54: 187–211.
- Inouye, C. Y., Hill, G. E., Stradi, R. & Montgomerie, R., 2001. Carotenoid pigments in male house finch plumage in relation to age, subspecies, and ornamental coloration. *Auk*, 118: 900–915.
- Jablonski, P., 1996. Dark habitats and bright birds: warblers may use wing patches to flush prey. *Oikos*, 75: 350–352.
- Jablonski, P. G. & Matyjasiak, P., 2002. Male wing-patch asymmetry and aggressive response to intruders in the common chaffinch (*Fringilla coelebs*). *Auk*, 119: 566–572.
- Jackson, W. M., Rohwer, S. A. & Winnegrad, R. L., 1988. Status signaling is absent within age-and-sex classes of Harris' sparrows. *Auk*, 105: 424–427.
- James, F. C. & McCulloch, C. E., 1985. Data analysis and the design of experiments in ornithology. *Current Ornithology*, 2: 1–63.
- Jawor, J. M., 2003. Multiple ornaments and sexual selection in a socially monogamous passerine, the Northern Cardinal (*Cardinalis cardinalis*). Ph. D. dissertation, Univ. of Dayton, Ohio.
- Jawor, J. M. & Breitwisch, R., 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk*, 120: 249–265.
- Jawor, J. M., Linville, S. U., Beall, S. M. & Breitwisch, R., 2003. Assortative mating by multiple ornaments in northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Behav. Ecol.*, 14: 515–520.
- Järvi, T. & Bakken, M., 1984. The function of the variation in the breast stripe of the Great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.*, 32: 590–596.
- Järvi, T., Walso, O. & Bakken, M., 1987. Status signalling by *Parus major*: an experiment in deception. *Ethology*, 76: 334–342.
- Jehl, J. R., 1990. Aspects of the molt migration. In: *Bird migration*: 102–115 (E. Gwinner, Ed.). Springer Verlag, Berlin.
- Jenkins, K. D., Hawley, D. M., Farabaugh, C. S. & Cristol, D. A., 2001. Ptilochronology reveals differences in condition of captive white-throated sparrows. *Condor*, 103: 579–586.
- Jenni, L. & Winkler, R., 1994a. *Moult and ageing of European Passerines*. Academic Press, London.
- Johnson, K., Dalton, R. & Burley, N., 1993. Preferences of female American goldfinches (*Carduelis tristis*) for natural and artificial male traits. *Behav. Ecol.*, 4: 138–143.
- Johnstone, R. A., 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biol. Rev.*, 70: 1–65.
- Johnstone, R. A. & Grafen, A., 1993. Dishonesty and the handicap principle. *Anim. Behav.*, 46: 759–764.
- Johnstone, R. A. & Norris, K. J., 1993. Badges of status and the cost of aggression. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32, 127–134.
- Jones, I. L., 1990. Plumage variability functions for status signalling in least auklets. *Anim. Behav.*, 39: 967–975.
- Jones, I. L. & Hunter, F. M., 1993. Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature*, 362: 238–239.

- Kamil, A. C., 1988. Experimental design in ornithology. *Current Ornithology*, 5: 313–346.
- Karlsen, R. & Slagsvold, T., 1997. Aggression of female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* towards caged conspecific female intruders. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus*, 20: 39–47.
- Kepler, G., 1990. *Design and analysis. A researcher's handbook*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Ketterson, E. D., 1979. Status signaling in Dark-eyed juncos. *Auk*, 96: 94–99.
- Keys, G. C. & Rothstein, S. I., 1991. Benefits and costs of dominance and subordination in white-crowned sparrows and the paradox of status signalling. *Anim. Behav.*, 42: 899–912.
- Keyser, A. J. & Hill, G. E., 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 771–777.
- 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav. Ecol.*, 10: 202–209
- Kirkpatrick, C. E., Robinson, S. K. & Kitron, U. D., 1991. Phenotypic correlates of blood parasitism in the common grackle. In: *Bird-parasite interactions. Ecology, evolution and behaviour*: 344–358 (J. E. Loye & M. Zuk, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Kirkpatrick, M., 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 43–70.
- Kirkpatrick, M., Price, T. & Arnold, S. J., 1990. The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution*, 44: 180–193.
- Kirkpatrick, M. & Ryan, M. J., 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350: 33–38.
- Kodric-Brown, A. & Brown, J. H., 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *Am. Nat.*, 124: 309–323.
- Kose, M. & Møller, A. P., 1999. Sexual selection, feather breakage and parasites: the importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 45: 430–436.
- Krebs, C. J., 1989a. *Ecological methodology*. Harper Collins, New York.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B., 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kushlan, J. A., 1977. The significance of plumage colour in the formation of feeding aggregations of ciconiiforms. *Ibis*, 119: 361–364.
- Lack, D., 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon, Oxford.
- 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Landmann, A. & Kollinsky, C., 1995a. Age and plumage related territory differences in male black redstarts: The (non)-adaptive significance of delayed plumage maturation. *Ethol. Ecol. & Evol.*, 7: 147–167.
- 1995b. Territory defence in black redstarts, *Phoenicurus ochruros*: Effects of intruder and owner age? *Ethology*, 101: 121–129.
- Lawton, M. F. & Lawton, R. O., 1986. Heterochrony, deferred breeding, and avian sociality. *Current Ornithology*, 3: 187–222.
- Lehner, P. N., 1979. *Handbook of ethological methods*. Garland STPM Press, NY.
- Lemel, J. & Wallin, K., 1993. Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the great tit, *Parus major* L. *Anim. Behav.*, 45: 549–558.

