

Comunicación

TOMÁS REDONDO Y GREGORIO MORENO-RUEDA

9.1. Señales comunicativas

Gran parte de la exuberancia y diversidad que tanto nos llaman la atención en la naturaleza tienen su origen en lo que denominamos señales. El color y olor de las flores, el canto de los pájaros, las danzas y diseños de los peces en un arrecife... Mediante la emisión de señales, estos organismos consiguen que otros organismos actúen como a ellos les conviene: los insectos acuden a la flor a recoger y depositar polen, las hembras cercanas entran en fase reproductiva y los competidores vecinos se mantienen fuera de las fronteras del territorio. Los organismos receptores toman decisiones apropiadas (aterrizar o no en esa flor, etc.) utilizando la información que les aportan las señales de los emisores (p. ej. “es una flor con néctar” o “la frontera llega hasta aquí”). A este proceso interactivo lo denominamos comunicación.

Continuamente, los animales deben tomar decisiones con arreglo a las condiciones del ambiente. Pero a menudo esas condiciones no pueden ser observadas directamente, o bien tratar de hacerlo es peligroso, o está sujeto a error. En tales casos, el animal debe recurrir a fuentes secundarias de información. Por ejemplo, aproximarse mucho para estimar la capacidad de lucha de un competidor puede ser arriesgado. Existen fuentes secundarias de información que otro animal puede utilizar y que están relacionadas con la capacidad de lucha. La silueta del cuerpo en relación a otros objetos distantes, o el tamaño de la madriguera en la que vive un animal, permiten que otro estime su tamaño corporal sin necesidad de acercarse al propietario, y el tamaño corporal es un buen predictor de la capacidad de lucha. Estos caracteres son indicios, pero no son señales: el propietario se beneficia igual de tener silueta, un gran tamaño o una madriguera grande tanto si un receptor usa el indicio como si no (Maynard Smith y Harper 2003).

Una señal es cualquier acto o estructura generado por un animal (emisor) que modifica el comportamiento de otro organismo (receptor) y que es eficaz precisamente porque el receptor responde en la manera en que lo hace. Inseminar a una hembra forzándola a copular claramente modifica el comportamiento de la hembra en beneficio del violador pero no es una señal, es simple coacción. Es decir,

EN: CARRANZA, J. (ed.). *Etología adaptativa: El comportamiento como producto de la selección natural*. UCOPress y Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Córdoba, pp. 301-335. 2016.

en general, los receptores también se han beneficiado de responder a la señal en la forma en que lo hacen y esta respuesta coadaptada de los receptores, que es el efecto que beneficia al emisor, ha favorecido que la señal evolucione.

La comunicación es un proceso sujeto a selección natural y, como tal, puede ser abordado desde una perspectiva económica donde emisor y receptor tratan de maximizar sus ganancias de fitness como resultado de la interacción (Cuadro 9.1). Estas ganancias (la función de la comunicación) no siempre serán máximas debido a que el diseño de las señales impondrá limitaciones y costes, pero sí se espera que la selección favorezca un balance óptimo entre diseño y función. Este óptimo no tiene por qué favorecer a ambas partes (emisor y receptor) por igual. Es más, el uso de señales ni siquiera tiene por qué resultar en un incremento positivo de fitness para ambos (aunque a menudo sí lo hará). Bajo determinadas condiciones, la selección natural puede favorecer sistemas donde el receptor no gana nada (o pierde) al responder a señales (engaño o manipulación) o donde el emisor no se beneficie en absoluto de que un receptor responda a la señal (receptores no deseados que interceptan la señal o figonean).

El modelo del Cuadro 9.1 resume en esencia las tres preguntas que debemos contestar a la hora de abordar un sistema comunicativo (Searcy y Nowicki 2005): 1) ¿Responden los receptores a las señales? (es decir, el Valor de la Información para los emisores); 2) ¿Son las señales fiables? (es decir, el Valor de la Información para los receptores); y 3) ¿Cuál es el mecanismo que mantiene la fiabilidad y estabilidad del sistema?

9.2. Producción de señales

Para que exista comunicación, el emisor debe producir una señal, que debe transmitirse hasta el receptor, que debe captarla como un estímulo y responder en consonancia. El objetivo del emisor es modificar el comportamiento del receptor, de manera que, para que haya una comunicación efectiva, el emisor debe transmitir la señal en un canal comunicativo que el receptor sea capaz de «sintonizar». En este sentido, la inmensa mayoría de las señales que producen los animales se encuentran dentro de cuatro canales de comunicación: visual, acústico, químico y táctil. Algunos animales muestran comunicación eléctrica y/o hidrodinámica, pero dado que el uso de estos canales de comunicación es muy limitado, no se discutirá aquí (véase Bradbury y Vehrencamp 2011a).

9.2.1. Producción de señales para el canal visual

Una señal se compone de un comportamiento o una estructura. La mayoría de las estructuras que actúan como señales utilizan el canal visual (como excepciones estarían las marcas olfativas, que se verán más adelante). Normalmente, cuando se trata de una estructura visual (p. ej. una estructura anatómica como es un penacho de plumas), su exposición como señal va acompañada de una serie de movimientos de exhibición. Por ejemplo, las extravagantes coberteras caudales que forman la «cola» del pavo real (*Pavo cristatus*) son una estructura

comunicativa, pero realmente solo actúan como señal cuando el pavo levanta la cola en forma de abanico y la agita. En otros casos, la comunicación visual puede carecer de estructuras especializadas, como cuando un perro enseña los dientes en señal de amenaza.

Estructuras como señales visuales

Cuando la señal se compone de una estructura anatómica, la producción de la señal implica, en un primer paso, el desarrollo de dicha estructura. Una vez finalizado el desarrollo de estas estructuras comunicativas, puede ocurrir que no sufran modificaciones importantes, en cuyo caso, estas señales indicarían una cualidad que poseía el emisor en el momento en que se formaron, no en el momento actual. Por ejemplo, las hembras de golondrina (*Hirundo rustica*) prefieren machos con colas (rectrices externas) más largas (Møller 1988), pero el tamaño de la cola está determinado, en parte, por el número de ácaros parásitos que tenía el macho durante el periodo de muda, el año anterior (Møller 1990). Así, pues, el tamaño de la cola es un indicador de la carga parasitaria que sufrió el macho en el pasado.

En este sentido, en muchas señales cobra importancia el grado de asimetría fluctuante. La asimetría fluctuante implica ligeras desviaciones del plano de simetría bilateral en las estructuras de los organismos. Cuando un animal con simetría bilateral sufre estrés durante su desarrollo el programa genético se ve alterado (Parsons 1990). De este modo, el nivel de asimetría fluctuante de una estructura es un indicador del estrés sufrido durante el desarrollo de dicha estructura. Cuando esto se aplica a una estructura que actúa como señal, la asimetría puede informar sobre las condiciones del organismo cuando la produjo. Volviendo al ejemplo de las golondrinas, las hembras no solo prefieren machos con colas más largas, sino también con colas más simétricas (Møller 1992). Tanto la longitud como la simetría de la cola (pero no la cola *per se*) son señales que indican la calidad del macho en el momento en que la cola creció.

Algunas señales visuales pueden ser estructuras externas al propio cuerpo del animal. Por ejemplo, las aves pergoleras (familia Ptilonorhynchidae) construyen instalaciones complejas modificando la vegetación y adornándola con plumas o frutos de colores (Borgia 1995). Las hembras de estos pájaros copulan con aquellos machos que construyen las estructuras más llamativas y originales. En otros casos, estructuras que los animales crean para otros propósitos han evolucionado para tener una función comunicativa. Los alcaudones (familia Laniidae) empalan a sus presas en arbustos. Este comportamiento, que se inició para almacenar alimento, se ha convertido en una señal para las hembras, al indicar la calidad del macho como cazador y/o la cantidad de presas disponibles en su territorio (Yosef y Pinshow 1989).

Producción de señales basadas en la coloración

El color constituye básicamente un conjunto de ondas electromagnéticas que provienen del Sol y que se reflejan en la estructura. La luz está compuesta por

varias radiaciones de distinta longitud de onda. La estructura «coloreada» absorberá la luz con determinadas longitudes de onda, reflejando parte del espectro luminoso. Esa parte de luz que refleja, con una determinada longitud de onda, es la que constituye el color propio de la señal (Fig. 9.1). Este proceso se consigue mediante el uso de pigmentos o mediante una disposición particular de las capas de tegumento (lo que se conoce como colores estructurales). El color producido (en realidad reflejado) por la señal se compone de determinadas características, como son el brillo, que es la intensidad de luz reflejada; el tono, que es la longitud de onda dominante en el espectro de luz reflejado (el color propiamente dicho); y la saturación, que se refiere a la pureza del tono dominante (más detalles en Senar 2004).

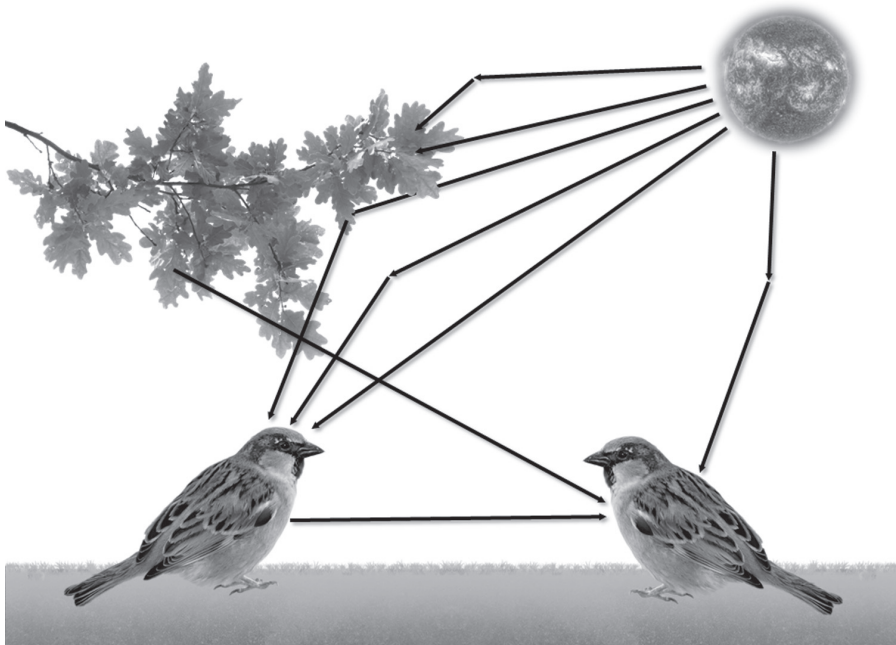


Figura 9.1. Flujo del espectro lumínico en las señales basadas en colores. El espectro de luz solar que llega al emisor está determinado por el ambiente, que influye en la luz solar mediante la reverberación, refracción y reflexión de la luz. En el emisor, parte de ese espectro de luz ambiental se absorbe, y otra parte se refleja, dando lugar al espectro de luz emitido. Ese espectro de luz llega al receptor tras atravesar de nuevo el medio, donde sufre refracción y reflexión. Del espectro final que llega al receptor, el receptor capta solo una parte del espectro, en función de su capacidad visual en función de su capacidad visual, y que constituirá la señal propiamente dicha. (Figura realizada por Manuel Pizarro.)

Los pigmentos son moléculas que absorben selectivamente determinadas longitudes de onda de la luz entrante, y por tanto, reflejan de forma selectiva otras longitudes de onda. Un grupo de pigmentos son los carotenoides, responsables, normalmente, de señales de color amarillo-naranja-rojo. Se trata de una familia de pigmentos producidos por las plantas que los animales no pueden sintetizar, de manera que los consiguen a través de la dieta. Otro de los pigmentos más usados

es la melanina, sintetizada por los animales con funciones fotoprotectoras y antioxidantes, además de producir señales principalmente de color negro. Existen otros pigmentos que los animales utilizan para la comunicación en menor medida (véase Hill y McGraw 2006). Por otro lado, coloraciones como el blanco, la mayoría de los colores azules, violetas o ultravioleta, así como los colores iridiscentes (en los que el color cambia según el ángulo de incidencia de la luz), no son producidos por pigmentos, sino por una disposición particular de los tegumentos, que dan lugar a una determinada refracción de la luz (más detalles en Prum 2006).

Cuando se trata de manchas de colores en estructuras epidérmicas muertas (exoesqueletos, pelo, plumas, etc.), al igual que hemos visto para la cola de las golondrinas, la señal es indicativa del estado del emisor en el momento de producirla. Por ejemplo, los machos de verdicillo (*Serinus serinus*) poseen una coloración mucho más amarillenta que las hembras en rostro y pecho. En esta especie, el brillo del plumaje se ve afectado por la cantidad de ácaros de las plumas que tenía el macho durante el crecimiento de dicho plumaje, de modo que los machos más parasitados desarrollan plumajes menos atractivos para las hembras (Figueroa *et al.* 2003).

