

Capítulo 11: LA EVOLUCIÓN DE LAS SEÑALES DE ESTATUS SOCIAL

Juan Carlos Senar

MUSEU DE CIÈNCIES NATURALS

P. Picasso s/n, Parc Ciutadella s/n, 08003-Barcelona. E-mail: jcsenar@mail.bcn.es

En especies de aves sociales, las manchas de color negro en el píleo o babero pueden ser utilizadas como señales de estatus social. De este modo, los distintos individuos reconocen el nivel de dominancia de sus oponentes y evitan enfrentarse con individuos claramente superiores. Experimentos de manipulación, en que la mancha se agrandaba o reducía, han permitido demostrar que el tamaño de estas manchas no solamente se correlaciona con la dominancia del individuo, sino que además son utilizadas por sus congéneres como señales de estatus social. Estos experimentos se realizan (1) introduciendo a los individuos manipulados en su grupo y analizando si el individuo aumenta su rango social, o (2) mediante la utilización de modelos y tests de elección. El primer método presenta diversos problemas conceptuales y de diseño. El segundo tipo de experimentos ha presentado resultados muy concluyentes de que las señales de estatus existen. El hecho que las señales de estatus en las aves sean arbitrarias y no vayan ligadas a ninguna habilidad física para la lucha (como puede ser por ejemplo las cornamentas de las cabras), plantea el problema evolutivo de que no aparezcan individuos mentirosos que pretendan tener un mayor estatus social del que realmente disfrutan. Existen varias hipótesis que intentan explicar la estabilidad evolutiva de las señales de estatus: la hipótesis del receptor escéptico, la del control social, la del riesgo de depredación, la del coste de mantenimiento y producción, y la de las EEE mixtas. Ninguna de estas hipótesis es de aplicación general a todas las especies, por lo que se sugiere que la estabilidad de los sistemas de señalización de estatus puede haber seguido distintos caminos evolutivos.

Introducción

Cuando dos animales comparten un espacio o unos recursos, inevitablemente aparecen conflictos de intereses sobre cual de ellos tiene preferencia a la hora de acceder a él. Estos conflictos de intereses son normalmente resueltos mediante peleas, agresiones y otras conductas agonísticas (Huntingford y Turner 1987). En animales sociales, que conviven en grupos, esta es una de las formas más comunes de interacción social (Senar 1994). Si nos fijamos atentamente en estas interacciones, nos daremos cuenta que existen unos individuos que tienden a ganar la mayor parte de los enfrentamientos y disfrutan de acceso preferencial al alimento o a los espacios más protegidos de las inclemencias del tiempo o de los predadores. Esta asimetría, descrita formalmente por primera vez en 1922 por Schjelderup-Ebbe (1922), es lo que comúnmente se conoce como jerarquías sociales o relaciones de dominancia.

El término jerarquía originalmente se había utilizado para definir la organización eclesiástica (Roper 1986), pero actualmente su uso está generalizado a cualquier organización social con una clara línea de mandos, como por ejemplo la jerarquía militar o la judicial. Una característica muy típica de estas jerarquías, es que los distintos elementos que la componen pueden ser fácilmente reconocidos mediante símbolos externos: los militares utili-

zan galones y estrellas, el estamento judicial utiliza togas y puñetas, el eclesiástico anillos y mitras. La gran ventaja de este sistema de señalización es que cada individuo reconoce el rango de su oponente sin necesidad de otros mecanismos de comprobación más costosos.

En 1975 Rohwer (1975) propuso que la gran variabilidad en la coloración del plumaje que presentan varias especies de aves durante el invierno, podría también funcionar como un sistema de señalización de estatus social. De esta manera, los animales reconocerían fácilmente el estatus social de sus oponentes y se evitarían muchas luchas innecesarias. El sistema sería ventajoso tanto para los subordinados, que evitarían riesgos innecesarios, como para los dominantes, que evitarían tener que estar imponiendo su mayor rango mediante enfrentamientos costosos. La hipótesis de la señalización de estatus es altamente atractiva y tiene importantes implicaciones evolutivas. Sin embargo, si bien esta ampliamente reconocido que esta señalización es utilizada en muchas especies de aves, existe mucha polémica sobre cual pueden ser los mecanismos evolutivos que mantienen la estabilidad del sistema (Roper 1986, Whitfield 1987, Butcher y Rohwer 1989, Savalli 1995, Senar 1999). En el presente capítulo se analizan las evidencias de que se dispone sobre la existencia de la señalización de estatus y los distintos problemas con los que se han enfrentado los investigadores a la hora de poner a prueba esta señalización. Posteriormente se presentan los pros y contras a las distintas hipótesis que se