- Lifjeld, J. T. & Slagsvold, T., 1988. Female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* choose male characteristics in homogeneous habitats. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22: 27–36.
- Linville, S. U., Breitwisch, R. & Schilling, A. J., 1998. Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. *Anim. Behav.*, 55: 119–127.
- Lochmiller, R. L., 1995. Testing the immunocompetence handicap theory. *Trend. Ecol. Evol.*, 10: 372–373.
- Loehle, C., 1987. Hypothesis testing in ecology: psychological aspects and the importance of theory maturation. *Quart. Rev. Biol.*, 62: 397–409.
- Lott, D. F., 1991. *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Loye, J. E. & Zuk, M., 1991. *Bird–Parasite Interactions: ecology, evolution and behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- Lozano, G. A. & Handford, P. T., 1995. A test of an assumption of delayed plumage maturation hypothesis using female Tree Swallows. *Wilson Bull.*, 107: 153–164.
- Lundberg, A. & Alatalo, R. V., 1992. *The Pied Flycatcher*. T. & A. D. Poyser, London.
- Lyon, B. E. & Montgomerie, R. D., 1985. Conspicuous plumage in birds: sexual selection or unprofitable prey? *Anim. Behav.*, 33: 1038–1040.
- 1986. Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signaling by subordinate males? *Evolution*, 40: 605–615.
- Maccarone, A. D., 1987. Age–class differences in the use of food sources by European Starlings. *Wilson Bull.*, 99: 699–704.
- MacDougall, A. K. & Montgomerie, R., 2003. Assortative mating by carotenoid–based plumage colour: a quality indicator in American goldfinches, *Carduelis tristis*. *Naturwissenschaften*, 90: 464–467.
- Magnhagen, C., 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *Trend. Ecol. Evol.*, 6: 183–185.
- Marchetti, K., 1997. The adaptive significance of colour patterns in the Old World leaf warblers, genus *Phylloscopus*. *Oikos*, 79: 410–412.
- Marler, P., 1956. Studies of fighting in Chaffinches. (3) Proximity as a cause of aggression. *Brit. J. Anim. Behaviour*, 4: 23–30.
- Martin, P. & Bateson, P., 1993. *Measuring behaviour; an introductory guide*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Martin, T. E. & Badyaev, A. V., 1996. Sexual dichromatism in birds: importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution*, 50: 2454–2460.
- Martínez, J. G., 1998. El Fingerprinting: un método molecular aplicado al estudio de las estrategias reproductoras. *EtoloGuía*, 16: 37–46.
- Maxwell, S. E. & Delany, H. D., 1990. *Designing experiments and analysing data*. Wadsworth Publishing Co., Belmont, California.
- Maynard Smith, J., 1976. Sexual selection and the handicap principle. *J. Theor. Biol.*, 57: 239–242.
- 1978. The handicap principle: A comment. *J. theor. Biol.*, 70: 251–252.
- 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. & Harper, D., 2003. *Animal signals*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- 1988. The evolution of aggression: can selection generate variability? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 319: 557–570.
- McCleery, R. H. & Perrins, C. M., 1991. The effects of predation on the numbers of

- Great Tits *Parus major*. In: *Bird population studies: Relevance to conservation and management*: 129–147 (C. M. Perrins, J. D. Lebreton & G. J. M. Hirons, Eds.). Oxford Univ. Press, Oxford.
- McClure, H. E., 1984. *Bird Banding*. Boxwood Press, Pacific Grove.
- 1989. Epizootic lesions of House Finches in Ventura county, California. *J. Field Ornithol.*, 60: 421–430.
- McDonald, D. B., 1993. Delayed plumage maturation and orderly queues for status: a manakin mannequin experiment. *Ethology*, 94: 31–45.
- McGraw, K. J., Dale, J. & Mackillop, E. A., 2003. Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 53: 116–122.
- McGraw, K. J. & Hill, G. E., 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 1525–1531.
- 2001. Carotenoid access and intraspecific variation in plumage pigmentation in male American Goldfinches (*Carduelis tristis*) and Northern Cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Funct. Ecol.*, 15: 732–739.
- Mentis, M. T. 1988. Hypothetico-deductive and inductive approaches in ecology. *Funct. Ecol.*, 2: 5–14.
- Merila, J., Sheldon, B. C. & Lindström, K., 1999. Plumage brightness in relation to haematozoan infections in the greenfinch *Carduelis chloris*: Bright males are a good bet. *Ecoscience*, 6: 12–18.
- Mester, H. & Prünste, W., 1982. Die "sektorale" postjuvenile handschwingenmauser der carduelinen in südeuropa. *J. Orn.*, 123: 381–399.
- Metcalfe, N. B. & Ure, S. E., 1995. Diurnal variation in flight performance and hence potential predation risk in small birds. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 261: 395–400.
- Millikan, G. C., Gaddis, P. & Pulliam, H. R., 1985. Interspecific dominance and the foraging behaviour of juncos. *Anim. Behav.*, 33: 428–435.
- Minolta Corporation, L., 1994. *Precise color communication: color control from feeling to instrumentation*. Minolta Corporation Ltd., Osaka.
- Møller, A. P., 1987a. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Anim. Behav.*, 35: 1637–1644.
- 1987b. Social control of deception among status signalling House sparrows *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20: 307–311.
- 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 332: 640–642.
- 1989. Natural and sexual selection on a plumage signal of status and on morphology in house sparrows, *Passer domesticus*. *J. Evol. Biol.*, 2: 125–140.
- 1990a. Effects of a haematophagous mite on the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Evolution*, 44: 771–784.
- 1990b. Male tail length and female mate choice in the monogamous swallow *Hirundo rustica*. *Anim. Behav.*, 39: 458–465.
- 1990c. Sexual behaviour is related to badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 23–29.
- 1991a. Sexual ornament size and the cost of fluctuating asymmetry. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 243: 59–62.
- 1991b. Parasites, sexual ornaments, and mate choice in the barn swallow. In:

- Bird-parasite interactions. Ecology, evolution and behaviour*: 328–343 (J. E. Loye & M. Zuk, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- 1991c. Sexual selection in monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size. *Evolution*, 45: 1823–1836.
 - 1992a. Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). II. Mechanisms of sexual selection. *J. Evol. Biol.*, 5: 603–624.
 - 1992b. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature*, 357: 238–240.
 - 1992c. Frequency of female copulations with multiple males and sexual selection. *Am. Nat.*, 139: 1089–1101.
 - 1993. Morphology and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica* in Chernobyl, Ukraine. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 252: 51–57.
 - 1994. *Sexual selection and the Barn Swallow*. Oxford Univ. Press, Oxford.
 - 1995. Hormones, handicaps and bright birds. *Trend. Ecol. Evol.*, 10: 121.
- Møller, A. P., Allander, K. & Dufva, R., 1990. Fitness effects of parasites on Passerine birds: a review. In: *Population biology of Passerine birds: an integrated approach*: 1–269 (J. Blondel, A. Gosler, J. D. Lebreton & R. McCleery, Eds.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Møller, A. P., Biard, C., Blount, J. D., Houston, D. C., Ninni, P., Saino, N. & Surai, P. F., 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian & Poult. Biol. Rev.*, 11: 137–159.
- Møller, A. P., Kimball, R. T. & Erritzoe, J., 1996. Sexual ornamentation, condition, and immune defence in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 39: 317–322.
- Møller, A. P., Magnhagen, C., Ulfstrand, A. & Ulfstrand, S., 1995. Phenotypic quality and molt in the barn swallow, *Hirundo rustica*. *Behav. Ecol.*, 6: 242–249.
- Møller, A. P. & Swaddle, J. P., 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Møller, A. P. & Thornhill, R., 1998. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Anim. Behav.*, 55: 1507–1515.
- Montgomerie, R. D. & Lyon, B. E., 1986. Does longevity influence the evolution of delayed plumage maturation in passerine birds? *Am. Nat.*, 128: 930–936.
- Montgomerie, R., Lyon, B. & Holder, K., 2001. Dirty ptarmigan: behavioral modification of conspicuous male plumage. *Behav. Ecol.*, 12: 429–438.
- Mountjoy, D. J. & Robertson, R. J., 1988. Why are Waxwings "waxy"? Delayed plumage maturation in the Cedar Waxwing. *Auk*, 105: 61–69.
- Muehter, V. R., Greene, E. & Ratcliffe, L., 1997. Delayed plumage maturation in Lazuli buntings: tests of the female mimicry and status signalling hypotheses. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 41: 281–290.
- Mulvihill, R. S., 1993. Using wing molt to age Passerines. *N. Am. Bird Bander*, 18: 1–10.
- Muma, K. E. & Weatherhead, P. J., 1989. Male traits expressed in females: direct or indirect sexual selection? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 23–31.
- Nakamura, H., 1979. Summer concentrations and moult in the oriental Greenfinch *Carduelis sinica*. *Tori*, 28: 1–28.
- Negro, J. J., Margalida, A., Hiraldo, F. & Heredia, R., 1999. The function of the cosmetic coloration of bearded vultures: when art imitates life. *Anim. Behav.*, 58: F14–F17.

