



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

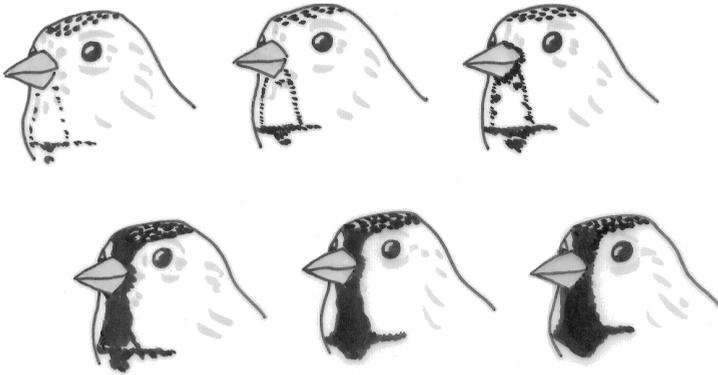


Fig. 4.1 – Variación en la coloración del plumaje invernal del gorrión de Harris, que Sievert Rohwer predijo que estaría correlacionada con el índice de dominancia. (Basado en Rohwer & Rohwer, 1978.)

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

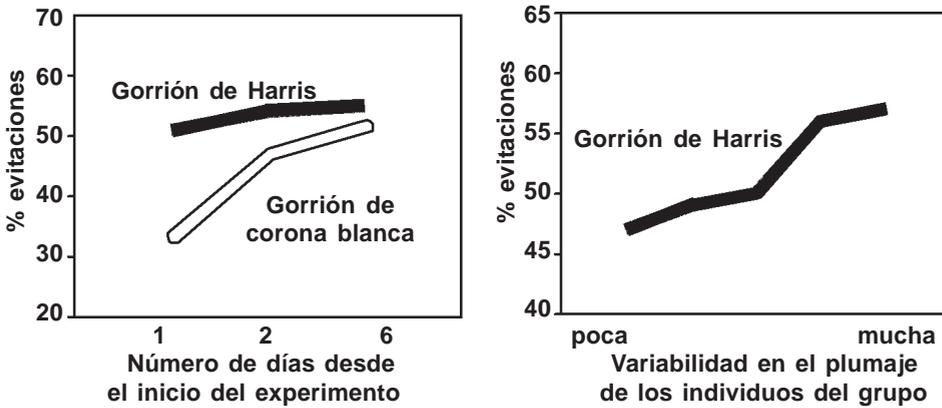


Fig. 4.4 – Resultados de los experimentos de Watt (1986a), realizados con pájaros cautivos, comparando el gorrión de corona blanca (que muestra poca variación en la coloración del plumaje y, por tanto, es un buen candidato para no mostrar señalización de estatus), con el gorrión de Harris (que muestra 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 & Kroglund, 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

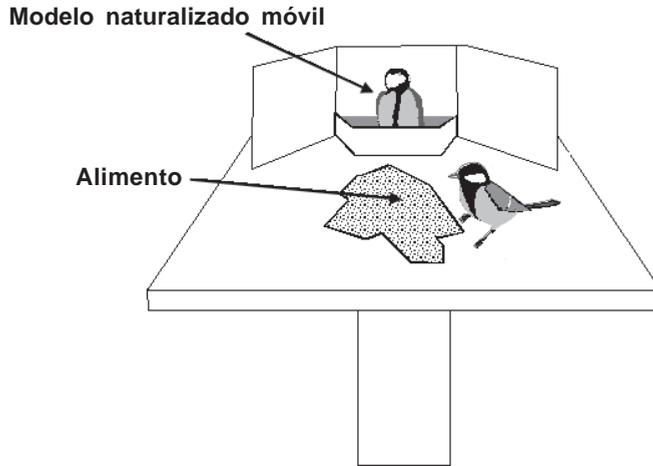


Fig. 4.5 – Diseño experimental utilizado por Järvi & Bakken (1984) para demostrar que la corbata negra del carbonero común funciona como verdadera señal de estatus social. En una mesa comedero colocó un modelo de pájaro disecado que se podía mover por control remoto. Al acercarse un individuo a comer 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 mm<sup>2</sup>, siendo el valor medio de esta de unos 20 mm<sup>2</sup> (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).

