



Factores explicativos para las diferencias estructurales entre plumas reemplazadas y plumas originales en aves paseriformes

Trabajo de Fin de Grado

Mención Ambiental



Autor: Álvaro Iglesias Donoso

Tutores: José I. Aguirre de Miguel, Irene Hernández Téllez

Firma de los tutores:



Índice

Resumen.....	3
Abstract.....	3
Introducción.....	4
Material y métodos.....	7
Resultados	10
Discusión	15
Conclusiones	20
Bibliografía.....	21

Resumen

Ante la pérdida accidental de una pluma las aves tienen la capacidad de reemplazarla fuera del periodo de muda. Para estas plumas reemplazadas se sabe que al menos en *Sylvia atricapilla* las características estructurales que presentan son diferentes de las plumas originales, siendo más cortas y menos pesadas. En este estudio se pretende comprobar si las diferentes características estructurales entre ambos tipos de plumas funcionan como un patrón general dentro de las aves paseriformes e identificar qué factores pueden influir en las características estructurales de las plumas adventicias respecto a las plumas originales. Todas las especies paseriformes estudiadas han mostrado plumas sustituidas más cortas respecto las plumas originales. Para *Fringilla coelebs* el sexo y la edad también han sido explicativos en las diferencias de peso y longitud respectivamente. Los individuos jóvenes formaban plumas adventicias más cortas respecto a las originales, y las hembras presentaban menores diferencias de peso entre los dos tipos de plumas estudiadas. Como factores relacionados con estas diferencias estructurales se han mostrado como explicativos la capacidad de las diferentes especies para liberarse de parte de su plumaje como medida antidepredatoria y la edad de los individuos. Aquellas especies que se liberarían de las plumas con más facilidad ante el ataque de un depredador han mostrado una mayor capacidad de igualar las plumas originales en longitud cuando generan plumas adventicias. Teniendo en cuenta el conjunto de las especies paseriformes los individuos jóvenes presentan plumas reemplazadas con menos diferencias de peso respecto a las plumas originales que los individuos adultos.

Palabras clave: plumas reemplazadas, aves paseriformes, asignación de recursos, adaptación antidepredatoria.

Abstract

Facing the loss of a feather birds have the capacity to replace it outside moulting period. It is known that in *Sylvia atricapilla* the replaced feathers show different structural characteristics than original feathers, being lighter and shorter the first ones. This study aims to prove if the different structural characteristics between both types of feathers operate like a general pattern in passerine birds and identify which factors can influence the structural characteristics of the replaced feathers in relation to original ones. All

studied passerine species have shown shorter replaced feathers than the original ones. In *Fringilla coelebs* age and sex explained the differences in length and weight respectively. Young individuals generate replaced feathers shorter than the original ones than adult individuals, and female individuals show less differences of weight between the two types of studied feathers. The ability of the different species to release feathers like an anti-predatory measure and the age of the individuals have explained the structural differences. The species that easier lose their feathers facing a predatory attack have shown more capacity to equal the original feathers in length when they generate replaced feathers. Keeping in mind all the passerine species the younger individuals present replaced feathers with less differences in weight respect to original ones than the adults individuals.

Key words: replaced feathers, passerine birds, resources allocation, anti-predatory adaptation.

Introducción

El plumaje de las aves es de una vital importancia para su supervivencia, no solamente como faneras que permiten el vuelo sino por otras muchas propiedades que confieren a las aves como la termorregulación, protección frente a factores externos o la comunicación con otros individuos entre muchas otras (Jenni y Winkler, 1994; Senar, 2004). Dada la importancia que tiene el plumaje en la eficacia biológica de las aves este es periódicamente renovado de manera parcial o total en lo que se conocen como periodos de muda (Jenni y Winkler, 1994). Uno de los motivos por los que un pájaro lleva a cabo la muda periódica de sus plumas es la recuperación de las características mecánicas del plumaje ya que permiten la correcta cinemática para el vuelo (Williams, 2003), pues las plumas sufren mucho desgaste debido a diferentes factores (Willoughby et al., 1991) durante el periodo que se da entre dos mudas. Dicho desgaste suele deberse a la radiación solar y más específicamente a la radiación ultravioleta (Senar, 2004), efecto que se ve acentuado en zonas mediterráneas (Mester y Prünthe, 1982).

La muda de las plumas supone un costo energético y productivo para las aves, por lo que por medio de la selección natural se han desarrollado numerosas estrategias de muda. De esta manera las mudas se producen en los momentos en los que los recursos son más abundantes y se alternan con otros periodos de elevadas demandas energéticas como podrían ser la época de cría o la migración (Jenni y Winkler, 1994).

Pese a los periodos de muda donde la pérdida y renovación del plumaje se encuentra ordenada hay ciertas situaciones en las que un ave puede perder una o varias plumas de manera accidental o voluntaria. La facilidad que tienen ciertas especies para desprender parte de su plumaje les sirve como medida antidepredatoria, pues un ave si es atrapada por un depredador al poder liberar algunas de sus plumas con facilidad tiene más posibilidades de escapar, pues el depredador tras el ataque se quedaría con un penacho de plumas en vez de con la totalidad de la presa (Dathe 1955; Mester y Prünthe, 1959; Tautenhahn 1959; Berger 1960; Höglund 1964; Møller et al., 2006), entre estas plumas las rectrices que serán las estudiadas en este proyecto tienen una mayor predisposición a perderse o a ser eliminadas de manera voluntaria frente a una amenaza (Møller et al., 2006).

Además de esta medida antidepredatoria algunas especies presentan lo que se conoce como “fright moult”, donde el ave libera plumas sin necesidad de que estas le sean arrancadas, siendo una estrategia distractora que pretende despistar al depredador (Lindström y Nilsson, 1988).

Ante la situación de que un ave pierda una pluma de manera accidental la pluma es sustituida antes de que se realice la muda total o parcial del resto de plumas durante el periodo establecido de muda, pues supone una mayor ventaja adaptativa invertir en una pluma nueva pese al gasto energético que supone este reemplazo a permanecer sin esa pluma hasta el siguiente periodo de muda (Lindstrom y Nilson, 1988; Svensson, 1992; Møller et al., 2006). Algunas de las consecuencias de la ausencia de alguna pluma son los huecos que se forman en el plumaje, los cuales se ha visto que afectan en la aerodinámica del vuelo (Hedenström y Sunada, 1999). Este proceso en el que se sustituye la pluma bajo estas condiciones se conoce como reemplazamiento adventicio (Willoughby et al., 2002). Las plumas que son reemplazadas durante los periodos de muda establecidos para la especie suelen ser plumas bastante simétricas en longitud y peso (de la Hera et al., 2009). Por el contrario, se sabe que en algunas especies como la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) ante la pérdida accidental de una pluma ésta es reemplazada por otra con unas características estructurales diferentes a las de la pluma original, las cuales suelen significar una pluma de peor calidad (Grubb, 2006; de la Hera et al., 2010). Tomando este marco teórico como base la finalidad del siguiente estudio es estudiar si existen diferencias estructurales en las plumas reemplazadas fuera de los periodos de muda respecto a las originales y comprobarlo para una serie de especies forestales del hábitat mediterráneo: la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*), el mirlo (*Turdus merula*), el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*), el herrerillo africano (*Cyanistes teneriffae*), el petirrojo (*Erithacus rubecula*) y el pinzón vulgar (*Fringilla coelebs*). Además, se comprobará si de la misma manera que se ha demostrado en la curruca capirotada otras especies no pueden igualar las características estructurales del plumaje original.