- Negro, J. J., Margalida, A., Torres, M. J., Grande, J. M., Hiraldo, F. & Heredia, R., 2002. Iron oxides in the plumage of bearded vultures. Medicine or cosmetics? *Anim. Behav.*, 64: F5–F7.
- Newton, I., 1972. *Finches*. Collins, London.
- 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego.
- Ninni, P., 2003. La fonction des caroténoïdes chez les hirondelles de cheminée (*Hirundo rustica*). These de Doctorat, Université Paris 6.
- Nolan, P. M., Hill, G. E. & Stoehr, A. M., 1998. Sex, size, and plumage redness predict house finch survival in an epidemic. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 961–965.
- Norris, K. J., 1990b. Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26: 129–138.
- 1990a. Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 275–281.
- 1993. Heritable variation in a plumage indicator of viability in male great tits *Parus major*. *Nature*, 362: 537–539.
- Olson, V. A., 1996. Coccidia and sexual selection in the American Goldfinch (*Carduelis tristis*): a test of the Hamilton–Zuk Hypothesis. Master of Science Thesis, University of Guelph.
- Olson, V. A. & Owens, I. P. F., 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trend. Ecol. Evol.*, 13: 510–514.
- Osorio, D. & Ham, A. D., 2002. Spectral reflectance and directional properties of structural coloration in bird plumage. *J. Evol. Biol.*, 205: 2017–2027.
- Owens, I. P. F. & Hartley, I. R., 1991. "Trojan sparrows": evolutionary consequences of dishonest invasion for the badges–of–status model. *Am. Nat.*, 138: 1187–1205.
- Owens, I. P. F. & Short, R. V., 1995. Reply from I. P. F. Owens and R. V. Short. *Trend. Ecol. Evol.*, 10: 121–122.
- Örnberg, J., 2002. Ultraviolet coloration and colour communication in blue tits *Parus caeruleus*. Ph. D. Thesis, Göteborg University.
- Palokangas, P., Korpimäki, E., Hakkarainen, H., Huhta, A., Tolonen, P. & Alatalo, R. V., 1994. Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Anim. Behav.*, 47: 443–448.
- Parker, T. H., Stansberry, B. M., Becker, C. D. & Gipson, P. S., 2003. Do melanin– or carotenoid–pigmented plumage ornaments signal condition and predict pairing success in the kentucky warbler? *Condor*, 105: 663–671.
- Parrish, J. D., Whitman, M. L. & Comings, S. B., 1994. A Facilitated Method for Collection of Fecal Samples from Mist–netted Birds. *N. Am. Bird Bander*, 19: 49–51.
- Parsons, J. & Baptista, L. F., 1980. Crown coloration and dominance in the White–crowned Sparrow. *Auk*, 97: 807–815.
- Pärt, T. & Qvarnström, A., 1997. Badge size in collared flycatchers predicts outcome of male competition over territories. *Anim. Behav.*, 54: 893–899.
- Partali, V., Liaaen–Jensen, S., Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T., 1987. Carotenoids in food chain studies –II. The food chain of *Parus* spp. monitored by carotenoid analysis. *Comp. Biochem. Physiol.*, 87B: 885–888.
- Payne, R. B., 1982. Ecological consequences of song matching: breeding success and intraspecific song mimicry in Indigo Buntings. *Ecology*, 63: 401–411.
- Pearn, S. M., Bennett, A. T. D. & Cuthill, I. C., 2001. Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proc. R. Soc.*

- Lond. B*, 268: 2273–2279.
- Perrins, C. M., Lebreton, J. D. & Hiron, G. J. M., 1991. *Bird population studies: relevance to conservation and management*, Oxford Univ. Press, Oxford.
- Petrie, M., 1993. Do peacock's trains advertise age? *J. Evol. Biol.*, 6: 443–448.
- Petrie, M., Hall, M., Halliday, T., Budgey, H. & Pierpoint, C., 1992. Multiple mating in a lekking bird: Why do peahens mate with more than one male and with the same male more than once? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 31: 349–358.
- Petrie, M., Halliday, T. & Sanders, C., 1991. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Anim. Behav.*, 41: 323–331.
- Petrie, M. & Kempenaers, B., 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trend. Ecol. Evol.*, 13: 52–58.
- Petrie, M. & Williams, A., 1993. Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 251: 127–131.
- Piersma, T., Dekker, M. & Damste, J. S. S., 1999. An avian equivalent of make-up? *Ecol. Letters*, 2: 201–203.
- Poiani, A., Goldsmith, A. R. & Evans, M. R., 2000. Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47: 230–242.
- Polo, V. & Carrascal, L. M., 1998. Relación entre la condición invernal y la capacidad de regenerar plumas en el Carbonero Garrapinos *Parus ater*. *Ardeola*, 45: 201–211.
- Popper, K. R., 1959. *The logic of scientific discovery*. Basic Books, New York.
- 1968. *Conjectures and refutations: The growth of scientific knowledge*. Harper, New York.
- Potter, E. F., 1985. Anting antics. *The Living Bird Quarterly*, 4: 12–15.
- Potter, E. F. & Hauser, D. C., 1974. Relationship of anting and sunbathing to molting in wild birds. *Auk*, 91: 537–563.
- Potti, J., 1993. A male trait expressed in female pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*: the white forehead patch. *Anim. Behav.*, 45: 1245–1247.
- Potti, J. & Merino, S., 1996. Decreased levels of blood trypanosome infection correlate with female expression of a male secondary sexual trait: implications for sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263: 1199–1204.
- Potti, J. & Montalvo, S., 1991. Male colour variation in Spanish Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Ibis*, 133: 293–299.
- Poulton, E. H., 1890. *The colours of animals*. Kegan Paul, Trench, Trübner, & Co, London.
- Pöysä, H., 1988. Feeding consequences of the dominance status in Great Tit *Parus major* groups. *Ornis Fennica*, 65: 69–75.
- Price, T. D., 1984. Sexual selection on body size, territory and plumage variables in a population of Darwin's finches. *Evolution*, 38: 327–341.
- Price, T. D., Schluter, D. & Heckman, N. E. 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biol. J. Linn. Soc.*, 48: 187–211.
- Procter-Gray, E., 1991. Female-like plumage of subadult male American Redstarts does not reduce aggression from other males. *Auk*, 108: 872–879.
- Procter-Gray, E. & Holmes, R. T., 1981. Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male american redstarts: tests of two hypotheses. *Evolution*, 35: 742–751.
- Promislow, D. E. L., Montgomerie, R. D. & Martin, T. E., 1994. Sexual selection and

