

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA COLORACIÓN
DEL PLUMAJE DEL CARBONERO COMÚN
(*PARUS MAJOR*) EN AMBIENTES URBANOS Y
RURALES

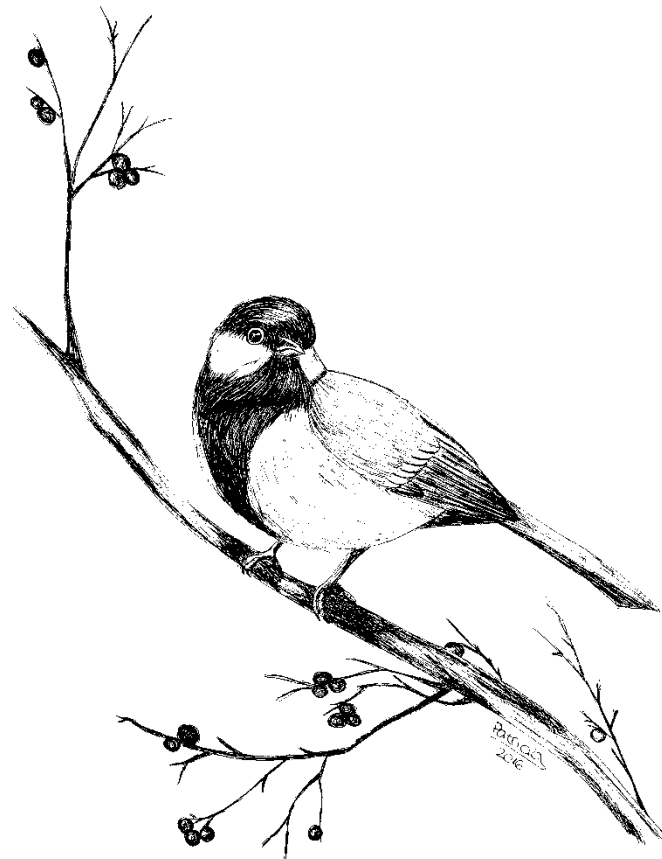
Presentado por:
PATRICIA CATALINA ALLUEVA

Dirigido por:
JOSÉ IGNACIO AGUIRRE DE MIGUEL

JUNIO, 2016
MENCIÓN BIOLOGÍA AMBIENTAL.

ÍNDICE

Resumen/abstract.....	03
Introducción.....	04
Materiales y métodos.....	08
Resultados.....	13
Discusión.....	16
Diferencias de coloración entre sexos.....	16
Mayor saturación de carotenos en áreas rurales.....	16
Tono y saturación del ultravioleta.....	17
Conclusiones.....	19
Bibliografía.....	20



RESUMEN

El plumaje en las aves cumple importantes funciones entre las que se encuentran la capacidad de vuelo, la homeotermia y la comunicación; pero además, la coloración presente en dicho plumaje es indicador de la nutrición, estado de salud y estrés oxidativo. La calidad individual puede ser debida a infinidad de factores como el tamaño del individuo, su condición física o la coloración de su plumaje; que pueden ser utilizados como indicadores honestos de la calidad física de un individuo ante una pareja o posible competidor. Para obtener una coloración basada en carotenos las aves necesitan incorporarlos en su dieta ya que no son capaces de sintetizarlos “de novo”, por ello, resulta de especial interés estudiar qué factores pueden influir en la adquisición de dichos pigmentos.

Nuestra hipótesis radica en que existen diferencias en la coloración entre las aves urbanas y rurales y para ello hemos utilizado el carbonero común (*Parus major*) como especie modelo. Observamos que no existen diferencias entre la coloración de machos y hembras; en cambio, existen diferencias en la concentración de carotenos que poseen en las plumas las aves de diferentes ambientes (urbanas y rurales). Por último se observó que el tono y la saturación en el espectro ultravioleta difiere significativamente de acuerdo con la edad del individuo.

Palabras clave: carbonero común, coloración, carotenos, contaminación, dieta, urbano y rural.

ABSTRACT

Plumage on birds provides important functions as the ability to flight, homeothermy and communication; furthermore, plumage coloration is a proxy indicator of nutrition, health and oxidative stress. Individual quality may be determined by many factors such as size, physical condition or coloration. Both can be used as honest indicators to a possible partner or competitor. Carotenoid based coloration in birds needs to be incorporated in their diet because they are not able to synthesize it “de novo”; therefore, it is interesting to study what factors may influence the acquisition of these pigments.

Our hypothesis is that there are differences in coloration between urban and rural birds and to test it we used the great tit (*Parus major*) as a model species. No significant differences were found between the coloration of males and females, however, there are differences in the carotenoid concentration in birds from different environments (urban and rural). Finally we found that the hue and saturation in the ultraviolet spectrum is significantly different for birds of different age.

Keywords: great tit, coloration, carotenoid, pollution, diet, urban and rural.

INTRODUCCIÓN

El plumaje es una característica única que define a las aves, desempeña múltiples funciones entre las que destaca la homeotermia y el vuelo, es además el principal responsable de la figura, color y forma de los pájaros.

Funciona principalmente como aislante y termorregulador pero también, posee una importante funcionalidad tanto en la comunicación entre individuos como en el camuflaje (Butcher & Rohwer, 1989; Savalli, 1995). Sirve a su vez, para señalar la calidad del individuo, atraer posibles parejas, defender su territorio y ocultarse de los depredadores.

El plumaje sirve como elemento de reconocimiento individual (Shields, 1977). Las aves utilizan el diseño de color para reconocer a los diferentes individuos que conviven en un mismo nicho.

Además es un señalizador del estatus social (Rohwer, 1975). La ventaja de un sistema comunicativo como presentar una gran variabilidad en la coloración del plumaje les permite reconocer el grado de dominancia de un oponente antes de iniciar un enfrentamiento agresivo, esto resulta ventajoso tanto para subordinados como para dominantes ya que de esta forma se evitan un gran número de confrontaciones innecesarias y peligrosas.

Según la *Hipótesis de los buenos padres* (Holzer, 1989; Pierce et al., 1993; Anderson, 1994; Wolf et al. 1997), las hembras se fijan en los ornamentos masculinos ya que estos son indicadores honestos de su calidad física. En este sentido, los individuos más amarillos tienen una mejor condición nutricional (Senar et al. 2003), son más resistentes a los endoparásitos (Dufva & Allander 1995; Horak et al. 2001) y son más hábiles forrajeando (Isaksson et al. 2006). Basándose en estas características físicas, una hembra que escogiera a un macho más amarillo tendría una mayor posibilidad de aumentar su eficacia biológica.

