



Expresión y función del color del plumaje

Primera parte

Melaninas

Lorenzo Pérez Rodríguez
 Doctor en Biología
 Departamento de Ecología Evolutiva
 Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)
 Fotos: Rafael Palomo

Imaginemos que repartimos una serie de ejemplares del número de *Ornitología Práctica* que el lector tiene ahora entre sus manos entre un grupo de personas elegidas al azar. Hagamos que hojeen rápidamente la revista, contemplando sin mucho detenimiento las fotografías que la ilustran. Supongamos entonces que pedimos a estas personas que definan en tres o cuatro palabras qué les llama más la atención de lo que acaban de ver. Con toda seguridad, las palabras “diversidad” y “color” aparecerían en la inmensa mayoría de las respuestas. Y es que la diversidad de formas y, sobre todo, de colores, es uno de los rasgos más distintivos, atraccabanactivos e intrigantes de las aves.

Muchos y muy buenos artículos se publican en cada número de esta revista sobre las variedades, mutaciones y mecanismos de herencia del color en las especies de jaula más habituales. Sin embargo, el estudio de la diversidad de color en los plumajes de las aves, tanto a nivel intra- como interespecífico, es también un tema central en la biología evolutiva actual. Mi objetivo con esta breve serie de artículos, a la que este que el lector tiene entre sus manos da comienzo, es describir el origen (mecanístico, fisiológico) de cada uno de los tipos de color presentes en el plumaje de las aves, para discutir a partir de ahí las funciones de los mismos y las fuerzas que han guiado su evolución entre las aves.

DIFERENTES COLORES, DIFERENTES MECANISMOS

La gran variedad de colores que exhiben las aves puede clasificarse de forma general en dos grupos: coloraciones basadas en pigmentos (básicamente melaninas, carotenoides y otros pigmentos de uso más minoritario, como psitacofulvinas) y coloraciones estructurales (logradas por el efecto que tiene la estructura de la pluma sobre la luz incidente). Cada mecanismo puede dar un rango de coloraciones que suele ser bastante característico. Así, los carotenoides suelen ser responsables de coloraciones amarillas, anaranjadas y rojas; los colores negros, grises o marrones suelen ser producto de las melaninas; y los azules, verdes y los tonos iridiscentes son frecuentemente fruto de la estructura de la pluma. Sin embargo, dar por sentado el

tipo de pigmento que es responsable de un determinado color de plumaje sólo basándonos en su apariencia puede llevarnos a error ya que un mismo color puede producirse por vías diferentes. Así, un plumaje amarillo puede lograrse por la acumulación de carotenoides amarillos, pero también por acción de ciertas psitacofulvinas o incluso por la acumulación de feomelaninas. Del mismo modo, el color verde puede lograrse no sólo mediante la estructura de la pluma sino también, por ejemplo, por la acumulación de turacoverdina. Una misma especie puede presentar en su plumaje zonas con colores producidos por mecanismos y pigmentos diferentes. Es más, para añadir más complejidad, a menudo los colores que un ave presenta no son debidos a un solo tipo de mecanismo, sino a la combinación de varios. Así, por ejemplo, el tono verdoso que da nombre al verderón común es resultado de la acción conjunta de un fondo de melanina sobre el que se depositan carotenoides amarillos (básicamente luteína y xantofilas de canario A y B).

muy poco cuando se han realizado grandes avances para dilucidar su estructura química. Esto se debe en buena medida a que, a diferencia de otros pigmentos, compuestos por moléculas relativamente pequeñas y por ello más fáciles de analizar, las melaninas se componen de una serie inusualmente larga de unidades (indoles) unidas fuertemente entre sí para formar grandes polímeros.

En función de la estructura de sus unidades básicas, podemos distinguir dos tipos de melaninas: eumelanina y feomelanina.

La *eumelanina* (la forma más habitual de melanina si consideramos a todos los animales, vertebrados e invertebrados, en su conjunto) está formada por polímeros más largos que la feomelanina, y suele ser la responsable principal de los tonos negros, grises y marrón oscuro en el plumaje.

La *feomelanina*, en cambio, es responsable de tonos más cercanos al marrón rojizo, ya sean más claros u oscuros. Las feomelaninas son responsables también del color del cabello rubio y pelirrojo en los humanos y otros mamí-

feros. Un detalle interesante es que, a diferencia de la eumelanina, la feomelanina no puede ser sintetizada por los invertebrados ni por los vertebrados de sangre fría (es decir, peces, anfibios y reptiles).