Así mismo, se tratará de comprobar qué factores tanto a nivel intraespecífico como a nivel interespecífico están relacionados con la generación de plumas adventicias.

A nivel intraespecífico la edad podría intervenir en la capacidad que tiene un individuo para recuperar las características estructurales de una pluma perdida de manera accidental, como ya se ha visto en *Sylvia atricapilla* (de la Hera et al., 2010).

El sexo también puede considerarse como un factor intraespecífico que puede influir a la hora de recuperar las capacidades estructurales originales de una pluma perdida. Se sabe que en currucas capirotadas las hembras son capaces de generar plumas más pesadas que los machos (De la Hera, 2009) por lo que estas diferencias en las características originales del plumaje podrían verse reflejadas a la hora de sustituir plumas perdidas de manera accidental.

De igual forma, deben existir factores que expliquen patrones generales a nivel interespecífico en las diferencias estructurales entre plumas sustituidas y plumas originales. La disponibilidad de recursos podría ser un elemento importante a la hora de generar estructuras (Grubb, 1989) pues interfiere directamente en la demanda energética que supone reponer esa estructura, por lo que las aves frente a diferentes condiciones externas con diferentes disponibilidades de recursos podrían presentar diferencias en las asimetrías entre plumas originales y plumas reemplazadas. Además de la disponibilidad de recursos se ha probado como diferentes condiciones ambientales condicionan la construcción del plumaje de las aves (Polo y Carrascal, 1998).

El comportamiento migratorio, es un factor importante a la hora de reemplazar una pluma perdida de manera accidental, pues las aves migratorias ven expuesto su plumaje a unas condiciones de desgaste muy pronunciados durante el vuelo (Burt, 1986; Schreiber et al., 2006) Además, las aves migratorias parecen presentar plumas con mejores condiciones mecánicas que las aves no migratorias (de la Hera, 2009). Las diferentes presiones a las que se ven sometidas las aves migratorias pueden verse relacionadas con la capacidad de generar plumas nuevas.

Como ya se ha expuesto hay ciertas especies de aves paseriformes que tienen una mayor predisposición a desprenderse de las plumas de la parte posterior del cuerpo al ser depredadas, como las plumas del obispillo o las plumas de la cola ante el ataque de un depredador. En algunas especies las plumas del obispillo presentan una mayor predisposición a desprenderse que en otras, lo que se correlaciona con la presión predatoria que sufren estas especies y la presencia de individuos sin cola, posiblemente perdida ante el ataque de un depredador (Møller et al., 2006). Debido a que ciertas especies se ven más expuestas que otras a la pérdida de plumas se espera que reaccionen de manera diferente a la hora de generar las plumas reemplazadas, pues es una situación más habitual para estas especies.

En definitiva, las aves tienen la capacidad de generar nuevas plumas ante la pérdida de alguna de sus plumas, pero como se ha comprobado en *Sylvia atricapilla*, las plumas reemplazadas no son capaces de recuperar las características estructurales de las plumas originales (de la Hera et al., 2010). Partiendo de esta base se comprobará si esto mismo sucede con otras especies de aves paseriformes y si la capacidad de generar plumas nuevas fuera de un periodo de muda se ve influenciada por ciertos factores

relacionados con la disponibilidad de recursos y la capacidad que tienen los individuos de explotarlos, así como las características propias del plumaje, como la facilidad que tienen algunas especies de liberarse de algunas de sus plumas, y las presiones selectivas a las que se ven sometidos los diferentes individuos.

Material y métodos

Especies y área de estudio

El estudio se llevó a cabo en 4 sectores del extremo suroccidental del Paleártico. Dos de los sectores se encuentran en la Península Ibérica, uno situado en el Sistema Central (alta montaña) y otro en el Sistema Penibético (zonas bajas). Los otros sectores se encuentran en el Magreb (Marruecos) uno de ellos en las Montañas del Rif (media montaña) y el otro en la Cordillera del Atlas (alta montaña). Todos estos sectores presentan un clima típicamente mediterráneo con un grado de estacionalidad dependiente de la altitud de los sectores (Myers, 1990), (ver tabla 1). Las aves fueron capturadas en diferentes localidades y espacios protegidos dentro del hábitat forestal de los cuatro sectores de muestreo.

Sector	Altitud media	Herrerillo					Pinzón					Petirrojo					Curruca capirotada					Mirlo				
		Total	Ma.	Fem.	Juv.	Adl.	Total	Ma.	Fem.	Juv.	Adl.	Total	Ma.	Fem.	Juv.	Adl.	Total	Ma.	Fem.	Juv.	Adl.	Total	Ma.	Fem.	Juv.	Adl.
Cordillera del Atlas	1520(943, 1839)	5	5	0	1	4	4	2	2	1	3	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	2	0	2	0
Montañas del Rif	606(128, 990)	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	3	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sistema Central	1158(1088, 1304)	0	0	0	0	0	2	2	0	2	0	3	2	1	3	0	1	1	0	1	0	2	0	2	1	1
Sistema Penibético	117(24, 256)	2	1	1	1	1	3	1	2	2	1	1	0	1	1	0	4	3	1	4	0	1	0	1	0	1

Tabla 1: Distribución de las muestras de cada especie, el sexo y la edad a la que pertenece cada una de ellas y el sector y la altitud (media, máxima y mínima) a la que se recogieron dichas muestras.

Se capturaron 35 individuos de 6 especies diferentes, aunque las dos especies pertenecientes al género *Cyanistes* se han tratado como una única especie con el fin de solventar el escaso tamaño muestral, pues ambas especies viven en hábitats similares y presentan requerimientos tróficos parecidos (Salvador, 2016a; Salvador, 2016b), incluso hasta 2005 *Cyanistes teneriffae* era considerado una subespecie de *Cyanistes caeruleus* (Gill et al., 2005).

De esta forma para el siguiente estudio se trabajó con 6 especies diferentes de aves paseriformes (*Cyanistes caeruleus*, *Cyanistes teneriffae*, *Sylvia atricapilla*, *Fringilla*

coelebs, *Erithacus rubecula* y *Turdus merula*; tabla 1) utilizando para su captura redes de niebla en los cuatro sectores descritos, entre finales de abril y finales de junio de las primaveras de 2018 y 2019. Durante las sesiones de captura a cada ave le fue asignada una edad (joven código EURING de edad=5 y adulto, código EURING de edad = 6) y sexado utilizando características de su plumaje (Svensson 1992, Jenni y Winkler 1994). También se recolectaron y almacenaron dos plumas simétricas de la cola de cada individuo (la segunda rectriz más externa por ambos lados), de las cuales una era pluma original y la otra pluma reemplazada, con el fin de hacer un análisis comparado de las características estructurales entre las plumas originales de las aves y las plumas reemplazadas fuera de un periodo de muda completa o parcial.