Las coloraciones basadas en pigmentos pueden ser producidas por tres tipos principales de pigmentos: las melaninas, los carotenos y las porfirinas (Dorst, 1976). Los carotenos proporcionan coloraciones rojas, amarillas y naranjas, y al contrario que las melaninas, los carotenos no pueden ser sintetizados por las aves y deben obtenerse través de la alimentación (Hill, 1992; 1994a, 1996a; Olson & Owens, 1998). Los pigmentos carotenoides pueden incorporarse directamente en las plumas o pueden sufrir procesos de transformación metabólica por parte del organismo. Los carotenoides que más frecuentemente se incluyen en la dieta son la luteína, la zeaxantina, y los β -carotenos (Stradi 1998; McGraw 2006a), que

pueden incorporarse sin sufrir ningún cambio en los Páridos; en cambio, de todos los pigmentos existentes los β -carotenos son los únicos que no se depositan en el plumaje (Partali et al. 1987).

La disponibilidad de carotenos depende de dos factores: la concentración de carotenos que se encuentra en los productos primarios y de la absorción de carotenoides en relación con el metabolismo de los alimentos.

Se ha encontrado una relación entre los carotenos y patrones de envejecimiento celular en otros organismos. En las plantas los carotenos son cruciales para la protección de la clorofila de la fotooxidación, pero también protegen las membranas celulares de las especies reactivas del oxígeno (ROS) causado por los contaminantes y pesticidas, (Ekmekci & Terzioglu, 2005) las plantas expuestas a compuestos tóxicos muestran un descenso en la concentración de carotenos lo que sugiere que una baja concentración de carotenos en árboles urbanos refleja estrés medioambiental.

El mismo patrón se ha encontrado con larvas de lepidópteros, principalmente. De esta forma, la variación en el contenido de carotenos de las larvas de lepidópteros probablemente refleja directamente la baja concentración que se encuentra en las hojas, ya que es el alimento principal. Si los carotenos se encuentran limitados en las hojas y a su vez en las larvas, este patrón se manifestará en las aves que serán más pálidas siguiendo las relaciones tróficas existentes (Isaksson, 2005).

La visión, junto con el oído, es uno de los sentidos más desarrollados en las aves, es por ello que poseen una visión tetracromática, es decir, tienen tres conos para ver en el espectro visible y además poseen un cuarto tipo de conos especializado en la detección del color ultravioleta (UV) que es totalmente imperceptible al ojo humano (Bennett & Cuthill, 1994; Cuthill et al., 1999a). Este tipo de visión tan especializada tiene una gran importancia para el desarrollo de las aves puesto que es utilizada para la detección de alimento, facilita la comunicación intra- e interespecífica y es utilizado a su vez como un indicador de calidad física en la elección de pareja y el reconocimiento sexual (Yokoyama et al. 2000).

Una de las funciones más importante que tiene poder utilizar la visión en el rango del UV es el reconocimiento de la progeie durante el cuidado parental, ya que los pollos presentan picos de reflectancia en este espectro cerca de la boca y es usada como una señal visual para sus padres a la hora de la alimentación (Hunt et al. 2003).

Debido a la capacidad de las aves para detectar el espectro ultravioleta, algunos autores aconsejan utilizar espectrofotómetros en lugar de colorímetros cuando se quiere medir el color en el plumaje (Endler, 1990; Cuthill et al., 1999b) ya que estos aparatos disponen de sensores para cada una de las longitudes de onda principales y proporcionan un gráfico de reflectancia espectral con el porcentaje reflejado que se produce por cada longitud de onda. El inconveniente de este método es que no da valores numéricos intuitivos que puedan ser fácilmente interpretados y de fácil tratamiento numérico (Hill, 1998a).

La contaminación atmosférica puede afectar indirectamente a las aves por medio de cambios en el hábitat (Morrison, 1986), aumentando la cantidad de parásitos (Eeva, Lehtikoinen & Nurmi, 1994) o reduciendo la cantidad de comida disponible (Graveland, 1990). Los ornamentos basados en la coloración pueden ser considerados honestos si reflejan estos cambios del ambiente (por ejemplo, carga parasitaria o condición física) (Part & Qvarnstrom 1997; Hill 2002). Conociendo que los insectos son muy sensibles al grado de contaminación, suponemos que una especie insectívora como es el carbonero común es ideal para hacer estudios de calidad ambiental de zonas urbanas. Una especie granívora encontrará en los medios urbanos más recursos y por lo tanto, presentará más ornamentos que los individuos rurales (Hill, 1995).

La capacidad de buscar alimento está relacionada con un proceso de aprendizaje y es de esperar que se produzca un cambio con la edad a medida que el individuo aprende a alimentarse, siendo de esta forma los individuos adultos más coloridos que los jóvenes (Desrochers, 1992). El tono de la coloración amarilla se encuentra ligado a la concentración de carotenos de las plumas, diversos estudios han demostrado la preferencia de las hembras por los machos más coloridos (Hill, 1990; Pakolungas et al. 1994), debido a que la coloración se encuentra relacionada con el estado de la condición física del animal y esto será determinante a la hora de la elección de pareja.

Los hábitats naturales pueden variar mucho en la disponibilidad de comida con abundancia en carotenos (por ejemplo, bosques caducifolios vs bosques perennes, o entre parches de diferente tamaño), y por ello, el color del plumaje de las aves que viven en estas diferentes áreas puede ser distinto (Slagsvold & Lifjeld 1985; Hill 1993; Ferns & Hinsley 2008). En el mismo sentido, los carboneros comunes en áreas contaminadas, donde hay menor cantidad de larvas de lepidóptero ricas en carotenos disponibles, muestran un color del plumaje menos amarillo (Eeva et al. 1998; Horak et al 2000; Dauwe & Eens 2008).

El carbonero común (*Parus major*) es una especie ideal como modelo biológico para estudios de coloración. Perteneciente a la familia *Paridae*, de aproximadamente 18 gramos de peso y que presenta cuidado biparental (Gosler, 1993). Los carboneros muestran una dieta omnívora en invierno debido en parte a la obtención de suplementos alimenticios por parte de los humanos en las zonas urbanas, pero durante la primavera y el verano es una especie considerada especialista en larvas de lepidóptero basada principalmente en diferentes especies de 4 géneros del orden Lepidoptera: *Oporinia*, *Operophtera*, *Amphiphyra* y *Eramis* (Naef-Daenzer et al. 2000; Isaksson & Anderson, 2007) ; por lo tanto, podemos concluir que se trata de una especie que presenta gran versatilidad trófica (Royama 1970; Barba & Gil-Delgado 1990; Atienzar et al. 2013), y puede encontrarse en distintos nichos cuando las circunstancias lo requieren (Fisher & Hinde 1949; Carls 1958; Estok et al. 2010), se trata por lo tanto de una especie capaz de adaptarse al ambiente en función del alimento disponible.

Esta especie es ideal como modelo para el estudio planteado ya que, por una parte presenta un elevado grado de ornamentación (Figuerola & Senar 2000), ya sea en cuanto a colores basados en carotenoides, principalmente luteína y zeaxantina (amarillo del pecho), a melanina presumiblemente eumelanina (parche negro de la cabeza y corbata) (Partali et al. 1987; Stradi 1998), colores estructurales (mancha blanca de la mejilla) y al ultravioleta (en zonas amarillas y negras). Ha sido comprobado que tanto la corbata de los carboneros como el amarillo del pecho son rasgos que permiten discriminar entre machos y hembras, tanto al observador como a los propios carboneros (Svensson 1975; Slagsvold 1993; Senar et al. 2003).

