

Capítulo 28: SELECCIÓN SEXUAL VERSUS SELECCIÓN NATURAL: EL EJEMPLO DE LA COLA DE LA GOLONDRINA

José Javier Cuervo

ESTACIÓN EXPERIMENTAL DE ZONAS ÁRIDAS. CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS.
General Segura 1, E-04001 Almería, España. E-mail: jcuervo@eeza.csic.es

El desarrollo exagerado de algunos caracteres puede ser debido a la selección sexual, a la selección natural o a ambos procesos actuando en la misma dirección. En el caso de las rectorices (plumas grandes de la cola de las aves) externas alargadas de los machos de golondrina común (*Hirundo rustica*) no está claro cual es el proceso evolutivo implicado. Si la selección sexual favoreciese las colas de mayor longitud, las rectorices externas podrían ser más largas que el óptimo según la selección natural. Esto parece ser así, ya que las hembras prefieren emparejarse con machos de colas largas y la longitud de la cola está directamente relacionada con su coste aerodinámico. También se ha propuesto que la porción apical de las rectorices externas sirve para aumentar la sustentación cuando se realiza un giro, por lo que estas plumas podrían haberse alargado como consecuencia de la selección natural. Sin embargo, queda por determinar qué relación existe entre la longitud de la pluma y su función aerodinámica. Uno de los métodos más eficaces para comprobar qué factores han influido en el alargamiento de la cola de las golondrinas es manipular experimentalmente su longitud, acortando la parte apical de las plumas en 10 mm o menos. Sería aconsejable medir la capacidad de vuelo de cada individuo antes y después de la manipulación.

Introducción

Cualquier variación fenotípica de un carácter que esté relacionada con una variación en el éxito de supervivencia dará lugar a cambios en el valor medio de ese carácter. Este proceso explica satisfactoriamente la evolución de la mayoría de los caracteres y se denomina selección natural (Darwin 1859) (ver Capítulos 5 y 7). Por otro lado, la variación fenotípica de un carácter relacionada con la variación en el éxito de emparejamiento también puede provocar cambios evolutivos. Este proceso se conoce como selección sexual y puede deberse a la selección activa de pareja o a la competencia entre individuos del mismo sexo por el acceso a la reproducción (Darwin 1871) (ver Capítulo 13). En algunos casos las fuerzas selectivas que han afectado a un carácter parecen evidentes, como por ejemplo en las espectaculares colas de los machos de pavo real (*Pavo cristatus*), que son las plumas supracobertoras de la cola enormemente exageradas en longitud. El alargamiento de esas plumas se habría producido gracias a la selección sexual, hasta un cierto punto en el que las ventajas debidas a la selección sexual se igualarían a las desventajas debidas a la selección natural. En este caso la selección natural habría estado operando en sentido contrario a la selección sexual. Sin embargo, no siempre la selección sexual y la selección natural son fuerzas contrapuestas. Puede ocurrir que ambas ejerzan el mismo efecto sobre un determinado carácter, al menos durante una fase del proceso evolutivo, y que sea difícil determinar la responsabilidad de una u otra fuerza en ese proceso. Ponga-

mos el caso del cuello de la jirafa (*Giraffa camelopardalis*). Puede parecer evidente que un cuello de tal longitud se haya desarrollado como consecuencia de la selección natural para poder alcanzar las hojas más altas de las acacias y poder acceder a un alimento vedado a otros ungulados. Sin embargo, la actual morfología de ese cuello no podría entenderse sin tener en cuenta la selección sexual: las luchas entre los machos por el acceso a las hembras han provocado que el cuello, la principal arma de lucha entre machos, se haya desarrollado más que lo que sería esperado para la obtención de alimento (Simmons y Schepers 1996). Sobre otros caracteres, sin embargo, no existe consenso acerca de cuales han sido las fuerzas selectivas que han conformado su evolución. Uno de estos casos son las rectorices (plumas grandes de la cola de las aves) externas de la golondrina común (*Hirundo rustica*). Estas plumas son anormalmente alargadas y ese alargamiento podría haberse debido a la selección sexual, a la selección natural o a ambos procesos conjuntamente. A continuación revisaré las evidencias a favor y en contra de cada proceso selectivo.

La especie objeto de estudio

La siguiente información está basada en mis propias observaciones y en varias fuentes bibliográficas (Cramp 1988, Møller 1994). La golondrina común es una especie de paseriforme de la familia hirundínidos cuya área de distribución durante la época reproductora comprende casi