Aun así, los animales pueden modificar el color de estructuras muertas, como las plumas, mediante sustancias llamadas «cosméticos» (Delhey *et al.* 2007). Por ejemplo, los machos de pinzón mejicano (*Carpodacus mexicanus*) poseen una coloración rojiza, que actúa como una señal de calidad, y es usada por las hembras para aparearse (Hill 1991). El color rojo indica el estado de salud de los machos durante la muda (Thompson *et al.* 1997), pero además puede modificarse mediante la secreción de la glándula uropigial (López-Rull *et al.* 2010). De esta forma, la señal no solo indica la calidad del emisor en el pasado, sino también su calidad actual, ya que cuanto mejor es la salud de los individuos, mayor es la secreción producida por la glándula uropigial (Moreno-Rueda 2014). Algunos animales llegan a usar como cosmético elementos del medio, como el quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*), que utiliza arcillas férricas para adquirir coloración cobriza (Negro *et al.* 1999).

En tegumentos blandos, no obstante, la coloración puede cambiar según el estado del emisor, de manera que comunica cualidades propias del momento en que las señales son percibidas por el receptor. Tal es el caso del color del pico del mirlo (*Turdus merula*). El macho de mirlo posee un pico de una coloración anaranjada producida por carotenoides. Ya que los carotenoides se emplean en el sistema inmune y como antioxidantes (Costantini 2014), solo los mirlos con un buen estado de salud pueden depositar elevadas cantidades de carotenoides en el pico. Aquellos que están enfermos necesitan usar sus carotenoides en el sistema inmune o como antioxidantes. Faivre *et al.* (2003) simularon una infección en machos de mirlo con un antígeno inocuo. El resultado fue que el pico de los machos «enfermos» palideció, ya que los carotenoides que coloreaban el pico se movilizaron para combatir el antígeno inoculado. Esto indica que el color del pico del mirlo informa sobre la salud del animal en el momento actual (ver Capítulo 15).

La variación de la coloración de la piel puede llegar a ser muy rápida, como ocurre cuando la coloración está determinada por la sangre y se modifica el flujo

sanguíneo. Los pollos de canario (*Serinus canaria*) indican su nivel de hambre mediante el color de la boca. Cuando tienen hambre, aumentan el flujo de sangre en el paladar, que se vuelve más rojo (Kilner 1997). Otro medio para cambiar la coloración consiste en los cromatóforos. En los vertebrados, los cromatóforos son células dendríticas con los pigmentos incluidos en orgánulos, que se movilizan por acción del citoesqueleto. Cuando los pigmentos se dispersan por la célula, el animal parece coloreado, mientras que cuando están en el centro, parece que falta el color (p. ej. Cuadrado 2000). En los cefalópodos, los cromatóforos consisten en una serie de músculos unidos al paquete celular que contiene los pigmentos. Respondiendo a impulsos nerviosos, los músculos estiran o contraen el paquete celular, provocando el mismo efecto que se ha descrito para vertebrados (Loi *et al.* 1996).

Un caso llamativo es el color verde-azulado presente en los huevos de varias aves, que actúa como una señal de las hembras dirigida a los machos (Moreno y Osorno 2003). El pigmento que colorea estos huevos (biliverdina) tiene propiedades antioxidantes, por lo que solo hembras en buen estado pueden depositar abundante pigmento en los huevos. De este modo, las hembras indican su salud a los machos, y los machos responden invirtiendo más recursos cuando están emparejados con hembras sanas (Moreno *et al.* 2005).

Algunos organismos emiten luz sin intervención de una fuente externa (bioluminiscencia). Nótese que la producción de color que se ha descrito hasta ahora implica que el organismo no emite luz, sino que se limita a reflejar parte de la luz que le llega. La bioluminiscencia, por tanto, ocurre cuando no hay una fuente de luz externa, como en fondos marinos o durante la noche. La luz es producida por un conjunto de pigmentos (luciferina) cuando se metabolizan por la enzima luciferasa, liberando un fotón. Se trata de un mecanismo de señalización muy costoso en términos de energía, muy limitado en el reino animal y que suele implicar a bacterias simbiotas (Widder 2010).

Exhibiciones posturales

Muchas señales visuales, la mayoría probablemente, no llevan asociada la exhibición de ninguna estructura comunicativa. Por ejemplo, cuando levantamos la mano para saludar, cuando dos lobos adoptan posturas amenazadoras, o cuando dos somormujos realizan su baile nupcial corriendo juntos sobre el agua. En este tipo de señales, la producción de la señal consiste simplemente en la ejecución del comportamiento ritual, donde cobra especial importancia la coordinación psicomotora del emisor. Las exhibiciones posturales permiten un grado enorme de variabilidad, tanto en señales discretas distintas como en señales continuas graduales (p. ej. Figs. 12.11 y 12.15 en Redondo 1994a), y por tanto sistemas de codificación muy ricos y complejos.

9.2.2. Producción de señales para el canal acústico

El sonido consiste en perturbaciones periódicas de presión en un fluido (aire o agua). En general, los tetrápodos producen sonido mediante vocalizaciones,

haciendo pasar el aire de los pulmones a presión a través de unas membranas que hacen que el aire vibre de una forma determinada (como nuestras cuerdas vocales) y modificándolo posteriormente mediante órganos fonadores. No obstante, muchos animales generan sonido chocando o rozando diferentes partes del cuerpo entre sí o con algún elemento del medio. La cacatúa enlutada (*Probosciger aterrimus*) utiliza herramientas para generar el sonido, golpeando ramas contra los troncos (Wood 1984). Los plecópteros, por ejemplo, envían señales sexuales golpeando con su abdomen las ramas y piedras sobre los que se encuentran (Tierno de Figueroa *et al.* 2011), y varios animales de vida anfibia provocan vibraciones en la superficie del agua para comunicarse, como los heterópteros de la familia Gerridae (Wilcox 1995).

9.2.3. Producción de señales para el canal químico

Las señales químicas consisten en moléculas (las feromonas) que se emiten al exterior, producidas por glándulas secretoras exocrinas y que normalmente son sintetizadas por los organismos (Wyatt 2003; Müller-Schwarze 2006). En general, se trata de señales grasas, por tanto energéticamente costosas, por lo que pueden indicar diferentes aspectos del emisor. Por ejemplo, solo los machos sanos de lagartija colilarga (*Psammotromus algirus*) pueden producir las señales químicas más costosas de sintetizar (Martín *et al.* 2008).

No obstante, en muchas ocasiones las señales químicas provienen de elementos obtenidos en la dieta. Los machos de lacértidos producen feromonas que incluyen un precursor de la vitamina D, que son usadas por las hembras para decidir con qué macho aparearse (Martín y López 2006a). Los animales no pueden sintetizar vitamina D, que se obtiene de la dieta. Esta vitamina tiene importantes funciones fisiológicas, por lo que solo los machos sanos pueden invertir precursores de esta vitamina como feromonas. De este modo, los machos enfermos producen señales menos atractivas para las hembras (López *et al.* 2009).

El olor, además, puede indicar cualidades genéticas del emisor. Tal es el caso del Complejo Mayor de Histocompatibilidad (MHC, de Major Histocompatibility Complex). Este complejo de genes está determinado por unos 50 loci que codifican la síntesis de sendas proteínas de membrana. Dichas proteínas actúan en el sistema de reconocimiento de cuerpos extraños dentro del organismo, como virus y bacterias. Por tanto, una mayor diversidad del MHC implica resistencia contra un mayor número de patógenos (no obstante, excesiva diversidad del MHC puede provocar enfermedades autoinmunes). Los vertebrados comunican qué alelos poseen del MHC a través de su olor, lo que se usa en procesos de reconocimiento de parientes y en elección de pareja. A una hembra con unos alelos determinados del MHC le conviene aparearse con machos con alelos distintos a los suyos, de manera que sus hijos hereden una mayor resistencia contra parásitos (Reusch *et al.* 2001). Incluso los humanos utilizan el olor para, de forma inconsciente, elegir a una pareja con alelos del MHC complementarios (Wedekind *et al.* 1995). El olor se produce porque las proteínas codificadas por el MHC se degradan dando lugar a sustancias volátiles que actúan como indicios (Penn y Potts 1998a, Restrepo *et al.* 2006, Spehr *et al.* 2006).

En muchos casos, el animal produce determinadas sustancias que son metabolizadas por bacterias, que dan lugar al compuesto químico final que actúa como señal. Por ejemplo, si se elimina experimentalmente la flora bacteriana de la vagina de ratas (*Rattus norvegicus*), éstas dejan de ser atractivas para los machos (Merx *et al.* 1988).

Aparte de glándulas exocrinas, muchos animales también envían señales a través de los productos de desecho (heces y orina), especialmente los mamíferos. Las heces y la orina pueden contener información sobre cualidades del emisor. Por ejemplo, los productos de la degradación de las hormonas esteroideas se eliminan por la orina, de manera que un receptor puede reconocer el sexo y posiblemente el estatus de dominancia del emisor solo oliendo su orina (Barja *et al.* 2008).

9.2.4. Producción de señales para el canal táctil

Este tipo de señales están ampliamente extendidas en el reino animal, si bien suelen pasar desapercibidas ya que son poco conspicuas. Las señales táctiles suelen componerse de vibraciones, roces, o empujones del emisor hacia un receptor con el que entra en contacto. Por ejemplo, cuando dos ciervos macho (*Cervus elaphus*) entrecruzan su cornamenta y entran en estrecho contacto, se empujan intentando comunicar su fuerza el uno al otro. Dichos empujones pueden ser considerados como señales, donde la intensidad del empujón está directamente relacionada con la fuerza física y la disposición a atacar por parte del emisor (Clutton-Brock *et al.* 1979). Del mismo modo, las larvas del escarabajo *Nicrophorus vespilloides* señalan su grado de hambre a sus progenitores rozando sus apéndices bucales con sus propios apéndices (Smiseth y Parker 2008). Los pollos de gaviota suelen picotear un punto coloreado en el pico de los padres para solicitar alimento, señal a la que responden los padres regurgitando parte de la comida que llevan en el buche (Iacovides y Evans 1998).

9.3. Transmisión de señales

El canal que utilizarán las diferentes especies para comunicarse dependerá en gran parte de factores filogenéticos (Ord y Garcia-Porta 2012); esto es, qué tipo de señal puede producir el emisor y qué tipo de señal puede captar el receptor. Pero además, la señal debe transmitirse de forma eficaz entre el emisor y el receptor. En el proceso de transmisión actuarán principalmente elementos físicos del medio, que contribuirán a moldear el diseño más eficaz para cada tipo de señal (Tabla 12.1 en Redondo 1994a).

9.3.1. Transmisión de señales por el canal visual

En la comunicación basada en la coloración interviene, en primer lugar, la disponibilidad de luz ambiental. Ese factor depende de aspectos tales como el momento del día, la profundidad en el medio acuático, la presencia de nubes, el grado de polución ambiental, etc., que determinarán qué tipo y cantidad de luz

llega al animal. Una vez que la luz llega a la señal, parte de la luz se absorbe y otra parte se refleja dando lugar a un espectro de luz con una determinada distribución de longitudes de onda. Ese espectro de luz reflejado debe atravesar de nuevo el ambiente, en el que volverá a encontrarse con una serie de obstáculos, que provocarán cambios en el espectro que finalmente llega al receptor (Fig. 9.1). Como resultado, el espectro de luz que llega al receptor diferirá del emitido (Endler 1990).

Por tanto, un aspecto primordial en la transmisión del color es el ambiente en el que los emisores transmiten su señal. Por ejemplo, la coloración de la boca de los pollos de aves nidícolas está fuertemente influenciada por la estructura del nido (Avilés *et al.* 2008). En nidos más oscuros, los pollos tienen coloraciones más claras y llamativas en la boca para que los padres puedan verlos con más facilidad (Kilner y Davies 1998). También, las aves del género *Phylloscopus* tienen coloraciones más brillantes y llamativas cuando viven en zonas más oscuras del bosque (Marchetti 1993).

Los depredadores son un importante factor evolutivo que afecta a la transmisión de la señal. Para que la transmisión sea eficaz, es necesario que el emisor muestre la señal al receptor en una forma que este último pueda verla, normalmente en medios abiertos y bien iluminados. Eso implica que los emisores quedarán expuestos a depredadores o parásitos que pueden interceptar la señal (Zuk y Kolluru 1998). De este modo, la presión de depredación favorece señales menos conspicuas. Por ejemplo, los gupis (*Poecilia reticulata*) cortejan menos y muestran menos las señales más vistosas cuando hay más luz y mayor riesgo de depredación (Endler 1987). De hecho, los depredadores son una fuerza selectiva que favorece coloraciones menos llamativas en esta especie (Endler 1980), por tanto, haciendo la transmisión de la señal menos eficaz.

No obstante, muchas señales visuales han evolucionado para evitar este problema, de manera que los emisores pueden mostrar la señal de color solo en las circunstancias adecuadas (lo que se denomina señal dinámica, Hill *et al.* 1999). Por ejemplo, los lagartos *Anolis* señalizan mediante una papada coloreada. Dicha papada permanece normalmente plegada y no visible. Solo cuando se encuentran con un congénere al que quieren transmitir la señal extienden la papada mostrando su color (Evans 1938). De igual forma, los lagartos suelen tener coloraciones dorsales crípticas, mientras que sus coloraciones ventrales son muy llamativas (Pérez i de Lanuza 2012).