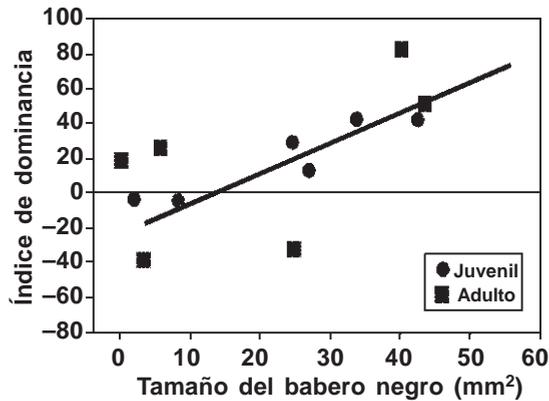


Fig. 4.7 – Relación entre el tamaño del babero negro de debajo del pico del lúgano y la dominancia, en un grupo de pájaros cautivos (Senar et al., 1993). Cada punto corresponde a un individuo (redondo si es juvenil, cuadrado si es adulto). La dominancia ha sido estimada según Senar et al. (1994c); los 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.

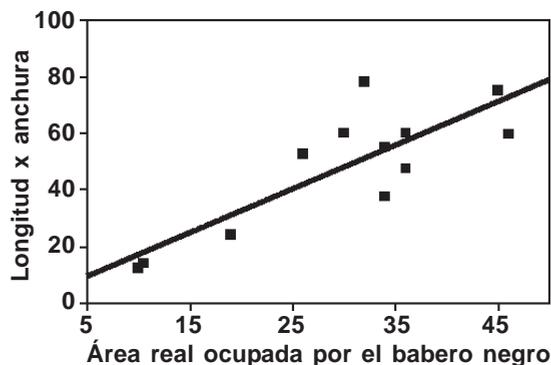


Fig. 4.8 – Relación entre el producto de longitud por la anchura del babero negro del lúgano y el área real de la mancha ( $r = 0,83$ ,  $p < 0,001$ ). La recta de regresión obtenida (forzada al origen) [área babero =  $0,594 \times$  (longitud  $\times$  anchura)] permite estimar los valores de área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

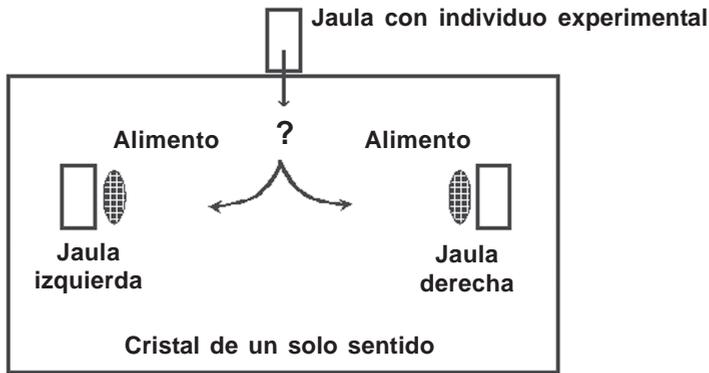


Fig. 4.9 – Diseño experimental utilizado para comprobar si los lúganos reconocen el babero negro de debajo del pico de sus compañeros como una verdadera señal de estatus social. Los diferentes pájaros experimentales se colocaban en la jaulita externa y, mediante un mecanismo accionado por el observador, 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