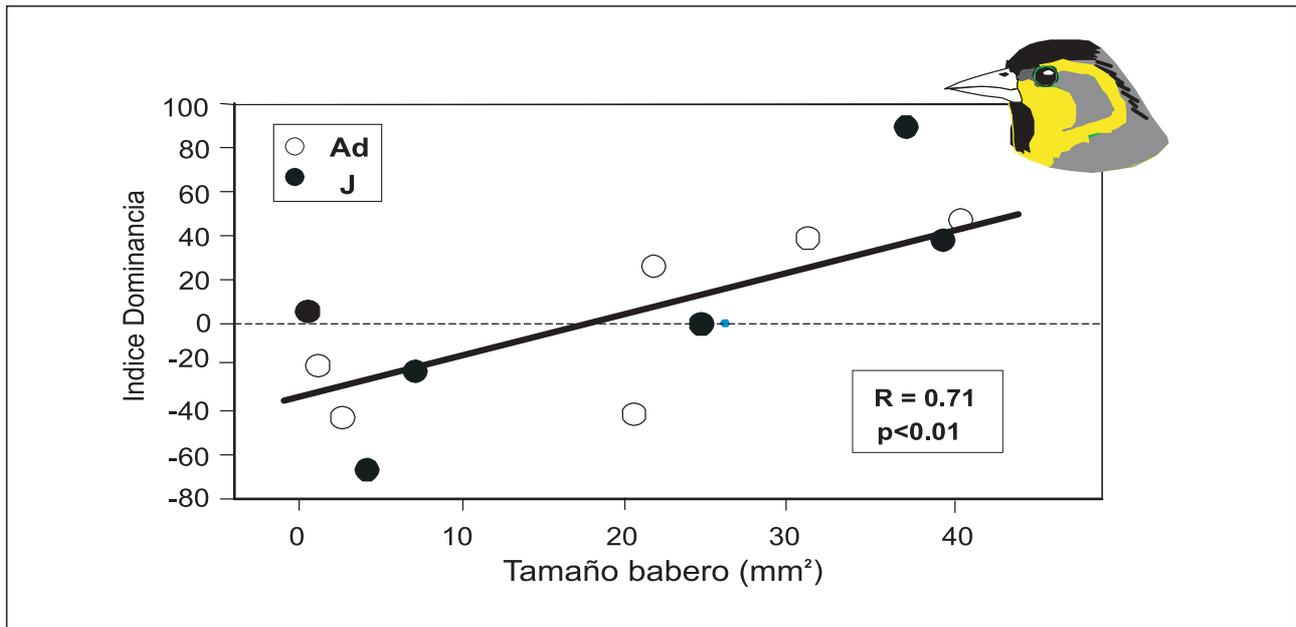


Figura 1. Relación entre el tamaño del babero negro de los individuos de un grupo de lúganos cautivos y su índice relativo de dominancia (basado en Senar *et al.* (1993)). Se distingue con círculos a los individuos adultos y con puntos negros a los individuos jóvenes de primer año. Como puede observarse, existe una buena correlación entre dominancia y tamaño del babero independientemente de la edad de los individuos.

han propuesto para explicar la estabilidad evolutiva de los sistemas de señalización de estatus.

La correlación entre la dominancia y el tamaño de las señales de estatus

Una de las primeras controversias sobre la señalización de estatus fue la cuestión sobre si la variabilidad en la coloración del plumaje estaba relacionada con la dominancia o simplemente era un mecanismo para facilitar el reconocimiento individual (Shields 1977, Rohwer 1978). Si bien algunos trabajos han mostrado que la coloración del plumaje es utilizada para el reconocimiento individual (Whitfield 1987), en otras especies se ha demostrado que existe una importante correlación entre esta coloración y el grado de dominancia (Senar 1999). En el lúgano *Carduelis spinus*, por ejemplo, y analizando enfrentamientos en el campo en mesas comedero, los individuos con un mayor tamaño del babero negro ganaban un mayor porcentaje de enfrentamientos agresivos; en estudios con animales cautivos, existía una correlación significativa entre el tamaño del babero y la dominancia (Fig. 1, Senar *et al.* 1993).

¿Señalización de estatus o simple correlación?

Que exista una correlación entre el color del plumaje y la dominancia sugiere que este puede ser utilizado como una señal de estatus. Sin embargo, una correlación no implica causación, por lo que podría darse el caso que los animales valorasen la dominancia de sus oponentes utili-

zando otras características no relacionadas con el plumaje, y que este fuera simplemente un carácter correlacionado con la dominancia no utilizado como señal. Esto es por ejemplo lo que sucede con el Cardenal (Wolfenbarger 1999), en el que a pesar de que exista una correlación entre la intensidad del color rojo y la dominancia, la coloración en sí misma no es utilizada como una señal de dominancia. Para probar su funcionalidad como señal es necesario llevar a cabo experimentos de manipulación.

Manipulación del plumaje y cambios en la dominancia

Varios autores han manipulado el plumaje de individuos subordinados pintándoles una apariencia de dominantes, y los han introducido en su grupo original con la intención de comprobar si esta manipulación conllevaba un aumento en la dominancia (Senar 1999). El problema de este tipo de experimentos es que existen muchas otras variables que no controlamos. Por ejemplo, si los individuos manipulados no incrementan su dominancia puede ser porque han sido reconocidos como subordinados por sus antiguos compañeros de grupo (Ketterson 1979), porque ellos mismos reconocen a sus compañeros dominantes y huyen de ellos (Shields 1977, Ketterson 1979), o en el caso de que no haya ningún reconocimiento individual, los pájaros manipulados que reintroducimos en su jaula pueden ser tomados por sus compañeros de grupo como individuos extraños que entran en su territorio y ser preferencialmente atacados (Fugle *et al.* 1984, Järvi *et al.* 1987). Para evitar estos problemas, algunos investigadores han introducido a los individuos manipulados en jaulas neutras en las que también colocaban a un grupo al