9.3.2. Transmisión de señales por el canal acústico

El sonido se propaga en forma de onda. La velocidad a la que la onda se transmite depende de la rigidez del medio. Un medio muy flexible (poco rígido) responde a la energía de la onda modificando su forma, en lugar de transmitir la onda. Por este motivo, cuando más rígido es un medio, mejor se transmite una onda. No obstante, cuanto más denso es el medio, más energía se necesita para moverlo, ya que la onda debe afectar a un mayor número de partículas. Por eso, aunque el aire es el medio en el que el sonido es más lento, la mayoría de las señales acústicas que usan los animales se transmiten por el aire.

La generación del sonido necesita energía, pero esta energía se va perdiendo conforme el sonido avanza en el medio por varios motivos. En primer lugar, ya que el sonido se transmite como una onda, cada vez afecta a capas del medio de mayor tamaño. Pensemos en la onda que genera en el agua una piedra que lancemos. El radio de las ondas es cada vez mayor, lo que implica que, aunque la energía se mantenga constante a lo largo de la transmisión, esta se diluirá en ondas mayores. La superficie del agua es bidimensional, pero en superficies tridimensionales (un sonido que se transmite por el interior del agua o en el aire) la atenuación es incluso más acusada ya que en lugar de círculos concéntricos la onda formaría esferas concéntricas. Además de este efecto de dilución de la presión del sonido, también se pierde energía que se transforma en calor al colisionar las moléculas movidas por la onda. Como consecuencia, la intensidad del sonido disminuye con la distancia.

Muchos factores pueden afectar a la transmisión del sonido, como la temperatura, turbulencias y corrientes, así como la refracción y reverberación con obstáculos. La forma de la señal, por tanto, debe evolucionar para adaptarse al medio en que se transmite. Por ejemplo, un sonido grave, con baja frecuencia, posee una elevada longitud de onda. Los obstáculos solo detienen aquellos sonidos cuya longitud de onda es igual o más pequeña que su tamaño. Por tanto, un sonido con mayor longitud de onda puede alcanzar mayor distancia. Por este motivo, en hábitats boscosos, las aves emiten sonidos con menor frecuencia (más graves) que en zonas abiertas (Boncoraglio y Saino 2007).

De igual modo, el ruido ambiental puede afectar a la transmisión de las señales acústicas. Ante un elevado nivel de ruido ambiental, los animales pueden modificar la estructura de su señal acústica de diferentes formas (Brumm y Slabbekoorn 2005). Por un lado, pueden mejorar la proporción señal/ruido aumentando la energía contenida en la señal (la amplitud) (véase Brumm 2004). O bien pueden cambiar a bandas de frecuencia con menor ruido. Por ejemplo, en las ciudades, donde existe mucho ruido ambiental de baja frecuencia de origen humano, los carboneros (*Parus major*) cantan a frecuencias mayores que en el campo próximo (Slabbekoorn y Peet 2003).

Las señales acústicas pueden atraer depredadores. Por ejemplo, los machos de rana Túngara (*Engystomops pustulosus*) cortejan a las hembras mediante un canto que, desgraciadamente para ellos, también atrae al murciélago depredador *Trachops cirrhosus* (Tuttle y Ryan 1980) y a la mosca parásita *Corethrella coquilletti* (Bernal *et al.* 2006). Como consecuencia, las señales acústicas evolucionan para evitar que el emisor sea detectado por receptores no deseados. Un buen ejemplo proviene de las llamadas de solicitud de alimento de los pollos de aves nidícolas. Las especies que nidifican en nidos abiertos sobre el suelo o la vegetación sufren un mayor riesgo de depredación que las que nidifican en cavidades. Por este motivo, las especies de nidos abiertos emiten llamadas que se atenúan más rápidamente (más agudas -menor longitud de onda- y menos energéticas), reduciendo la distancia que tales llamadas pueden alcanzar, y así disminuyendo la probabilidad de ser detectadas por depredadores (Redondo y Arias de Reyna 1989, Briskie *et al.* 1999). Haskell (1999) realizó experimentos en

los que reprodujo artificialmente llamadas de pollos de especies que nidifican en el suelo y en árboles en nidos falsos tanto en el suelo como en los árboles. Encontró que, cuando las llamadas se emitían desde el suelo, las llamadas de especies que crían en árboles eran más fácilmente detectadas por depredadores que las de especies que crían en el suelo, lo que sugiere que el diseño de la llamada ha evolucionado según el medio en el que se encuentra el nido para minimizar la atracción de depredadores.

9.3.3. Transmisión de señales por el canal químico

Las señales químicas se pueden transmitir por tres vías:

(1) Diseminación en un fluido (aire o agua). En este sistema, los animales utilizan moléculas poco pesadas que se difunden por evaporación o dilución en el fluido en el que se encuentren. La velocidad a la que se diseminan por el medio de forma pasiva las señales químicas depende de su volatilidad; a mayor volatilidad, más capacidad de dispersión en el medio. La volatilidad está determinada principalmente por el peso molecular. En el caso del medio acuático, las moléculas pueden ser más pesadas, pero necesariamente hidrosolubles. Un ejemplo de este tipo de transmisión son las hembras de polilla cuando se posan, arqueando hacia arriba el ápice del abdomen, por donde sus glándulas van liberando compuestos (Groot *et al.* 2009). En este caso, la señal se difunde de forma similar al sonido, aunque a mucha menor velocidad y mayor duración. Conforme se va difuminando en el medio, va diluyéndose y perdiendo potencia. Esa dilución, no obstante, permite al receptor establecer un gradiente de intensidad, que le servirá para determinar la posición de la fuente. Con este método de transmisión cobran especial importancia elementos del medio como el viento o corrientes. Esta señal puede alcanzar mucha distancia y durar mucho tiempo, pero no puede ser usada en medios con fluidos turbulentos.

(2) Marcas olorosas. Muchos animales, especialmente mamíferos, dejan marcas olorosas en lugares determinados. Estas marcas suelen estar asociadas a un territorio, de manera que indican cualidades del propietario del territorio. Las marcas suelen transmitir la señal a poca distancia, pero el lugar donde los animales las depositan no se elige al azar, sino que combinan lugares de paso de potenciales parejas o competidores, normalmente asociados a elementos visuales (Barja 2009). En otros casos los animales pueden dejar rastros, como los gasterópodos, que liberan señales químicas embebidas en el mucus segregado al desplazarse (Johannesson *et al.* 2008).

(3) Una tercera posibilidad es situar las señales químicas sobre el propio cuerpo. Los machos de ciervo orinan sobre su vientre (Martín *et al.* 2014). De esta forma, las señales presentes en la glándula prepucial y en la orina quedan embebidas en el pelo, de donde se van liberando más lentamente. Muchos de los comportamientos de acicalamiento que observamos en los animales consisten en la distribución del olor por el cuerpo. Durante el acicalamiento, las aves extienden por todo su plumaje las sustancias grasas producidas por la glándula uropigial. Esto modifica su olor (Amo *et al.* 2012). Aunque históricamente se ha

considerado que las aves eran anosmáticas y que raramente usaban el olor en comunicación, estudios recientes sugieren que las aves, efectivamente, se comunican por el canal químico (Hirao *et al.* 2009).

9.4. Recepción de señales

Al contrario que las estructuras u órganos que se utilizan para emitir la señal, que muchas veces han evolucionado para tal fin, los órganos de recepción no han evolucionado específicamente para recibir la señal. Las señales simplemente explotan órganos sensoriales que ya existían en el receptor para detectar otros estímulos. Esto no significa que no haya selección mediada por la señal sobre los órganos receptores. Por ejemplo, las hembras de la cigarra *Kawanaphila nartee* tienen órganos auditivos mayores que los machos para captar mejor su canto y poder detectarlos. Además, las hembras con oídos más grandes tienen mayor éxito de cópula, lo que implica que hay una selección direccional sobre el tamaño del órgano auditivo (Gwynne y Bailey 1999). En las polillas, los machos presentan antenas mucho más elaboradas y con más quimiorreceptores para detectar las feromonas de las hembras (Galizia *et al.* 2000). Puede encontrarse una descripción detallada de los mecanismos receptores en Bradbury y Vehrencamp (2011a).

Los órganos receptores visuales están basados en una serie de pigmentos fotosensibles, las opsinas, que interactúan con los fotones de la luz a determinadas longitudes de onda. La luz que ha reflejado el emisor y ha atravesado el medio es entonces captada por estos pigmentos, que se estimulan dando lugar a un impulso nervioso. El conjunto de impulsos nerviosos generados por el ojo es lo que el cerebro integra para dar lugar a la sensación de color. En realidad, el color es un constructo del cerebro que se corresponde de forma arbitraria con determinadas longitudes de onda. Los animales nocturnos son monocromáticos y solo pueden ver en escala de grises. La mayoría de los mamíferos son dicromáticos (solo detectan dos colores). Nosotros, como los grandes simios, somos tricromáticos, y detectamos tres colores: azul, verde y rojo. Todos los colores que nuestro cerebro «ve» son la combinación de estos tres colores más el blanco-negro captado por la rodopsina. No obstante, la mayoría de los anfibios, reptiles y aves son tetracromáticos, y además de azul, verde y rojo, captan el ultravioleta.

Aunque los receptores visuales no han evolucionado para detectar la señal, la visión en color tiene menor resolución que la visión en escala de grises (Kelber *et al.* 2003), por lo que, cuando no es necesaria, tiende a desaparecer en el curso evolutivo. No sería de extrañar, por tanto, que la capacidad de visión en color permanezca en algunos grupos para mantener una comunicación visual ya establecida. En todo caso, las señales sí evolucionan para ser bien sintonizadas por los receptores. Así, por ejemplo, la coloración de la boca de los pollos nidícolas es aquella que maximiza la detección por los padres, de acuerdo con su capacidad visual (Avilés y Soler 2009).

Los órganos receptores de sonido están basados en filamentos o membranas que vibran en respuesta a la presión de la onda sonora y transmiten la infor-

mación al sistema nervioso. Muchos animales, además, tienen estructuras que amplifican la señal y la dirigen expresamente al órgano receptor. Tal es el caso de nuestras orejas y canal auditivo, o de la estructura de plumas que compone el característico rostro en forma de corazón de la lechuza (*Tyto alba*) (Coles y Guppy 1988). La estructura del sistema auditivo determinará la frecuencia de onda que puede detectar el animal. En el caso de los humanos, solo captamos «sonidos» entre 20 y 20.000 Hz, pero otros animales se comunican con sonidos a otras frecuencias (p. ej. Terkel *et al.* 1979).

Respecto a la recepción química, los órganos sensoriales se componen de cavidades o filamentos que maximizan la superficie en contacto con el fluido circundante. Estos órganos poseen un epitelio lleno de células nerviosas con cilios que incrementan aún más el contacto con el fluido. La recepción del «olor» depende de una serie de proteínas de la membrana celular. Los animales pueden tener cientos de loci (del 1 al 4% del genoma; Bargmann 2006) para la síntesis de esas proteínas (el ser humano posee 350 proteínas diferentes para el olfato). Normalmente, cada célula quimioceptora sintetiza solo un tipo de proteína. Cuando esa proteína de membrana se une a una sustancia que encaja en ella, activa el potencial de membrana y la neurona envía un impulso nervioso. El cerebro cataloga ese impulso con una sensación determinada de olor.

Las señales táctiles son recibidas por mecanorreceptores basados en proteínas de membrana que actúan como un canal iónico. Ante la presión de la señal, la estructura de la membrana se deforma provocando la apertura del canal iónico y dando lugar a un potencial de membrana que desencadena una señal eléctrica. Diferentes composiciones y distribuciones de los receptores sensoriales permiten al receptor distinguir entre diferentes tipos e intensidades de señales.

9.5. Evolución del diseño de las señales

¿Cómo surge y transcurre el proceso evolutivo que genera las señales? En muchos casos, las señales probablemente evolucionaron a partir de indicios que aportan información útil a los receptores y que delatan cual será el siguiente acto más probable del emisor. Estos indicios ancestrales pueden ser cambios en el estado fisiológico (erección de pelo o plumas con función termorreguladora, aumento de la frecuencia respiratoria, dilatación de la pupila, expulsión de heces u orina...), indicios de comportamiento (movimientos de intención antes de volar o atacar, movimientos de protección como cerrar los párpados o replegar las orejas, etc.) u otros (Bradbury y Vehrencamp 2011a, c). Si el emisor se beneficia de que el receptor reciba esta información, el indicio puede evolucionar hasta convertirse en una señal. Este proceso evolutivo se denomina ritualización (Tinbergen 1952) y suele ir acompañado de diversos cambios que nos ayudan a identificar a las señales. Comparadas con los indicios, las señales suelen ser más conspicuas (llamativas, fácilmente detectables), redundantes (p. ej. con diseños repetitivos o múltiples, porque emplean simultáneamente estructuras, sonidos y olores), estereotipadas (es decir, poco variables) y suelen incorporar componentes de aviso al comienzo de la exhibición (Johnstone 1997).

