

**museu de
ciències naturals**



UAB
Universitat Autònoma
de Barcelona

Organización social y señalización del estatus de dominancia: el lúgano como especie modelo

**Tesis doctoral presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias
Biológicas. Bellaterra, 2009.**

Programa de biologia animal, biologia vegetal i ecologia

La doctoranda

Montserrat Camerino i Llull

Director

Dr. Joan Carles Senar

Museu Ciències Naturals Barcelona

Tutor

Dr. Xavier Espadaler

CREAF, UAB

*A qui més estimo: Josep
Palet, Alba Palet, Laia
Palet i Mercè Camerino*

Agradecimientos

En primer lugar y muy especialmente debo agradecer la realización de esta tesis doctoral, al Dr. Joan Carles Senar, director de la tesis y gran amigo, por sus inmejorables consejos, ayuda incondicional, paciencia y cooperación en todos los trabajos realizados conjuntamente durante muchos años. Fue él quien me animó a iniciar mis estudios con los lúganos, estos pájaros increíbles que a lo largo de muchos años, juntos hemos intentado conocer y aprender el porqué de su comportamiento, diseñando experimentos y pasando largas horas de agradables y fructíferas discusiones, gracias a su enorme capacidad de trabajo y dedicación, he aprendido las técnicas más avanzadas en etología. También ha sido gracias a su constante apoyo en mis momentos de duda sobre la necesidad de presentar la tesis, dándome ánimo y estando siempre a mi lado durante la larga redacción de la tesis, ha conseguido que después de muchos años escriba y presente esta tesis.

A la Sra. Rosario Nos, exdirectora del Museu de Zoologia de Barcelona, porque fue la persona que me introdujo y guió en mis primeros estudios sobre etología de las aves en el Zoo de Barcelona, junto a mi amiga y compañera de estudios Victoria Tarrida, cuando aún éramos unas inexpertas estudiantes de Biología.

Al Dr. Xavier Espadaler del CREA por aceptar ser mi tutor desde la Universitat Autònoma de Barcelona y por su ayuda en los trámites finales de la tesis.

A Mercè Camerino, Ricard Pla y Laia Palet por su gran ayuda y paciencia en el diseño informático de las tablas, figuras y composición de la tesis. A Pere Vivas por el tiempo que me ha dedicado intentando fotografiar a los lúganos, tarea nada fácil. A Josep Palet, mi compañero por su ayuda en el diseño de los gráficos y la portada. A toda mi familia por la paciencia, el apoyo incondicional y el ánimo que me han dado durante la larga redacción de la tesis, y por aceptar a los lúganos en casa.

A Josep Liz por las correcciones gramaticales y especialmente a Victoria Tarrida por haber dedicado mucho tiempo en la lectura y la corrección de ésta tesis.

También quiero dar las gracias a las muchas personas con las que he compartido durante años las observaciones de los lúganos en cautividad, con ellos he aprendido ha descifrar muchas cosas sobre estrategias de comunicación y que de una u otra forma han contribuido a la realización de esta tesis como Joan Carles Senar, Francesc Uribe, Lluïa Arroyo, Juli Hernández, Anna Serra, Jordi Doménech, Iker Ruiz, Javier Quesada y muchos otros que si no los nombro es por falta de memoria.

Y como no a los lúganos estos simpáticos pájaros sociales con los que he convivido durante mucho tiempo, por dejarse observar y manipular, por mostrarme sus pautas de comunicación visual y su gran capacidad de convivencia con los miembros del grupo y sus múltiples estrategias para evitar las agresiones.

A The Association for the Study of Animal Behaviour por financiar la construcción del aviario en Sant Quirze del Vallès donde se han realizado muchas de las observaciones en cautividad descritas en esta tesis.

Sin la ayuda de todos ellos la redacción de esta tesis no hubiera sido posible.

Índice

1. Introducción

1.1. Presentación de la tesis e introducción general.....	13
1.2. Objetivos de la tesis	19
1.3. Publicaciones	21

2. Material y metodología generales

2.1. Especie estudiada	23
2.2. Zona de estudio en libertad	27
2.2.1. Métodos de captura y marcaje	28
2.2.2. Medición del babero negro	31
2.2.3. Observación de campo de interacciones agonísticas	34
2.3. Observaciones en cautividad	
2.3.1. Descripción del aviario	35
2.3.2. Descripción de los comportamientos agonísticos	38
2.3.3. Cálculo del índice de dominancia	43

3. Descripción de la estructura social del lúgano

3.1. Introducción.....	45
3.2. Material y metodología específicos.....	46
3.3. Resultados	
3.3.1. Tamaño medio de los grupos sociales de lúgano	50
3.3.2. Variación en la tasa de interacciones e intrusiones con el paso del tiempo después de la unión de dos grupos.....	50
3.3.3. Variaciones en el tipo de conducta con el paso del tiempo....	51
3.3.4. ¿Cuánto tiempo es necesario para llegar a la estabilidad social?	53
3.3.5. Relaciones entre compañeros de grupo familiares y entre nuevos compañeros	58
3.4. Discusión	66

4. Descripción de la variabilidad en el tamaño del babero negro en el lúgano y correlación entre tamaño y dominancia

4.1. Introducción	69
4.2. Material y metodología específicos	70
4.3. Resultados	
4.3.1. Variabilidad en el tamaño del babero negro	74
4.3.2. Correlación entre dominancia y tamaño del babero negro	
4.3.2.1. Correlación entre dominancia y tamaño del babero negro en lúganos libres	76
4.3.2.2. Correlación entre dominancia y tamaño del babero negro en lúganos cautivos	77
4.4. Discusión	80

5. El babero negro del lúgano funciona como verdadera señal de estatus social

5.1. Introducción	83
5.2. Material y metodología específicos	87
5.3. Resultados	95
5.3.1. Experimento 1	96
5.3.2. Experimento 2	97
5.3.3. Experimento 3	98
5.3.4. Experimento 4	99
5.3.5. Experimento 5	100
5.3.6. Experimento 6	101
5.4. Discusión	103

6. Ventajas de la señalización de estatus para los lúganos dominantes

6.1. Introducción	107
6.2. Material y metodología específicos	110
6.3. Resultados	115
6.4. Discusión	121

7. Ventajas de la señalización de estatus para los subordinados	
7.1. introducción	125
7.2. Material y metodología específicos	126
7.3. Resultados	128
7.4. Discusión	130
8. El babero negro no funciona como ornamento sexual	
8.1. introducción	133
8.2. Material y metodología específicos	135
8.3. Resultados	140
8.4. Discusión	143
9. Conclusión general	147
Bibliografía	155

1

Introducción

1.1 Presentación de la tesis e introducción general

Generalmente se admite que la proporción de alimento ingerido en grupo, por los pájaros, es consecuencia en parte de la gran eficiencia de los grupos en buscar y encontrar las manchas de alimento disperso y de repartir este alimento entre los distintos miembros del grupo.

Se asume que en especies sociales, uno de los métodos más usuales de búsqueda de alimento es el “local enhancement” (Hinde, 1961), es decir la búsqueda de actividad de alimentación. Este mecanismo se define cómo la actividad de alimentación de unos individuos y sirve como señal de presencia de comida para aquellos pájaros que están buscando alimento. Una vez el recurso es localizado, éste es explotado rápidamente por el bando (Senar & Metcalfe, 1988). Por lo tanto, cuanto mayor sea el número de pájaros que están buscando alimento, mayor es la probabilidad de encontrarlo.

Sin embargo, esta alta proporción de ingestión de alimento en individuos que forman grupos organizados, ocurre sólo por término medio, ya que no todos los miembros del grupo necesariamente aumentan sus proporciones de alimento ingerido (Barnard, 1984; Pulliam & Caraco, 1984). La convivencia entre individuos de una misma especie y el hecho de compartir el espacio, el alimento u otros recursos, comporta siempre conflictos entre los diferentes miembros del grupo, y las peleas son la forma más frecuente de resolver dichos conflictos para saber quién es el que tiene preferencia para explotar el recurso (Huntingford & Turner, 1987). Estos conflictos se solucionan mediante interacciones, proceso mediante el cual, existe un intercambio de información sobre el estado motivacional de dos individuos (Senar, 1990). La interacción

social más frecuente es la agonística. Ésta regula la convivencia dentro del grupo, intentando reducir al máximo las agresiones físicas y consiguiendo que las relaciones entre los diferentes elementos del grupo sean más fluidas (Balph, 1979).

Observando estas interacciones, se puede ver cómo unos cuantos individuos, llamados dominantes, son los que ganan la mayoría de los enfrentamientos agonísticos, mientras que otros, llamados subordinados, son los que pierden muchos de los enfrentamientos dejando paso a los dominantes. Esta ordenación de individuos según su dominancia se define como jerarquía social (Schjelderup-Ebbe, 1922).

Una característica básica de las jerarquías sociales es que los individuos puedan reconocerse fácilmente mediante símbolos externos. Por ejemplo, las fuerzas armadas señalizan el estatus mediante estrellas y galones, en el orden judicial se utilizan togas y puñetas, y en la Iglesia, mitras, anillos y capas, símbolos visuales que claramente marcan el estatus de cada individuo. Es muy importante saber si los animales pueden reconocer la habilidad de dominancia relativa de los otros individuos sin necesidad de incurrir en una agresión abierta. Si este tipo de señalización existiera, se evitarían muchas luchas y peleas entre los miembros del grupo, ya que los distintos individuos reconocerían el estatus de dominancia de sus oponentes, evitándose así pérdidas innecesarias de energía. La importancia de este tipo de señales entre individuos del mismo sexo que luchan (o evitan luchar) entre sí, ha llevado a algunos investigadores a proponer que las señales de estatus no sólo pueden evolucionar por selección natural o sexual, sino también por la llamada selección social (Tanaka, 1996; Wolf *et al.*, 1999). Una de las reglas básicas para mantener la convivencia en un grupo es, por tanto, conocer el grado de dominancia de un individuo respecto al de los otros elementos del grupo. Está bien establecido que algunos miembros del grupo, los dominantes, explotan a los otros, los subordinados, arrebatándoles una proporción de los recursos (Barnard & Sibly, 1981; Barnard, 1984), y los subordinados parecen reconocer a los dominantes, cediéndoles el espacio o los recursos (Ekman, 1989a). El punto clave es por tanto ¿cómo puede señalizarse la dominancia social?

El plumaje es la característica más evidente en las aves y las plumas son las responsables de su coloración, adquiriendo ésta una gran importancia en la comunicación visual entre individuos (Butcher & Rohwer, 1989; Savalli, 1995; Senar, 2004). El color de las plumas en las aves depende de varios pigmentos, y entre ellos los más importantes son las melaninas y los carotenos (Dorst, 1976). Sin embargo, existen además colores estructurales y algunos otros pigmentos más especializados (Senar, 2004). La melanina es el pigmento responsable de las coloraciones negras, grises, marrones, rojizas y de algunos amarillos pálidos. Este pigmento es sintetizado por los pájaros a partir de una ruta metabólica de aminoácidos como tirosina, triptófano y fenilalanina (Fox, 1976; Brush, 1978). La tirosina es un aminoácido muy frecuente en la naturaleza, por lo cual su presencia no representa ninguna limitación, ni hay una relación directa entre melanina y alimentación. Los carotenos proporcionan colores rojos, amarillos y naranjas, y no pueden ser sintetizados por los pájaros, sino que éstos los obtienen a través de los alimentos (Hill, 1992; Hill, 1994; Hill, 1996; Olson & Owens, 1998). Por lo tanto estos pigmentos sí que dependen del tipo de alimentos consumidos.

Desde Darwin (1871), muchos biólogos se han preguntado el porqué de la variabilidad en la coloración del plumaje de muchas aves (Rohwer, 1975; Butcher & Rohwer, 1989; Savalli, 1995; Senar, 2004). Rohwer fue el primero en proponer que la variabilidad en las manchas de color de muchas aves, podía actuar como una verdadera señal de estatus social, actuando como un mecanismo que reduciría el número de luchas. Esto se daría en las especies que forman grupos sociales, pero que a su vez presentan una gran movilidad de estos grupos, de manera que cada individuo interactúa a lo largo del día con muchos individuos de su especie, a los que no conoce.

Esta hipótesis de Rohwer sobre la señalización del estatus social que permite reconocer a los dominantes, ha sido comprobada en varias especies de aves, que presentan variabilidad en el color de su plumaje. Varios investigadores han encontrado una correlación significativa entre la cantidad de la zona pigmentada del plumaje que puede actuar como señal, y la dominancia, por

ejemplo el tamaño del babero negro del gorrión (Møller, 1987b), y del carbonero sibilino (Hogstad & Kroglund, 1993), la corbata negra del Carbonero común (Järvi & Bakken, 1984); (Maynard Smith & Harper, 1988), la manchita blanca en la frente del papamoscas collarino (Gustafsson *et al.*, 1995), o la extensión de negro en la cabeza de los emberízidos americanos como *Junco hyemalis* (Ketterson, 1979), o *Zonotrichia querula* (Rohwer, 1975) (véase revisión en tabla 1.1).

Especie	Características del plumaje	Caracter	Tipo	Manipulación	%	Autor
<i>Spheniscus demersus</i>	Contraste blanco y negro en la cabeza	tamaño	Melánina	no		(Ryan <i>et al.</i> , 1987)
<i>Phasianus colchicus</i>	Blanco inferior del cuerpo	color	mezcla	sí		(Mateos & Carranza, 1997)
<i>Aethia pusilla</i>	Blanco del cuerpo	tamaño	Estructural	sí	75%	(Jones, 1990)
<i>Charadrius alexandrinus</i>	Bandas negras laterales del pecho	tamaño	Melánina	sí		(Lendvai <i>et al.</i> , 2004)
<i>Cinclus cinclus</i>	Área de color castaño bajo el pecho	Color	Melánina	no		(Bryant & Newton, 1994)
<i>Agelaius phoeniceus</i>	Banda roja en el hombro	tamaño	Caroteno	sí		(Peek, 1972), (Smith, 1972) (Roskaft & Rohwer, 1987), (Eckert & Weatherhead, 1987)
<i>Euplectes axillaris</i>	Banda roja en el hombro	tamaño	Caroteno	sí	93%	(Pryke & Andersson, 2003)
<i>Euplectes ardens</i>	Garganta roja	Tamaño/color	Caroteno	sí		(Pryke <i>et al.</i> , 2001), (Pryke <i>et al.</i> , 2002)
<i>Nectarinia johnstoni</i>	Mechón escarlata en el pecho	tamaño				(Evans & Hatchwell, 1992)

<i>Dendroica petechia</i>	Bandas marrones en pecho	tamaño	Melamina	sí		(Studd & Robertson, 1985)
<i>Ficedula albicollis</i>	Mancha blanca en la frente	tamaño	Estructural	sí		(Pärt & Qvarnström, 1997)
<i>Poecile atricapilla</i>	Babero negro	color	Melamina	no	94%	(Mennill <i>et al.</i> , 2003)
<i>Parus major</i>	Corbata negra	tamaño	Melamina	sí	r 74%	(Järvi & Bakken, 1984), (Maynard Smith & Harper, 1988), (Wilson, 1992; Lemel & Wallin, 1993)
<i>Parus caeruleus</i>	Píleo	color	UV	sí		(Alonso-Alvarez <i>et al.</i> , 2004)
<i>Parus montanus</i>	Babero negro	tamaño	Melamina	sí	r 92-96%	(Hogstad & Kroglund, 1993)
<i>Parus ater</i>	Babero negro	tamaño	Melamina	sí		(Brotons, 1998)
<i>Fringilla coelebs</i>	Pecho rojo	color	Caroteno	no		(Marler, 1955)
<i>Carpodacus mexicanus</i>	Pecho rojo	color	Caroteno	sí		(McGraw & Hill, 2000a; McGraw & Hill, 2000b)
<i>Carduelis chloris</i>	Amarillo general	color	Caroteno	no		(Maynard Smith & Harper, 2003)
<i>Carduelis spinus</i>	Babero negro	tamaño	Melamina	sí	r 50-70%	(Senar <i>et al.</i> , 1993)
<i>Passer domesticus</i>	Babero negro	tamaño	Melamina	sí	r 27-79%	(Møller, 1987b), (Maynard Smith & Harper, 2003), (Solberg & Ringsby, 1997), (Liker & Barta, 2001), (González <i>et al.</i> , 2002), (McGraw <i>et al.</i> , 2003b)
<i>Emberiza calandra</i>	Babero negro	tamaño	Melamina	no		(Maynard Smith & Harper, 2003)

<i>Cardinalis cardinalis</i>	Rojo general	color	Caroteno	sí		(Wolfenbarger, 1999)
<i>Junco hyemalis</i>	Cabeza y babero negros	tamaño	Melanina	no	69%	(Balph & Balph, 1979; Balph <i>et al.</i> , 1979), (Ketterson, 1979) (Balph & Balph, 1979)
	Blanco en cola	tamaño	Estructural	no	72%	
<i>Zonotrichia querula</i>	Cabeza y babero negros	tamaño	Melanina	sí	75%	(Rohwer, 1975)
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	Blanco y negro en la cabeza	tamaño	Melanina	sí	87-96%	(Parsons & Baptista, 1980), (Fugle <i>et al.</i> , 1984)

Tabla 1.1. Algunos ejemplos bibliográficos en los que se ha relacionado la variabilidad en el color del plumaje con la dominancia. En todas las especies citadas se ha encontrado una relación positiva, a más coloración mayor dominancia. La correlación se refiere a la capacidad que tiene el color para predecir la dominancia, el valor r es el porcentaje de variación del plumaje que la dominancia es capaz de explicar, y en los casos en que sólo se da el porcentaje, éste hace referencia a la proporción de enfrentamientos ganados por individuo con una coloración del plumaje más elevada. En algunos casos los autores de los trabajos no han calculado este valor.

El problema de los estudios realizados hasta la fecha, es que en la mayoría de especies estudiadas la señalización aparece entre individuos de sexo o edad distinta, por lo que no se puede afirmar si estas señales funcionan para señalar realmente el estatus de dominancia o indican únicamente el sexo y la edad (y por correlación de estos atributos con la dominancia, señalizan la dominancia sólo de forma colateral y parcial, pero no una dominancia dentro de cada sexo y edad) (Senar, 1999; Maynard Smith & Harper, 2003; Senar, 2004). Los diversos estudios experimentales realizados hasta la fecha en los que se han manipulado distintas manchas de color, para demostrar su posible papel como señal de dominancia, presentan además toda una serie de problemas metodológicos que hacen dudar de su robustez (ver capítulo 4) y (Senar, 1999; Senar, 2004).

1.2 Objetivos de la tesis

El objetivo principal de esta Tesis es demostrar la existencia en el lúgano (*Carduelis spinus*) de un sistema de señalización de estatus que funciona dentro de las distintas clases de edad y sexo, evitando los problemas metodológicos asociados a muchos de los trabajos realizados hasta la fecha sobre este tema (Senar, 1999). En el lúgano, los machos presentan una mancha negra bajo el pico en forma de babero, formada por melanina, que actúa como posible señal de estatus social. Dicha mancha presenta una gran variabilidad en su tamaño, aparece solamente en los machos y su presencia no está ligada a la edad del individuo (Fig. 1.1). El lúgano es por tanto una especie ideal para estudiar si la señalización de estatus funciona dentro de cada clase de edad, y sin el efecto colateral del sexo (Maynard Smith & Harper, 2003). El lúgano es una especie nómada que presenta además un sistema social, en el que cada individuo interacciona a lo largo del invierno con miles de individuos a los que no había visto con anterioridad (Senar *et al.*, 1992a). Esta especie cumple por tanto otra premisa básica de la señalización de estatus, que establece que estas señales deberían utilizarse en interacciones entre individuos que no se conocen, aspecto que muchas veces no se ha tenido en cuenta (Senar, 1999). El lúgano es por tanto una especie ideal para analizar la presencia de la señalización de estatus y su posible funcionalidad.

La primera parte de la Tesis analiza los patrones de organización social del lúgano y la existencia de este sistema de señalización de estatus. La segunda parte de la Tesis, analiza las ventajas de esta señalización, tanto para individuos dominantes como para subordinados, enfatizando en el último capítulo que esta señalización, en el lúgano, es un mecanismo utilizado únicamente para regular las interacciones sociales, no teniendo ninguna funcionalidad en los procesos de elección de pareja (selección sexual).



Figura 1.1. Representación gráfica de la cabeza de tres lúganos macho, en la que puede observarse la variabilidad (de menor a mayor) en el tamaño de la mancha negra en forma de babero situada debajo del pico.

Los objetivos de la tesis son:

1. Analizar la estructura social del lúgano en un sistema feudal, en el que un individuo puede interactuar con miles de ejemplares a lo largo de un invierno. Esta estructura social es la más adecuada desde un punto de vista teórico para la existencia de un sistema de señalización del estatus social, por lo que el lúgano puede ser una especie modelo ideal para este estudio.
2. Estudiar la variabilidad en el tamaño del babero negro de esta especie y su correlación con la dominancia.
3. Demostrar que el babero negro en el lúgano funciona como verdadera señal de estatus social.
4. Demostrar la ventaja de este sistema de señalización para los individuos dominantes, que al indicar su alto estatus social consiguen prioridad en el acceso a los recursos sin haber de luchar por éstos, reduciendo de esta manera su coste metabólico.
5. Demostrar la ventaja de este sistema de señalización para los individuos subordinados, que al señalar su bajo estatus social reciben menos

agresiones. Estos datos permitirán profundizar en el mecanismo del control social para mantener la estabilidad evolutiva de la señal.

6. Demostrar que el babero negro del lúgano no funciona como ornamento sexual, y que no es utilizado por las hembras a la hora de escoger pareja. Con ello se demuestra que el babero negro del lúgano ha evolucionado exclusivamente por selección social y no por selección sexual.

1.3 Publicaciones

La mayoría de los capítulos incluidos en la tesis se basan en artículos científicos ya publicados por la autora de la tesis en revistas científicas especializadas, las cuales se indican a continuación.

Capítulo 3: Estructura social del lúgano.

J.C. Senar; M. Camerino & N.B. Metcalfe. 1990. Familiarity Breeds Tolerance: the Development of Social Stability in Flocking Siskins (*Carduelis spinus*). *Ethology* 85: 13-24.

Capítulo 4: Variabilidad en el tamaño del babero negro en el lúgano y la correlación entre tamaño del babero y dominancia,

J.C. Senar; M. Camerino; J.C. Copete & N.B. Metcalfe. 1993. Variation in Black Bib of the Eurasian Siskin (*Carduelis spinus*) and Its Role as a Reliable Badge of Dominance. *The Auk* 110: 924-927.

Capítulo 5: El babero Negro del lúgano funciona como señal de estatus social.

J.C. Senar & M. Camerino. 1998. Status signalling and the ability to recognize dominants: and experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proc. Royal Society Lond. B.* 265: 1515-1520.

Capítulo 6: Ventajas de la señalización de estatus para los lúganos dominantes.

J.C. Senar; V. Polo; F. Uribe & M. Camerino. 2000. Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Animal Behaviour* 59: 103-110.

Capítulo 8: El babero negro en el lúgano no funciona como ornamento sexual.

J.C. Senar; J. Doménech & M. Camerino. 2005. Female siskins choose mates by the size of the yellow wing stripe. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57: 465-469.

2

Material i metodología generales

2.1 Especie estudiada

La especie elegida para realizar este trabajo es el lúgano, *Carduelis spinus*, un pequeño passeriforme de la familia de los fringílidos. Presenta dimorfismo sexual (Fig. 2.1), el macho es de color verde amarillento listado de oscuro, con la parte superior de la cabeza, el píleo y el babero negros, y obispillo amarillo. Alas con plumas pardo negruzcas con ribetes amarillos; cobertoras alares verdosas con puntas negras y amarillas formando barras alares. Cola con plumas medianas negras bordeadas de blanco, las externas son amarillas con puntas negras. Pico gris pardusco y patas pardas (Fig. 2.2). La hembra es menos vistosa, no presenta negro ni en el píleo ni en el babero, es de tonos parduscos y verdosos, con el obispillo amarillo verdoso (Fig. 2.3). El lúgano mide entre 11 y 12 cm, su peso medio es de unos 14 g.



Figura 2.1. Dimorfismo sexual en el lúgano. Macho (a la derecha) con el píleo y el babero negros, pecho amarillo más intenso, la hembra (a la izquierda) con el pecho listado, menos amarillo, y sin píleo ni babero negros.



Figura 2.2. Ejemplar de lúgano macho en Sant Quirze del Vallès. Presenta un babero negro de tamaño grande.



Figura 2.3. Ejemplar de lúgano hembra en Sant Quirze del Vallès.

Es una especie nómada y oportunista, y en la Península Ibérica es invernante de aparición irregular. Los primeros lúganos llegan sobre la primera quincena de octubre, aunque a veces la migración puede alargarse hasta finales de noviembre. A finales de marzo inician de nuevo sus movimientos hacia las áreas de cría (Senar, 1986). En Europa se reproduce desde el Circulo Ártico,

en Escandinava y Rusia, hasta el centro de Europa; también puede hacerlo en algunas zonas de los Pirineos, Alpes, Balcanes, etc.

Es una especie social, vive en pequeños grupos estables (de 3-10 individuos) a lo largo de todo el año. Dichos grupos al llegar a nuestras tierras, deambulan buscando zonas con abundante alimento y pequeños cursos de agua. Se alimenta básicamente de semillas de árboles (*Pinus sp.*, *Picea sp.*, *Agnus glutinosa*, etc.) y de hierbas (e.g.: *Chenopodium sp.*, *Inula viscosa*, *Diplotaxis sp.*) y durante la época reproductora también de pequeños insectos. Su alimento esta siempre concentrado en pequeñas manchas (Newton, 1972). En las zonas donde la alimentación es abundante, se pueden observar agrupaciones más grandes de lúganos (varios centenares de individuos), por ejemplo sobre los alisos de una ribera o en zonas con plantas ruderales, donde pueden coincidir varios bandos de los que deambulan por la misma zona.

Estas pequeñas agrupaciones de lúganos forman grupos muy estructurados, verdaderas unidades sociales, con individuos dominantes y subordinados, ambos con unos roles muy marcados, y cada uno de estos roles manifiesta unos costes y unos beneficios bien definidos (Senar, 1984a; Senar, 1984b; Senar *et al.*, 1989; Senar *et al.*, 1990a).

Se pueden diferenciar dos tipos de lúgano en función de su tendencia a abandonar el área de alimentación o bien permanecer en ella durante más tiempo: los “transeúntes” son los pájaros que utilizan el área durante un solo día y los “residentes”, los que permanecen en el área de alimentación durante períodos más largos de tiempo (incluso varios meses) (Senar *et al.*, 1992a). Los residentes presentan una condición física mejor que los transeúntes y menor movilidad; son dominantes sobre los transeúntes (Senar *et al.*, 1990b; Senar *et al.*, 1992a).

Esta especie presenta varias ventajas, como ya se ha comentado, que la convierten en muy adecuada para realizar estos estudios sobre organización social y señalización de estatus de dominancia. Por este motivo todo el trabajo se ha realizado únicamente con ejemplares de esta especie.

Las ventajas del lúgano para ser utilizado como especie patrón son:

1. El lúgano es un pájaro **social**, que vive en pequeños grupos bien organizados y socialmente integrados, pero sus hábitos **nómadas** le hacen interaccionar a lo largo del año con varios miles de individuos no conocidos (Senar *et al.*, 1990b; Senar *et al.*, 1992a).
2. El macho de lúgano tiene una mancha negra en su plumaje debajo del pico en la garganta, en forma de **babero que presenta una gran variabilidad** en su tamaño y resalta sobre el color amarillo-verdoso del pecho (Newton, 1972) (Fig. 2.2). El babero negro en el lúgano es visible en todas las interacciones agonísticas.
3. Esta especie presenta un gran **dimorfismo sexual**. La hembra es de color gris verdoso y listada, tiene menos amarillo que el macho y lo que es más importante en este caso, no presenta babero, mientras que el macho es de color amarillo-verdoso, con el píleo y el babero negros. (Fig. 2.1). Por lo tanto el babero negro lo presentan sólo los machos y éstos son dominantes sobre las hembras.
4. **La dominancia** en el lúgano **no está correlacionada con la edad** (Senar, 1985). Esta falta de correlación entre dominancia y edad, y la ausencia de babero en las hembras, simplifica los análisis sobre el significado de esta señal como señal de estatus, sin los efectos colaterales del sexo y la edad que pueden enmascarar los resultados.
5. El lúgano presenta en un **mismo individuo dos características de coloración** muy conspicua y variable, pero que están situadas en partes diferentes del cuerpo y no están correlacionadas entre sí: un **babero negro**, situado en la garganta y una **franja amarilla** situada en el ala (Senar *et al.*, 2005).

6. Además el lúgano es una especie tranquila que **se adapta bien a la vida en cautividad**, con lo cual facilita mucho las observaciones y manipulaciones que deben realizarse en cautividad.

2.2 Zona de estudio en libertad

Los estudios en libertad fueron realizados en el área suburbana de la ciudad de Barcelona situada sobre el barrio de Sarriá (Desert de Sarrià) durante los inviernos de 1990 a 1995. Es una zona con varias edificaciones, jardines, huertos, árboles frutales y pequeños bosques de pino carrasco *Pinus halepensis* (Fig. 2.4). En esta zona se estableció una estación de captura y marcaje permanente, con comederos estables, que representan para los lúganos una mancha más de alimento, entre las muchas que utilizan (Glück, 1980).



Figura 2.4. Visión general de la zona de estudio en libertad (parte anterior de la fotografía), situada en la zona suburbana de Barcelona del Desert de Sarrià.

2.2.1 Métodos de captura y marcaje

Los lúganos eran capturados en comederos estables situados en la zona de estudio, mediante tres métodos de captura: redes abatibles (Fig. 2.5), redes japonesas y trampas de tipo plataforma especialmente diseñadas para la captura de pequeños fringílicos (Yunick, 1971) (Fig. 2.6). A cada individuo capturado se le colocaba una anilla metálica numerada y en ocasiones también una combinación de anillas de colores para su identificación a distancia (Fig. 2.7). También se anotaba el sexo y la edad según Svensson (1992) y Cooper & Burton (1988). Se realizaban diversas mediciones corporales: la longitud y la anchura del babero negro en mm, y la longitud del amarillo en la sexta primaria. Las medidas de las manchas de colores se realizaron mediante un pie de rey, la longitud del ala y de la cola con una regla graduada en mm, y el peso en gramos mediante una balanza digital.



Figura 2.5. Red abatible en el suelo de la zona de estudio en libertad, con ejemplares de lúgano macho capturados; en el centro puede observarse un ejemplar con el babero negro muy grande resaltando sobre el amarillo del pecho.



Figura 2.6. Trampa plataforma construida por nuestro equipo de trabajo, situada en la zona de estudios en libertad, en ella puede observarse un grupo de lúganos comiendo. Esta trampa funciona normalmente como comedero permanente, pero cuando se desea realizar una captura, se tira de una cuerda inferior provocando la caída rápida de las puertas frontal y trasera capturando así a los lúganos que en ese momento están comiendo en ella.



Figura 2.7. Detalle de las anillas de colores y metálica, utilizadas para la identificación individual de los distintos lúganos.

Los pájaros utilizados en los distintos experimentos de la tesis, fueron capturados y mantenidos durante el tiempo que duraron los experimentos en condiciones de cautividad con el permiso de la Subdirección General de

Conservació de la Natura, Generalitat de Catalunya. Una vez finalizados los experimentos, los pájaros eran liberados en el mismo lugar donde fueron capturados. Durante el tiempo que los lúganos se mantuvieron en cautividad, estuvieron en aviarios amplios y bien alimentados, no mostraron estrés y además aumentaron de peso (véase capítulo 6).

Aunque los lúganos jóvenes y los adultos son bastante similares, éstos se pueden diferenciar por varias características de su plumaje. Los lúganos jóvenes son definidos como los pájaros del primer o segundo año de vida, hasta que no han completado su muda postjuvenil, y los adultos son los pájaros que ya han realizado su muda post reproductora (Senar *et al.*, 1998).

Las principales características del plumaje que permiten diferenciar a los individuos jóvenes de los adultos son:

1. Los jóvenes muestran contraste entre las grandes cobertoras no mudadas y el color verde de las plumas nuevas en el macho, o el verde amarillento en las hembras; estos últimos son los colores típicos de los adultos.
2. Los jóvenes presentan un bandeo en las tertiales no mudadas de color gris-blanquecino, mientras que en los adultos el bandeo es de color verde brillante.
3. En los jóvenes las plumas de la cola son más puntiagudas y gastadas que las de los adultos.
4. La longitud de la franja amarilla de las primarias 5 - 10, junto con la forma de la pequeña mancha amarilla del ala, es más pequeña y pálida en los jóvenes.

Sin embargo, para determinar el sexo y la edad en los lúganos, también se puede contar el número de grandes cobertoras (de cero a nueve) y las tertiales (de cero a tres) mudadas. Cooper & Burton (1988) sugieren que la presencia de terciarias no mudadas podría ser utilizada como un carácter adicional para

determinar la edad del lúgano. Pero Senar & Copete (1992) sugieren que aunque este carácter puede ser efectivo para el datado de una gran cantidad de individuos, ha de ser utilizado con cautela, y solamente como un complemento a los criterios ya establecidos. Además estos autores muestran cómo la terciaria 1 (la más externa y mayor) es, debido a la baja frecuencia con que muda, más fiable que la 2 (intermedia) propuesta por Cooper & Burton (1988).

El trampeo se llevaba a cabo al menos una vez por semana, pero la comida estaba siempre disponible en estos comederos estables (básicamente consistía en semillas de nabo y negrillo) y los lúganos usaban con frecuencia esta zona en su actividad de búsqueda de alimento. Durante los inviernos de 1990 a 1995 se capturaron un total de 3.369 lúganos; a todos ellos se les midió el tamaño del babero negro, pero el amarillo del ala y de la cola solo se midió a partir de 1993.

2.2.2 Medición del babero negro

A todos estos individuos capturados se les midió el tamaño de su babero. Para ello se levantaba la cabeza del animal hasta conseguir que la garganta quedara en línea recta con el resto del cuerpo, entonces mediante un pie de rey se medía su longitud (Fig. 2.8a) y anchura en mm (Fig. 2.8b). Dado que el babero en el lúgano tiene una forma irregular, para poder medir su superficie se siguió el procedimiento de Møller (1987b), que consiste en usar colecciones de pieles de museo (en este trabajo se usaron pieles pertenecientes al Museo de Zoología de Barcelona) (Fig. 2.9), para relacionar el producto de la longitud (en mm) por la anchura (en mm) del babero, con el área (en mm²), medida mediante un papel milimetrado transparente. Este papel se colocaba sobre la mancha de un individuo determinado y se contaba el número de cuadrillos con mancha, obteniéndose así la superficie total del babero negro.

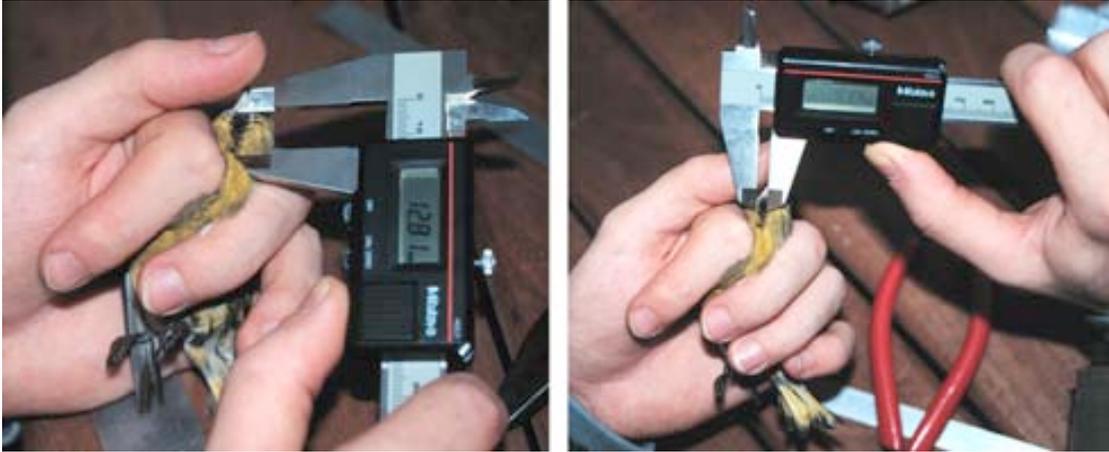


Figura 2.8. Detalle de la medición de la longitud (izquierda) y la anchura (derecha) del babero negro en mm, de un lúgano macho, mediante un pie de rey.



Figura 2.9. Grupo de pieles de lúgano macho del Museu de Zoología de Barcelona, usadas para medir el tamaño del babero negro, relacionando el producto de longitud por anchura con el área real. Puede observarse la variabilidad en el tamaño del babero, desde individuos sin babero (izquierda) hasta baberos cada vez más grandes.

A continuación, se relacionó la superficie estimada a partir del producto (longitud por anchura), con la superficie real del babero medido con el papel milimetrado y esto dio una recta de regresión lineal con una buena correlación entre estos dos parámetros, con lo cual la superficie real de la mancha en los individuos capturados podía ser estimada sobre la base de este producto, ya que estos eran unos valores más fáciles y rápidos de medir en el campo. (Fig. 2.10).