Debido a que los pigmentos presentes en el plumaje pueden ser utilizados como un indicador de la calidad del medio en el que viven las aves, esperamos observar diferencias entre los individuos que viven en zonas rurales que deberían presentar un plumaje con una coloración más intensa con respecto a los individuos que habitan medios urbanos que, afectados por la contaminación y la disponibilidad de alimento presentarán un plumaje más apagado. Para testar esta hipótesis se ha realizado un estudio comparativo de la coloración del plumaje en carboneros comunes (*Parus major*) rurales y urbanos en la Comunidad de Madrid y en como diversos factores afectan a este parámetro.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se produjo durante las jornadas de anillamiento establecidas en 7 estaciones de esfuerzo constante (se mantiene el mismo esfuerzo de muestreo durante el mismo tiempo a intervalos regulares para estandarizar la recogida de datos) en la Comunidad de Madrid (Figura 1). Basándonos parcialmente en el trabajo de Herrera, et al. (2014) las localidades se agruparon en ambiente rural y el ambiente urbano (Tabla 1). Estos ambientes se analizaron teniendo en cuenta una serie de variables: distancia al centro de la ciudad, la cobertura vegetal (SIOSE) y los usos de territorio (CORINE Land Cover) donde se tomaron las muestras. Para la obtención de los datos relativos a la cobertura vegetal se utilizó el programa QGIS en el cual se superpuso una capa de territorio de la Comunidad de Madrid y los puntos de muestreo georreferenciados.

Se obtuvieron dos tipos de ambientes diferentes: *Ambiente rural* (1): ubicado a más de 10 km del centro de la ciudad y está caracterizado por las asociaciones de matorral y pastizal con apariciones esporádicas de frondosas perennes (El Garzo, Roca del Búho) y *Ambiente urbano* (2): estaciones ubicadas a menos de 5 km del centro de la ciudad y caracterizado por la presencia de parques urbanos con una vegetación predominante de zonas verdes artificiales y zonas sin vegetación (Casa de Campo, Lago, Dehesa de la Villa, Real Jardín Botánico Alfonso XIII, Parque del Oeste) (Tabla 1).

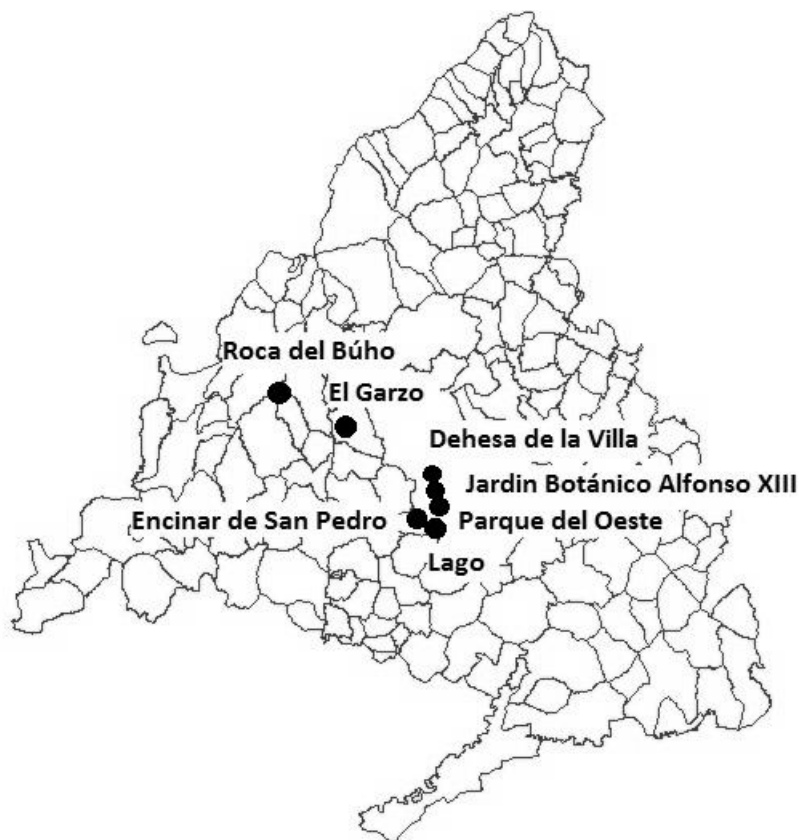


Fig. 1: localización de las estaciones de muestreo en la Comunidad de Madrid

Tabla 1: variables utilizadas en las diferentes localidades para establecer dos tipos de ambientes: urbano y rural. EPU: parque urbano; A: asociación; ZAU: zona verde artificial; VAP: sin vegetación; PST: pastizal; MTR: matorral.

Localidades	Urb/rural	DCC (Dist. Centro ciudad km)	CLC (Corine Land Cover)	SIOSE (Usos del suelo)	Latitud	Longitud
Encinar de San Pedro	urbano	4.33	EPU	ZAU, VAP	40° 25' 26,74" N	3° 45' 15,00" W
Dehesa de la Villa	urbano	4.84	EPU	ZAU, VAP	40° 27' 30,07" N	3° 43' 19,72" W
El Garzo	rural	20.45	A	PST, MTR	40° 32' 11,57" N	3° 52' 57,11" O
Jardín Botánico Alfonso XIII	urbano	3.78	EPU	ZAU, VAP	40° 26' 47,46" N	3° 43' 33,01" W
Lago	urbano	2.22	EPU	ZAU, VAP	40° 25' 06,01" N	3° 43' 48,18" W
Parque del Oeste	urbano	2.75	EPU	ZAU, VAP	4° 26' 03,10" N	3° 43' 34,95" W
Roca del búho	rural	36.5	A	PST, MTR	40° 34' 26,80" N	4° 04' 39,85" O

Todas las aves fueron capturadas por medio de redes japonesas e individualizadas con anillas metálicas. Se les asignó tres categorías de edad en base a su plumaje: volantón (JUV), individuo nacido la primavera del anterior año calendario (JREP) e individuo nacido antes de la primavera del anterior año calendario (AREP). El sexo se asignó según patrones de coloración de la corbata según los criterios de Svensson (1996).

Otros autores han demostrado que la medición directa del ave y la recolección de plumas y posterior medición de estas en laboratorio, son métodos consistentes y por tanto, comparables si se utiliza el número adecuado de plumas, en el caso de las plumas del pecho del carbonero común se han de utilizar entre 10 a 15 plumas para que los dos métodos sean comparables (Quesada, 2006). No obstante, las características de la pluma como su grosor, tamaño o el tipo de coloración podrían modificar el número de plumas necesarias para que los métodos sean comparables (Quesada, J. & Senar, J.C., 2006). Para la realización de este estudio, se estableció la recogida de 12 plumas de 58 individuos distintos de carbonero común. Todas las muestras fueron guardadas en sobres de papel individuales en el momento de su recolección con el fin de preservarlas de la luz solar y la degradación bacteriana.