- survival in north american waterfowl. *Evolution*, 48: 2045–2050.
- 1992. Mortality costs of sexual dimorphism in birds. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 250: 143–150.
- Prum, R. O., 1999. The anatomy and physics of avian structural colours. In: *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban*: 1633–1653 (N. Adams & R. Slotow, Eds.). BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Pryke, S. R., 2003. Sexual selection and plumage ornamentation in Widowbirds. Ph. D. Thesis, Göteborg Univ.
- Pryke, S. R., Andersson, S. & Lawes, M., 2001. Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution*, 55: 1452–1463.
- Pryke, S. R., Andersson, S., Lawes, M. J. & Piper, S. E., 2002. Carotenoid status signaling in captive and wild red-collared widowbirds: independent effects of badge size and color. *Behav. Ecol.*, 13: 622–631.
- Pyle, P., Howell, S. N. G., Yunick, R. P. & DeSante, D. F., 1987. *Identification guide to North American Passerines*. Slate Creek Press, Bolinas.
- Quinn, J. F. & Dunham, A. E., 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. *Am. Nat.*, 122: 602–617.
- Qvarnström, A., 1997. Experimentally increased badge size increases male competition and reduces parental care in the collared flycatcher. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 1225–1231.
- 1998. Sexual selection in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). A life-history perspective. Ph. D. Thesis, Uppsala University.
- 2000. Genotype-by-environment interactions in the determination of the size of a secondary sexual character in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Evolution*, 53: 1564–1572.
- 2001. Context-dependent genetic benefits from mate choice. *Trend. Ecol. Evol.*, 16: 5–7.
- Qvarnström, A. & Forsgren, E., 1998. Should females prefer dominant males? *Trend. Ecol. Evol.*, 13: 498–501.
- Ralph, C. J. & Pearson, C. A., 1971. Correlation of age, size of territory, plumage and breeding success in White-crowned Sparrows. *Condor*, 73: 77–80.
- Redondo, T., 1994. Comunicación: teoría y evolución de las señales. In: *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*: 255–297 (J. Carranza, Ed.). Universidad de Extremadura, Cáceres.
- Reid, J. B., 1984. Bird coloration: predation, conspicuousness and the unprofitable prey model. *Anim. Behav.*, 32: 294–295.
- Repentigny, Y., Ouellet, H. & McNeil, R., 1997. Quantifying conspicuousness and sexual dimorphism of the plumage in birds: a new approach. *Can. J. Zool.*, 75: 1972–1981.
- Ripoll, J., Saldana, J. & Senar, J. C. (2004). Evolutionary stable transition rates in a stage-structured model. An application to the analysis of size distributions of badges of social status. *Mathematical Biosciences*, 190: 145–181.
- Ritchison, G., 1985. Plumage variability and social status in captive male House sparrows. *Kentucky Warbler*, 61: 39–42.
- Rohde, P. A., Johnsen, A. & Lifjeld, J. T., 1999. Female plumage coloration in the Bluethroat: no evidence for an indicator of maternal quality. *Condor*, 101: 96–104.

- Rohwer, S., 1978. Passerine subadult plumages and the deceptive acquisition of resources: Test of a critical assumption. *Condor*, 80: 173–179.
- Rohwer, S. & Niles, D. M., 1979. The subadult plumage of Purple Martins: variability, female mimicry and recent evolution. *Z. Tierpsychol.*, 51: 282–300.
- Rohwer, S. A., 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution*, 29: 593–610.
- 1977. Status signaling in Harris sparrows : some experiments in deception. *Behaviour*, 61: 107–129.
 - 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *Amer. Zool.*, 22: 531–546.
 - 1983. Testing the female mimicry hypothesis of delayed plumage maturation: a comment on Procter–Gray and Holmes. *Evolution*, 37: 421–423.
 - 1986. A previously unknown plumage of first–year Indigo Buntings and theories of delayed plumage maturation. *Auk*, 103: 281–292.
- Rohwer, S. A. & Butcher, G. S., 1988. Winter versus summer explanations of delayed plumage maturation in temperate passerine birds. *Am. Nat.*, 131: 556–572.
- Rohwer, S. A., Fretwell, S. D. & Niles, D. M., 1980. Delayed maturation in Passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *Am. Nat.*, 115: 400–437.
- Rohwer, S. A., Klein, W. P. & Herad, S., 1983. Delayed plumage maturation and the presumed prealternate molt in american redstarts. *Wilson Bull.*, 95: 199–208.
- Rohwer, S. A. & Manning, J., 1990. Differences in timing and number of molts for Baltimore and Bullock's Orioles: implications to hybrid fitness and theories of delayed plumage maturation. *Condor*, 92: 125–140.
- Rohwer, S. A. & Rohwer, F. C., 1978. Status signalling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved. *Anim. Behav.*, 26: 1012–1022.
- Rohwer, S. A. & Roskaff, E., 1989. Results of dyeing male yellow–headed blackbirds solid black: implications for the arbitrary identity badge hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25: 39–48.
- Roper, T. J., 1986. Badges of status in avian societies. *New Scient.*, 109: 38–40.
- Rosenberg, D. M. & Resh, V. H., 1993. *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*, Chapman and Hall, New York.
- Rothery, P. & Newton, I., 2002. A simple method for estimating timing and duration of avian primary moult using field data. *Ibis*, 144: 526–528.
- Roulin, A., Richner, H. & Ducrest, A. L. 1998. Genetic, environmental, and condition–dependent effects on female and male ornamentation in the barn owl *Tyto alba*. *Evolution*, 52: 1451–1460.
- Ryan, M. J., 1990. Sensory systems, sexual selection, and sensory exploitation. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 7: 157–195.
- 1997. Sexual selection and mate choice. In: *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*: 179–202 (J. R. Krebs & N. B. Davies, Eds.). Blackwell Science, Oxford.
- Rytkönen, S., Kuokkanen, P., Hukkanen, M. & Huhtala, K., 1998. Prey selection by Sparrowhawks *Accipiter nisus* and characteristics of vulnerable prey. *Ornis Fennica*, 75: 77–87.
- Saetre, G. P., Dale, S. & Slagsvold, T., 1994. Female pied flycatchers prefer brightly coloured males. *Anim. Behav.*, 48: 1407–1416.
- Saetre, G. P., Fossnes, T. & Slagsvold, T., 1995. Food provisioning in the pied flycatcher: do females gain direct benefits from choosing bright–coloured males?