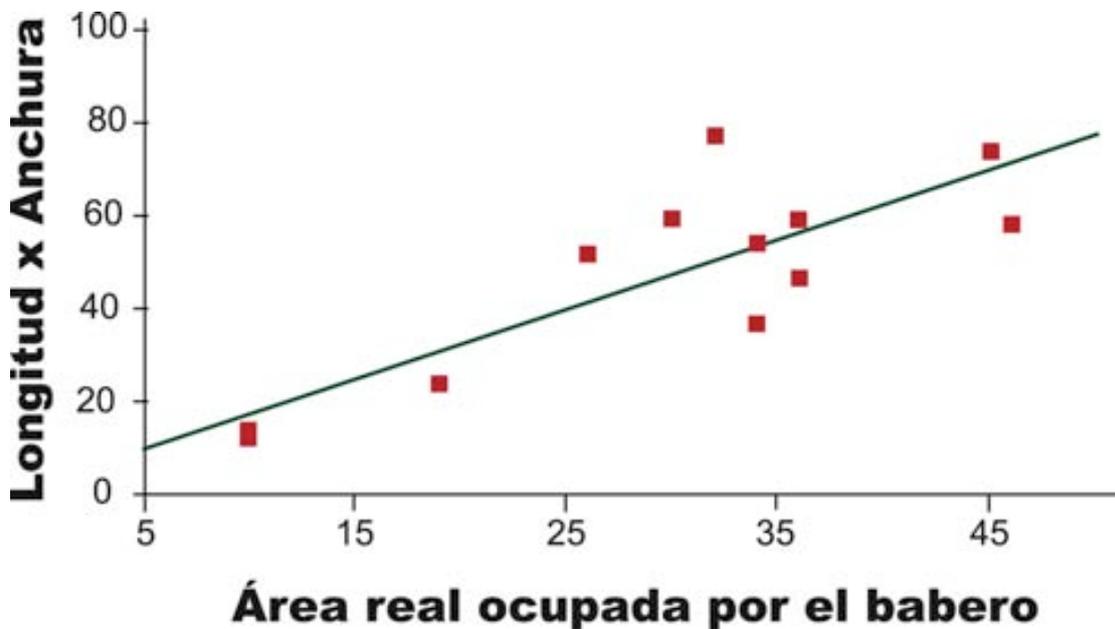


Figura 2.10. Relación entre el producto de la longitud por la anchura del babero negro en el lúgano y el área real ocupada por el babero. La recta de regresión obtenida (forzada al origen), permite estimar los valores del área real a partir del producto de la longitud por anchura.

Analizamos la regresión entre el área de la mancha con el producto de la longitud por la anchura forzando la línea al origen. Así obtuvimos la recta de regresión forzada al origen (debido a que en algunos lúganos macho, el tamaño del babero es cero), y el área del babero se estableció a partir de la fórmula siguiente:

$$\text{Área} = 0.594 \times \text{longitud} \times \text{anchura}$$

$$(r = 0.97, F = 208.95, p < 0.001)$$

2.2.3 Observación de campo de interacciones agonísticas

Con el objetivo de relacionar el tamaño del babero con la probabilidad de ganar un enfrentamiento, en lúganos en estado salvaje, se realizaron observaciones de campo sobre las interacciones agonísticas que tenían lugar entre los lúganos machos. Estas observaciones fueron realizadas desde un Hide, situado a pocos metros de la zona de alimentación (Fig. 2.11). Para estas observaciones se diseñó un comedero artificial alto en forma de mesa (Fig. 2.12).



Figura 2.11. Hide de observación situado delante de la mesa comedero, donde se esconde el observador para no ser visto por los pájaros. Con unos binoculares observa a través de una pequeña ventana a los lúganos que se alimentan en la mesa, para contabilizar las interacciones agonísticas entre machos con una tamaño de babero negro diferente.

Esto facilitaba las observaciones, desde una pequeña ventana del Hide, donde con unos binoculares se podían observar las interacciones que se producían en el comedero entre los lúganos, para conseguir este recurso sin ser vistos (Fig. 2.12). Únicamente se contabilizaron las interacciones agonísticas que se producían entre dos machos y con una diferencia clara en el tamaño de sus baberos.



Figura 2.12. Visión de la mesa comedero con varios lúganos macho alimentándose en ella.

2.3 Observaciones en cautividad

2.3.1 Descripción del aviario

Las observaciones en cautividad se realizaron para poder profundizar mejor en los patrones de interacción agonística entre los lúganos y su relación con el tamaño del babero, y se llevaron a cabo en un aviario de 5.80 x 4.80 metros situado en un jardín de Sant Quirze del Vallès. Este aviario fue diseñado por Senar y Camerino, y su construcción fue financiada por The Association for the Study of Animal Behaviour (U.K.). Tiene forma octogonal con una cámara oscura en el centro, donde se sitúa el observador; se puede dividir en varias jaulas de tamaño variable según el tipo de experimento a realizar o bien ser un

espacio único (Fig. 2.13). Las divisiones consisten en paredes de madera móviles; dichas paredes tienen unas ventanas pequeñas, que pueden permanecer abiertas, para facilitar el movimiento de los pájaros de una jaula a la otra, o bien permanecer cerradas si se quiere mantener a los pájaros en jaulas separadas (Fig. 2.14).



Figura 2.13. Visión lateral del aviario diseñado por nuestro equipo. Tiene forma octogonal con una cámara oscura central, donde se realizan las observaciones en cautividad.

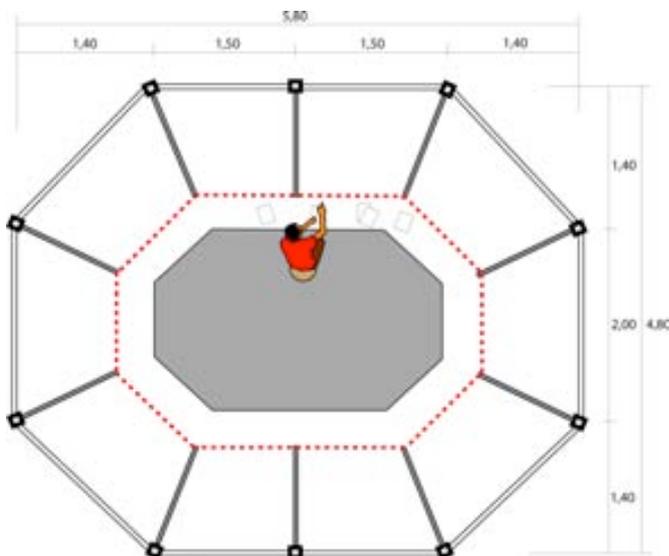


Figura 2.14. Plano de la planta del aviario en el que se han realizado los estudios en cautividad. La cámara central es oscura y es donde se coloca el observador, que puede observar a las aves a través de un cristal de un solo sentido (señalizado con línea discontinua). Las aves se sitúan en el anillo periférico, que está dividido en 10 jaulas.

Las jaulas tienen varias perchas situadas a diferentes alturas donde los pájaros pueden descansar y dormir, ramas de árboles, contenedores de comida, bebederos y a veces se añadían depósitos con agua para bañarse. Los comederos y bebederos sólo podían ser usados por un solo individuo, para poder decidir en cada momento que pájaro era el poseedor del recurso. Los comederos eran rellenados una vez al día, con una mezcla comercial para pájaros granívoros con vitaminas, y a continuación se realizaban las observaciones. Los pájaros eran observados desde la cámara oscura a través de un cristal de visión de un solo lado, con el cual los animales pueden ser observados sin que el observador interfiera en su comportamiento (Fig. 2.15). El aviario está situado al aire libre, la pared externa de las jaulas es de tela metálica, por lo cual los pájaros están a temperatura ambiente y sometidos al ritmo natural de día y noche.

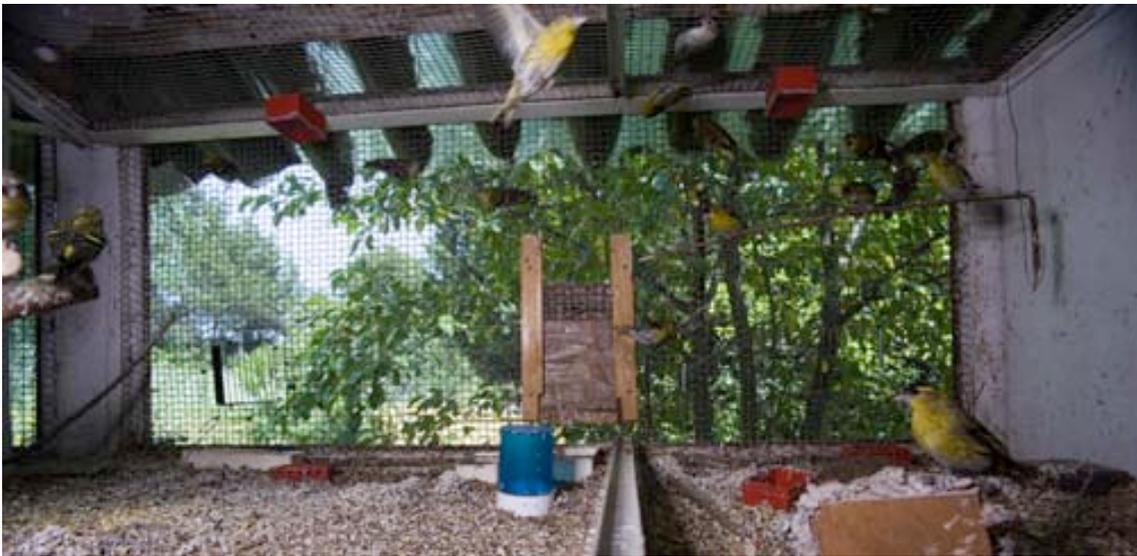


Figura 2.15. Detalle interior de una de las jaulas donde se sitúan los distintos grupos de lúganos para ser observados a través de un cristal de visión de un solo sentido.

Los trabajos de laboratorio permitieron realizar diseños experimentales más sofisticados y sobre todo con un control de las variables mucho más riguroso. En este trabajo se realizaron con grupos diferentes de lúganos seleccionados en función del experimento. Durante las observaciones se anotaban las

interacciones que tenían lugar entre los distintos individuos del grupo, el pájaro que iniciaba una interacción era considerado el “actor”, y el que la recibía el “reactor”. El primer pájaro que llegaba al recurso (comedero, bebedero o percha) era considerado el “poseedor” y los que llegaban más tarde e intentaban echarlo eran los “intrusos” (Senar *et al.*, 1989; Senar, 1989).

Para establecer la dominancia o rango social entre los individuos de los distintos grupos, se analizaron diferentes comportamientos agonísticos. La forma más típica de interacción agonística es aquella en que un animal arremete para imponerse a su oponente (Huntingford & Turner, 1987). En los lúganos estudiados, las interacciones agonísticas son principalmente en forma de ataque o de despliegue, cuyo fin es obtener o retener un recurso, alimento, bebida o un lugar donde refugiarse, y así conseguir que el oponente se vaya. Pero también existen conductas de apaciguamiento, seleccionadas para disminuir la agresividad dentro del grupo, como por ejemplo la sumisión que conduce a que ambos individuos compartan el recurso o la tolerancia.

2.3.2 Descripción de los comportamientos agonísticos

Los distintos comportamientos o interacciones agonísticas analizados en el lúgano en cautividad fueron los siguientes:

Ataque físico (A) = Es un enfrentamiento directo en que ambos contendientes entran en contacto directo, picándose violentamente. A veces el atacante persigue y se sitúa encima del atacado y le pica violentamente la cabeza, mientras que el atacado permanece en el suelo inmovilizado, o bien ambos pájaros se pican violentamente en vuelo y se persiguen. Es el comportamiento más agresivo y tiene un coste energético muy alto.

Desplazamiento o ataque suplantador, (d) = Se produce cuando el pájaro actor vuela rápidamente hacia donde está su oponente de forma agresiva para intentar ocupar su posición, y así conseguir desplazarlo del recurso. Si el

reactor no huye, el actor le cae encima y seguramente se produce un ataque. Esta interacción es también agresiva, pero tiene un coste energético menor que la anterior.

Despliegue o amenaza, (D) = En este comportamiento el actor se dirige hacia su oponente en una postura de amenaza, pero sin entrar en contacto físico; es una advertencia. El pájaro actor del despliegue puede desplazarse hacia su oponente, o permanecer en el mismo lugar. En esta interacción se han diferenciado cuatro intensidades distintas de amenaza (Figura 2.16), de menor a mayor intensidad son:

- **Despliegue 1, (D1)** = El actor dirige su cabeza con el cuello estirado y el pico cerrado hacia su oponente mirándole fijamente de forma amenazadora. Este despliegue es el menos agresivo y tiene poco coste energético (Fig. 2.16).
- **Despliegue 2, (D2)** = El actor dirige su cabeza con el cuello estirado y el pico abierto hacia su oponente. Es un despliegue un poco más agresivo que el anterior (Fig. 2.16).
- **Despliegue 3, (D3)** = El actor se dirige hacia su oponente con el cuello estirado, el pico abierto y con las alas un poco levantadas, dobladas hacia atrás y aleteando suavemente. Es un despliegue más agresivo que el anterior (Fig. 2.16).
- **Despliegue 4, (D4)** = Es igual que el anterior pero con las alas totalmente abiertas y aleteando con intensidad. Es el despliegue más agresivo y con un mayor coste energético. (Fig. 2.16 y 2.17).

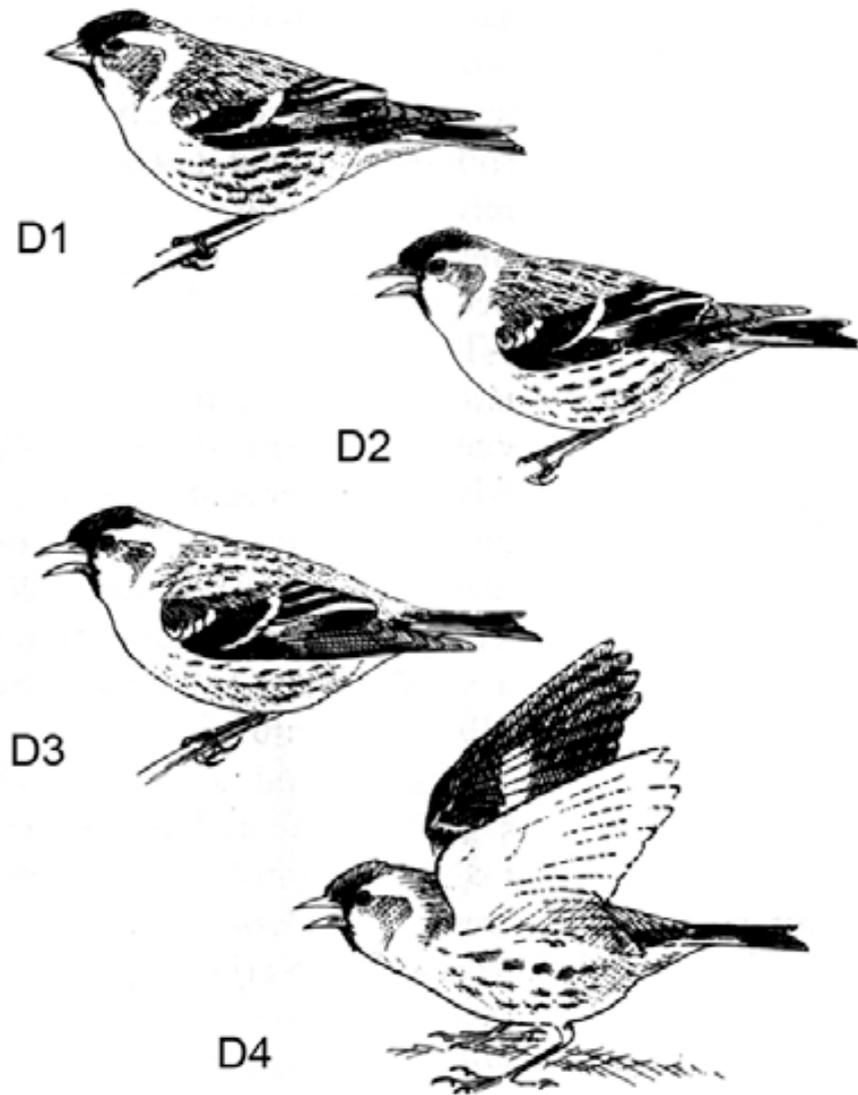


Figura 2.16 Esquema de los distintos despliegues utilizados por el lúgano en sus enfrentamientos agonísticos. De arriba abajo aparecen ordenados de menor a mayor intensidad agresiva: D1, D2, D3 y D4.

El despliegue es una forma de comunicación cada vez más intensa y es una estrategia para economizar energía, evitando llegar al ataque.



Figura 2.17. El lúgano de la derecha está realizando un despliegue de tipo D4, con el pico abierto dirigido hacia su oponente y aleteando intensamente con las alas totalmente abiertas.

Tolerancia, (T) = Se produce cuando el actor es poseedor del recurso, y permite que se le acerquen otros individuos, a los que tolera que se sitúen y alimenten en sus proximidades o incluso le permite comer en el mismo comedero. Aquí hemos considerado que hay tolerancia cuando el poseedor permite a otros individuos situarse a una distancia de 10 cm o menor. Esta es la distancia individual en este tipo de pájaros. (Marler, 1956).

Huida, (H) = Es la respuesta que da el pájaro receptor de un comportamiento agresivo, en función del comportamiento recibido y del grado de dominancia de su oponente. La huida puede ser de dos tipos:

- **Huida saltando, (Hs)** = El receptor, se aleja de su oponente dando pequeños saltos como respuesta a un comportamiento poco agresivo. A veces únicamente se desplaza unos pocos centímetros de su oponente, para situarse a una distancia mayor de los 10 cm, evitando así ser agredido.
- **Huida volando, (Hv)** = Es una huida más rápida como respuesta a un comportamiento más agresivo. La distancia a que se desplaza es más grande.

Sumisión, (S) = Es una respuesta a un comportamiento agresivo, generalmente de poca intensidad, en la cual el reactor se encoge, desvía la mirada de su oponente y permanece inmóvil. Es un comportamiento de apaciguamiento que evita recibir agresiones.

Evitación, (Ev) = Tiene lugar cuando un pájaro actor se dirige hacia otro sin realizar ningún tipo de comportamiento agresivo y el reactor abandona su lugar o recurso, dejándolo libre para que lo ocupe el actor.

Estar, (E) = Es cuando un pájaro se acerca a otro en actitud amenazante o no, y el reactor no experimenta ningún tipo de reacción, sigue en su lugar realizando la misma actividad. También lo puede realizar el reactor no respondiendo a una interacción poco agresiva del actor.

En cada una de las interacciones agresivas contabilizadas, se anotó el tipo de comportamiento realizado por el actor y el comportamiento del reactor como respuesta a la agresión recibida, también se tenía en cuenta si el comportamiento del actor se realizaba como poseedor o como intruso. (Tabla 2.1).

comportamiento	actor	reactor	poseedor	Intruso
A	✓	✓	✓	✓
d	✓			✓
D1	✓	✓	✓	✓
D2	✓	✓	✓	✓
D3	✓	✓	✓	✓
D4	✓	✓	✓	✓
T	✓		✓	
Hs		✓	✓	✓
Hv		✓	✓	✓
S		✓	✓	✓
Ev		✓	✓	✓
E		✓	✓	

Tabla 2.1. Clasificación de los comportamientos agonísticos estudiados en lúganos cautivos, indicando cuales pueden ser realizados por un pájaro en situación de actor, reactor, poseedor o intruso. La nomenclatura empleada para los distintos comportamientos está descrita en este apartado.

2.3.3 Cálculo del índice de dominancia

Actualmente existen varios métodos para obtener índices de dominancia cardinal, que permiten ordenar a los animales en función de su dominancia, y saber en cada interacción cuál es el individuo dominante. Estos índices generalmente se basan en contabilizar el número de veces en que un individuo gana sus enfrentamientos agonísticos. En este trabajo, se consideraba que un individuo ganaba un enfrentamiento agonístico, si su oponente realizaba una conducta de sumisión o de huida, mientras que el vencedor obtenía el acceso al recurso o lo retenía. Sin embargo, algunas veces es difícil decidir quién ha ganado un enfrentamiento y decidir cuáles son los comportamientos más adecuados para ser incluidos en el análisis. Además, resumir una relación entre un par de individuos simplemente en términos de quién gana los enfrentamientos, tiene también la desventaja de una pérdida de información

potencialmente valiosa para definir con mayor precisión el tipo de relación. (Senar *et al.*, 1994), proponen la utilización de un método multivariante (Análisis Factorial de Correspondencias) que extraiga los vectores propios de la matriz, que relaciona a los distintos individuos del grupo con las distintas conductas agonísticas utilizadas, observando que la tolerancia es una conducta no agresiva importante para establecer la dominancia.

3

Descripción de la estructura social del lúgano

3.1 Introducción

Los fringílicos carduelinos viven durante todo el año en pequeños grupos (Glück, 1980; Senar, 1984a; Glück, 1987). Esto les proporciona dos grandes ventajas: la primera es un aumento en la probabilidad y habilidad para detectar a los posibles depredadores, de manera que cada individuo del bando pueda dedicar menos tiempo a la vigilancia y más tiempo a la alimentación (Pulliam & Caraco, 1984; Glück, 1986; Glück, 1987). La segunda ventaja es que la vida en bando aumenta la probabilidad de encontrar alimento (Ekman & Hake, 1988).

En los últimos años se está enfatizando la diferencia que existe entre las meras asociaciones de individuos (bandos) y los verdaderos grupos sociales (Senar, 1994). De este modo, en una mancha de alimentación pueden coincidir distintos grupos sociales, el conjunto de los cuales forman un bando. Los bandos son meras asociaciones al azar de grupos sociales, que se unen y separan en función de la concentración de alimento, presencia de predadores, etc. Los grupos sociales, sin embargo, no son simples asociaciones al azar de individuos, sino que forman verdaderas uniones sociales de composición más o menos estable (Sabine, 1955; Ekman, 1979; Saitou, 1982; Racine & Thompson, 1983; Metcalfe, 1986), con mecanismos de integración social muy elaborados (Senar, 1984a; Senar, 1985; Senar *et al.*, 1989; Senar, 1990; Senar *et al.*, 1992b).

A pesar de la estabilidad social de estos grupos sociales, la composición de los grupos no es estática, porque un grupo puede perder miembros debido a los depredadores, falta de alimento, enfermedades, etc. (Ekman *et al.*, 1981; Ekman & Rosander, 1987; Desrochers *et al.*, 1988). Estas pérdidas

normalmente son compensadas por la llegada de nuevos individuos al grupo (Ekman *et al.*, 1981; Smith, 1987), y por la unión de dos grupos pequeños formando una sola unidad (Sabine, 1955). Sin embargo, el proceso de integración social a partir de la fusión de grupos está poco estudiado (Rushen, 1982; Chase, 1982a; Chase, 1982b). Para poder entender este proceso, es importante definir primero con claridad qué es un grupo estable, cuál es su tamaño y cómo se organiza.

En este trabajo, se analiza cuál es el tamaño medio de los grupos sociales del lúgano y los mecanismos que regulan la integración social de dichos grupos. Para estudiar los mecanismos de integración social se analiza el comportamiento de integración cuando se unen dos grupos de lúganos, cuantificando los cambios que se producen en el comportamiento de los distintos individuos y comparando cómo se comportan entre sí los individuos que ya se conocen (que están familiarizados entre si) y los desconocidos. Para ello se cuantifica cómo la introducción de individuos nuevos en un grupo altera las relaciones entre pájaros familiares, se analiza cómo tiene lugar el proceso de familiarización y el tiempo necesario para conseguir de nuevo la estabilización social del grupo. Toda esta información nos proporcionará los conocimientos básicos para poder, después, comprender el sistema de señalización del estatus social en esta especie.

3.2 Material y metodología específicos

El lúgano forma pequeños grupos estables altamente estructurados (Senar, 1984a; Senar, 1985; Senar, 1989; Copete, 1990). En las zonas de alimentación, sin embargo, se pueden unir varios grupos sociales formando agrupaciones de varias decenas e incluso centenares de individuos. En consecuencia, para evitar errores, el tamaño de los grupos sociales no debería contabilizarse en las zonas de alimentación. Para evitar este problema, se decidió contabilizar el tamaño de los grupos sólo cuando se estaban desplazando de un lugar a otro. Para ello se atraía a los lúganos, mediante

reclamos vivos, a una red japonesa que interceptaba a los distintos individuos del grupo, pudiendo entonces contabilizar su tamaño. Los reclamos estaban colocados en pequeñas jaulitas individuales, a ambos lados de la red japonesa (Figura 3.1).



Figura 3.1. Izquierda, distribución de las jaulitas con reclamos de lúgano vivos alrededor de una red japonesa en la que los distintos individuos del grupo van siendo capturados. Derecha, detalle de un individuo (lúgano macho) capturado.

Cuando se captura en la red a algunos individuos del grupo, éstos empiezan a emitir llamadas de contacto, de modo que los restantes individuos normalmente van cayendo en la red. Este método puede infravalorar el tamaño del grupo ya que alguno de los individuos puede no ser capturado. Para reducir este sesgo, y debido a que las observaciones visuales de individuos en vuelo sugieren que los grupos están formados por varios individuos, sólo se contabilizaron en los análisis aquellos grupos de más de dos individuos (N=35). Los datos utilizados se obtuvieron durante los inviernos de 1995 a 2000, en la zona suburbana de Sarriá (Barcelona) (véase métodos generales). De los individuos capturados se anotaba el sexo y el tamaño del babero negro (véase métodos generales). Los individuos se clasificaron posteriormente en dos grupos según el tamaño del babero: babero pequeño (0-14,9 mm²) y babero grande (>15 mm²). Más

adelante se analiza tanto la proporción de sexos de los grupos sociales como el porcentaje de individuos de los dos tamaños de babero.

El estudio del comportamiento de integración social se realizó con dos grupos de lúganos cautivos, que se unieron experimentalmente en una misma jaula. Cada grupo estaba formado por tres lúganos macho marcados con anillas de colores para su reconocimiento individual. El grupo A estaba formado por los individuos AM, GR y RO. El grupo B por J, P y D.

Antes de iniciar el trabajo, cada grupo se mantuvo de forma independiente durante varios meses en una jaula exterior de 100 x 50 x 60 cm, con tres perchas, dos contenedores de comida y un bebedero. El contenedor de comida y el bebedero sólo podían ser usados por un pájaro a la vez, para obligarles a interactuar para acceder al recurso. Se rellenaban una vez al día y las observaciones se realizaban inmediatamente después de llenarlos, a través de un cristal de visión por un solo lado.

Estos dos grupos primero se observaron por separado, y estas observaciones se usaron de control para conocer el comportamiento y la organización social de cada grupo, para poder estudiar posteriormente cómo ésta se ve alterada como consecuencia de la unión de los dos grupos. Las dos jaulas eran diferentes, en color y posición de las perchas, y fueron diseñadas de esta manera para conseguir que los pájaros experimentaran un cambio de ambiente al ser introducidos en la otra jaula. Las observaciones iniciales del grupo A se realizaron de diciembre de 1996 a mayo de 1997, y las del grupo B, desde marzo a mayo de 1997; el tiempo de observación fue de 24 y 23 horas respectivamente. En total se contabilizaron 2.239 interacciones agonísticas en el grupo A y 1.732 en el grupo B.

En mayo de 1987, el grupo B fue introducido en la jaula del grupo A, formando un nuevo grupo de 6 pájaros. El grupo A podía ser considerado el bando "residente" porque seguía estando en su misma jaula. Las observaciones se realizaron durante 40 días a partir del momento de la unión, y se contabilizaron un total de 5.104 interacciones agonísticas. Este periodo de tiempo se dividió

en 10 fases de 4 días cada una, para poder determinar en qué momento se producen los cambios y sobre todo en qué momento se estabiliza el nuevo grupo. El tiempo de observación de cada fase fue de 7,5; 4; 5, 2,5; 3; 2; 2; 2,5; 2,5; 1,5 horas respectivamente, con un total de 30,5 horas. En cada interacción se anotaba si el pájaro que realizaba la interacción era actor o reactor, poseedor o intruso, y los tipos de interacciones agonísticas analizadas en este estudio fueron: A, d, D, T, Hs, Hv (véase material y metodología general). Debido a la baja frecuencia en que aparecen los comportamientos de sumisión y estar, fueron excluidos de muchos de los análisis; tampoco se diferenció entre despliegues de distinta intensidad (D1-D4). Un individuo se consideraba que había ganado un enfrentamiento, cuando su oponente hacía sumisión o huida, y el ganador obtenía el acceso al recurso o lo retenía.

Un pájaro se consideraba dominante sobre otro si ganaba de forma significativa más del 50% de los encuentros, indicado en un test binomial (Siegel, 1956). Sin embargo debido a que las jerarquías sociales en los lúganos no son lineales (Senar, 1985) se utilizaron los términos de dominante o subordinado para referirse únicamente a las relaciones con otro pájaro determinado (relaciones diales) (Senar *et al.*, 1989; Senar, 1989). Así las relaciones de dominancia se calcularon para cada día y para cada una de las 10 fases. En general las relaciones de dominancia fueron consistentes de una fase a la siguiente y las que no fueron significativas fueron excluidas de los análisis en los que ésta se tenía en cuenta.

Las correlaciones entre el tiempo transcurrido desde la unión de los dos grupos y la utilización de los diferentes comportamientos, se realizaron utilizando el porcentaje de ocurrencia de cada conducta (con transformación arcoseno) para actores y reactivos por separado, y para cada una de las 10 fases.

El Análisis Factorial de Correspondencias (AFC) (Hill, 1973; Hill, 1974; Wartenberg *et al.*, 1987; Heijden *et al.*, 1990; Mercier *et al.*, 1992) se utilizó para agrupar las fases en función de los comportamientos que las caracterizan. El AFC fue utilizado para generar un “espacio social” que venía definido por la frecuencia relativa en que se utilizaban los distintos comportamientos. Este

espacio social permite clasificar a los distintos lúganos en función de los comportamientos que los caracterizan.

3.3 Resultados

3.3.1 Tamaño medio de los grupos sociales de lúgano

El tamaño medio de los grupos sociales de lúgano interceptados durante sus desplazamientos mediante redes japonesas, fue de 5,2 individuos (s.e. 0,41, Mediana 4,0, rango 3-14 individuos, N= 35 grupos). El porcentaje de machos en los grupos fue del 53,6% (s.e. 3,64, mediana 57,1%, N=35 grupos). El porcentaje de individuos de babero grande ($>15 \text{ mm}^2$) respecto a los individuos de babero pequeño ($<15 \text{ mm}^2$) dentro de los grupos sociales fue de 53.0% (s.e 6,66, Mediana 50%, N=29 grupos).

3.3.2 Variación en la tasa de interacciones e intrusiones con el paso del tiempo después de la unión de dos grupos

No se observó ningún cambio en la tasa de interacciones entre los distintos pájaros después de la unión de los dos grupos (t test apareado comparando las interacciones por hora individuales antes y después de la unión: $t = 0,57$, $n = 6$, ns). Pero expresado cómo número de interacciones por pájaro disponible sobre los que interaccionar y por hora, se observó una disminución en la tasa de interacciones después de la unión (t test apareado = 2,85. $n = 6$, $p < 0.05$). Estos resultados indican que al duplicar la densidad de población (de 3 a 6 individuos), la tasa de agresiones no aumenta.

El número total de interacciones por hora no está correlacionado con el tiempo transcurrido desde el momento de la unión de grupos, y estos resultados se obtienen tanto en interacciones entre pájaros familiares ($r = 0,161$, $n = 10$, ns),

como en interacciones entre nuevos compañeros de grupo ($r = 0,114$, $n = 10$, ns). Esto sugiere que la unión de grupos diferentes no implica que los pájaros empiecen a pelearse entre ellos ni que se eviten. Observando el número de intrusiones por hora, tampoco estaba correlacionado con el tiempo transcurrido desde la unión, sólo al analizar las interacciones entre nuevos compañeros de grupo, es decir entre pájaros desconocidos, la correlación fue casi significativa. Correlación entre compañeros de grupo (familiares) ($r = 0,09$, $n = 10$, ns), entre nuevos compañeros ($r = 0,49$, $n = 10$, ns).

3.3.3. Variaciones en el tipo de conducta con el paso del tiempo

A partir del momento de la unión de los dos grupos, con el paso del tiempo se observó un incremento en la incidencia relativa de los comportamientos de tolerancia, ataque suplantador o desplazamiento y huida saltando, mientras que se produjo una disminución en los despliegues y las huidas volando (Tabla 3.1).

Todos los comportamientos estudiados estaban altamente correlacionados entre sí. Una vez eliminado el efecto de la incidencia relativa de los despliegues de actor, variable correlacionada más significativamente con el paso del tiempo desde la fusión de grupos, de las demás variables, ninguna mostró cambios adicionales con el paso del tiempo (el análisis de correlaciones parciales, en todos los casos es de $p > 0.10$).

	T act	A act	D act	d act	A rct	D rct	Hs rct	Hv rct
A act	-.55*							
D act		-.19						
d act	-.64**	.44*	-.64**					
A rct		.78**		.13				
D rct	-.06	-.13	-.22	-.16	-.30			
Hs rct	-.25	-.66**	.55*	.14	-.51*	-.33		
Hv rct	-.46*	.65*	-.53*	-.12	.45*	.26	-.99**	
	.84**		.54*					
	-.84**							
TIEMPO	.70**	-.10	-.83**	.46*	.18	-.62**	-.66**	-.68**

Tabla 3.1. Matriz de correlaciones entre % de utilización de los comportamientos, diferenciando entre actor (act) y reactor (rct) y el tiempo transcurrido desde el momento de la unión. T (tolerancia), A (ataque físico), D (despliegue), d (desplazamiento), Hs (huida saltando), Hv (huida volando). Niveles de significación: ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$.

Para investigar el efecto del estatus de dominancia y la familiaridad con el oponente en los cambios producidos en el tipo de comportamiento utilizado, en función del tiempo transcurrido, se repitió el análisis previo, pero esta vez diferenciando si el actor era un pájaro dominante o subordinado, dentro de cada día, y si su oponente era un individuo familiar o era un compañero nuevo de grupo. En este caso, el comportamiento que mostró un cambio más significativo en su incidencia relativa con el paso del tiempo, fue la tolerancia por parte de los dominantes respecto a los nuevos compañeros de grupo, y además la frecuencia de este comportamiento fue incrementándose con el paso del tiempo ($r = 0.85$, $df = 8$, $p < 0.001$); las demás variables no mostraron cambios significativos (todas las correlaciones parciales fueron ns).

3.3.4 ¿Cuánto tiempo es necesario para llegar a la estabilidad social?

Después de detectar las tendencias en la utilización de los diferentes comportamientos con el paso del tiempo, el siguiente paso fue investigar cuándo, es decir en qué fase, se puede considerar que el nuevo grupo ha conseguido la estabilidad social.

Se utilizó el Análisis Factorial de Correspondencias (AFC), para obtener la matriz que permitía relacionar la frecuencia de los distintos comportamientos a lo largo de las 10 fases de cuatro días. Este análisis permitió ordenar las variables (en este caso las 10 fases) en función de sus semejanzas en la utilización de los comportamientos.

El resultado fue altamente significativo ($X^2 = 1200.94$, $df = 72$, $p < 0.001$), lo que indicaba que las distintas fases estaban asociadas significativamente a distintos comportamientos. Cerca del 58% de la variabilidad en la tabla de contingencia podía ser explicada por el primer eje (tabla 3.2).

La fase 4 (del día 13 al 16 después de la unión), explicaba el 60% de la variabilidad de este eje. Debido a que este eje estaba altamente correlacionado con los ataques y las huidas volando, puede considerarse que la fase 4 fue un periodo anormalmente agresivo y disruptivo; de hecho, el 41% de todos los ataques y el 32% de las huidas volando totales contabilizadas en este trabajo tuvieron lugar durante esta fase.

	Eje 1		Eje 2	
	Correlación con el eje	% variabilidad	Correlación con el eje	% variabilidad
Comportamiento				
T act	+ .90*	32	+ .29	6
A act	- .78*	14	+ .61	16
D act	- .15	0	- .99*	30
d act	+ .01	0	+ .87*	21
A rct	- .79*	9	+ .52	7
D rct	- .33	0	- .74*	1
Hs rct	+ .93*	17	+ .10	0
Hv rct	- .99*	28	- .08	0
Fase				
1	- .33	3	- .90*	36
2	+ .12	0	- .98*	21
3	+ .09	0	- .57*	3
4	- .93*	60	+ .36	16
5	+ .91*	4	+ .18	0
6	+ .57	3	+ .53	5
7	+ .86*	10	+ .25	2
8	+ .93*	13	+ .35	3
9	+ .52*	4	+ .70	12
10	+ .78*	3	+ .13	0

Tabla 3.2. Resultados del AFC sobre la tabla de contingencia que relaciona las conductas de actores y reactivos con las 10 fases. Los símbolos utilizados son los mismos que en la tabla 3.1. Nivel de significación * $p < 0.05$.

Consecuentemente, este análisis AFC se repitió eliminando esta fase 4 aberrante. El segundo análisis también fue significativo ($X^2 = 605,63$. $df = 64$, $p < 0.001$), (Tabla 3.3); el primer eje explicaba un 72% de la variabilidad total de tabla de contingencia. Las fases 1, 2 y 3 fueron ordenadas secuencialmente en

la parte negativa de este eje, siendo la fase 1 la que presentaba los valores más negativos (Fig. 3.2).

	Eje 1		Eje 2	
	Correlación con el eje	% variabilidad	Correlación con el eje	% variabilidad
Comportamiento				
T act	+ .87*	27	- .48	35
A act	+ .65	2	+ .22	1
D act	- .98*	23	- .11	1
d act	+ .76*	14	+ .64	44
A rct	+ .30	0	- .48	4
D rct	- .78*	1	+ .55	3
Hs rct	+ .85*	7	+ .30	4
Hv rct	- .96*	11	- .27	4
Fase				
1	- .97*	40	+ .21	8
2	- .91*	13	- .15	1
3	- .51	3	- .54	12
5	+ .79*	2	- .20	1
6	+ .72*	7	+ .60	22
7	+ .76*	8	- .59	20
8	+ .93*	13	- .20	3
9	+ .80*	13	+ .52	24
10	+ .52	1	- .64	9

Tabla 3.3. Resultados del AFC sobre la tabla de contingencia que relaciona conductas de actores (act) y reactivos (rct) con las fases, excepto la fase 4. Los símbolos son los mismos que en la tabla 3. Nivel de significación * $p < 0.05$.

Estas tres fases estaban correlacionadas con despliegues de actor, y con las huidas volando, y despliegues de reactor. Por consiguiente, estos resultados

indican que éstos eran los comportamientos característicos de los 12 primeros días a partir de la unión de los grupos. El resto de fases aparecían en la zona positiva de este eje, lo que indicaba que estaban asociadas a comportamientos de tolerancia y desplazamiento de actor y con huidas saltando de reactor. Por lo tanto, este primer eje mostraba con claridad las tendencias de utilización de cada tipo de comportamiento en cada fase, por lo que puede considerarse que estaba asociado al paso del tiempo desde el momento de la unión de los grupos y con el proceso de socialización.