Las plumas se superpusieron en el laboratorio de forma que se asemejara al plumaje del ave silvestre (Figura 2). Para los análisis de coloración utilizamos el espectrofotómetro Jaz (Ocean Optic) estandarizadas con un blanco puro antes de cada medida. Todas las muestras fueron realizadas por el mismo observador con un ángulo de medición de 90° y las muestras fueron previamente aleatorizadas con el fin de evitar sesgos de selección. Las medidas fueron estandarizadas y transformadas utilizando el software específico AVICOL (Gomez D. 2006. AVICOL), este programa se encarga de analizar los datos espectrofotométricos.

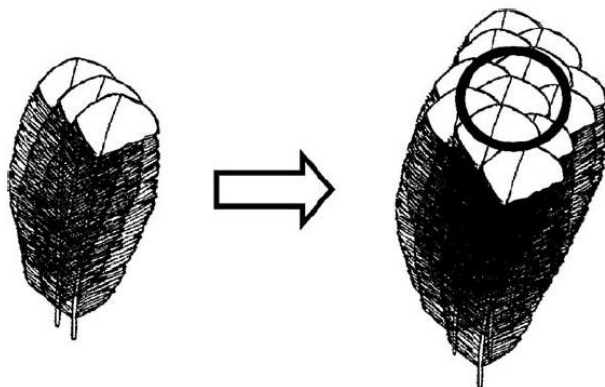


Fig. 2: disposición esquemática de las plumas recogidas. El círculo representa el área que será medida por el espectrofotómetro (según Quesada, 2006).

Para medir el color del plumaje se tomaron los valores de brillo (*lightness*), saturación (*chroma*) y tono (*hue*) de las plumas amarillas del pecho (Figuerola et al. 1999; Quesada & Senar, 2006) para el espectro visible de color (300-700 nm), así como los valores obtenidos en el espectro ultravioleta (300-400 nm). Estos tres parámetros son indicadores de (Figura 3):

- **Tono (*hue*):** la longitud de onda media de un color. Clasifica los colores.
- **Brillo o luminosidad (*lightness*):** compuesta por el porcentaje de blanco o negro que contiene un color y nos da una idea del brillo.
- **Saturación o intensidad (*chroma*):** indicador de la pureza del color. El color más monocromático obtiene el valor más alto.

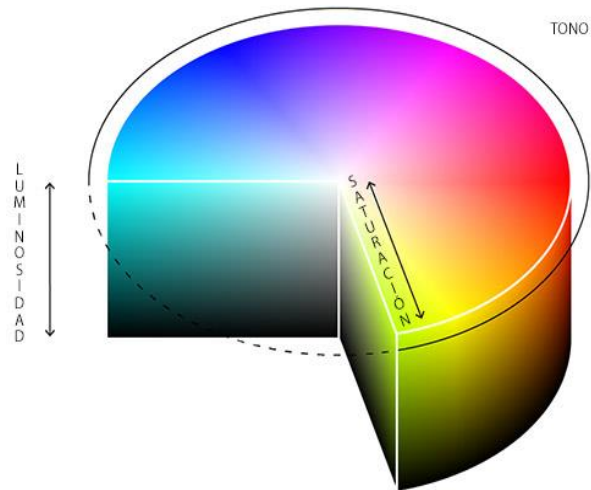


Fig. 3: propiedades del color

Análisis de repetibilidad.

Medir una longitud de o unas variables relacionadas con el color de un objeto tienen amplias posibilidades de error, especialmente cuando el grado de precisión depende de la experiencia y habilidad del investigador. Conocer cuál es el error de medida que cometemos, y por tanto, lo replicables que son nuestras medidas es de suma importancia; en primer lugar para saber si las mediciones obtenidas describen con facilidad la variable que estamos tomando; una de las condiciones imprescindibles de todo estudio es que sea repetible, y que si cualquier otro investigador realiza las mismas mediciones obtenga los mismos resultados. Por esta razón, primeramente fue necesario realizar un análisis de la repetibilidad realizando 5 medidas distintas de 20 muestras elegidas al azar (Lessells & Boag 1987; Harper, 1994).

Los valores de repetibilidad obtenidos fueron: para el brillo ($r_i=0.80$), para el tono ($r_i=0.98$) y para la saturación ($r_i=0.97$). Se consideran valores de repetibilidad aceptables a partir de $r_i > 0.70$ por lo cual, podemos considerar que las medidas de este estudio son altamente repetibles.

La experiencia del investigador aumenta el grado de repetibilidad de sus medidas. Mientras tanto una buena forma de aumentar la repetibilidad es realizar varias mediciones del mismo carácter y considerar su media o mediana (Senar, 1999). Por esta razón, a pesar de que los análisis de repetibilidad fueron suficientemente significativos como para tomar una única medida, se decidió tomar 5 medidas de cada una de las muestras.

Análisis estadístico

Con el fin de determinar si las variables relacionadas con el color estaban determinadas por otras variables como la localización, y la biometría de los animales se ha utilizado un modelo general lineal (GLM) en el cual una variable respuesta es explicada por un conjunto de variables explicativas factores, se trata de una generalización flexible de la regresión lineal ordinaria que relaciona la distribución aleatoria de la variable dependiente en el experimento con la parte sistemática a través de la función de enlace. Utilizando cada una de los parámetros de color como variable dependiente, como factores categóricos el año, sexo, la edad y el código de la localidad. Y como predictor continuo la fecha que previamente ha sido transformada al calendario juliano (valores entre 1 y 360) para poder ser utilizada como una variable de control. Se han tenido en cuenta las interacciones de todos los elementos desechando las que no tienen un significado biológico y excluyendo las no significativas del modelo final. Para todos los análisis se estableció un nivel de significación de $p < 0.05$.

Para que todas las variables se ajusten a la normalidad, ésta fue testada y las variables que no cumplían criterios de normalidad fueron transformadas siguiendo el método de Martin & Altman (1966). Según este método los variables con valores > 0 se transformaron aplicando el $\ln(x)$ y los valores que tomaban valores de 0 se transformaron aplicando $1/x$.

RESULTADOS

No existen diferencias significativas en el efecto del año corrigiendo por el sexo para cada una de las variables estudiadas y por lo tanto podemos agrupar todas las muestras en una única agrupación de dos años.

Tampoco se encontraron diferencias significativas en la coloración entre sexos para ninguno de los valores analizados (brillo, tono y saturación).