- J. Anim. Ecol.*, 64: 21–30.
- Saetre, G. P. & Slagsvold, T., 1996. The significance of female mimicry in male contests. *Am. Nat.*, 147: 981–995.
- Saino, N., Bolzern, A. M. & Møller, A. P., 1997. Immunocompetence, ornamentation, and viability of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 549–552.
- Saino, N. & Møller, A. P., 1996. Sexual ornamentation and immunocompetence in the barn swallow. *Behav. Ecol.*, 7: 227–232.
- Saino, N., Møller, A. P. & Bolzern, A. M., 1995. Testosterone effects on the immune system and parasite infestations in the barn swallow (*Hirundo rustica*): An experimental test of the immunocompetence hypothesis. *Behav. Ecol.*, 6: 397–404.
- Saks, L., McGraw, K. & Hörak, P., 2003a. How feather colour reflects its carotenoid content. *Funct. Ecol.*, 17: 555–561.
- Saks, L., Ots, I. & Hörak, P., 2003b. Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia*, 134: 301–307.
- Salomonsen, F., 1968. The moult migration. *Wildfowl*, 19: 5–24.
- Savalli, U. M., 1995. The evolution of bird coloration and plumage elaboration. A review of hypotheses. *Current Ornithology*, 12: 141–190.
- Schein, M. W., 1975. *Social hierarchy and dominance*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg.
- Scheiner, S. M. & Gurevitch, J., 1993a. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, New York.
- Schjelderup-Ebbe, T., 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Z. Psychol.*, 88: 225–252.
- Schmidt, K. H. & Einloft-Achenbach, H., 1984. Können isolierte Meisenpopulationen in Städten ihren Bestand erhalten? *Vogelwelt*, 105: 97–105.
- Selander, R. K., 1965. On mating systems and sexual selection. *Am. Nat.*, 99: 129–141.
- 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In: *Sexual selection and the descent of man*. (B. G. Campbell, Ed.). Aldine, Chicago.
- Senar, J. C., 1994. Vivir y convivir: la vida en grupos sociales. In: *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*: 205–233 (J. Carranza, Ed.). Univ. of Extremadura, Cáceres.
- 1999a. La medición de la repetibilidad y el error de medida. *EtoloGuía*, 17: 53–64.
- 1999b. Plumage coloration as a signal of social status. In: *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban*: 1669–1686 (N. Adams & R. Slotow, Eds.). BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Senar, J. C., Burton, P. J. K. & Metcalfe, N. B., 1992. Variation in the nomadic tendency of a wintering finch *Carduelis spinus* and its relationship with body condition. *Ornis Scand.*, 23: 63–72.
- Senar, J. C. & Camerino, M., 1998. Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265: 1515–1520.
- Senar, J. C., Camerino, M., Copete, J. L. & Metcalfe, N. B., 1993. Variation in black bib of the Eurasian Siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *Auk*, 110: 924–927.
- Senar, J. C., Camerino, M. & Metcalfe, N. B., 1990a. Familiarity breeds tolerance:

- the development of social stability in flocking Siskins (*Carduelis spinus*). *Ethology*, 85: 13–24.
- 1994c. Using correspondence analysis to generate cardinal dominance ranks. *Etología*, 4: 69–75.
- Senar, J. C. & Conroy, M., 2004. Multi–state analysis of the impacts of avian pox on a population of Serins (*Serinus serinus*): the importance of estimating recapture rates. *Anim. Biodiv. Conserv.*, 27.1 (in press).
- Senar, J. C., Copete, J. L. & Domènech, J., 1994. The use of decoys to trap birds and associated biases: an example in the Siskin *Carduelis spinus*. *Butll. GCA*, 11: 23–30.
- Senar, J. C., Copete, J. L. & Martin, A. J., 1998a. Behavioural and morphological correlates of variation in the extent of postjuvenile moult in the Siskin *Carduelis spinus*. *Ibis*, 140: 661–669.
- Senar, J. C., Copete, J. L. & Metcalfe, N. B., 1990b. Dominance relationships between resident and transient wintering Siskins. *Ornis Scand.*, 21: 129–132.
- Senar, J. C. & Corbera, E., 1980. Sobre la depredació de nius de *Serinus serinus* per formigues. *Acta Grup Autònom de Manresa, Inst. Cat. Hist. Nat.*, 2: 115.
- Senar, J. C. & Domènech, J. (in prep). The depressed quality of suburban habitat for the Great tit: evidence from Ptilochronology.
- Senar, J. C., Domènech, J. & Camerino, M. (in press). Female siskins choose mates by the size of the yellow wing stripe. *Behav. Ecol. Sociobiol.*
- Senar, J. C., Domènech, J., Carrascal, L. M. & Moreno, E., 1997. A funnel trap for the capture of tits. *Butll. G.C.A.*, 14: 17–24.
- Senar, J. C., Domènech, J. & Conroy, M. J., 1998b. Sexing Serin *Serinus serinus* fledglings by plumage colour and morphometric variables. *Ornis Svecica*, 8: 17–22.
- Senar, J. C. & Escobar, D., 2002. Carotenoid derived plumage coloration in the siskin *Carduelis spinus* is related to foraging ability. *Avian Science*, 2: 19–24.
- Senar, J. C., Figuerola, J. & Domènech, J., 2003. Plumage coloration and nutritional condition in the Great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften*, 90: 234–237.
- Senar, J. C., Figuerola, J. & Pascual, J., 2002. Brighter yellow blue tits make better parents. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269: 257–261.
- Senar, J. C. & Metcalfe, N. B., 1988. Differential use of local enhancement for finding food by resident and transient siskins. *Anim. Behav.*, 36: 1549–1550.
- Seutin, G., 1994. Plumage redness in redpoll finches does not reflect hemoparasitic infection. *Oikos*, 70: 280–286.
- Sheldon, B. C., 1994. Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra–pair copulations by female birds. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 257: 25–30.
- Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Örnborg, J. & Sendecka, J., 1999. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, 402: 874–877.
- Sheldon, B. C., Merilä, J., Qvarnström, A., Gustafsson, L. & Ellegren, H., 1997. Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 297–302.
- Sheldon, B. C. & Verhulst, S., 1997. Reply from B. C. Sheldon and V. Verhulst. *Trend. Ecol. Evol.*, 12: 68.
- Shields, W. M., 1977. The social significance of avian winter plumage variability: a comment. *Evolution*, 31: 905–907.
- Siikamäki, P., Hovi, M. & Rätti, O., 1994. A trade–off between current reproduction