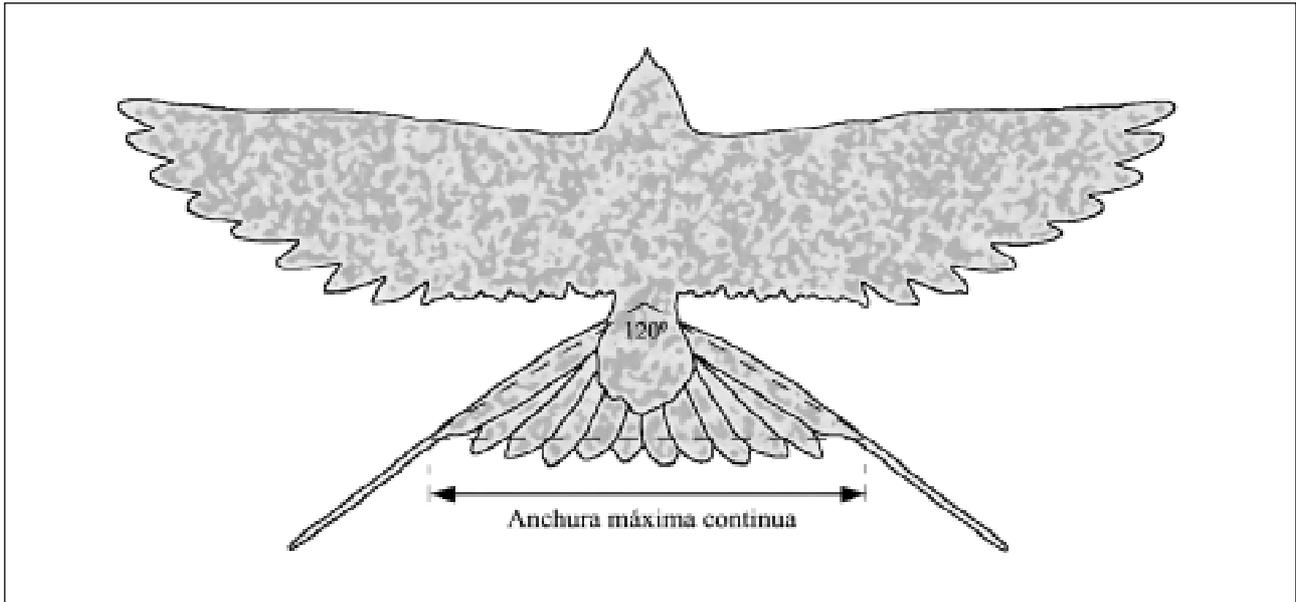


Figura 1. Cola de macho de golondrina. Según la teoría aerodinámica, la resistencia que produce la cola es proporcional a su área, pero la sustentación depende sólo de su anchura máxima continua. La máxima sustentación para una cierta resistencia se consigue con una cola que tiene forma triangular cuando se extiende 120°. Las partes apicales de las rectrices externas, que se encuentran fuera de dicho triángulo, aumentan la resistencia sin proporcionar sustentación, incrementando por tanto los costes de vuelo.

toda la zona templada del hemisferio norte. Pueden distinguirse seis subespecies que presentan pequeñas variaciones morfológicas, pero vamos a referirnos principalmente a la subespecie que se reproduce en Europa (*H. r. rustica*). El dimorfismo sexual es pequeño a excepción de las rectrices externas que son considerablemente más largas en los machos que en las hembras. A su vez, las rectrices externas de las hembras son más largas que las de los juveniles de ambos sexos. Al ser las rectrices externas notablemente más largas que las centrales, la cola de las golondrinas muestra una característica forma ahorquillada. Existen diferencias apreciables entre las distintas poblaciones de golondrinas europeas, siendo los individuos de poblaciones más norteñas generalmente más grandes y con un dimorfismo sexual más acusado en la longitud de las rectrices externas. En las poblaciones del sur de la Península Ibérica el peso medio aproximado es de 18 g, la longitud de las alas 120 mm, la longitud de las rectrices internas 43 mm y la longitud de las rectrices externas 100 mm en los machos y 84 mm en las hembras.

Las primeras golondrinas llegan a sus lugares de reproducción en Europa entre febrero y abril, dependiendo de la latitud, después de haber pasado el invierno en el África subsahariana, donde han realizado su única muda anual. La reproducción se efectúa de forma colonial o semicolonial y casi siempre asociada a construcciones humanas. Generalmente el número de machos en una población sobrepasa al de hembras y el sistema social de emparejamiento es monógamo, aunque se han registrado algunos casos de poliginia. Los nidos se construyen con barro y fragmentos vegetales, formando una copa, y los dos sexos contribuyen a su construcción. La puesta consta normalmente de 4-6 huevos que son incubados durante

dos semanas exclusivamente por la hembra y el número de puestas por estación reproductora varía entre una y tres, dependiendo de la latitud, siendo mayor el número de puestas en el sur. La estancia de los pollos en el nido dura aproximadamente tres semanas y a su alimentación contribuyen tanto machos como hembras. El alimento de las golondrinas está constituido por insectos, fundamentalmente dípteros e himenópteros, que son capturados en vuelo. El tipo de dieta explica la gran importancia que el vuelo y los caracteres morfológicos de los que éste depende tienen para esta especie.

Breves nociones de aerodinámica

Aunque se han propuesto varios modelos aerodinámicos para explicar el vuelo de las aves (por ejemplo Pennycuik (1989)), la mayor parte de ellos no han tenido en cuenta la función de la cola (para una excepción ver Thomas (1996)). Me centraré, por tanto, en explicar la importancia aerodinámica de la cola. Cuando un ave se encuentra en vuelo, su cola experimenta una serie de fuerzas debidas a la viscosidad y a los cambios de presión del aire que la circundan. Estas fuerzas pueden dividirse en fuerzas de sustentación, que son fuerzas perpendiculares a la dirección del flujo de aire, que tenderán a mantener el ave en el aire, y fuerzas de resistencia o arrastre, que son fuerzas de la misma dirección y sentido que el flujo de aire y suponen un coste aerodinámico. Cuanto mayor sea la sustentación y menor la resistencia, menor será la potencia que el ave necesite para volar y, por tanto, menor el gasto energético. Según recientes modelos aerodinámicos (Thomas 1993, Thomas y Balmford 1995),