Sin embargo si se encontraron diferencias significativas para la saturación de carotenos de las plumas con respecto a la localización de los individuos ($F_{(1,13)} = 5.3569$, $p = 0.0376$). De forma que podemos apreciar que existen diferencias significativas entre el ambiente urbano ($n = 39$) y rural ($n = 19$). Los ambientes rurales presentan una concentración de carotenos más elevada con respecto al medio urbano (Tabla 2; Figura 4).

Tabla 2: Modelo GLM para la concentración de carotenos con respecto a la localidad, el sexo, la edad y la fecha en juliano

	SS	Degr. of	MS	F	p
Intercept	0.1589	1	0.1589	6.2697	0.0263
Codloc	0.1358	1	0.1358	5.3569	0.0376
Sexo	0.0000	1	0.0000	0.0007	0.9791
Edad	0.0012	2	0.0006	0.0248	0.9755
Fechajul	0.0040	1	0.0040	0.1580	0.6974
Error	0.3295	13	0.0253		

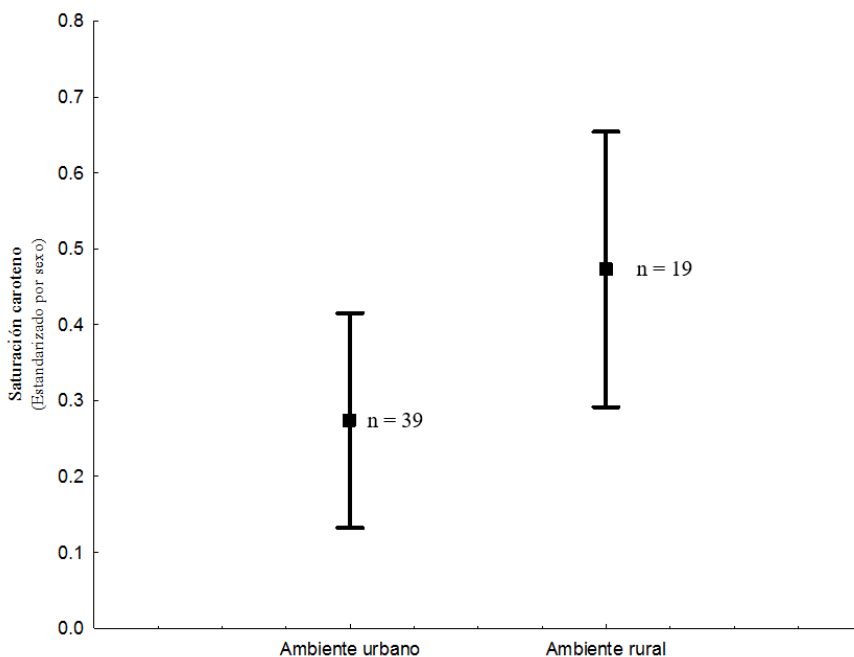


Fig. 4: Diferencias entre los dos ambientes estudiados con respecto a la saturación de carotenos

Estableciendo agrupaciones por edad en las cuales se consideró: JUV (n=11) los pollos nacidos ese año, JREP (n=23) los jóvenes reproductores y AREP los reproductores de más de un año (n=24). Se obtuvo valores significativos en el espectro ultravioleta (UV) para el tono ($F_{(2,37)} = 3.5991$, $p = 0.0373$) y la saturación ($F_{(2,37)} = 5.3607$, $p = 0.0090$) con intervalos de confianza de 0.95. (Tablas 3 y 4; Figuras 5 y 6). De esta forma podemos decir que el tono es más intenso en los adultos de carbonero común que en los jóvenes reproductores y volantones; en cambio la saturación presenta valores más elevados en volantones y adultos con respecto a los jóvenes reproductores.

Tabla 3: Modelo GLM final con el tono de UV como variable respuesta

	Ss	Degr. Of	Ms	F	P
Intercept	0.3700	1	0.3700	80.1421	0.0000
Codloc	0.0000	1	0.0000	0.0018	0.9660
Sexo	0.0010	1	0.0010	0.2325	0.6324
Edad	0.0332	2	0.0166	3.5991	0.0373
Ala	0.0057	1	0.0057	1.2488	0.2709
F8	0.0045	1	0.0045	0.9861	0.3271
Tarso	0.0003	1	0.0003	0.0680	0.7956
Error	0.1708	37	0.0046		

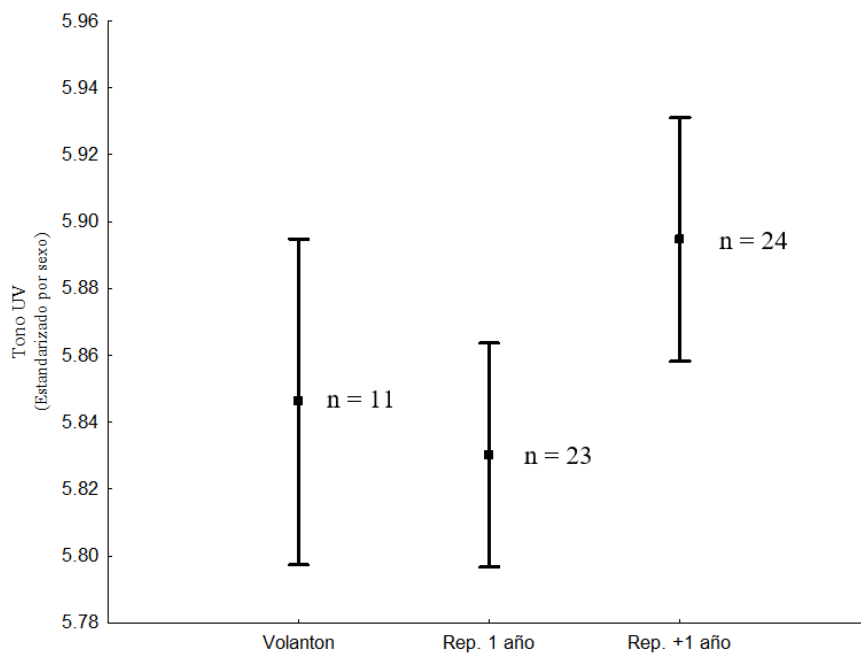


Fig. 5: Diferencias entre las categorías de edad con respecto al tono de UV.

Tabla 4: Modelo GLM final con la saturación de UV como variable respuesta.