- and moult in the Pied Flycatcher –an experiment. *Funct. Ecol.*, 8: 587–593.
- Siitari, H., Honkavaara, J., Huhta, E. & Viitala, J., 2002. Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.*, 63: 97–102.
- Silver, R., Zhuang, X. X. & Silverman, A. J., 1996. Immunocompetence, mast cells and sexual behaviour. *Ibis*, 138: 101–111.
- Skarstein, F. & Folstad, I., 1996. Sexual dichromatism and the immunocompetence handicap: an observational approach using Arctic charr. *Oikos*, 76: 359–367.
- Slagsvold, T., 1986. Nest site settlement by the Pied Flycatcher: does the female choose her mate for the quality of his house or himself? *Ornis Scand.*, 17: 210–220.
- 1993. Female–female aggression and monogamy in Great Tits *Parus major*. *Ornis Scand.*, 24: 155–158.
- Slagsvold, T., Amundsen, T., Dale, S. & Lampe, H., 1992. Female–female aggression explains polyterritoriality in male pied flycatchers. *Anim. Behav.*, 43: 397–408.
- Slagsvold, T. & Dale, S., 1995. Polygyny and female aggression in the pied flycatcher: A comment on Ratti et al. *Anim. Behav.*, 50: 847–849.
- Slagsvold, T., Dale, S. & Kruszewicz, A., 1995. Predation favours cryptic coloration in breeding male pied flycatchers. *Anim. Behav.*, 50: 1109–1121.
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T., 1985. Variation in plumage colour of the Great Tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *J. Zool. Lond.*, 206: 321–328.
- 1992. Plumage color is a condition–dependent sexual trait in male Pied Flycatchers. *Evolution*, 46: 825–828.
- Slagsvold, T. & Saetre, G. P., 1991b. Evolution of plumage color in male pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): evidence for female mimicry. *Evolution*, 45: 910–917.
- Slotow, R., Alcock, J. & Rothstein, S. I., 1993. Social status signalling in white–crowned sparrows: an experimental test of the social control hypothesis. *Anim. Behav.*, 46: 977–989.
- Smith, H. G. & Montgomerie, R., 1991. Sexual selection and the tail ornaments of North American barn swallows. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28: 195–201.
- Stephanie, M. D., 2002. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the Blue–black grassquit. *Condor*, 104: 30–38.
- Stradi, R., 1998. *The colour of flight: carotenoids in bird plumage*. Solei Gruppo Editoriale Informatico, Milan.
- Stradi, R., Celentano, G. & Nava, D., 1995a. Separation and identification of carotenoids in bird's plumage by high–performance liquid chromatography–diode–array detection. *J. Chromatogr. B*, 670: 337–348.
- Stradi, R., Celentano, G., Rossi, E., Rovati, G. & Pastore, M., 1995b. Carotenoids in bird plumage—I. The carotenoid pattern in a series of Palearctic Carduelinae. *Comp. Biochem. Physiol.*, 110: 131–143.
- Stradi, R., Hudon, J., Celentano, G. & Pini, E., 1998. Carotenoids in bird plumage: the complement of yellow and red pigments in true woodpeckers (Picinae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 120: 223–230.
- Stradi, R., Pini, E. & Celentano, G., 2001. The chemical structure of the pigments in *Ara macao* plumage. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 130: 57–63.
- Stradi, R., Rossi, E., Celentano, G. & Bellardi, B., 1996. Carotenoids in bird plumage: the pattern in three *Loxia* species and in *Pinicola enucleator*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 113: 427–432.
- Studd, M. V. & Robertson, R. J., 1985a. Evidence for reliable badges of status in

- territorial yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Anim. Behav.*, 33: 1102–1113.
- 1985b. Life span, competition, and delayed plumage maturation in male passerines: the breeding threshold hypothesis. *Am. Nat.*, 126: 101–115.
- Stutchbury, B. J., 1991. The adaptive significance of male subadult plumage in purple martins: plumage dyeing experiments. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 297–306.
- Stutchbury, B. J. & Robertson, R. J., 1987. Signaling subordinate and female status: two hypothesis for the adaptive significance of subadult plumage in female Tree Swallows. *Auk*, 104: 717–723.
- Sundberg, J., 1994. Sexual selection in the yellowhammer (*Emberiza citrinella*): the advantage of being yellow. Ph. D. dissertation, Uppsala University.
- 1995b. Female yellowhammers (*Emberiza citrinella*) prefer yellower males: A laboratory experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37: 275–282.
- 1995a. Parasites, plumage coloration and reproductive success in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Oikos*, 74: 331–339.
- Sundberg, J. & Larsson, C., 1994. Male coloration as an indicator of parental quality in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Anim. Behav.*, 48: 885–892.
- Svensson, E. & Merilä, J., 1996. Molt and migratory condition in Blue Tits: A serological study. *Condor*, 98: 825–831.
- Svensson, L., 1992. *Identification guide to European Passerines*. L.Svensson, Stockholm.
- Swaddle, J. P., Witter, M. S., Cuthill, I. C., Budden, A. & McCowen, P., 1996. Plumage condition affects flight performance in Common Starlings: implications for developmental homeostasis, abrasion and moult. *J. Avian Biol.*, 27: 103–111.
- Számado, S., 2000. Cheating as a mixed strategy in a simple model of aggressive communication. *Anim. Behav.*, 59: 221–230.
- Tanaka, Y., 1996. Social selection and the evolution of animal signals. *Evolution*, 50: 512–523.
- Tella, J. L., Forero, M. G., Donazar, J. A. & Hiraldo, F., 1997. Is the expression of male traits female lesser kestrels related to sexual selection? *Ethology*, 103: 72–81.
- Tella, J. L., Negro, J. J., Rodríguez-Estrella, R., Blanco, G., Forero, M. G., Blázquez, M. C. & Hiraldo, F., 1998. A comparison of spectrophotometry and color charts for evaluating total plasma carotenoids in wild birds. *Physiol. Zool.*, 71: 708–711.
- Thayer, G. H., 1909. *Concealing coloration in the Animal Kingdom*. Macmillan, NY.
- Thompson, C. W., 1991. The sequence of molts and plumages in Painted Buntings and implications for theories of delayed plumage maturation. *Condor*, 93: 209–235.
- Thompson, C. W., Hillgarth, N., Leu, M. & McClure, H. E., 1997. High parasite load in house finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *Am. Nat.*, 149: 270–294.
- Thompson, C. W. & Leu, M., 1995. Molts and plumages of orange-breasted buntings (*Passerina leclancherii*): Implications for theories of delayed plumage maturation. *Auk*: 112: 1–19.
- Trivers, R., 1985. *Social evolution*. Benjamin/Cummings Publ.Company, Menlo Park, CA.
- Tschirren, B., Fitze, P. S. & Richner, H., 2003. Proximate mechanisms of variation in the carotenoid-based plumage coloration of nesting great tits (*Parus major* L.). *J. Evol. Biol.*, 16: 91–100.
- VanderWerf, E. A. & Freed, L. A., 2003. Elepaio subadult plumages reduce