Medidas de las plumas y selección de variables

En el laboratorio, se pesaron las plumas empleando una balanza digital del modelo Mettler Toledo® AG-245 (repetibilidad instrumental $0,01 \pm 0,02$ mg). También se midió la longitud total de las plumas desde su base a la punta usando un calibre digital (resolución 0.01 mm).

Una vez obtenidos estos datos se establecieron como variables dependientes los resultados de las diferencias de longitud y las diferencias de peso entre las plumas originales y las plumas reemplazadas fuera de un periodo de muda, siendo este resultado la diferencia estructural entre los dos tipos de plumas.

Se seleccionaron el sexo y la edad como variables con el fin de explicar las diferencias estructurales entre plumas originales y plumas reemplazadas de individuos de la misma especie (ver tabla 1).

Con el fin de identificar patrones generales a nivel interespecífico en las diferencias entre plumas originales y plumas sustituidas se midieron otros factores como son la altitud a la que se capturó cada uno de los individuos muestreados (ver tabla 1), el comportamiento migratorio o sedentario para cada individuo (Tellería et al., 1999) (ver tabla 2) y la fuerza necesaria para arrancar una pluma del obispillo para cada especie según Møller et al. 2006 (ver tabla 2), además de las variables ya utilizadas en los análisis intraespecíficos.

	<i>Sylvia atricapilla</i> (sistema penibético)	<i>Sylvia atricapilla</i> (resto)	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Cyanistes</i>	<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Turdus merula</i>
Estatus	Sedentario	migratorio	Migratorio	Sedentario	Migratorio	Sedentario
Fuerza de plumas del obispillo	24.61	24.61	33.76	17.34	24.80	88.14

Tabla 2: Comportamiento migratorio o sedentario y fuerza necesaria para arrancar las plumas del obispillo (Møller et al., 2006) para las especies que engloba el estudio.

Análisis estadísticos

Para verificar las diferencias entre las plumas originales y las plumas reemplazadas y ver en qué grado se mostraban dichas diferencias para cada una de las especies se optó por realizar un análisis de repetibilidad tomando tanto las plumas originales y las plumas sustituidas como las dos medidas de una misma muestra. Normalmente esta prueba se utiliza para comprobar si las diferentes medidas que se puedan hacer a una misma muestra bajo diferentes factores, como podrían ser dos personas diferentes tomando la misma medida, son repetibles (Senar, 1999), pero en este caso se usó dicho análisis con el fin de justificar que las plumas originales y las plumas sustituidas eran diferentes. La repetibilidad es el resultado de la varianza entre individuos dividido por la suma de las varianzas entre individuos o dentro de individuos, datos que se obtuvieron por medio de una prueba ANOVA. En este caso los valores de repetibilidad necesarios para considerar los dos tipos de plumas como diferentes estarían por debajo de 0.7, pues por encima de este resultado las muestras podrían considerarse repetibles (Senar, 1999).

También se tuvieron en cuenta los resultados obtenidos en el análisis de la varianza (ANOVA) utilizado para llevar a cabo los análisis de repetibilidad. Esta es una prueba paramétrica muy usada para comprobar si dos o más muestras proceden de poblaciones diferentes (Guisande et al., 2013). Se llevó a cabo el análisis para cada una de las especies de manera independiente tomando como variable dependiente las medidas de plumas originales y sustituidas, y como variable explicativa el tipo de pluma, es decir si era una pluma original o una pluma sustituida.

Luego se realizó otra prueba ANOVA para la totalidad de los datos tomando como variable explicativa los residuos de las medidas de peso para las medidas de longitud de las plumas y se comprobó si la especie y el tipo de pluma servían como factores explicativos en los residuos.

Para identificar si la edad y el sexo podían explicar la diferencia para la longitud y el peso entre las plumas reemplazadas y las plumas originales y debido al pequeño tamaño muestral para cada especie se llevaron a cabo análisis no paramétricos para comprobar si las variables independientes podían explicar las variables dependientes. Para ello se eligió la prueba de Kruskal Wallis que funcionaría como un análogo de un análisis de la varianza (ANOVA). Es una prueba que mide la tendencia central de las muestras, teniendo como hipótesis nula que las poblaciones testadas tienen la misma mediana (Guisande et al., 2013), de forma que se tomarían dos grupos para las diferencias de longitud y peso entre plumas originales y plumas sustituidas, uno de machos y otro de hembras para el caso del sexo, y uno de jóvenes y otro de adultos para el caso de la edad.

Para comprobar si existían patrones generales interespecíficos en las diferencias de longitud y peso entre plumas sustituidas y plumas originales se realizaron análisis paramétricos, pues el tamaño muestral teniendo en cuenta la totalidad de individuos de todas las especies es mayor. Se optó por la construcción de un modelo general lineal (GLM). Este modelo realiza un análisis de regresión y un análisis de la varianza para una variable dependiente explicada por medio de varias variables independientes. Con este

procedimiento podemos contrastar hipótesis acerca de los efectos de varias variables sobre la media de una única variable dependiente (Guisande et al., 2013).

Se crearon dos modelos generales lineales, uno de ellos con las diferencias de longitudes entre ambas plumas y el restante con las diferencias de peso. Como variables independientes se usaron las diferentes especies muestreadas (para controlar la variabilidad debida al factor especie), el sexo y la edad de cada uno de los individuos, la altitud, el carácter migratorio o local para cada individuo y la fuerza necesaria para arrancar una pluma del obispillo.

Para ambos modelos generales lineales se utilizó el factor especie para controlar el efecto que tenía la especie sobre las diferencias de longitud y peso entre los dos tipos de plumas. No se usó el tamaño del animal para corregir estas diferencias debido a que el tamaño muestral era muy reducido.

Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete R (RStudio Desktop 1.3.959) y se optó por un nivel de significancia del 0.05, a partir del cual se rechazaría la hipótesis nula.

Resultados

Para los análisis de repetibilidad se obtuvieron resultados por debajo de 0,7 para todas las longitudes de plumas sustituidas y plumas originales (ver tabla 3), por tanto, todas las plumas sustituidas difieren de las plumas originales en cuanto a su longitud.

Para los pesos se obtuvieron valores por debajo de 0,7 y por tanto grupos de plumas diferentes para los herrerillos, los pinzones vulgares y los petirrojos. Para las currucas capirotadas y los mirlos se obtuvieron valores por encima de 0,9 y que por tanto no evidenciaban diferencia entre los pesos de las plumas (ver tabla 3).