También existen precursores en el receptor que pueden servir como punto de partida para la evolución de señales. Estos precursores consisten en preadaptaciones, tales como sesgos sensoriales y preferencias ocultas a los que el receptor es sensible y que pueden ser explotados por los emisores para modificar su comportamiento (Endler y Basolo 1998; Ryan 1998). Por ejemplo, los lacértidos necesitan vitamina D para muchos procesos biológicos y son capaces de detectarla mediante el olfato. Los machos de lacértidos explotan este sesgo sensorial produciendo feromonas basadas en vitamina D (Martín y López 2006a). Pero además, las hembras son más atraídas por las feromonas de los machos cuando están hambrientas, lo que apoya la idea de que los machos explotan el sesgo sensorial que ha evolucionado para encontrar la vitamina D (Martín y López 2008). Estudios filogenéticos muestran que, en algunos sistemas de comunicación, la evolución de la preferencia precede a la evolución de la señal. Por ejemplo, en los peces del género *Xiphophorus* las hembras prefieren machos con una cola en espada. La espada es un alargamiento coloreado (una ritualización) de los radios basales de la aleta caudal. Esta preferencia, no obstante, apareció en la familia Poeciliidae antes que la espada (Basolo 1990; Fig. 12.9 en Redondo 1994a).

En ambos casos, el proceso evolutivo que moldea el diseño de las señales debe atender simultáneamente a dos requerimientos (Guilford y Dawkins 1993):

- Estrategia. Una señal debe ser un buen indicador de la cualidad o condición que interesa al receptor, es decir, debe ser informativa (o fiable).
- Eficacia. Es la probabilidad de que la señal, una vez emitida, alcance al receptor deseado y desencadene una respuesta. Esto dependerá de las características del medio que la señal debe atravesar y de las peculiaridades del sistema neurosensorial (la “psicología”) del receptor. Una señal no solo debe ser un buen indicador (fiable) en el instante en que alcanza al receptor, sino que debe ser fácilmente discriminable, recordable y atractiva a ojos de los receptores (Guilford y Dawkins 1993). Por ejemplo, una señal visual desencadenará respuestas más rápidas si va apareada con un estímulo acústico (Rowe 2002) y las señales conspicuas que destacan mucho sobre el fondo son recordadas más fácilmente (Roper 1990).

9.6. Codificación

Para que la comunicación tenga lugar, debe existir un código compartido por emisor y receptor. Este código viene definido por unas reglas de codificación (emisor) y decodificación (receptor) que equivalen, respectivamente, a las probabilidades condicionadas de que una señal concreta se emita o se perciba cuando se cumple determinada condición del emisor (Cuadro 9.2). En un sistema de codificación perfecto, a cada condición le corresponde una única señal. Sin embargo, puede ocurrir que una misma señal se emita en distintas condiciones (el código no es único) y/o que señales distintas se emitan cuando se da la misma condición (no es específico) (Bradbury y Vehrencamp 1998, 2011a). Por ejemplo, el emisor puede cometer errores a la hora de evaluar qué condición es la verdadera o puede ser lento asignando señales a condiciones. Y el receptor también

cometerá errores debidos, por ejemplo, a distorsiones ocurridas durante la propagación de la señal. El resultado final es que debemos esperar códigos en los que el error es un elemento importante a tener en cuenta (Wiley 1994).

Un código es perfecto también si las señales que lo forman son discretas, o sea que sus patrones nunca solapan con los de señales alternativas. Pero los patrones pueden solapar, bien porque el emisor codifique de forma que no es única o específica, o bien porque durante la transmisión las señales se han distorsionado. Esto hace que el receptor se enfrente a dos fuentes simultáneas de error: ignorar señales que eran apropiadas (omisión) y responder a señales que no lo eran (falsas alarmas). Si el receptor adopta un criterio muy exigente, disminuirá el riesgo de una falsa alarma pero aumentará la probabilidad de omitir señales apropiadas. Y si es poco exigente omitirá pocas señales apropiadas pero solo a costa de aumentar también el riesgo de falsas alarmas. La Teoría de Detección de Señales proporciona un procedimiento de análisis para calcular el criterio óptimo que debería utilizar un receptor para manejar un código de señales no discretas (Cuadro 9.3).

Un código perfecto de señales es máximamente efectivo tanto desde el punto de vista del emisor (la relación entre la señal que se emite cuando una condición es cierta es totalmente regular) como desde el punto de vista del receptor (no existe error en la inferencia de la condición cuando se percibe una señal dada). Estos niveles de efectividad (no confundir con eficacia) pueden ser cuantificados mediante diversas medidas para un código concreto (Bradbury y Vehrencamp 2011a). Estas medidas pueden ser útiles para comparar las propiedades de dos códigos distintos (p. ej. distintas categorías de emisores o receptores, distintos contextos, etc.) (Cuadro 9.4).

9.7. Información e influencia

En un lenguaje coloquial, las señales son sucesos que transmiten o transportan información a los receptores: la información es el contenido de la señal. Por ejemplo, el canto de un macho de canario transmite “Soy un macho sexualmente maduro de canario, estoy aquí y dispuesto a aparearme. Fin.” Es posible definir una señal comunicativa sin necesidad de recurrir al concepto de información (como hicimos en el apartado 9.1), aunque implícitamente se sugiere que los receptores responden a las señales porque les aportan información sobre las condiciones del entorno ¿Es necesario o útil recurrir a la información cuando hablamos de comunicación animal? Vamos a empezar intentando definir el propio concepto de información (Stegmann 2013).

a) Información matemática. De acuerdo con la Teoría de la Información (Shannon y Weaver 1949), un sistema comunicativo consta de una fuente de información, un emisor que codifica señales y las envía a través de un canal, y un receptor conectado al canal que decodifica las señales. Para un receptor, antes de comenzar la transmisión, el canal tiene una entropía máxima, en el sentido de que cualquier combinación de señales es posible, y su incertidumbre por lo tanto acerca de lo que va a llegar es máxima. Cuando el emisor envía una señal que es decodificada con éxito por el receptor, su incertidumbre se ha reducido y a esta

reducción de incertidumbre se la conoce como la cantidad de información transmitida (Hailman 2008) (Cuadro 9.4). Sin embargo, esta información es completamente independiente del “contenido” de la señal que interesa a los receptores; es decir, gran parte de la reducción de incertidumbre resultará irrelevante. Si recibo un sms de un amigo que dice “Nos vemos a las 8”, mi incertidumbre se ha reducido acerca de infinidad de cosas (mi teléfono funciona y el suyo también, él está vivo y puede manejar el teclado, yo no estoy ciego, etc.) pero solo una fracción mínima de esa medida es la información que reduce la incertidumbre acerca de qué haré esta noche a las 8 (Scott-Philips 2008). En comunicación animal, lo que realmente importa es esa información funcional que tiene sentido (adaptativo) para emisores y receptores y que de hecho se acerca más al concepto coloquial de información en un sentido semántico (Carazo y Font 2010).

b) Información como toma de decisiones actualizada. En este sentido, una señal transmite información si permite a un receptor que la percibe predecir algo del entorno. Los animales se enfrentan continuamente a decisiones sobre cómo actuar y utilizan la información para elegir entre acciones alternativas. Las señales facilitan esa mejora en la toma de decisiones permitiendo que los receptores dispongan de una versión actualizada de cómo de probables son las distintas condiciones ambientales (Cuadro 9.2). Este estado del mundo que los receptores infieren al decodificar las señales (su contenido) es lo que podríamos llamar el “significado” de la señal.

c) Información como correlación. Lo que permite a los receptores hacer predicciones a partir de las señales es que existe una correlación entre las señales y otros estados o sucesos (condiciones) del emisor o del ambiente. En este sentido, el estado o el suceso con el que la señal se correlaciona es el contenido de la señal. Es lo que podríamos llamar el “mensaje” de la señal.

Estas dos últimas definiciones relativas al código tampoco están exentas de problemas (Bradbury y Vehrencamp 2011b). Por ejemplo, la mayoría de los códigos de señales son imperfectos, pueden verse alterados por el contexto, distintos receptores a menudo responden de forma diferente a las mismas señales, y una misma señal puede tener consecuencias distintas sobre el fitness dependiendo del tipo de emisor y receptor. Todo esto complica mucho un abordaje empírico de los conceptos relativos al contenido de las señales (puntos b y c arriba). No obstante, existen señales que, claramente, son informativas. La danza social de las abejas descubierta por von Frisch (1967) constituye un buen ejemplo (Gould 1976). Antes de presenciar la danza, cada obrera que permanece en el panal sabe menos acerca de la fuente de alimento que después de presenciar la danza. Los elementos de la danza pueden ser traducidos a variables físicas del mundo real: una distancia y una orientación con respecto al Sol (Fig. 12.7 en Redondo 1994a).

Otro ejemplo es la interacción mutualista entre los humanos y el indicador de la miel (*Indicator indicator*; Isack y Reyer 1989). Los pájaros indicadores guían a humanos y otros mamíferos hacia panales de abejas a los que no pueden acceder por sí solos. Los humanos obtienen miel y el indicador se alimenta de las larvas y la cera. Los Boran de Kenia atraen al indicador mediante un silbido y el pájaro les indica la dirección y la distancia a la que se encuentra un panal próximo,

reduciendo su tiempo de búsqueda. La información está codificada en un vuelo ondulante en el que el pájaro exhibe las plumas blancas de su cola y que indica la dirección del panal, seguido de sonidos y cambios de posadero a distintas alturas que están correlacionados con la distancia a la que se encuentra (Fig. 12.8 en Redondo 1994a).

Estos dos ejemplos tienen algo en común: emisores y receptores están cooperando para alcanzar un mismo objetivo (recolectar comida para el panal en el caso de las abejas y acceder al panal en el caso del indicador y los humanos); es decir, que tienen intereses evolutivos coincidentes: una ganancia de fitness para uno como resultado de la interacción supone una ganancia similar para el otro. Por tanto, en estos sistemas cooperativos la evolución ha favorecido que emisores y receptores converjan en un código común altamente efectivo (Owren *et al.* 2010). En estos escenarios, el proceso de ritualización de las señales es el resultado de una selección a favor de aumentar la efectividad del código (Smith 1977): las señales se vuelven repetitivas para aumentar la redundancia (información de respaldo), exageradas (conspicuas) para facilitar la decodificación, y alcanzan un grado de estereotipia elevado [lo que Morris (1957) llamó una «intensidad típica»] con objeto de evitar confusiones en los receptores.

Sin embargo, no todas las interacciones comunicativas son cooperativas, ni siquiera la mayoría. En muchos casos, emisor y receptor poseen intereses evolutivos distintos, u opuestos, y en estos casos los emisores serán seleccionados para influir en el comportamiento de los receptores, pero no necesariamente para transmitir información (Dawkins y Krebs 1978). Por ejemplo, la exhibición de amenaza de enseñar los dientes en los lobos parece haber evolucionado a partir de movimientos incipientes de los labios que precedían un mordisco inminente. Entonces, estos movimientos se ritualizaron volviéndose exagerados y estereotipados no porque de esa forma mejoraban la eficiencia informativa de la señal sino justo para lo contrario: para no dar pistas al oponente acerca del momento exacto del ataque. Según esta idea, las señales evolucionan porque manipulan (influyen) a los receptores explotando cualquier preferencia pre-existente en un proceso inestable de carrera de armamentos donde los emisores se vuelven cada vez más persuasivos y los receptores más resistentes a la persuasión. En el caso de señales persuasivas, el concepto de información resulta irrelevante.

Una analogía son los anuncios publicitarios. Los anuncios explotan la susceptibilidad del público a dejarse influir favorablemente por ciertos estímulos (p. ej. sexo o gestos amistosos y alegres o música) para crear una impresión favorable frente a otros estímulos asociados que, por sí mismos, serían mucho más neutrales o incluso perniciosos, como un detergente o una bebida alcohólica. En realidad, los anuncios no informan ni engañan al espectador, simplemente le convencen. Esta idea proporciona una explicación alternativa para la evolución de señales exageradas y repetitivas: son insistentes y estridentes para vencer la resistencia de los receptores a dejarse influir (Dawkins y Krebs 1978, Dawkins 1982, Krebs y Dawkins 1984). Por ejemplo, muchos paseriformes producen tipos de canto distintos y variados y parte de esa variación cumple la función de evitar la habituación (el aburrimiento) en los receptores (Owren *et al.* 2010).

Sin embargo, buena parte de lo que sabemos sobre comunicación animal puede interpretarse en términos de códigos más o menos efectivos (Hailman 2008).

9.8. Sinceridad, evaluación y engaño

A diferencia de los ejemplos de señales cooperativas del apartado anterior, la mayor parte de las interacciones comunicativas tienen lugar entre participantes con intereses evolutivos más o menos distintos (machos/hembras, padres/crías) o abiertamente opuestos (conflictos entre rivales o depredadores y presas) (Searcy y Nowicki 2005). Teniendo en cuenta este conflicto de intereses evolutivos entre emisores y receptores y el modo egoísta en que opera la selección natural, Dawkins y Krebs (1978) propusieron una interpretación manipulativa de la comunicación en la que los emisores son seleccionados para influir sobre los receptores en su propio beneficio mediante señales, al margen de si el receptor se beneficia de ello o no (ver apartado anterior).