- aggression through graded status–signaling, not mimicry. *Journal of Field Ornithology*, 74: 406–415.
- Veiga, J. P., 1993. Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the House Sparrow: a study on honest advertisement. *Evolution*, 47: 1161–1170.
- 1995. Honest signalling and the survival cost of badges in the House Sparrow. *Evolution*, 49: 570–572.
- Veiga, J. P. & Puerta, M., 1996a. Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263: 229–234.
- Verhulst, S., Dieleman, S. L. & Parmentier, H. K., 1999. A tradeoff between immunocompetence and sexual ornamentation in domestic fowl. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96: 4478–4481.
- Vevers, G., 1982. *The colours of animals. Studies in Biology series n° 146*. Edward Arnold, London.
- Villafuerte, R. & Negro, J. J., 1998. Digital imaging for colour measurement in ecological research. *Ecol. Letters*, 1: 151–154.
- Völker, O., 1934. Die Abhängigkeit der lipochrombildung bei vögeln von pflanzlichen carotinoiden. *J. Orn.*, 82: 439.
- 1938. The dependence of lipochrome–formation in birds on plant carotenoids. In: *International Ornithological Congress: 425–426* (Anonymous, Ed.). Proc. 8th Intern. Ornithol. Congr.
- Waite, T. A., 1990. Effects of caching supplemental food on induced feather regeneration in wintering Gray Jays *Perisoreus canadensis*: a ptilochronology study. *Ornis Scand.*, 21: 122–128.
- Walsberg, G. E., 1983. Avian ecological energetics. In: *Avian biology, vol. VII: 161–220* (D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes, Eds.). Academic Press, New York.
- Watt, D. J., 1986a. A comparative study of status signalling in sparrows (genus *Zonotrichia*). *Anim. Behav.*, 34: 1–15.
- 1986b. Relationship of plumage variability, size and sex to social dominance in Harris' sparrows. *Anim. Behav.*, 34: 16–27.
- Weatherhead, P. J., Bennett, G. F. & Shutler, D., 1991. Sexual selection and parasites in Wood–Warblers. *Auk*, 108: 147–152.
- Weatherhead, P. J. & Robertson, R. J., 1979. Offspring quality and the polygyny threshold: "The sexy son hypothesis". *Am. Nat.*, 113: 201–208.
- Wedekind, C., Meyer, P., Frischknecht, M., Niggli, U. A. & Pfander, H., 2003. Different Carotenoids and Potential Information Content of Red Coloration of Male Three–Spined Stickleback. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 787–801.
- Wegglar, M. B., 1997. Age–related reproductive success and the function of delayed plumage maturation in male Black Redstarts *Phoenicurus ochruros*. Ph. D. Thesis, Universität Zürich.
- West Eberhard, M. J., 1975. The evolution of social behaviour by kin selection. *Quat. Rev. Biol.*, 50: 1–33.
- Whitfield, D. P., 1986. Plumage variability and territoriality in breeding turnstone *Arenaria interpres*: status signalling or individual recognition? *Anim. Behav.*, 34: 1471–1482.
- 1987. Plumage variability, status signalling and individual recognition in avian

- flocks. *Trend. Ecol. Evol.*, 2: 13–18.
- Wiley, R. H., 1991. Both high- and low-ranking white-throated sparrows find novel locations of food. *Auk*, 108: 8–15.
- Willoughby, E. J., Murphy, M. & Gorton, H. L., 2002. Molt, plumage abrasion, and color change in lawrence's goldfinch. *The Wilson Bulletin*, 114: 380–392.
- Wilson, E. O., 1975. *Sociobiology, the new synthesis*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Wilson, J. D., 1992. A re-assessment of the significance of status signalling in populations of wild great tits, *Parus major*. *Anim. Behav.*, 43: 999–1009.
- With, T. K., 1957. Pure unequivocal uroporphyrin III. Simplified method of preparation from turaco feathers. *Scand. J. Clin. Lab. Invest.*, 9: 398–401.
- Wolf, J. B., Brodie, E. D., III & Moore, A. J., 1999. Interacting Phenotypes and the Evolutionary Process. II. Selection Resulting from Social Interactions. *Am. Nat.*, 153: 254–266.
- Wolfe, D. F. G., 1996. Opportunistic winter water acquisition by Pine Grosbeaks. *Wilson Bull*, 108: 186–187.
- Wolfenbarger, L. L., 1999b. Female mate choice in Northern cardinals: is there a preference for redder males? *Wilson Bull*, 111: 76–83.
- 1999a. Is red coloration of male Northern Cardinals beneficial during the nonbreeding season?: a test of status signaling. *Condor*, 101: 655–663.
- 1999c. Red coloration of male northern cardinals correlates with mate quality and territory quality. *Behav. Ecol.*, 10: 80–90.
- Wolfenden, I., 1980. The birds of the Crosby Hightown dunes. *Bird Ringing SW Lancashire*, 10: 13–41.
- Yosef, R., 1996. On habitat-specific nutritional condition in Graceful Warblers *Prinia gracilis*: evidence from ptilochronology. *J. Orn.*, 139: 309–313.
- Yosef, R. & Grubb, T. C., 1992. Territory size influences nutritional condition in nonbreeding loggerhead shrikes (*Lanius ludovicianus*): A ptilochronology approach. *Conservation Biology*, 6: 447–447.
- Young, B. E., 1991. Annual molts and interruption of the fall migration for molting in Lazuli Buntings. *Condor*, 93: 236–250.
- Zahavi, A., 1975. Mate selection – a selection for a handicap. *J. theor. Biol.*, 53: 205–214.
- Zahavi, A. & Zahavi, Av., 1997. *The handicap principle: A missing piece of Darwin's Puzzle*. Oxford Univ. Press, New York.
- Zahn, S. N. & Rothstein, S. I., 1999. Recent increase in male House Finch plumage variation and its possible relationship to avian pox disease. *Auk*, 116: 35–44.
- Zuberbier, G. M. & Grubb, T. C., 1992. Ptilochronology: wind and cold temperatures fail to slow induced feather growth in captive White-breasted Nuthatches *Sitta carolinensis* maintained on ad libitum food. *Ornis Scand.*, 23: 139–142.
- Zuk, M. & Decruyenaere, J. G., 1994. Measuring individual variation in colour: a comparison of two techniques. *Biol. J. Linn. Soc.*, 53: 165–173.