	SS	Degr. of	MS	F	p
Intercept	0.0070	1	0.0070	0.2330	0.6321
Codloc	0.0309	1	0.0309	1.0288	0.3170
Sexo	0.0106	1	0.0106	0.3528	0.5561
Edad	0.3222	2	0.1611	5.3606	0.0090
Ala	0.0383	1	0.0383	1.2770	0.2657
F8	0.0356	1	0.0356	1.1861	0.2831
Tarso	0.0907	1	0.0907	3.0179	0.0906
Error	1.1120	37	0.0300		

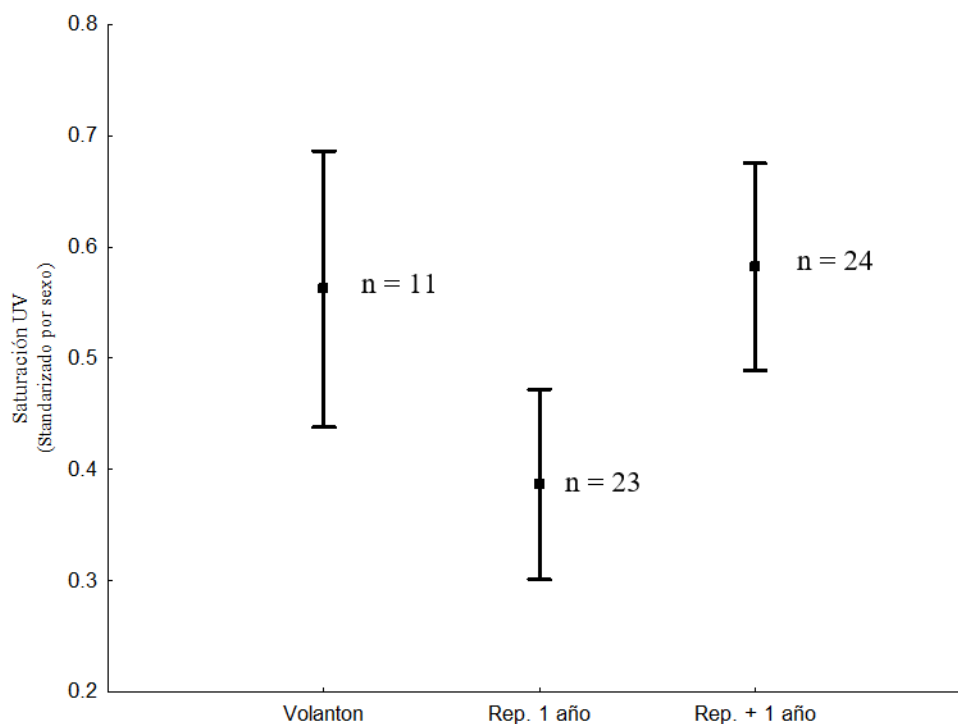


Fig. 6: Diferencias entre las categorías de edad con respecto a la saturación de UV.

DISCUSIÓN

A partir de los resultados obtenidos podemos deducir que:

No existen diferencias de coloración entre sexos.

Según Dauwe (2008) los machos tienen valores más altos para el tono que las hembras, lo que sugiere que son más coloridos, ya que utilizan este carácter secundario como un indicador honesto de la calidad individual a la hora de la elección de pareja. A pesar de ello, nuestros resultados no fueron significativos para este parámetro. Esto puede deberse a que nuestro tamaño muestral es demasiado pequeño o porque la gran parte de las muestras fueron recogidas durante la época post-reproductora cuando los individuos de esta especie han sufrido una muda completa del cuerpo y presentan una coloración amarilla más apagada.

En algunas especies de aves, el plumaje presenta dimorfismo estacional. Cuando se producen las mudas completas post reproductoras el plumaje que aparece tiene dos coloraciones distintas en la misma pluma. El proceso de la muda es energéticamente muy costoso por ello algunas aves han desarrollado un método alternativo para adquirir coloraciones vistosas sin necesidad de efectuar una muda, se trata de una estrategia en la cual aprovechan el desgaste que experimentan las diferentes partes de la pluma: la parte más externa de la pluma se encuentra menos pigmentada lo que hace que esté más expuesta a los diversos factores que desgastan esta estructura y acelera su erosión; en cambio la parte interna se encuentra más pigmentada. Al llegar la primavera las puntas de estas plumas han desaparecido totalmente haciendo visible la parte interna de la pluma mucho más vistosa, con lo que se obtiene un plumaje más coloreado sin el esfuerzo que supone la muda (Senar, 2004).

Mayor saturación de carotenos en áreas rurales.

La cantidad de carotenos puede ser indicativo de la eficiencia alimenticia y de cómo la contaminación puede desviar recursos de importancia en muchas funciones fisiológicas (Møller et al. 2000). Muchos contaminantes como los metales inducen estrés oxidativo en animales y esto ha sugerido que pueden reducir la coloración basada en carotenos (Eeva et al. 1998; Møller et al. 2000). Por lo cual en las zonas contaminadas se producen efectos negativos en los niveles de organización y efectos sobre marcadores bioquímicos, inmunocompetencia, comportamiento y éxito reproductivo en carboneros (Janssens et al. 2003).

Los carboneros son significativamente menos coloridos en su pecho en áreas más contaminadas y sólo los parámetros asociados con la concentración de carotenos en las plumas obtienen resultados significativos; en cambio, para los parámetros que están débilmente relacionados con la deposición de carotenos, como es el brillo, no se obtienen valores significativos. Esto puede deberse a dos razones:

En los lugares más contaminados aumenta la distribución de carotenos para aplacar las especies reactivas del oxígeno (ROS), pero al ser requeridos para hacer frente a las ROS son utilizados como defensa antes de que puedan depositarse sobre el plumaje, con el fin de proteger al individuo del estrés ambiental (Dauwe, 2008) dando por ello individuos más pálidos.

Puede haber diferencias de acumulación de carotenos a lo largo de las zonas. Los adultos no difieren significativamente en el peso del cuerpo y la condición física a lo largo de las zonas de estudio, lo que sugiere que no hay diferencias entre nutrición o salud. En cambio, sí se ha observado que las aves en ambientes urbanos tienen un crecimiento más lento de su plumaje (Dauwe, 2008) y que por lo tanto la deposición de carotenos es menor que en ambientes rurales, donde la posibilidad de encontrar presas con alto contenido de carotenos aumenta.

Tono y saturación ultravioleta.

Los valores relacionados con el tono en el espectro UV nos indican que las aves de más de 1 año (AREP) presentan un amarillo más intenso en las plumas del pecho que aquellas que son volantes (JUV) o jóvenes reproductores (JREP); esto facilita la comunicación intraespecífica y funciona a su vez como indicador de la capacidad de forrajeo del individuo, ya que las aves adultas poseen una experiencia a la hora de alimentarse de la que los más jóvenes carecen.

Con respecto a la saturación, observamos que los individuos más intensos son por un lado los volantes y por otro las aves reproductoras de más de un año de edad.

- **Volantes (JUV):** a pesar de que la calidad del plumaje de estos individuos es muy baja, una de las estrategias que han desarrollado para asegurar su alimentación cuando se encuentran en el nido es poseer una gran pigmentación amarilla en el interior de su boca que facilita a los padres localizarles en la oscuridad del nido y alimentarlos debido a que es una pigmentación sensible al UV. Es probable pensar que la

disposición de carotenos también se produzca en el pecho con la misma finalidad, y por ello, la saturación del color amarillo en estos individuos es más alta.

