5. Escoger pareja

5. Escoger pareja

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

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

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

Un color brillante es señal de buena salud

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

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

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

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

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

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

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

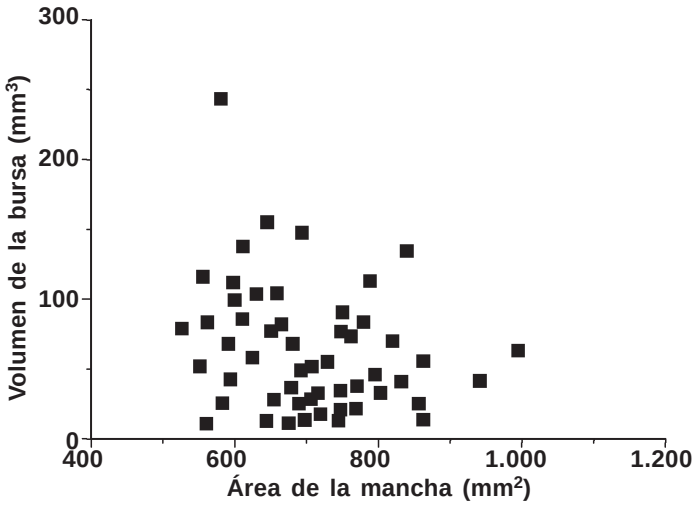

Fig. 5.1 – En los machos de gorrión, cuanto más grande es el babero negro menor es el volumen de la bursa de Fabricius, un órgano relacionado con la capacidad de respuesta inmune de un individuo. La figura se basa en un estudio realizado por Møller, Kimball y Erritzoe (Møller et al., 1996) a partir de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

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

"A perro flaco todo son pulgas"

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

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

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

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

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

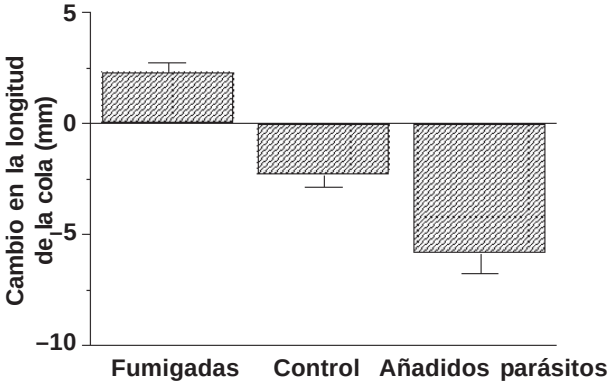

Fig. 5.2 – Una buena forma de demostrar que la longitud de las plumas ornamentales depende del grado de parasitación es realizar un experimento en el que se comparen individuos a los que se les eliminan los parásitos con individuos a lo que artificialmente se les infecta con estos mismos parásitos. Esto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

