



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 (Rohwner, 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

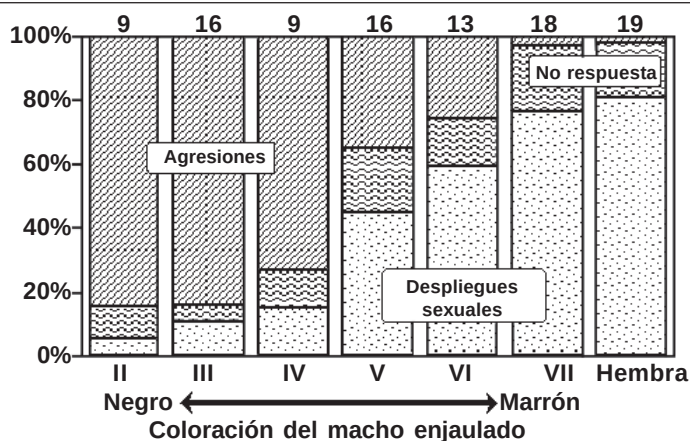


Fig. 6.1 – Al colocar una jaula pequeña con un papamoscas cerca de la caja nido de otro macho, Slagsvold & Saetre (1991b) constataron que el grado de respuesta agresiva o sexual que el propietario realizaba variaba según la coloración del macho enjaulado: cuanto más amarronado era aquel macho, menos 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 de machos en que el macho propietario realiza los diferentes comportamientos comentados. El número sobre cada barra se refiere 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.

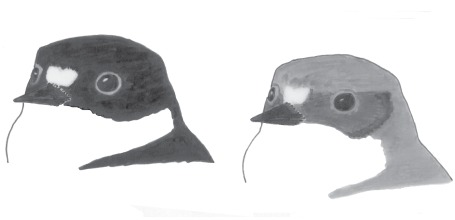
Con el cernícalo se han obtenido resultados similares. En experimentos sobre elección de pareja en cautividad se ha comprobado que los machos adultos no distinguen entre hembras y machos de primer año con el plumaje de hembra (Hakkarainen et al., 1993). Estos machos con apariencia de hembra también conseguían 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 (H2) o los ataques de los predadores (H4). 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 (H1) o jóvenes (H3); 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 (H4 y H2). 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)



Objetivo: aumentar el éxito reproductor de los machos de primer año	Objetivo: aumentar la supervivencia de los machos de primer año	
H1: machos vestidos de hembras H3: machos vestidos de jóvenes	H2: machos vestidos con "piel de cordero"	H4: machos vestidos de camuflaje
Método 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	Método La señalización honesta de que son machos de primer año "inofensivos", evitando así las agresiones de los machos adultos	Método Aprovechar la crisis de su plumaje para no ser detectados por los depredadores
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

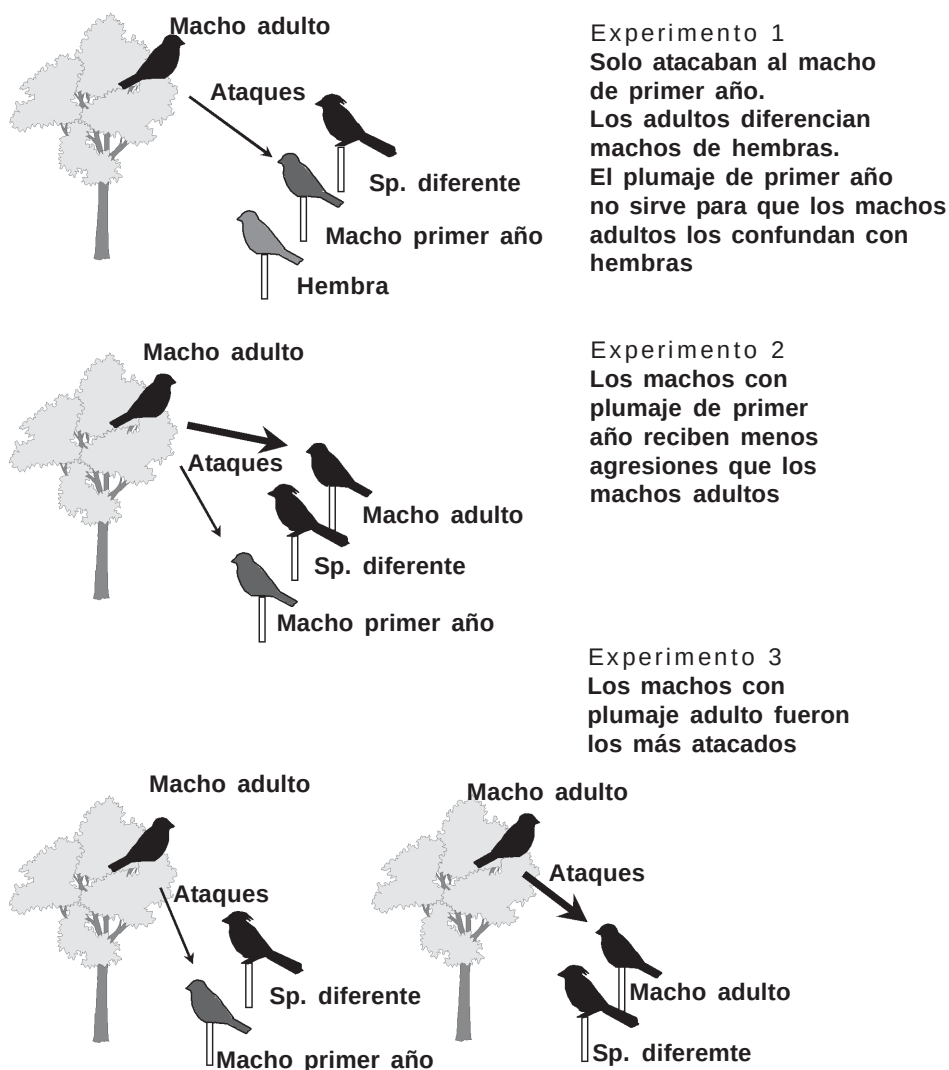


Fig. 6.3 – Diseño y resultados de los experimentos de Muehter et al. (1997) en los que se analizaba si la coloración del plumaje de los machos de primer año del escribano de Lazuli les sirve para hacerse pasar por hembras o para señalar que son individuos con poca capacidad competitiva frente a los adultos. 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 señalizan 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 MRP 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 (Weggler, 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 passeriformes 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; C. 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 (Hakkarainen 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 ciris</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>Phaeucticus melanocephalus</i>	-	-	-	R	-	-	-	-	-	Presentación modelos (Hill 1989)
<i>Phaeucticus 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>Phoenicurus ochruros</i>	-	-	-	C	I	-	-	-	-	Observaciones (Weggler, 1997)
<i>Phoenicurus ochruros</i>	-	-	-	I	I	I	I	C	C	Observaciones (Landmann & Kollinsky, 1995a)
<i>Phoenicurus ochruros</i>	-	-	-	I	I	-	I	C	C	Present. modelos (Landmann & Kollinsky, 1995b)
<i>Phoenicurus 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)