A la hora de pigmentar las plumas, ambos tipos de melanina pueden combinarse en diferentes proporciones y cantidades, dando lugar a una amplia gama de matices. De hecho, aunque nuestro conocimiento sobre el tema está restringido a un escaso número de especies, un patrón que parece bastante claro es que en la gran mayoría de los casos ambos tipos de melanina están presentes en las plumas melanizadas, aunque su proporción pueda variar considerablemente.

Por mencionar una de las especies más familiares que han sido investigadas en profundidad, se ha comprobado que en las mejillas anaranjadas del diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*) más del 99% de la melanina acumulada corresponde a feomelanina, constituyendo uno de los caracteres de todas las especies estudiadas en los que la

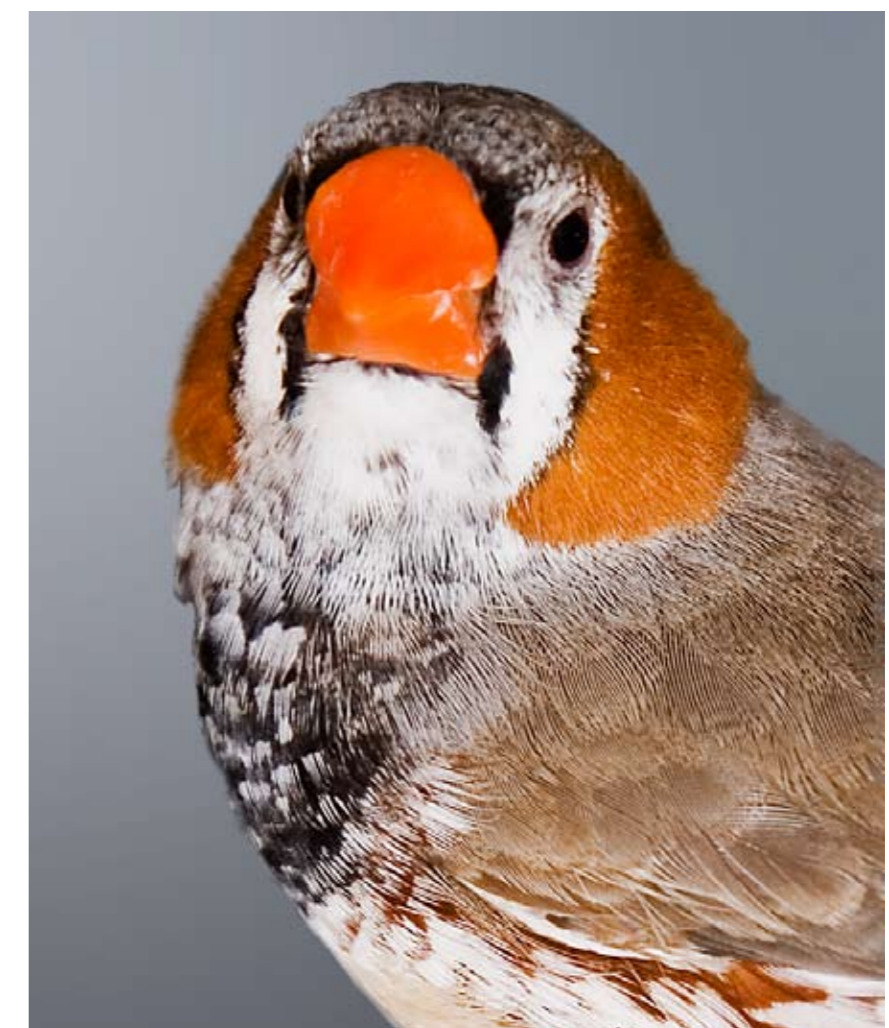
LA ESTRUCTURA DE LA MELANINA Y SUS TIPOS

Dada la variedad de mecanismos de producción de color, en este artículo nos centraremos sólo en las melaninas.

Las **melaninas** son el pigmento más frecuente en el plumaje de las aves. Además, las melaninas están presentes en todos los grupos de vertebrados y en buena parte de los invertebrados (el exoesqueleto de la mayoría de los insectos, por ejemplo, está pigmentado por estas sustancias). A pesar de su extendida presencia, no ha sido hasta hace

Página anterior: La corbata negra del carbonero común (Parus major) es uno de los caracteres melánicos más estudiados por los científicos. Su anchura está relacionada con la posición del individuo en la jerarquía social. Los costes que limitan su expresión en individuos de baja calidad pueden ser de tipo social (debidos al mayor riesgo de sufrir agresiones) o de estrés oxidativo asociado a su producción, entre otros.