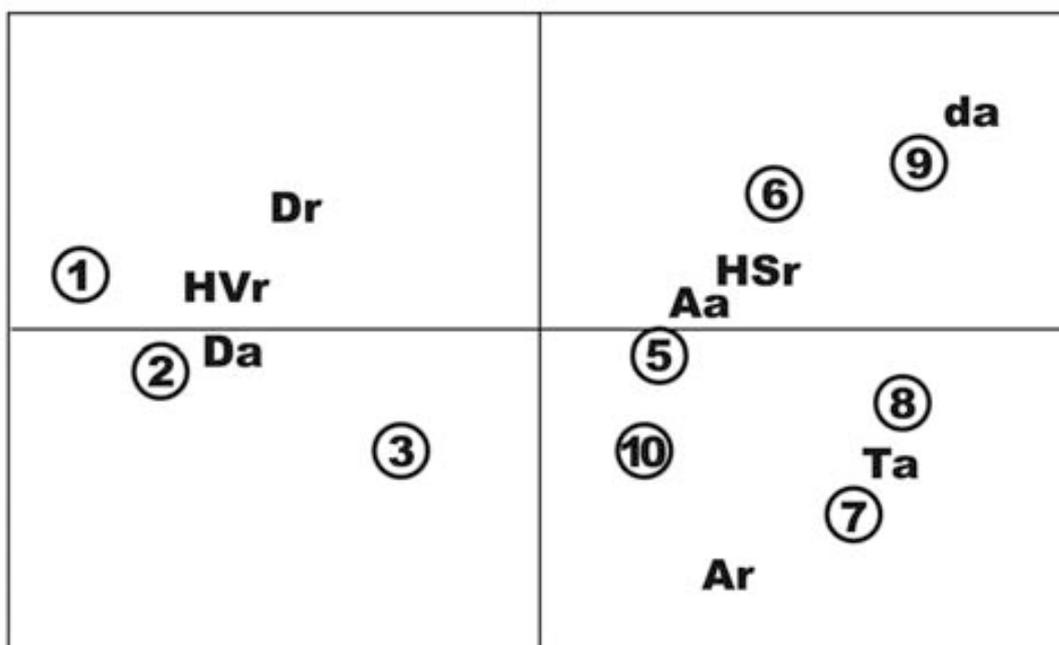


Figura 3.2. Representación de los dos primeros ejes generados por el AFC que relaciona las 10 fases, excepto la 4 (marcadas con círculos numerados), con los comportamientos de actores (a) y reactivos (r). T: tolerancia, A: ataque físico, d: ataque suplantador, D: despliegue, HV: huida volando, HS: huida saltando.

A continuación se repitió este mismo análisis pero diferenciando si las interacciones se producían entre individuos familiares o entre nuevos compañeros de grupo. La nube de puntos (“cluster”) que separaba las tres primeras fases, situadas en la parte negativa del eje, del resto de fases, sólo aparecía en las relaciones entre nuevos compañeros (Tabla 3.4).

	Interacciones Familiares		Interacciones Desconocidos	
	Correlación eje 1	% variabilidad	Correlación eje 2	% variabilidad
Comportamiento				
T act	+ .52	8	+ .99*	57
A act	- .44	2	+ .48	1
D act	+ .84*	27	- .96*	17
d act	- .94*	39	+ .33	1
A rct	- .26	1	+ .33	1
D rct	+ .05	0	- .61	2
Hs rct	- .89*	19	+ .62	2
Hv rct	+ .58	4	- .99*	19
Fase				
1	+ .92*	27	- .99*	40
2	+ .79*	12	- .89*	12
3	+ .59	5	- .21	0
5	+ .97*	3	+ .92*	3
6	- .79*	14	+ .92*	6
7	+ .33	2	+ .92*	6
8	- .96*	13	+ .94*	21
9	- .92*	21	+ .78*	6
10	- .58*	3	+ .92*	6

Tabla 3.4. Resultados del AFC de la tabla de contingencia que relaciona conductas de actor (act) y reactor (rct), en las distintas fases, excepto la 4, diferenciando interacciones entre pájaros familiares y no familiares. Los símbolos son los mismos que en la tabla 3. Nivel de significación * $p < 0.05$. Entre pájaros familiares $X^2 = 245,26$, $df = 64$, $p < 0.001$; entre no familiares $X^2 = 406.59$, $df = 64$, $p < 0.001$.

Esto indicaba que el patrón obtenido en el análisis previo era debido principalmente a las interacciones entre pájaros desconocidos, lo que refuerza

la hipótesis de que los cambios obtenidos en las frecuencias de comportamientos eran debidos al proceso de integración social.

Sin embargo no se encontró una tendencia clara en el patrón de conductas de la fase 5 a la 10 (Fig. 3.2), lo que hace suponer que a partir de los 20 días de que los individuos permanezcan juntos (fase 5), las relaciones con los nuevos compañeros ya se han estabilizado. Por lo tanto, se puede afirmar que el tiempo mínimo necesario para conseguir la estabilidad social es de 15 a 20 días posteriores a la unión.

3.3.5 Relaciones entre compañeros de grupo familiares y entre nuevos compañeros

El análisis anterior indica que el estudio se puede dividir en tres periodos de tiempo:

1. Antes de la unión de los dos grupos.
2. Los primeros días después de la unión, es el periodo de integración social y consta de las tres primeras fases (12 días).
3. Es el periodo de estabilización social del nuevo grupo, y se produce a partir de la fase 5 (20 días).

A partir de aquí, para estudiar cómo cada individuo modificaba sus comportamientos en función de la familiaridad de su oponente y en cada uno de estos tres periodos, se realizó un AFC que relacionaba a cada individuo con los comportamientos que tendía a utilizar frente a compañeros familiares o nuevos. En este análisis se diferenció si el pájaro era actor o reactor (receptor), y también si era poseedor del recurso o intruso. Los datos se separaron en los tres periodos descritos, de manera que la matriz analizada con el AFC, tenía como celdas el número de veces que cada comportamiento era utilizado por cada individuo en cada una de las situaciones descritas y en cada periodo.

Comportamiento	Eje 1		Eje 2	
	Correlación con el eje	% variabilidad	Correlación con el eje	% variabilidad
g A p	-.95*	1	+.30	0
r A p	+.40	0	-.19	0
g A i	-.84*	1	-.35	0
r A i	+.15	0	+.83*	0
g D p	-.84*	14	+.53*	14
r D p	-.82*	0	+.46*	0
g D i	-.99*	0	-.08	0
r D i	+.85*	11	+.45	8
r d p	+.22	0	-.89*	11
g d i	-.23	0	-.88*	13
g H v p	+.88*	1	-.33	0
r H v p	-.64*	4	+.59*	9
g H v i	+.58*	3	+.51*	6
r H v i	-.79*	1	+.59*	2
g H s p	-.00	0	-.91*	18
r H s p	-.93*	6	+.33	2
g H s i	+.98*	9	+.21	1
r H s i	-.04	0	-.86*	15
g T p	-.79*	18	-.18	2
r T i	+.90*	30	-.02	0

Tabla 3.5. Resultados del AFC sobre la tabla de contingencia que relaciona las conductas utilizadas con los individuos en los tres periodos. Cada pájaro podía dar (g) o recibir (r) cada una de las conductas, y ser poseedor (p) o intruso (i).

El AFC fue altamente significativo ($X^2 = 16.074,84$, $df = 551$, $p < 0.001$). Ello indicaba que el análisis había detectado tendencias significativas en los datos. Aunque el AFC analizaba los comportamientos y los individuos de manera simultánea en los mismos ejes, para mostrar los datos de manera más clara, los distintos comportamientos y los individuos se separaron en los tres periodos antes mencionados (antes unión, proceso estabilización, grupo estable) (Tabla

3.5). Los resultados de los comportamientos se pueden ver representados en la figura 3.3 y los individuos en las figuras 3.4; 3.5 y 3.6.

El primer eje explicaba casi el 44% de la variabilidad en la tabla de contingencia, de manera que los comportamientos correlacionados negativamente con el eje eran la tolerancia y despliegues de poseedores, así como recibir huidas volando y saltando (Tabla 3.3, Fig. 3.3), todos ellos comportamientos típicos de dominantes. Por el contrario, los comportamientos de recibir tolerancia y despliegues cuando son intrusos y aquellos en que como respuesta recibían huidas volando y saltando, conductas típicas de subordinado, quedaban situadas en la parte positiva del eje. Este eje, por lo tanto, parece ser una buena medida de índice de dominancia, de manera que la variabilidad en la utilización de los distintos comportamientos por los distintos Lúganos respecto al eje, se puede usar como “Índice de dominancia”: los pájaros dominantes estaban situados en la parte negativa del eje, es decir que cuanto más dominante sea el pájaro, más pequeño será su valor de dominancia.

El segundo eje explicaba el 18% de la variabilidad. Los ataques suplantadores y las huidas saltando tenían valores negativos; por el contrario, los despliegues de poseedor y las huidas volando tenían valores positivos (Tabla 3.5, Fig. 3.3). Debido a que los despliegues y las huidas volando caracterizan a los grupos socialmente inestables, y en cambio, las huidas saltando y los ataques suplantadores caracterizan a los grupos estables, este segundo eje parecía ser una buena medida de estabilidad social, por lo cual los valores obtenidos por los diferentes individuos sobre este eje, se utilizaron como “Índice de estabilidad social”: cuanto más negativo era el valor de un pájaro respecto al eje 2, más se estaba comportando como si estuviera en un grupo estable.

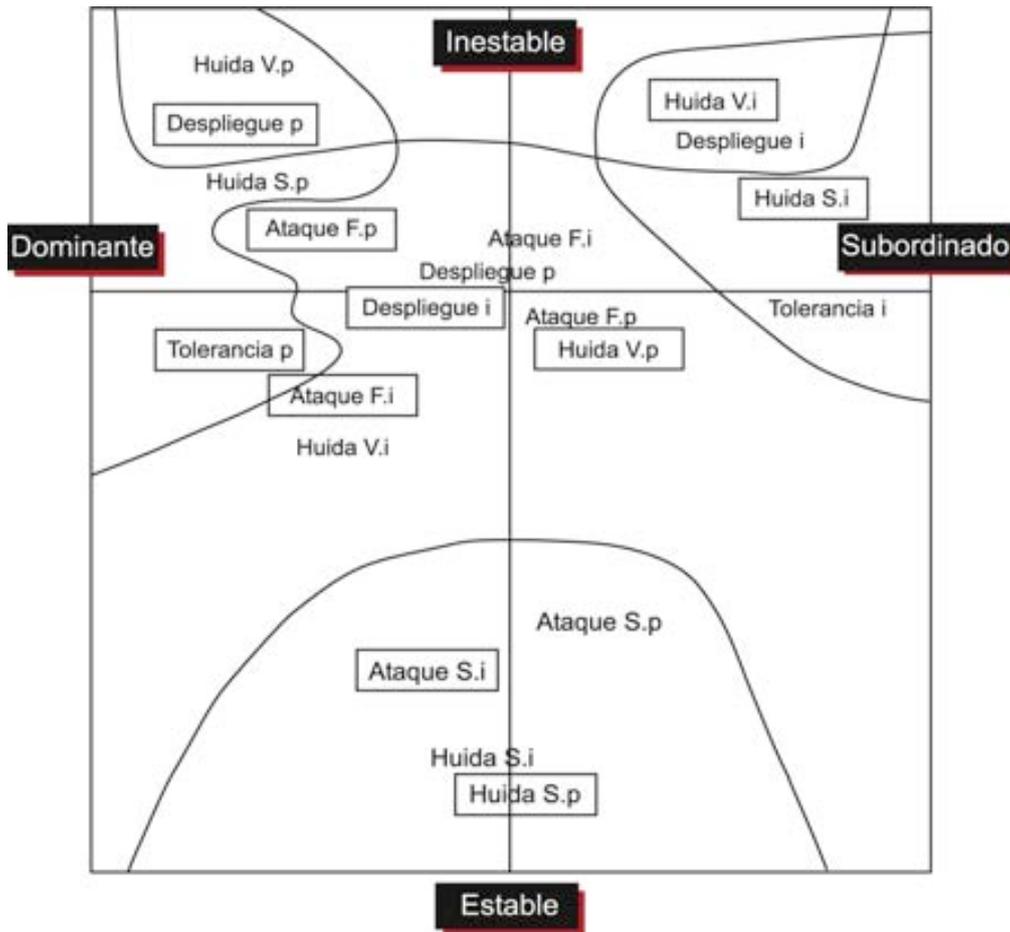


Figura 3.3. Representación de los dos primeros ejes generados por el AFC sobre la matriz de datos que relaciona a los distintos individuos en las distintas fases respecto a los comportamientos realizados. En esta figura solamente se representan los comportamientos, cuya distribución nos da una representación del espacio social por el que los distintos individuos se van moviendo. El primer eje representa un gradiente de dominancia de izquierda a derecha, y el segundo eje muestra un gradiente de estabilidad social de arriba abajo. Para cada conducta se distingue si ésta es realizada por el individuo como actor (“dado”) o como receptor (“recibido”). Asimismo, se distingue si el comportamiento es realizado por un individuo poseedor (p) o intruso (i). Comportamientos dados representados en recuadro, los recibidos sin recuadro. Para símbolos adicionales de comportamientos véase Fig. 3.2.

La distribución de los distintos individuos en este “espacio social” creado por el AFC, nos muestra el comportamiento de los individuos en las distintas situaciones, y pone de manifiesto si hay o no variaciones en las relaciones que cada pájaro mantiene con el resto de individuos del grupo. También muestra si

estos patrones son generales o sólo caracterizan a unos pocos individuos. La figura 3.4 presenta la distribución de los pájaros antes de la unión de los grupos. En ella puede observarse que el grupo B formado por los pájaros D, P, J se comportaba de forma más estable que el grupo A, formado por los pájaros RO, AM, GR. Esto puede ser debido a que los individuos del grupo B habían estado juntos durante varios años en una misma jaula; en cambio los individuos del grupo A, sólo habían estado juntos durante unos meses antes del experimento.



Figura 3.4. Representación de los dos primeros ejes generados por el mismo AFC que en la figura 3.3, pero representando a cada individuo antes de la unión de los dos grupos (periodo 1). Los individuos del grupo A se representan en un recuadro, mientras que los del grupo B se representan dentro de un círculo. Los individuos del grupo B aparecen con interacciones más estables presumiblemente porque llevaban más tiempo juntos.

Durante el período de la unión de los grupos, todos los animales usaron conductas típicas de grupos inestables (Fig. 3.5) y pasaron a realizar conductas más estables a partir de los 17 a 40 días después de la unión de los dos grupos (Fig. 3.6). Por lo tanto, el análisis de la variación en la estabilidad muestra que la introducción de nuevos individuos en un grupo estable, no parece desequilibrar las relaciones que mantienen entre sí los pájaros familiares, ya que no se observaron diferencias significativas en los índices de estabilidad antes y durante el periodo de unión cuando interaccionan con pájaros familiares (t test apareado = 1.801, $df = 5$, NS).

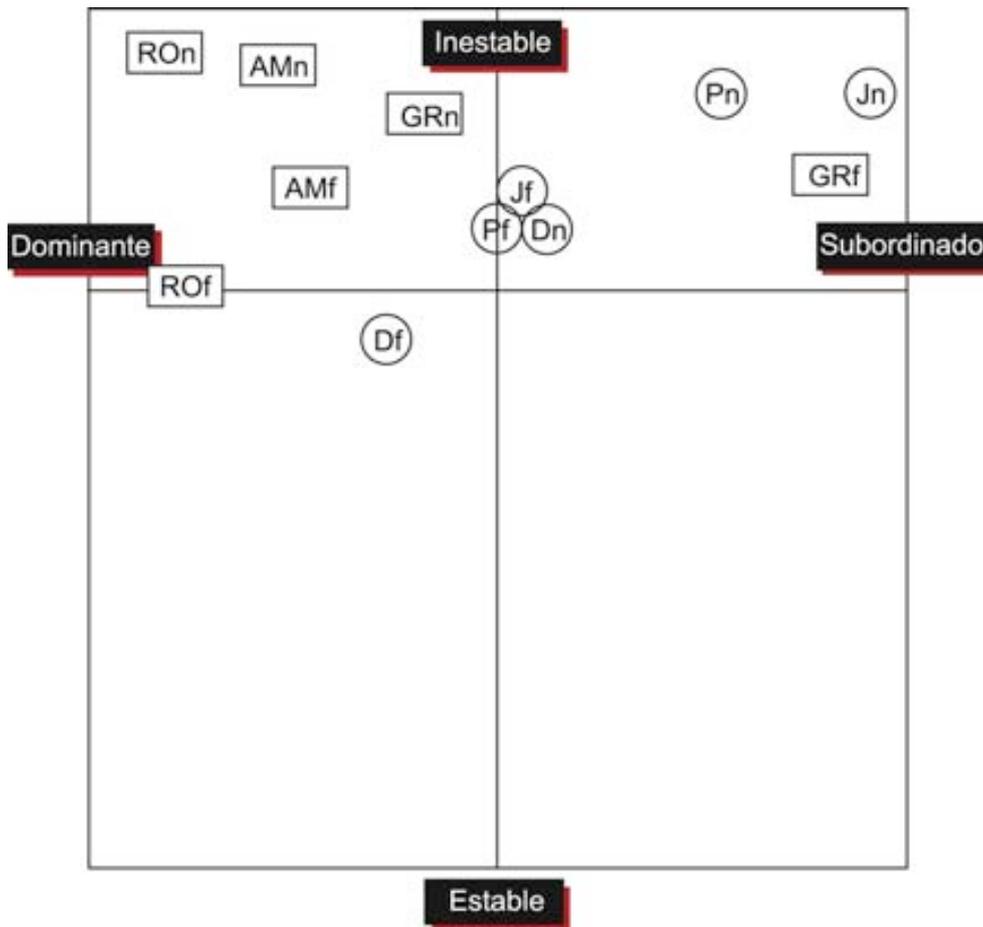


Figura 3.5. Representación de los dos primeros ejes generados por el mismo AFC que en la figura 3.3, pero representando a los diferentes individuos durante el período de la unión de los dos grupos, en el grupo residente (en recuadro, grupo A: RO, AM, GR) y en el de los recién llegados (en círculo, grupo B: J, D, P). El análisis diferencia entre las interacciones realizadas hacia pájaros familiares (f) y hacia nuevos compañeros de bando (n).

Con el paso del tiempo a partir del momento de la unión, se produjo un aumento en los valores de los índices de estabilidad de cada individuo, aunque como era de esperar, esta diferencia sólo fue significativa en interacciones entre nuevos compañeros de grupo (t test apareado comparando índices de estabilidad durante los periodos de unión y estabilización, en interacciones con nuevos compañeros de grupo: $t = 7.814$, $df = 5$, $p < 0.001$; para las interacciones con pájaros familiares: $t = 2.453$, $df = 5$, NS).

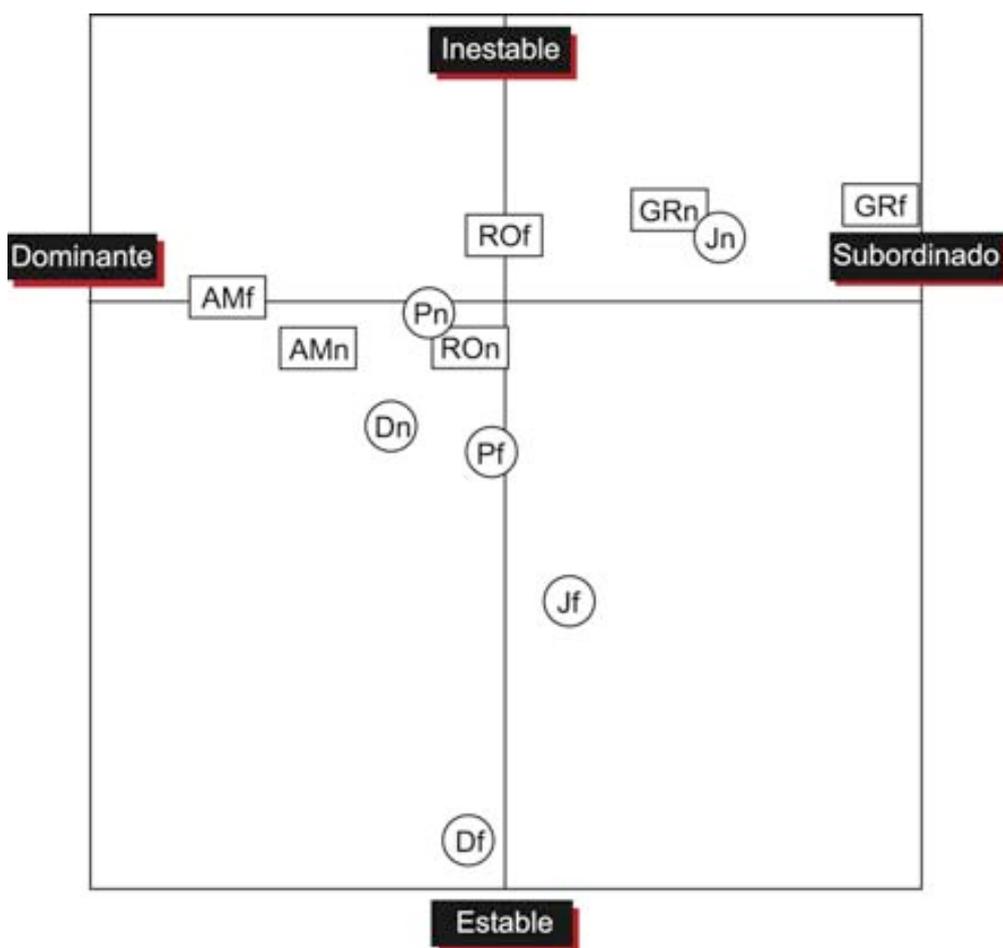


Figura 3.6. Representación de los dos primeros ejes generados por el mismo AFC que en la figura 3.3, pero representando a cada individuo durante el periodo de estabilización del grupo, de los 17 a los 40 días posteriores a la fusión de éste, en el grupo A residente (en recuadro) y en el de los recién llegados (grupo B, en círculo). El análisis diferencia entre pájaros familiares (f) y nuevos compañeros de grupo (n).

Comparando los índices de estabilidad de cada pájaro durante el periodo de unión (Fig. 3.5), se observan diferencias significativas entre las interacciones con pájaros familiares y las que se producían con los nuevos compañeros de grupo (t test apareado, $t = 5.280$, $df = 5$, $p < 0.01$). Ello indica que los pájaros son capaces de distinguir a los lúganos familiares de los que no lo son, y que utilizan comportamientos más inestables cuando se relacionan con compañeros nuevos. Durante el periodo de estabilización del grupo (Fig. 3.6), a partir de los 17 días de la unión, esta comparación no fue significativa (t test apareado, $t = 1.471$, $df = 5$, NS). Esto indica que los pájaros también habían alcanzado la estabilidad social en las interacciones con sus nuevos compañeros de grupo, es decir que a partir de ese momento los trataban como familiares.

La unión de los grupos también tuvo efecto sobre las relaciones de dominancia. Durante el periodo de unión, los residentes fueron dominantes en sus interacciones con los nuevos, según indican los índices de dominancia del AFC (Fig. 3.5). Todos los lúganos del grupo recién llegado tenían índices de dominancia más elevados en relación con los individuos familiares que no respecto a los nuevos compañeros, mientras que los tres lúganos residentes tenían índices de dominancia menores en las interacciones con pájaros familiares que con los nuevos.

Durante el periodo de estabilización del grupo, los tres lúganos originariamente residentes habían reducido sus índices de dominancia cuando se enfrentaban a los nuevos compañeros de grupo (Fig. 3.6). Esto sugiere que el efecto de la residencia disminuye con el paso del tiempo a partir de la unión de grupos.

3.4 Discusión

Balgh (1979) sugirió que uno de los costes asociados que ha de pagar un individuo al unirse a un grupo social organizado, es que normalmente pasa a ser subordinado de los residentes. Esta hipótesis ha sido demostrada tanto en estudios de campo (Sabine, 1959; Arcese & Smith, 1985; Arcese, 1987; Hogstad, 1987b; Piper & Wiley, 1989; Piper, 1990; Koivula *et al.*, 1993), como en estudios de laboratorio (Balgh & Balgh, 1979; Yasukawa, 1979; Wiley, 1990; Cristol *et al.*, 1990; Slotow *et al.*, 1993; Dearborn & Wiley, 1993), así como en trabajos teóricos utilizando modelos matemáticos (Hammerstein, 1981; Leimar & Enquist, 1984; Austad, 1989). Sin embargo, la situación es más compleja que un simple cambio de estatus.

En este capítulo, se ha podido demostrar cómo en un grupo recién formado, los dominantes muestran una baja tasa de tolerancia hacia los nuevos compañeros de grupo, pero con el paso del tiempo la tolerancia va aumentando, y muchas de las interacciones que en el momento de la unión terminaban en despliegues de poseedor, con el tiempo, a medida que el grupo va aumentando la integración de sus miembros, son substituidas por tolerancias. Los despliegues también son substituidos por ataques suplantadores, y las huidas volando por huidas saltando. Por lo tanto, puede decirse que a medida que aumenta la familiaridad entre los Lúganos del grupo, aumenta la tolerancia de los dominantes respecto a sus nuevos compañeros subordinados, y también aumenta el número de intrusiones con ataque suplantador, comportamiento usado por definición únicamente como intruso. Frente a estas intrusiones, los subordinados no contraatacan ni huyen volando, sino que se apartan unos pocos centímetros del dominante mediante una huida saltando.

Esta visión de un grupo socialmente integrado es bastante similar a la propuesta por (Rohwer *et al.*, 1981) en su hipótesis del “pastor y las ovejas”, según la cual, los dominantes utilizan a los subordinados como “buscadores” de alimento, suplantándolos para quitarles parte de la comida, pero al mismo tiempo los toleran, permitiéndoles permanecer junto a ellos en una buena área

de alimentación y no permiten que otros dominantes les molesten. Los subordinados, aunque los dominantes les roben parte de la comida, prefieren permanecer en estas buenas zonas de alimentación. Esta relación funciona como un sistema de “siervos y señores”, de manera que los beneficios obtenidos por los subordinados les compensan los costes que han de pagar. En este sistema feudal, los dominantes luchan entre sí para defender buenas zonas de alimentación y para mantener su estatus de dominancia, y por eso la mayoría de las interacciones agonísticas se producen entre dominantes. Para los dominantes es importante tener subordinados cerca, ya que así aumenta la tasa de vigilancia de grupo. Por lo tanto, este tipo de organización social feudal parece ser el resultado de una Estrategia Evolutivamente Estable mixta, en la cual dominantes y subordinados obtienen ventajas e inconvenientes similares de la vida en grupo (Maynard Smith, 1982a).

En este trabajo se ha demostrado que el tiempo que necesitan los lúganos para alcanzar la estabilidad social es de aproximadamente 15-20 días: esto representa un tiempo bastante largo teniendo en cuenta la corta esperanza de vida de los lúganos, en los que la edad media de los jóvenes es de 6 meses y la de los adultos es de 10 meses (Eriksson, 1970; Payevsky, 1994). Por lo tanto, aunque los distintos grupos, al deambular en busca de alimento, pueden encontrarse e interactuar a menudo con otros grupos sociales (Senar *et al.*, 1989), cambiar constantemente de grupo sería muy costoso, ya que al hacerlo, los lúganos no sólo perderían estatus de dominancia (Balph & Balph, 1979), sino que también perderían las ventajas de los claros roles de dominancia y subordinación que aparecen en los grupos socialmente estables de lúganos.

El tamaño medio de grupo social de los lúganos en estado salvaje es de 5,2 (s.e. 0,41, Mediana 4,0) individuos. Este tamaño coincide con las observaciones realizadas en dormideros de lúgano en libertad (Copete, 1990). Las observaciones de los bandos de esta especie en zonas de alimentación (p. ej. comederos) indican que en estas zonas se pueden congregarse varias decenas de individuos (en algunos casos más de cien). Tenemos por tanto que los bandos de lúgano están formados por la unión de distintos grupos sociales, que según los datos anteriores en los que se cuantifican los costes sociales del

cambio de grupo, muestran una importante integración social y necesariamente una importante estabilidad en la composición de sus miembros. Diversos trabajos han mostrado cómo el sistema de señalización de estatus social funciona entre individuos no familiares (Lemel & Wallin, 1993; Brotons, 1998; Senar, 1999; Lachmann *et al.*, 2001). A pesar que en esta especie los individuos de un grupo forman unidades sociables estables, el sistema de señalización de estatus puede aparecer igualmente, ya que sería utilizado en las interacciones entre individuos de distintos grupos. El hecho de que a lo largo de un invierno los individuos de un grupo social puedan interactuar con miles de individuos de otros grupos (Senar *et al.*, 1990b; Senar *et al.*, 1992a), es lo que da pleno sentido a este sistema de señalización de estatus.

4

Descripción de la variabilidad en el tamaño del babero negro en el lúgano y correlación entre tamaño y dominancia

4.1 Introducción

El lúgano presenta un babero negro debajo del pico, formado por melanina. Esta mancha resalta sobre el amarillo verdoso del cuerpo y presenta una gran variabilidad en su tamaño (Newton, 1972). Su presencia y variabilidad había sido ya descrita por Newton (1972), pero se desconocía su posible funcionalidad. Rohwer (1975) propuso la hipótesis en la que relacionaba la variabilidad en las manchas de color negro del plumaje con mecanismos de señalización de estatus. El babero negro del lúgano podría por tanto estar relacionado con esta señalización de estatus social.

El objetivo de este capítulo es describir la variabilidad en el tamaño del babero negro en machos de lúgano, y demostrar que el tamaño de esta mancha no está relacionado con la edad de los individuos. Posteriormente se estudia la relación entre el tamaño del babero y la dominancia del individuo, analizando las interacciones tanto en pájaros en libertad como entre individuos cautivos. La presencia de esta correlación apoyaría (aunque aún no demostraría) la función de estas manchas de color como señalizadoras del estatus de dominancia del individuo (Rohwer, 1975). El babero lo presentan únicamente los machos, y éstos son dominantes sobre las hembras. La dominancia, sin embargo es independiente de la edad (Senar, 1985). Esta falta de relación entre edad y dominancia, así como la ausencia de babero negro en las hembras, simplifica los análisis sobre la función del plumaje como señal de estatus social.

4.2 Material y metodología específicos

Los estudios de campo para analizar la variabilidad del plumaje y la dominancia en el lúgano, se realizaron en el área suburbana de la ciudad de Barcelona (Desert de Sarriá) durante los inviernos de 1990-1991. Los pájaros fueron capturados usando redes abatibles y trampas plataforma (Fig. 2.5), y fueron marcados individualmente mediante anillas metálicas numeradas. El trampeo se realizaba dos veces por semana, pero la comida siempre estaba presente en comederos estables.

Para cada macho de lúgano capturado se anotaba edad y tamaño del babero negro. El tamaño del babero negro fue determinado mediante la relación entre área de la mancha, longitud y anchura en milímetros (Møller, 1987b) con 12 pieles de lúgano procedentes de museo. La edad fue determinada siguiendo el procedimiento de Cooper & Burton (1988). Para este trabajo se capturaron y midieron 638 lúganos macho jóvenes y 311 adultos.

Las observaciones de campo de comportamientos agonísticos que se producían entre machos de babero negro grande y babero pequeño, se realizaron desde un Hide con una pequeña ventana situado cerca del comedero (Fig. 2.10), en marzo de 1991. Se debía evitar el sesgo en los resultados obtenidos, en el momento de tomar la decisión de qué interacciones son las que se debían anotar, ya que a un comedero pueden acudir muchos pájaros a la vez y es imposible anotar todas las interacciones que se producen al mismo tiempo. Se diseñó una mesa comedero alta de forma larga y muy estrecha de 8 x 100 cm. De esta manera se obligaba a los lúganos a situarse en la mesa para comer en forma de bando lineal. Esto facilitaba las observaciones de las interacciones que en ella se producían, así como la observación del tamaño del babero (Fig. 4.1 y 4.2).



Figura 4.1. Visión de la mesa comedero larga y estrecha en la zona de estudio en libertad. Esta forma obliga a los lúganos a situarse para comer en forma de bando lineal facilitando su observación.



Figura 4.2. Detalle de la mesa comedero con un grupo de lúganos alimentándose, el ejemplar de la izquierda está en posición de vigilancia y muestra su babero negro. En estos ejemplares también se pueden observar las anillas metálicas y las de colores para su identificación individual.

Las observaciones se realizaron empezando siempre por el lado derecho de la mesa comedero, anotando todas las interacciones agonísticas que tenían lugar dentro del campo focal de los prismáticos, unos cuatro o cinco pájaros a la vez, apuntando quién ganaba y quién perdía cada enfrentamiento, así como el tamaño relativo de la mancha de los dos contrincantes. Una vez se habían anotado un máximo de tres interacciones en esta zona de la mesa, máximo dos por individuo, se pasaba a observar el siguiente grupo de pájaros moviendo los prismáticos hacia la izquierda para repetir la misma operación, y así sucesivamente hasta observar toda la mesa. Generalmente había entre 30 y 40 lúganos alimentándose en la mesa al mismo tiempo y más de 50 pájaros adicionales esperando su turno en un árbol situado a 1 metro de la mesa, con los pájaros volando continuamente del árbol a la mesa comedero y viceversa. (Fig. 2.11). Sólo se contabilizaron las interacciones que se producían entre dos machos con una diferencia clara en el tamaño de sus baberos.

Se contabilizaron 39 interacciones agonísticas entre machos con una diferencia clara en el tamaño del babero, y se consideraba que un pájaro había ganado un enfrentamiento, cuando su oponente hacía una sumisión o abandonaba el recurso, en este caso salía volando de la mesa comedero (Senar *et al.*, 1990b).

Estos grupos de lúganos presentan un alto “turnover” o renovación en la población, entre una semana y la siguiente y a una hora determinada, con pájaros entrando y saliendo continuamente del parche de alimento (Senar *et al.*, 1992b), a pesar de la estabilidad del alimento suministrado en los comederos. Mediante anillamiento individual se pudo comprobar que el tamaño de la población es muy elevado, por ejemplo en el año 1990 se marcaron un total de 3.000 lúganos. Por lo tanto, en este trabajo se ha considerado que las posibilidades de pseudorreplicación son muy pocas, y pensamos que es muy poco probable que un pájaro individual contribuya con más de uno o dos datos al análisis.

En condiciones de libertad no se podía tener a todos los individuos identificados con anillas de colores, que permiten reconocer a los distintos lúganos sin necesidad de capturarlos, ya que con el tamaño de la población

observada es imposible conseguir una combinación de anillas de colores diferente para cada individuo. Por lo tanto se desconocía la edad, masa, longitud del ala y de la tercera primaria, tamaño exacto del babero y el grado de dominancia real de cada individuo. Para solucionar estos problemas, se realizaron unos estudios en cautividad para poder controlar de forma más fiable todas estas variables. Los estudios de laboratorio se realizaron con dos grupos de lúganos macho con baberos negros de distintos tamaños.

El primer grupo estaba formado por seis lúganos machos adultos y seis machos jóvenes. Estos individuos fueron seleccionados de forma que había cuatro pájaros con el babero grande, cuatro mediano y cuatro pequeño, en todos los casos dos adultos y dos jóvenes. A cada individuo se le midió el tamaño concreto del babero, la longitud del ala, la longitud de la tercera primaria y el peso. Se les colocó una combinación única de anillas de colores para su identificación individual. Fueron introducidos en una división del aviario de 100 x 100 x 60 cm (Senar *et al.*, 1990b), donde los pájaros eran observados a través de un cristal de visión por un solo lado para evitar interferencias entre el observador y los lúganos.

En total se obtuvieron datos sobre 1.806 enfrentamientos agonísticos para competir por un recurso (comida, agua o percha), durante un periodo de observación de 11,5 horas. En cada interacción observada se anotó el comportamiento del individuo que iniciaba el enfrentamiento, el actor, y la respuesta del reactor. También se anotaba si el comportamiento lo realizaba como poseedor del recurso o como intruso. Los comportamientos cuantificados en este trabajo son ataque físico (A), despliegues (D1, D2, D3, D4), desplazamiento o ataque suplantador (d), tolerancia (T), Huida saltando (Hs), huida volando (Hv) Sumisión (S) y estar (E).

Pensamos que debido al hecho de haber tomado individuos con tamaños de mancha muy extremos, se podrían estar sesgando los resultados. Por eso se usó un segundo grupo de 15 lúganos machos, 10 jóvenes y 5 adultos, con los que se realizaron las mismas observaciones y del mismo modo que con el

grupo anterior y en la misma instalación. En total se observaron 3.389 interacciones agonísticas, durante 24 horas.

Todas las observaciones se realizaron en los dos grupos, dentro de los primeros 20 días de su captura, que era el tiempo en que los lúganos estaban juntos por primera vez formando un mismo grupo, ya que como se ha demostrado en el capítulo anterior, a partir de ese período los lúganos que conviven se estabilizan como grupo y la tasa y el tipo de interacciones puede variar (Senar *et al.*, 1990b). Este experimento, por lo tanto, ha sido diseñado para obtener datos de un grupo no estabilizado, debido a que las señales de estatus social están especialmente diseñadas para resolver enfrentamientos entre individuos que no se conocen, es decir que no forman un grupo social (Watt, 1986b).

Los datos obtenidos a partir de las interacciones contabilizadas, fueron utilizados para construir una matriz que relaciona a cada individuo del grupo con el número de veces que había realizado o recibido cada uno de los comportamientos citados. A esta matriz se le aplicó un Análisis Factorial de Correspondencias (CA) (Heijden *et al.*, 1990). Y los valores de cada individuo sobre el primer eje de este análisis, fueron utilizados como índice de dominancia global (Senar *et al.*, 1994).

4.3 Resultados

4.3.1. Variabilidad en el tamaño del babero negro

Los resultados obtenidos sobre el tamaño del babero negro en los machos de lúgano, medido en individuos libres, demostraron que esta mancha presenta una gran variabilidad (rango entre 0.0 y 66.4 mm², tamaño medio= 20.04 mm², s.e. 0.43 mm², n = 949 lúganos, Fig. 4.3). Los adultos tenían en promedio el babero más grande que los jóvenes (Tabla 4.1). Esto es debido a que aunque

en ambas clases de edad había un rango similar de variación en el tamaño del babero, existían más adultos de los esperados con manchas grandes.



Figura 4.3. Dos ejemplares de lúgano macho con baberos negros de distinto tamaño, el de la izquierda presenta un babero grande y negro y el de la derecha lo tiene de tamaño medio y gris. Para observar el tamaño del babero, los animales se cogen con el pico hacia atrás manteniendo la cabeza en línea recta con el cuerpo.

EDAD	TAMAÑO MEDIO DEL BABERO	SE	n
ADULTOS	23.43 mm	0.76 mm	311
JÓVENES	18.39 mm	0.50 mm	638

Tabla 4.1. Variación en el tamaño del babero negro en los machos de lúgano en función de la edad, según el test de Mann-Whitney, $u = 78.449,5$, $p < 0.001$.