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

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

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

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

Las hembras saben lo que hacen

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

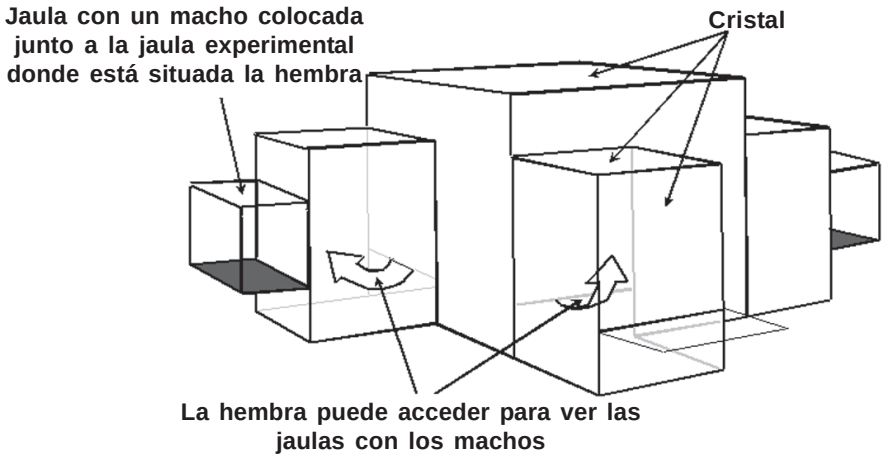

Fig. 5.3 – Jaula experimental utilizada por Geoffrey Hill (1990) en los experimentos de elección de pareja por parte de las hembras de pinzón mejicano, según la coloración del plumaje de los machos. La jaula constaba de una cámara central conectada a cuatro brazos. La hembra era introducida en la cámara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

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

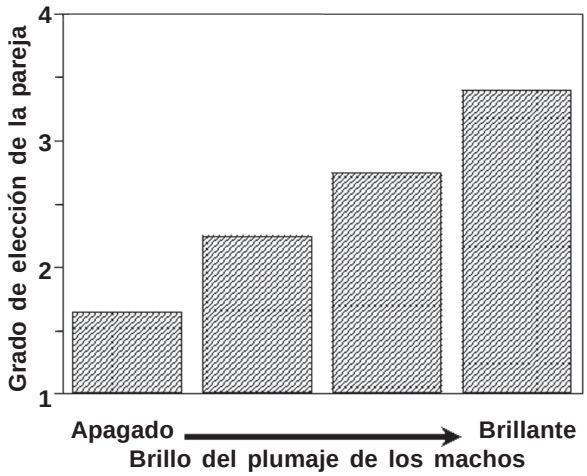

Fig. 5.4 – Resultados de los experimentos de elección de pareja de Hill (1990) con el pinzón mejicano. Como el experimento se efectuaba con cuatro machos simultáneos, a los machos más escogidos les asignaba un valor de 4, y a los menos escogidos un valor de 1. En la figura se muestra el valor medio obtenido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

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

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

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

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

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

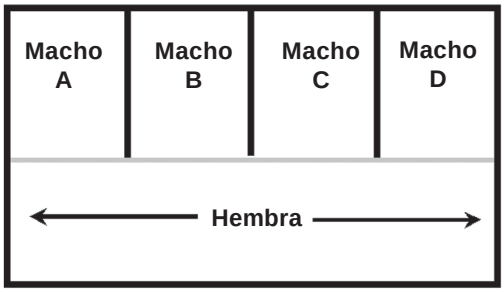

Fig. 5.5 – Experimentos de elección de pareja en el jilguero americano realizados por Kristine Johnson, Roseta Dalton y Nancy Burley (Johnson et al., 1993). La jaula experimental es muy diferente de la utilizada por Hill (fig. 5.3). Los diferentes machos están situados en cuatro compartimentos paralelos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