Dcha: El diamante mandarín (Taeniopygia guttata) es una de las especies familiares mejor estudiadas. En las mejillas anaranjadas de los machos más del 99% de la melanina depositada corresponde a feomelanina. Aviarío: Rafael Varela. Foto: Javier Mas.





feomelanina está más concentrada. En los parches marrones de los flancos, la concentración relativa de feomelanina frente a eumelanina es algo menor (93,5%). Por último, al analizar el contenido de melanina de las plumas negras del babero, la eumelanina es claramente dominante, aunque también existe una deposición significativa de feomelanina (que constituye un 8% del total).

Sin embargo, en la mayoría de plumajes de otras especies analizadas, las proporciones de ambas melaninas están algo más equilibradas y es precisamente dicha proporción, y no tanto la concentración total de melanina, lo que determina el color.

Por todo ello, y hasta que se vayan realizando los análisis químicos pertinentes, es más adecuado clasificar los colores como “predominantemente eumelánicos” o “predominantemente feomelánicos”, según el caso.

LA MELANOGÉNESIS

Para entender las posibles funciones de las melaninas es necesario comprender cómo se producen y depositan dichos pigmentos, lo que ocurre en un proceso denominado *melanogénesis*.

A diferencia de otros pigmentos que

las aves deben ingerir con la dieta (como los carotenoides), la melanina es sintetizada por el propio organismo en unas células especializadas, denominadas *melanocitos*.

Durante el desarrollo embriológico del ave, las células precursoras de dichos melanocitos se generan en la cresta neural y migran hacia la epidermis del embrión, cerca de los centros germinales de las futuras plumas. Llegado el momento, los melanocitos activan su maquinaria celular y comienzan a sintetizar melanina, que se almacena en unos orgánulos llamados *melanosomas*. Dichos melanosomas son esféricos cuando contienen eumelanina y ovalados cuando contienen feomelanina. Los melanocitos están situados junto a los *queratinocitos* (las células que producen la queratina que forma las plumas), a los cuales transfieren los melanosomas, que se van depositando en las fibras de queratina de la pluma durante su crecimiento, pigmentándola.

La síntesis de la melanina se da en los propios melanosomas. Dicha síntesis se da por una compleja ruta metabólica (el lector puede respirar tranquilo, no la describiré aquí...), que parte del ami-

Las aves a menudo muestran zonas del plumaje con colores de diferente naturaleza (melaninas, carotenoides, estructurales), como es el caso del abejaruco (Merops apiaster). A veces los colores se producen por la combinación de dos mecanismos diferentes, como es el caso del plumaje verdoso que da nombre al verderón común (Carduelis chloris), que se origina por la combinación de melanina y carotenoides amarillos depositados simultáneamente en la pluma.

noácido tirosina como materia prima y consta de entre 6 y 8 pasos metabólicos diferentes para cada tipo de melanina. Entre estas enzimas cabe destacar la tirosinasa, que lleva a cabo la oxidación inicial de la tirosina (paso que es común en la ruta de ambas melaninas).

En el caso de la eumelanina, esta enzima también lleva a cabo una oxidación extra en el último paso del proceso de síntesis. Contra lo que se suele comentar en algunos foros, la diferencia entre eu- y feomelanina no está en la mayor oxidación de la primera, sino que las rutas para la síntesis de cada tipo de

melanina difieren en varios pasos intermedios más, cada uno de ellos mediado por sus correspondientes enzimas.

EL CONTROL GENÉTICO DE LA MELANIZACIÓN DEL PLUMAJE

A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, la base genética del proceso de síntesis de melanina en aves está aún en una fase inicial de estudio. A finales de los 90 se aisló un gen que codifica una proteína llamada Receptor de la Melanocortina-1 (MC1R), localizada en la membrana celular, que parece jugar un papel central en la regulación de la síntesis de melanina y a la hora de inclinar dicha síntesis hacia eu- o feomelanina. Cuando este receptor es estimulado por una molécula activadora, se induce la producción de eumelanina, mientras que cuando no hay estimulación (o bien inter-

viene una molécula inhibidora), MC1R emite las señales necesarias para desviar la producción hacia feomelanina. En las especies que se han estudiado hasta la fecha, los alelos de MC1R que causan un incremento en la síntesis de eumelanina se heredan como dominantes, mientras que los que causan un incremento de feomelanina suelen ser recesivos.