la resistencia que produce la cola de un ave cuando ésta se encuentra en vuelo es proporcional al área de esa cola, pero la sustentación depende sólo de su anchura máxima continua. Esto quiere decir que la máxima sustentación para una cierta resistencia se produce cuando la cola extendida tiene forma triangular, y cuando una cola de esas características se repliega, presenta una forma de horquilla (Fig. 1). Para conseguir esta forma óptima es necesario que las rectrices externas tengan una longitud un poco más del doble que la longitud de las rectrices centrales y se consigue cuando la cola se abre unos 120° . Cualquier aumento de la longitud de las rectrices externas que exceda esta proporción óptima de dos sobrepasará el punto de anchura máxima continua, aumentando la resistencia de la cola sin aumentar la sustentación y, por tanto, incrementando los costes de vuelo.

Estas consideraciones no explicarían por sí solas la necesidad de la cola para el vuelo de las aves. De hecho, si un ave estuviese seleccionada para conseguir la máxima sustentación para cierta resistencia y volara siempre en línea recta y a una sola velocidad, entonces no necesitaría tener cola, ya que esa máxima proporción se consigue con las alas. Evidentemente el vuelo no es algo tan simple y la cola de las aves tiene una gran importancia, pudiéndose destacar dos funciones aerodinámicas principales (Thomas y Balmford 1995). Por un lado, la cola puede contribuir de una manera importante a la sustentación total. Para una cierta velocidad, las alas sólo pueden generar una cierta cantidad máxima de sustentación, y la cantidad máxima de sustentación que un ave puede generar es muy importante para una serie de movimientos y maniobras que el ave debe efectuar, como por ejemplo la aceleración durante el despegue, los giros o la velocidad mínima de vuelo. Por otro lado, la cola ayuda a mantener la estabilidad y a controlar el ángulo de ataque de las alas, posibilitando a las aves volar a más de una velocidad. Por tanto, las colas actúan como controladores de la estabilidad y como superficies de sustentación para mejorar la maniobrabilidad, la agilidad y el vuelo a baja velocidad. La importancia relativa de estas diferentes funciones determinará la forma y el tamaño óptimo de la cola en cada especie de ave.

La importancia de la selección sexual en la morfología de la cola

Desde que Andersson (1982) mostrara de una manera experimental que las hembras de *Euplectes progne*, un paseriforme africano, preferían emparejarse con machos de cola más larga, muchos estudios han resaltado la importancia de la selección sexual a la hora de explicar las rectrices alargadas de muchas especies de aves (para una revisión de la importancia de la selección sexual en las aves y en otros organismos ver Andersson (1994)). En el caso de la golondrina, como la longitud de las rectrices externas de los machos es más de dos veces la longitud de sus rectrices internas, la teoría aerodinámica predice que la porción apical de las rectrices externas constituirá un

lastre durante el vuelo, creando resistencia sin proporcionar sustentación. Según la hipótesis de la selección sexual, las plumas externas de la cola de los machos serían más largas que el óptimo según la selección natural porque habría una selección sexual direccional a favor de rectrices externas más largas. Las hembras preferirían emparejarse con machos de colas más largas y éstos tendrían un mayor éxito de emparejamiento que se traduciría en un mayor éxito reproductor. Las ventajas que obtienen las hembras al emparejarse con machos de cola más larga pueden ser directas, ya que existe una relación inversa entre longitud de la cola de los machos y su carga parasitaria, o indirectas, ya que los machos de cola más larga pueden transmitir a su descendencia mayor resistencia a los parásitos (para una revisión amplia de los beneficios de la elección de pareja en la golondrina ver Møller (1994)). Por tanto, las rectrices externas serían caracteres sexuales secundarios cuyo coste aerodinámico vendría compensado por los beneficios de la selección sexual. Para demostrar la importancia de la selección sexual en la morfología de estas plumas habría que comprobar (1) que las hembras prefieren emparejarse con machos de colas más largas, (2) que las colas más largas suponen un coste para los individuos que las portan y (3) que las colas más cortas confieren ventajas desde el punto de vista de la selección natural.

En primer lugar se comprobó que existía una preferencia de las hembras a emparejarse con machos de cola más larga. Para ello se manipularon experimentalmente las rectrices externas aumentando o disminuyendo su longitud en 20 mm. y se comprobó que existía un claro efecto de la manipulación en el tiempo que los machos tardaban en emparejarse y en su éxito de emparejamiento (Møller 1988). También se ha comprobado que la manipulación de la longitud de la cola tiene un efecto significativo sobre la paternidad extra-pareja, haciendo así mucho más intensa la selección sexual (Saino et al. 1997c). La longitud de la cola en los machos muestra un efecto similar cuando se estudian individuos sin manipular. Si la longitud de las rectrices externas fuera la óptima según la selección natural, esperaríamos que cualquier manipulación de su longitud, bien sea un aumento o una disminución, acarrearase algún tipo de coste. Por el contrario, si debido a la selección sexual su longitud fuese mayor que ese óptimo, un aumento de la longitud supondría también un deterioro de su capacidad de vuelo, pero un acortamiento, siempre que no fuese excesivo, supondría una ventaja desde el punto de vista aerodinámico, porque acercaría la longitud de las plumas a su óptimo. Existen varias maneras de poder medir si la variación de la longitud de la cola está asociada a algún tipo de coste, pero vamos a fijarnos solamente en aquellas características que están directa o indirectamente relacionadas con costes aerodinámicos, es decir, con un mayor gasto energético o algún tipo de deficiencia en el vuelo.