	Repetibilidad para las medidas de longitud	Repetibilidad para las medidas de peso
<i>Sylvia atricapilla</i>	-0.280	0.978
<i>Cyanistes</i>	-0.578	0.279
<i>Fringilla coelebs</i>	0.306	0.288
<i>Erithacus rubecula</i>	-0.582	0.108
<i>Turdus merula</i>	0.542	0.946

Tabla 3: Resultados de los análisis de repetibilidad para las medidas y los pesos de las plumas analizadas.

En cuanto a la prueba ANOVA realizada se han encontrado diferencias significativas entre la longitud de las plumas originales y las plumas sustituidas (ver tabla 4). Por lo tanto, las plumas sustituidas presentan longitudes menores que las plumas originales.

Para los pesos de plumas originales y plumas sustituidas sólo se han encontrado diferencias significativas en función del tipo de pluma en los pinzones vulgares (ver tabla 4).

	Longitud de las plumas		Peso de las plumas	
	F	P	F	P
<i>Sylvia atricapilla</i>	7.105	0.0446	0.040	0.8490
<i>Cyanistes</i>	24.650	0.0016	3.115	0.1210
<i>Fringilla coelebs</i>	19.002	0.0024	33.160	0.0004
<i>Erithacus rubecula</i>	7.240	0.0360	3.490	0.1110
<i>Turdus merula</i>	36.820	0.0037	0.203	0.6760

Tabla 4: Resultados ANOVA para la longitud y el peso de plumas siendo el tipo de pluma (sustituida u original) la variable explicativa del modelo.

Para los análisis realizados con los residuos como variable respuesta resulta significativa la especie ($F=16.52$, $P=2.95e-07$) a la que pertenece la muestra y el tipo de pluma ($F=16.19$, $P=0.000303$) en la distribución de estos resultados, de forma que la especie es un factor importante en las diferencias estructurales según el tipo de pluma.

Cuando se analizaron los factores sexo y edad de manera independiente para cada especie se obtuvieron únicamente valores significativos en los pinzones. Se vio que se podía explicar la diferencia de peso por medio del sexo de los individuos ($X^2=5.0276$, $P=0.02495$). A su vez la edad era significativa para explicar la diferencia de longitud de las plumas entre los individuos ($X^2=6.0504$, $P=0.0139$). Se puede decir entonces que existen diferencias significativas para la diferencia de peso entre machos ($n=5$) y hembras ($n=4$). Las diferencias de peso son más elevadas en los pinzones machos que en los pinzones hembras (ver figura 1), lo que se traduce como que las hembras presentan plumas reemplazadas más parecidas en peso a las plumas originales que los machos.

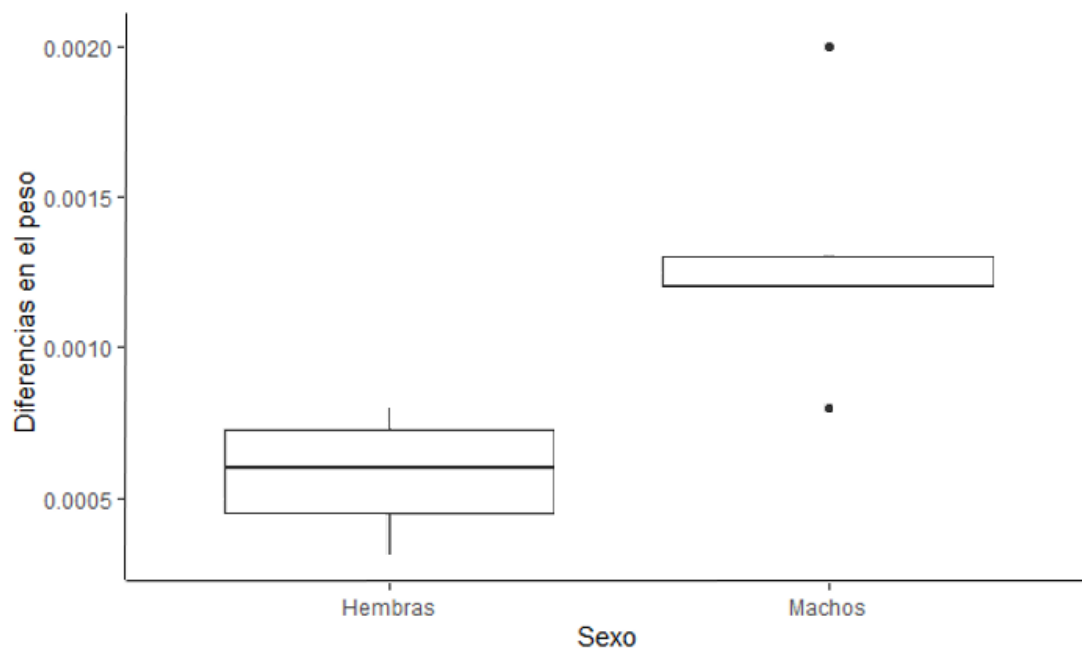


Figura 1: distribución de las diferencias de peso entre plumas originales y plumas sustituidas de los pinzones en función del sexo de los individuos. Las líneas indican la mediana, la caja los cuartiles al 25% superior e inferior y los bigotes los cuartiles 1 (inferior) y 4 (superior).

Por otra parte, la edad explica la diferencia de longitud entre los individuos, de forma que existen diferencias significativas entre los individuos jóvenes y los individuos adultos para la diferencia de longitud entre los dos tipos de plumas. Los pinzones jóvenes ($n=5$) presentan plumas sustituidas con mayores diferencias de longitud que los pinzones de mayor edad ($n=4$), por lo que se puede concluir que las plumas sustituidas de los pinzones nacidos el anterior año son más cortas respecto a las plumas originales que las de los pinzones nacidos en años posteriores (ver figura 2).

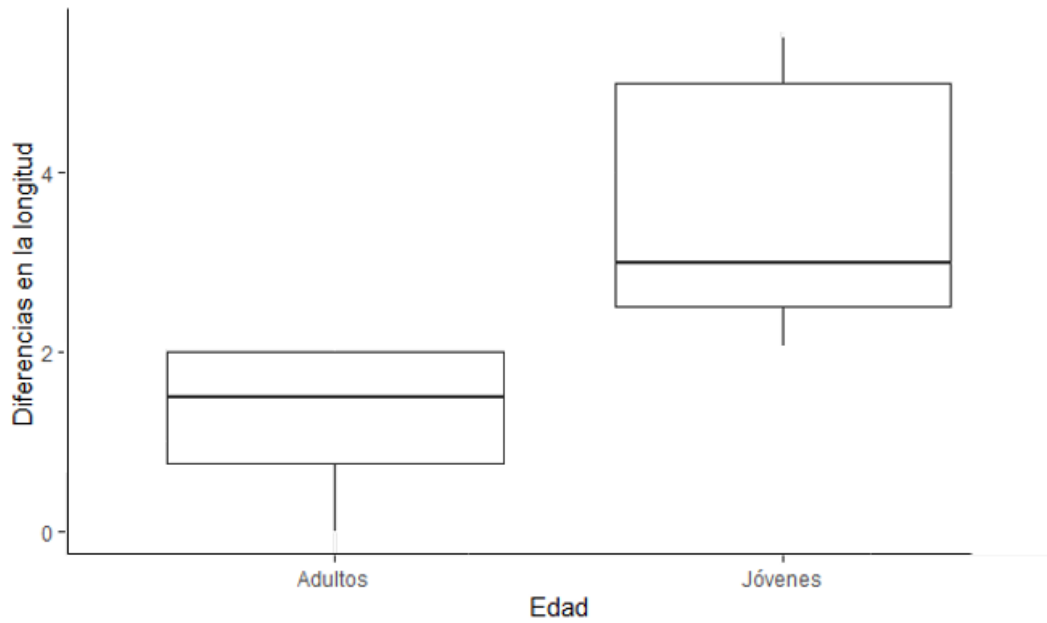


Figura 2: distribución de las diferencias de longitud de los pinzones en función de la edad de los individuos. Las líneas indican la mediana, la caja los cuartiles al 25% superior e inferior y los bigotes los cuartiles 1 (inferior) y 4 (superior).