En la naturaleza podemos encontrar escenarios donde responder a las señales de enemigos es claramente perjudicial para los receptores: depredadores que atraen a sus presas mediante señuelos falsos que imitan a las hembras o al alimento que éstas buscan, o parásitos que copian las señales de sus hospedadores y se hacen pasar por ellos, etc. (Fig. 11.3 en Redondo 1994b). Por ejemplo, las hembras de araña boleadora de Sudamérica producen una esfera pegajosa de seda que lanzan a sus presas para inmovilizarlas. Algunas especies del género *Mastophora* aumentan la eficacia de este sistema de caza impregnando la bola con una sustancia que imita a las feromonas sexuales de sus presas, generalmente polillas, con lo que éstas acuden directamente a la araña (Eberhard 1977).

Estos ejemplos ilustran casos particulares del fenómeno conocido como engaño. Una señal es engañosa cuando responder a la señal beneficia al emisor y también beneficiaría al receptor si cierta condición del emisor o su entorno fuera cierta (es una polilla hembra, es un gusano) pero resulta que no lo es (es el señuelo tramposo de un predador) (Searcy y Nowicki 2005). Estas señales son informativas, en el sentido de que facilitan (promueven) la toma de decisiones en el receptor, pero la información que contienen es falsa. Aunque intuitivamente podamos pensar que el concepto de engaño y de información falsa (algo parece X pero es Y) son prácticamente idénticos, en realidad no es así. Una señal puede contener información verdadera, en el sentido correlativo del término (tiene mensaje) pero ser perjudicial para el receptor, es decir, su información carece de valor. El anuncio de la figura 9.2 contiene información verdadera pero está diseñado para persuadir y, a ojos del receptor que lo lee, la información solo es verdadera a corta distancia. Una señal persuasiva puede alterar la toma de decisiones óptima de un receptor (p. ej. el anuncio me hace entrar a ese bar, cuando a lo mejor el de al lado es más barato) y perjudicarle al margen de su contenido de información. Por ejemplo, los cucos (*Cuculus canorus*) emiten llamadas de petición de alimento que son informativas acerca de su nivel de hambre (Kilner y Davies 1999) y no obstante consiguen manipular a sus padres adoptivos para que mantengan un elevado nivel de esfuerzo parental (Davies *et al.* 1998).



Figura 9.2. Una señal persuasiva, diseñada para influir en el comportamiento del receptor, o engañarlo, puede contener información veraz. En el estudio de la comunicación animal es útil distinguir entre el contenido de información de las señales y el valor adaptativo de dicha información para los receptores.

Si, por un motivo u otro, responder a las señales disminuye el fitness de los receptores, estos serán seleccionados para dejar de responder y el resultado final será que el sistema comunicativo se derrumbará. Alternativamente, los receptores pueden modificar sus preferencias con el tiempo, respondiendo menos a las señales que más les perjudican y más a las que más les benefician (Maynard Smith y Harper 2003). La perspectiva manipulativa de la comunicación conduce a múltiples escenarios donde el proceso comunicativo puede contemplarse como una carrera de armamentos entre emisores que tratan de explotar a los receptores mediante señales engañosas o persuasivas, y receptores que evolucionan tácticas coadaptadas progresivamente más sofisticadas para responder selectivamente solo a las señales de las que obtienen beneficios. Estos mecanismos de selección de señales beneficiosas por parte de los receptores se conocen como evaluación y el tipo de señales que se ven favorecidas son las señales fiables.

Una señal es fiable (o sincera) si permite al receptor tomar decisiones apropiadas a las condiciones del emisor en que se emite la señal, de modo que tales decisiones (respuestas) le resultan beneficiosas en términos de fitness (Maynard Smith y Harper 2003, Searcy y Nowicki 2005). La primera parte de la definición sugiere que existe una correlación entre las condiciones y las señales y que esa correlación, aunque no sea perfecta (p. ej. está sujeta a error, Johnstone y Grafen 1992b), hace que las señales sean lo bastante informativas, en promedio, para

que el receptor gane más respondiendo a la señal que ignorándola (Johnstone y Grafen 1993, Kokko 1997). El concepto de fiabilidad por tanto incorpora y sintetiza los conceptos de información y del valor adaptativo de la información para los receptores (Bradbury y Vehrencamp 2011a).

La evaluación por parte de los receptores puede promover la evolución de señales fiables en contextos comunicativos donde existe conflicto de intereses entre emisor y receptor de varias formas:

1. Responder a señales que no pueden ser exageradas. Algunas señales no pueden evitar ser fiables debido a que su ejecución está limitada por los mecanismos fisiológicos o de otro tipo que intervienen en su producción (Maynard Smith y Harper 2003). Estas señales se denominan índices (no confundir con indicios) (ver apartado 9.9).

2. Escepticismo social y reputación. Entre animales que viven en grupos estables, donde tienen lugar múltiples interacciones repetidas a lo largo del tiempo, un emisor mentiroso puede ser recordado, adquirir mala reputación y ser ignorado en el futuro (Silk *et al.* 2000). Por ejemplo, en experimentos en los que se manipula la situación haciendo que algunos receptores perciban que ciertos individuos emiten llamadas falsas, la probabilidad de que esos individuos obtengan respuestas en el futuro es más baja (Cheney y Seyfarth 1988, Hare y Atkins 2001). En las gallinas, los machos utilizan llamadas de “¡Aquí hay comida!” para atraer hembras. Si experimentalmente se forzaba a ciertos machos a mentir (había realmente comida pero las hembras creían que no), a continuación las hembras ignoraban casi la mitad de las llamadas emitidas por esos machos (Evans y Evans 2002, 2003, en Searcy y Nowicki 2005).

3. Costes estratégicos y el Principio del Hándicap. Zahavi (1975) propuso que las señales animales son fiables porque son costosas, lo que llamó el “Principio del Hándicap”. Imaginemos que busco un socio solvente para montar un negocio. La condición del socio que me interesa es su riqueza (si me asocio con un socio rico ganaré dinero, pero si me asocio con uno pobre me arruinaré). Concierto una entrevista con dos socios distintos y les pido que me muestren su riqueza. Uno trae un maletín lleno de euros. El otro trae un maletín lleno de billetes del Monopoly. La primera señal es fiable (solo un rico puede traer un maletín lleno de euros sin demasiado esfuerzo) mientras que la segunda no (cualquiera puede llenar un maletín con dinero del Monopoly), y la razón es que la segunda señal es barata. La primera señal solo es barata para el rico, que se la puede permitir. Prestando atención a señales que solo los actores de buena condición pueden permitirse, los receptores pueden garantizar sus beneficios. Dado que tanto los receptores como los emisores de buena calidad se benefician de este sistema, el uso de señales costosas permite un equilibrio evolutivo de señales fiables en escenarios donde existe un conflicto de intereses entre emisores y receptores.

De acuerdo con el Principio del Hándicap, muchos aspectos de la ritualización, tales como la repetición y los diseños conspicuos, podrían servir para aumentar el coste de la señal. Zahavi (1979) sugirió que la estereotipia proporciona un trasfondo uniforme sobre el que pueden destacar de forma más clara

diferencias sutiles en la ejecución de la señal por parte de los actores, y que la repetición aumenta la redundancia de las señales. Estos dos aspectos podrían facilitar la evaluación por parte de los receptores. Por ejemplo, imaginemos que las hembras eligen a los machos por su capacidad atlética y en el momento del apareamiento visitan una prueba de atletismo. Si cada macho realiza una exhibición diferente (p. ej. carrera de 100 m, salto de vallas, salto de altura...), es más difícil decidir quién es el mejor que si todos los machos realizan una misma prueba (estereotipia). Igualmente, si solo se realiza una prueba, es más difícil decidir quién es el mejor que si se realizan varias pruebas iguales (redundancia) (Zahavi y Zahavi 1997).

9.9. Costes, restricciones y sinceridad de las señales

La comunicación es un proceso costoso tanto para receptores como para emisores. Por ejemplo, los receptores se exponen a riesgos de encontrarse con predadores y competidores como resultado de atender a las señales, y la evaluación y extracción de la información requiere tiempo que no puede ser empleado en otras actividades. Los emisores emplean tiempo, energía y recursos en desarrollar, mantener y exhibir las señales y también incurren en riesgos al hacerse conspicuos a enemigos potenciales (ver apartado 9.3). Parte del coste de emisión de las señales comprende los recursos necesarios para que la señal sea detectada y decodificada eficazmente por parte del receptor (es decir, un coste de eficacia, Maynard Smith y Harper 2003). Por ejemplo, los machos de ruiseñor pasan gran parte de la noche emitiendo un canto potente y como consecuencia pueden perder un 5-10 % de masa corporal, pero este gasto es necesario si quieren ser escuchados por hembras que pasan volando cientos de metros más alto (Thomas 2002). Como se ha visto (apartado 9.3), aspectos tales como el ruido ambiental pueden modificar el coste de eficacia, siendo necesario que el emisor emplee más energía en la señal (Brumm 2004).

9.9.1. Señales zahavianas

De acuerdo con el Principio del Hándicap, en muchos sistemas comunicativos las señales deben ser más costosas de lo necesario para que sean simplemente eficaces (Maynard Smith y Harper 2003). Este coste extra es un coste estratégico impuesto por la evaluación de los receptores que garantiza que las señales sean sinceras (Zahavi y Zahavi 1997). Si los emisores se benefician más (gracias a las respuestas de los receptores) de emitir señales más intensas y estas señales llevan también asociado un coste que aumenta con su intensidad, basta con que dicho coste muestre una relación negativa con la calidad del emisor para que se establezca una relación predecible entre calidad e intensidad de las señales (Johnstone 1997, Fig. 9.3). Un emisor de baja calidad paga un precio muy alto por emitir señales intensas y, por lo tanto, no le resulta rentable. El emisor «decide» estratégicamente la intensidad de la señal en función de los beneficios y los costes asociados a la misma, y son estos costes estratégicos los que garantizan su fiabilidad.

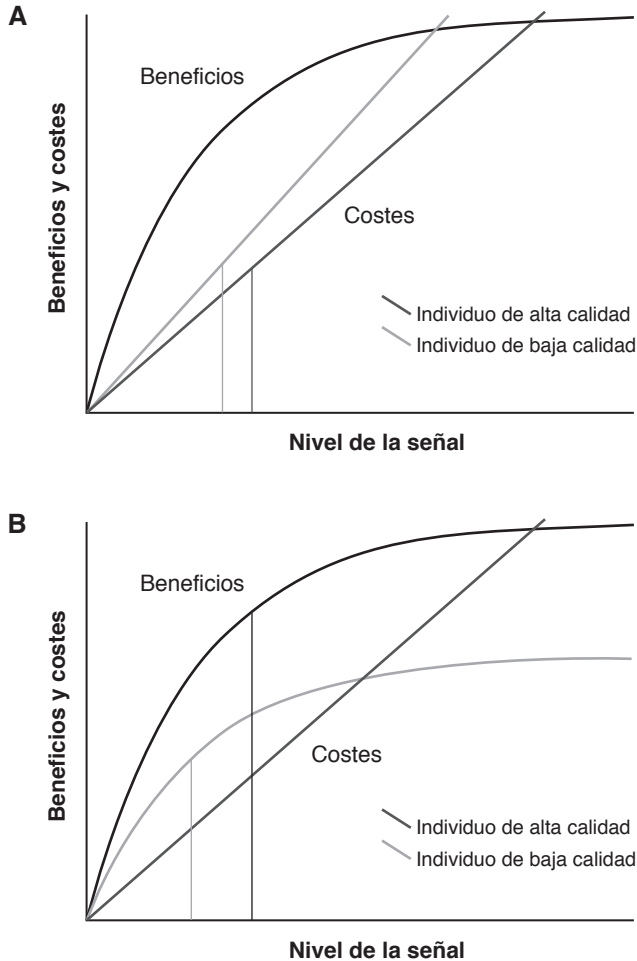


Figura 9.3. Un modelo gráfico de costes y beneficios en señales zahavianas (Johnstone 1997). La figura A representa una señal indicadora de calidad (p. ej. el estado de salud de un macho). Los beneficios (p. ej. copular) son iguales para machos que emiten señales idénticas. Los costes, en cambio, son proporcionalmente mayores (para un nivel de señal dado) para machos de menor calidad (gris claro). Las líneas verticales indican el nivel óptimo de señal para cada macho (el nivel de señal donde la diferencia entre los beneficios y los costes es máxima). Bajo supuestos muy generales (el beneficio se va saturando a medida que aumenta la señal pero el coste no), el resultado es un nivel óptimo de señal mayor para el macho de mayor calidad. La figura B es el mismo modelo aplicado a una señal de necesidad, como el comportamiento de petición de los pollos nidícolas. Aquí, el coste aumenta igual con el nivel de la señal para ambos pollos, pero el beneficio es mayor para un pollo más necesitado (en negro), que para otro saciado (gris claro). Como resultado, el nivel óptimo de la señal es mayor para el pollo más hambriento. En ambos ejemplos, señales de intensidad inferior o superior al óptimo resultan menos rentables para el emisor.

Por ejemplo, las hembras de golondrina prefieren a los machos con cola más larga. La longitud de la cola está relacionada con varias cualidades de la golondrina, como su capacidad de supervivencia, que además se transmite a los hijos (Møller 1994). Møller realizó experimentos para comprobar qué le ocurriría a

machos «mentirosos» que tuvieran una cola más larga de la real: esos machos tuvieron mayor número de hijos (Møller 1988), pero también tuvieron más problemas para alimentarse y una menor supervivencia que machos con una cola igual de larga, pero que es la que les corresponde (Møller 1989) (Fig. 12.14 en Redondo 1994a). De forma similar, los gorriones (*Passer domesticus*) con becerros más grandes del que originalmente les correspondería tienen más éxito reproductor (Veiga 1993), pero menos supervivencia (Veiga 1995).