Lista de nombres comunes y científicos

Agachadiza común – *Gallinago gallinago*
 Agateador común – *Certhia brachydactyla*
 Alca común – *Alca torda*
 Alcaudón americano – *Lanius ludovicianus*
 Alondra común – *Alda arvensis*
 Autillo – *Otus scops*
 Avetoro común – *Botaurus stellaris*
 Avispa – *Vespula vulgaris*
 Azor – *Accipiter gentilis*
 Carbonero común – *Parus major*
 Carbonero sibilino – *Parus montanus*
 Cardenal – *Richmondena cardinalis*
 Cernícalo primilla – *Falco naumani*
 Cernícalo vulgar – *Falco tinnunculus*
 Chingolo gorgiblanco – *Zonotrichia albicollis*
 Chingolo pizarroso – *Junco hyemalis*
 Chocha perdiz – *Scolopax rusticola*
 Chotacabras gris – *Caprimulgus europaeus*
 Cigüeña blanca – *Ciconia ciconia*
 Cogujada vulgar – *Galerida cristata*
 Colirrojo tizón – *Phoenicurus ochrurus*
 Diamante moteado – *Taeniopygia guttata*
 Drongo – *Dicrurus spp.*
 Escribano cerillo – *Emberiza citrinella*
 Escribano de Lazuli – *Passerina amoena*
 Escribano palustre – *Emberiza schoeniclus*
 Escribano pintado – *Passerina ciris*
 Escribano soteño – *Emberiza cirius*
 Estornino – *Sturnus vulgaris*
 Ganga común – *Pterocles alchata*
 Gavilán – *Accipiter nisus*
 Gaviota – *Larus ridibundus*
 Golondrina común – *Hirundo rustica*
 Gorrión alpino – *Montifringilla nivalis*
 Gorrión común – *Passer domesticus*
 Gorrión de corona blanca – *Zonotrichia leucophrys*
 Gorrión de Harris – *Zonotrichia querula*
 Grulla – *Grus grus*
 Herrerillo común – *Parus caeruleus*
 Jilguero – *Carduelis carduelis*

Jilguero americano – *Carduelis tristis*
Jilguero de Lawrence – *Carduelis lawrencei*
Kiwi – *Apteryx australis*
Lagópodo escandinavo – *Lagopus lagopus*
Lechuza común – *Tyto alba*
Lúgano – *Carduelis spinus*
Lúgano americano – *Carduelis pinus*
Mérgulo crestado – *Aethia cristatella*
Mérgulo pequeño – *Aethia pusilla*
Mirlo común – *Turdus merula*
Mirlo de ala roja – *Agelaius phoeniceus*
Mirlo de cabeza amarilla – *Xanthocephalus xanthocephalus*
Ortega – *Pterocles orientalis*
Ostrero – *Haematopus ostralegus*
Papamoscas cerrojillo – *Ficedula hypoleuca*
Papamoscas collarino – *Ficedula albicollis*
Papamoscas de los sauces – *Empidonax traillii*
Papamoscas negro africano – *Melaenornis* spp.
Pardillo sizerín – *Acanthis flammea*
Pavo real – *Pavo cristatus*
Pechiazul – *Luscinia svecica*
Perdiz nival – *Lagopus mutus*
Petirrojo – *Erithacus rubecula*
Picogordo – *Coccothraustes coccothraustes*
Picogordo azul – *Guiraca caerulea*
Picogordo de cabeza negra – *Pheucticus melanocephalus*
Pingüino real – *Aptenodytes patagonica*
Pinzón de Darwin – *Geospiza fortis*
Pinzón mejicano – *Carpodacus mexicanus*
Pinzón vulgar – *Fringilla coelebs*
Piquituerto común – *Loxia curvirostra*
Pontífice índigo – *Passerina cyanea*
Potoo – *Nyctibius griseus*
Quebrantahuesos – *Gypaetus barbatus*
Ranita de san Antonio norteña – *Dendroica petechia*
Ratonero de las Galápagos – *Buteo galapagoensis*
Salamandra – *Salamandra salamandra*
Serpiente de coral – *Micrurus frontalis*
Somormujo lavanco – *Podiceps cristatus*
Tejedor – *Ploceus cucullatus*
Torcecuello – *Jynx torquilla*
Tucán – *Ramphastos* spp.
Urraca – *Pica pica*
Verdecillo – *Serinus serinus*
Verderón común – *Carduelis chloris*
Verderón serrano – *Serinus citrinella*
Viuda del paraíso de cola larga – *Euplectes progne*
Viuda negra – *Latrodectus mactans*
Volatinia – *Volatinia jacarina*
Vuelvepedras – *Arenaria interpres*



KONICA MINOLTA



AQUATEKNICA es una empresa que intenta, continuamente, ofrecer gratas y nuevas sorpresas a sus clientes, a través del ofrecimiento de innovadores productos y servicios en el campo de la instrumentación científico-técnica. **AQUATEKNICA** es ISO 9001 2000.

Fundada en Valencia en el año 1985, está dirigida, desde entonces, por Diego Garzón. Desde su creación mantiene una constante evolución en la detección y ofrecimiento de instrumentos, con la última y más moderna tecnología, para satisfacer las necesidades del mercado.

Medidores de luz y color ilustran nuestro catálogo: la más amplia gama de colorímetros, espectrofotómetros por reflexión y transmisión, avanzados sistemas de duplicación del color, así como luxómetros, luminancímetros, espectrorradiómetros, analizadores de color en pantallas, y digitalizadores 3D de última generación, todo ello de nuestra representada **KONICA MINOLTA**.



Encargados de difundir las soluciones de nuestros fabricantes, estamos permanentemente orientados a nuestros clientes. Específicamente habituados en realizar cuidadosamente el trabajo cotidiano, nuestro equipo humano, en constante crecimiento desde el inicio, provee de cualificadas soluciones a nuestros clientes.

Nuestra línea de instrumentos es amplia y a la vez especializada. Le invitamos a que lo compruebe.

AQUATEKNICA, S. A.

INSTRUMENTACIÓN PARA LABORATORIO Y CONTROL DE CALIDAD

Oficinas: c/ Jordi de Sant Jordi 8.

Almacén: c/ Passatge de Àngels i Federic 7, 46022-Valencia

Tel.: 96-3302013/03 Fax: 96-3300396

E-mail: aquateknica@retemail.es

Institut de cultura: **museu de ciències naturals**
Institut Botànic de Barcelona

Al igual que un bosque es mucho más que la suma de los árboles que lo componen, el plumaje es mucho más que un conjunto de plumas que le sirven al ave para volar y para aislarse del medio. El plumaje transmite información sobre la condición física del individuo, sobre su habilidad para encontrar alimento o su grado de dominancia. Las aves utilizan esta información para escoger un compañero social, para esconderse de los predadores y para escoger pareja. Este libro explica qué son las plumas y cómo se forman y describe el sistema de medir el color del plumaje o la velocidad de la muda. Estudia también la función del plumaje como señalizador del estatus social y las cualidades del individuo portador, así como su valor comunicativo entre especies, especialmente entre predador y presa. Otros apartados detallan el modo de utilizar el color y la forma de las plumas como bioindicadores de la calidad del medio. Uno de los factores que proporciona mayor interés a este libro es que no se limita a ofrecer los resultados finales, sino que explica los pasos y experimentos que los científicos han ido desarrollando para llegar a ellos. Así, el lector va siendo introducido en el método científico y en el diseño experimental y la obra resulta amena y del máximo interés no solo para los expertos, sino también para el público aficionado. La obra finaliza con una recapitulación de los apartados anteriores, enfatizando el hecho de que cada pregunta que se responde genera otras muchas nuevas, siendo este uno de los motores principales que da continuidad a la ciencia.