Para el modelo que tenía la diferencia de longitud como variable explicativa únicamente la fuerza necesaria para arrancar plumas del obispillo fue significativa ($T=2.405$, $P=0.0043$) en lo que la diferencia de longitud se refiere. Aquellas especies que necesitan de una mayor fuerza para arrancar una pluma del obispillo presentan plumas sustituidas más cortas respecto a las plumas originales que los individuos que precisan de una menor fuerza para tomar una pluma de su obispillo (ver figura 3).

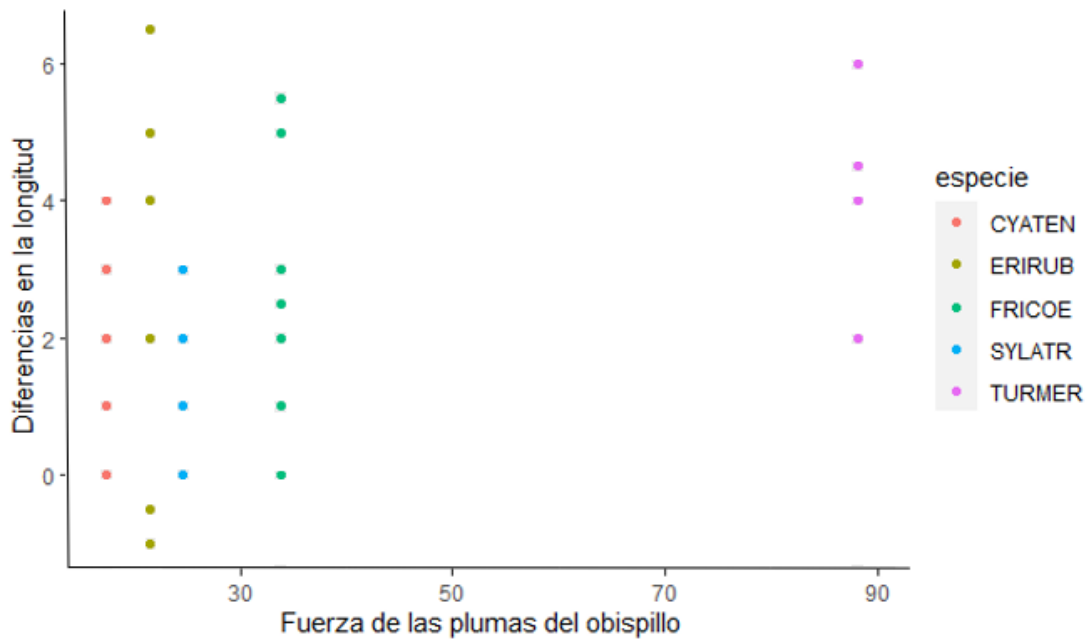


Figura 3: distribución de las diferencias de longitud de plumas originales y plumas sustituidas en función de la fuerza necesaria para arrancar una pluma del obispillo.

Para el modelo que tomaba la diferencia entre el peso de plumas originales y plumas sustituidas como variable respuesta solo se ha mostrado como significativa la variable altitud ($T=-2.435$, $P=0.022$) y la edad ($T=2.346$, $P=0.0269$), necesitando la altitud de la edad en el modelo para mostrarse significativa. Según los resultados a mayores altitudes los individuos serían capaces de generar plumas con menos diferencias de peso. Se optó por una prueba χ^2 para contrastar estos resultados, obteniendo un p-valor por encima de 0.05 para el caso de la altitud ($P=0.3126$), de forma que se tiene como significativo para el modelo únicamente la edad de los individuos para explicar las diferencias de peso entre plumas originales y plumas sustituidas.

Para la edad se ha visto el caso contrario que con los pinzones, pues cuando la edad es más avanzada las aves tienen más dificultades en generar plumas sustituidas más parecidas en peso a las plumas originales que los individuos más jóvenes (ver figura 4).

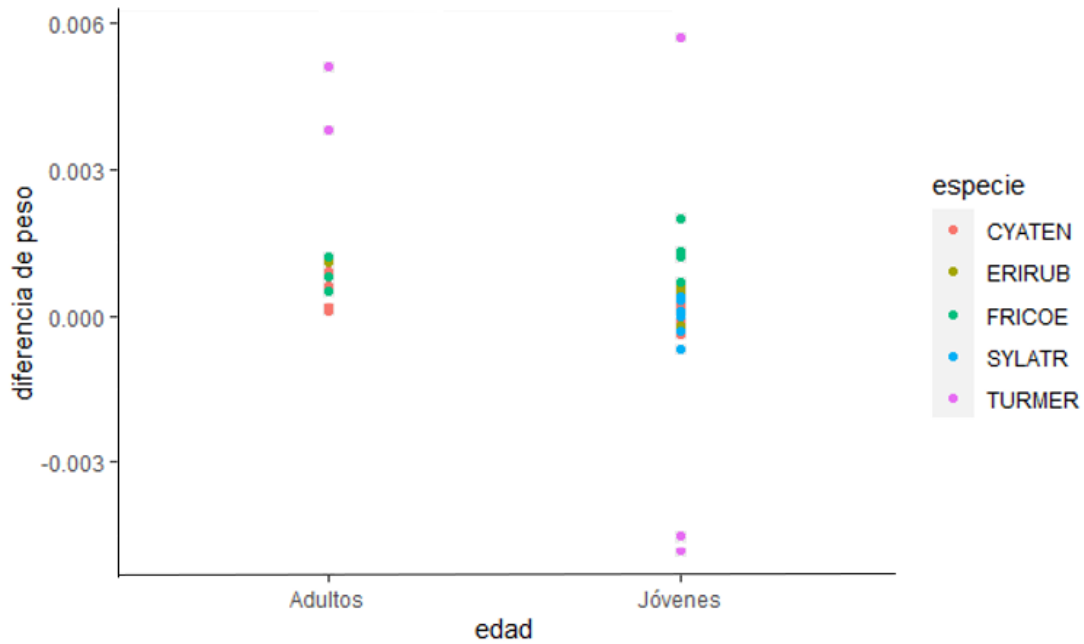


Figura 4: Distribución de las diferencias de peso entre plumas originales y plumas sustituidas en función de la edad de los individuos.