Una alteración de los costes aerodinámicos tendría consecuencias, por ejemplo, en la obtención de alimento. Se ha comprobado que los machos con la cola experimentalmente alargada proporcionan menos alimento a los

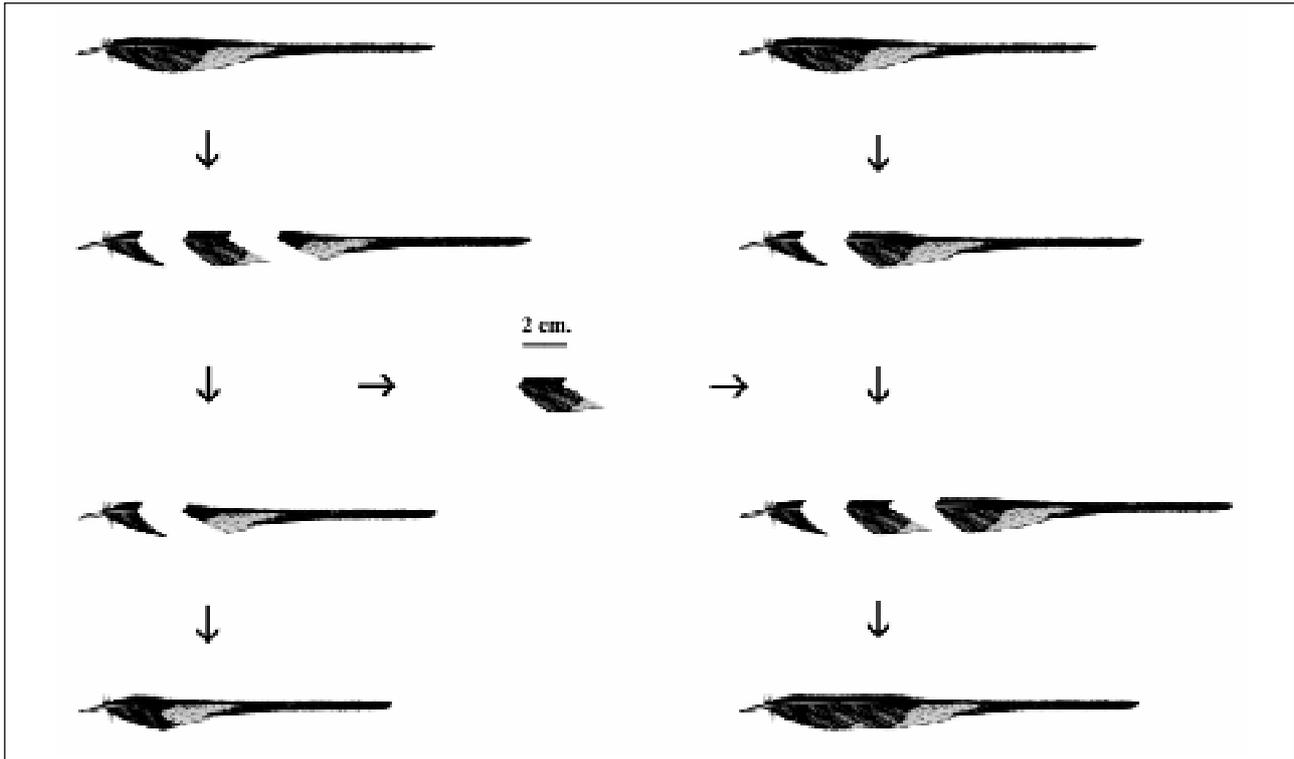


Figura 2. Manipulación de las rectrices externas de la golondrina acortando o alargando en 20 mm la parte basal de las plumas. Por claridad, las plumas se representan aisladas, aunque la manipulación se efectúa realmente con las plumas insertadas al cuerpo.

pollos que los machos con la cola acortada (de Lope y Møller 1993). Sin embargo, este resultado podría deberse a que las hembras realizan una mayor inversión parental cuando están emparejadas con machos más atractivos (Burley 1986). Otro resultado más clarificador sobre los costes de vuelo consiste en que cuanto mayor es la longitud de la cola de los machos, más pequeños son los insectos con los que ceban a los pollos (Møller et al. 1995). Como la captura de insectos grandes es más provechosa en términos energéticos que la de insectos pequeños (Turner 1982) y el único inconveniente para capturar insectos grandes es que son más rápidos y, por tanto, más difíciles de capturar, este resultado parece apoyar la idea de que las rectrices largas suponen un coste aerodinámico que impide la captura de presas de un tamaño óptimo. Otra manera de medir los costes de vuelo es mediante los niveles de hematocrito. Si un individuo tiene que desarrollar una mayor actividad muscular, requerirá un mayor consumo de oxígeno, lo que hará aumentar los niveles de hematocrito. Tanto las observaciones de individuos manipulados como sin manipular indican que cuanto mayor es la longitud de las rectrices externas, mayor es el nivel de hematocrito (Saino et al. 1997a, b).