Veamos el funcionamiento de los costes estratégicos en más detalle. Los pollos nidícolas solicitan alimento a sus padres mediante señales (posturas y llamadas) de petición, y los padres responden dándoles de comer preferentemente a los pollos que emiten señales más intensas (Redondo y Castro 1992; Fig. 12.16 en Redondo 1994a). Cuando existe ruido ambiental, los pollos aumentan la energía de las llamadas (Leonard y Horn 2005), por lo que serían más costosas de producir; pero en tal caso, estarían aumentando el coste de eficacia de la llamada. De acuerdo con el Principio del Hándicap, son otros costes, los estratégicos, los que permiten que las llamadas sean sinceras, es decir, que un pollo indique su nivel de hambre a través de su nivel de petición (Godfray 1991). Los pollos son capaces de variar la intensidad postural con que solicitan alimento o el tiempo que están emitiendo la señal (Kedar *et al.* 2000). Por tanto, cuando un pollo pide a una intensidad dada, no es porque no pueda pedir a mayor intensidad, sino porque estratégicamente no le compensa ya que al pedir con más intensidad también debe pagar un coste, que quizás solo vale la pena si está muy hambriento.

¿Pero qué coste es el que hace que los pollos sean sinceros? Una posibilidad es que las señales más intensas sean también más ruidosas y atraigan predadores al nido (Haskell 1994). Otra posibilidad es que las exhibiciones posturales de petición supongan un gasto energético. El coste energético es elevado en señales que implican exhibiciones atléticas o llamadas vocales (Garamszegi *et al.* 2006). En el caso de los pollos, aunque el gasto metabólico de pedir alimento parece ser pequeño (Chappell y Bachman 2002), podría suponer una fracción importante del presupuesto energético total y restar energía para otras funciones biológicas. Por ejemplo, los pollos de canario que piden más intensamente reducen su tasa de crecimiento, lo que sugiere que la energía invertida en la señal no puede ser usada en crecer (Kilner 2001).

Hamilton y Zuk (1982) propusieron que las aves podrían indicar su resistencia a parásitos mediante su coloración y su canto. Desde entonces, muchos estudios han mostrado que las señales sexuales informan sobre la salud, el grado de parasitismo y la capacidad inmune del emisor (Møller *et al.* 1999). Por ejemplo, el color naranja del pico del mirlo o la coloración brillante del verdicillo o del pinzón mejicano son indicadores de salud o de resistencia a parásitos. Estas señales están producidas por carotenoides, que también intervienen en el sistema inmune (Aguilera y Amat 2007). Por tanto, si un individuo invierte demasiados carotenoides en su coloración, podría ver mermado su sistema inmune, con el consiguiente riesgo de morir por una infección (Olson y Owens 1998). Por ejemplo, Salvador *et al.* (1996) hicieron que machos de lagartija colilarga aumentaran

la inversión de carotenoides en su mancha gular inoculándoles testosterona. El resultado fue que estos machos desarrollaron manchas más grandes y naranjas, lo que demuestra que los machos podían producir señales más intensas de las que realmente exhibían. Sin embargo, al aumentar la intensidad de la señal, también aumentó el coste en forma de una mayor carga de ácaros parásitos.

En el caso de las señales de solicitación, Moreno-Rueda (2010) comprobó que los pollos que piden durante mucho tiempo ven reducida su capacidad inmune. En este caso, la intensidad de la señal no reduce la capacidad inmune al usar carotenoides, sino que el mecanismo implicado es el estrés oxidativo. Muchas señales pueden incrementar el estrés oxidativo del animal porque utilizan carotenoides, que tienen funciones antioxidantes (Alonso-Álvarez *et al.* 2008), o porque aumentan el metabolismo, que genera radicales libres altamente reactivos capaces de dañar las estructuras celulares (Costantini 2014). En el caso de los pollos de aves, el intenso ejercicio físico que exige la petición aumenta el riesgo de estrés oxidativo, pero los pollos lo evitan reduciendo la capacidad inmune y ralentizando el crecimiento, procesos que también liberan radicales libres (Moreno-Rueda, *et al.* 2012). Por este motivo, cuando se les suministra a los pollos un antioxidante, su nivel de solicitación aumenta (Noguera *et al.* 2010).

Los costes estratégicos que se han visto son costes relacionados con el desarrollo (el plumaje amarillo del verdicillo o la longitud de la cola de la golondrina) o la producción de la señal (el comportamiento de petición de los pollos nidícolas). También puede existir un coste de mantenimiento de la señal. Por ejemplo, las aves emplean mucho tiempo acicalándose para mantener la coloración de su plumaje en óptimas condiciones (Walther y Clayton 2005). Cuanto más tiempo se acicalen las aves, más atractivo estará su plumaje (Zampiga *et al.* 2004), pero este tiempo no puede ser dedicado a otras actividades, como buscar alimento.

Los costes de desarrollo, producción y mantenimiento de la señal son independientes de la respuesta del receptor. En algunas ocasiones, especialmente en señales agonísticas, el receptor es el que impone un coste que mantiene sincera la señal (Vehrencamp 2000). Muchos animales poseen señales (manchas de colores, barbas o melenas) que actúan como distintivos fiables del estatus social del emisor (Senar 2006) y cuyos costes de desarrollo, producción y mantenimiento son despreciables. Los animales dominantes suelen tener ventaja en el acceso al alimento o a los mejores territorios. Entonces, ¿por qué los subordinados no mienten desarrollando una señal de dominancia falsa? Rohwer (1975) sugirió que los animales dominantes se ven inmersos en más peleas para establecer la jerarquía de dominancia como resultado de la constante evaluación por los restantes miembros del grupo. Los subordinados, indicando que son subordinados, evitan las costosas luchas y quedan automática (y pacíficamente) relegados a las posiciones bajas de la jerarquía. Si modificamos experimentalmente la señal de estatus de un animal subordinado, el resultado es que los falsos dominantes (cuya capacidad de lucha real es baja) son incapaces de hacer frente con éxito a los retos continuos y terminan en una posición igualmente baja de la jerarquía (Rohwer y Ewald 1981).

9.9.2. Índices

Ciertas señales que indican cualidades de los emisores son sinceras simplemente porque el emisor no tiene modo de mentir o está muy limitado para hacerlo. Por ejemplo, muchas hembras de paseriforme prefieren aparearse con machos que tienen cantos muy elaborados. Solo machos que han tenido un crecimiento sano pueden tener un repertorio de canto muy elaborado, ya que es imprescindible un buen desarrollo del cerebro para ejecutar cantos complejos. Un macho con problemas de desarrollo que ha afectado a su cerebro no puede de ninguna manera adquirir un amplio repertorio de canto o ejecutar con virtuosismo una estrofa complicada (Nowicki *et al.* 2002). Estas señales sinceras cuyo grado de expresión se encuentra restringido por los mecanismos de desarrollo y producción se denominan índices pero, en la práctica, distinguir entre costes y restricciones (en inglés constraints) no es tarea fácil. Por ejemplo, la coloración basada en carotenoides está regulada por un coste estratégico (estrés oxidativo y/o reducida capacidad inmune) mediado por un balance de asignación de pigmentos a tegumentos y maquinaria antioxidante; pero también está fuertemente restringida por la cantidad de carotenos que el animal puede incorporar en su dieta, que depende de su capacidad para encontrar alimento y de la calidad del hábitat donde vive (Senar y Escobar 2002).

9.10. Teoría de Señales

En Biología Evolutiva, la teoría de señales es un marco conceptual que explora la cuestión de cómo evolucionan las señales biológicas y, en particular, cómo se espera que evolucionen equilibrios estables constituidos por señales fiables en contextos donde existe un conflicto de intereses evolutivos entre los participantes. En gran parte, la teoría está construida sobre modelos matemáticos de juegos de Acción-Respuesta entre dos individuos (emisor y receptor) y en la que se espera que cada participante ejecute una acción óptima en función de lo que espera que haga la otra parte (Maynard Smith y Harper 2003).

El avance que ha tenido lugar en este campo ha estado en gran parte dedicado a explorar la hipótesis del Hándicap mediante modelos matemáticos explícitos de señalización costosa formulados a partir del modelo verbal de Zahavi (1975) (Fig. 9.3). La teoría de señales no pretende tener validez general para explicar todos los tipos de señales fiables, únicamente aquellos en los que el mecanismo que mantiene la fiabilidad es el coste potencial que sufren en mayor medida los emisores engañosos (Számadó 2011).

El primer modelo de señales costosas (llamado de Sir Philip Sidney) fue diseñado pensando en situaciones en las que los emisores diferirían en los beneficios obtenidos de la respuesta del receptor, no en los costes (Maynard Smith 1991). Este modelo puede ser aplicado a contextos de solicitud de alimento entre padres y crías (Godfray 1991).

Un modelo formal del Principio del Hándicap más complicado basado en diferencias de costes, que puede ser aplicado a diversos contextos comunicativos,

fue formulado por Grafen (1990a, b). Este modelo representa a un emisor y un receptor que, por simplicidad, imaginaremos situados en el contexto concreto de machos (emisores) que intentan persuadir a hembras (receptores) mediante señales de su calidad a fin de que éstas los elijan para aparearse. Los machos difieren en una condición q que interesa a las hembras (su calidad) y emiten señales de intensidad a . El fitness de un macho aumenta con q y disminuye con a (emitir señales es costoso). Las hembras, en base a la intensidad a de las señales, realizan una estima actualizada, p , de la calidad del macho. El fitness de un macho aumenta con p (vía la respuesta de las hembras) pero el de una hembra es máximo cuando $p = q$. Bajo estos supuestos generales, Grafen (1990a) encuentra que es posible un equilibrio ESS (ver Capítulo 6) donde los machos de mayor calidad emiten señales más intensas y las hembras infieren correctamente q a partir de a (es decir, en el equilibrio, las señales son sinceras y costosas, y proporcionalmente más costosas para los machos de peor calidad).

Tanto el modelo general de Grafen (1990a) como el modelo basado en el juego de Sir Philip Sidney (Johnstone y Grafen 1992a) asumen que las señales son detectadas y evaluadas por los receptores con total precisión. Sin embargo, aunque este supuesto no es realista, ya que por regla general los códigos son imperfectos y contienen error, el modelo general es bastante robusto en este sentido, a condición de que el error de percepción se reduzca cuando la intensidad de señalización (el parámetro a) es mayor (Johnstone y Grafen 1992b). En otras palabras, las exhibiciones más intensas (costosas) deben ser también más conspicuas o redundantes, o más fácilmente percibidas por los receptores.

La existencia de error en la percepción abre la vía para la evolución de caracteres que no son señales propiamente dichas, sino accesorios que facilitan la detección o evaluación o aumentan la redundancia. Hasson (1989, 1991) ha tratado la evolución de «amplificadores» y «atenuadores»: caracteres que modifican la eficacia con la que los receptores pueden evaluar la verdadera calidad del emisor. Por ejemplo, los bordes contrastados de las plumas de muchas aves pueden ayudar a evaluar el grado de deterioro. También son frecuentes los diseños de bandas transversales a lo largo del eje de la pluma (Fig. 12.17 en Redondo 1994a) que pueden servir para amplificar la regularidad del patrón de crecimiento de la pluma, que a su vez refleja la regularidad en la ingesta de alimento durante el periodo de muda y por tanto el estado físico del portador (Hasson 1991). En muchos animales, el tamaño corporal es utilizado como un indicio de calidad (p. ej. de la calidad del crecimiento, de la cantidad de reservas energéticas o de su capacidad para luchar o defender las crías frente a un depredador). En este caso, las líneas contrastadas a lo largo o ancho del cuerpo, o un patrón de coloración que aumenta el contraste del cuerpo frente al ambiente de fondo, pueden funcionar como amplificadores de las diferencias en tamaño corporal (Zahavi 1978).

La teoría de señales predice escenarios en los que la evolución del engaño es posible. En ocasiones, el coste para los receptores de evaluar puede ser demasiado alto (imaginemos a hembras que viajan entre diferentes leks para evaluar los machos) y puede favorecerse un equilibrio de señales menos fiables pero más asequibles (Dawkins y Guilford 1991). Un segundo escenario probable contempla

dos categorías de emisores de igual calidad que difieren en el coste que pagan para un nivel dado de señal. De acuerdo con el modelo general, los emisores para los que resulta más barato emitirán señales de mayor intensidad (para una misma calidad q). Si los receptores son incapaces de discriminar entre ambos tipos de emisores, estarán sobreestimando la calidad de estos últimos y respondiendo por encima de su óptimo, es decir, estarán siendo engañados (Johnstone y Grafen 1993). El sistema comunicativo estará integrado por una multiplicidad de emisores con estrategias de distinta fiabilidad.