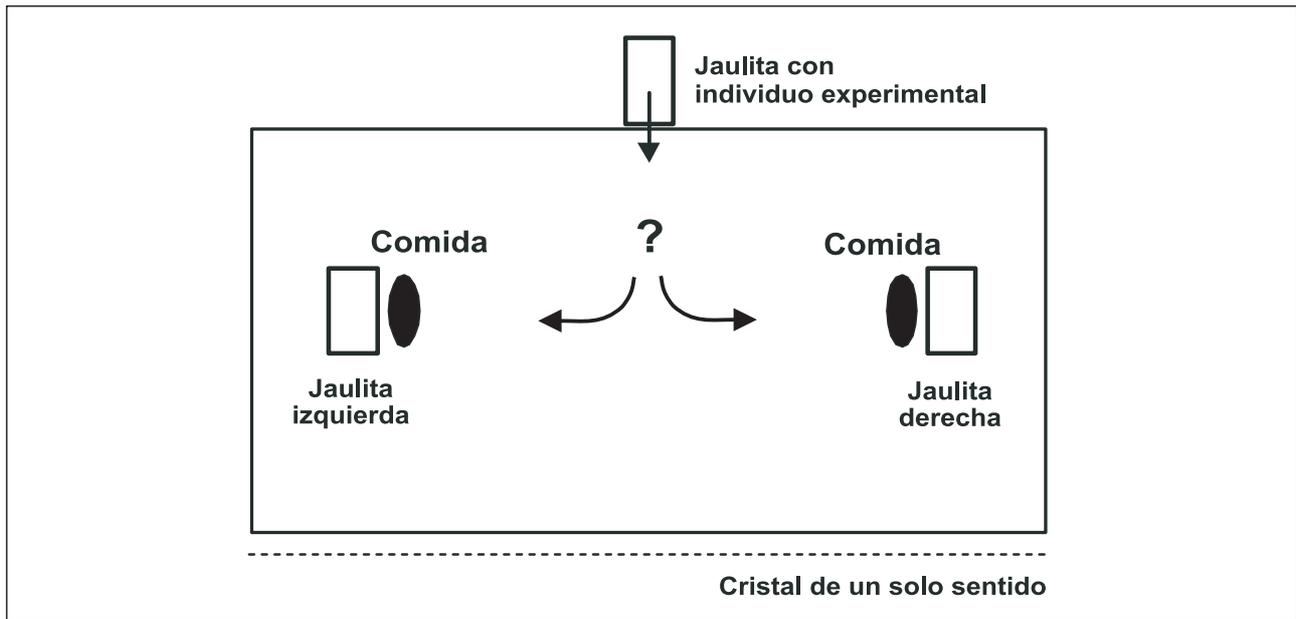


Figura 2. Diseño experimental utilizado para comprobar si los lúganos reconocen el babero negro de debajo del pico de sus compañeros como una verdadera señal de estatus social. Los diferentes pájaros experimentales se colocaban en la jaulita externa, y mediante un mecanismo accionado por el observador, se hacían pasar al interior de la jaula experimental. El experimento consistía en ver si el pájaro experimental prefería comer al lado del pájaro de mancha grande o con el de mancha pequeña, instalados en cada una de las jaulitas.

que los individuos experimentales no conocían (Järvi et al. 1987, Lemel y Wallin 1993). Una mejora adicional de este diseño experimental es que los individuos dominantes del grupo sean pintados de subordinados, a fin de que el individuo experimental no los reconozca como dominantes (Grasso et al. 1996). Sin embargo, pese a todos estos refinamientos, la introducción de un individuo manipulado dentro de un grupo no es un buen método para comprobar si un carácter funciona como señal de estatus social. Por ejemplo, un mecanismo evolutivo para evitar la aparición de individuos mentirosos que señalicen una mayor dominancia de la que tienen podría consistir en que los animales se fijen no solo en el carácter sino también en el comportamiento del oponente (ver después). En este caso puede suceder que el individuo manipulado no aumente de dominancia (Rohwer 1977, Rohwer y Rohwer 1978, Järvi et al. 1987, Møller 1987a), no porque su plumaje no sea reconocido como de posible dominante, sino porque su comportamiento no coincide con el de un dominante y por tanto los receptores no lo toman como tal. Estos experimentos adicionalmente confunden el demostrar que el carácter es una verdadera señal con el demostrar la existencia de mecanismos que eviten la mentira a fin de que el carácter sea evolutivamente estable. Por ejemplo, si un pájaro al cual le hemos agrandado la señal de estatus no gana sus enfrentamientos con sus compañeros de bando que antes le dominaban (e.g. Rohwer 1977, Rohwer y Rohwer 1978, Järvi et al. 1987, Møller 1987a) no significa que el carácter no sea una señal, ya que puede suceder que estén operando mecanismos para evitar la mentira, como por ejemplo que los individuos presten atención no sólo al carácter sino también al comportamiento del individuo (ver después).

En este tipo de experimentos existe una confusión adicional en relación a cual es el individuo test: ¿El manipulado o el que reacciona a la manipulación? Varios de los experimentos comentados fueron diseñados para comprobar si el individuo manipulado aumentaba su estatus social, y aunque estos experimentos implícitamente asumen que el cambio en el comportamiento de los individuos no manipulados responde al agrandamiento de la señal de estatus del oponente, un buen test de reconocimiento de la dominancia a través de las señales de estatus habría de analizar si los pájaros muestran alguna preferencia (o evitación) en relación al individuo que ha sido manipulado. En otras palabras, el individuo test no es el manipulado, sino el que reacciona a la manipulación (Senar 1999). Otro punto importante a la hora de diseñar un buen experimento para comprobar la señalización de estatus es que la toma de datos debería realizarse de modo que pudiésemos comprobar si los individuos evitan a los presumibles dominantes (i.e. manipulados) en los primeros enfrentamientos (Geist 1966, Watt 1986); de otro modo, otros factores podrían enmascarar la relación (ver más abajo). Esta inmediatez no se da en varios estudios, especialmente porque la toma de datos de dominancia debe basarse en varios enfrentamientos que tienen lugar sobre un periodo de tiempo relativamente largo.

Utilización de modelos

Los problemas anteriormente comentados pueden evitarse mediante la utilización de modelos, ya sean animales disecados o modelos artificiales. Los primeros en utilizar esta aproximación fueron los noruegos Järvi y Bakken (1984), que colocaron un ejemplar disecado de