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

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

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

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

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

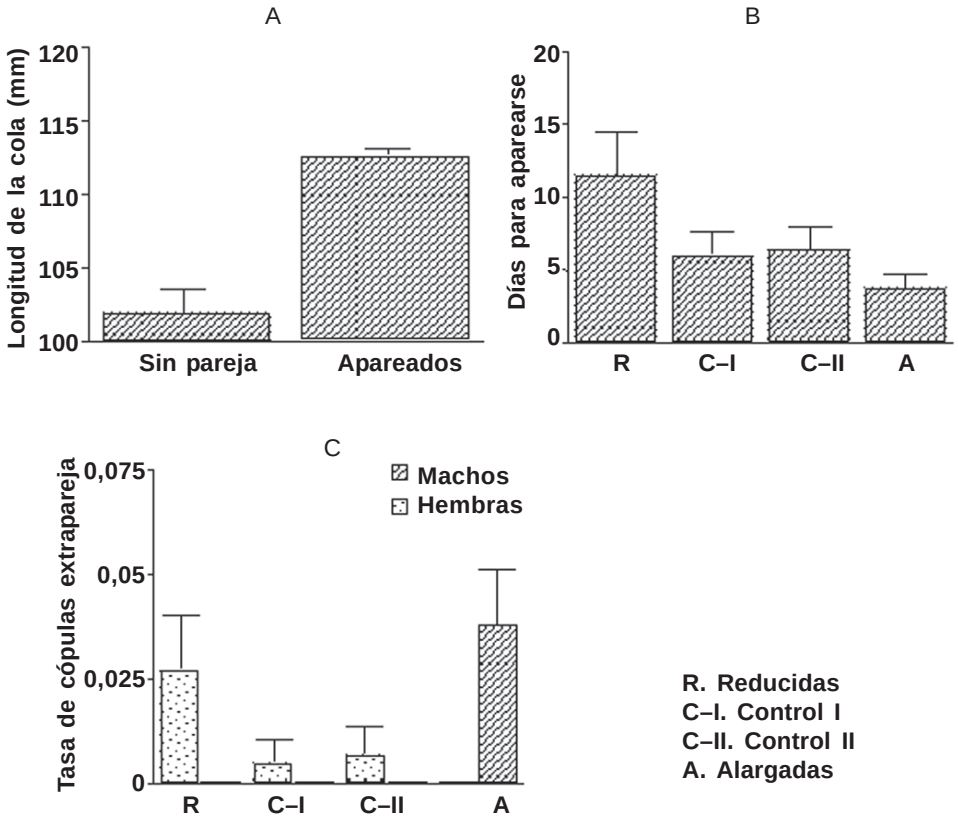

Fig. 5.7 – Resultados experimentales obtenidos por Møller (1994) sobre el éxito de emparejamiento de las golondrinas según la longitud de su cola: A. Longitud de la cola para los individuos que habían conseguido pareja y para los individuos sin pareja; como se puede observar, los individuos con cola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

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

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

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

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

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

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

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

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

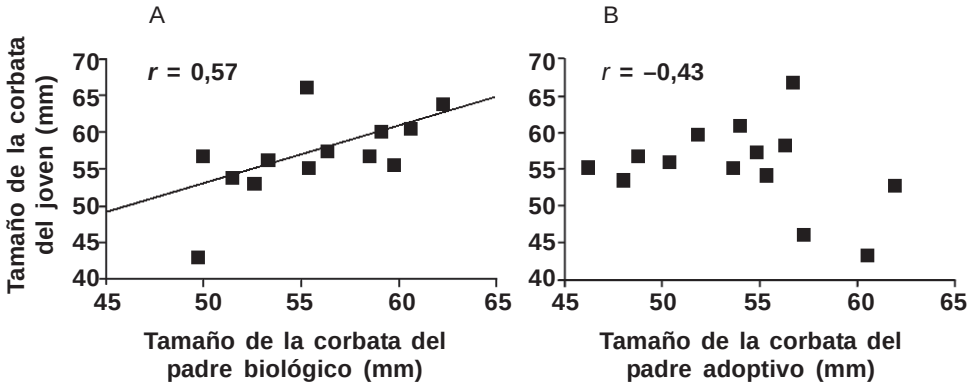

Fig. 5.8 – Para poder distinguir hasta qué punto la corbata negra del carbonero común es heredable y no resultado de que los padres con mayores manchas diesen más alimento a sus pollos, Ken Norris (1993) cruzó polladas entre diferentes nidos. En la figura se puede ver que la mancha de los hijos estaba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

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

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

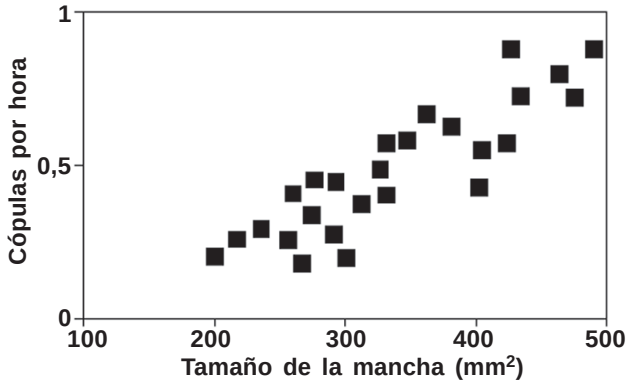

Fig. 5.9 – Número de cópulas que realiza un macho de gorrión común por hora con su hembra con relación al tamaño de su babero negro. Claramente, los machos más ornamentados copulan con sus parejas con una tasa mucho más alta que los machos poco ornamentados y, por tanto, de peor calidad. La correlación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

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

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

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

¿Seduce la dominancia a las hembras?