Un sistema parcialmente sincero solo puede ser estable si la proporción de estrategias de señalización engañosas se mantiene por debajo de un determinado nivel (es decir que, en promedio, las señales serán fiables). La máxima frecuencia de estrategias engañosas que se requiere para garantizar la estabilidad del sistema depende del coste que supone para el receptor responder al engaño. Cuanto mayor es dicho coste, menor es la proporción de estrategias engañosas que puede tolerar el sistema (Johnstone y Grafen 1993). Por ejemplo, en muchos sistemas conocidos de engaño, los receptores se enfrentan a una mayoría de señales sinceras y los emisores mentirosos son raros (p. ej. las arañas boleadoras). La incapacidad de los receptores para distinguir entre distintas categorías de emisores puede ser abordada desde una perspectiva de Teoría de Detección de Señales (Getty 1995; Cuadro 9.3): un receptor demasiado desconfiado evitará muchas señales falsas pero también dejará de responder a muchas señales sinceras. Si el coste de ignorar una señal sincera es alto (p. ej. dejar pasar una alarma anti-depredador) o el coste de responder a una señal falsa es bajo (la mayoría de los olores parecidos a hembras provienen de especies inocuas y solo muy raramente esconden detrás a una araña boleadora), no se favorecerán mecanismos de discriminación apropiados y el sistema seguirá soportando una fracción finita de engaño. Para una revisión de ejemplos documentados de engaño entre miembros de la misma especie, véanse Searcy y Nowicki (2005) y Greenfield (2005).

La teoría de señales resulta de difícil aplicación a varios contextos comunicativos (Maynard Smith y Harper 2003):

1. Resolución de conflictos (combates) por recursos (territorios, hembras, alimento o estatus social) que consisten en un largo intercambio de señales entre los participantes. Estas secuencias largas de señales plantean un problema matemático difícil de manejar.

2. Interacciones sociales reguladas por la reputación, donde la respuesta a una acción del momento puede depender mucho del recuerdo de acciones lejanas en el tiempo.

3. Selección sexual. Las señales sexuales miden el coste en términos de viabilidad y el beneficio en términos de fecundidad y esta falta de aditividad entre ambas funciones invalida por sí misma el modelo general de Grafen (Getty 2006). Además, esta interrelación entre viabilidad y fecundidad oscurece el análisis de los beneficios para el receptor, debido a la existencia de estrategias reproductivas mixtas (cópulas extra-pareja) y potenciales beneficios genéticos sobre el atractivo de los hijos (Fisher 1930).

9.11. Redes comunicativas

En el mundo real, los animales generalmente se comunican en redes compuestas por varios emisores y receptores, y no por parejas aisladas, como uno podría pensar al leer este capítulo. Las señales pueden ser interceptadas por terceros a los que no iban destinadas (p. ej. los murciélagos que atacan a los machos de rana Túngara) y esto puede tener efectos importantes sobre los costes y beneficios para emisores y receptores deseados. Un segundo tipo de interacción en red es cuando un observador C obtiene información de una interacción comunicativa entre A y B y utiliza esta información en su beneficio. A este tipo de interacción se la denomina “fisgoneo” (McGregor 1993). Por ejemplo, los machos de carbonero común y de pez combatiente (*Betta splendens*) ajustan sus respuestas a las señales agresivas de otros machos en función de si los han percibido como ganadores o perdedores en un encuentro previo con un tercero (McGregor *et al.* 2001, Peake *et al.* 2001). También las hembras fisgonean las interacciones entre machos y ajustan sus respuestas sexuales al estatus que perciben acerca de si un macho en cuestión ha salido vencedor o no de un encuentro previo con otros machos (Otter *et al.* 1999, Herb *et al.* 2003). El efecto de público que surge cuando otros machos fisgonean las exhibiciones de cortejo puede actuar como un mecanismo de control social que garantice la fiabilidad de las señales, como una extensión más de los costes dependientes del receptor (West *et al.* 1981, Candolin 2000).

9.12. Resumen

La comunicación animal ha evolucionado como un proceso coadaptado entre receptores y emisores. Con la comunicación, los receptores mejoran sus decisiones respecto al medio en base a las señales producidas por los emisores. A su vez, los emisores se benefician de la influencia que ejercen sobre los receptores. Las señales evolucionan a partir de indicios precursores en el emisor y de sesgos de respuesta en el receptor. El diseño de las señales está influido por el canal de transmisión empleado por los receptores para detectarlas. Las señales están usualmente relacionadas con condiciones o cualidades del emisor. La correspondencia entre condiciones del emisor o del medio y el diseño de las señales define un código comunicativo y da sentido al concepto de información. Esta correspondencia puede no ser perfecta, por lo que el error es un elemento central del proceso comunicativo. En muchos escenarios evolutivos, los emisores son seleccionados para influir sobre los receptores en contra de sus intereses mediante señales manipulativas. En estos casos, los receptores pueden garantizar que las señales sean fiables (es decir, que les permitan tomar decisiones ventajosas) mediante un proceso de evaluación. Los receptores pueden fomentar señales que no pueden ser exageradas debido a que están sometidas a restricciones o costes (Principio del Hándicap), dando lugar a un equilibrio comunicativo estable. A menudo, las interacciones comunicativas implican a varios emisores y receptores que ejercen complejos efectos en red sobre el fitness de los participantes.

Cuadro 9.1. Un modelo adaptativo integrado de comunicación animal

Supongamos un receptor (p. ej. una hembra) que está interesado en saber cuál de dos condiciones alternativas C1 y C2 relativas a un emisor (p. ej. sano o enfermo) es cierta. Su interés proviene de que debe decidir entre dos opciones A1 y A2 (p. ej. aparearse o no) tales que A1 es la correcta (tiene mayor fitness) si C1 es cierto y A2 es la más apropiada cuando C2 es cierto. Esta ganancia (positiva) de fitness de optar por A1 cuando C1 es cierto será $\Delta W1$ y el equivalente para A2 cuando C2 es cierta será $\Delta W2$. Basándose en su experiencia reciente, dispone de una estima de que la probabilidad de que un macho que encuentra al azar sea C1 es p (y, por tanto, la de que sea C2 es $1-p$). Teniendo en cuenta el valor de p y los valores de $\Delta W1$ y $\Delta W2$, adoptará una estrategia de toma de decisiones por defecto de forma que, al encontrar un macho al azar, decidirá aparearse (A1) una fracción de veces. Con esta estrategia por defecto, cuando resulte que C1 es cierto, acertará una proporción $\phi1$ del tiempo y se equivocará otra proporción $(1-\phi1)$. Igualmente, identificará de forma correcta que C2 es cierto una fracción $\phi2$ del tiempo y hará una identificación equivocada una fracción del tiempo igual a $(1-\phi2)$.

Ahora supongamos que emisor y receptor adoptan un código de señales. Por ejemplo, los machos sanos emiten un silbido con una probabilidad Q . Adoptar y responder a este código tiene un coste K para el receptor (en términos de fitness) pero tal código cambia la proporción de aciertos de forma que, si responde al código de señales, el receptor acertará una fracción $\phi'1$ del tiempo cuando C1 es cierto y se equivocará $1-\phi'1$. E igual en el caso de que C2 sea cierto: acertará una fracción $\phi'2$ y se equivocará $1-\phi'2$. Utilizar las señales, por tanto, supone un cambio en la probabilidad de acierto $\Delta\phi1 = \phi'1-\phi1$ y $\Delta\phi2 = \phi'2-\phi2$. Por ejemplo, imaginemos que la estrategia por defecto es aparearse siempre (porque $p\Delta W1 > (1-p)\Delta W2$). Un receptor óptimo sin acceso a las señales acertará siempre que se tope con un macho sano ($\phi1=1$) y se equivocará siempre que el macho esté enfermo ($\phi2=0$). Un receptor que se aparee solo cuando escucha las señales acierta una fracción Q de veces. Por lo tanto, $\Delta\phi1 = Q-1$ (es negativo, antes siempre acertaba cuando el macho estaba sano) y $\Delta\phi2 = Q-0$. Ahora, gracias a la señal, cuando el macho está enfermo y se aparee solo se equivoca una fracción $1-Q$ del tiempo (cuando el macho no emite señales), es decir que acierta una fracción Q .

Si el silbido fuese una señal perfectamente fiable, entonces solo la emitirían los machos sanos ($Q = 1$) y por tanto $\Delta\phi1 = 0$ y $\Delta\phi2 = 1$.

Los valores $\Delta\phi$ miden cómo la presencia de señales mejora la adecuación de las respuestas del receptor a las condiciones del emisor, es decir la fiabilidad de las señales. Pueden ser utilizadas como una medida de la información contenida en las señales pero también dependen de la estrategia por defecto. La fiabilidad mide la probabilidad de que el receptor identifique correctamente la condición existente en presencia de las señales y de todos los indicios de que dispone y en los que basa su estrategia por defecto. La fiabilidad de una señal es por tanto

$$\Delta\phi = p\Delta\phi1 + (1-p)\Delta\phi2.$$

Que en el ejemplo anterior sería

$$\Delta\phi = p\Delta\phi1 + (1-p)\Delta\phi2 = p(Q-1) + (1-p)Q = Q-p.$$

Y por lo tanto el sistema tendría una fiabilidad máxima cuando $Q = 1$.

Para que el uso de señales se vea favorecido, debe generar un aumento neto de fitness. Este cambio de fitness resultante de emplear las señales se denomina Valor de la Información V_I y para un receptor es:

$$V_I = p\Delta\phi1\Delta W1 + (1-p)\Delta\phi2\Delta W2 - K.$$

A medida que los valores de fiabilidad $\Delta\phi$ aumentan, también aumenta el valor de la información, que es el objetivo último sobre el que actúa la selección natural.

Puede calcularse análogamente V_I para un emisor sustituyendo los cambios apropiados que se producen en su fitness como consecuencia de los cambios en la respuesta del emisor derivados de emplear las señales. Si llamamos T al fitness del emisor y K_E al coste de emitir la señal, $V_E = p\Delta\phi1\Delta T1 + (1-p)\Delta\phi2\Delta T2 - K_E$.

Desarrollado a partir de Bradbury y Vehrencamp (1998, 2000, 2011a, b)

Cuadro 9.2. Toma de decisiones actualizada por señales

Decir que un receptor infiere una condición i a partir de una señal j es equivalente a calcular una probabilidad condicional de que i sea cierta si j ha ocurrido. Imaginemos que los machos pueden estar sanos (S) o enfermos (E) y que emiten cantos rápidos (R) o lentos (L). Una hembra quiere estimar la probabilidad de que un macho esté sano cuando emite un canto rápido, es decir $P(S | R)$. Una forma de calcular esta probabilidad es utilizar el teorema de Bayes:

$$P(S | R) = \frac{0,5 \times 0,8}{P(S)P(R | S) + P(E)P(R | E)}$$

$P(S)$ y $P(E)$ son las probabilidades de partida que tiene de encontrar un macho sano y uno enfermo, respectivamente, y son independientes de si se ha escuchado o no cantar al macho. Además, es preciso conocer cómo la rapidez del canto se asocia con el estado de salud. Estas son las probabilidades de que un macho produzca un canto lento o rápido, condicionadas a que esté sano o enfermo:

Señal	Condición	
	Sano S	Enfermo E
Canto rápido R	$P(R S)$	$P(R E)$
Canto Lento L	$P(L S)$	$P(L E)$

Esta tabla especifica el código, es decir, el grado en que cada condición afecta a la probabilidad de que una señal sea emitida (o recibida). Por ejemplo, especifica la probabilidad de que un macho que está sano cante rápido, $P(R | S)$, que es la complementaria de la probabilidad que la hembra quiere estimar.

Si una hembra conoce el código, puede actualizar su estima de partida de la probabilidad de que un macho esté sano. Supongamos que la probabilidad de partida $P(S) = 0,5$ (es decir, sin escuchar el canto). Ahora supongamos que el código especifica que los machos sanos cantan rápido el 80 % del tiempo y lento el 20 % ($P(R | S) = 0,8$, $P(L | S) = 0,2$), mientras que los machos enfermos cantan rápido el 5 % del tiempo y lento el 95 % ($P(R | E) = 0,05$, $P(L | E) = 0,95$). Sustituyendo estos valores en el teorema de Bayes queda:

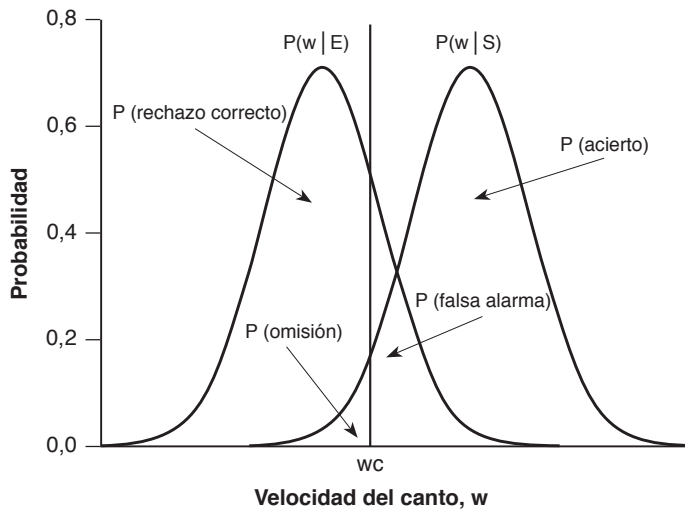
$$P(S | R) = \frac{0,5 \times 0,8}{0,5 \times 0,8 + 0,5 \times 0,05} = 0,94$$

El resultado muestra que si la hembra escucha un canto rápido, aumenta su estima de la probabilidad de que el macho esté sano de un 50 % a un 94 %, es decir, puede estar razonablemente segura de que el macho está sano y aparearse con él.