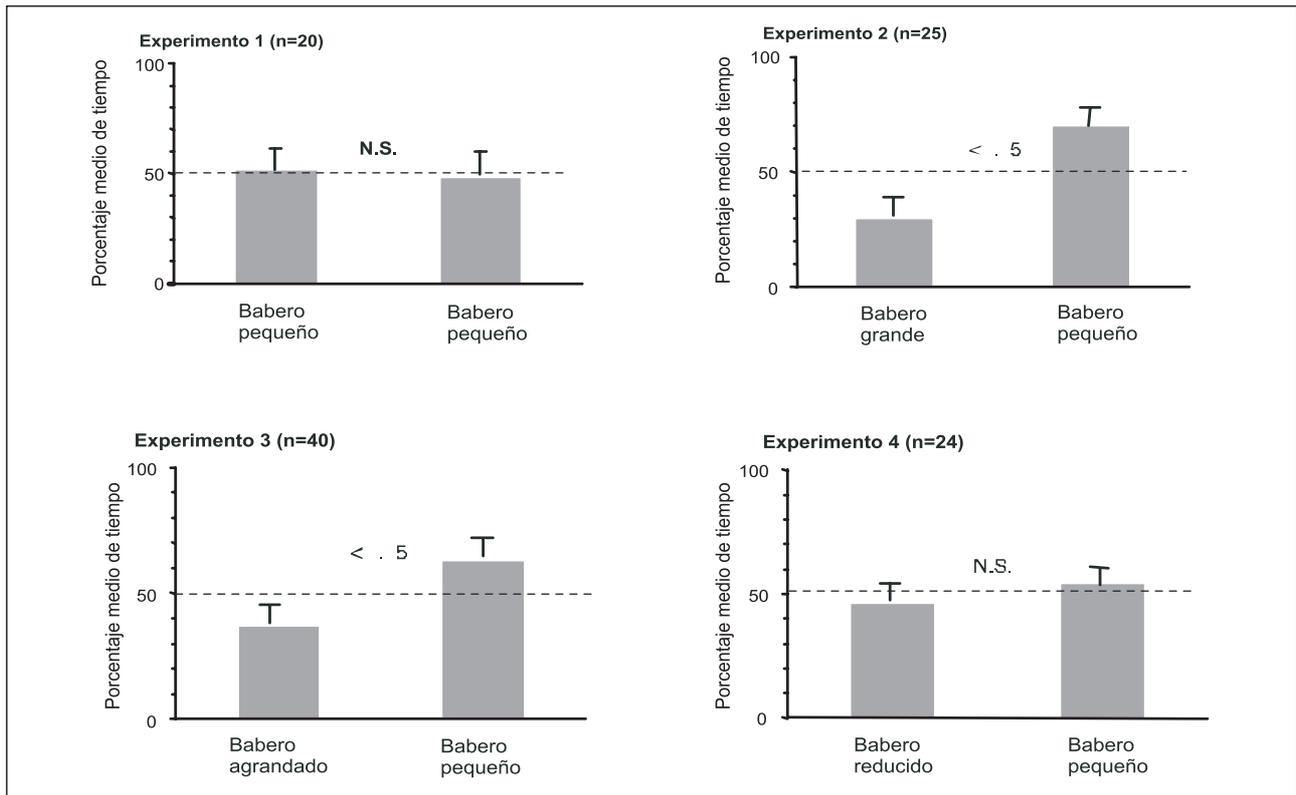


Figura 3. Resultados del experimento ilustrado en la Fig. 2, en el que se hace escoger a diferentes individuos experimentales entre comer al lado de lúganos con diferente tamaño de babero negro. Experimento 1: cuando las dos jaulitas contienen lúganos con baberos pequeños, los diferentes lúganos no muestran ninguna preferencia. Experimentos 2 y 3: cuando por el contrario una de las jaulitas contiene un lúgano de babero grande, ya sea natural o aumentado por el experimentador, los pájaros experimentales muestran una clara preferencia por comer al lado del individuo de babero pequeño. Experimento 4: cuando a un lúgano de babero grande le reducimos esta mancha, los diferentes individuos experimentales ya no lo evitan, y por lo tanto no muestran preferencia entre comer con lúganos de babero pequeño o reducido. En cada figura la línea horizontal marca la altura esperada que habrían de tener los rectángulos de frecuencia en el supuesto de que no aparecerían diferencias significativas. En cada figura se proporciona el número de pájaros experimentales utilizados (n) y el valor de probabilidad (p) que indica si existen diferencias significativas cuando los individuos experimentales tienen que escoger donde comer [N.S. indica que la diferencia no es significativa].

carbonero común *Parus major*, movido a control remoto, en un comedero al que asiduamente iban a comer ejemplares libres de esta especie. Utilizaron tres individuos disecados que diferían en el tamaño de la corbata negra del pecho, y comprobaron que si los individuos que se aproximaban tenían una corbata menor que el individuo disecado, realizaban sumisiones o no se atrevían a aproximarse al modelo, mientras que los de mayor mancha llegaban incluso a atacar al carbonero disecado. Posteriormente, esta aproximación se ha utilizado en diversas especies (Studd y Robertson 1985a, Møller 1987b, Jones 1990, Procter-Gray 1991, Hogstad y Kroglund 1993), comprobándose que los individuos test evitan a los individuos de mayores señales de estatus (manipuladas o naturales) ya en los primeros enfrentamientos.

Todos estos experimentos, sin embargo, se realizaron utilizando simultáneamente un solo modelo, con lo que el hecho de que los animales prefieran comer en compañía que no solos (o al revés) puede estar interfiriendo los resultados. Un mejor diseño, por tanto, es que el individuo test haya de escoger entre dos individuos, uno con señal supuestamente de dominante y otro de subordinado

(Fig. 2). Son los llamados experimentos de elección (Senar 1999). Experimentos de este tipo realizados con lúganos (Senar y Camerino 1998), en el que los pájaros evitaron a los individuos de babero grande o artificialmente agrandado, pero no a los individuos de babero pequeño o cuyo babero había sido artificialmente reducido (Fig. 3), sugieren que algunas de las manchas en el plumaje funcionan como verdaderas señales de estatus social.

Estabilidad evolutiva de los sistemas de señalización de estatus

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

los individuos con mayores cuernos son los dominantes, la estabilidad de un sistema de este tipo es clara, ya que tener cuernos grandes da una clara ventaja competitiva en los enfrentamientos (Geist 1966), pero esta claro que tener el plumaje de uno u otro color no aumenta la habilidad competitiva de un individuo. Para resolver este puzzle evolutivo se han propuesto diversas hipótesis.

La hipótesis del receptor escéptico

Rohwer (1977), Rohwer y Rohwer (1978) y Järvi et al. (1987) propusieron que los pájaros deberían prestar atención no sólo al color del plumaje de sus oponentes sino también a su comportamiento. Cuando plumaje y comportamiento son inconsistentes, lo más adecuado es creerse la información sobre la dominancia proporcionada por el oponente que es de menor gradación, simplemente por el hecho de que en principio nadie miente para decir que es menos de lo que realmente es (Caryl 1982). Los receptores, por tanto y como propuso Caryl (1982), deberían ser escépticos ante una determinada señal de dominancia si no va acompañada por un comportamiento congruente con esa señal. Esta hipótesis fue apoyada por una serie de experimentos en los cuales los individuos subordinados del grupo (1) se les pintaba el plumaje para darles apariencia de dominantes, (2) se les inyectaba testosterona con el fin de que se comportaran de forma agresiva como si fueran dominantes, o (3) se les aplicaba ambos tratamientos (Rohwer 1977, Rohwer y Rohwer 1978, Järvi et al. 1987). Los subordinados sólo fueron capaces de aumentar su nivel jerárquico y ganar a los dominantes cuando se les aplicaba ambos tratamientos (i.e. cuando tenían tanto apariencia como comportamiento de dominantes). Parece por tanto que los signos de dominancia deben ir apoyados por el comportamiento congruente con la supuesta señal de dominancia.