- **Jóvenes reproductores de primer año (JREP):** un patrón bastante conocido en muchas especies de aves es que los jóvenes reproductores tienen patrones de color menos intensos que los reproductores experimentados, esto es conocido como maduración retrasada del plumaje, que hace que disminuya la agresión interespecífica porque no consideran los experimentados que sean una amenaza (Senar, 2004).
- **Reproductores de más de un año (AREP):** a partir de los dos años, se considera a estos individuos reproductores experimentados por lo cual, pueden permitirse explotar bien el medio y obtener alimento de más calidad y tienen la buena condición física como para tener un plumaje muy vistoso y exhibirlo.

Otros factores pueden afectar a la coloración amarilla del pecho de los carboneros.

Desfase temporal entre los ciclos de desarrollo depredador/presa: en 1998 se demostró en Inglaterra que los carboneros comunes (*Parus major*) no han cambiado sus fechas de cría, y sin embargo, los insectos de los que se alimentan si han adelantado su desarrollo, de manera que cuando los pollos necesitan más comida ya ha pasado la época en que sus presas son más abundantes (Delibes, 2005).

Sustitución de larvas de lepidópteros por otro tipo de presa: las larvas en los ambientes mediterráneos son mucho más escasas que en las latitudes más norteadas del continente europeo, por lo que éstas suelen ser sustituidas por otros tipos de presas (Blondel et al. 1991; Bañbura et al. 1994) concretamente una presa frecuentemente seleccionada son las arañas que son ricas en distintos aminoácidos y otros compuestos como la taurina (Ramsay & Houston 2003; Magrath et al. 2004; Arnold et al. 2007; Wiesenborn 2012).

Diferencias según el tipo de vegetación: se ha comprobado que en los bosques de coníferas el plumaje es más pálido ya que está asociado a una menor abundancia de larvas de lepidóptero en este ambiente (Slagsvold & Liifjeld, 1985). Las diferencias en la vegetación pueden variar la abundancia de las presas potenciales y con ellas la búsqueda de presas alternativas como se ha mencionado más arriba afectando de esta forma a la coloración.

CONCLUSIONES

A través de este estudio podemos concluir que la dieta es un factor crucial para que se manifieste la coloración amarilla en el pecho del carbonero común (*Parus major*) y que la disposición de presas poseedoras de estos pigmentos están directamente relacionadas con la contaminación del medio. De esta forma, las aves residentes en ambientes rurales poseen una pigmentación más intensa debido a la abundancia de presas con altas concentraciones de carotenos. La coloración disminuye a medida que las aves residen más cercanas a los núcleos urbanos donde los contaminantes ambientales afectan al desarrollo de los productores primarios de carotenos influyendo en las cadenas tróficas y en la adquisición de pigmentos.

También podemos concluir que la coloración amarilla resulta imprescindible a la hora de establecer una comunicación entre los individuos ya sea para obtener alimentos y asegurar su supervivencia durante su desarrollo en el nido o bien para poder asegurarse un éxito en la reproducción cuando son adultos.

Es necesario ampliar los estudios de coloración en individuos adultos estableciendo comparaciones entre diferentes ambientes para así poder conocer todas las variables que pueden afectar a la producción de señales honestas. Prácticamente todos los estudios sobre coloración actuales se han basado en investigaciones sobre individuos en el nido de forma que no se ha tenido en cuenta la importancia de la coloración en la comunicación en la madurez.

BIBLIOGRAFÍA

- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Arnold, K. E., Ramsay, S. L., Donaldson, C. & Adam, A. 2007. Parental prey selection affects risk-taking behaviour and spatial learning in avian offspring. *Proceedings of the Royal Society-B-Biological Sciences*, 274: 2563-2569.
- Atienzar, F. Belda, E. J. & Barba, E. 2013. Coexistence of Mediterranean Tits: A multidimensional approach. *Ecoscience*, 20: 40-47.
- Bañbura, J., Blondel, J., de Wilde-Lambrechts, H., Galán, M.J. & Maistre, M. 1994. Nestling diet variation in an insular mediterranean population of Blue Tits *Parus caeruleus* – Effects of year, territories and individuals. *Oecologia*, 100: 413-420.
- Barba, E. & Gil-Delgado, J. A. 1990. Seasonal-variation in nestling diet of the Great tit *Parus major* in orange groves in easterns Spain. *Omnia Scandinavica*, 21: 296-298.
- Bennett, A. T. D. & Cuthill, I. C., 1994. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Research*, 34: 1471-1478.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. & Norris, K. J., 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. *American Naturalist*, 144: 848-860.
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M. & Perret, P. 1991. Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and scierophyllous habitats. *Oecologia*, 88: 9-14.
- Butcher, G. S. & Rohwer, S. A., 1989. The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. *Current Ornithology*, 6: 51-108.
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C. & Bennett, A. T. D., 1999a. UV vision and its functions in birds. In: Proc. 22 Int. Ornithol. Congr. (N. Adams & R. Slotow, Eds.). BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D., Partridge, J. C. & Maier, E. J., 1999b. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *American Naturalist*, 153: 183-200.
- Dauwe, T. & Eens, M. 2008. Melanin- and carotenoid- dependent signals of great tits (*Parus major*) relate differently to metal pollution. *Naturwissenschaften*, 95: 969-973.
- Delibes, M. 2005. La tierra herida. Destino.
- Desrochers, A. 1992: Age and foraging success in European blackbirds: variation between and within individuals. *Animal Behaviour*, 43: 885-894.

- Dorst, J., 1976. Los colores de las aves. In: La vida de las aves: 75-93 (Anonymous). Ediciones Destino, Barcelona.
- Dufva, R. & Allander, K. 1995: Intraspecific variation in plumage coloration reflects immune response in Great Tit (*Parus major*) males. *Functional Ecology*, 9: 785-789.
- Eeva, T. Lehtikoinen, E. 1994. Effects of ectoparasites on breeding success of great tit (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient. *Oecologia*, 108: 631-639.
- Eeva, T. Lehtikoinen, E. & Rönkä, M. 1998. Air pollution fades the plumage of the Great Tit. *Functional Ecology*, 12: 607-612.
- Ekmekci Y. & Terzioğlu, S. 2005. Effects of oxidative stress induced by paraquat on wild and cultivated wheats. *Pesticide Biochemistry & Physiology*, 83: 69-81.
- Endler, J. A., 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, 41: 315-352.
- Estok, P. Zebok, S. & Siemers, B. m. 2010. Great tits search for, capture, kill and eat hibernating bats. *Biology Letters*, 6: 59-62.
- Ferns, P. N. & Hinsley, S. A. 2008. Carotenoid plumage hue and chroma signal different aspect of individual and habitat quality in tits. *Ibis*, 150: 152-159.
- Figuerola, J., Pascual, J. & Senar, J. C. 1999. The use of a colorimeter in field studies of Blue Tit *Parus caeruleus* coloration. *Ardea*, 87: 269-275.
- Figuerola, J. & Senar, J. C. 2000. Measurement of plumage badges: an evaluation of methods used in the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 142: 482-484.
- Gomez D. 2006. AVICOL
- Gosler, A. G. 1993: The Great Tit. Hamlyn, London.
- Harper, D. 1994. Some comments on the repeatability of measurements. *Ringing and migration*, 15: 84-90.
- Graveland, J. 1990. Effects of acid precipitation on reproduction in birds. *Experientia (Basel)*, 46: 962-970.
- Herrera, A. et al. 2014. Oxidative stress of House Sparrow as bioindicator of urban pollution. *Ecological Indicators*, 42: 6-9.
- Hill, G. E. 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40: 563-572.
- Hill, G. E., 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male House Finches. *The Auk*, 109: 1-12.