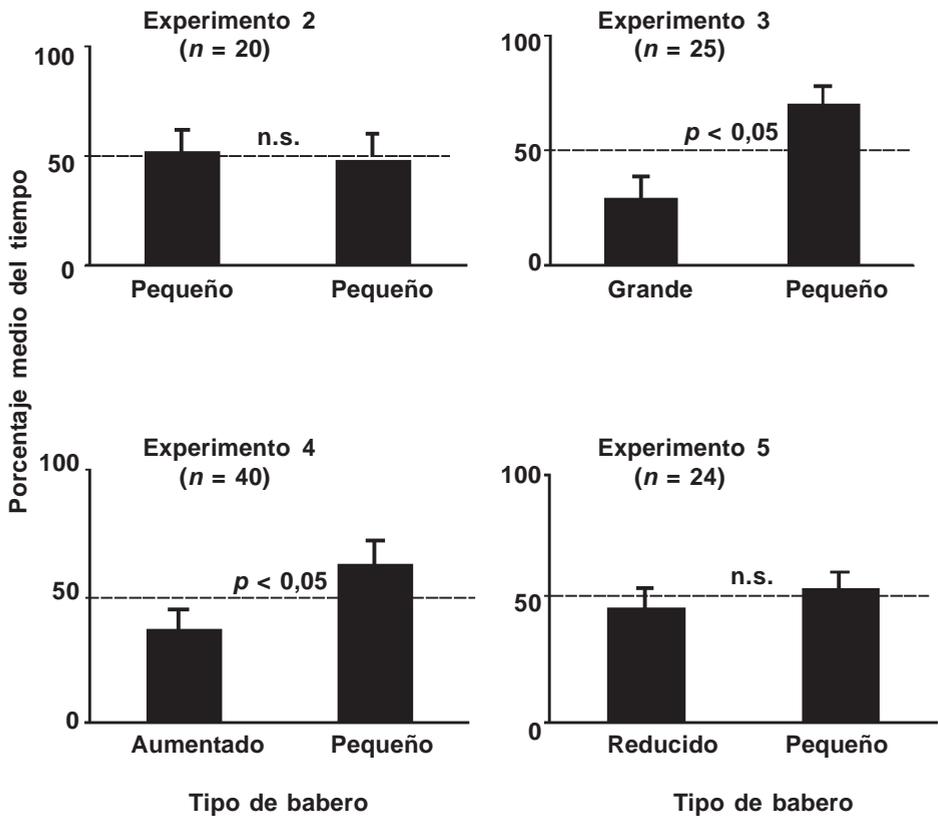


Fig. 4.10 – Resultados del experimento ilustrado en la figura 4.9, en el que se hace elegir a diferentes individuos experimentales entre comer al lado de lúganos con diferentes tamaños de babero negro. Experimento 1: cuando las dos jaulitas están vacías (no ilustrado). Experimento 2: ambas contienen 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 deferencias 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 &

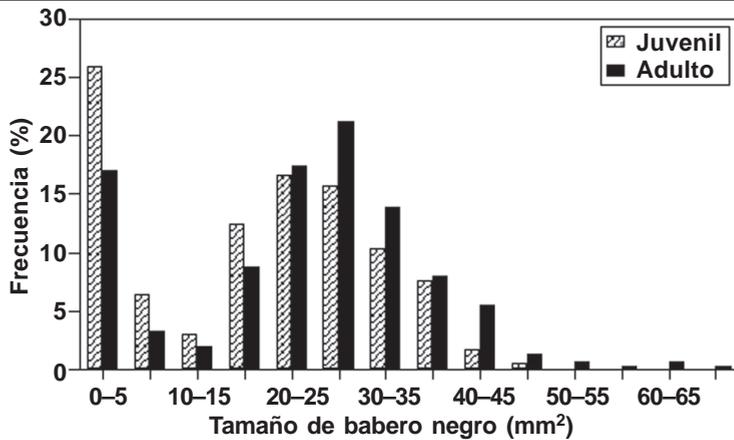


Fig. 4.11 – Variación del tamaño del babero negro del lúgano, según la edad. Los datos aparecen como porcentaje de individuos juveniles o adultos que presentan cada uno de los diferentes tamaños de manchas posible. La figura se basa en las medidas obtenidas sobre un total de 638 juveniles y 311 adultos (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 (Brotans, 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).

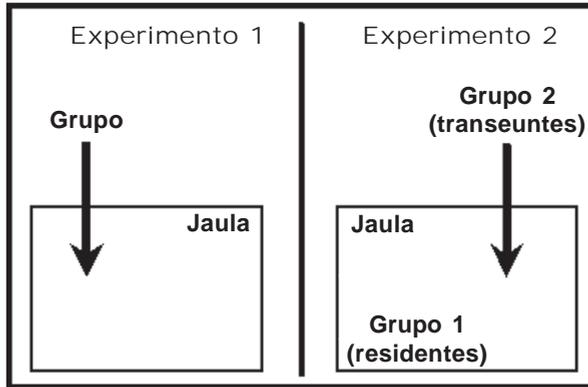


Fig. 4.12 – Diseño experimental utilizado para discriminar hasta que punto la residencia puede enmascarar la relación entre dominancia y señales de estatus social. El experimento se realizó con lúganos cautivos marcados con anillas de colores para poder reconocerlos individualmente. En un primer experimento 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 interactuan 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; Számado, 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.

---