Pese a los resultados bastante claros de este experimento, existen sin embargo algunos aspectos que ponen en duda su credibilidad. En primer lugar, el inyectar testosterona a fin de incrementar la dominancia de los individuos puede no tener mucho sentido en pájaros invernantes (Holberton et al. 1989), ya que no existe ninguna evidencia de que la agresión en aves invernantes venga mediada por esta hormona (Belthoff et al. 1994), y su inyección en ese periodo puede forzar a que los pájaros entren en estadio reproductor y se comporten como individuos territoriales y no como dominantes (Holberton et al. 1989). Y en segundo lugar, el simple hecho de que en trabajos posteriores con otras especies, se haya observado cómo los subordinados pueden subir de jerarquía social con sólo pintarlos para que parezcan dominantes, rechaza ya esta hipótesis del receptor escéptico (Parsons y Baptista 1980, Fugle y Rothstein 1987, Holberton et al. 1989, Hogstad y Kroglund 1993, Grasso et al. 1996, Senar y Camerino 1998).

La hipótesis del control social

Como alternativa a la hipótesis del receptor escéptico, también llamada de la incongruencia, Rohwer (1977) y

Rohwer y Rohwer (1978) propusieron la hipótesis del control social, que sugiere que si la mayoría de interacciones agresivas tienen lugar entre los dominantes, que son los que luchan para mantener su estatus, todo animal que se haga pasar por dominante se verá inmerso en este flujo de agresiones. Como que un subordinado siempre tiene menos habilidades para la lucha y menos recursos energéticos que un dominante, las constantes luchas le representan un coste demasiado elevado que no puede asumir, de manera que las ventajas que pueda obtener de ser dominante no le compensan. Con gorriones (Møller 1987a, Møller 1987b), carbonero sibilino (Ficken et al. 1990) y con lúganos (Senar et al. 1990), se ha comprobado que las agresiones tienen lugar mayoritariamente entre los individuos dominantes, apoyando por tanto la hipótesis del control social (Møller 1987a). Pero con otras especies, como el gorrión de corona blanca *Zonotrichia leucophrys* y el verdecillo *Serinus serinus*, esto no es así, sino que los dominantes dirigen la mayor parte de sus agresiones hacia los individuos subordinados (Fugle y Rothstein 1987, Keys y Rothstein 1991, Slotow et al. 1993). Esta hipótesis por tanto tampoco sirve para explicar de forma general cómo se ha evitado que evolucionen individuos mentirosos, o como mínimo, esta no se puede aplicar a todas las especies.

Hipótesis de la predación diferencial

Varios autores han sugerido que los individuos que despliegan mayores señales de estatus pueden ser más fácilmente detectados por los predadores, y que sólo los individuos verdaderamente dominantes pueden compensar este handicap con una mayor experiencia y habilidad para escapar de los predadores (Balph et al. 1979, Fugle et al. 1984, Fugle y Rothstein 1987, Slotow et al. 1993). En el gorrión común, por ejemplo, existe una cierta tendencia a que los individuos con mayores señales de estatus sufran una mayor predación (Møller 1989). Sin embargo, es difícil de creer que un centímetro más o menos de negro en el pecho haga que ese individuo sea mejor o peor detectado por un gavilán *Accipiter nisus*. Además, colores altamente conspicuos como por ejemplo el blanco y negro, pueden realmente ser muy crípticos en fondos contrastados (Götmark y Hohlfält 1995). Los resultados, por tanto, se podrían explicar de forma alternativa como una consecuencia de que los individuos dominantes (con mayores señales) son más activos (Møller 1990, Veiga 1993), y por tanto, son más fácilmente localizados y predados (Götmark et al. 1997). Adicionalmente, es difícil creer que el gavilán vea mejor a un pájaro que tiene en el pecho un centímetro más de negro que otro compañero, ni tampoco existen datos de que los dominantes sean más "experimentados" que los subordinados (Wiley 1991). En los casos en que las señales de estatus están ligadas con la edad (con jóvenes más crípticos y con menores manchas que los adultos), sí que la hipótesis podría funcionar, ya que los adultos, debido a su mayor edad, son más experimentados (Maccarone 1987, Enoksson 1988, Desrochers 1992). Por tanto es factible que a los jóvenes con mucho

negro se les viera más, a la vez que su inexperiencia no les permitiese escapar del depredador. Experimentos similares a los realizados por Götmark y Unger (1994) con animales disecados podrían aportar importantes datos sobre el tema.

Hipótesis sobre el coste de mantenimiento y producción

Maynard Smith y Harper (1988), mediante estudios teóricos, han sugerido que la señalización honesta del estatus social podría ser estable siempre y cuando los individuos mentirosos pagasen un importante coste cuando se enfrentan a individuos de mayor estatus. La presencia de una mayor tasa metabólica en los individuos dominantes de varias especies (Roskaft et al. 1986, Hogstad 1987, Reinertsen y Hogstad 1994, Bryant y Newton 1994, Cristol 1995a), ha conducido a algunos autores a sugerir que los costes de estas señales de estatus pueden estar relacionados con el metabolismo (Johnstone y Norris 1993). Sin embargo, otros trabajos sugieren que en especies con señales de estatus, la relación debería ser inversa, con los individuos subordinados presentando una mayor tasa metabólica que los dominantes. En estas especies los dominantes no deben defender su estatus mediante continuas agresiones sino que muchas veces disfrutan de su estatus y el acceso preferencial a los recursos simplemente señalizando la dominancia con el color de su plumaje (Senar y Camerino 1998); por el contrario, los subordinados están continuamente atentos a la presencia de dominantes, a los que activamente evitan, lo cual incrementa su tasa metabólica (Senar et al. 2000).