La distribución de frecuencias del tamaño del babero negro no seguía una distribución normal (Shapiro-Wilk $W = 0.93$, $p < 0.001$), sino que su distribución era claramente bimodal (Fig. 4.4), y esto era cierto tanto para los individuos jóvenes como para los adultos. Puede observarse además que había pocos pájaros con baberos de tamaño intermedio. La curva de los adultos estaba más desplazada hacia la derecha que la de los jóvenes, es decir había más adultos

con manchas grandes que jóvenes. Los tamaños de babero superiores a 50 mm² solamente se encontraban en la clase adulta. En los jóvenes, por su parte, se observaba una proporción más elevada de individuos con baberos pequeños o sin babero que en los adultos.

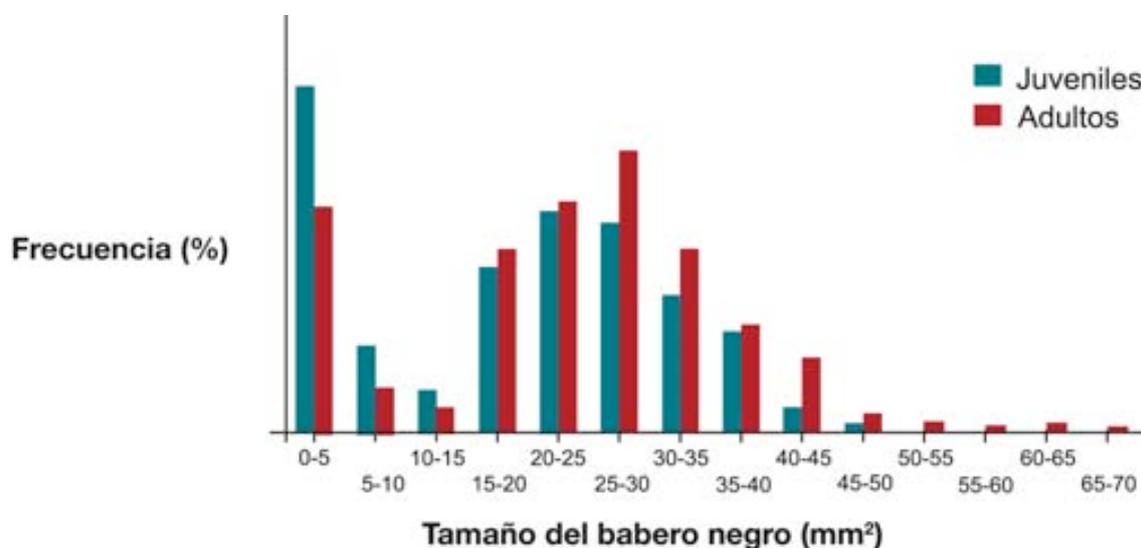


Figura 4.4. Distribución de frecuencias de las diferentes clases de tamaño del babero negro en los machos de lúgano, en relación con la edad (n = 638 jóvenes y 311 adultos).

4.3.2 Correlación entre dominancia y tamaño del babero negro

4.3.2.1 Correlación entre dominancia y tamaño del babero negro en lúganos libres

El tamaño del babero negro en animales libres alimentándose en las mesas comedero es fácilmente identificable. Mediante la observación de lúganos alimentándose en las mesas comedero, se obtuvieron un total de 39 interacciones agonísticas en las que ambos contendientes eran machos y uno de los dos individuos presentaba un babero de tamaño claramente superior al de su oponente (Fig. 2.16)

Los pájaros con baberos más grandes ganaron un 77% de estas interacciones agonísticas, lo cual es significativamente superior a lo que cabría esperar al

azar (test binomial, $Z = 0.0014$). Los individuos de baberos grandes eran por lo tanto significativamente dominantes sobre los de baberos pequeños, y además los lúganos de baberos grandes iniciaron la mayoría de las interacciones agonísticas, un 79%, de las que se contabilizaron en la mesa comedero, lo cual es una característica típica de los individuos dominantes (Senar, 1985; Senar *et al.*, 1989; Senar *et al.*, 1990b).

4.3.2.2 Correlación entre dominancia y tamaño del babero negro en lúganos cautivos

Debido a que en las condiciones de libertad no se podía tener a todos los animales identificados individualmente con anillas de colores, y por lo tanto se desconocía la edad, el tamaño exacto del babero, y el grado de dominancia real de cada individuo, estos estudios en libertad eran sólo una aproximación entre la dominancia y el tamaño del babero. Por lo tanto, se decidió realizar un estudio más detallado y mejor controlado en cautividad.

Los resultados obtenidos con el primer grupo de 12 lúganos dieron la matriz que relaciona cada individuo con el número de veces que ha realizado o recibido cada uno de los distintos comportamientos. A esta matriz se le aplicó un Análisis Factorial de Correspondencias (AFC), y los valores de cada individuo sobre el primer eje del análisis fueron utilizados como índice de dominancia global (Senar *et al.*, 1984). La correlación entre tamaño del babero negro y estatus social de dominancia fue de 0,71 ($F = 10,0$, $df = 1.10$, $p < 0.001$). En las figuras 4.5 y 4.6 puede observarse cómo la dominancia está correlacionada significativamente con el tamaño del babero, de forma que los individuos con baberos grandes tienen índices de dominancia más elevados. Esto se cumple tanto para los adultos como para los jóvenes, es decir que la edad no influye en esta relación, de manera que los animales con baberos pequeños tienen índices de dominancia bajos, tanto si son jóvenes como adultos.

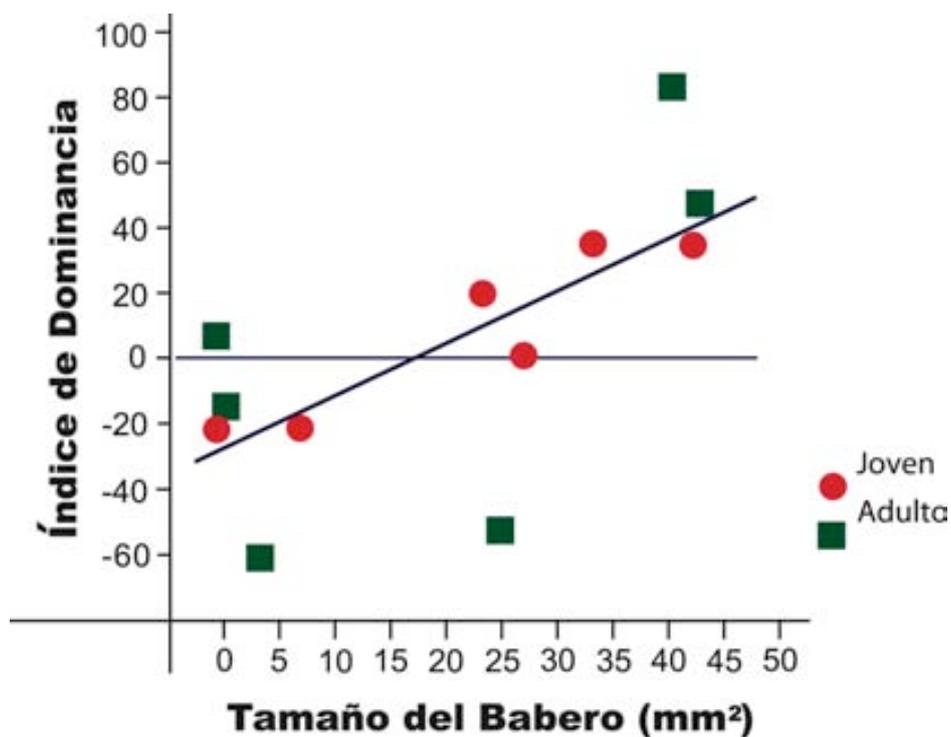


Figura 4.5. Relación entre tamaño del babero negro de cada individuo con su índice de dominancia para el primer grupo de 6 lúganos macho adultos y 6 jóvenes

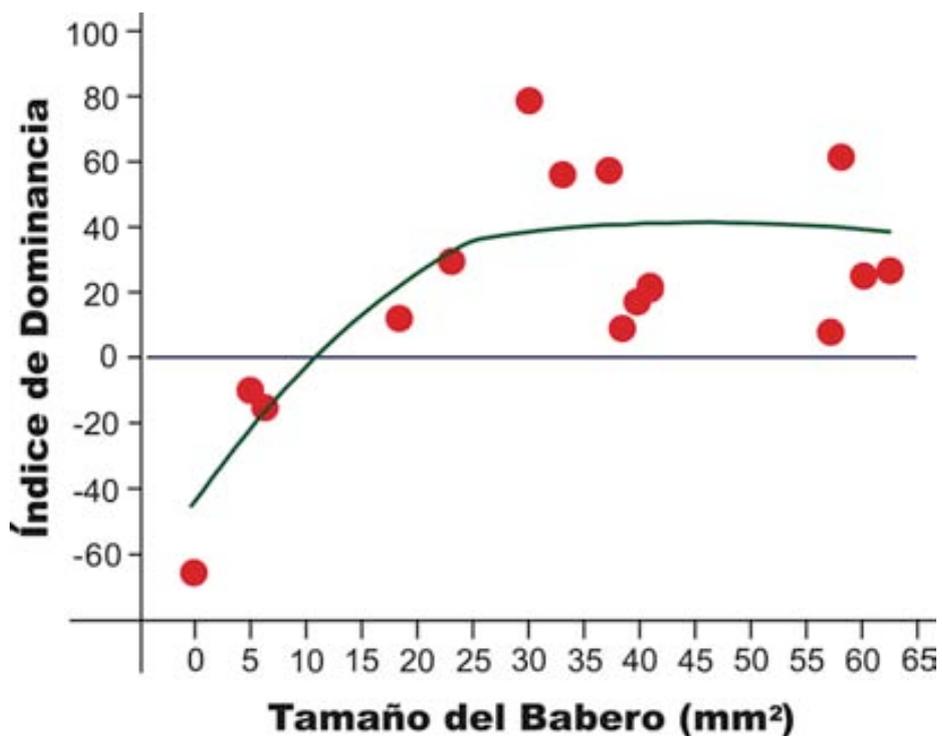


Figura 4.6. Relación entre tamaño del babero negro de cada individuo con su índice de dominancia para el segundo grupo de 15 lúganos macho.

A continuación se realizó un análisis de la regresión múltiple de la dominancia sobre diferentes variables morfológicas como eran: tamaño del babero, edad, masa corporal (peso en g), longitud del ala y de la tercera primaria. Este análisis mostró que el tamaño del babero es la única variable capaz de explicar la variación observada en la dominancia, manteniendo todas las otras variables constantes (Tabla 4.2). En ella puede observarse cómo únicamente la variable tamaño del babero explicaba de forma significativa la variación en el grado de dominancia. Por lo tanto, la correlación entre tamaño del babero y dominancia depende de ella misma y no hay relaciones indirectas con otras variables morfológicas del animal.

VARIABLE INDEPENDIENTE	r	T	p
Tamaño del babero	0.71	3.16	<0.01
Longitud R' 3	0.19	0.85	ns
Longitud ala	0.19	0.83	ns
Masa	0.09	0.37	ns
Edad	- 0.02	0.08	ns

Tabla 4.2. Modelo de regresión múltiple entre el valor de la dominancia (variable dependiente) y las distintas variables morfológicas (variables independientes), de cada uno de los 12 lúganos cautivos, pertenecientes al primer grupo de este estudio.

El tamaño del babero, por lo tanto estaba correlacionado con la dominancia de cada individuo, independientemente de la edad y de otros atributos físicos de cada animal: sexo, edad y tamaño (Fig. 4.5).

El segundo grupo de lúganos cautivos estudiado constaba de 15 machos. Los valores obtenidos en el tamaño del babero oscilaban entre 0 y 63 mm²; este grupo presentaba mayor variabilidad que el primero. En este grupo los resultados sobre el valor de correlación entre dominancia y tamaño del babero negro también fueron significativos, aunque en un orden de magnitud algo menor, ($r = 0.54$, $p < 0.05$, $n = 15$ lúganos). Esta disminución en el valor de correlación lineal, parece ser debida a que a partir de un determinado tamaño

de la mancha, aproximadamente entre los 30 y los 40 mm², la dominancia del individuo ya no parece estar correlacionada con el tamaño del babero (Fig. 4.6).

Esto sugiere que la señalización de estatus social debe funcionar especialmente en individuos que difieran bastante en el tamaño de su babero, pero el sistema no es capaz de afinar entre pequeñas diferencias en el tamaño del mismo. El sistema de la señalización del estatus social puede ser por lo tanto más cualitativo que cuantitativo, por ejemplo baberos grandes, medianos y pequeños.

Por lo tanto estos datos nos sugieren que a partir de un cierto tamaño de babero, 30 mm², los lúganos ya son considerados de babero grande, es decir dominantes, y las variaciones a partir de este valor ya no confieren una mayor posibilidad de éxito en los enfrentamientos, ya no puede aumentar la dominancia y que los lúganos no son capaces de discriminar pequeñas variaciones en el tamaño de sus baberos, especialmente para tamaños grandes.

4.4 Discusión

El tamaño del babero negro del lúgano presenta una gran variabilidad, similar a la que presentan otras especies como el gorrión común (Møller, 1987b) o el carbonero común (Järvi & Bakken, 1984; Wilson, 1992). Las observaciones de campo muestran que los machos adultos de lúgano en libertad, tienen en promedio los baberos negros más grandes que los de los jóvenes. Esto podría ser interpretado mediante una de estas dos alternativas: 1). El tamaño de la señal aumenta después del primer año de vida, cuando los pájaros después de mudar, adquieren el plumaje de adulto, o bien, 2). Puede suceder que los pájaros presenten una supervivencia diferencial, de manera que los dominantes tengan mayor supervivencia y en consecuencia baberos más grandes, con lo cual los adultos presentarían más individuos de los esperados

con babero grande. Esto podría representar una selección direccional. Para poder discriminar entre estas dos posibilidades, se debería determinar los cambios en el tamaño del babero de los jóvenes al pasar a adultos. Desgraciadamente, el bajo número de recapturas de un invierno al siguiente en esta especie (Newton, 1972) impide realizar este análisis. La comparación de la tasa de mortalidad de los machos jóvenes de lúgano en relación al tamaño de su babero tampoco es factible, debido a la gran movilidad y al nomadismo de los individuos de esta especie (Senar *et al.*, 1992a). Los datos de los que disponemos, son en este aspecto muy contradictorios. Por un lado, tenemos el hecho de que sólo en los machos adultos se han encontrado baberos de 50 mm² o más grandes (Fig. 4.4), lo que sugiere que a estos individuos posiblemente les ha aumentado el tamaño del babero con la edad. Sin embargo, esta explicación implica una relación entre dominancia y edad, y esta relación no se ha encontrado. (Senar, 1985). También se encontró que no hay correlación entre edad y dominancia en un grupo de 13 lúganos en cautividad. La figura 4.4 también muestra que no hay relación entre edad y tamaño del babero, ya que ambas clases de edad tienen muchos individuos situados en los dos extremos de la distribución. Estos dos puntos sugieren que si el tamaño del babero es mayor en los adultos, puede ser debido a que los pájaros dominantes tienen mayor posibilidad de supervivencia, y por lo tanto de llegar a adultos. Sin embargo aún son necesarios nuevos trabajos para profundizar en este tema y poder rechazar alguna de estas dos hipótesis.

La existencia de un acusada bimodalidad en el tamaño del babero, indica que sobre este carácter actúa una selección diversificadora o disruptiva, en la que los fenotipos situados en los extremos de la distribución tienen más ventajas que los intermedios, favoreciéndose por tanto el aumento de sus frecuencias, y disminuyendo la frecuencia de los lúganos con baberos de tamaño intermedio. Las presiones selectivas causantes del mantenimiento de esta bimodalidad en el lúgano ha sido modelada por Ripoll *et al.* (2004).

El resultado más importante de este capítulo ha sido demostrar que la dominancia en los lúganos macho está relacionada positivamente con el tamaño del babero negro, y que esta relación es independiente de la edad del

individuo. Por lo tanto, el babero negro puede ser usado como señal de estatus social (Roper, 1986; Whitfield, 1987; Butcher & Rohwer, 1989; Senar, 1999; Senar, 2004). La demostración inequívoca de la función del babero negro como señal requeriría, no obstante, de experimentos con manipulación de este carácter, que son el objetivo del siguiente capítulo.

5

El babero negro del lúgano funciona como verdadera señal de estatus social

5.1 Introducción

La existencia de correlación entre la dominancia y tamaño del babero negro en el lúgano, demostrada en el capítulo anterior, no implica necesariamente que éste sea realmente utilizado como señal de estatus. Podría suceder que los pájaros no se fijaran en las manchas de color, sino en otras características del animal. Para poder demostrar que el plumaje es una verdadera señal de estatus, es imprescindible realizar experimentos manipulando estas presuntas señales de dominancia y observar las reacciones de los subordinados frente a los individuos manipulados. Por ejemplo, si a un individuo subordinado se le pinta una mancha grande, como si fuera dominante y los demás individuos empiezan a evitarlo, queda claro que los pájaros se han fijado en la mancha ya que todas las demás variables se han mantenido constantes.

Por lo tanto, la manipulación de las señales de estatus es una buena oportunidad para comprobar la habilidad de los pájaros en reconocer la dominancia de sus compañeros (Geist, 1966) y (Watt, 1986b). Hay varios experimentos en los cuales la supuesta señal de dominancia fue agrandada en varias especies. (Rohwer & Rohwer, 1978; Järvi & Bakken, 1984; Järvi *et al.*, 1987; Fugle & Rothstein, 1987; Møller, 1987b; Jones, 1990) (Grasso *et al.*, 1996).

Järvi & Bakken (1984) realizaron un diseño experimental para demostrar que las manchas de color funcionan como señales de estatus usando modelos de pájaros disecados. El experimento consistía en una mesa comedero, a la cual

un grupo de carboneros comunes en libertad se había acostumbrado a ir a comer; el carbonero presenta una corbata negra debajo del pico que funciona como señal de estatus. En el centro de la mesa se situó un modelo de carbonero disecado que se podía mover accionado mediante control remoto por los investigadores; lo hacían ponerse derecho y enseñar así la mancha negra que tienen en el pecho con un movimiento de amenaza (éste es el despliegue agresivo típico en esta especie), hacia los animales libres que acudían a la mesa en busca de comida. Se utilizaron tres modelos disecados que se diferenciaban en el tamaño de la corbata negra; uno tenía la mancha pequeña, otro mediana y otro era de mancha grande. Los carboneros que se acercaban a comer, si tenían la mancha de tamaño superior a la del modelo, se acercaban más al pájaro disecado e incluso lo agredían, pero si tenían la mancha menor a la del modelo, se comportaban de forma sumisa. Por lo tanto, esto demostraba que la corbata negra del carbonero común es una buena señal de estatus social.

Ian Jones (1990) realizó otro experimento con el mérgulo marino, *Plautus alle*, en el que comprobaba la reacción de varios individuos frente a un mismo pájaro disecado antes y después de manipularlo. En esta pequeña especie de ave marina, existe una gran variabilidad en la coloración de la parte ventral de su plumaje, que va desde el blanco puro hasta casi totalmente negro. Jones observó que los individuos más claros dominaban sobre los más oscuros. Para comprobar que el color del plumaje ventral funcionaba como señal de estatus, colocó modelos disecados de color blanco en medio de la colonia de estos animales, y midió la distancia a la que se acercaban al modelo los distintos individuos. Posteriormente, pintó a los mismos modelos blancos de colores oscuros, y volvió a medir las distancias a las que se acercaban los diferentes pájaros. Observó que las distancias que mantenían los pájaros frente a los modelos blancos eran considerablemente superiores que las que mantenían frente a los modelos oscurecidos. Debido a que las respuestas de estas aves a los diferentes modelos disecados habían variado únicamente por el hecho de haberlos oscurecido, Jones concluyó que el color del vientre en estas aves actúa como una verdadera señal de estatus social.

En otros experimentos se ha manipulado a los individuos subordinados aumentándoles la señal de estatus y se les ha introducido en un grupo para poder comprobar si dichos individuos aumentan de dominancia y los demás los evitan como consecuencia de la manipulación. Sin embargo, muchos de estos experimentos fueron diseñados para comprobar si con la manipulación de los pájaros, éstos eran capaces de aumentar puestos en su jerarquía de dominancia, y los demás individuos los evitaban y asumían implícitamente un cambio en el comportamiento de los pájaros no manipulados como resultado del aumento de la señal de sus oponentes (Fugle *et al.*, 1984; Holberton *et al.*, 1989; Keys & Rothstein, 1991; Slotow *et al.*, 1993). Los pájaros deben evitar a los posibles dominantes manipulados desde los primeros encuentros, ya que estas señales funcionan con animales que no se conocen (Geist, 1966; Watt, 1986b).

Esta aproximación tiene sin embargo el problema que si el pájaro manipulado no aumenta de dominancia, no es necesariamente debido a que el carácter no funciona cómo señal, sino que puede ser debido a la existencia de mecanismos que están actuando para evitar la mentira. Por ejemplo, puede ser que los individuos presenten atención no sólo a la señal de estatus, sino también al comportamiento (Caryl, 1979).

En estos experimentos, se tiende a confundir cuál es el individuo testado: ¿el manipulado o el que reacciona a la manipulación? Si lo que queremos es determinar si una determinada mancha en el plumaje actúa como señal de estatus, hemos de observar si los demás individuos evitan al pájaro manipulado, no si este aumenta o no de dominancia.

Adicionalmente, y para realizar un test más robusto de esta hipótesis, los experimentos deben incluir no sólo un aumento de la señal de estatus, sino también una reducción de ésta. Únicamente (Rohwer *et al.*, 1981) y (Grasso *et al.*, 1996) realizaron un experimento en el que se eliminó esta señal, pero lo hicieron con un tamaño de muestra muy pequeño $n = 2$ y $n = 7$, respectivamente.

Finalmente sería también conveniente usar modelos de animales vivos, ya que no solamente se podría manipular la apariencia de los pájaros estímulo, sino también tener en cuenta su comportamiento (Trandem & Lampe, 1993). Ello permitiría valorar qué es más importante: ¿la señal o el comportamiento?

En este estudio se ha realizado una nueva aproximación para verificar la hipótesis de que las manchas de color actúan como señal de estatus social, analizando si los individuos pueden reconocer a los dominantes competidores mediante una elección activa, y podían escoger entre comer cerca de una jaula con un pájaro dominante o cerca de una jaula con un subordinado. Los pájaros estímulo son animales vivos, con comportamientos de dominante o de subordinados y son manipulados aumentando y disminuyendo la señal.

Se han realizado varias pruebas para medir la preferencia de los animales en situaciones en las que deben escoger entre alimentarse solos o socialmente (Ekman & Hake, 1988; Caraco *et al.*, 1989). También se han realizado estudios de elección entre animales con diferente grado de dominancia (Carrascal & Moreno, 1992), los cuales sugieren que hay una preferencia por elegir individuos de baja dominancia, pero en este tipo de estudios no se puede saber si los animales realmente reconocen la diferencia que hay entre dominantes y subordinados, ni si utilizan esas manchas de color como señal de estatus social.

Algunos estudios se han realizado usando modelos, para medir esta elección en especies territoriales y durante el periodo invernal (Studd & Robertson, 1985; Procter-Gray, 1991). Pero en estos estudios no se realizaron verdaderos test de elección de compañero. Existen otros experimentos realizados en aviario, en que los pájaros pueden elegir entre diferentes jaulas interconectadas, que sugieren que los subordinados evitan a sus coespecíficos dominantes (Caraco *et al.*, 1989). Pero en este tipo de experimentos, los dominantes podían agredir a los subordinados, con lo cual no es posible saber si los subordinados realmente reconocen a los dominantes como tales, o es que están respondiendo a la agresión y como consecuencia de estas agresiones, los evitan.

Además, la discriminación por parte del investigador de las relaciones de dominancia entre los individuos estudiados a priori, mediante recuento de interacciones, es una condición muy importante antes de realizar un experimento de este tipo, pero normalmente es difícil de lograr.

Este trabajo se ha diseñado para poder demostrar que el babero negro del lúgano sí es una verdadera señal de estatus social de dominancia, y se ha realizado una serie de experimentos con manipulaciones de los baberos para analizar si los posibles oponentes son capaces de reaccionar de forma diferente frente a individuos manipulados a los que se les ha agrandado o reducido el tamaño de su babero.

5.2 Material y metodología específicos

Para demostrar que el babero negro del lúgano es una verdadera señal de estatus social, se realizaron una serie de **experimentos con manipulación de individuos**. Mediante un diseño experimental que cumple cuatro condiciones necesarias para ser un buen modelo:

1. - Debe existir manipulación en el babero de los individuos, agrandándolo o reduciéndolo, y si los animales no manipulados responden a esta manipulación, esto significa que este carácter y sólo éste es importante.
2. - Los individuos manipulados deben seguir comportándose como dominantes o como subordinados, por lo tanto han de ser animales vivos; esto permite diferenciar si los lúganos son receptivos sólo a esta señal o si también es importante el comportamiento.
3. - El comportamiento de los individuos manipulados y el de los que responden a la manipulación no han de interferir.

4. - Los pájaros que interactúan han de ser desconocidos entre sí, ya que la respuesta a esta señal se tiene que producir desde el primer momento en que se encuentran.

El trabajo, realizado durante el invierno de 1995 en el aviario antes descrito, consistía en soltar a machos de lúgano, que actuaban como individuos prueba, dentro de una jaula experimental de (150 x 100 x 70 cm.), perteneciente al mismo aviario, en la que había dos jaulitas pequeñas de (20 x 10 cm.), situadas cada una en un extremo. Cada jaulita contenía un pájaro vivo estímulo con diferentes tamaños de babero, tanto de su tamaño natural como manipulado (agrandados o reducidos), o una hembra de lúgano. Delante de estas dos jaulitas se colocaba una pequeña cantidad equivalente de comida. Cada experimento consistía en contabilizar cuántos individuos habían preferido alimentarse en uno u otro parche de alimento cerca de cada una de estas dos jaulitas. Así se podía comprobar si los lúganos son capaces de escoger de forma activa entre uno u otro compañero de alimentación en función del tamaño de su babero; con esto se cumple la primera condición del modelo (Fig. 5.1). Situado en el exterior de la jaula de experimentación había otra jaulita pequeña de (20 x 10 cm.), en la que se colocaba al pájaro prueba que realizaba la elección, antes de entrar en la jaula de experimentación. Éste entraba a través de una puerta de acceso accionada por el investigador situado detrás de un cristal de visión de un solo lado. Los individuos estímulo, al estar situados dentro de las jaulitas, se evitaba que pudieran agredir o huir del individuo prueba, por lo tanto mostraban de forma independiente señal y comportamiento (segunda condición del modelo), Y además, los pájaros estímulo no interferían con el comportamiento de los individuos prueba (tercera condición del modelo).

Este método es equivalente a la presentación de modelos disecados utilizado en otros experimentos. (Järvi & Bakken, 1984; Jones, 1990) y se basa en el hecho de que en general los pájaros tienden a evitar comer al lado de coespecíficos dominantes (Caraco *et al.*, 1989; Metcalfe & Thomson, 1995). Pero este diseño tiene la ventaja de que el pájaro estímulo no sólo muestra su

aparición física (tamaño del babero), sino también su comportamiento de dominante o de subordinado.



Figura 5.1. Jaula experimental donde se realizaron los experimentos de elección para comprobar si los Lúganos son capaces de distinguir el tamaño del babero y de responder a esta señal. En la parte posterior de la imagen, se puede observar la jaulita del pájaro prueba situada en el exterior, con un Lúgano preparado para entrar. En el interior se hallaban las dos jaulitas de los pájaros estímulo, situadas a una distancia equivalente de la entrada; delante tienen un parche de alimento.

Los individuos usados en este trabajo no se conocían entre sí y se mantuvieron visualmente aislados en jaulas individuales, durante el periodo anterior a los experimentos. Para asegurarnos de que no se conocían, sólo se utilizaron pájaros transeúntes trampeados durante el invierno de 1995 - 1996, durante un periodo de tres meses, en dos localidades situadas a una distancia superior a los 100 Km, en días diferentes y pertenecientes a grupos diferentes (Senar & Metcalfe, 1988). La gran movilidad de estos lúganos transeúntes (Senar *et al.*, 1992b), hace muy improbable que los distintos individuos pudieran pertenecer al mismo grupo. Además para los pocos casos en que los animales fueron trampeados simultáneamente, diseñamos los experimentos de forma que se

asegurase que todos los animales testados fueran desconocidos (trampeados en días y en grupos diferentes). Así se cumple la cuarta condición del modelo. Los Lúganos transeúntes son los individuos de la población con una mayor tendencia a divagar y a dejar el área de estudio, y se pueden desplazar hasta 40 km en un solo día, es decir, utilizan grandes áreas de deambulación por las que se van moviendo en busca de alimento (Senar, 1989).

En total se utilizaron como pájaros prueba 46 lúganos machos y transeúntes. El tamaño medio de sus manchas era de 24 mm^2 , s.e. 2.0 mm^2 . Ocho eran de babero pequeño ($< 5 \text{ mm}^2$); 24 de babero intermedio (entre 5 y 30 mm^2) y 14 de babero grande ($> 30 \text{ mm}^2$).

Como pájaros estímulo usamos 11 machos de babero pequeño (babero $< 5 \text{ mm}^2$, media 0 mm^2 , s.e. 0.4 mm^2); 5 machos de babero grande (babero $> 35 \text{ mm}^2$, media 40 mm^2 , s.e. $2,3 \text{ mm}^2$) y 25 hembras de lúgano. Sin embargo, 10 de los 11 lúganos de babero pequeño tenían un babero de 0 mm^2 . Por lo tanto en este trabajo, cuando nos referimos a individuos de babero pequeño, nos estamos refiriendo a pájaros sin babero. Los pájaros estímulo de baberos pequeños y grandes diferían significativamente en el tamaño del babero. (Mann-Whitney Utest, $Z = 3.58$, $p < 0.001$, $n = 11$ y 5 respectivamente).

Los pájaros prueba fueron previamente entrenados a comer en los pequeños parches de alimentación adyacentes a cada jaulita durante varios días antes de empezar el experimento de elección. Así cuando se realizaba el experimento sabían dónde ir a buscar el alimento. A los individuos prueba se les privaba de alimento durante 2 horas antes de empezar el experimento. Después, eran colocados en la jaulita de introducción, situada en el centro de la jaula de experimentación, en una posición equidistante entre las dos jaulitas estímulo (Fig. 5.1). El observador, situado detrás de un cristal de un solo sentido, abría la puerta de la jaulita de introducción y permitía la entrada de los pájaros prueba en la jaula de experimentación donde se realizaba la elección. Cada experimento consistía en realizar entre 21 y 40 pruebas, de 3 minutos de duración cada una, y en cada prueba era utilizado un individuo distinto. Con el fin de que hubiera independencia entre las pruebas, cada vez se seleccionaban

dos machos estímulo de tamaño de babero apropiado, y se hacía de forma que nunca se repitiera la misma combinación (pareja) de machos estímulo. Por lo tanto, a cada individuo prueba se le hacía escoger entre una combinación de machos estímulo única. Para evitar los posibles efectos de la posición, los pájaros estímulo eran rotados entre las dos jaulitas, de forma que cada clase de babero hubiera estado en cada jaulita un número de veces equivalente.

Los pájaros prueba al entrar tenían que escoger el lado a donde ir a comer, entre los dos parches de alimento, que diferían únicamente en la identidad y dominancia relativa del compañero estímulo. Para analizar si preferían comer al lado de un pájaro dominante o de un subordinado. Durante el tiempo en que los pájaros prueba permanecían en la jaula de experimentación, se anotaba el tiempo en segundos que pasaban junto a cada jaulita estímulo. Las anotaciones se realizaron con un ordenador portátil mediante el programa "Observer". Se tomaba como individuo elegido al que había pasado más tiempo con el pájaro estímulo y sólo se utilizaron como válidas las pruebas en las cuales se visitaba al menos una de las dos jaulitas y el individuo prueba comía junto al estímulo. Esta fue una de las causas del distinto tamaño muestral entre experimentos, porque algunos individuos pasaban su tiempo en otros lugares de la jaula o durante el tiempo de observación no comían.

Se realizaron seis experimentos de elección diferentes:

El **experimento 1** era de control, y en él ninguna de las dos jaulitas contenía ningún animal como estímulo; se introdujeron 25 machos prueba.

En el **experimento 2**, en cada una de las dos jaulitas se colocó un lúgano de babero pequeño, en este caso sin babero (tamaño 0); también era un experimento de control, para poder eliminar la posibilidad de que los pájaros prefirieran, por alguna razón desconocida, comer en un lado determinado de la jaula de experimentación, y esto podría falsear los resultados. Se estudiaron 21 machos prueba.

En el **experimento 3**, los pájaros prueba debían elegir entre comer al lado de una hembra, individuo claramente subordinado (Senar, 1985), o bien al lado de una jaulita vacía, para demostrar que los individuos prefieren comer socialmente. La hembra se situó 12 veces en la jaulita de la derecha y 12 veces en la de la izquierda. En este experimento se introdujeron 24 machos prueba.

En el **experimento 4**, los individuos prueba debían escoger entre comer al lado de un individuo de mancha pequeña, o al lado de un individuo de mancha grande, para observar si los lúganos con manchas grandes eran evitados. Los pájaros prueba tenían el babero de tamaño intermedio al de los dos individuos estímulo. En este caso, los pájaros estímulo, diferían tanto en su apariencia como en su comportamiento (de dominante \ babero grande, y subordinado \ babero pequeño). El pájaro de babero negro grande se situó 14 veces en la jaulita de la derecha y 13 veces en la de la izquierda. Se analizaron 25 machos prueba.

El **experimento 5**, los individuos prueba tenían que escoger entre dos animales subordinados de mancha pequeña. A uno de ellos se le había manipulado la mancha agrandándola hasta 40 mm², mediante un rotulador permanente de color negro Edding 3.000, (Fig. 5.2). El color negro del rotulador era eliminado después de cada prueba mediante alcohol. Al otro individuo prueba se le manipulaba de forma parecida, pero pintándolo con agua, y dejándole su mancha intacta, para contrarrestar los posibles efectos de la manipulación. Los individuos estímulo diferían por lo tanto en el tamaño del babero, pero no en su comportamiento, ya que ambos se comportaban como subordinados. En este experimento se intenta comprobar si el color del babero solo es suficiente para provocar la respuesta de evitación. El pájaro manipulado se situó 16 veces en la jaulita de la derecha y 15 veces en la de la izquierda. El número de pájaros prueba fue de 31.



Figura 5.2. Manipulación del babero de un ejemplar de lúgano macho subordinado, agrandándole el tamaño del babero con un rotulador permanente de color negro tipo Edding 3.000.

En el **experimento 6**, los individuos prueba debían escoger entre dos animales, uno sin mancha y otro de mancha grande, como en el cuarto experimento, pero esta vez con una mezcla de goma arábica y pigmento de hierro amarillo se consiguió una pintura de color amarillo-verdoso, parecida al color del pecho de los lúganos, con la que se pintó a ambos individuos estímulo la zona del babero. De esta manera, se conseguía eliminar el babero del individuo dominante y manipular al otro de forma similar. El babero del pájaro dominante se borraba totalmente, ya que en las poblaciones naturales de lúganos aproximadamente, entre un 10% y un 20% de individuos no tienen mancha o ésta es prácticamente imperceptible (Senar *et al.*, 1993). Esta pintura amarilla se eliminaba con agua después del experimento. Los pájaros estímulo diferían por tanto en su comportamiento, uno de dominante y el otro de subordinado, pero no en apariencia, ya que tenían el babero del mismo tamaño. El pájaro manipulado con el babero eliminado se situó 15 veces en la

jaulita de la derecha y 15 veces en la de la izquierda. Se estudiaron 30 animales prueba.

Para facilitar la comparación de los resultados fueron usados los mismos pájaros prueba en los diferentes experimentos. Esto pájaros tenían por lo tanto tamaños reales de babero similares en los diferentes experimentos (Kruskal-Wallis, Anova usando los individuos que visitan cada jaulita $H = 2.81$, $p = 0.73$, $N = 158$). Los experimentos no se realizaron siguiendo la secuencia de uno a seis, sino que el orden usado fue: 1-3-4-2-6-5.

Para analizar los datos obtenidos en estos seis experimentos, primero se contabilizó el tiempo en segundos que cada individuo prueba pasaba junto a cada uno de los animales estímulo. Estos datos se convirtieron en porcentaje de tiempo, no del tiempo total, sino del tiempo que pasaba junto a cada individuo estímulo, ya que una parte del tiempo el pájaro prueba no estaba junto a ninguna de las dos jaulitas estímulo. Este porcentaje de tiempo se transformó en el arcoseno, para conseguir su normalización, porque los porcentajes no siguen una distribución normal. A continuación se construyó una matriz de datos, que se analizó mediante un test de signos ranqueados de Wilcoxon (Neave & Worthington, 1992). Nuestra hipótesis nula fue que los pájaros deberían pasar un 50% del tiempo en compañía de cada uno de los dos pájaros estímulo, mientras que una desviación significativa de este 50% indicaría una preferencia.