Existen otras observaciones que, aunque de una manera indirecta, también apoyan la influencia de la selección sexual en la morfología de las rectrices externas de la golondrina, como por ejemplo la reducción de la anchura en la parte apical, que contribuiría a reducir los costes asociados a esas plumas (Møller y Hedenström 1999). Otra prueba indirecta sería el propio dimorfismo sexual en la longitud de las rectrices externas (Hedenström y

Møller 1999), que son más largas en los machos. Sin considerar el efecto de la cola, las hembras presentan mayores costes de vuelo que los machos debido a su peso y envergadura (A. Barbosa, J.J. Cuervo y A.P. Møller, datos no publicados). Por lo tanto, no parece que las rectrices se hayan alargado para reducir los costes de vuelo. También el mayor dimorfismo sexual en las poblaciones del norte de Europa parece apoyar la importancia de la selección sexual: en el sur, con temperaturas más elevadas, los insectos son más difíciles de capturar y los machos no podrían tener unas rectrices externas tan alargadas como en el norte (Barbosa y Møller 1999a). Por último, destacar que en muchas otras especies de aves muy dependientes del vuelo, como la mayoría de hirundínidos, pero también los menos emparentados vencejos o charranes (géneros *Apus* y *Sterna*), la cola tiene forma ahorquillada coincidiendo con las proporciones óptimas establecidas por los modelos aerodinámicos, es decir con rectrices externas proporcionalmente más cortas que los machos de golondrina. Una revisión de las evidencias existentes sobre la influencia de la selección sexual en la morfología de la cola de la golondrina puede encontrarse en Møller et al. (1998).

La función aerodinámica de las rectrices externas

Aunque hemos visto algunas evidencias de que la parte apical de las rectrices externas de los machos de golondrina suponen un coste cuando las aves están en vuelo, otros autores (Norberg 1994) han propuesto que estas

porciones de pluma sí que tienen una función aerodinámica. Concretamente funcionarían como un mecanismo de control para ajustar automáticamente el borde de ataque de la cola cuando ésta sube o baja, teniendo como efecto un aumento de la relación entre sustentación y resistencia. El mecanismo sería similar a los “flaps” de los aviones, piezas móviles que al ser desplegadas aumentan considerablemente la sustentación del aparato. La parte de la cola que genera la mayoría de la sustentación es el borde de ataque, que está formado precisamente por las rectrices externas. El eje de estas plumas está ligeramente curvado hacia atrás, por lo que la parte apical se encuentra detrás del eje de torsión de la pluma en su punto de inserción al cuerpo. Cuando la cola se baja, la resistencia de la parte apical, actuando detrás del eje de torsión, provoca que la pluma gire sobre su eje y que el borde de ataque de la cola se incline hacia delante. Con la modulación correcta del grado de torsión acorde a la curvatura del eje de la pluma y al área de la parte apical, este mecanismo proporciona automáticamente al borde anterior de la cola la inclinación adecuada sea cual sea el ángulo de ataque. La ventaja potencial de este sistema es enorme ya que, según algunos cálculos (Norberg y Thomas, datos no publicados, citado en Evans y Thomas 1997), la sustentación podría aumentar en un 30%. Sin embargo, hay que decir que este mecanismo sólo puede funcionar cuando el ave realiza un giro y la cola se encuentra extendida. En vuelo recto con la cola plegada el extremo de las rectrices externas sólo produce resistencia. Según Norberg (1994) las ventajas aerodinámicas de estas plumas serían mayores que los inconvenientes, por lo que podrían haber evolucionado exclusivamente como consecuencia de la selección natural.

¿Cómo comprobar la función de las rectrices externas?

En los experimentos efectuados por Møller y colaboradores para estudiar la función de las rectrices externas en los machos de golondrina (Møller 1988, 1989, de Lope y Møller 1993, Møller et al. 1995, Saino et al. 1997a), la cola se manipulaba alargándola o acortándola 20 mm. El proceso consistía (ver Fig. 2) en cortar la pluma en un punto de la zona basal para después realizar en el fragmento de pluma separada del cuerpo otro corte a 20 mm del punto anterior, con lo que se obtenía un fragmento de pluma de 20 mm de longitud. Los cortes se efectuaban solamente sobre el raquis (eje córneo de las plumas de las aves), dejando las barbas intactas. Pegando la parte apical a la que permanecía unida al cuerpo, se obtenía una pluma 20 mm más corta que la inicial. En otro individuo se cortaba la rectriz también en la zona basal y el fragmento que habíamos obtenido anteriormente se pegaba entre las partes basal y apical, resultando en consecuencia una pluma 20 mm más larga que la original. Por supuesto, algunos individuos no eran manipulados y servían como control del experimento. Si la forma alargada de las rectrices externas fuese consecuencia de la selección sexual, el alargamiento experimental produciría mayores costes de vuelo, mientras que el acortamiento, siem-

pre que no fuese excesivo, supondría una ventaja al acercar la longitud de la pluma a su óptimo según la selección natural. En cambio, si la forma de estas plumas fuese consecuencia exclusivamente de la selección natural, cualquier modificación de su longitud supondría un coste aerodinámico, e incluso el alargamiento experimental podría mejorar algún componente del vuelo (por ejemplo la maniobrabilidad), tal como Norberg (1994) postula.