Owens y Hartley (1991) y Johnstone y Norris (1993) sugirieron que el coste de estas señales podía aparecer durante su producción. En este sentido se ha sugerido que si bien la testosterona está implicada en la producción de las señales de estatus (Evans et al. 2000), su efecto inmunodepresivo (Zuk et al. 1990, Folstad y Karter 1992, Saino et al. 1995, Silver et al. 1996, Saino y Møller 1996, Møller et al. 1996) determinaría que las señales de estatus pudieran ser solamente mantenidas por aquellos individuos de alta calidad, que pueden sobrevivir a pesar de la asociada reducción en la actividad de su sistema inmune (González et al. 1999a, Poiani et al. 2000). Sin embargo, los datos de los que se dispone indican que el efecto de la testosterona sobre el sistema inmune no está del todo claro y que la relación parece ser mucho más compleja de lo que hasta entonces se pensaba (Veiga 1993, Hasselquist et al. 1999, González et al. 1999b, Poiani et al. 2000, Evans et al. 2000).

Experimentos con gorriones comunes han demostrado que los individuos a los que se les manipula el tamaño del babero aumentándolo, convirtiéndolos en mentirosos, reducen su tasa de supervivencia, probablemente como resultado de su mayor atractivo sexual y por tanto mayor esfuerzo reproductivo (Veiga 1995). Estos resultados son muy sugerentes y parecen demostrar la existencia de un verdadero handicap asociado a la presencia de señales de estatus, pero todavía no está nada claro cómo los proce-

dos relacionados con la reproducción (selección sexual) pueden estar relacionados con los procesos de interacción social (selección social) (Senar 1999).

Estrategias Evolutivamente Estables mixtas

Tradicionalmente se pensaba que ser dominante siempre era ventajoso y que los subordinados estaban esperando algún día ser dominantes. Es por ello que los sajones denominaban a los subordinados "hopeful dominants" (West Eberhard 1975, Ekman 1989, Hogstad 1989). Sin embargo, Maynard-Smith (1982a) y Rohwer (1982b) han sugerido que esto no tiene por qué ser siempre así, y que los individuos de distinto estatus pueden estar siguiendo distintas estrategias igualmente exitosas; son las llamadas Estrategias Evolutivamente Estables mixtas (Maynard Smith 1982a). El estudio de los patrones de reproducción de la dendroica amarilla *Dendroica petechia* sugiere que dominantes y subordinados siguen distintas pero igualmente exitosas estrategias (Studd y Robertson 1985b, pero ver Yezerinac y Weatherhead 1997). En este caso, si las dos estrategias son favorables ya no debemos ver a los subordinados como individuos que desean ser dominantes y son por tanto capaces de mentir para conseguir estas ventajas adicionales; bajo este punto de vista el problema evolutivo de la mentira desaparece. Estudios teóricos adicionalmente muestran que en este contexto la aparición de individuos mentirosos no afecta a la estabilidad del sistema (Számado 2000). Las especies con un tipo de organización social de tipo "Feudal" (Rohwer y Ewald 1981, Senar et al. 1990, Wiley 1990, Cristol 1995b, Senar et al. 1997) se adaptan perfectamente a este modelo. Una predicción de esta hipótesis es que la distribución de frecuencias de los tamaños de las señales de estatus debería ser bimodal. Este es el caso del lúgano (Senar et al. 1993). Sin embargo este patrón es simplemente uno de los posibles, y está claro que en muchas especies ser dominante es ventajoso (Senar 1994): la idea de que las jerarquías sociales se conforman a una EEE mixta puede por tanto no ser de aplicación general.

Recapitulando

Como hemos visto, existen varias hipótesis que intentan explicar la estabilidad evolutiva de los sistemas de señalización de estatus, pero ninguna de ellas está plenamente apoyada por los datos. Probablemente no existe una única ruta evolutiva que explique todas las señales de estatus, y por tanto no existe un único mecanismo que mantenga la honestidad y estabilidad de estas señales. Muy probablemente el tipo de organización social que caracteriza a una especie fuerza que algunos mecanismos puedan actuar en mejor o peor grado. Ya se ha comentado que en especies con una organización social de tipo feudal, tanto dominantes como subordinados pueden ser evolutivamente "exitosos", permitiendo la estabilidad del sistema, mientras que en especies con una organización

social despótica, esto no tiene por qué ser así. En algunas especies los procesos de selección sexual pueden explicar en gran medida la evolución de las señales de estatus social (Berglund et al. 1996), mientras que en otras, los caracteres evolucionan solamente por selección social (Tanaka 1996). Por tanto, y de momento, podemos afir-

mar que las señales de estatus existen, que su honestidad es posible, y que existen diferentes maneras por las cuales la mentira se pueda controlar, pero no existe ninguna razón obvia que permita decir que alguna de esas maneras es la única (Senar 1999). ■