5.3. RESULTADOS

Los resultados obtenidos en los 6 experimentos de elección de compañero de alimentación en función del tamaño del babero, analizados en la jaula experimental descrita (Fig. 5.3), fueron los siguientes:

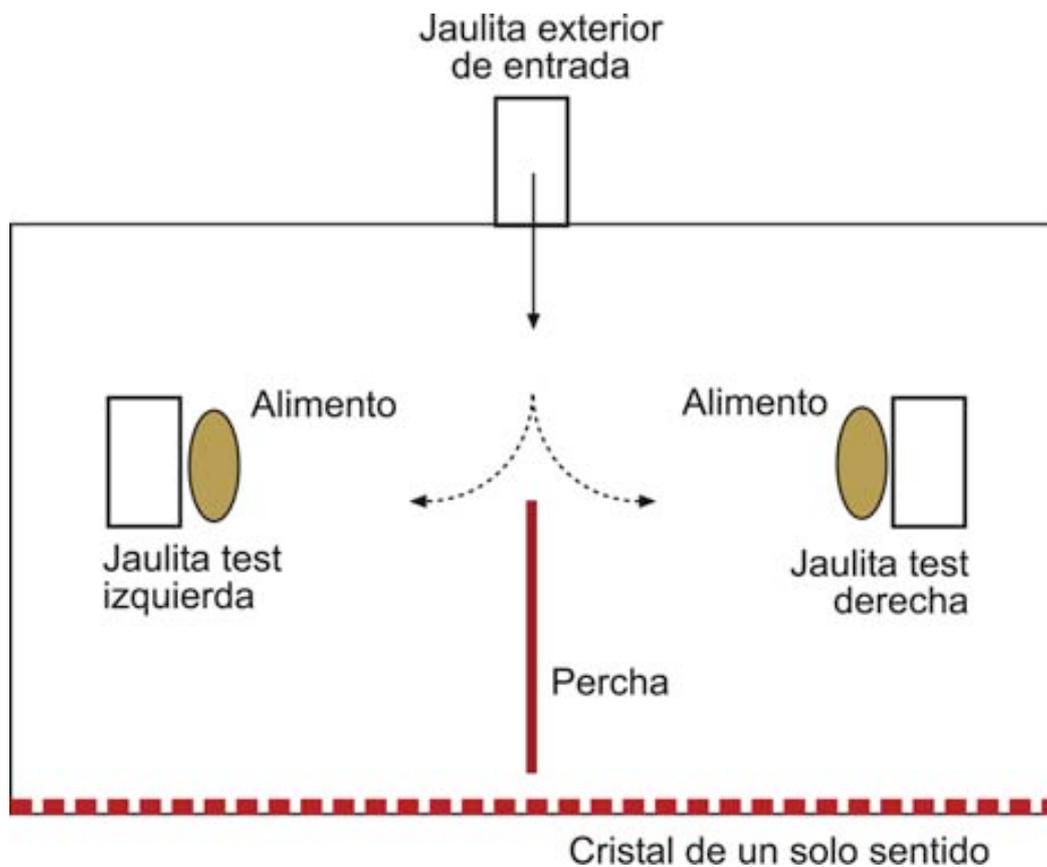


Figura 5.3. Esquema del diseño experimental de elección. El observador está situado en el interior del aviario en una cámara oscura detrás de un cristal de visión por un solo lado para no interferir en el comportamiento de los lúganos.

5.3.1 Experimento 1

Realizado con pájaros prueba que debían escoger entre comer en el extremo derecho o izquierdo de la jaula de experimentación, con las dos jaulitas estímulo vacías. Fue un experimento de control para eliminar la posibilidad de interferencias no controladas en el diseño de las jaulas que pudieran inducir a los lúganos a preferir un extremo de la jaula respecto al otro y así interferir en el experimento. No se detectó ninguna preferencia en los individuos prueba por comer cerca de una u otra jaulita, ya que pasaron un porcentaje de tiempo similar a cada lado. La jaulita situada en la derecha fue escogida en 11 pruebas, y la de la izquierda en 14 pruebas (test de signos ranquerizados de Wilcoxon, $T = 153$, n.s., $N = 25$ lúganos machos prueba, Fig. 5.4).

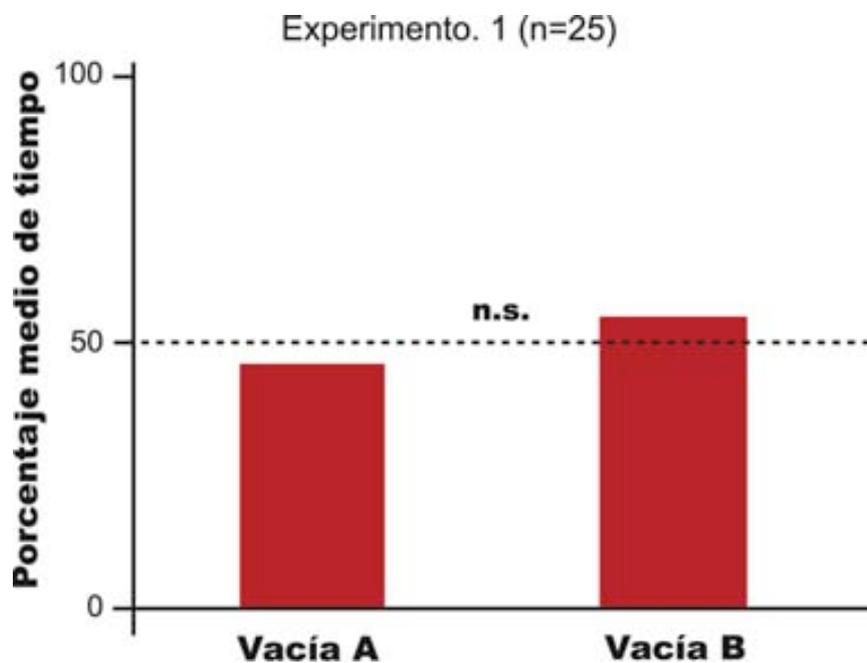


Figura 5.4. Resultados del experimento 1, en el que los individuos prueba eligen comer en uno u otro parche de alimentación situados delante de dos jaulitas estímulo vacías. La línea discontinua horizontal marca la altura esperada que deberían tener las frecuencias en el caso de que no hubiera diferencias significativas.

5.3.2 Experimento 2

Las dos jaulitas estímulo contenían machos de lúgano, ambos con el babero negro pequeño, es decir pájaros subordinados. El tamaño del babero de los pájaros prueba era más grande que el de los animales estímulo. No se detectó ninguna preferencia por ninguno de los dos pájaros estímulo, ya que la jaulita situada a la derecha fue elegida en 9 pruebas y la de la izquierda fue preferida en 8 pruebas (Test de signos ranquerizados de Wilcoxon, $T = 102$, n.s., $N = 20$ pájaros prueba, Fig., 5.5).

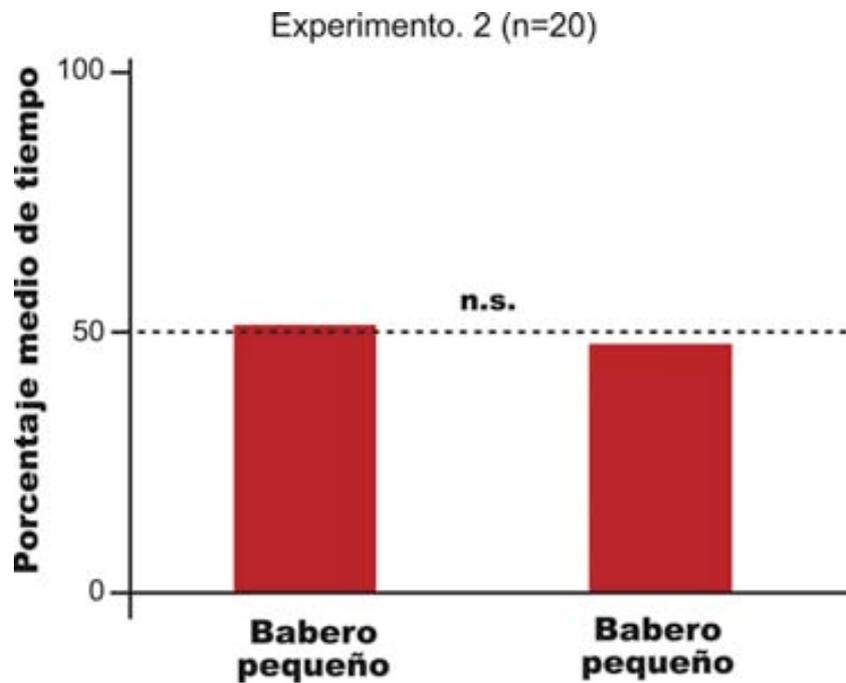


Figura 5.5. Resultados del experimento 2, en el que los individuos prueba debían elegir comer en uno u otro parche de alimentación, situados delante de las jaulitas con pájaro estímulo, ambas con lúganos subordinados, de baberos más pequeños que los de los individuos prueba. La línea discontinua horizontal marca la altura esperada si no hay diferencias significativas.

5.3.3 Experimento 3

Los dos pájaros prueba debían elegir entre comer al lado de una hembra de lúgano, que es claramente subordinada y una jaulita vacía. En este caso los lúganos mostraron su preferencia por comer socialmente, al lado de la hembra (test de signos ranquerizados de Wilcoxon, $T = 64$, $p < 0.01$, $N = 24$ pruebas, Fig. 5.6).

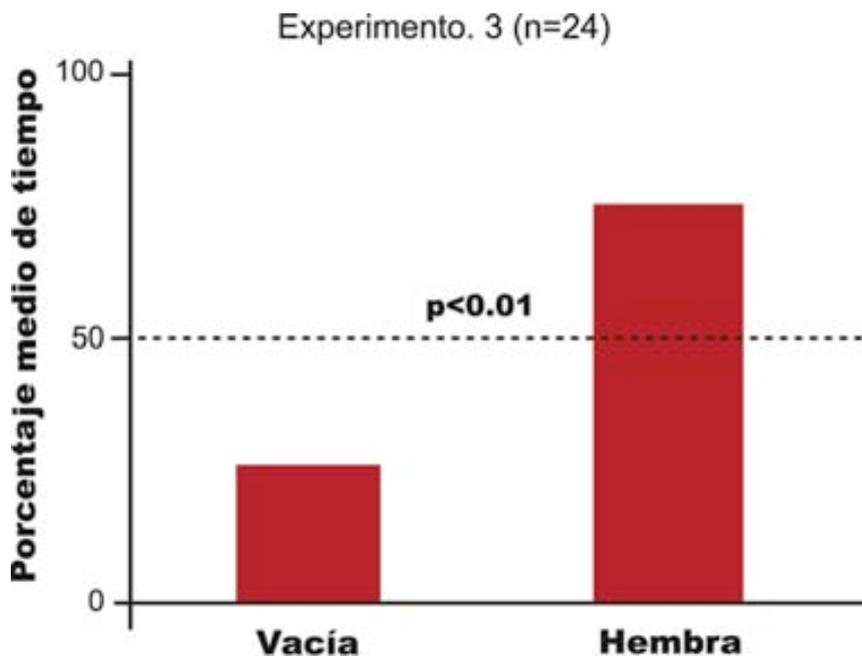


Figura 5.6. Resultados del experimento 3, en el cual los individuos prueba debían escoger entre comer en un parche con alimento junto a una hembra de lúgano (subordinada), o en un parche junto a una jaulita vacía. El valor de probabilidad (p) indica la existencia de diferencias significativas en la elección

5.3.4 Experimento 4

Los pájaros prueba debían escoger entre comer al lado de un individuo de babero grande, un dominante, o bien al lado de uno con el babero pequeño, un subordinado. El tamaño de los baberos de los dos pájaros estímulo era el natural, no había sido manipulado. En este experimento, los lúganos prefirieron de forma significativa alimentarse junto al individuo de babero pequeño en 19 pruebas, frente a 6 pruebas en que eligieron alimentarse junto con el dominante (Test de signos ranquerizados de Wilcoxon, $T = 35,5$, $p < 0.01$, $N = 25$ pruebas, Fig. 5.7).

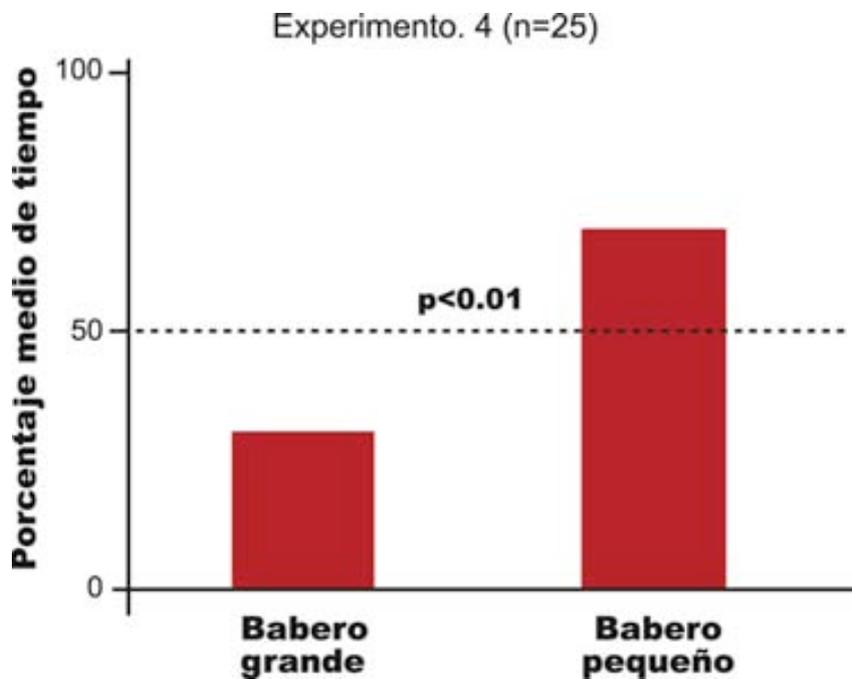


Figura 5.7. Resultados del experimento 4, en el cual los individuos prueba debían escoger entre comer junto a lúganos con diferente tamaño de babero, uno dominante de babero grande y otro subordinado de babero pequeño. El valor de probabilidad (p) indica la existencia de diferencias significativas en la elección.

5.3.5 Experimento 5

Los pájaros prueba debían elegir entre dos individuos de babero pequeño, a uno de los cuales se le había manipulado agrandándole el tamaño del babero. Los dos pájaros estímulo diferían en el tamaño del babero, pero no en comportamiento. El tamaño del babero de los animales prueba era superior al de los pájaros estímulo. Nuevamente los individuos prueba preferían claramente comer al lado del animal de babero pequeño en 27 pruebas, frente a 13 que escogieron comer junto al lúgano de babero grande pintado (test de signos ranquerizados de Wilcoxon, $T = 261$, $p < 0.05$, $N = 40$ pruebas), Este experimento demuestra que los lúganos con babero grande artificial también eran evitados como si fueran dominantes (Fig. 5.8).

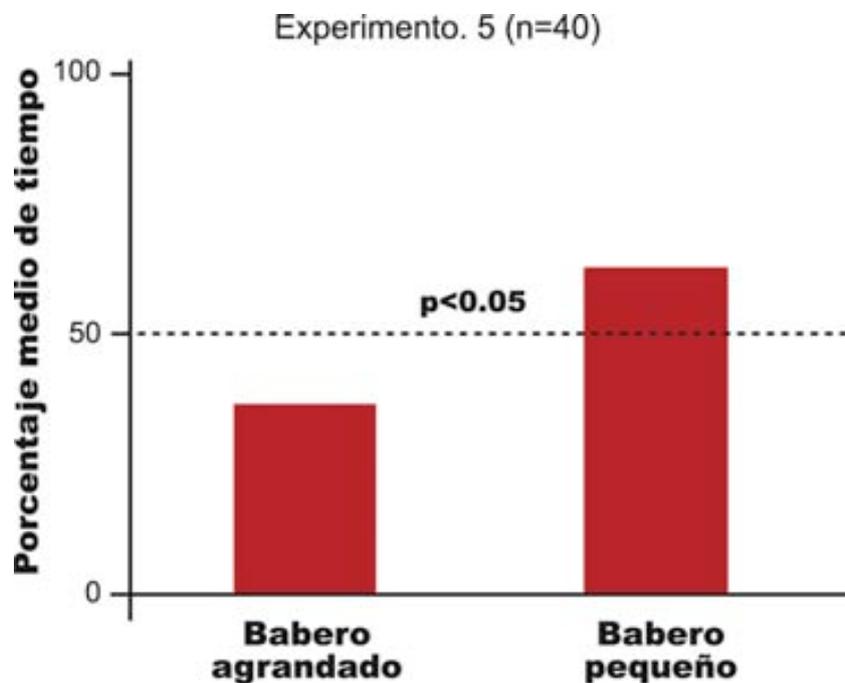


Figura 5.8. Resultados del experimento 5, en el cual los pájaros prueba debían elegir entre comer junto a un individuo de babero pequeño (subordinado), pero manipulado con el babero agrandado y otro de babero pequeño sin manipulación. El valor de probabilidad (p) indica la existencia de diferencias significativas en la elección.

5.3.6 Experimento 6

Los individuos prueba debían escoger entre dos lúganos, uno sin babero y otro de babero real grande pero manipulado reduciéndole el tamaño del babero. Este último animal presentaba apariencia de subordinado y comportamiento de dominante, por lo que en este caso los dos pájaros estímulo diferían en su comportamiento, pero no en el tamaño del babero. Los individuos utilizados en este experimento eran los mismos que en experimento número 4. No se detectó ninguna preferencia, de forma que 14 lúganos prueba comieron junto al pájaro estímulo sin babero natural y 10 escogieron estar al lado del individuo al que se le había eliminado el babero negro. Es decir que eligieron comer junto al pájaro estímulo al que se le había eliminado el babero, y que además era el mismo dominante que habían evitado en el experimento 4 y ahora no lo evitaban (test de signos ranqueados de Wilcoxon, $T = 131$, n.s., $N = 24$ pruebas, Fig. 5.9).

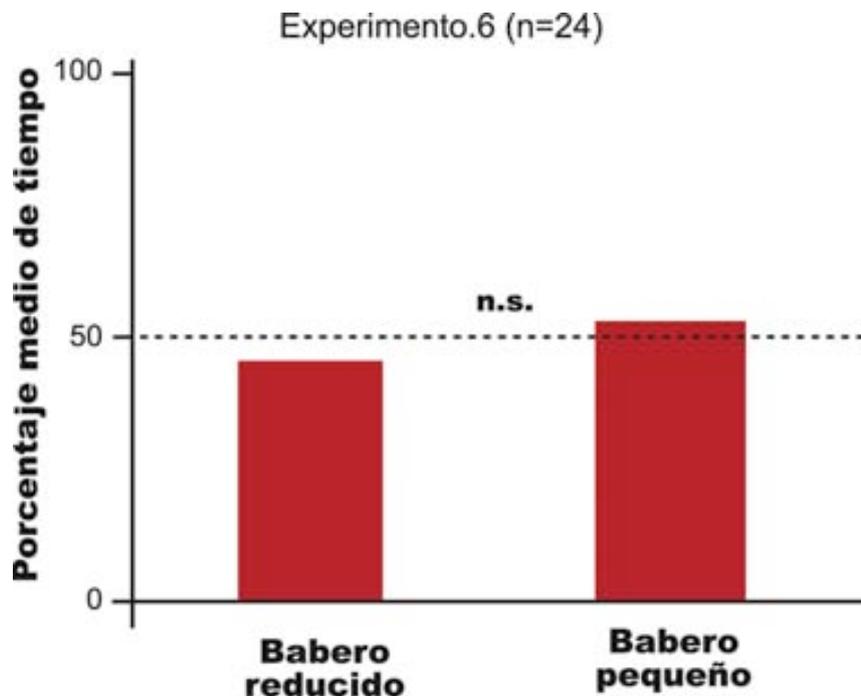


Figura 5.9. Resultados del experimento 6, los pájaros debían escoger entre comer junto a un pájaro de babero pequeño (subordinado), y uno de babero agrando (dominante) pero manipulado con reducción. La línea horizontal marca la altura esperada de los rectángulos si no hay diferencias significativas.

Se podría argumentar que la falta de preferencia observada en el experimento número 6 podría ser debido a una familiarización con los pájaros estímulo y con la jaula test. Sin embargo, tal como se señala en la sección de material y métodos, el experimento 6 fue realizado el quinto en la ordenación de los experimentos, mientras que el experimento número 5 fue realmente el sexto en la ordenación de los experimentos y por lo tanto se realizó más tarde que el 6. En el experimento 5, el cual fue el último en realizarse, los pájaros todavía continuaban mostrando preferencia por uno de los dos pájaros estímulo, lo cual excluye la posibilidad de una habituación en los experimentos intermedios en los que no se obtuvo ninguna preferencia.

En toda esta serie de experimentos, a cada pájaro prueba se le presentaba una combinación única de machos estímulo, a pesar de que los pájaros estímulo fueron usados varias veces en estos experimentos. Para asegurarnos que en estas pruebas las evitaciones o las preferencias no eran debidas al efecto de algunos pájaros estímulo, realizamos tres regresiones logísticas usando como variables independientes a los individuos con baberos pequeños, individuos con baberos grandes y el tipo de experimento. Únicamente lo analizamos respecto a los experimentos 4, 5 y 6, ya que éstos eran los únicos experimentos en los que el pájaro prueba debía escoger entre pájaros estímulo de mancha pequeña y grande (de tamaño natural, agrandada o reducida). La variable dependiente tiene valor 0 cuando en cada pareja eran escogidos pájaros de babero pequeño, es decir cuando el pájaro prueba pasaba un alto porcentaje de tiempo junto al pájaro estímulo de babero pequeño, o valor 1 cuando era elegido un pájaro de babero grande. Este babero grande podía ser de cualquier tipo, natural, agrandado o reducido. Los resultados muestran que la identidad del individuo utilizado no tenía un efecto significativo sobre la evitación o elección. Los individuos con los baberos pequeños, $X^2 = 14.17$, d.f. = 10, $p = 0.17$ en los experimentos del 4 al 6; los individuos con baberos grandes, $X^2 = 3.4$, d.f. = 4, $p = 0.50$, en los experimentos 4 y 6. Pero el tipo de experimento sí tuvo un efecto significativo, pintar y despintar los baberos afectó a la elección del lugar dónde comer ($X^2 = 6.05$, d.f = 2, $p < 0.05$, en experimentos del 4 al 6). Al realizar una regresión logística, usando de forma simultánea las tres variables independientes,

únicamente el tipo de experimento fue conservado en el modelo (bondad del test, $X^2 = 89.00$, d.f. = 86, $p = 0.39$). El análisis sugiere por tanto que los resultados obtenidos son debidos a los efectos del tratamiento, y no a los efectos de particularidades de algunos de los pájaros usados como estímulo.

Además, la regresión logística de la elección de tamaño del babero en los pájaros, babero pequeño versus grande, en los experimentos 4 y 5, en relación con el tamaño del babero del pájaro prueba, dieron un resultado que no fue significativo ($X^2 = 0.08$, d.f. 1, $p = 0.77$). Ello indica que la preferencia por los pájaros de baberos pequeños se evidenció en todos los pájaros, independientemente del tamaño de su babero.

5.4 Discusión

En este trabajo, se ha demostrado que el tamaño del babero no únicamente está correlacionado con la dominancia, sino que estas manchas pueden actuar como verdaderas señales de estatus social. Los lúganos evitan a los individuos con baberos grandes, tanto si estos son naturales como si son agrandados artificialmente mediante manipulación, pero no les evitan cuando el babero se ha disminuido artificialmente, a pesar de tener comportamientos de dominante. Por lo tanto queda demostrado que los lúganos prestan más atención al color del plumaje que al comportamiento, y este carácter es suficiente como señal de estatus de dominancia.

Mediante estas señales de estatus, los dominantes obtienen beneficios porque reducen el número de encuentros agresivos y los subordinados evitan riesgos innecesarios no enfrentándose con dominantes (Rohwer & Rohwer, 1978; Whitfield, 1987). Sin embargo, otra consecuencia importante de las señales de estatus es que, al usarlas, los pájaros son capaces de reconocer la habilidad de dominancia relativa de otros individuos, y así pueden evitar estar al lado de individuos muy dominantes (Ekman, 1989b).

En los experimentos de elección realizados en este trabajo, se ha demostrado claramente cómo los lúganos perciben la habilidad para la lucha de los posibles compañeros de bando tan pronto como se encuentran por primera vez, sin necesidad de realizar ningún comportamiento agonístico, y que a pesar de ello prefieren comer socialmente; hay una selección que muestra una clara preferencia por comer junto a compañeros de bando subordinados. Esta habilidad del lúgano por reconocer fácilmente a los dominantes por el tamaño de su babero, queda perfectamente demostrada en el presente trabajo. La preferencia por comer socialmente puede ser debida a que la proporción de alimentos ingeridos en grupo es más alta que en individuos solitarios, en parte como consecuencia de la mayor eficiencia de los grupos en buscar y encontrar parches de alimentación (Pulliam & Caraco, 1984).

La señalización de estatus social puede no solamente disminuir peleas innecesarias y potencialmente peligrosas para mantener la posición social (Rohwer & Rohwer, 1978), sino que también puede facilitar una distribución de dominantes y subordinados en la búsqueda y explotación de parches de alimento, sin necesidad de repetir constantemente una revisión del estatus de dominancia (Metcalf & Thomson, 1995).

Una consecuencia importante del potencial evolutivo de este descubrimiento es que los individuos con baberos grandes son evitados, con lo cual los lúganos con baberos grandes, quizás tienen menos habilidad para atraer a otros individuos junto a ellos. Esto puede representar un serio coste para la cohesión del grupo y quizás también este coste sea más alto durante el primer año de vida de los lúganos, ya que es cuando tienen menor experiencia en encontrar alimento y en escapar de los depredadores (Sullivan, 1989), (Desrochers, 1992). Por lo tanto, esto puede representar la existencia de una selección a favor de los baberos pequeños especialmente durante el primer año de vida de los lúganos. Los resultados obtenidos, en efecto, demuestran que los baberos pequeños son más frecuentes en los jóvenes, Capítulo 4 y (Senar *et al.*, 1993).

El coste potencial de estas evitaciones puede ser importante, en las situaciones en que la comida está distribuida en forma de pequeños parches, como por

ejemplo pequeñas agregaciones de hierbas ruderales o en árboles cuyos frutos están agrupados en la parte superior de la copa (Benkman, 1997). Aunque existen muchas otras situaciones naturales en las que la proporción de agresiones es baja, los dominantes agreden poco a sus compañeros de grupo, y de este modo los subordinados no necesitan evitar a los dominantes de su grupo. Por lo tanto, a pesar de este coste potencial de los dominantes, de acuerdo con estos datos puede operar parcialmente a través de un sistema de señalización de estatus, pero todavía no está claro cuán a menudo puede aparecer este coste.

6

Ventajas de la señalización de estatus para los lúganos dominantes

6.1 Introducción

La dominancia proporciona muchas ventajas: un acceso preferente a los recursos, a los mejores hábitats o localizaciones más seguras, aumenta la supervivencia y la maduración a una edad más joven (Huntingford & Turner, 1987; Senar, 1994; Piper, 1997). Por otro lado, los individuos dominantes a menudo tienen una tasa metabólica más alta que los subordinados durante el día (Roskaft *et al.*, 1986; Hogstad, 1987a; Reinertsen & Hogstad, 1994; Metcalfe & Thomson, 1995) y durante la noche (Bryant & Newton, 1994), lo cual se ha interpretado como un coste de la dominancia (pero véase (Metcalfe & Thomson, 1995) que en salmónidos dan una interpretación diferente). De este modo, los beneficios de un estatus social alto, en relación a la probabilidad de acceso al recurso, puede ser contrarrestados por un aumento en la frecuencia de encuentros e interacciones agresivas, que aumenta la tasa metabólica (Roskaft *et al.*, 1986). Este coste psicológico podría ayudar a explicar la estabilidad evolutiva de los sistemas sociales (Hogstad, 1987a; Johnstone & Norris, 1993). El hecho de que los dominantes puedan obtener más energía que los subordinados (Senar, 1994; Piper, 1997) y tener mayor masa corporal (Baker & Fox, 1978; Lundberg, 1985; Piper & Wiley, 1990) apoya adicionalmente el punto de vista de que los dominantes tienen una tasa metabólica más alta que los subordinados.

Sin embargo, no existe ninguna razón evolutiva para predecir una mayor tasa metabólica en los individuos dominantes. En varias especies los subordinados pesan más que los dominantes (Ekman & Lilliendahl, 1992; Witter & Swaddle,

1995; Hake, 1996), lo que podría implicar una mayor tasa metabólica. Los subordinados buscan comida bajo un riesgo de predación más alto que los dominantes en hábitats naturales (Ekman & Askenmo, 1984; Ekman, 1987; Hogstad, 1988a; Hogstad, 1988b) y esto también fue demostrado en experimentos en los cuales tenían que volar intensamente para conseguir comida (Hogstad, 1988b; Koivula *et al.*, 1994; Slotow & Rothstein, 1995). Después del ataque de un depredador, los subordinados inician antes la búsqueda de alimento (De Laet, 1985; Hogstad, 1988b) y aumenta la tasa de vigilancia hacia los depredadores y los compañeros de grupo dominantes (Knight & Knight, 1986; Waite & Grubb, 1987). Los subordinados reciben un aumento desproporcionado de agresiones (Keys & Rothstein, 1991), y tienen que esperar su turno cuando explotan un recurso limitado, ya que los dominantes en el momento de su llegada son los primeros en acceder al recurso (Craig *et al.*, 1982; Pöysä, 1988; Ramenofsky *et al.*, 1992). Los dominantes comen sin interrupciones, y en cambio los subordinados están siempre atentos al comportamiento y a la localización de los dominantes, moviéndose constantemente alrededor de ellos para tratar de conseguir algo de comida. Estos comportamientos probablemente producen más estrés (Belthoff *et al.*, 1994) y por consiguiente, los subordinados deberían tener una tasa metabólica más alta. Esto podría ser especialmente cierto en el caso de los grupos sociales estables, en los que los subordinados reconocen a sus compañeros de grupo dominantes, mientras que los dominantes siendo reconocidos como tales pueden disfrutar de su alto estatus social.

La señalización de estatus en especies en las cuales las manchas de color en el plumaje se utilizan como señal de dominancia (Whitfield, 1987; Senar, 1999), puede ser muy relevante para este tópico. Según la hipótesis de la señalización de estatus, los individuos mejor luchadores, los dominantes, se benefician de estas señales de estatus porque al anunciar su dominancia, no necesitan incurrir en tantos enfrentamientos para poder mantener su estatus de dominancia o para tener prioridad de acceso al recurso, ya que los subordinados al ver estas señales, cederían el paso a los dominantes sin que éstos necesitaran realizar ninguna agresión (Rohwer & Rohwer, 1978; Whitfield, 1987). Ésta sería una de las ventajas más claras de la señalización

de estatus para los individuos dominantes. Los individuos subordinados, por su parte, han de ser capaces de reconocer la dominancia relativa de los otros individuos sin necesidad de recibir ninguna agresión, tal y como se ha demostrado en el capítulo anterior. Esto, sin embargo, puede representar un coste para los subordinados. Debido a la presencia de señales de estatus, los individuos en estas especies se comportan continuamente como si estuvieran en un grupo social estable, de forma que, tal y como se ha razonado anteriormente, los subordinados deben estar siempre atentos a estas señales de estatus de los compañeros de grupo, mientras que los dominantes simplemente han de disfrutar de su estatus. Un razonamiento clásico para explicar la alta tasa metabólica de los dominantes, es que estos animales a menudo se ven envueltos en encuentros agresivos para reforzar su dominancia (Roskaft *et al.*, 1986; Hogstad, 1987a). Una predicción alternativa para especies con señalización de estatus, en las cuales los subordinados pueden reconocer a los dominantes (Senar & Camerino, 1998), es que los subordinados tienen una tasa metabólica alta porque padecen un gran estrés en localizar y evitar activamente interacciones agresivas con dominantes, los cuales a su vez, además de tener las ventajas estándar de los dominantes, son evitados por los subordinados sin tener que reforzar su mayor estatus con agresiones.

El objetivo de este trabajo es estudiar la relación entre la presencia de señales de estatus y tasa metabólica en el lúgano. En un estudio previo (Roskaft *et al.*, 1986) se había analizado indirectamente esta relación, pero desgraciadamente la variabilidad del plumaje estaba fuertemente correlacionada con el sexo y con la edad de los individuos, y por lo tanto la variación en la tasa metabólica podría estar relacionada más con el sexo o la edad que con la dominancia. La predicción es que los individuos con mayores baberos (los dominantes) deberían presentar una menor tasa metabólica que los individuos de menor babero (los subordinados), y esta sería una de las ventajas de la señalización para los individuos dominantes.

6.2 Material y metodología específicos

Para este trabajo se capturaron 24 machos entre los meses de diciembre de 1996 y febrero de 1997 en el Desert de Sarriá. Desde su captura los pájaros fueron situados en jaulas individuales de 25 x 30 x 30 cm, para conseguir que no se conocieran antes del experimento. Al iniciarse el experimento, durante la segunda quincena de febrero de 1997, se agruparon en dos grupos de 12 individuos cada uno en una jaula del aviario antes descrito de 150 x 100 cm y 70 cm de alto, situado en Sant Quirze del Vallès (Barcelona). Estas jaulas disponían de comida (mezcla comercial para canarios y un suplemento de vitaminas), agua para beber y un depósito para bañarse.

Los lúganos ganaron peso durante la cautividad (ANOVA de medidas repetidas: masa corporal media en el momento de su captura \pm SE: 12.7 ± 0.78 g; en cautividad $14,1 \pm 0.95$ g; $F_{1,22} = 50.43$, $p < 0.001$), lo que sugiere que las condiciones de cautividad no les causaron estrés.

Todos los individuos fueron anillados con una combinación diferente de anillas de colores para su identificación individual. El tamaño del babero negro se midió según se explica en Material y Métodos Generales. La longitud del esternón (quilla) se utilizó como medida del tamaño corporal (Pascual & Senar, 1996; Senar & Pascual, 1997).

En uno de los grupos, también se contabilizó el rango de dominancia a partir de las interacciones agonísticas. Esto se usó para validar la relación entre dominancia, tamaño del babero y tasa metabólica. Se contabilizaron 1.838 interacciones de competencia por los recursos (comida, bebida o perchas), durante los 15 primeros días después de la captura, cuando el grupo es socialmente inestable (capítulo 2). Los pájaros fueron observados diariamente en sesiones de media hora, y en cada interacción se anotaba el comportamiento del actor y la respuesta del reactor. Estos datos se utilizaron para construir una matriz que relacionaba a cada uno de los 12 individuos con el número de veces que realizaba o recibía los diferentes comportamientos. El

análisis de correspondencia basado en esta matriz nos proporcionó un valor de dominancia para cada individuo (Senar *et al.*, 1994), que fue posteriormente utilizado para relacionar el tamaño del babero con la tasa metabólica. Las interacciones agonísticas se contabilizaron después de llenar los comederos, ya que este es el momento en que se producen más agresiones, y los pájaros establecen un orden para comer. Las agresiones son similares a las observadas en libertad, y nunca fueron muy severas, ya que la mayoría de las interacciones observadas eran despliegues y muchos de los encuentros se resolvían con sumisión, evitación o huidas volando. La tolerancia fue también una de las formas de interacción más comunes (Senar *et al.*, 1997).

Cuando terminaron las observaciones agonísticas, los pájaros fueron trasladados en coche a la Estación Biológica de Campo del Ventorrillo (Navacerrada, Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, CSIC), situada a 1500 m sobre el nivel del mar, donde se les midió la tasa metabólica. Los pájaros fueron transportados en dos jaulas de 100 x 50 cm. y 30 cm de altura, manteniéndolos en la oscuridad. Las condiciones en la Estación de Campo del Ventorrillo fueron similares a las de Barcelona. Los lúganos permanecieron en el Ventorrillo durante dos semanas y a continuación regresaron a Barcelona, donde fueron liberados en la misma localidad donde fueron capturados. A los pájaros se les midió su tasa metabólica por separado, pero durante el resto del tiempo permanecieron en su grupo social. Se les estimó la tasa metabólica a partir del oxígeno consumido (reducción en el volumen en la cámara de respirometría), medido con un analizador de oxígeno con agua absorbente situado delante del pájaro (Binos 100 2M, precisión 0.01%; medido según el protocolo de C de Hill, 1972); véase también (Depocas & Hart, 1957; Withers, 1977a; Withers, 1977b; Gessaman, 1987). Se realizó un estudio piloto para seleccionar el volumen de la cámara y el flujo de aire saliente, y medir la variación temporal del volumen de oxígeno dentro de la cámara (según el modelo de Bertalanffy, $y = a - be^{-x/c}$; (Bertalanffy, 1960; Kaufman, 1981) la varianza explicada por el modelo es = 99.83%, $p < 0.0001$)).

El tiempo constante en el modelo (c es el cociente entre el volumen de la cámara y la velocidad del aire saliente), representa el tiempo que se necesita

para que el porcentaje de oxígeno que queda dentro de la cámara sea del 63.2% del total del rango de variación (la diferencia entre el porcentaje de oxígeno dentro de la cámara al inicio y al final de la respirometría valorado después de la estabilización). La cámara era un cilindro de Plexiglás de 1.700 ml de volumen (18 cm de diámetro y 6.7 cm de altura). La velocidad en que el aire salía era de 350 ml/min. Esto proporcionaba una constante ($c = 5$ min.), suficientemente lenta para asegurar que el volumen de oxígeno se estabilizara después de 20 min. Para mejorar la precisión de estas medidas se dejó a los pájaros en la cámara durante 40 min. Durante los 10 últimos minutos de este periodo, se midió el porcentaje de reducción de oxígeno de los pájaros a intervalos de 2 min. (total seis veces). Se utilizó el promedio de estas seis medidas como estimación del consumo individual de oxígeno.

Todas las medidas de consumo de oxígeno se realizaron entre las 8.30 y las 16 horas, a temperatura ambiente constante de 20°C (inferior a la temperatura termoneutral), con comida en el tracto digestivo de los pájaros y cuando no estaban dormidos. Las medidas de consumo de oxígeno para cada animal se replicaron cinco veces (se necesitaron entre 11 – 12 días para realizar todas las medidas de un individuo). Las tres primeras medidas se realizaron en la oscuridad cuando el pájaro no estaba en movimiento: tasa metabólica en descanso, RMR, resting metabolic rate, (Gessaman, 1987) y las otras dos con luz, cuando el pájaro estaba en movimiento: tasa metabólica rápida, FMR: (Gessaman, 1987). Las condiciones de luz se consiguieron usando luz artificial de día dentro de la cámara oscura. Los periodos de oscuridad y de luz se realizaron al azar respecto a la hora del día. Los pájaros redujeron su tasa metabólica (ya fuera la RMR o FMR) durante el día, de forma que se detectó un efecto de la hora del día significativo (ANOVA de dos vías sobre el consumo de oxígeno por individuo en relación a las condiciones de oscuridad o de luz; efecto de la hora del día: $r = -0.30$, $P = 0.01$; test de paralelismo sobre el efecto de la variación en la hora del día en relación a las condiciones de luz o de oscuridad: $F_{1,70} = 2.40$, $P = 0.13$).

El orden y hora del día en que se tomaban las diferentes medidas de cada pájaro se decidió al azar, evitando de esta forma cualquier diferencia

significativa en la hora en la que cada pájaro fue medido ($X \pm SD = 12.59 \pm 1.63$ h; $F_{22,23} = 1.230$, $P = 0.31$). La repetibilidad de las medidas del consumo de oxígeno fue más alto en la oscuridad que en la luz ($r_{i, \text{oscuridad}} = 0.61$, $F_{22,46} = 5.618$, $P < 0.0001$; $r_{i, \text{luz}} = 0.38$, $F_{22,23} = 2.201$, $P < 0.033$). En el análisis de cada individuo, se usó el valor medio de las tres medidas en la oscuridad y de las dos con luz. Uno de los individuos murió durante el experimento, y fue excluido de los análisis. La razón de su muerte es desconocida; sin embargo, pensamos que la causa no fue el experimento, ya que los demás individuos no presentaron ningún signo de estrés. Los lúganos son pájaros muy dóciles y las manipulaciones les suelen afectar menos que a otras especies.