Esta forma de manipulación de la cola ha sido objeto de varias críticas. Para empezar, de las observaciones de Norberg (1994) se desprende que toda la cola es un instrumento cuidadosamente armonizado donde las distintas partes han experimentado un proceso de coadaptación y cualquier cambio experimental podría suponer una alteración de las funciones aerodinámicas. Es decir, la manipulación podría destruir la integridad mecánica de las rectrices externas. Otra objeción está relacionada con el hecho de que en las golondrinas es la parte apical la que ha sufrido un alargamiento, mientras que la parte basal es similar a otras especies cercanas. Por lo tanto, para comprobar la función de esa parte apical alargada, debería ser esa parte la que fuese manipulada (Evans y Thomas 1997, Thomas y Rowe 1997). En cambio, en los experimentos de Møller y colaboradores se modificaba la longitud de la parte basal de la pluma, mientras que la parte apical permanecía intacta. El efecto de modificar la longitud de las plumas en su base o en su parte apical podría ser muy distinto, ya que los costes asociados a la manipulación de la cola dependerán de la forma de las plumas, de su área y de la distribución de la masa. Otro inconveniente es que el alargamiento experimental de las rectrices externas no es útil para determinar cuales son las fuerzas evolutivas que han conformado la cola, ya que sean cuales sean esas fuerzas, un alargamiento siempre provocará un aumento de los costes aerodinámicos. La única manipulación informativa en este sentido es el acortamiento: si provoca una mejora en la eficacia de vuelo significará que las plumas son más largas que su óptimo según la selección natural, por lo que la selección sexual tendría que haber operado (Evans y Thomas 1997, Thomas y Rowe 1997).

Møller y colaboradores, sin embargo, defienden la validez de sus experimentos. En primer lugar, no es fácil determinar hasta qué punto la manipulación de las rectrices externas puede estar destruyendo sus propiedades aerodinámicas, aunque la igualdad encontrada entre los individuos con la cola manipulada pero sin variar su longitud y aquellos con la cola sin manipular (Møller 1988, 1989) apoyaría que la integridad aerodinámica de las plumas no ha sido destruida con la manipulación. Por otro lado nos encontramos con que la función aerodinámica de las rectrices externas propuesta por Norberg (1994) se trata sólo de un mecanismo hipotético cuya importancia es de magnitud desconocida. Aún no se ha determinado la relación funcional entre la longitud de la rectriz y el grado de inclinación que puede alcanzar su borde de ataque, por lo que sigue sin conocerse la longitud mínima necesaria para obtener la máxima inclinación (Barbosa y Møller 1999b). Existe la posibilidad de que este mecanismo sea independiente de la longitud de la cola, lo que difícilmente podría explicar el notable alargamiento de las rectrices

externas en la golondrina. También está la cuestión sobre la idoneidad de manipular la parte basal de las plumas. La manipulación experimental tanto de la parte apical como de la parte basal provocará un cambio en las proporciones de la pluma, por lo que la manipulación de cualquiera de las partes puede alterar la función de la cola. La inexistencia de medidas cuantitativas sobre la relación entre la longitud de la parte apical, la longitud de la parte basal y la magnitud del mecanismo propuesto por Norberg (1994), no permite aventurar que un tipo de manipulación sea mejor que otro. En cuanto al hecho de que el alargamiento experimental de las rectrices externas siempre es costoso y de que sólo el acortamiento puede dar información sobre la función de estas plumas, tampoco existe consenso. Barbosa y Møller (1999b) sostienen que el alargamiento sería beneficioso si el mecanismo propuesto por Norberg (1994) estuviera relacionado con la longitud de las plumas y si este carácter estuviese sometido a una presión selectiva direccional. Incluso en el caso de que la selección fuese estabilizante, el alargamiento podría ser beneficioso cuando la longitud original de la cola fuese menor que el óptimo según la selección natural.

Recientes investigaciones (Evans 1998) han mostrado que las consecuencias aerodinámicas de manipular la parte basal o apical de las plumas son muy diferentes, por lo que se reitera la necesidad de manipular la parte apical. Este estudio mostró también que tanto el alargamiento como el acortamiento en 20 mm producía un deterioro en la eficacia de vuelo de las golondrinas, por lo que se concluyó que si las rectrices externas han sido alargadas más allá del óptimo según la selección natural, ese alargamiento debe haber sido menor que 20 mm. En un experimento posterior (Buchanan y Evans 2000) se acortó la parte apical de las rectrices externas en porciones menores y se comprobó que la eficacia de distintos componentes del vuelo mejoraba cuando el acortamiento era menor que 10 mm, pero empeoraba cuando se acortaba más de 10 mm. Por tanto esa longitud de 10 mm sería la que habría sido alargada a causa de la selección sexual y el resto del alargamiento sería debido a la selección natural. En estos experimentos las aves eran filmadas cuando llegaban o salían del nido, momento en el que estaría actuando el mecanismo propuesto por Norberg (1994), ya que las aves giraban con la cola abierta. Sin embargo, no es probable que en estas circunstancias estuviese operando presión selectiva alguna. Además, las golondrinas del grupo control del experimento se consideraron como poseedores de la morfología óptima, lo cual no parece muy apropiado vistos los valores subóptimos que mostraban para algunas variables como la velocidad o la aceleración (Barbosa 1999). Otras críticas al trabajo de Buchanan y Evans (2000) incluyen la falta de estandarización de las condiciones en las que se midieron las variables de vuelo en los distintos individuos y las pocas evidencias de que esos parámetros aerodinámicos tengan realmente consecuencias en su eficacia biológica (Møller y Barbosa 2001). Buchanan y Evans (2001) muestran argumentos para defender la validez de su estudio, y además sus conclusiones vienen apoyadas por experimentos similares realizados en condiciones más estandarizadas (Rowe et al. 2001).