Bibliografía

- BALPH, M.H., BALPH, D.F. y ROMESBURG, H.C. 1979. Social status signalling in winter flocking birds: an examination of a current hypothesis. *Auk* 96: 78-93.
- BELTHOFF, J.R., DUFTY, A.M.JR. y GAUTHREAUX, S.A. 1994. Plumage variation, plasma steroids and social dominance in male House Finches. *Condor* 96: 614-625.
- BERGLUND, A., BISAZZA, A. y PILASTRO, A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 385-399.
- BRYANT, D.M. y NEWTON, A.V. 1994. Metabolic costs of dominance in dippers, *Cinclus cinclus*. *Anim. Behav.* 48: 447-455.
- BUTCHER, G.S. y ROHWER, A. 1989. The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. *Current Ornithology* 6: 51-108.
- CARYL, P.G. 1982. Telling the truth about intentions. *J. theor. Biol.* 97: 679-689.
- CRISTOL, D.A. 1995a. Costs of switching social groups for dominant and subordinate dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 93-101.
- CRISTOL, D.A. 1995b. The coat-tail effect in merged flocks of dark-eyed juncos: social status depends on familiarity. *Anim. Behav.* 50: 151-159.
- DESROCHERS, A. 1992. Age and foraging success in European blackbirds: variation between and within individuals. *Anim. Behav.* 43: 885-894.
- EKMANN, J.B. 1989. Ecology on non-breeding social systems of *Parus*. *Wilson Bull.* 101: 263-288.
- ENOKSSON, B. 1988. Age- and sex-related differences in dominance and foraging behaviour of nuthatches *Sitta europaea*. *Anim. Behav.* 36: 231-238.
- EVANS, M.R., GOLDSMITH, A.R. y NORRIS, R.A. 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 156-163.
- FICKEN, M.S., WEISE, C.M. y POPP, J.W. 1990. Dominance rank and resource access in winter flocks of Black-capped Chickadees. *Wilson Bull.* 102: 623-633.
- FOLSTAD, I. y KARTER, A.J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* 139: 603-622.
- FUGLE, G.N. y ROTHSTEIN, S.I. 1987. Experiments on the control of deceptive signals of status in White-crowned Sparrows. *Auk* 104: 188-197.
- FUGLE, G.N., ROTHSTEIN, S.I., OSENBURG, C.W. y MCGINLEY, M.A. 1984. Signals of status in wintering white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Anim. Behav.* 32: 86-93.
- GEIST, V. 1966. The evolutionary significance of mountain sheep horns. *Evolution* 20: 558-566.
- GONZÁLEZ, G., SORCI, G. y DE LOPE, F. 1999a. Seasonal variation in the relationship between cellular immune response and badge size in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 117-122.
- GONZÁLEZ, G., SORCI, G., MØLLER, A.P., NINNI, P., HAUSSY, C. y DE LOPE, F. 1999b. Immunocompetence and condition-dependent sexual advertisement in male house sparrows (*Passer domesticus*). *J. Anim. Ecol.* 68: 1225-1234.
- GÖTMARK, F. y HOHLFÄLT, A. 1995. Bright male plumage and predation risk in passerine birds: are males easier to detect than females? *Oikos* 74: 475-484.
- GÖTMARK, F., POST, P., OLSSON, J. y HIMMELMANN, D. 1997. Natural selection and sexual dimorphism: sex-biased sparrowhawk predation favours crypsis in female chaffinches. *Oikos* 80: 540-548.
- GÖTMARK, F. y UNGER, U. 1994. Are conspicuous birds unprofitable prey? field experiments with Hawks and stuffed prey species. *Auk* 111: 251-262.
- GRASSO, M.J., SAVALLI, U.M. y MUMME, R.L. 1996. Status signalling in Dark-eyed Juncos: perceived status of other birds affects dominance interactions. *Condor* 98: 636-639.
- HASSELQUIST, D., MARSH, J.A., SHERMAN, P.W. y WINGFIELD, J.C. 1999. Is avian humoral immunocompetence suppressed by testosterone? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 167-175.
- HOGSTAD, O. 1987. It is expensive to be dominant. *Auk* 104: 333-336.
- HOGSTAD, O. 1989. Social organization and dominance behavior in some *Parus* species. *Wilson Bull.* 254: 262.
- HOGSTAD, O. y KROGLUND, R.T. 1993. The throat badge as a status signal in juvenile male Willow tits *Parus montanus*. *J. Orn.* 134: 413-423.
- HOLBERTON, R.L., ABLE, K.P. y WINGFIELD, J.C. 1989. Status signalling in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*: plumage manipulations and hormonal correlates of dominance. *Anim. Behav.* 37: 681-689.
- HUNTINGFORD, F. y TURNER, A. 1987. *Animal conflict*. Chapman and Hall, London.
- JÄRVI, T. y BAKKEN, M. 1984. The function of the variation in the breast stripe of the Great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 32: 590-596.
- JÄRVI, T., WALSO, O. y BAKKEN, M. 1987. Status signalling by *Parus major*: an experiment in deception. *Ethology* 76: 334-342.
- JOHNSTONE, R.A. y NORRIS, K.J. 1993. Badges of status and the cost of aggression. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 127-134.
- JONES, I.L. 1990. Plumage variability functions for status signalling in least auklets. *Anim. Behav.* 39: 967-975.
- KETTERSON, E.D. 1979. Status signaling in Dark-eyed juncos. *Auk* 96: 94-99.
- KEYS, G.C. y ROTHSTEIN, S.I. 1991. Benefits and costs of dominance and subordination in white-crowned sparrows and the paradox of status signalling. *Anim. Behav.* 42: 899-912.
- LEMEL, J. y WALLIN, K. 1993. Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the great tit, *Parus major* L. *Anim. Behav.* 45: 549-558.
- MACCARONE, A.D. 1987. Age-class differences in the use of food sources by European Starlings. *Wilson Bull.* 99: 699-704.
- MAYNARD SMITH, J. 1982a. *Evolution and the theory of games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MAYNARD SMITH, J. y HARPER, D.G.C. 1988. The evolution of aggression: can selection generate variability? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 319: 557-570.
- MØLLER, A.P. 1987a. Social control of deception among status signalling House sparrows *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 307-311.