Discusión

Se ha visto que existen diferencias significativas al menos para la diferencia de longitud entre las plumas originales y las plumas sustituidas en todas las especies, y se han podido evidenciar diferencias en el peso entre ambos tipos de plumas para algunas de las especies. Analizando cada una de las especies de manera independiente se han encontrado resultados significativos solo para los pinzones vulgares, especie en la que se ha visto que el sexo y la edad de los individuos son factores significativos para explicar las diferencias de peso y longitud respectivamente entre los dos tipos de plumas. Analizando todas las especies en su conjunto se ha visto que la diferencia de longitud entre las diferentes plumas se relaciona con la fuerza necesaria para arrancar las plumas del obispillo, de forma que se relaciona a su vez con la adaptación antidepredatoria de cada una de las especies y la probabilidad de que estas pierdan por completo la cola (Møller et al., 2006). En cuanto a las diferencias de peso se ha visto que a nivel interespecífico los individuos adultos presentan plumas sustituidas menos pesadas que los individuos más jóvenes.

Respecto a las longitudes de las plumas sí que se han encontrado diferencias significativas entre las plumas sustituidas y las plumas originales para todas las especies,

como se esperaba en un principio y apoyando la hipótesis ya probada en curruca capirotada donde las plumas reemplazadas no conseguían igualar las características estructurales del plumaje original (de la Hera et al., 2010). Estos resultados muestran que las plumas adventicias no pueden igualar en longitud a las plumas originales, y que este fenómeno es bastante normal dentro de las aves passeriformes, pues se cumplía para todas las especies del estudio, pertenecientes a diferentes familias taxonómicas.

Como ya se ha mencionado las aves passeriformes mudan su plumaje durante periodos de muda que se encuentran establecidos en el tiempo, así aprovechan los momentos de máximos recursos (Jeni y Winkler, 1994). Se ha comprobado que para algunas especies piciformes que el crecimiento del plumaje medido por medio de la ptilocronología depende de la disponibilidad de recursos que tienen los individuos (Grubb y Cimprich, 1990) pues en pájaros carpinteros la adición de comida suplementaria a los individuos suponía la eliminación de las diferencias ptilocronológicas entre los dos sexos. También se ha visto que el área de la sección transversal del cálamo de las plumas está correlacionada con el crecimiento en masa de la pluma, en lugar de la circunferencia del diámetro (Jeni et al., 2020), lo que podría significar que el crecimiento de la pluma se debe a la suplementación de nutrientes al folículo de la pluma en lugar de la cantidad de células madre de este y por tanto la construcción de la pluma dependería de los recursos que el ave pudiera destinar a tal fin.

Estas evidencias nos indican que la construcción de las plumas puede estar condicionada por la cantidad de recursos que los individuos puedan destinar para tal fin. Al generar las plumas fuera de estos periodos puede que las aves se enfrenten a una menor disponibilidad de recursos o a mayores demandas energéticas que las que enfrentan durante los periodos de muda, lo que supondría una mayor dificultad a la hora de construir una pluma sustituida.

En los análisis de repetibilidad se ha podido comprobar que, si existen diferencias entre el peso de plumas originales y plumas reemplazadas para algunas de las especies (*Cyanistes*, *Erithacus rubecula* y *Fringilla Coelebs*), sin embargo, hay resultados para algunas especies que muestran una repetibilidad alta (*Sylvia atricapilla* y *Turdus merula*) ($R > 0.9$) y por tanto que ambas plumas no son estadísticamente diferentes para los parámetros completados. Esto puede deberse al tamaño muestral con el que se ha trabajado o a que las varianzas para las plumas entre los individuos son mucho mayores por lo que no se notaría el efecto de la varianza dentro de los individuos para el tipo de pluma.

En estudios previos con curruca capirotada se ha demostrado que las plumas sustituidas diferían en peso de las plumas originales (de la Hera, 2010), sin embargo, en este estudio no se han encontrado estos resultados para el peso de todas las especies, en las que se incluye la curruca capirotada.

Debido a que el nivel de precisión que se ha conseguido en la medición del peso de las plumas es muy alto y por tanto suficiente como para detectar diferencias entre ambos

tipos de plumas, la razón más probable para la obtención de los resultados arriba mencionados debería ser un tamaño muestral insuficiente.

A diferencia de los estudios previos sobre este mismo tema las muestras que se han obtenido para este estudio han sido recogidas de manera natural, es decir que en vez de provocar la pérdida de la pluma al ave para después tomar la pluma sustituida una vez que el individuo era recapturado (de la Hera et al., 2010) se han tomado plumas sustituidas a partir de plumas originales que se han perdido de manera natural y desconocida para nosotros.

Al tratarse de un muestreo natural el tamaño muestral se vio más limitado que en los estudios previos (de la Hera et al., 2010) pues las muestras se limitaban a las plumas sustituidas que podían encontrarse de forma natural y no a las plumas sustituidas que se pudieran provocar. También, las muestras tomadas pertenecían a individuos de poblaciones diferentes y por tanto sometidas a presiones diferentes, como en el caso de las currucas capirotadas que eran de poblaciones migrantes y sedentarias lo cual condiciona las características de su plumaje (de la Hera, 2009). Esto podría significar una gran variabilidad entre los individuos estudiados, lo que sumado al escaso tamaño muestral podría suponer una mayor dificultad a la hora de encontrar resultados significativos.

También se ha visto en currucas capirotadas que las plumas reemplazadas suelen ser más densas y con raquis más anchos (de la Hera et al., 2010), por lo que es posible que las diferencias entre el peso de las plumas sustituidas y las plumas originales sean menos marcadas que las diferencias entre las longitudes de los dos tipos de plumas.

El pinzón vulgar ha sido la única especie en la que el sexo y la edad se han presentado como factores significativos para las diferencias estructurales entre las plumas sustituidas y las plumas originales.

Atendiendo al sexo de los individuos se ha visto que las hembras presentan diferencias menores en el peso entre las plumas reemplazadas y las plumas originales, por lo que presentan una mayor capacidad de recuperar las características estructurales del plumaje original, en lo referente al peso de la pluma.

Sabiendo que en algunos paseriformes existen diferencias en la capacidad de forrajeo entre machos y hembras (Holmes, 1986) puede darse que los pinzones hembra sean más capaces que los machos en la obtención de recursos, sin embargo, algunos estudios sobre la dominancia en cuanto a la adquisición de recursos para algunas aves migratorias como el papamoscas cerrojillo han mostrado lo contrario (Moore et al., 2003) pues los machos tenían una mayor dominancia sobre las hembras y mayor control de los recursos de las paradas durante la migración. Por otra parte, en esta misma especie los machos durante la migración se ven sometidos a mayores presiones selectivas que las hembras, pues hay un mayor empeño en llegar temprano a las zonas de cría para establecer territorios (Myers, 1981).