- Hill, G. E. 1993. Geographic variation in the carotenoid plumage pigmentation of male house finches (*Carpodacus mexicanus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 49: 63-86.
- Hill, G. E., 1994a. House finches are what they eat: a reply to Hudon. *The Auk*, 111: 221-225.
- Hill, G. E., 1995. Ornamental traits as indicators of environmental health. *BioScience*, 45: 25-31.
- Hill, G. E., 1996a. Redness as a measure of the production cost of ornamental coloration. *Ethology, Ecology & Evolution*, 8: 157-175.
- Hill, G. E. 1998. An easy, inexpensive means to quantify plumage coloration. *Journal Field Ornithology*, 69: 353-363.
- Hill, G.E. 2002. *A red Bird in a Brown Bag*. Oxford University Press, Oxford.
- Holzer, G. A. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, 38: 1067-1078.
- Horak, P. Vellau, H. Ots, I. y Moller, A. P. 2000. Growth conditions affect carotenoids-based plumage coloration of great tit nestlings. *Naturwissenschaften*, 87: 460-464.
- Horak, P., Ots, I., Vellau, H., Spottiswoode, C. & Moller, A. P. 2001: Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia*, 126: 166-173.
- Hunt, S., Kilner, R., Langmore, N & Bennett, A. (2003) Conspicuous, ultraviolet-rich mouth colours in begging chicks. *Proceedings of the Royal Society of London, series B-Biological Sciences*, 270: 25-28.
- Isaksson, C. Örnborg, J., Stephensen, E. & Andersson, S. 2005. Plasma glutathioine and carotenoid coloration as potential biomarkers of environmental stress in great tit. *Eco Health*, 2: 138-146.
- Isaksson, C., Uller, T. & Andersson, S. 2006: Parental effects on carotenoid based plumage coloration in nestling great tits, *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 556-562.
- Isaksson, C. 2007. Ecology and physiology of carotenoid coloration in great tit *Parus major*. PhD thesis, Göteborg University/Sweden, Vasastadens bokbinderi AB, Göteborg.
- Janssens, E. et al. 2003. Effects of heavy metal exposure on aggressive behavior in a small territorial songbird. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 45: 121-127.

- Lessells, C. M., Boag, P. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 104: 116-121.
- Magrath, M. J. L., van Lieshout, E., Visser, G. G. & Komdeur, J. 2004. Nutritional bias as a new mode of adjusting sex allocation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271: 347-349.
- Martin, J. & Altman, D.G. 1996. Transforming data. *BMJ*, 312-770.
- McGraw, K. J. 2006a: Mechanics of Carotenoid-based Coloration. In: Bird Coloration, Volume 1, Mechanisms and Measurements, (Hill, G. E. & McGraw, K. J., eds). *Harvard University Press*, Cambridge, MA.
- Møller, A.P, et al. 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews*, 11: 137-159.
- Morrison, M.L. 1986. Bird populations as indicators of environmental change. *Current Ornithology*, 3: 429-451.
- Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B. & Nager, R. G. 2000. Prey selection and foraging performance of breeding Great tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology*, 31: 206-214.
- Olson, V. A. & Owens, I. P. F., 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 510-514.
- Pakolangas, P., Korpimäki, E., Hakkarainen, H., Huhta, E., Tolonen, P. & Alatalo, R.V. 1994. Female kestrelsgain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Animal Behaviour*, 47: 443-448
- Part, T. & Qvarnstrom, A. 1997: Badge size in collared flycatchers predicts outcome of male competition over territories. *Animal Behaviour*, 54: 893-899.
- Partali, V., Liaaen-Jensen, S., Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T. 1987: Carotenoids in food chain studies-II. The food chain of *Parus* spp. monitored by carotenoid analysis. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 87B: 885-888.
- Pierce, T.D., Schluter, D. & Heckman, N.E. 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48: 187-211.
- Quesada, J. & Senar, J.C. 2006. Comparing plumage color measurements obtained directly from live birds and from collected feathers: the case of the great tit *Parus major*. *Journal of avian biology*, 37: 609-616.

- Ramsay, S. L. & Houston, D. C. 2003. Amino acid composition of some Woodland arthropods and its implications for breeding tits and other passerines. *The Ibis*, 145: 227-232.
- Rohwer, S. A., 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution*, 29: 593-610.
- Royama, T. 1970. Factors governing hunting behaviour and selection of food by Great tit (*Parus major* L.) *Journal of Animal Ecology*, 39: 619-668.
- Savalli, U. M., 1995. The evolution of bird coloration and plumage elaboration. A review of hypotheses. *Current Ornithology*, 12: 141-190.
- Senar, J.C. 1999. La medición de la Repetibilidad y el Error de Medida. *Etología*, 17: 53-64.
- Senar, J. C., Figuerola, J. & Domenech, J. 2003: Plumage coloration and nutritional condition in the Great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften*, 90: 234-237.
- Senar, J. C. 2004. Mucho más que plumas. Monografies del Museu de Ciènces Naturals, nº 2.
- Shields, W. M., 1977. The social significance of avian winter plumage variability: a comment. *Evolution*, 31: 905-907
- Slagsvold, T. & Lifjeld, J. T. 1985. Variation in plumage colour of the Great Tit *Parus major* in relation to habitat, season and food. *Journal of Zoology, London*, 206: 321-328.
- Slagsvold, T. 1993. Sex recognition and breast stripe size in great tits. *Ardea*, 81: 35-42.
- Stradi, R. 1998: The colour of flight: carotenoids in bird plumage. Solei Press, Milano.
- Svensson, L. 1975: Identification guide to European Passerines. *Naturhistoriska Riksmuseet*, Stockholm.
- Svensson, L. 1996. Guía para la Identificación de los paseriformes europeos. SEO/BirdLife. Madrid.
- Wiesenborn, W. D. 2012. Sulfur contents of spiders and insects in desert riparian habitat. *Florida Entomologist*, 95: 952-960.
- Wolf, J. B., Moore, A. J & Brodie, E. D. 1997. The evolution of indicator traits for parental quality: the role of maternal and paternal effects. *American Naturalist*, 150: 639.
- Yokoyama, S., Radlwimmer, B & Blow, N (2000) Ultraviolet pigments in birds evolved from violet pigments by a single amino acid change. *PNAS* 97(13): 7366-7371.