- MØLLER, A.P. 1987b. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Anim. Behav.* 35: 1637-1644.
- MØLLER, A.P. 1989. Natural and sexual selection on a plumage signal of status and on morphology in house sparrows, *Passer domesticus*. *J. evol. Biol.* 2: 125-140.
- MØLLER, A.P. 1990. Sexual behaviour is related to badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 23-29.
- MØLLER, A.P., KIMBALL, R.T. y ERRITZOE, J. 1996. Sexual ornamentation, condition, and immune defence in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 317-322.
- OWENS, I.P.F. y HARTLEY, I.R. 1991. "Trojan sparrows": evolutionary consequences of dishonest invasion for the badges-of-status model. *Am. Nat.* 138: 1187-1205.
- PARSONS, J. y BAPTISTA, L.F. 1980. Crown coloration and dominance in the White-crowned Sparrow. *Auk* 97: 807-815.
- POIANI, A., GOLDSMITH, A.R. y EVANS, M.R. 2000. Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 230-242.
- PROCTER-GRAY, E. 1991. Female-like plumage of subadult male American Redstarts does not reduce aggression from other males. *Auk* 108: 872-879.
- REINERTSEN, R.E. y HOGSTAD, O. 1994. Influence of social status on the nocturnal energy expenditure of the Willow Tit *Parus montanus*. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 17: 27-42.
- ROHWER, S.A. 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29: 593-610.
- ROHWER, S.A. 1977. Status signaling in Harris sparrows: some experiments in deception. *Behaviour* 61: 107-129.
- ROHWER, S.A. 1978. Reply to Shields on avian winter plumage variability. *Evolution* 32: 670-673.
- ROHWER, S.A. 1982b. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *Amer. Zool.* 22: 531-546.
- ROHWER, S.A. y EWALD, P.W. 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signaling system. *Evolution* 35: 441-454.
- ROHWER, S.A. y ROHWER, F.C. 1978. Status signalling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved. *Anim. Behav.* 26: 1012-1022.
- ROPER, T.J. 1986. Badges of status in avian societies. *New Scientist.* 109: 38-40.
- ROSKAFT, E., JÄRVI, T., BAKKEN, M., BECH, C. y REINERTSEN, R.E. 1986. The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Anim. Behav.* 34: 838-842.
- SAINO, N. y MØLLER, A.P. 1996. Sexual ornamentation and immunocompetence in the barn swallow. *Behav. Ecol.* 7: 227-232.
- SAINO, N., MØLLER, A.P. y BOLZERN, A.M. 1995. Testosterone effects on the immune system and parasite infestations in the barn swallow (*Hirundo rustica*): An experimental test of the immunocompetence hypothesis. *Behav. Ecol.* 6: 397-404.
- SAVALLI, U.M. 1995. The evolution of bird coloration and plumage elaboration. A review of hypotheses. *Current Ornithology* 12: 141-190.
- SCHJELDERUP-EBBE, T. 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Z. Psychol.* 88: 225-252.
- SENAR, J.C. 1994. Vivir y convivir: la vida en grupos sociales. En J. Carranza (ed.): *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*. Pp. 205-233. Univ. of Extremadura, Cáceres
- SENAR, J.C. 1999. Plumage coloration as a signal of social status. En N. Adams y R. Slotow (eds.): *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban*. Pp. 1669-1686. BirdLife South Africa, Johannesburg
- SENAR, J.C. y CAMERINO, M. 1998. Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1515-1520.
- SENAR, J.C., CAMERINO, M., COPETE, J.L. y METCALFE, N.B. 1993. Variation in black bib of the Eurasian Siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *Auk* 110: 924-927.
- SENAR, J.C., CAMERINO, M. y METCALFE, N.B. 1990. Familiarity breeds tolerance: the development of social stability in flocking Siskins (*Carduelis spinus*). *Ethology* 85: 13-24.
- SENAR, J.C., CAMERINO, M. y METCALFE, N.B. 1997. A comparison of agonistic behaviour in two Cardueline finches: feudal species are more tolerant than despotic ones. *Etología* 5: 73-82.
- SENAR, J.C., POLO, V., URIBE, F. y CAMERINO, M. 2000. Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Anim. Behav.* 59: 103-110.
- SHIELDS, W.M. 1977. The social significance of avian winter plumage variability: a comment. *Evolution* 31: 905-907.
- SILVER, R., ZHUANG, X.X. y SILVERMAN, A.J. 1996. Immunocompetence, mast cells and sexual behaviour. *Ibis* 138: 101-111.
- SLOTOW, R., ALCOCK, J. y ROTHSTEIN, S.I. 1993. Social status signalling in white-crowned sparrows: an experimental test of the social control hypothesis. *Anim. Behav.* 46: 977-989.
- STUDD, M.V. y ROBERTSON, R.J. 1985a. Evidence for reliable badges of status in territorial yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Anim. Behav.* 33: 1102-1113.
- STUDD, M.V. y ROBERTSON, R.J. 1985b. Sexual selection and variation in reproductive strategy in male yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 101-109.
- SZÁMADO, S. 2000. Cheating as a mixed strategy in a simple model of aggressive communication. *Anim. Behav.* 59: 221-230.
- TANAKA, Y. 1996. Social selection and the evolution of animal signals. *Evolution* 50: 512-523.
- VEIGA, J.P. 1993. Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the House Sparrow: a study on honest advertisement. *Evolution* 47: 1161-1170.
- VEIGA, J.P. 1995. Honest signalling and the survival cost of badges in the House Sparrow. *Evolution* 49: 570-572.
- WATT, D.J. 1986. A comparative study of status signalling in sparrows (genus *Zonotrichia*). *Anim. Behav.* 34: 1-15.
- WEST EBERHARD, M.J. 1975. The evolution of social behaviour by kin selection. *Quat. Rev. Biol.* 50: 1-33.
- WHITFIELD, D.P. 1987. Plumage variability, status signalling and individual recognition in avian flocks. *Trend. Ecol. Evol.* 2: 13-18.
- WILEY, R.H. 1990. Prior-residency and coat-tail effects in dominance relationships of male dark-eyed juncos *Junco hyemalis*. *Anim. Behav.* 40: 587-596.
- WILEY, R.H. 1991. Both high- and low-ranking white-throated sparrows find novel locations of food. *Auk* 108: 8-15.
- WOLFENBARGER, L.L. 1999. Is red coloration of male Northern Cardinals beneficial during the nonbreeding season?: a test of status signaling. *Condor* 101: 655-663.
- YEZERINAC, S.M. y WEATHERHEAD, P.J. 1997. Extra-pair mating, male plumage coloration and sexual selection in yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 527-532.
- ZUK, M., JOHNSON, K., THORNHILL, R. y LIGON, J.D. 1990. Parasites and male ornaments in free-ranging and captive red jungle fowl. *Behaviour* 114: 232-248.

Lecturas recomendadas

Existen tres trabajos en los que se ha revisado la distinta literatura sobre la señalización de estatus: Roper (1986), Whitfield (1987) y Senar (1999). Los tres son de obligada lectura. Butcher y Rohwer (1989) presentan una buena revisión sobre la utilización comunicativa del color del plumaje en distintos contextos. Johnstone y Norris (1993) discuten en un buen trabajo los problemas evolutivos de las señales de estatus.