Además, los pinzones presentan dimorfismo sexual entre hembras y machos, siendo estos últimos más coloridos que las primeras. Parte de esta coloración se debe a dos tipos de carotenos, la luteína y la zeaxantina (Ligon et al., 2016), los cuales se obtienen en la dieta de los individuos (Stradi 1998; McGraw 2006) y por tanto requieren una mayor demanda de recursos.

Las superiores presiones selectivas a las que se ven expuestos los machos y mayores demandas energéticas para algunos aspectos como la coloración puede suponer una mayor necesidad de recursos que las hembras, lo cual implicaría una mayor dificultad en los machos a la hora de desviar recursos para la construcción del plumaje y por tanto una mayor dificultad para replicar las características del plumaje original, al menos en peso, que las hembras.

Por otra parte, la edad de los pinzones también se ha presentado como un factor importante para las diferencias de longitud entre las plumas, presentando los individuos jóvenes plumas sustituidas más cortas respecto a las originales.

Al igual que en el caso anterior, la generación de plumas sustituidas más cortas en ejemplares jóvenes puede deberse a la capacidad de estos para destinar recursos en la construcción de la pluma. Ha sido demostrado que los individuos más jóvenes suelen ser peores forrajeadores que los individuos adultos y con más experiencia (Wunderle, 1991; Franks y Thorogood, 2018). La peor capacidad de forrajeo de individuos jóvenes puede suponer una menor cantidad de recursos que estos pueden invertir en la construcción de las plumas reemplazadas, de forma que estas terminan siendo de menor longitud que las plumas sustituidas de individuos más adultos respecto a las plumas originales.

La especie a la que pertenecían los ejemplares se ha visto como un factor importante a la hora de explicar las diferencias estructurales de las plumas sustituidas respecto a las plumas originales. Por tanto, la forma que responden las aves ante la pérdida accidental de una pluma retriz será diferente en función de la especie, aunque para todas las especies se sigue el mismo patrón en el que las plumas sustituidas no son capaces de igualar la estructura y calidad de las plumas originales.

A nivel interespecífico para la diferencia entre las longitudes de plumas originales y plumas reemplazadas solamente la fuerza necesaria para arrancar una pluma del obispillo ha sido significativa para explicar el modelo.

Según los resultados aquellas especies que precisan de una mayor fuerza para tomar una pluma del obispillo y que por tanto tienen una menor predisposición a perder las plumas retrices como medida antidepredatoria (Møller et al., 2006) presentan mayores diferencias en la longitud de las plumas sustituidas. De tal manera cuanto más fija esta la pluma (más cuesta arrancarla) menor longitud alcanzan las plumas sustituidas.

Estos resultados dan a entender que aquellas especies con mayor predisposición a perder plumas como medida antidepredatoria pueden generar plumas sustituidas fuera de un periodo de muda más parecidas a las plumas originales que en el caso las especies

con menor predisposición a perder plumas. Estas especies al verse más expuestas a la pérdida de las plumas rectrices pueden haberse adaptado siendo capaces de generar plumas sustituidas de una mayor calidad de lo que son capaces aquellas especies con menor predisposición a perder sus plumas rectrices. En el caso de que estas variables usadas pudieran relacionarse con el tamaño del folículo, una mayor fuerza para arrancar la pluma podría suponer un folículo de mayor tamaño lo que significaría plumas más recursos a la hora de su construcción (Jenni et al., 2020), lo que podría suponer diferencias en la longitud más acentuadas como se ha visto en los resultados para las plumas que se encontraban más fijas.

Algunas especies como el mirlo con las plumas del obispillo más fuertemente unidas podrían compensar la falta de esta medida antidepredatoria con otras medidas como la “fright moult” donde las plumas se desprenden solas ante una situación de estrés (Lindström y Nilsson, 1988).

Por otra parte, la edad también ha sido significativa a la hora de explicar las diferencias en cuanto al peso entre los dos tipos de plumas para el conjunto general de las especies. A diferencia de lo que sucedía con los pinzones, cuando se tiene en cuenta la totalidad de especies, los individuos más jóvenes han sido capaces de generar plumas con pesos más parecidos a los pesos de las plumas originales.

Las plumas de los juveniles son diferentes a las de los individuos adultos, siendo estas últimas de una mejor calidad (Svensson, 1992). La peor calidad de las plumas originales de los individuos jóvenes puede significar una mayor facilidad a la hora de igualar la cantidad de material necesario para la construcción de la pluma.

Las plumas rectrices de los individuos jóvenes de estas especies se forman mientras son volantones y cebados por los padres, es decir, que forman las plumas a partir de los recursos que sus padres pueden proporcionarles (Svensson, 1992; Jenni y Winkler, 1994; Demongin, 2016). Este plumaje juvenil estaría limitado a los recursos que sus padres puedan conseguir y a la repartición que hacen de estos entre los individuos que forman la descendencia. Los recursos que pueden destinar a la formación de este primer plumaje pueden ser más fáciles de igualar que los recursos que obtienen los individuos para la formación del plumaje durante los periodos de muda establecidos. De esta forma los individuos generan plumas sustituidas más parecidas a las plumas originales que se formaron mientras eran volantones, puesto que estas plumas de peor calidad son más fáciles de igualar que las plumas formadas durante un periodo de muda.

Conclusiones

Tras estos resultados se puede concluir que las plumas que han sido construidas fuera de los periodos de muda no pueden replicar las mismas características estructurales que las plumas generadas durante los periodos de muda establecidos, y que esta característica anteriormente probada para currucas capirotadas parece estar muy extendida en aves paseriformes, al menos en lo que a la longitud de las plumas se refiere.

La capacidad que tienen los individuos de igualar las características estructurales originales del plumaje parece depender de la capacidad de cada uno de ellos en la obtención de los recursos y las demandas energéticas propias de cada ejemplar. Se ha visto que frente a diferentes aspectos biológicos que condicionan la obtención de recursos o implican unas mayores demandas energéticas, como son la edad y el sexo, las aves responden frente a la generación de las plumas sustituidas de diferentes maneras.

Se vio que aquellas especies que precisaban de una mayor fuerza para que una de sus plumas del obispillo fuera arrancada y que por tanto tenían una mayor predisposición a perder la cola formaban plumas más cortas respecto a las originales que otras especies que se desprendían de sus plumas con más facilidad. Estos resultados podrían significar una adaptación por parte de las especies que se liberan de sus plumas con más facilidad, pues al estar más sometidas ante esta situación que otras especies la solventan con más facilidad.

Por último, se ha identificado que teniendo en cuenta la totalidad de las especies los individuos más jóvenes formaban plumas adventicias más parecidas en peso que las originales. Las plumas de los individuos jóvenes presentan una peor calidad que la de individuos adultos y se forman gracias a los recursos que adquieren a través de sus padres los cuales tienen que repartir entre toda la descendencia. Estas limitaciones en la formación de las primeras plumas de los individuos jóvenes pueden suponer un listón más bajo en lo referente a igualar las características del plumaje y por lo tanto los individuos jóvenes tendrían más facilidad para ante la pérdida accidental de una pluma igualarla al menos en peso pese a ser peores forrajeadores que los individuos adultos.