Para medir la masa corporal, pesamos a cada pájaro cuatro veces entre las 11,45 y 12,15 h. con una balanza digital de 0.01 g. de precisión. Las diferentes medidas individuales se realizaron en 13 días. Se utilizó la media de estas medidas, la cual fue altamente repetible ($r_i = 0.86$, $F_{22,69} = 24.853$, $P < 0.0001$), y no cambió durante el experimento ($F_{3,66} = 0.339$, $P = 0.80$).

No se observaron diferencias en las tasas metabólicas entre jóvenes y adultos, ni en la oscuridad o en la luz (MANOVA: Wilks' $\lambda_{2,20} = 0.90$, $P = 0.33$), y por lo tanto se combinaron los datos de los dos grupos de edad.

Al mismo tiempo que se calculaba el porcentaje de oxígeno consumido durante el día (i.e. últimos 10 minutos en la cámara de respirometría), se estimó la tasa de movimiento para cada individuo, observando a cada pájaro durante 10 s cada 2 min. (total 6 observaciones), y sumando el número de movimientos durante los 60 s. Las observaciones empezaron al mismo tiempo que empezamos a obtener datos de respirometría, y al igual que en el caso de las medidas de oxígeno consumido, se hicieron dos veces. Tomamos la media de los dos valores para conseguir una estimación de la tasa individual de movimiento. Cada vuelta completa alrededor de la cámara de respirometría o cada giro del cuerpo fue considerado como una unidad de movimiento; los pájaros no realizaron ningún salto debido a la baja altura de la cámara de respirometría. Los movimientos suaves con la cabeza o las alas no fueron considerados. La repetibilidad en las medidas de tasa de movimiento fue alta

($r_i = 0.73$, $F_{22,23} = 6.380$, $P < 0.0001$). Por lo tanto, la medición de la tasa metabólica obtenida tenía en cuenta cualquier diferencia en las tasas de movimiento entre dominantes y subordinados dentro de la pequeña caja respirométrica.

Hemos estimado la tasa de actividad de dominantes y subordinados en 19 díadas entre machos. Estos pájaros eran diferentes a los que se utilizaron para calcular la dominancia y la tasa metabólica, pero fueron capturados al mismo tiempo y en las mismas condiciones. Cada díada se situó en una jaula estándar de 150 x 100 cm y 70 cm de alto; las condiciones de mantenimiento fueron las mismas para los 12 individuos del grupo y las mismas en las que se habían contabilizado las interacciones agonísticas. Decidimos mantener a cada díada en esta jaula durante tres días antes de iniciar las sesiones. A continuación se estudiaron las relaciones de dominancia de cada díada durante 30 min en función de sus encuentros agonísticos. Un pájaro era considerado dominante sobre el otro de la díada si ganaba significativamente más del 50% de las interacciones, según el test binomial (Senar *et al.*, 1989). Cada díada, además, fue filmada durante 15 min. con una cámara de video para cuantificar la energía básica que el animal utilizaba en sus movimientos: caminar, saltar, correr y volar (Mugaas & King, 1981; Dolnik & Gavrilov, 1982). Contabilizamos las actividades de los dos pájaros de cada díada cada 5 s durante 15 min. Los movimientos de acicalamiento, cantar y picotear se consideraron accesorios (Mugaas & King, 1981) y no fueron incluidos en el recuento de energía. La energía básica necesaria para realizar sus movimientos en función del número de veces que los realizaban se transformó en la tasa metabólica (BMR) según (Dolnik & Gavrilov, 1982): caminar: 1.45 x BMR; saltar: 1.45 x BMR; correr: 1.55 x BMR; volar: 12 x BMR; durante el día BMR equivale a 39.497 kJ/día. La conversión de los valores se realizó según datos obtenidos para el pinzón vulgar *Fringilla coelebs*, ya que es un fringílido de tamaño similar. Si bien los valores estimados pudieran ser diferentes para el lúgano, pensamos que si se comparan dominantes y subordinados estos valores serían equivalentes entre estas dos clases, y por tanto adecuados.

Dado que el tamaño del babero en el lúgano sigue una distribución bimodal y no una normal (capítulo 3), y que la tasa metabólica de actividad en condiciones de luz también se aparta significativamente de la normal (Shapiro-Wilk $W = 0.90$, $P < 0.02$), los análisis se realizaron utilizando una regresión múltiple a partir de valores ranquerizados (Conover, 1981). Esto significa que el análisis paramétrico estándar de correlación múltiple se realizó sobre los valores ranquerizados de cada variable en vez de sobre los valores originales. De este modo se evitaban los problemas de que las distintas variables no siguieran distribuciones normales, pero sin que los análisis perdieran su potencia (Conover, 1981). Los resultados se mantienen cuando se utilizan aproximaciones paramétricas.

6.3 Resultados

Los valores de la tasa metabólica en condiciones de luz (FMR) estuvieron correlacionados negativamente con el tamaño del babero negro de los lúganos (Fig. 6.1, tabla 6.1a), el cual a su vez, estaba altamente correlacionado con la dominancia (Senar *et al.*, 1993), controlando tanto la masa corporal como la tasa de movimiento dentro de la cámara de respirometría. La masa corporal mostraba una correlación positiva marginal con la tasa metabólica en condiciones de luz y la tasa de movimiento no mostró correlación (tabla. 6.1). Las relaciones entre tamaño del babero negro y la tasa metabólica en condiciones de luz disminuyeron cuando no se controlaron estos factores ($r_{21} = 12.37$, $P < 0.01$). La tasa metabólica en la oscuridad (RMR), sin embargo, no estaba correlacionada con el tamaño del babero negro (Tabla 6.1b). No se encontró correlación entre tasa metabólica en la oscuridad y masa corporal o tasa de movimiento (tabla 6.1). Las pendientes de las rectas de regresión para ambas tasas metabólicas con el tamaño del babero negro fueron significativamente diferentes (test de paralelismo: $F_{1,42} = 4.74$, $P < 0.05$).

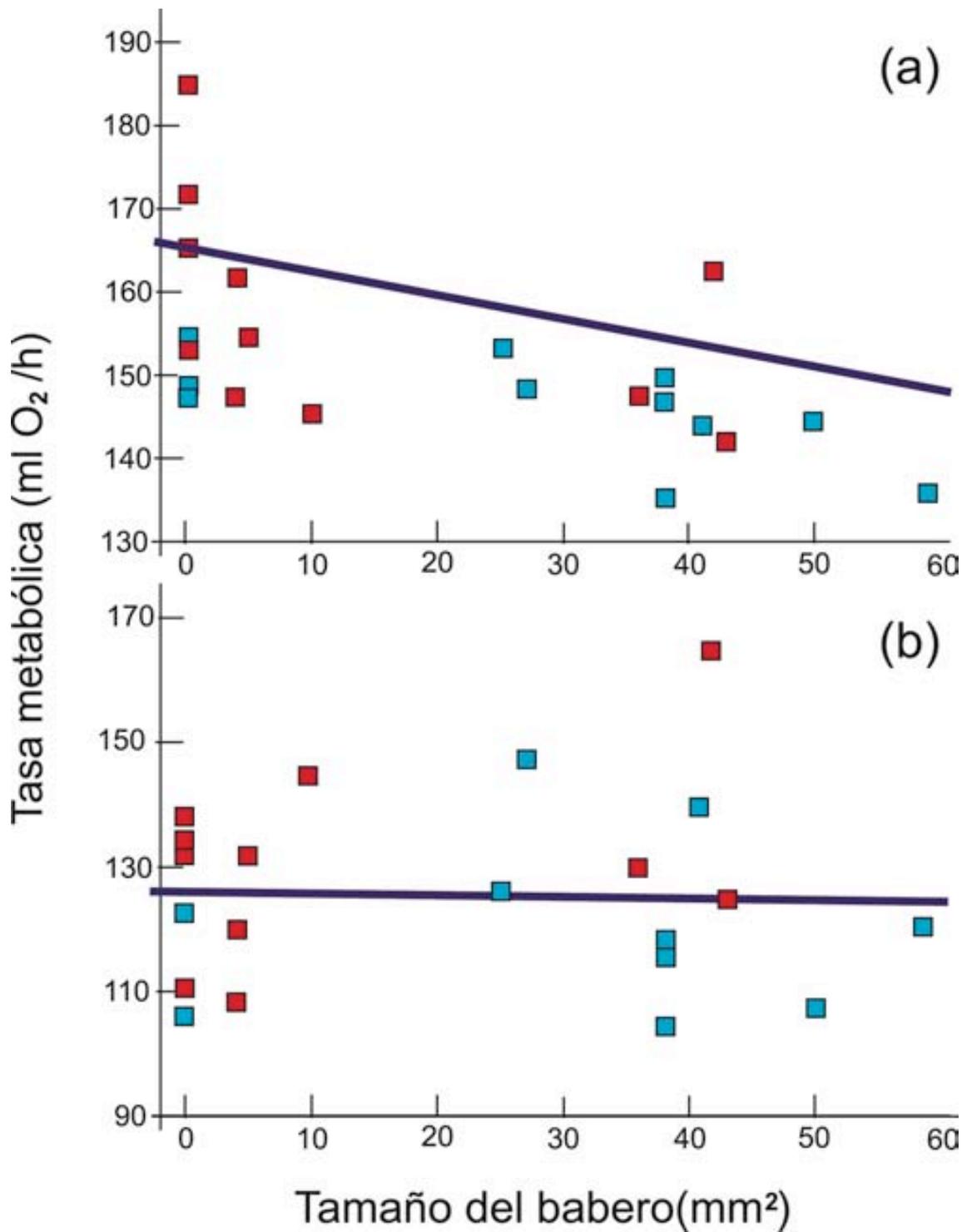


Figura 6.1. Relación entre tamaño del babero negro en el lúgano y (a) tasa metabólica en condiciones de luz, y (b) tasa metabólica en la oscuridad. N = 23 lúganos; los cuadrados azules o rojos se refieren a los individuos de los dos grupos.

Variable	Beta	Correlación parcial	t ₁₉	P
En la luz				
Tamaño del babero	- 0.72	- 0.65	3.77	< 0.001
Masa corporal	0.32	0.39	1.86	0.08
Tasa de movimiento	- 0.08	- 0.09	0.41	0.69
En la oscuridad				
Tamaño del babero	- 0.04	- 0.03	0.15	0.88
Masa corporal	0.02	0.02	0.09	0.93
Tasa de movimiento	- 0.15	0.14	0.61	0.55

Tabla 6.1. Resumen de la regresión múltiple de las relaciones entre tasa metabólica (con luz y en la oscuridad) y las variables tamaño del babero negro (dominancia), masa corporal y tasa de movimiento obtenida en la cámara de respirometría (N = 23 Lúganos). En condiciones de luz: $r = 0.69$, $F_{3,19} = 5.57$, $P < 0.01$; en la oscuridad: $r = 0.17$, $F_{3,19} = 0.19$, $P < 0.90$).

La actividad de la tasa metabólica en la luz fue más alta que en la oscuridad (ANOVA de medidas repetidas: $F_{1,22} = 56.98$, $P < 0.0001$). En las condiciones de luz el oxígeno consumido por individuo fue superior a la media \pm SD de $20.9 \pm 14.23\%$ con respecto a los valores medios en la oscuridad (127.1 versus 152.0 ml. O₂/h, N = 23).

El tamaño del babero negro (dominancia) estaba correlacionado positivamente con la masa corporal cuando se controlaba la tasa metabólica en la luz, la tasa de movimiento en la cámara de respirometría y el tamaño del pájaro estimado a partir de la longitud de la quilla, de modo que los individuos dominantes presentan comparativamente unas mayores reservas grasas que los subordinados (tabla 6.2).

Variable	Beta	Correlación parcial	t ₁₈	P
Tasa metabólica en la luz	- 0.62	- 0.66	- 3.74	< 0.01
Masa corporal	- 0.36	0.47	2.23	0.04
Tasa de movimiento	- 0.27	- 0.37	- 1.70	0.11
Tamaño del pájaro (longitud cola)	0.09	0.13	0.57	0.58

Tabla 6.2. Resumen de la regresión múltiple de las relaciones entre el tamaño del babero (dominancia) y las variables tasa metabólica en la luz y masa corporal, controlando la tasa de movimiento en la cámara de respirometría y el tamaño del pájaro estimado a partir de la longitud de la cola en lúganos.

Para el grupo de pájaros en el que se anotaron las interacciones agonísticas y se estudió el rango de dominancia cardinal, el tamaño del babero negro estaba fuertemente correlacionado con el rango de dominancia ($r_s = 0.69$, $N = 11$, $P < 0.05$), la tasa metabólica en condiciones de luz estaba correlacionada negativamente con la dominancia, pero la tasa metabólica en la oscuridad no estaba correlacionado con la dominancia (tabla 6.3, Fig. 6.2). El test de paralelismo, sin embargo, no fue significativo, probablemente porque el tamaño de la muestra era pequeño (test de paralelismo: $F_{1,18} = 0.84$, $P = 0.37$).

Variable	Beta	Correlación parcial	t ₁₉	P
En la luz				
Rango de dominancia	- 0.96	- 0.85	4.30	< 0.01
Masa corporal	0.53	0.64	2.19	0.07
Tasa de movimiento	0.15	0.27	0.74	0.49
En la oscuridad				
Rango de dominancia	- 0.28	- 0.25	0.67	0.52
Masa corporal	0.17	0.14	0.38	0.71
Tasa de movimiento	0.20	0.19	0.51	0.62

Tabla 6.3. Resumen de la regresión múltiple de las relaciones entre tasa metabólica (con luz y en la oscuridad) y las variables rango de dominancia, masa corporal y tasa de movimiento obtenida en la cámara de respirometría. El análisis se realizó con un subgrupo de pájaros (N = 11) de los usados en la tabla 11. En condiciones de luz: $r = 0.69$, $F_{3,7} = 8.11$, $P < 0.05$; en la oscuridad: $r = 0.34$, $F_{3,7} = 0.31$, $P < 0.82$).

La tasa metabólica de los lúganos subordinados, estimada a partir de los patrones de actividad en las díadas de pájaros en las jaulas cada 15 min, fue marginalmente más alta que la de los dominantes (ANOVA de medidas repetidas: $F_{1,18} = 4.04$, $P = 0.06$; $X \pm SD$: subordinados: 2.02 ± 0.64 x BMR; dominantes: 1.75 ± 0.64 x BMR), lo que indica que los subordinados presentan una mayor movilidad.

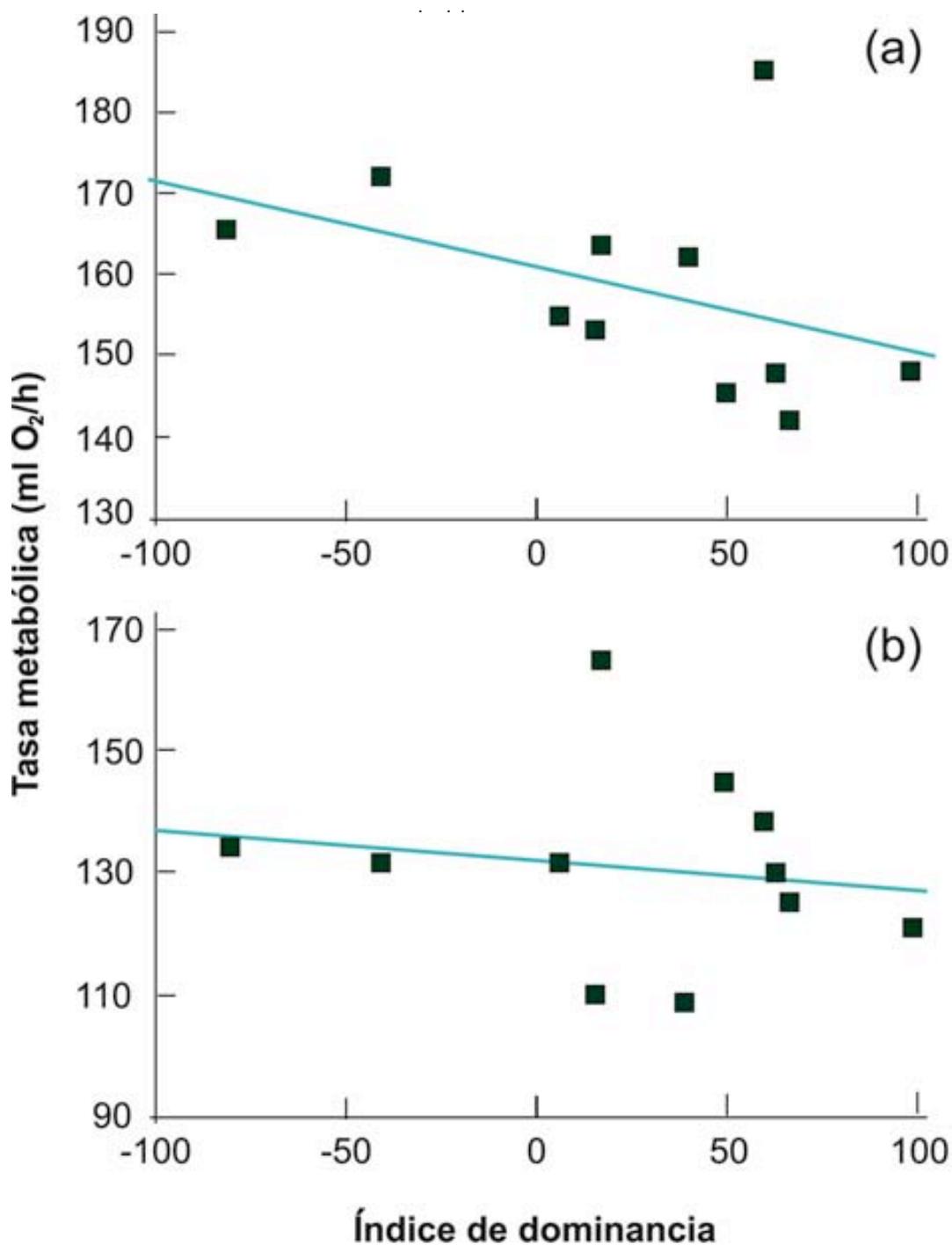


Figura 6.2. Relación entre el valor de dominancia cardinal de los lúganos y (a) tasa metabólica en la luz, y (b) tasa metabólica de descanso en la oscuridad, véase el texto para los tests; N = 11 lúganos.

6.4 Discusión

Rohwer (1975) propuso que la variación y la extensión de las manchas de color sobre el plumaje en muchos pájaros invernantes pueden ser señales de estatus social. La señalización del estatus social podría ser beneficiosa porque los contendientes podrían resolver sus luchas potenciales sin el coste de la violencia (Rohwer, 1982). En la introducción se ha indicado que una de las ventajas de la señalización de estatus para los individuos dominantes es que éstos no han de estar continuamente luchando para mantener su estatus de dominancia, como ocurre en otros grupos sociales sin señalización, ya que al ser reconocidos como tales a distancia, los individuos subordinados los evitan de forma activa y les ceden el paso tan pronto se acercan. Este comportamiento en el que los subordinados están pendientes de la presencia de los dominantes, representa un coste energético para ellos, que se traduce en una mayor tasa metabólica, si bien, como se verá en el siguiente capítulo, estos subordinados se benefician de no ser agredidos por los individuos dominantes de otros grupos. Una de las ventajas de este sistema para los individuos dominantes es por tanto que reducen su tasa metabólica con el correspondiente ahorro de energía.

Nuestros resultados parecen cumplir esta predicción: los lúganos con manchas grandes (i.e. dominantes), tienen una tasa metabólica más baja en condiciones de luz que los individuos de mancha pequeña, incluso cuando se controla la tasa de actividad en la cámara de respirometría y la masa corporal. El resultado también se cumple cuando observamos las relaciones de dominancia basadas en los encuentros agonísticos. La dominancia no parece implicar una reducción del tono muscular ni ninguna adaptación fisiológica, ya que no se encontró relación entre dominancia y disminución de la tasa metabólica en la oscuridad. La tasa metabólica estimada a partir de los patrones de actividad en los pájaros observados por díadas, sugiere que la diferencia en la tasa metabólica entre las clases de dominancia, puede ser explicada a partir de los patrones de actividad dentro del grupo, ya que los subordinados, al estar pendientes de los dominantes, han de ser más activos. Desgraciadamente, las medidas de la

tasa metabólica en la cámara de respirometría se realizaron con pájaros aislados, por lo que no se puede demostrar de forma definitiva esta hipótesis. Un método alternativo para testar esta hipótesis sería la utilización de agua doblemente marcada (Moreno, 1998), que permitiría medir la energía diaria consumida (consumo metabólico de oxígeno) por los pájaros con manchas grandes y con manchas pequeñas mientras están en un grupo social en condiciones más naturales en las que interaccionan entre sí, y no dentro de una cámara respirométrica, con las limitaciones que conlleva.

Sin embargo, debe señalarse aquí que las mediciones de tasa metabólica realizadas en condiciones de luz en la cámara de respirometría, después de controlar la tasa de movimiento, se llevaron a cabo con pájaros aislados y todos bajo las mismas condiciones, lo que sugiere que los subordinados tienen una tasa metabólica más alta porque son más sensibles al estrés que los dominantes, de modo que realizar cualquier actividad adicional tiene un coste superior para los subordinados que para los dominantes. Por lo tanto proponemos que la señalización y el mantenimiento de un estatus social alto produciría mayor estrés a los pájaros subordinados que a los dominantes, y por ello señalar una habilidad alta tendría un coste superior para los subordinados. Esto podría explicar un punto clave dentro de la teoría de la señalización de estatus, relacionado con el porqué los subordinados no intentan hacerse pasar por dominantes adoptando falsas señales de estatus (Hurd, 1997a; Hurd, 1997b; Senar, 1999).

Nuestros resultados obtenidos con los lúganos subordinados, de mancha pequeña y que tienen una tasa metabólica alta, contrasta con otros datos sobre señalización de estatus en otras especies, cómo el carbonero sibilino *Parus montanus* (Hogstad & Kroglund, 1993) y el carbonero común *Parus major* (Järvi & Bakken, 1984) en los que los individuos dominantes tienen tasas metabólicas más altas (Roskaft *et al.*, 1986; Hogstad, 1987a; Reinertsen & Hogstad, 1994). Sin embargo, los datos del carbonero sibilino (Hogstad, 1987a; Reinertsen & Hogstad, 1994) se basaron en pájaros en los cuales la tasa metabólica se les midió justo después de su captura, y esto podría reflejar diferencias en la respuesta al estrés provocado por la captura y modificar

temporalmente los valores de dominancia (Bryant & Newton, 1994). Además en estos trabajos no se controló el movimiento dentro de la cámara de respirometría. En el carbonero común, la variabilidad del plumaje se utilizó como medida indirecta de la dominancia (Roskaft *et al.*, 1986) pero ésta está relacionada con las diferencias de sexo y edad, por lo que las variaciones en la tasa metabólica podrían estar correlacionados más con el sexo o la edad que con la dominancia. También hay dudas sobre si el carbonero común puede ser una especie adecuada para estudiar el estatus de dominancia (Pöysä, 1988; Wilson, 1992; Senar, 1999).

Los datos del mirlo acuático, *Cinclus cinclus* (Bryant & Newton, 1994) y del salmón, *Salmo salar* (Metcalf & Thomson, 1995), dan una relación positiva entre la tasa metabólica y la dominancia, pero estos datos no se pueden comparar directamente con el lúgano porque hay muchas diferencias entre estas especies. El mirlo acuático es una especie territorial y los individuos dominantes están asociados con los buenos territorios y necesitan realizar un gran esfuerzo para mantenerlos (Bryant & Newton, 1994); aunque los pájaros no estaban defendiendo territorios durante la toma de los datos, pueden retener su tasa metabólica general. La fuerte relación entre la dominancia y la dirección del desarrollo en el salmón puede ser también la causa de la fuerte relación entre estos dos factores y la tasa metabólica (Metcalf & Thomson, 1995). Los datos en los juncos, *Junco hyemalis* (Cristol, 1995a), sin embargo, son más relevantes para nuestra discusión. Los juncos están bien estudiados como especies con señalización de estatus (Ketterson, 1979; Grasso *et al.*, 1996), pero las relaciones aparecen sólo entre pájaros de diferente sexo o edad (Balph *et al.*, 1979). Debido a que los pájaros en el experimento de (Cristol, 1995a) se realizaron entre individuos del mismo sexo y edad, nuestras predicciones entre señalización de estatus y tasa metabólica no se pueden aplicar, ya que en sus grupos la señalización de estatus no podía ser operativa. Además hay algunas dudas de si las especies en que la señalización de estatus no se puede separar del sexo y la edad, puedan ser utilizadas para observar la señalización de estatus (Whitfield, 1987; Senar, 1999). (Cristol, 1995a) describe que en grupos socialmente inestables, en los cuales los individuos no se conocen entre sí, los dominantes tienen una tasa metabólica

más alta que los subordinados. Esto puede ser debido al esfuerzo que necesitan los dominantes en especies que no presentan señalización de estatus, para mantener su dominancia y habilidad en las peleas. Ya hemos comentado que este no es el caso de las especies con señalización de estatus de dominancia, en las que su habilidad para la lucha es señalizada desde el primer encuentro (Senar & Camerino, 1998; Senar, 1999).

Resumiendo, podemos concluir que los datos obtenidos para el Lúgano demuestran que en las especies con estatus social, una de las ventajas que obtienen los dominantes es una menor tasa metabólica al no haber de estar continuamente reforzando su estatus mediante agresiones.

7

Ventajas de la señalización de estatus para los subordinados

7.1 Introducción

En los capítulos anteriores se ha demostrado que el tamaño del babero negro del lúgano funciona como una verdadera señal de estatus social. Según Rohwer (1975) y Rohwer & Ewald (1981), una ventaja de la señalización de estatus para los individuos dominantes es que evitarían estar peleando constantemente a fin de mantener su estatus y la preferencia en la explotación de los recursos (capítulo 6).

Pero esta señalización de estatus también es importante para los subordinados, ya que al igual que los dominantes señalizan que son dominantes, los subordinados señalizan su bajo estatus social y su baja capacidad competitiva. La ventaja de la señalización de estatus para los individuos subordinados sería que no recibirían agresiones por parte de los dominantes, con lo que podrían beneficiarse de las ventajas de la vida en grupo sin pagar el coste de recibir agresiones.

El objetivo de este capítulo es demostrar cómo en el lúgano, la mayoría de agresiones tienen lugar entre las fracciones dominantes (i.e. con baberos grandes), mientras que los subordinados (i.e. con baberos pequeños) reciben comparativamente muy pocas agresiones. Estos resultados, además, pueden apoyar la existencia de la llamada “agresión entre iguales” (“like-vs-like agresion), base de la denominada hipótesis del control social (Rohwer, 1977). Esta hipótesis establece que si la mayoría de interacciones agresivas tienen lugar entre los dominantes (like-vs-like agresion), todo animal que se haga

pasar por dominante (i.e. “mentiroso”) se verá inmerso en ese flujo de agresiones. Como los subordinados tienen una menor habilidad para la lucha y menos recursos energéticos que los dominantes, verse inmerso en ese flujo de agresiones les representaría un coste demasiado elevado que no se podrían permitir, de modo que las ventajas que pudieran obtener al hacerse pasar por dominantes no les compensarían los costes de esa mentira (Senar, 1999). De ese modo se aseguraría la estabilidad evolutiva de las señales de estatus (Maynard Smith & Harper, 2003). El segundo objetivo de este capítulo es por tanto testar la presencia de “agresión entre iguales”.

7.2 Material y metodología específicos

Para el diseño de este trabajo, se capturaron lúganos en Barcelona (zona de estudio en el Desert de Sarriá) y en Solsona durante los meses de noviembre a enero de 1994 y 1995. En este experimento únicamente se usaron machos transeúntes (Senar & Metcalfe, 1988), y a todos ellos se les midió el tamaño del babero negro. Debido a la alta movilidad de estos pájaros (Senar *et al.*, 1992a), estos lúganos fueron capturados durante un período de tres meses y en dos localidades separadas por una distancia superior a los 100 Km, lo que hacía que fuera muy improbable que los individuos capturados fueran familiares entre sí, evitándose de esta manera que se conocieran.

El tamaño del babero se midió calculando la regresión que relaciona el área de la mancha (A), con el producto de la longitud (L) por la anchura (B), forzada al origen (ver M & M generales). Se definieron cuatro clases de lúgano en función del tamaño del babero negro (Fig. 7.1).

1. Babero muy grande, de tamaño mayor o igual a 30 mm².
2. Babero grande de entre 15 y 30 mm².
3. Babero de tamaño mediano de entre 5 y 15 mm².
4. Babero pequeño de 0 a 5 mm².

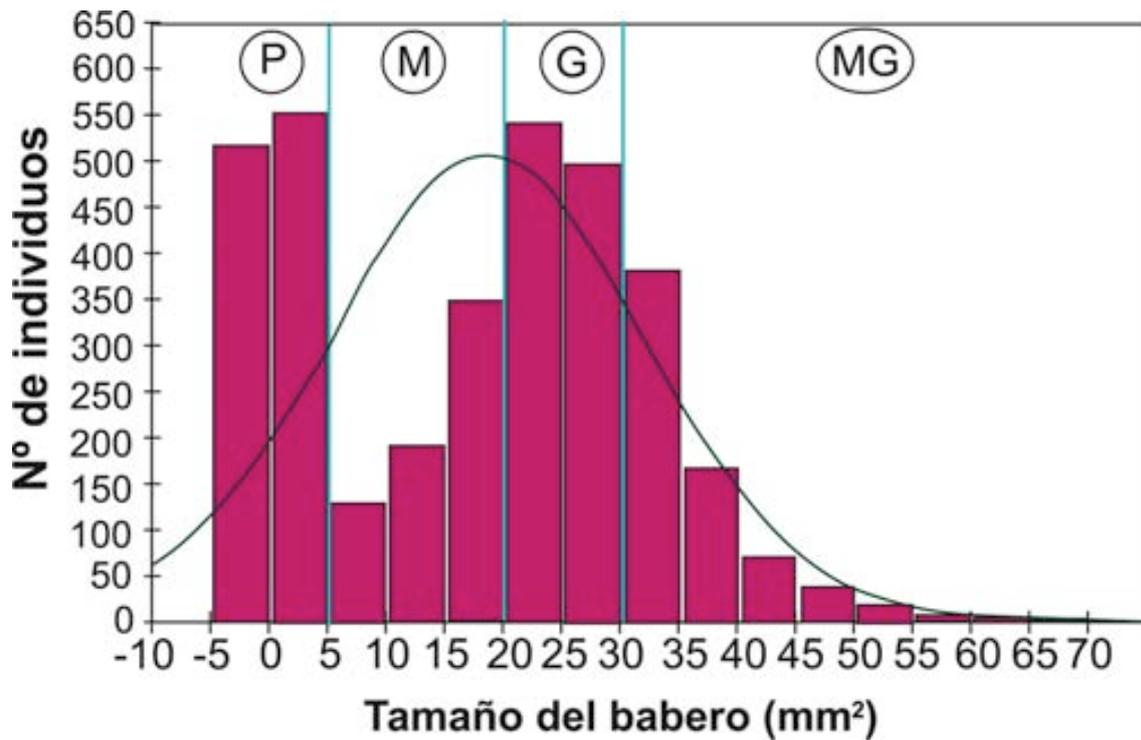


Figura 7.1. Distribución de frecuencias de machos de lúgano en función de las clases de tamaño del babero ($n = 1.053$). La distribución no es normal (Shapiro-Wilk $W = 0.931$, $p < 0.001$), es bimodal. Las cuatro clases de tamaño del babero usadas en este experimento: 1. babero pequeño, $0-5 \text{ mm}^2$; 2. tamaño mediano, $5-20 \text{ mm}^2$; 3. tamaño grande, $20-30 \text{ mm}^2$; y tamaño muy grande, $> 30 \text{ mm}^2$.

Se usaron 12 machos de lúgano, escogidos de manera que había tres individuos de cada una de las cuatro clases anteriores: 1. Babero muy grande, media = $44.7 \pm 3.4 \text{ mm}^2$; 2. Babero grande = $25.3 \pm 1.7 \text{ mm}^2$; 3. Babero mediano = $12.0 \pm 1.0 \text{ mm}^2$; 4. Babero pequeño = $0.7 \pm 0.7 \text{ mm}^2$ ($F_{3,8} = 91.31$, $p < 0.001$).

Los pájaros estuvieron aislados en jaulas individuales desde el momento de su captura, estando aislados visualmente pero no vocalmente. En marzo de 1995 se unió el grupo antes descrito en una jaula de $2,5 \times 1 \times 0.70 \text{ m}$ para realizar el experimento. Se contabilizaron un total de 5.514 interacciones agonísticas durante 22 horas de observación. En cada interacción se anotaba el tipo de comportamiento agonístico del actor y del reactor, y quien ganaba la

interacción, véase metodología general (Senar *et al.*, 1989; Senar *et al.*, 1993). Todas las observaciones se realizaron dentro de los 10 días posteriores a la formación del grupo de estudio, para evitar que los individuos se familiarizaran entre sí.

Las relaciones de dominancia cardinal fueron calculadas usando un Análisis de Correspondencias según Senar *et al.* (1994). También se calcularon las relaciones de dominancia por díadas, según Senar *et al.* (1989). Las interacciones asimétricas entre las cuatro clases de tamaño del babero se calcularon según (Lehner, 1979). Para evitar la pseudorreplicación (Machlis *et al.*, 1985; Bart *et al.*, 1998), también se contabilizó el número medio de agresiones recibidas por los individuos de cada una de las cuatro clases, por cada pájaro dominante. Por este motivo se usaron las díadas como unidad muestral en lugar de las simples interacciones. Únicamente fueron incluidas en el análisis las díadas con una relación de dominancia significativa (test binomial); en todas las relaciones, los pájaros sólo fueron significativamente dominantes sobre lúganos pertenecientes a clases de babero de tamaño inferior.

7.3 Resultados

La correlación entre el tamaño del babero y el estatus social (dominancia cardinal) fue $r = 0.81$, $p < 0.001$. Las interacciones asimétricas entre las cuatro clases de tamaño del babero muestran que los individuos con el babero de tamaño mediano reciben muchas más agresiones que los que tienen el babero muy grande, mientras que los lúganos de babero pequeño fueron la clase que recibió menos agresiones de los dominantes (tabla 7.1). Este mismo resultado se obtiene al analizar el número medio de agresiones recibidas de cada dominante, por cada individuo de las cuatro clases de tamaño del babero (ANOVA: $F_{3,26} = 4,94$, $p = 0.008$) (tabla 7.2).

Tamaño del babero	Babero muy grande	Babero grande	Babero mediano	Babero pequeño
Muy grande	95 (51)	157 (77)	157 (77)	59 (77)
Grande	85 (77)	99 (51)	117 (77)	87 (77)
Mediano	62 (77)	63 (77)	43 (51)	68 (77)
Pequeño	7 (77)	11 (77)	16 (77)	4 (51)
Total	248 (282)	330 (282)	333 (282)	218 (282)

Tabla 7.1. Tasas de interacciones asimétricas entre 12 machos de lúgano cautivos de cada una de las cuatro clases de tamaño del babero (tres individuos en cada clase). La diferencia entre lo observado y lo esperado (entre paréntesis) en las tasas de agresiones entre las diferentes clases es significativa (test global: $G = 567.48$, $df = 15$, $p < 0.001$; test que compara el número de agresiones recibidas por cada clase: $G = 38,50$, $df = 3$, $p < 0.001$).

	Babero muy grande	Babero grande	Babero mediano	Babero pequeño
Media de agresiones/díada	30.01	23.03	21.97	8.40
Se	8.46	7.14	4.72	1.44
N (díadas)	3	6	8	16

Tabla 7.2. Número medio de agresiones recibidas de los dominantes, por los pájaros de cada clase de tamaño de babero. Sólo se usaron las díadas con una relación de dominancia significativa. ANOVA $F_{3,26} = 4,94$, $p = 0.008$.

Los pájaros de babero muy grande eran significativamente dominantes (díadas de dominancia) en un 70% de todas las relaciones posibles de dominancia con pájaros de babero más pequeño ($n = 27$). Los pájaros de babero grande fueron significativamente dominantes en un 56% de las relaciones ($n = 18$), y los pájaros de babero mediano en un 22% ($n = 9$). Las diferencias en las proporciones (Zar, 1984) fueron significativas ($X^2 = 6.44$, $df = 2$, $p < 0.05$).

7.4 Discusión

Los resultados de este capítulo demuestran que una de las ventajas de la señalización de estatus para los individuos subordinados es que al señalar su bajo estatus social, estos individuos reciben muy pocas agresiones por parte de las fracciones dominantes, lo que les permite beneficiarse de las ventajas de la vida en grupo (e.g. aumento de la tasa de ingestión de alimentos y mayor protección frente a los predadores), sin incurrir en la mayor tasa de agresión típica de los grupos sociales (Senar, 1994). Esta menor tasa de agresión recibida, y por tanto un menor riesgo de lesión, compensaría la mayor tasa metabólica de estos individuos ocasionada al tener que estar pendiente de la aparición y presencia de individuos dominantes.

El presente trabajo también demuestra como la mayor tasa de agresión tiene lugar entre los individuos con mayores baberos (i.e. dominantes), apoyando la denominada “agresión entre iguales” (dominantes) y la hipótesis del control social (Senar, 1999; Senar, 2002). Esta hipótesis establece que si la mayoría de interacciones agresivas tienen lugar entre los dominantes, todo animal que se haga pasar por dominante se verá inmerso en ese flujo de agresiones. Como los subordinados tienen una menor habilidad para la lucha y menos recursos energéticos que los dominantes, verse inmerso en ese flujo de agresiones les representaría un coste demasiado elevado que no se podrían permitir (Senar, 1999). De ese modo se aseguraría la estabilidad evolutiva de las señales de estatus (Maynard Smith & Harper, 2003). El hecho de que los subordinados presenten comparativamente una mayor susceptibilidad al estrés y una mayor tasa metabólica (capítulo 6), así como unas menores reservas energéticas (peso estandarizado, capítulo 6), el entrar en el flujo de interacciones agresivas les representaría un esfuerzo más elevado que el que sufren los individuos dominantes, reduciendo adicionalmente las posibilidades de que aparezcan individuos mentirosos, y aumentando la fiabilidad evolutiva del sistema de señalización de estatus social.