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

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

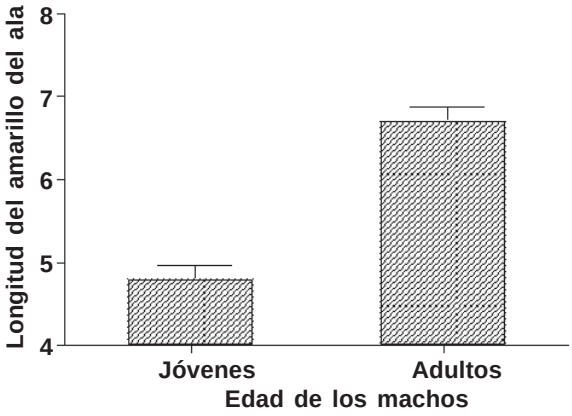

Fig. 5.10 – Variación en la longitud del amarillo de las primarias de los machos de lúgano, según la edad del individuo.

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

¿Los machos también eligen?

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

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

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

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

Elecciones que no vemos

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

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

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

Teorías sobre la selección de pareja y su evolución

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

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

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

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

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

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

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

El fantasma de la mentira

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

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

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

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

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

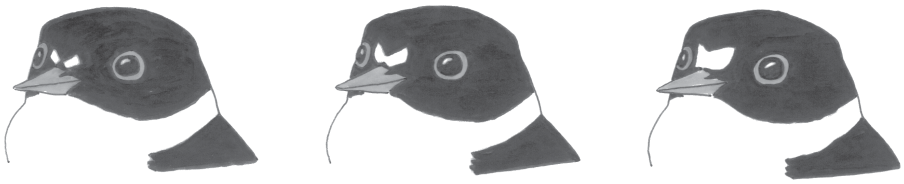

Fig. 5.11 – El tamaño de la mancha blanca que presentan los machos de papamoscas de collar en la frente está relacionada con la capacidad para defender sus territorios y, por los tanto, con su habilidad para atraer a las hembras. Cuanto mayor es la mancha, más éxito tiene el individuo (Qvarnström, 1998).

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

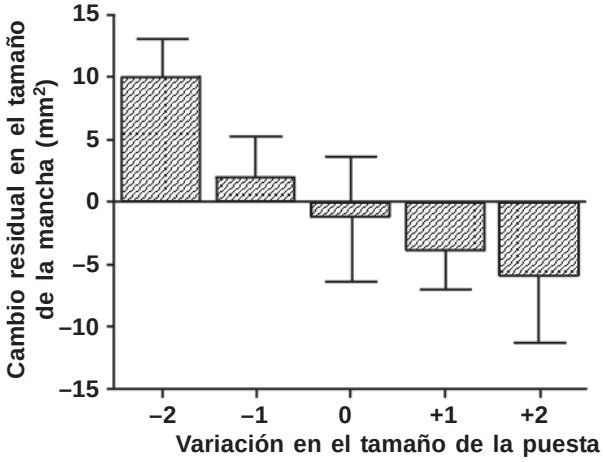

Fig. 5.12 – Resultados de los experimentos de Lars Gustafsson, Anna Qvarnström y Ben Sheldon (Gustafsson et al., 1995) en los que manipulaban el tamaño de puesta del papamoscas de collar, con relación al tamaño de la mancha blanca de la frente. Los animales a los que se les había aumentado el tamaño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

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

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

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

Resumen y conclusión

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

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

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