Estos experimentos mostraron que el alargamiento de la cola que podría explicarse por procesos de selección sexual sería de 12 mm aproximadamente. Como alternativa a este tipo de experimentos se ha propuesto la medición de la capacidad de vuelo de las aves antes y después de la manipulación de su cola (Barbosa 1999), lo que podría determinar el efecto real de la manipulación.

Otra manera de entender la importancia relativa de la selección sexual y la selección natural en la evolución de las rectrices externas de las golondrinas es conocer cual fue la presión selectiva que originó el alargamiento de estas plumas en los antecesores de la especie. Con este propósito, varios investigadores han alargado experimentalmente las rectrices externas en otras especies de hirundínidos que no poseen rectrices alargadas, concretamente en el avión común (*Delichon urbica*) y el avión zapador (*Riparia riparia*) y han comprobado las consecuencias de la manipulación. Unos estudios apoyan la idea de la selección natural como causa original del alargamiento de la cola (Park et al. 2000, Rowe et al. 2001) y otros, en cambio, mantienen que la causa fue la selección sexual (Matyjasiak et al. 2000). A pesar de las discrepancias, este procedimiento abre nuevas e interesantes posibilidades de investigación.

Conclusiones

Actualmente la mayoría de investigadores (Møller et al. 1998, Buchanan y Evans 2000, Rowe et al. 2001) están de acuerdo en que la longitud de las rectrices externas de los machos de golondrina común es mayor que el óptimo según la selección natural. Esto significa que la selección sexual ha tenido un efecto muy importante en la evolución de este carácter. En cuanto al alargamiento de las rectrices externas como consecuencia del mecanismo propuesto por Norberg (1994), también es probable (Buchanan y Evans 2000, Rowe et al. 2001), pero las observaciones que lo apoyan son mucho menos claras, al menos mientras no se sepa de qué manera está relacionada la longitud de la pluma con dicho mecanismo. En el caso de que tanto la selección sexual como la natural hayan contribuido al alargamiento de estas plumas, todavía estaría por dirimir cual de los dos mecanismos empezó a actuar antes. Un tema que deliberadamente no he tratado es el de la evolución de las rectrices externas en las hembras de golondrina, ya que ha sido menos estudiado que en los machos. De momento no existe consenso, y mientras unos autores consideran que su longitud corresponde al óptimo aerodinámico (Møller et al. 1998, Hedenström y Møller 1999), para otros serían estructuras alargadas más allá de ese óptimo (Cuervo et al. 1996, Buchanan y Evans 2000, Rowe et al. 2001). Aunque han sido notables los avances en el estudio de los mecanismos evolutivos que han dado forma a la cola de las golondrinas, mucho es lo que todavía queda por saber.

Agradecimientos

Andrés Barbosa amablemente proporcionó información e ideas para la realización de este capítulo.