Desarrollado a partir de Bradbury y Vehrencamp (2011d) y Stegmann (2013).

Cuadro 9.3. Teoría de Detección de Señales

Imaginemos un código análogo al del Cuadro 9.2 pero donde las señales no son discretas, es decir, los machos enfermos tienden a cantar a una velocidad w más lenta y los machos sanos más rápido, con probabilidades $P(w | E)$ y $P(w | S)$ respectivamente, pero existe solapamiento entre las velocidades de canto de los machos de distinta condición. Las hembras establecen una velocidad de canto crítica w_c de forma que rechazan todos los machos de canto más lento y aceptan todos los de canto igual o más rápido que w_c . Este criterio les permitirá elegir correctamente una proporción de machos sanos (aciertos) y rechazar correctamente una proporción de machos enfermos pero no podrán evitar cometer dos tipos de errores: rechazar una proporción de machos sanos que cantan a velocidad menor que w_c (omisiones) y elegir a otra proporción de machos enfermos que cantan con velocidad mayor que w_c (falsas alarmas).



Si la hembra eleva el umbral de discriminación, la probabilidad de elegir a machos enfermos $P(\text{falsa alarma})$ disminuirá pero solo a costa de aumentar la probabilidad de rechazar a machos sanos $P(\text{omisión})$ y viceversa. Cada decisión lleva aparejado un beneficio y un coste en términos de fitness. Dado que la hembra no puede minimizar la probabilidad total de cometer errores, la forma de encontrar el umbral de decisión óptimo es minimizando el coste de los errores. Si, por ejemplo, aparearse con un macho enfermo es mucho más costoso que dejar pasar la oportunidad de elegir machos sanos, w_c aumentará.

Supongamos que los machos sanos comprenden una proporción P de la población (y, por tanto, $1-P$ son machos enfermos) y que las ganancias en fitness de aceptar o rechazar a un tipo u otro de macho son:

ACCION	CONDICION	
	Sano	Enfermo
Aceptar	R11	R12
Rechazar	R21	R22

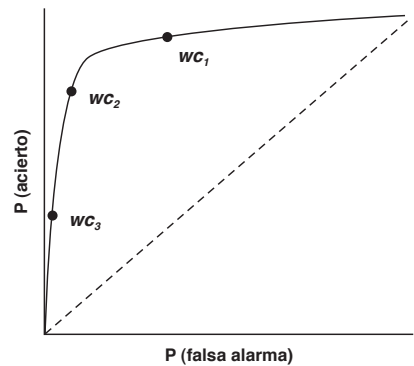
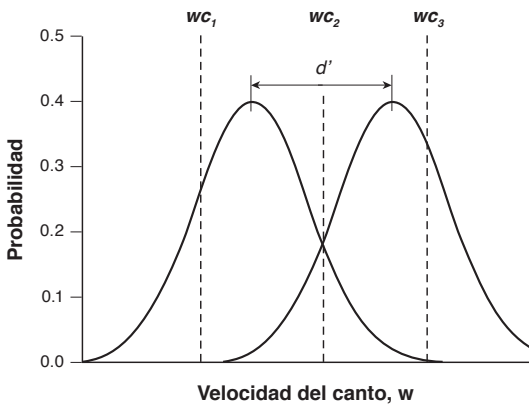
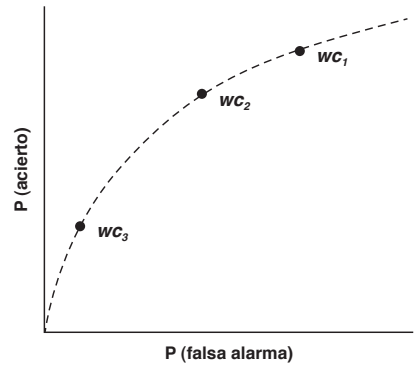
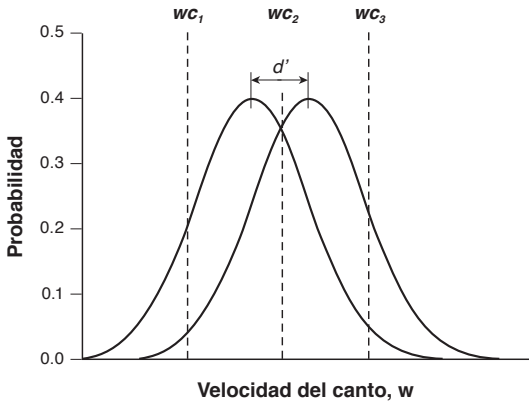
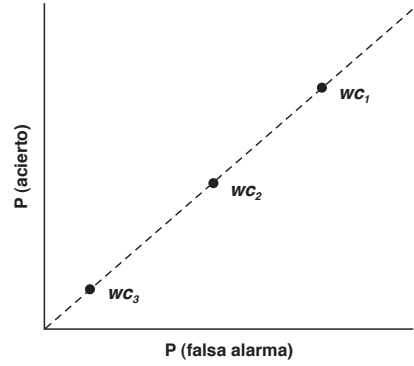
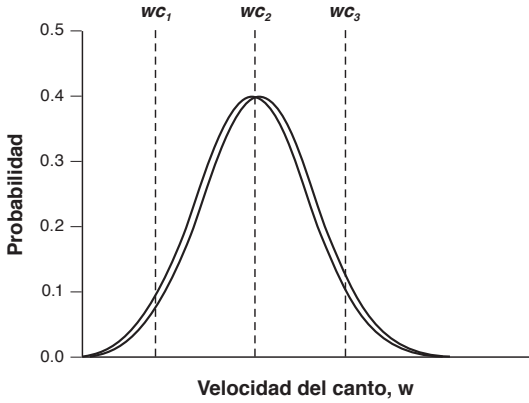
Cuando una hembra escucha cantar a un macho, puede actualizar su estima de que el macho está sano, de P a $P(w | S)$ (y lo mismo vale para el caso de que esté enfermo). Esta probabilidad actualizada se puede combinar con las ganancias anteriores para estimar la ganancia media \bar{G} resultante de cada acción:

$$\bar{G}(\text{Aceptar}) = P(S | w) (R11) + P(E | w) (R12) \text{ es la ganancia de aceptar a un macho que canta.}$$

$$\bar{G}(\text{Rechazar}) = P(S | w) (R21) + P(E | w) (R22) \text{ es la ganancia resultante de rechazarlo.}$$

La velocidad de canto crítica w_c que resulta en una decisión óptima es aquella para la que aceptar a un macho tiene el mismo valor esperado que rechazarlo. Para cantos con velocidad menor que w_c , la hembra debería rechazarlos y debería aceptarlos si la velocidad es mayor que w_c . Es decir:

$$\bar{G}(\text{Aceptar}) = \bar{G}(\text{Rechazar}); \frac{P(S|w_c)}{P(E|w_c)} = \frac{(R22 - R12)}{(R11 - R21)}$$



Si asumimos que la hembra sigue una actualización de tipo bayesiano (Cuadro 9.2) para estimar la probabilidad de que un macho que canta a cierta velocidad esté sano:

$$\bar{G}(S|w) = \frac{P \times P(w|S)}{P \times P(w|S) + (1 - P) \times P(w|E)}$$

Operando, obtenemos que la velocidad de canto crítica es aquella que:

$$\frac{P(w|S)}{P(w|E)} = \frac{(1 - P)}{P} \times \frac{(R22 - R12)}{(R11 - R21)}$$

Al lado izquierdo de la ecuación se le denomina razón de verosimilitud o criterio de respuesta y es el cociente de los valores de probabilidad en el punto wc . Mide la probabilidad (relativa) de que un receptor escuche un canto de velocidad w cuando el macho que lo emite está sano, comparado con que estuviera enfermo.

A medida que wc va aumentando (las hembras son más selectivas y solo aceptan a machos de canto muy rápido), la probabilidad de aceptar a un macho enfermo (falsa alarma) disminuye pero también disminuye la de aceptar a un macho sano (acierto). Estas dos probabilidades nos permiten caracterizar una propiedad del código dependiente de las decisiones del receptor (la sensibilidad, d') que está muy relacionada con la cantidad de información, a partir de observar cuantas falsas alarmas debe sufrir un receptor para obtener una tasa de aciertos determinada. Si representamos gráficamente la probabilidad de acierto frente a la de falsa alarma para distintos valores de wc obtenemos una curva ROC (por Receiver Operating Characteristics).

Cuando las distribuciones son idénticas ($d' = 0$) para machos sanos y enfermos, las señales no aportan ningún tipo de información y subir el umbral wc para aumentar la tasa de aciertos causará un aumento igual en la tasa de falsas alarmas. A medida que las señales diferencian mejor a machos sanos y enfermos (d' aumenta), la curva ROC se va volviendo más convexa.

Desarrollado a partir de Wiley (1994) y Bradbury y Vehrencamp (1998, 2011a, e)

Cuadro 9.4. Efectividad, cantidad de información y fiabilidad

A partir de un código que especifica una correspondencia entre c condiciones y s señales y c probabilidades de partida (o estrategia por defecto del receptor en ausencia de señales), es posible generar una matriz de probabilidades bayesianas actualizadas. En el cuadro 9.2 se ofrece un ejemplo y la forma de calcular una de esas probabilidades (A_{SR}) y las matrices de probabilidades que definen este ejemplo son:

$(C_{s \times c})$: Código $P(s c)$			$(A_{c \times s})$: Actualización bayesiana $P(c s)$		
Señal	Condición		Condición	Señal	
	S	E	S	R	L
R	0,80	0,05	S	0,94	0,16
L	0,20	0,95	E	0,06	0,84
P partida	0,5	0,5			

Efectividad

Nótese que este código es imperfecto. En un código perfecto, todos los machos sanos cantan rápido y todos los enfermos cantan lento (es una tabla de ceros salvo en la diagonal principal que son 1). Podemos cuantificar esta imperfección a partir de algunas medidas de efectividad del código, por ejemplo:

Heterogeneidad. Varía entre 0 (todas las casillas equiprobables) y 1 (código perfecto) y puede calcularse a partir del determinante de la matriz de código C:

$$\begin{vmatrix} 0,8 & 0,05 \\ 0,2 & 0,95 \end{vmatrix} = 0,8 \times 0,95 - 0,05 \times 0,2 = 0,75$$

Consistencia media. Varía entre un mínimo dependiente de las dimensiones de la tabla C y un máximo de 100 % (código perfecto). Es el producto del valor máximo de cada columna (en %) por la probabilidad de partida correspondiente. En nuestro caso:

$$CM = 80 \times 0,5 + 95 \times 0,5 = 87,5 \%$$

Cantidad de información

La cantidad de información transmitida H_T por el canto rápido puede calcularse como la proporción entre la probabilidad actualizada y la de partida. Para facilitar los cálculos, de acuerdo con la Teoría de la Información de Shannon-Weaver, usamos una escala logarítmica en base 2:

$$H_T = \log_2 \left(\frac{\text{Probabilidad actualizada}}{\text{Probabilidad de partida}} \right) = \log_2 \left(\frac{0,94}{0,5} \right) = 0.91 \text{ bits}$$

Este es un código binario (lento/rápido) y, si fuera perfecto, cada señal podría transmitir un máximo de 1 bit de información/señal (la entropía máxima del código).

Fiabilidad

A partir de la matriz de códigos C y de las probabilidades actualizadas A es posible obtener una matriz de fiabilidad R (por *reliability*) donde tenemos la probabilidad de que cuando el receptor infiere una condición esta condición sea cierta. Los valores de R se obtienen del producto de ambas matrices $R_{jj} = A_{jj} \cdot B_{jj}$

$(R_{c \times c})$: Fiabilidad

Señal	Condición	
	S	E
R	0,784	0,199
L	0,216	0,801

$$\text{Donde } R_{1,1} = A_{1,1} \cdot C_{1,1} + A_{1,2} \cdot C_{2,1} = (0,94) \cdot (0,8) + (0,16) \cdot (0,2) = 0,784$$

La diagonal principal muestra cómo de probable es que el receptor crea que la condición real es cierta. La fiabilidad media \bar{R} es la media (en %) de estos valores y se obtiene multiplicándolos por sus probabilidades de partida y sumando:

$$\bar{R} = \sum_j P_j R_{jj} = 0,5 \cdot 78,4 + 0,5 \cdot 80,1 = 79 \%$$

Un código totalmente fiable posee una fiabilidad media del 100 %. Todas las casillas de la diagonal principal de R valen 1. Esto nos permite calcular además una medida de la fiabilidad relativa R_R , que es la media de las fiabilidades respecto de la que tendría un código perfecto teniendo en cuenta las probabilidades de partida:

$$R_R = \sum_j P_j \left[\frac{(R_{jj} - P_j)}{(1 - P_j)} \right] = 0,5 \frac{0,784 - 0,5}{1 - 0,5} + 0,5 \frac{0,801 - 0,5}{1 - 0,5} = 0,58$$

Desarrollado a partir de Bradbury y Vehrencamp (1998, 2011a, b, f, g).