Rohwer (1981; 1982) sugiere que la bimodalidad en el tamaño de las manchas de estatus en individuos con apariencia y estatus diferente proporciona beneficios mutuos a los roles que representan los dos extremos (i.e. dominantes y subordinados). Este parece ser el caso de los lúganos, en el cual tanto los dominantes como los subordinados tienen beneficios y costes (Senar *et al.*, 1990a), y el tamaño del babero es claramente bimodal (capítulo 4, (Ripoll *et al.*, 2004). Este sistema bimodal podría verse reforzado por los costes sociales de tener un tamaño de babero mediano. Como ya hemos comentado, los lúganos de babero pequeño (i.e. subordinados), no tienen un acceso preferencial a los recursos, pero al ser subordinados tienen la ventaja de recibir pocas agresiones por parte de los dominantes. Por su parte, los pájaros de babero muy grande o grande son claramente dominantes sobre las clases de babero más pequeño, de modo que aunque tienen preferencia de acceso al recurso, reciben muchas agresiones. El punto importante se refiere a los individuos de babero mediano, los cuales sufren los mismos costes que los lúganos de babero grande, reciben muchas agresiones, pero no tienen ninguna ventaja, ya que difícilmente son capaces de vencer a los individuos de babero más pequeño. Estos resultados apoyan la hipótesis de que el sistema de tamaños de señales de estatus bimodales puede verse reforzado por el coste social de tener un babero de tamaño medio.

8

El babero negro no funciona como ornamento sexual

8.1 Introducción

Colas largas, cuernos y aletas grandes, coloraciones brillantes y otras señales se ha demostrado que tienen la función de indicar la buena calidad del individuo, de manera que los individuos más sanos, más dominantes, mejores padres o mejores buscadores de alimento, desarrollan ornamentos más grandes y vistosos (Andersson, 1994; Zahavi & Zahavi, 1997; Houde, 1997; Ryan, 1997; Møller *et al.*, 2000; Espmark *et al.*, 2000). Las hembras de muchas especies pueden utilizar estos ornamentos sexuales para escoger a los machos de mejor calidad dentro de la población (Andersson, 1994; Hill, 1996; Ryan, 1997).

En las aves, se ha demostrado que las hembras, al escoger pareja, prestan atención a determinadas coloraciones del plumaje, que en la mayoría de los casos son indicadores de la "calidad" del individuo (Senar, 2004). Las hembras a veces escogen a los machos en función del color y brillo de determinadas partes del plumaje (Hill, 2002), pero otras veces se fijan en el tamaño de estas manchas de color (Hill, 1998; Badyaev *et al.*, 2001; Hill, 2002). Por ejemplo, se ha observado que en el pinzón mejicano, *Carpodacus mexicanus*, los individuos con una coloración del pecho y cabeza más rojo y más intenso son también individuos de mejor condición física, mayor supervivencia, y los que aportan más alimento al nido, y son preferencialmente escogidos por las hembras (Hill, 1990; Hill, 1991; Hill & Montgomerie, 1994). Los machos de carbonero común (*Parus major*) con manchas negras en forma de corbata mayores, son más dominantes (Järvi & Bakken, 1984; Pöysä, 1988; Lemel & Wallin, 1993) y los que mejor defienden a su prole frente a los depredadores

(Norris, 1990), si bien el color amarillo también es importante en esta especie, ya que su intensidad está correlacionada con la condición nutricional del individuo (Senar *et al.*, 2003) y con la cantidad de orugas que son capaces de encontrar (Eeva *et al.*, 1998), siendo éstas un alimento de gran calidad para los pollos (Slagsvold & Lifjeld, 1985; Senar *et al.*, 2002). El tamaño del babero negro del gorrión común (*Passer domesticus*), también está relacionado con la dominancia, la cantidad de inversión parental, la condición física o la supervivencia del macho (Møller, 1987b; Møller, 1989; Veiga, 1993; Veiga, 1995; Reyer *et al.*, 1998; González *et al.*, 1999a; González *et al.*, 1999b; Poiani *et al.*, 2000). Los machos de papamoscas collarino (*Ficedula albicollis*), que presentan una mancha blanca en la frente más grande, son más dominantes y tienen mejor éxito reproductor (Gustafsson *et al.*, 1995; Sheldon *et al.*, 1997; Pärt & Qvarnström, 1997; Qvarnström *et al.*, 2000).

Según algunos autores (Berglund *et al.*, 1996; Mateos & Carranza, 1999), la dominancia sería una característica importante para las hembras a la hora de escoger pareja. Sin embargo, recientemente se ha sugerido que esto no tiene por qué ser siempre así (Qvarnström & Forsgren, 1998), de modo que en determinados casos o especies, las hembras podrían preferir a individuos que son buenos padres y no a los dominantes (Forsgren, 1997).

Las especies que simultáneamente presentan señales de dominancia y a la vez de buenos padres, y en las que ambas señales no están correlacionadas entre sí, son especialmente relevantes para estudiar hasta qué punto la dominancia puede seducir a las hembras. Este es el caso del lúgano, en el que el tamaño del babero negro señala la dominancia (capítulos 4-5), y el tamaño de la franja amarilla del ala señala la habilidad para encontrar alimento (Senar & Escobar, 2002), y ambas señales no están correlacionadas entre sí.

El objetivo de este capítulo es por tanto estudiar si en el lúgano, el babero negro, además de actuar como señal de estatus social (armamento), también funciona como ornamento sexual, o por el contrario, las hembras de esta especie escogen su pareja basándose en señales de buenos padres y por tanto en el amarillo del ala.

8.2 Material y metodología específicos

Los lúganos usados en este experimento fueron capturados en otoño e invierno de 1996 y 1997. Al capturarlos se medía a cada individuo el tamaño del babero negro, la longitud de la franja amarilla en la sexta primaria, el color amarillo general del plumaje, la longitud de la cola y la edad.

La medición del tamaño del babero negro se realizó según Senar et al. (1993; 1998) (ver capítulos anteriores). La franja alar amarilla está compuesta por la unión de las franjas amarillas de las primarias 5 a 10 (ordenadas distalmente). Debido a que una parte de la franja está tapada por las cobertoras primarias, para cada primaria se midió la longitud del amarillo desde el final de la cobertora primaria al final del amarillo en la parte distal de cada primaria (Fig. 8.1). Para obtener una medida global del tamaño de la franja amarilla se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP-PCA), sobre las medidas de longitud del amarillo de las primarias 5 a la 10, en 19 pieles del Museo de Zoología de Barcelona. Los valores de cada individuo en el eje de la primera componente (PC1) representa el tamaño global del amarillo en el ala. Debido a que la primaria 6 mostraba la mayor correlación con el tamaño global del amarillo, y el valor de correlación era muy elevado ($r = 0,97$), se optó por tomar la longitud del amarillo en esa primaria como estimación del amarillo global (Senar & Escobar, 2002). La medición de la coloración amarilla general del plumaje en el pecho se realizó en la zona central de éste donde empieza el esternón, usando un colorímetro Minolta CR200 con un flash de luz estándar D65 (Minolta Corporation, 1994). Se realizaron tres medidas para cada pájaro y usándose posteriormente el valor medio. El color está caracterizado por el tono y la intensidad (Figuerola *et al.*, 1999). La longitud de la quilla es un índice del tamaño del cuerpo, midiéndose desde la tráquea hasta el final de esternón (Senar & Pascual, 1997). La edad se anotó según Martin (1994) y Cooper & Burton (1988), diferenciando a los pájaros del primer invierno (“yearlings”) de los adultos.



Figura 8.1. Medición del tamaño de la franja amarilla alar mediante un pie de rey.

Excepto durante la realización de los experimentos, los pájaros se mantuvieron en grupos unisexuales en jaulas independientes. Para realizar los experimentos sobre elección de pareja por parte de las hembras de lúgano, se construyó una jaula experimental parecida a la que utilizó Hill (1990) en los experimentos de elección de pareja de las hembras de pinzón mejicano en función de la coloración del plumaje de los machos. La jaula, en nuestro experimento, contenía una cámara central de 100 x 100 x 100 cm (jaula C), con agua, comida y perchas para descansar, conectada a dos compartimentos de 20 x 20 x 30 cm (jaulas A y B). Al final de cada compartimento había una ventana de metacrilato que daba a una jaula estándar exterior (Fig. 8.2). Durante el experimento, en las dos jaulas exteriores se situaban dos lúganos macho, que eran los pájaros estímulo, y la hembra que se quería estudiar se situaba en la cámara central, desde donde ésta podía pasar a cada uno de los compartimentos al final de los cuales se encontraba el macho estímulo. Desde esta zona central, la hembra prueba no podía ver a ninguno de los dos machos estímulo, de manera que para entrar en contacto visual con ellos debía de

entrar en uno de los compartimentos saltando por debajo de una de las dos entradas (de 10 cm de altura), y subir a una percha para situarse delante de uno de los compartimentos (A o B), y junto a uno de los estímulos (Burley *et al.*, 1982; Hill, 1990).



Figura 8.2. Jaula experimental utilizada para los tests de elección de pareja situada en el Museu de Zoologia de Barcelona (véase texto).

Tanto la jaula central (C) como los compartimentos laterales (A y B), contenían detectores de infrarrojos que enviaban, de forma automática, información constante a un ordenador sobre la posición de las hembras prueba en cada uno de los compartimentos. Las pruebas duraban tres horas a partir del momento en que el ordenador detectaba que la hembra prueba había visitado a los dos machos estímulo. Todas las pruebas se realizaron desde las 9.00 a las 13.00 horas, entre el día 1 de abril y el 5 de junio de 1997, cuando los machos estímulo eran introducidos dentro de las jaulas exteriores. Las hembras previamente se habían introducido en la cámara central de la jaula experimental, a las 14.00 horas del día anterior al experimento, donde pasaban una noche para que se aclimataran a la jaula antes del experimento. Cada prueba consistía en soltar a una hembra en la cámara central y se contabilizaba el tiempo que pasaba junto a cada uno de los machos estímulo.

Este tiempo se utilizó como medida de preferencia de la hembra por uno de los machos y fue utilizada como variable dependiente para el estudio de la elección de pareja. Durante la realización de las pruebas no había ningún observador en la habitación donde había la jaula experimental. Se realizaron tres experimentos diferentes.

En el **experimento 1**, primero se analizaron las relaciones entre las preferencias de las hembras y las diferentes características individuales de los lúganos, utilizando pájaros no manipulados (N= 31 pruebas). En el análisis, se contabilizaron las diferencias entre los dos machos estímulo para los valores de cada variable. Esto aportó una medida relativa de la magnitud de cada individuo prueba comparando con la de su oponente en la prueba: los valores positivos de cada prueba indicaban que un individuo presentaba un valor más elevado que su oponente, y los valores negativos indicaban que era el oponente el individuo con mayor valor. En el caso de la edad, asignamos el valor de 2 para los pájaros adultos y el de 1 para los jóvenes, y contabilizamos las diferencias. La diferencia en el tiempo que la hembra pasaba junto al macho estímulo situado en la jaula A, en relación con el tiempo que pasaba junto al pájaro estímulo situado en la jaula B, se tomó como variable dependiente. Los valores positivos muestran una preferencia por el macho de la jaula A y los negativos una evitación de este macho (o preferencia por el de la jaula B). Como variables independientes, utilizamos las diferencias entre en el tamaño del babero, la longitud del color amarillo en la franja alar, la intensidad y el tono en el color del pecho, la longitud de la quilla y la edad, entre los machos de la jaula A en relación a los de la jaula B. En cada prueba utilizamos hembras diferentes (N = 31 hembras), y una pareja diferente de machos estímulo (no se repitió ningún macho) para cada hembra prueba (N = 62 machos), de este modo se aseguraba la independencia entre pruebas y se evitaba caer en una pseudorreplicación.

Las hembras y los machos utilizados en las diferentes pruebas se escogieron al azar. Todos los datos fueron ordenados y analizados mediante una correlación múltiple estándar sobre datos ranqueados, que es equivalente a un test de correlación no paramétrico (Conover, 1981). Las preferencias por cada par de

machos en las pruebas no eran independientes (i.e. cuando un macho es preferido, el otro necesariamente es evitado); por eso decidimos incluir en el análisis únicamente a uno de los dos machos. Dado que la posición de ambos machos se escogía al azar, optamos por incluir en el análisis únicamente los datos (relativos) del macho situado en la jaula A, lo que implicó que algunos individuos tuvieran valores biométricos negativos.

En el **experimento 2**, manipulamos el tamaño de la franja amarilla del ala, debido a que en el primer experimento fue la única variable significativamente relacionada con la preferencia de las hembras (N = 16 pruebas). Utilizamos hembras diferentes en cada prueba (N = 16 hembras), diferentes a las utilizadas en el experimento 1, y también eran diferentes los pares de machos estímulo (no se repitió ningún macho) para cada hembra prueba (N = 32 machos). Los machos utilizados eran un subgrupo de los machos usados en el experimento 1. Las hembras utilizadas en cada prueba se escogieron al azar. Los grupos de dos machos también se escogieron al azar, pero con la restricción de que la diferencia en el tamaño de la franja amarilla del ala de los dos pájaros estímulo fuera por lo menos de 2 mm. A continuación manipulamos a los pájaros utilizando un rotulador negro permanente Edding 3.000, de manera que a los individuos con la longitud de la franja amarilla del ala más grande, se les redujo a un valor de 2 mm por debajo del valor original de su oponente. Al oponente también se le manipuló de la misma manera pero sólo le pintamos de negro la parte superior (ya de por sí negra), dejando igual el tamaño de la franja amarilla del ala. De esta manera ambos pájaros se manipularon pero se les invirtió el tamaño de sus franjas alares: el pájaro con la franja alar más grande se convirtió en el pájaro de franja alar más pequeña, con una diferencia de 2 mm, y el pájaro de franja alar más pequeña se convirtió en el de franja alar más grande. Esto nos permitió comprobar si la longitud del amarillo del ala aparente era la variable clave que determinaba que una hembra eligiera o no a un macho. El tiempo que pasaba cada hembra con cada uno de los dos machos estímulo se transformó en porcentaje. Se analizaron los datos mediante el test Wilcoxon de signos ranqueados (Neave & Worthington, 1992). Nuestra hipótesis nula era que las hembras podrían pasar un tiempo equivalente con cada uno de los dos machos estímulo; por el

contrario la hipótesis alternativa era que las hembras pasarían más del 50% del tiempo con los machos a los que manipulamos aumentándoles el tamaño de las franjas alares amarillas.

El **experimento 3** se utilizó como control, sin machos en las jaulas, para asegurarnos de que las hembras no tenían ninguna preferencia por ninguna de las jaulas (N = 16 pruebas). El tiempo pasado por las hembras en cada una de las dos jaulas se transformo en un porcentaje, y se analizó con el test Wilcoxon de signos ranquerizados.

8.3 Resultados

La correlación múltiple que asociaba a cada hembra con un macho diferente de lúgano con unas características determinadas, mostró que la variable tamaño de la franja amarilla del ala fue la única que estuvo asociada significativamente con la elección de las hembras ($r = 0.63$, $n = 31$, $p < 0.01$; tabla 8.1. y fig. 8.3). El tamaño del babero negro, la longitud de la cola, la intensidad y el tono de la coloración del pecho de los pájaros no mostraron relaciones significativas con la elección de machos por parte de las hembras. Las hembras eligieron a los machos con mayor ornamento, independientemente de su propia edad ($r = 0.28$, $n = 31$, $p = 0.15$) y del tamaño de su propia franja amarilla del ala ($r = 0.21$, $n = 31$, $p = 0.26$) (correlación múltiple entre el macho escogido por la hembra y el tamaño de la franja amarilla del ala, incluyendo la edad y el tamaño de la franja amarilla del ala de la hembra).

	R	r parcial	F ₂₄	p
Edad	- 0.08	-0.09	- 0.42	0.68
Tamaño del babero negro	0.27	0.29	1.47	0.16
Longitud franja ala	0.63	0.61	3.77	<0.001
Intensidad color pecho	0.00	0.00	0.01	1.00
Tono color pecho	0.05	0.02	0.12	0.90
Longitud de la quilla	- 0.15	-0.07	- 0.32	0.75

Tabla 8.1. Resumen de la regresión múltiple de las relaciones entre las preferencias de las hembras y las características de los machos estímulo. Las variables incluidas en el análisis son: jóvenes o adultos, tamaño del babero negro, longitud de la franja amarilla del ala, intensidad y tono del color del pecho y longitud de la quilla (i.e. tamaño del cuerpo). N = 31 hembras de lúgano.

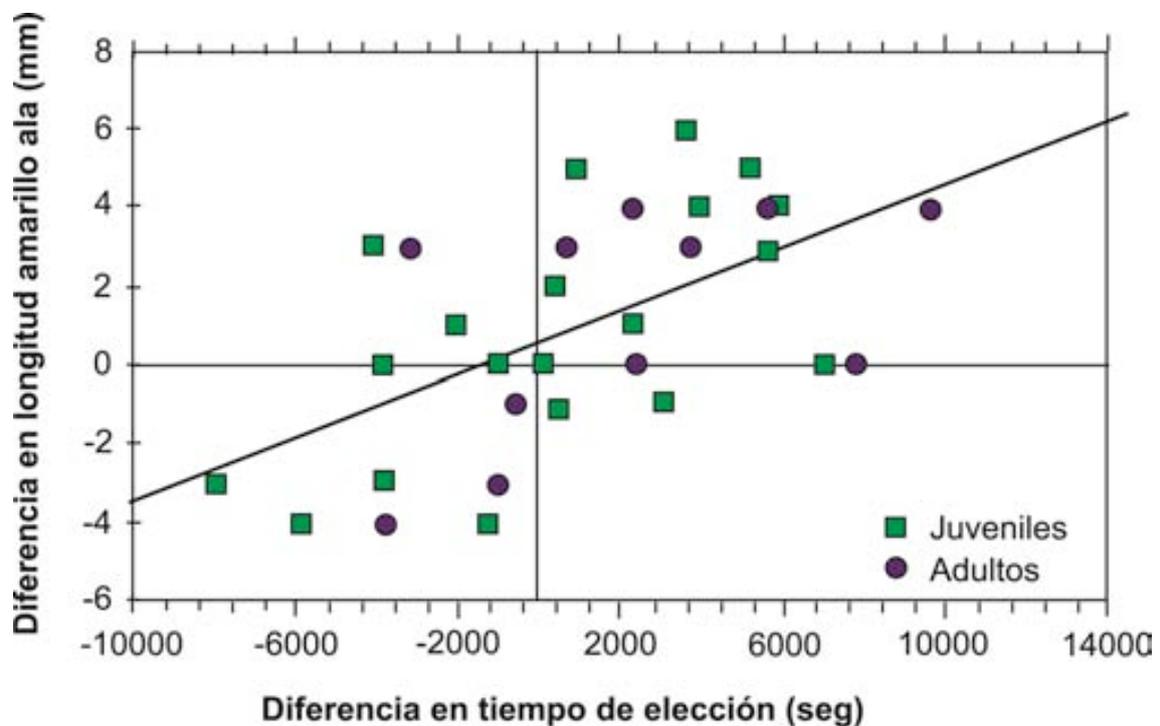


Figura 8.3. Relaciones entre las preferencias de las hembras en la elección de macho en el experimento con la longitud de la franja amarilla del ala de los machos estímulo (mm) . Utilizamos medidas relativas para ordenar y comparar a los diferentes machos elegidos; las preferencias de las hembras se midieron según la diferencia en el tiempo que elegía pasar junto a los dos machos estímulo, y la franja alar de los dos machos estímulo. N = 31 hembras de lúgano.

Debido a la importancia aparente de la franja amarilla del ala en la elección de los machos, en un segundo experimento manipulamos este carácter. Las hembras de lúgano mostraron significativamente una preferencia por los machos que presentaban una mayor longitud de la franja amarilla del ala después de la manipulación (test Wilcoxon de signos ranquerizados, $T = 22.5$, $p < 0.01$, $N = 16$ pruebas, Fig. 8.4). El experimento de control sin la presencia de machos estímulo en las jaulas, mostró que las hembras *a priori* no tenían ninguna preferencia por ninguna de las dos jaulas laterales (test Wilcoxon de signos ranquerizados, $T = 60.0$, ns, $N = 16$ pruebas, Fig. 8.4).

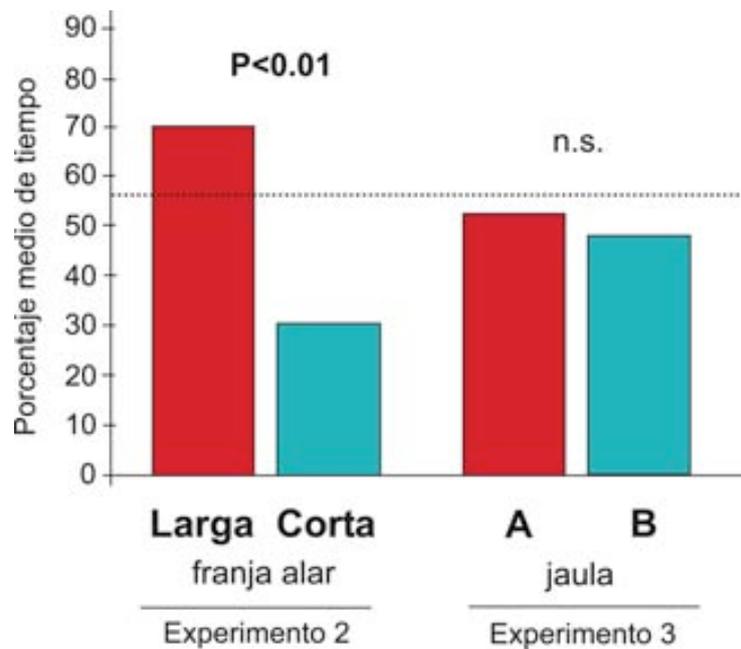


Figura 8.4. Resultados de los experimentos 2 y 3 en los cuales las hembras de lúgano escogían entre dos jaulas, que contenían machos que diferían en la longitud de la franja amarilla del ala (experimento 2) o entre dos jaulas vacías (experimento 3). En el experimento 2, la longitud del amarillo del ala fue reducida en los dos machos estímulo, pero de modo que los individuos que originariamente tenían la longitud de la franja amarilla del ala mayor pasaban a ser los que la tenían menor, reduciéndola de forma experimental a una longitud 2 mm más pequeña que la del macho oponente en la día. El experimento 3 fue diseñado como control, en el que ninguna jaula estímulo contenía ningún pájaro. Los resultados se expresaron como media de porcentaje (\pm 95% intervalo de confianza) del tiempo que la hembra analizada pasaba con alguno de los machos estímulo durante un total de 3 horas (10.800 seg). El resultado del test no paramétrico Wilcoxon de signos ranquerizados aparece en la figura ($N = 16$ pruebas en ambos experimentos).

8.4 Discusión

Está reconocido que las hembras de muchas especies de pájaros escogen a los machos en función de la coloración del plumaje, sobre todo por el tamaño o el brillo de las manchas del pecho o de la cola. Las manchas de las alas están relacionadas normalmente con la búsqueda de alimento y con el contexto social (Török *et al.*, 2003). Los destellos de color producidos por los mosquiteros al desplegar las alas se pueden usar para asustar a los insectos y así revelar su posición (Jablonski, 1996), a veces se usan para crear confusión en los depredadores (Brooke, 1998), y en las especies sociales para facilitar el reconocimiento y para aumentar la cohesión del grupo (Beauchamp & Heeb, 2001). En este trabajo hemos demostrado que en el lúgano, el tamaño de la franja amarilla del ala es utilizado por la hembra al escoger al macho, lo que indica que las manchas del ala se han desarrollado por selección sexual. La preferencia de las hembras de lúgano por los machos con las franjas amarillas del ala más grandes cuando eligen pareja, puede explicarse por la relación existente entre este carácter y la habilidad en buscar comida (Senar & Escobar, 2002). De esta manera las hembras pueden estar seguras de que hacen una buena inversión parental al escoger a los machos con franjas alares mayores (Senar *et al.*, 2002).

Los otros caracteres como la edad, y el tamaño del babero negro no son utilizados por las hembras de lúgano al escoger pareja. Por otra parte está reconocido que las hembras prefieren a machos adultos como compañeros (Kokko & Lindstrom, 1996), y en los lúganos los pájaros de más edad tienen la franja amarilla del ala más grande; la edad *per se* no es importante para determinar el éxito de los machos de lúgano. Esto apoya el “modelo estándar indicador de viabilidad” de señalización sexual (Kokko, 1997), en el sentido de que las hembras parecen utilizar este carácter como indicador de calidad, independientemente de la edad del macho, pero la dirección en la cual este carácter se desarrolla con la edad genera una correlación entre la edad y la preferencia de las hembras.

El resultado más interesante y relevante para nuestro estudio es la indiferencia de las hembras de lúgano por el tamaño del babero negro de los machos, que es una señal de estatus social (Senar & Camerino, 1998), a la hora de escoger pareja. Debido al hecho de que los individuos dominantes podrían proporcionar a las hembras beneficios directos (p. ej. buenos territorios) y beneficios indirectos (p. ej. buenos genes), a menudo se asume que la dominancia debería ser atractiva para las hembras (Berglund *et al.*, 1996; Mateos & Carranza, 1999). Sin embargo, una revisión reciente sugiere que no siempre es así y que las hembras no siempre eligen a los machos en función de su estatus de dominancia (Qvarnström & Forsgren, 1998). Nuestros datos en lúganos reafirman este punto de vista, que se puede explicar mediante varios factores ecológicos y sociales. Primero, los lúganos, como otros fringílidos carduelinos, se alimentan en colonias dispersas y no defienden territorios (Newton, 1972). Por tanto, las hembras no pueden obtener territorios de alta calidad por el hecho de aparearse con machos dominantes. Segundo, el sistema social feudal, en especies en las que los dominantes protegen a sus subordinados (Senar *et al.*, 1990b), la distribución bimodal de las frecuencias en el tamaño del babero negro (Senar *et al.*, 1993; Ripoll *et al.*, 2004), y el hecho que la tasa de supervivencia de dominantes y subordinados no sea diferente, sugiere que en esta especie la dominancia y la subordinación podrían ser dos estrategias sociales alternativas y que ambas podrían tener el mismo éxito (Rohwer & Ewald, 1981; Rohwer, 1982; Ripoll *et al.*, 2004). Por tanto, el hecho de que las hembras se apareasen con machos dominantes no les aportaría ningún beneficio indirecto.

El tamaño de la franja amarilla del ala no está correlacionado con el tamaño del babero negro en el lúgano (Senar & Escobar, 2002). Sin embargo, ambos caracteres son señales, y parece que se han desarrollado por presiones selectivas diferentes: la franja amarilla del ala por selección sexual, ya que las hembras eligen a los machos en función de este carácter (Andersson, 1994), y el tamaño del babero negro por selección social, en la que la "fitness" de un individuo depende del fenotipo (señal) de los competidores (i.e. una señal no es ventajosa o no por sí misma, sino que depende del contexto social y de los fenotipos de los competidores con los que se interacciona), (Tanaka, 1996;

Senar, 1999; Wolf *et al.*, 1999; Sinervo *et al.*, 2001). Esto parece dar soporte a la hipótesis de Pryke *et al.* (2001), que sugiere que las señales múltiples dentro de un mismo individuo pueden coexistir cuando cada una de ellas es seleccionada por un receptor distinto. En este caso, el babero negro es seleccionado por los machos y la franja amarilla del ala por las hembras. Esta hipótesis puede ser muy apropiada en especies en las que la habilidad para la lucha del macho no representa ningún beneficio para las hembras que están buscando pareja, que en definitiva parece ser el caso del lúgano.

En conclusión, se puede afirmar que el tamaño del babero negro del lúgano funciona como una señal de estatus social (capítulos 4 y 5), que se ha modulado únicamente por selección social, pero no por selección sexual.

9

Discusión general

Rohwer fue el primero en proponer, en 1975, que determinadas manchas de color del plumaje, como baberos, corbatas o capirotos, podían funcionar como señales de estatus social. Estas señales permitirían a los individuos subordinados reconocer a los dominantes antes de que éstos realizaran ninguna agresión, y los dominantes evitarían tener que reforzar su dominancia mediante agresiones que consumen energía. El sistema de señalización de estatus debería por tanto ser beneficioso tanto para los dominantes como para los subordinados (Rohwer, 1975; Rohwer, 1977; Rohwer, 1978; Rohwer & Rohwer, 1978; Rohwer & Ewald, 1981; Rohwer, 1982).

Diversos investigadores han testado posteriormente la hipótesis de Rohwer en distintas especies y bajo diversas situaciones experimentales (véase revisiones en: (Roper, 1986; Whitfield, 1987; Butcher & Rohwer, 1989; Savalli, 1995; Senar, 1999; Jawor & Breitwisch, 2003; Maynard Smith & Harper, 2003; Senar, 2004; Senar, 2006). Sin embargo, el problema de los estudios realizados hasta la fecha, es que en muchas de las especies estudiadas la señalización aparece entre individuos de sexo o edad distinta, por lo que no queda claro si están señalizando esos atributos o la dominancia (Senar, 2006). Para que pueda afirmarse que una señal sirve para comunicar el estatus de dominancia, debería funcionar como tal, dentro de cada clase de sexo y edad (Senar, 1999; Maynard Smith & Harper, 2003; Senar, 2004; Senar, 2006).

Los diversos estudios experimentales realizados hasta la fecha en los que se han manipulado las distintas manchas de color para demostrar su posible papel como señal de dominancia, presentan además toda una serie de problemas metodológicos que hacen dudar de su robustez (Senar, 2004; Senar, 2006). En la mayoría de experimentos se manipula a los individuos subordinados

aumentándoles la señal de estatus y se les introduce de nuevo en su grupo para comprobar si estos individuos aumentan de dominancia (Fugle *et al.*, 1984). 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 atacados preferencialmente (Fugle *et al.*, 1984; Järvi *et al.*, 1987). Para evitar estos problemas, algunos investigadores han introducido a los individuos manipulados en jaulas neutrales en las que también colocaban a un grupo al que los individuos experimentales no conocían (Järvi *et al.*, 1987; Lemel & 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 fijaran no solo en el carácter sino también en el comportamiento del oponente (Senar, 2006). En este caso puede suceder que el individuo manipulado no aumente de dominancia (Rohwer, 1977; Rohwer & Rohwer, 1978; Järvi *et al.*, 1987; Møller, 1987a; Møller, 1987b), 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. Además estos experimentos confunden al 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 (Rohwer, 1977; Rohwer & Rohwer, 1978; Järvi *et al.*, 1987; Møller, 1987a; Møller, 1987b), 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 (Senar, 2006). En este tipo de experimentos existe una confusión adicional en relación a cuál 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, 2006).

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, 1986a); de otro modo, otros factores podrían enmascarar la relación. 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.

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). Posteriormente, esta aproximación se ha utilizado en diversas especies (Studd & Robertson, 1985; Møller, 1987b; Jones, 1990; Procter-Gray, 1991; Hogstad & 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, tal y como se ha realizado en el presente trabajo (capítulo 5).

Adicionalmente, y para realizar un test más robusto de esta hipótesis, los experimentos deben incluir no sólo un aumento de la señal de estatus, sino también una reducción de ésta. Únicamente Rohwer et al. (1981) y Grasso et al. (1996) realizaron un experimento en el que se eliminó esta señal, pero lo hicieron con un tamaño de muestra muy pequeño, $n = 2$ y $n = 7$, respectivamente. Finalmente sería también conveniente usar modelos de animales vivos, ya que no solamente se podría manipular la apariencia de los pájaros estímulo sino también tener en cuenta su comportamiento (Trandem & Lampe, 1993). Ello permitiría valorar qué es más importante: ¿la señal o el comportamiento?

La principal aportación de esta Tesis es que presenta una serie de experimentos diseñados explícitamente para evitar todos los problemas anteriormente expuestos, y demostrar de forma concluyente, que el babero negro del lúgano funciona como una verdadera señal de estatus dentro de la misma clase de edad (capítulos 4 y 5).

La señalización de estatus proporciona ventajas tanto para los individuos dominantes como para los subordinados. Los dominantes al señalar su dominancia con el babero negro grande ya no se ven obligados a reforzar y mantener su estatus con agresiones, así pueden comer sin interrupciones. Otra ventaja es que pueden reducir su tasa metabólica al no estar continuamente peleando o vigilando, lo cual les supone un importante ahorro energético (capítulo 6). Los subordinados, a su vez, también obtienen ventajas al señalar su bajo estatus de dominancia con un babero pequeño o nulo; de esta manera reciben menos agresiones de los dominantes y pueden beneficiarse de las ventajas de la vida en grupo (capítulo 7).

Según Rohwer (1982), en especies sociales con señalización de estatus en las que las estrategias de dominante y de subordinado son igualmente exitosas, la distribución del tamaño de las manchas de estatus debería ser bimodal. El babero negro que presenta el lúgano macho debajo del pico presenta una gran variabilidad en su tamaño, de 0 a casi 70 mm², con una distribución de frecuencias claramente bimodal, tanto en individuos adultos cómo en jóvenes (capítulo 4). Esta distribución corrobora la hipótesis sobre la organización social del lúgano como un sistema feudal, en el que ser dominante o subordinado son dos estrategias diferentes pero igualmente exitosas (“fit”) (capítulos 3, 6, 7). En consecuencia, la selección favorece los dos extremos de la distribución: en un extremo están los subordinados (babero pequeño) y en el otro extremo los dominantes (babero grande).

La existencia de un sistema de señalización de estatus social es claramente ventajosa tanto para dominantes como para subordinados. Sin embargo, el problema evolutivo que se presenta ante la presencia de un sistema de señalización de estatus, es cómo se evita que aparezcan individuos mentirosos, que mediante falsas manchas de estatus, se hagan pasar por individuos dominantes. 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 es energéticamente muy costoso y da una clara ventaja competitiva en los enfrentamientos (Geist, 1966), pero en el caso de señales de estatus basadas en el color del plumaje, la estabilidad evolutiva de este sistema no es tan clara.

Sin embargo, diversos trabajos teóricos basados en la teoría de juegos y en la presencia de Estrategias Evolutivamente Estables mixtas (EEMS), muestran que cuando los individuos de distinto estatus siguen diferentes estrategias igualmente exitosas, la estabilidad del sistema de señalización se puede mantener sin necesidad de costes adicionales (Maynard Smith, 1982b). En este caso, si las dos estrategias son favorables, los subordinados ya no tienen por qué desear ser dominantes y ya no necesitan mentir. Además, estudios teóricos muestran que en este contexto la aparición de individuos mentirosos no afecta a la estabilidad evolutiva del sistema (Számado, 2000). Las especies

con un tipo de organización social de tipo “feudal” como el lúgano (capítulo 3) u otras especies (Rohwer & Ewald, 1981; Wiley, 1990; Cristol, 1995a; Cristol, 1995b; Senar *et al.*, 1997) se adaptan perfectamente a este modelo.

Otro de los mecanismos por los cuales se podría mantener la estabilidad evolutiva de las señales de estatus, es mediante el “control social”. Rohwer (1977) y Rohwer y Rohwer (1978) propusieron esta hipótesis, sugiriendo 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. Dado 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. En el lúgano (capítulos 3 y 7), pero también en el gorrión común (Møller, 1987a; Møller, 1987b) y en el carbonero sibilino (Ficken *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) (véase sin embargo González *et al.*, 2002).

Estudios teóricos han demostrado de forma adicional que la presencia de la agresión entre dominantes (“like-versus-like agresión”) y del control social favorecen la estabilidad evolutiva de los sistemas de señalización de estatus (Lachmann *et al.*, 2001; Ripoll *et al.*, 2004). El reciente trabajo de McGraw *et al.* (2003a) apoya también esta hipótesis: en su trabajo con gorriones comunes comprobó que los individuos que se veían implicados en un mayor número de agresiones durante la muda (período en que se desarrolla el babero), desarrollaban mayores manchas de estatus. Estas manchas de color negro (formadas por melanina) están relacionadas con los niveles de testosterona, de manera que si se inyecta experimentalmente esta hormona a los gorriones, éstos desarrollan mayores manchas (Poiani *et al.*, 2000; Evans *et al.*, 2000; González *et al.*, 2001). La elevación del nivel de testosterona necesario para el desarrollo de las señales de estatus, conlleva una disminución de la actividad del sistema inmunológico (inmunocompetencia) (González *et al.*, 1999b; Poiani

et al., 2000; Evans *et al.*, 2000), de modo que sólo los individuos de alta calidad (y verdaderamente dominantes) pueden asumir este riesgo inmunológico y desarrollar mayores manchas de melanina que señalicen su estatus de dominancia.

En conclusión, los sistemas de señalización de estatus social como el que aparece en el lúgano, pueden mantener su estabilidad evolutiva, ya sea mediante la presencia de Estrategias Evolutivamente Estables mixtas, como mediante mecanismos de control social.

El lúgano es una especie nómada que forma grupos estables muy organizados de 3 a 15 individuos, con un valor medio de 5 individuos (capítulo 3). Estos pequeños grupos pueden unirse, pero las relaciones que mantienen con los individuos de su grupo (entre pájaros familiares), son distintas de las que mantienen con los nuevos compañeros de bando (capítulo 3). El sistema de señalización de estatus presumiblemente funciona en las interacciones entre individuos de grupos distintos, que no se conocen entre sí, tal y como sugieren diversos trabajos teóricos (Maynard Smith, 1982b; Maynard Smith & Harper, 1988; Maynard Smith & Harper, 2003).

La señal de estatus social presente en el lúgano no funciona como ornamento sexual, ya que las hembras que buscan pareja no eligen a los machos en función del tamaño del babero negro, sino que prefieren a los machos con una franja alar amarilla grande (capítulo 8). Esto sugiere que el babero negro del lúgano ha evolucionado únicamente por Selección Social (Tanaka, 1996; Wolf *et al.*, 1999; Sinervo *et al.*, 2001), en la que la evolución de las señales depende del fenotipo de los compañeros con los que interacciona y de los patrones de interacción social, en un proceso de coevolución. Este proceso es especialmente típico en especies como el lúgano con estrategias sociales alternativas (dominantes y subordinados) (Sinervo *et al.*, 2001).

Todas estas peculiaridades junto con los resultados de la presente tesis, han llevado a que recientemente el lúgano sea considerado como una especie

modelo en señalización de estatus (Maynard Smith & Harper, 2003) (Figura 9.1).