Bibliografía

- ANDERSSON, M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299: 818-820.
- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- BARBOSA, A. 1999. Tail streamers and flight performance in barn swallows: natural or sexual selection? *Ardeola* 46: 101-104.
- BARBOSA, A. y MØLLER, A.P. 1999a. Aerodynamic costs of long tails in male barn swallows *Hirundo rustica* and the evolution of sexual size dimorphism. *Behav. Ecol.* 10: 128-135.
- BARBOSA, A. y MØLLER, A.P. 1999b. Sexual selection and tail streamers in the barn swallow: appropriate tests of the function of size-dimorphic long tails. *Behav. Ecol.* 10: 112-114.
- BUCHANAN, K.L. y EVANS, M.R. 2000. The effect of tail streamer length on aerodynamic performance in the barn swallow. *Behav. Ecol.* 11: 228-238.
- BUCHANAN, K.L. y EVANS, M.R. 2001. Flight, fitness, and sexual selection: a response. *Behav. Ecol.* 12: 513-515.
- BURLEY, N. 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *Am. Nat.* 127: 415-445.
- CRAMP, S. (ed.) 1988. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Vol 5. Oxford University Press, Oxford.
- CUERVO, J.J., DE LOPE, F. y MØLLER, A.P. 1996. The function of long tails in female barn swallows (*Hirundo rustica*): an experimental study. *Behav. Ecol.* 7: 132-136.
- DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, Londres.
- DARWIN, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, Londres.
- DE LOPE, F. y MØLLER, A.P. 1993. Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution* 47: 1152-1160.
- EVANS, M.R. 1998. Selection on swallow tail streamers. *Nature* 394: 233-234.
- EVANS, M.R. y THOMAS, A.L.R. 1997. Testing the functional significance of tail streamers. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 211-217.
- HEDENSTRÖM, A. y MØLLER, A.P. 1999. Length of tail streamers in barn swallows. *Nature* 397: 115.
- MATYJASIAK, P., JABLONSKI, P.G., OLEJNICZAK, I. y BONIECKI, P. 2000. Imitating the initial evolutionary stage of a tail ornament. *Evolution* 54: 704-711.
- MØLLER, A.P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640-642.
- MØLLER, A.P. 1989. Viability costs of male tail ornaments in a swallow. *Nature* 339: 132-135.
- MØLLER, A.P. 1994. *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER, A.P. y BARBOSA, A. 2001. Flight, fitness and sexual selection. *Behav. Ecol.* 12: 511-512.
- MØLLER, A.P., BARBOSA, A., CUERVO, J.J., DE LOPE, F., MERINO, S. y SAINO, N. 1998. Sexual selection and tail streamers in the barn swallow. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 409-414.
- MØLLER, A.P., DE LOPE, F. y LÓPEZ-CABALLERO, J.M. 1995. Foraging costs of a tail ornament: experimental evidence from two populations of barn swallows *Hirundo rustica* with different degrees of sexual size dimorphism. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 289-295.
- MØLLER, A.P. y HEDENSTRÖM, A. 1999. Comparative evidence for costs of secondary sexual characters: adaptive vane emargination of ornamented feathers in birds. *J. Evol. Biol.* 12: 296-305.
- NORBERG, R.Å. 1994. Swallow tail streamer is a mechanical device for self-deflection of tail leading edge, enhancing aerodynamic efficiency and flight manoeuvrability. *Proc. R. Soc. Lond. B* 257: 227-233.
- PARK, K.J., EVANS, M.R. y BUCHANAN, K.L. 2000. Assessing the aerodynamic effects of tail elongations in the house martin (*Delichon urbica*): implications for the initial selection pressures in hirundines. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 364-372.
- PENNYCUICK, C.J. 1989. *Bird flight performance: a practical calculation manual*. Oxford University Press, Oxford.
- ROWE, L.W., EVANS, M.R. y BUCHANAN, K.L. 2001. The function and evolution of the tail streamer in hirundines. *Behav. Ecol.* 12: 157-163.
- SAINO, N., CUERVO, J.J., KRIVACEK, M., DE LOPE, F. y MØLLER, A.P. 1997a. Experimental manipulation of tail ornament size affects the hematocrit of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Oecologia* 110: 186-190.
- SAINO, N., CUERVO, J.J., NINNI, P., DE LOPE, F. y MØLLER, A.P. 1997b. Haematocrit correlates with tail ornament size in three populations of barn swallow (*Hirundo rustica*). *Funct. Ecol.* 11: 604-610.
- SAINO, N., PRIMMER, C.R., ELLEGREN, H. y MØLLER, A.P. 1997c. An experimental study of paternity and tail ornamentation in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution* 51: 562-570.
- SIMMONS, R.E. y SCHEEPERS, L. 1996. Winning by the neck: sexual selection in the evolution of giraffe. *Am. Nat.* 148: 771-786.
- THOMAS, A.L.R. 1993. On the aerodynamics of birds' tails. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 340: 361-380.
- THOMAS, A.L.R. 1996. The flight of birds that have wings and a tail: variable geometry expands the envelope of flight performance. *J. Theor. Biol.* 183: 237-245.
- THOMAS, A.L.R. y BALMFORD, A. 1995. How natural selection shapes birds' tails. *Am. Nat.* 146: 848-868.
- THOMAS, A.L.R. y ROWE, L. 1997. Experimental tests on tail elongation and sexual selection in swallows (*Hirundo rustica*) do not affect the tail streamer and cannot test its function. *Behav. Ecol.* 8: 580-581.
- TURNER, A.K. 1982. Optimal foraging by the swallow (*Hirundo rustica*, L.): prey size selection. *Anim. Behav.* 30: 862-872.

Lecturas recomendadas

- (1) MØLLER, A.P. 1994. *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University Press, Oxford. Amplia revisión del tema de la selección sexual tomando como especie modelo la golondrina común. Se enfatiza la importancia que los procesos de selección sexual y la presencia de caracteres sexuales secundarios tienen sobre casi todos los aspectos de la vida de los animales.
- (2) NORBERG, R.Å. 1994. *Swallow tail streamer is a mechanical device for self-deflection of tail leading edge, enhancing aerodynamic efficiency and flight manoeuvrability*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 257: 227-233. La parte apical de las rectrices externas de las golondrinas contribuye a mejorar la maniobrabilidad, por lo que la evolución de esos caracteres podría explicarse por procesos de selección natural.
- (3) EVANS, M.R. y THOMAS, A.L.R. 1997. *Testing the functional significance of tail streamers*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 211-217. Se discuten las consecuencias aerodinámicas de diferentes tipos de manipulación de las rectrices externas en la golondrina y se muestra que el efecto de la selección sexual y la selección natural sólo puede distinguirse acortando estas plumas y comprobando la eficiencia de vuelo durante los giros.
- (4) MØLLER, A.P., BARBOSA, A., CUERVO, J.J., DE LOPE, F., MERINO, S. y SAINO, N. 1998. *Sexual selection and tail streamers in the barn swallow*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 409-414. Revisión de todas las evidencias que apoyan la importancia de la selección sexual en la evolución de las rectrices externas de la golondrina.
- (5) BUCHANAN, K.L. y EVANS, M.R. 2000. *The effect of tail streamer length on aerodynamic performance in the barn swallow*. *Behav. Ecol.* 11: 228-238. Estudiando la eficiencia de varios componentes del vuelo en golondrinas con las rectrices externas acortadas se muestra que la selección sexual ha alargado estas plumas unos 10 mm más allá del óptimo aerodinámico.