Bibliografía

Berger G. (1960). Schreckmauser bei der Grosstrappe (*Otis tarda* L.). *Beitr Vogelkde*, 7:126–29.

Burt E. H. Jr (1986): *An analysis of physical, physiological, and optical aspects of avian coloration with emphasis on wood-warblers*, Johnston, D. W. & Foster, M. S., Ornithological Monographs, *the American Ornithologists' Union*, 38.

Dathe, H. (1955): U'ber die Schreckmauser. *J Ornithol*, 96: 5–14.

De la Hera, I. (2009): *Comportamiento migratorio y estrategias de muda en aves passeriformes*, tesis doctoral, Universidad Complutense, Madrid.

De la Hera I. & Henderström A. & Pérez-Tris J. & Tellería, J. L. (2010). Structural and mechanical differences between original and replaced feathers in blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Ardeloa*, 57 (2), pp. 431-436.

Demongin, L. (2016): *Identification guide to birds in the hand*, Francia, Ain.

De la Hera, I., Pérez-Tris, J., Tellería, J. L. (2009). Repeatable length and mass but not growth rate of individual feathers between moults in a passerine bird. *Acta ornithologica*. 44 (1), pp. 95-99.

Franks, V. R., Thorogood R. (2018): Older and wiser? Age differences in foraging and learning by an endangered passerine, *Behavioural Processes*, 148, pp. 1-9.

Gill, F. B. & Slikas, B. & Sheldon, F. H. (2005): Phylogeny of titmice (Paridae): II. Species relationships based on sequences of the mitochondrial cytochrome-b gene. *Auk*, 122, pp. 121-143.

Grubb, T. C. JR & Cimprich, D. A. (1990): Supplementary food improves the nutritional condition of wintering woodland birds: evidence from ptilochronology, *Ornis Scandinavica*, 21, pp. 277-281.

Grubb, T. C. JR. (1989): Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional status, *The American Ornithologists' Union*, 106 (2), pp. 314-320.

Grubb, T. C. JR. (2006). *Ptilochronology. Feather time and the biology of birds*. Oxford University Press. Oxford.

Guisande, C. & Vaamonde, A. & Barreiro, A. (2013): *Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS*, Vigo, DíazdeSantos.

Höglund, N. H. (1964): Fright moult in Tetraonids. *Viltrevy*, 2: 419–22.

Hedentröm A. & Sunada, S. (1999): On the aerodynamics of moult gaps in birds, *The journal of experimental biology*, 202, pp. 67-76.

Inunza, J. ()

Jenni, L. & Winkler, R. (1994): *Moult and ageing of European Passerines*, Academic Press, London.

Jenni, L. & Ganz, K. & Milanese, P. & Winkler, R. (2020): Determinants and constraints of feather growth. *PLoS ONE*, 15(4), disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231925>

Ligon, R. A. & Simpson, R.K. & Mason, N. A. & Hill, G. E. & McGraw, K. J. (2016) Evolutionary innovation and diversification of carotenoid-based pigmentation in finches. *Evolution*, 70 (12), pp. 2839-2852

Lindström, A. & Nilsson, J-Å. (1988): Birds doing it the octopus way: fright moulting and distraction of predators. *Ornis Scandinavica*, 19: 165-166.

McGraw, K. J. (2006^a): 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. & Nielsen, J. T. & Erritzoe, J. (2006): Losing the last feather: feather loss as an antipredator adaptation in birds. *Behavioral Ecology*, 17, pp. 1046-1056.

Moore F. & Mabey S. & Woodrey M. (2003): Priority Access to Food in Migratory Birds: Age, Sex and Motivational Asymmetries, Berthold P., Gwinner E., Sonnenschein E., *Avian Migration*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 281-292.

Mester, H. & Pünthe, W. (1959): Bemerkungen über die Schreckmauser, *Vogelwelt*, 80, pp. 179–80.

Mester, V. H. y Prünthe, W. (1982): Die "sektorale" postjuvenile Handschwingenmauser der Carduelinen in Südeuropa. *Journal für Ornithologie*, 123, pp. 381-399.

Myers, N. (1990): The biodiversity challenge: Expanded Hot-Spots análisis, *The Environmentalist*, 10, pp. 243-256.

Myers, J. P. (1981): A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. *Canadian Journal of Zoology*, 59 (8), pp. 1527-1534.

Polo, V. y Carrascal, L. M. (1998): Relación entre la condición física invernal y la capacidad de regenerar plumas en el carbonero garrapinos (*Parus ater*), *Ardeloa*, 45 (2), pp. 201-211.

Holmes, R. (1986): Foraging Patterns of Forest Birds: Male-Female Differences, *The Wilson Bulletin*, 98 (2), pp. 196-213.

Schreiber R. W., Schreiber E. A., Peele A. M., Burt E. H. Jr (2006): Pattern of Damage to Albino Great Frigatebird Flight Feathers Supports Hypothesis of Abrasion by Airborne Particles, *The Condor*, 108 (3), pp. 736–741.

- Salvador, A. (2016): *Herrerillo africano-Cyanistes teneriffae (Lessom, 1831)*, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC).
- Salvador, A. (2016): *Herrerillo común-Cyanistes caeruleus (Linnaeus, 1758)*, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC).
- Senar, J. C. (1999): La Medición de la Repetibilidad y el Error de Medida, *Etologia*, 17, pp. 53-64.
- Senar, J. C. (2004): *Mucho más que plumas*. Monografies del Museu de Ciències Naturals, nº 2. Barcelona.
- Stradi, R. (1998): *The colour of flight: carotenoids in bird plumage*, Solei Press, Milano.
- Svensson, L. (1992): *Identification guide to European Passerines*, edición 4. L. Svensson. Stockholm. British Trust for Ornithology.
- Tautenhahn, W. (1959): Schreckmauser bei Amsel. *Vogelwelt* 80:122. Vermeij GJ. 1987. Evolution and escalation. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tellería, J. & Asensio, B. & Díaz, M. (1999): *Aves Ibéricas*. Vol. 2. Passeriformes, JM Reyero Editor, Madrid.
- Willoughby, E. J. (1991): Molt of the genus *Spizella* (Passeriformes, Emberizidae) in relation to ecological factors affecting plumage wear, *Proc. Western Found. Vert.*, 4: 247–286.
- Willoughby, E. J. & Murphy, M. & Gorton, H. L. (2002): Molt, plumage abrasion, and color change in Lawrence's goldfinch. *Wilson Bulletin*, 114, pp. 380-392.
- Williams, E. V. & Swaddle, J. P. (2003): Molt, flight performance and wingbeat kinematics during take-off in european starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal of Avian Biology*, 34, pp. 371-378.
- Wunderle, J. M. (1991): Age-specific foraging profency in birds. En Powers, D. M., *Current Ornithology, Volumen 8*, EEUU, New York, Springer US, pp. 273-324.