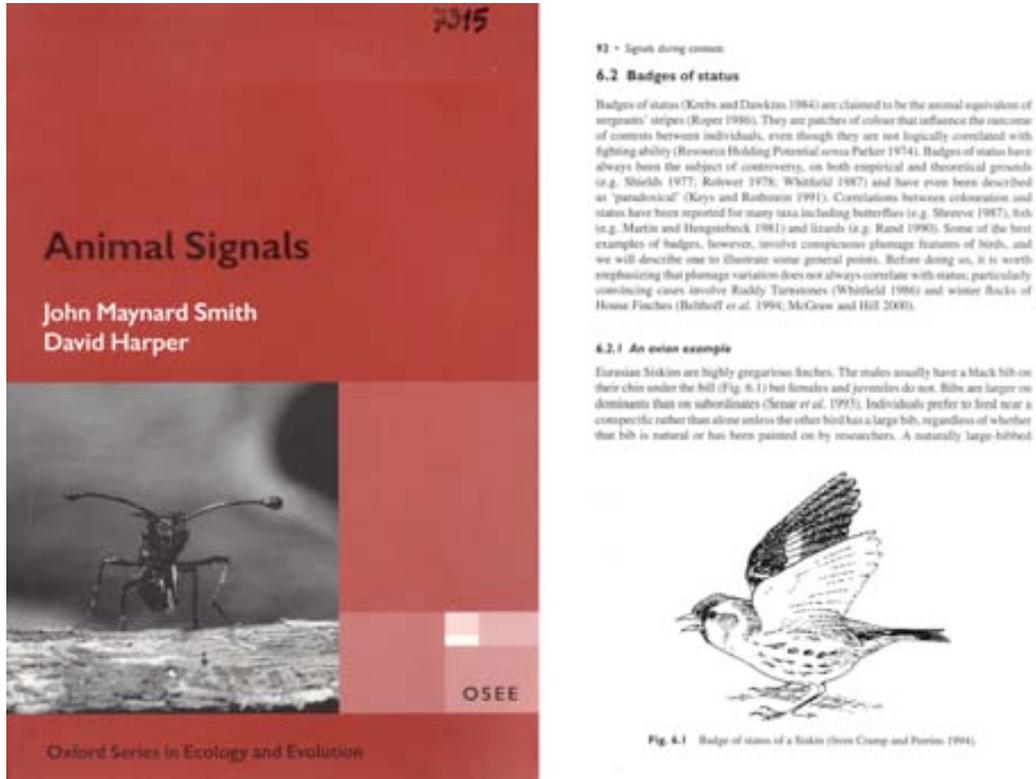


Figura 9.1. Extracto del libro de John Maynard Smith y David Harper (2003): "Animal Signals", publicado por Oxford University Press, en el que aparece el ILúgano como especie modelo en los estudios de señalización de estatus.

Bibliografia

- Alonso-Alvarez,C., Doutrelant,C. & Sorci,G. (2004) Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behav. Ecol.* **15**, 805-809
- Andersson,M. (1994) *Sexual selection*, Princeton University Press, Princeton, NJ
- Arcese,P. (1987) Age, intrusion pressure and defence against floaters by territorial male song sparrows. *Anim. Behav.* **35**, 773-784
- Arcese,P. & Smith,J.N.M. (1985) Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in song sparrows. *J. Anim. Ecol.* **54**, 817-830
- Austad,S.N. (1989) Game theory and the evolution of animal contests. *Trend. Ecol. Evol.* **4**, 2-3
- Badyaev,A.V., Hill,G.E., Dunn,P.O. & Glen,J.C. (2001) Plumage color as a composite trait: development and functional integration of sexual ornamentation. *Am. Nat.* **158**, 221-235
- Baker,M.C. & Fox,S.F. (1978) Dominance, survival, and enzyme polymorphism in Dark-eyed Juncos, *Junco hyemalis*. *Evolution* **32**, 697-711
- Balph,M.H. (1979) Flock stability in relation to social dominance and agonistic behavior in wintering Dark-eyed Juncos. *Auk* **96**, 714-722
- Balph,M.H. & Balph,D.F. (1979) On the relationship between plumage variability and social behaviour in wintering Pine siskins (*Carduelis pinus*). XVI Int. Ethol. Conf.
- Balph,M.H., Balph,D.F. & Romesburg,H.C. (1979) Social status signalling in winter flocking birds: an examination of a current hypothesis. *Auk* **96**, 78-93
- Barnard,C.J. (1984)The evolution of food-scrounging strategies within and between species in Producers and scroungers. *Strategies of exploitation and parasitism* (Barnard,C.J., ed.), pp. 95-127, Croom Helm, London
- Barnard,C.J. & Sibly,R.M. (1981) Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of House Sparrows. *Anim. Behav.* **29**, 543-550
- Bart,J., Fligner,M.A. & Notz,W.I. (1998) *Sampling and statistical methods for behavioral ecologists*, Cambridge Univ. Press, Cambridge

- Beauchamp,G. & Heeb,P. (2001) Social foraging and the evolution of white plumage. *Evol. Ecol. Res.* **3**, 703-720
- Belthoff,J.R., Duffy,A.M.Jr. & Gauthreaux,S.A. (1994) Plumage variation, plasma steroids and social dominance in male House Finches. *Condor* **96**, 614-625
- Benkman,C.W. (1997) Feeding behavior, flock-size dynamics, and variation in sexual selection in crossbills. *Auk* **114**, 163-178
- Berglund,A., Bisazza,A. & Pilastro,A. (1996) Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.* **58**, 385-399
- Bertalanffy,L.v. (1960)Principles and theory of growth in *Fundamental aspects of normal and malignant growth* (Nowinski,W.W., ed.), pp. 137-257, Elsevier Publishing Co., Princeton
- Brooke,M.d.L. (1998) Ecological factors influencing the occurrence of 'flash marks' in wading birds. *Funct. Ecol.* **12**, 339-346
- Brotons,L. (1998) Status signalling in the Coal tit (*Parus ater*): the role of previous knowledge of individuals. *Etología* **6**, 49-52
- Brush,A.H. (1978)Avian pigmentation in *Chemical zoology*, vol. X, Aves (Brush,A.H., ed.), pp. 141-161, Academic Press, New York
- Bryant,D.M. & Newton,A.V. (1994) Metabolic costs of dominance in dippers, *Cinclus cinclus*. *Anim. Behav.* **48**, 447-455
- Burley,N., Krantzberg,G. & Radman,P. (1982) Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Anim. Behav.* **30**, 444-455
- Butcher,G.S. & Rohwer,S.A. (1989) The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. *Current Ornithology* **6**, 51-108
- Caraco,T., Barkan,C., Beacham,J.L., Brisbin,L., Lima,S.L., Mohan,A., Newman,J.A., Webb,W. & Withiam,M.L. (1989) Dominance and social foraging: a laboratory study. *Anim. Behav.* **38**, 41-58
- Carrascal,L.M. & Moreno,E. (1992) Proximal costs and benefits of heterospecific social foraging in the Great Tit, *Parus major*. *Can. J. Zool.* **70**, 1947-1952
- Caryl,P.G. (1979) Communication by agonistic displays: what can games theory contribute to ethology? *Behaviour* **68**, 136-161

- Chase,I.D. (1982a) Behavioral sequences during dominance hierarchy formation in chickens. *Science* **216**, 439-440
- Chase,I.D. (1982b) Dynamics of hierarchy formation: The sequential development of dominance relationships. *Behaviour* **80**, 218-240
- Conover,W.J. (1981) Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *Amer. Statistician* **35**, 124-129
- Cooper,J.E.S. & Burton,P.J.K. (1988) An additional age criterion for Siskins. *Ringing & Migration* **9**, 93-94
- Copete,J.L. (1990) Observación de un dormitorio de Lúganos *Carduelis spinus*. *Butll. GCA* **7**, 19-20
- Craig,J.L., Stewart,A.M. & Brown,J.L. (1982) Subordinates must wait. *Z. Tierpsychol.* **60**, 275-280
- 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
- Cristol,D.A., Nolan,V.jr. & Ketterson,E.D. (1990) Effect of prior residence on dominance status of dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Anim. Behav.* **40**, 580-586
- Darwin,C. (1871) *The descent of man and selection in relation to sex*, John Murray, London
- De Laet,J. (1985) Dominance and aggression in juvenile great tits, *Parus major major* L. in relation to dispersal in *Behavioural Ecology, ecological consequences of adaptive behaviour* (Anonymouspp. 375-380, Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Dearborn,D.C. & Wiley,R.H. (1993) Prior residency has a gradual influence on dominance in captive white-throated sparrows. *Anim. Behav.* **46**, 39-46
- Depocas,F. & Hart,J.S. (1957) Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption of animals in open-circuit systems and in a short-lag closed-circuit apparatus. *J. Appl. Physiol.* **10**, 388-392
- Desrochers,A. (1992) Age and foraging success in European blackbirds: variation between and within individuals. *Anim. Behav.* **43**, 885-894
- Desrochers,A., Hannon,S.J. & Nordin,K.E. (1988) Winter survival and territory acquisition in a northern population of Black-capped Chickadees. *Auk* **105**, 727-736

- Dolnik,V.R. & Gavrilov,V.M. (1982) Energetics of the Chaffinch during non-reproductive seasons in Population ecology of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) (Dolnik,V.R., ed.), pp. 41-63, Nauka, Leningrad
- Dorst,J. (1976) Los colores de las aves in La vida de las aves (Anonymouspp. 75-93, Ediciones Destino, Barcelona
- Eckert,C.G. & Weatherhead,P.J. (1987) Ideal dominance distributions: a test using red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). Behav. Ecol. Sociobiol. **20**, 143-152
- Eeva,T., Lehtikoinen,E. & Rönkä,M. (1998) Air pollution fades the plumage of the Great Tit. Funct. Ecol. **12**, 607-612
- Ekman,J. (1979) Coherence, composition and territories of winter social groups of the Willow tit *Parus montanus* and the Crested tit *P.cristatus*. Ornis Scand. **10**, 56-68
- Ekman,J. (1989a) Ecology of non-breeding social systems of Parus. Wilson Bull. **101**, 263-288
- Ekman,J., Cederholm,G. & Askenmo,C. (1981) Spacing and survival in winter groups of willow tit *Parus montanus* and crested tit *P.cristatus*- a removal study. J. Anim. Ecol. **50**, 1-9
- Ekman,J. & Rosander,B. (1987) Starvation risk and flock size of the social forager-when there is a flocking cost. Theor. Pop. Biol. **31**, 167-177
- Ekman,J.B. (1987) Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. Anim. Behav. **35**, 445-452
- Ekman,J.B. (1989b) Group size in dominance-structured populations. Ornis Scand. **20**, 86-88
- Ekman,J.B. & Askenmo,C.E.H. (1984) Social rank and habitat use in willow tit groups. Anim. Behav. **32**, 508-514
- Ekman,J.B. & Hake,M.K. (1988) Avian flocking reduces starvation risk: an experimental demonstration. Behav. Ecol. Sociobiol. **22**, 91-94
- Ekman,J.B. & Lilliendahl,K. (1992) Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. Behav. Ecol. **4**, 232-238
- Eriksson,K. (1970) Age, mortality and average expectation of life in the Siskin, *Carduelis spinus*. Sterna **9**, 207-212
- Espmark,Y.O., Amundsen,T. & Rosenqvist,G. (2000) Animal signals. Signalling and signal design in animal communication, Tapir Academic Press, Trondheim (Norway)

- Evans, M.R., Goldsmith, A.R. & Norris, R.A. (2000) The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **47**, 156-163
- Evans, M.R. & Hatchwell, B.J. (1992) An experimental study of male adornment in the scarlet-tufted malachite sunbird: I. The role of pectoral tufts in territorial defense. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **29**, 413-419
- Ficken, M.S., Weise, C.M. & Popp, J.W. (1990) Dominance rank and resource access in winter flocks of Black-capped Chickadees. *Wilson Bull.* **102**, 623-633
- Figuerola, J., Pascual, J. & Senar, J.C. (1999) The use of a colorimeter in field studies of Blue Tit *Parus caeruleus* coloration. *Ardea* **87**, 269-275
- Forsgren, E. (1997) Female sand gobies prefer good fathers over dominant males. *Proc. R. Soc. Lond. B* **264**, 1283-1286
- Fox, D.L. (1976) *Animal biochromes and structural colours*, University of California Press, Berkeley, CA
- Fugle, G.N. & Rothstein, S.I. (1987) Experiments on the control of deceptive signals of status in White-crowned Sparrows. *Auk* **104**, 188-197
- Fugle, G.N., Rothstein, S.I., Osenberg, C.W. & McGinley, M.A. (1984) Signals of status in wintering white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Anim. Behav.* **32**, 86-93
- Geist, V. (1966) The evolutionary significance of mountain sheep horns. *Evolution* **20**, 558-566
- Gessaman, J.A. (1987) Energetics in Raptor management techniques manual (Giron Pendleton, B.A., Millsap, B.A., Cline, K.W. & Bird, D.M., eds.), pp. 289-320, National Wildlife Federation, Washington, D.C.
- Glück, E. (1980) Ernährung und Nahrungsstrategie des Stieglitzes *Carduelis carduelis*. *Ökol. Vögel (Ecol. Birds)* **2**, 43-91
- Glück, E. (1986) Flock size and habitat-dependent food and energy intake of foraging Goldfinches. *Oecologia* **71**, 149-155
- Glück, E. (1987) Benefits and costs of social foraging and optimal flock size in Goldfinches (*Carduelis carduelis*). *Ethology* **74**, 65-79

- González,G., Sorci,G. & Lope,F.d. (1999a) Seasonal variation in the relationship between cellular immune response and badge size in male house sparrows (*Passer domesticus*). Behav. Ecol. Sociobiol. **46**, 117-122
- González,G., Sorci,G., Møller,A.P., Ninni,P., Haussy,C. & De Lope,F. (1999b) Immunocompetence and condition-dependent sexual advertisement in male house sparrows (*Passer domesticus*). J. Anim. Ecol. **68**, 1225-1234
- González,G., Sorci,G. & Smith,L.C. (2001) Testosterone and sexual signalling in male house sparrows (*Passer domesticus*). Behav. Ecol. Sociobiol. **50**, 557-562
- González,G., Sorci,G., Smith,L.C. & De Lope,F. (2002) Social Control and Physiological Cost of Cheating in Status Signalling Male House Sparrows (*Passer domesticus*). Ethology **108**, 1-14
- Grasso,M.J., Savalli,U.M. & Mumme,R.L. (1996) Status signalling in Dark-eyed Juncos: perceived status of other birds affects dominance interactions. Condor **98**, 636-639
- Gustafsson,L., Qvarnström,A. & Sheldon,B.C. (1995) Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. Nature **375**, 311-313
- Hake,M. (1996) Fattening strategies in dominance-structured greenfinch (*Carduelis chloris*) flocks in winter. Behav. Ecol. Sociobiol. **39**, 71-76
- Hammerstein,P. (1981) The role of asymmetries in animal contests. Anim. Behav. **29**, 193-205
- Heijden,P.G.M.v.d., de Vries,H. & Van Hoof,J.A.R.A.M. (1990) Correspondence analysis of transition matrices, with special attention to missing entries and asymmetry. Anim. Behav. **40**, 49-64
- Hill,G.E. (1990) Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. Anim. Behav. **40**, 563-572
- Hill,G.E. (1991) Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. Nature **350**, 337-339
- Hill,G.E. (1992) Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male House Finches. Auk **109**, 1-12
- Hill,G.E. (1994) Trait elaboration via adaptive mate choice: sexual conflict in the evolution of signals of male quality. Ethol. Ecol. & Evol. **6**, 351-370

- Hill,G.E. (1996) Redness as a measure of the production cost of ornamental coloration. *Ethol. Ecol. & Evol.* **8**, 157-175
- Hill,G.E. (1998) Plumage redness and pigment symmetry in the House Finch. *J. Avian Biol.* **29**, 86-92
- Hill,G.E. (2002) *A red Bird in a Brown Bag*, Oxford University Press, Oxford
- Hill,G.E. & Montgomerie,R. (1994) Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. *Proc. R. Soc. Lond. B* **258**, 47-52
- Hill,M.O. (1973) Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* **61**, 237-251
- Hill,M.O. (1974) correspondence analysis:a neglected multivariate method. *Appl. Statist.* **23**, 340-354
- Hinde,R.A. (1961)Behaviour in *Biology and comparative physiology of birds* (Marshall,A.J., ed.), pp. 373-411, Academic Press, London
- Hogstad,O. (1987a) It is expensive to be dominant. *Auk* **104**, 333-336
- Hogstad,O. (1987b) Social rank in winter flocks of Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis* **129**, 1-9
- Hogstad,O. (1988a) Rank-related resource access in winter flocks of Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scand.* **19**, 169-174
- Hogstad,O. (1988b) Social rank and antipredator behaviour of Willow Tits *Parus montanus* in winter flocks. *Ibis* **130**, 45-56
- Hogstad,O. & Kroglund,R.T. (1993) The throat badge as a status signal in juvenile male Willow tits *Parus montanus*. *J. Orn.* **134**, 413-423
- Holberton,R.L., Able,K.P. & Wingfield,J.C. (1989) Status signalling in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*: plumage manipulations and hormonal correlates of dominance. *Anim. Behav.* **37**, 681-689
- Houde,A.E. (1997) *Sex, color, and mate choice in Guppies*, Princeton University Press, Princeton, NJ
- Huntingford,F. & Turner,A. (1987) *Animal conflict*, Chapman and Hall, London
- Hurd,P.L. (1997a) Cooperative signalling between opponents in fish fights. *Anim. Behav.* **54**, 1309-1315

- Hurd,P.L. (1997b) Is signalling of fighting ability costlier for weaker individuals? J. theor. Biol. **184**, 83-88
- Jablonski,P. (1996) Dark habitats and bright birds: warblers may use wing patches to flush prey. Oikos **75**, 350-352
- Jawor,J.M. & Breitwisch,R. (2003) Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. Auk **120**, 249-265
- Järvi,T. & Bakken,M. (1984) The function of the variation in the breast stripe of the Great tit (*Parus major*). Anim. Behav. **32**, 590-596
- Järvi,T., Walso,O. & Bakken,M. (1987) Status signalling by *Parus major*: an experiment in deception. Ethology **76**, 334-342
- Johnstone,R.A. & Norris,K.J. (1993) Badges of status and the cost of aggression. Behav. Ecol. Sociobiol. **32**, 127-134
- Jones,I.L. (1990) Plumage variability functions for status signalling in least auklets. Anim. Behav. **39**, 967-975
- Kaufman,K.W. (1981) Fitting and using growth curves. Oecologia **49**, 293-299
- Ketterson,E.D. (1979) Status signaling in Dark-eyed juncos. Auk **96**, 94-99
- Keys,G.C. & Rothstein,S.I. (1991) Benefits and costs of dominance and subordination in white-crowned sparrows and the paradox of status signalling. Anim. Behav. **42**, 899-912
- Knight,S.K. & Knight,R.L. (1986) Vigilance patterns of Bald Eagles feeding in groups. Auk **103**, 263-272
- Koivula,K., Lahti,K., Orell,M. & Rytönen,S. (1993) Prior residency as a key determinant of social dominance in the willow tit (*Parus montanus*). Behav. Ecol. Sociobiol. **33**, 283-287
- Koivula,K., Lahti,K., Rytönen,S. & Orell,M. (1994) Do subordinates expose themselves to predation? field experiments on feeding site selection by Willow Tits. J. Avian Biol. **25**, 178-183
- Kokko,H. (1997) Evolutionarily stable strategies of age-dependent sexual advertisement. Behav. Ecol. Sociobiol. **41**, 99-107
- Kokko,H. & Lindstrom,J. (1996) Evolution of female preference for old mates. Proc. R. Soc. Lond. B **263**, 1533-1538

- Lachmann, M., Számado, S. & Bergstrom, C.T. (2001) Cost and conflict in animal signals and human language. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**, 13189-13194
- Lehner, P.N. (1979) *Handbook of ethological methods*, Garland STPM Press, New York
- Leimar, O. & Enquist, M. (1984) Effect of asymmetries in owner-intruder conflicts. *J. theor. Biol.* **111**, 475-491
- Lemel, J. & Wallin, K. (1993) Status signalling, motivational condition and dominance: an experimental study in the great tit, *Parus major* L. *Anim. Behav.* **45**, 549-558
- Lendvai, A.Z., Kis, J., Szekely, T. & Cuthill, I.C. (2004) An investigation of mate choice based on manipulation of multiple ornaments in Kentish plovers. *Anim. Behav.* **67**, 703-709
- Liker, A. & Barta, Z. (2001) Male badge size predicts dominance against females in House Sparrows. *Condor* **103**, 151-157
- Lundberg, P. (1985) Dominance behaviour, body weight and fat variations, and partial migration in European blackbirds *Turdus merula*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **17**, 185-189
- Machlis, L., Dodd, P.W.D. & Fentress, J.C. (1985) The pooling fallacy: problems arising when individuals contribute more than one observation to the data set. *Z. Tierpsychol.* **68**, 201-214
- Marler, P. (1955) Studies of fighting in chaffinches. (1) Behaviour in relation to the social hierarchy. *Brit. J. Anim. Behaviour* **3**, 111-117
- Marler, P. (1956) Studies of fighting in Chaffinches. (3) Proximity as a cause of aggression. *Brit. J. Anim. Behaviour* **4**, 23-30
- Martin, A. (1994) A key to ageing siskins. *Ringers' Bull.* **8**, 76-77
- Mateos, C. & Carranza, J. (1997) The role of bright plumage in male-male interactions in the ring-necked pheasant. *Anim. Behav.* **54**, 1205-1214
- Mateos, C. & Carranza, J. (1999) Effects of male dominance and courtship display on female choice in the ring-necked pheasant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **45**, 235-244
- Maynard Smith, J. (1982a) Do animals convey information about their intentions? *J. theor. Biol.* **97**, 1-5
- Maynard Smith, J. (1982b) *Evolution and the theory of games*, Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Maynard Smith, J. & Harper, D. (2003) *Animal signals*, Oxford Univ. Press, Oxford

- Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. (1988) The evolution of aggression: can selection generate variability? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **319**, 557-570
- McGraw, K.J., Dale, J. & Mackillop, E.A. (2003a) Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **53**, 116-122
- McGraw, K.J. & Hill, G.E. (2000a) Carotenoid-based ornamentation and status signaling in the house finch. *Behav. Ecol.* **11**, 520-527
- McGraw, K.J. & Hill, G.E. (2000b) Plumage brightness and breeding-season dominance in the house finch: a negatively correlated handicap? *Condor* **102**, 456-461
- McGraw, K.J., Hill, G.E. & Parker, R.S. (2003b) Carotenoid pigments in a mutant cardinal: implications for the genetic and enzymatic control mechanisms of carotenoid metabolism in birds. *Condor* **105**, 587-592
- Mennill, D.J., Doucet, S.M., Montgomerie, R. & Ratcliffe, L.M. (2003) Achromatic color variation in black-capped chickadees, *Poecile atricapilla*: black and white signals of sex and rank. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **53**, 350-357
- Mercier, P., Chessel, D. & Dolédec, S. (1992) Complete correspondence analysis of an ecological profile data table: a central ordination method. *Acta OEcologica* **13**, 25-44
- Metcalfe, N.B. (1986) Variation in winter flocking associations and dispersion patterns in the turnstone *Arenaria interpres*. *J. Zool., Lond.* **209**, 385-403
- Metcalfe, N.B. & Thomson, B.C. (1995) Fish recognize and prefer to shoal with poor competitors. *Proc. R. Soc. Lond. B* **259**, 207-210
- Minolta Corporation, L. (1994) Precise color communication: color control from feeling to instrumentation, Minolta Corporation, Ltd., Osaka
- 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., Biard, C., Blount, J.D., Houston, D.C., Ninni, P., Saino, N. & Surai, P.F. (2000) Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian & Poul. Biol. Rev.* **11**, 137-159
- Mugaas, J.N. & King, J.R. (1981) Annual variation of daily energy expenditure by the Black-billed Magpie: a study of thermal and behavioural energetics. *Studies in Avian Biology* **5**, 1-78
- Neave, H.R. & Worthington, P.L. (1992) *Distribution-free tests*, Routledge, London
- Newton, I. (1972) *Finches*, Collins, London
- Norris, K.J. (1990) Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **26**, 129-138
- Olson, V.A. & Owens, I.P.F. (1998) Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trend. Ecol. Evol.* **13**, 510-514
- Parsons, J. & Baptista, L.F. (1980) Crown coloration and dominance in the White-crowned Sparrow. *Auk* **97**, 807-815
- Pascual, J. & Senar, J.C. (1996) What are different biometric measures of avian body size measuring? *Butll. GCA* **13**, 1-8
- Payevsky, V.A. (1994) Age and sex structure, mortality and spatial winter distribution of Siskins (*Carduelis spinus*) migrating through eastern Baltic area. *Vogelwarte* **37**, 190-198
- Pärt, T. & Qvarnström, A. (1997) Badge size in collared flycatchers predicts outcome of male competition over territories. *Anim. Behav.* **54**, 893-899
- Peek, F.W. (1972) An experimental study of the territorial function of vocal and visual displays in the male red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Anim. Behav.* **20**, 112-178
- Piper, W.H. (1990) Site tenacity and dominance in wintering White-throated Sparrows *Zonotrichia albicollis* (Passeriformes: Emberizidae). *Ethology* **85**, 114-122
- Piper, W.H. (1997) Social dominance in birds. Early findings and new horizons. *Current Ornithology* **14**, 125-188
- Piper, W.H. & Wiley, R.H. (1989) Correlates of dominance in wintering white-throated sparrows: age, sex and location. *Anim. Behav.* **37**, 298-310
- Piper, W.H. & Wiley, R.H. (1990) The relationship between social dominance, subcutaneous fat, and annual survival in wintering white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **26**, 201-208

- Poiani,A., Goldsmith,A.R. & Evans,M.R. (2000) Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **47**, 230-242
- Pöysä,H. (1988) Feeding consequences of the dominance status in Great Tit *Parus major* groups. *Ornis Fennica* **65**, 69-75
- Procter-Gray,E. (1991) Female-like plumage of subadult male American Redstarts does not reduce aggression from other males. *Auk* **108**, 872-879
- Pryke,S.R. & Andersson,S. (2003) Carotenoid-based status signalling in red-shouldered widowbirds (*Euplectes axillaris*): epaulet size and redness affect captive and territorial competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **53**, 393-401
- Pryke,S.R., Andersson,S. & Lawes,M. (2001) Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution* **55**, 1452-1463
- Pryke,S.R., Andersson,S., Lawes,M.J. & Piper,S.E. (2002) Carotenoid status signaling in captive and wild red-collared widowbirds: independent effects of badge size and color. *Behav. Ecol.* **13**, 622-631
- Pulliam,H.R. & Caraco,T. (1984) Living in groups: is there an optimal group size? in *Behavioural ecology. An evolutionary approach* (Krebs,J.R. & Davies,N.B., eds.), pp. 122-147, Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Qvarnström,A. & Forsgren,E. (1998) Should females prefer dominant males? *Trend. Ecol. Evol.* **13**, 498-501
- Qvarnström,A., Griffith,S.C. & Gustafsson,L. (2000) Male-male competition and parental care in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*): an experiment controlling for differences in territory quality. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**, 2547-2552
- Racine,R.N. & Thompson,N.S. (1983) Social organization of wintering Blue Jays. *Behaviour* **87**, 237-255
- Ramenofsky,M., Gray,J.M. & Johnson,R.B. (1992) Behavioural and physiological adjustments of birds living in winter flocks. *Ornis Scand.* **23**, 371-380
- Reinertsen,R.E. & 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
- Reyer,H.U., Fischer,W. & Steck,P. (1998) Sex-specific nest defense in house sparrows (*Passer domesticus*) varies with badge size of males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **42**, 93-99

- Ripoll,J., Saldaña,J. & Senar,J.C. (2004) Evolutionary stable transition rates in a stage-structured model. An application to the analysis of size distributions of badges of social status. *Mathematical Biosciences* **190**, 145-181
- 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. (1982) The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *Amer. Zool.* **22**, 531-546
- Rohwer,S.A. & Ewald,P.W. (1981) The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signaling system. *Evolution* **35**, 441-454
- Rohwer,S.A., Ewald,P.W. & Rohwer,F.C. (1981) Variation in size, appearance, and dominance within and among the sex and age classes of Harris' Sparrows. *J. Field Ornithol.* **52**, 291-303
- Rohwer,S.A. & 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 Scient.* **109**, 38-40
- Roskaft,E., Järvi,T., Bakken,M., Bech,C. & 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
- Roskaft,E. & Rohwer,S. (1987) An experimental study of the function of the red epaulettes and the black body colour of the male red-winged blackbirds. *Anim. Behav.* **35**, 1070-1077
- Rushen,J. (1982) the peck orders of chickens:how do they develop and why are they linear? *Anim. Behav.* **30**, 1129-1137
- Ryan,M.J. (1997)Sexual selection and mate choice in *Behavioural Ecology: an evolutionary approach* (Krebs,J.R. & Davies,N.B., eds.), pp. 179-202, Blackwell Science, Oxford
- Ryan,P.G., Wilson,R.P. & Cooper,J. (1987) Intraspecific mimicry and status signals in juvenile African penguins. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**, 69-76
- Sabine,W.S. (1955) The winter society of the Oregon Junco: the flock. *Condor* **57**, 88-111

- Sabine, W.S. (1959) The winter society of the Oregon Junco: Intolerance, dominance, and the pecking order. *Condor* **61**, 110-135
- Saitou, T. (1982) Compound flock as an aggregation of the flocks of constant composition in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Yamashina Inst. Ornith.* **14**, 293-305
- 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. (1984a) Allofeeding in Eurasian Siskins (*Carduelis spinus*). *Condor* **86**, 213-214
- Senar, J.C. (1984b) Comportement d'aide chez les fringilides carduelins in *Processus d'acquisition précoce; les communications* (Haro, A.d. & Espadaler, X., eds.), pp. 351-355, Univ. Autònoma Barcelona et Soc. Française Etude Comp. Animal, Barcelona
- Senar, J.C. (1985) Interactional rules in captive Siskins (*Carduelis spinus*). *Misc. Zool.* **9**, 347-360
- Senar, J.C. (1986) Lluer (*Carduelis spinus*) in *Historia Natural dels Països Catalans* (Folch, R., ed.), pp. 347-348, Enciclopedia Catalana, Barcelona
- Senar, J.C. (1989) Organización social de los fringílidos carduelinos durante el periodo hibernal: una comparación entre especies nómadas y residentes, PhD Thesis, Univ. Barcelona,
- Senar, J.C. (1990) Agonistic communication in social species: what is communicated? *Behaviour* **112**, 270-283
- Senar, J.C. (1994) Vivir y convivir: la vida en grupos sociales in *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento* (Carranza, J., ed.), pp. 205-233, Univ. of Extremadura, Cáceres
- Senar, J.C. (1999) Plumage coloration as a signal of social status in *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban* (Adams, N. & Slotow, R., eds.), pp. 1669-1686, BirdLife South Africa, Johannesburg
- Senar, J.C. (2002) La evolución de las señales de estatus social in *Evolución* (Soler, M., ed.), Granada
- Senar, J.C. (2004) Mucho más que plumas, *Monografies del Museu de Ciències Naturals*, vol. 2, Barcelona

- Senar, J.C. (2006) Bird colors as intrasexual signals of aggression and dominance in Bird Coloration, Volume 2: function and evolution (Hill, G.E. & McGraw, K.J., eds.), Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Senar, J.C., Burton, P.J.K. & Metcalfe, N.B. (1992a) Variation in the nomadic tendency of a wintering finch *Carduelis spinus* and its relationship with body condition. *Ornis Scand.* **23**, 63-72
- Senar, J.C. & Camerino, M. (1998) Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proc. R. Soc. Lond. B* **265**, 1515-1520
- Senar, J.C., Camerino, M., Copete, J.L. & Metcalfe, N.B. (1993) Variation in black bib of the Eurasian Siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *Auk* **110**, 924-927
- Senar, J.C., Camerino, M. & Metcalfe, N.B. (1989) Agonistic interactions in siskin flocks: why are dominants sometimes subordinate? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **25**, 141-145
- Senar, J.C., Camerino, M. & Metcalfe, N.B. (1990a) Familiarity breeds tolerance: the development of social stability in flocking Siskins (*Carduelis spinus*). *Ethology* **85**, 13-24
- Senar, J.C., Camerino, M. & Metcalfe, N.B. (1992b) Fighting as a subordinate in finch flocks: escalation is effective but risky. *Anim. Behav.* **43**, 862-864
- Senar, J.C., Camerino, M. & Metcalfe, N.B. (1994) Using correspondence analysis to generate cardinal dominance ranks. *Etología* **4**, 69-75
- Senar, J.C., Camerino, M. & 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. & Copete, J.L. (1992) Variación en el número de terciarias mudadas y su utilidad para el datado de Lúganos *Carduelis spinus*. *Butll. GCA* **9**, 7-9
- Senar, J.C., Copete, J.L. & Martin, A.J. (1998) Behavioural and morphological correlates of variation in the extent of postjuvenile moult in the Siskin *Carduelis spinus*. *Ibis* **140**, 661-669
- Senar, J.C., Copete, J.L. & Metcalfe, N.B. (1990b) Dominance relationships between resident and transient wintering Siskins. *Ornis Scand.* **21**, 129-132
- Senar, J.C., Domènech, J. & Camerino, M. (2005) Female Siskins choose mate by the size of the yellow wing stripe. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **57**, 445-469

- Senar, J.C. & Escobar, D. (2002) Carotenoid derived plumage coloration in the siskin *Carduelis spinus* is related to foraging ability. *Avian Science* **2**, 19-24
- Senar, J.C., Figuerola, J. & Domènech, J. (2003) Plumage coloration and nutritional condition in the Great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* **90**, 234-237
- Senar, J.C., Figuerola, J. & Pascual, J. (2002) Brighter yellow blue tits make better parents. *Proc. R. Soc. Lond. B* **269**, 257-261
- Senar, J.C. & Metcalfe, N.B. (1988) Differential use of local enhancement for finding food by resident and transient siskins. *Anim. Behav.* **36**, 1549-1550
- Senar, J.C. & Pascual, J. (1997) Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea* **85**, 269-274
- Sheldon, B.C., Merilä, J., Qvarnström, A., Gustafsson, L. & Ellegren, H. (1997) Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proc. R. Soc. Lond. B* **264**, 297-302
- Shields, W.M. (1977) The social significance of avian winter plumage variability: a comment. *Evolution* **31**, 905-907
- Siegel, S. (1956) *Non parametric statistics for the behavioural sciences*, McGraw-Hill Book Company, New York
- Sinervo, B., Bleay, C. & Adamopoulou, Ch. (2001) Social causes of correlational selection and the resolution of a heritable throat color polymorphism in a lizard. *Evolution* **55**, 2040-2052
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J.T. (1985) Variation in plumage colour of the Great Tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *J. Zool. , Lond.* **206**, 321-328
- Slotow, R., Alcock, J. & Rothstein, S.I. (1993) Social status signalling in white-crowned sparrows: an experimental test of the social control hypothesis. *Anim. Behav.* **46**, 977-989
- Slotow, R. & Rothstein, S.I. (1995) Importance of dominance status and distance from cover to foraging White-crowned Sparrows: an experimental analysis. *Auk* **112**, 107-117
- Smith, D.G. (1972) The role of the epaulets in the redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) social system. *Behaviour* **41**, 251-268
- Smith, S.M. (1987) Responses of floaters to removal experiments on wintering chickadees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**, 363-367

- Solberg, E.J. & Ringsby, T.H. (1997) Does male badge size signal status in small island populations of house sparrows, *Passer domesticus*? *Ethology* **103**, 177-186
- Studd, M.V. & Robertson, R.J. (1985) Evidence for reliable badges of status in territorial yellow warblers (*Dendroica petechia*). *Anim. Behav.* **33**, 1102-1113
- Sullivan, K.A. (1989) Predation and starvation: age-specific mortality in juvenile juncos. *J. Anim. Ecol.* **58**, 275-286
- Svensson, L. (1992) Identification guide to European Passerines, L.Svensson, Stockholm
- 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
- Török, J., Hegyi, G. & Garamszegi, L.Z. (2003) Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male flycatchers. *Behav. Ecol.* **14**, 382-388
- Trandem, N. & Lampe, H.M. (1993) Foraging theory: Simultaneous encounters and the effect of interference competition and prey size on the choice of food items in the willow tit (*Parus montanus*). *Acta OEcologica* **14**, 101-118
- 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
- Waite, T.A. & Grubb, T.C. (1987) Dominance, foraging and predation risk in the Tufted Titmouse. *Condor* **89**, 936-940
- Wartenberg, D., Ferson, S. & Rohlf, F.J. (1987) Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis. *Am. Nat.* **129**, 434-448
- Watt, D.J. (1986a) A comparative study of status signalling in sparrows (genus *Zonotrichia*). *Anim. Behav.* **34**, 1-15
- Watt, D.J. (1986b) Relationship of plumage variability, size and sex to social dominance in Harris' sparrows. *Anim. Behav.* **34**, 16-27
- 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
- Wilson,J.D. (1992) A re-assessment of the significance of status signalling in populations of wild great tits, *Parus major*. *Anim. Behav.* **43**, 999-1009
- Withers,P.C. (1977a) Measurement of VO_2 , VCO_2 , and evaporative water loss with a flow-through mask. *J. comp. Physiol.* **42**, 120-123
- Withers, P. C. 1977b Measurement of VO_2 , VCO_2 , and evaporative water loss with a flow-through mask. *Journal of Applied Physiology* 42[1], 120-123.
- Witter,M.S. & Swaddle,J.P. (1995) Dominance, competition, and energetic reserves in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Behav. Ecol.* **6**, 343-348
- Wolf,J.B., Brodie,E.D., III & Moore,A.J. (1999) Interacting phenotypes and the evolutionary process.II.Selection resulting from social interactions. *Am. Nat.* **153**, 254-266
- Wolfenbarger,L.L. (1999) Red coloration of male northern cardinals correlates with mate quality and territory quality. *Behav. Ecol.* **10**, 80-90
- Yasukawa,K. (1979) A fair advantage in animal confrontations. *New Scient.* **1**, 366-368
- Yunick,R.P. (1971) A platform trap. *EBBA News* **34**, 122-125
- Zahavi,A. & Zahavi,Av. (1997) *The handicap principle: A missing piece of Darwin's Puzzle*, Oxford Univ. Press, New York
- Zar,J.H. (1984) *Biostatistical analysis*, Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