Existen múltiples alteraciones asociadas al plumaje pigmentado por melaninas. Entre las más conocidas podemos encontrar el albinismo. En los albinos, una mutación (que posiblemente afecte a la enzima tirosinasa) inhibe por completo la capacidad de sintetizar cualquier tipo de melanina. Y, al contrario, en el melanismo, la síntesis de melanina está sobreestimulada y ocurre una producción y depósito de melanina donde normalmente no debería darse.



A diferencia del albinismo, en el leucismo, el individuo sí tiene capacidad para sintetizar melanina, pero algún paso de la transferencia de melanina a la pluma está interrumpido, dando lugar a que una determinada región del plumaje (que puede ir desde una pluma a todo el cuerpo) carece de dichos pigmentos.

Por otro lado, existen casos en los que individuo muestra, en mayor o menor medida, una reducción en el depósito bien de eumelanina o bien de feomelanina en el plumaje. Este fenómeno, denominado a menudo esquizocroismo, puede dar lugar a un amplísimo rango de combinaciones según las cantidades absolutas y relativas de eu- y feomelanina que se depositen.

Y el resultado de todas estas combinaciones a veces recibe nombres bien familiares para los lectores (Isabel, Pastel, Feo, Eumo, Gris, etc.). Toda esta variedad de morfos es difícil de explicar sólo con mutaciones en un único gen. La ruta de síntesis y deposición de cada una de las melaninas en el plumaje está jalonada por múltiples pasos intermedios así como por una buena cantidad de señales químicas inter- e intracelulares (muchas de ellas aún no identificadas) y codificadas por un buen número de genes. Por ello, aún estamos lejos de determinar qué paso/s son los que se ven alterados en cada tipo de modificación del plumaje y qué gen o genes son los responsables.

En este punto es justo y necesario resaltar el potencial, hasta ahora desaprovechado, que la ornitología deportiva podría desempeñar en este campo. Año tras año, miles de criadores seleccionan y aíslan nuevas y variadas mutaciones en sus aves, al tiempo que van deduciendo los modos de herencia de las mismas. Esas mutaciones y líneas de selección constituyen un banco de muestras valiosísimo para estudios genéticos y genómicos, con los que se podrían dilucidar los genes responsables de cada uno de

El esquizocroismo, puede dar lugar a un amplísimo rango de combinaciones según las cantidades absolutas y relativas de eu- y feomelanina que se depositen. Y el resultado de todas estas combinaciones a veces recibe nombres bien familiares para los lectores (Isabel, Pastel, Feo, Eumo, Gris, etc.). Isabela Rojo Mosaico, Oro en Nacional COE 2009. Aviario: Manuel Cárdenas. Foto: Javier Mas

los pasos clave de la melanogénesis, así como el origen de las mutaciones responsables de dichas alteraciones. Se podría dar así una simbiosis magnífica entre afinión y ciencia de la que, desgraciadamente, aún estamos bastante lejos.

FUNCIONES DE LAS MELANINAS EN EL PLUMAJE

Como hemos dicho ya, la melanina es quizás el pigmento más extendido entre las aves. Pero ¿cuáles son las funciones de la melanina? ¿Por qué está tan presente en este y otros grupos taxonómicos, como insectos o mamíferos? Quizás uno de los principales motivos de que la pigmentación por melanina sea tan ubicua es que apareció muy tempranamente en la historia evolutiva (antes incluso de que evolucionaran los vertebrados). La melanina es, por tanto, un viejo invento, que ha sido heredado por todos los grupos taxonómicos que han ido apareciendo sobre la tierra.

Otra característica esencial que hace que el uso de la melanina sea tan amplio es que es una sustancia que los individuos pueden sintetizar por sí mismos, sin tener que ingerirla en la dieta (lo que ocurre, por ejemplo, con los carotenoides). Esto hace que esté, en principio, disponible para todas las especies, independientemente de su medio de vida y tipo de alimentación.

Si a esto le unimos que la síntesis de melanina, al menos en lo que a materia prima se refiere, no parece sumamente costosa (los aminoácidos requeridos para su síntesis se encuentran en grandes cantidades en la mayoría de las dietas), tenemos un pigmento accesible y, aparentemente, barato de producir.

Pero, ¿por qué pigmentarse? Y, en cualquier caso, ¿por qué hacerlo con

melaninas? Una primera razón para el uso de las melaninas está unida a una de las funciones más frecuentes de la coloración del plumaje: el camuflaje. Conseguir una apariencia poco llamativa, que permita al individuo escapar de sus depredadores o posibilite que el depredador no sea detectado por sus potenciales presas es una fuerza selectiva de importancia más que evidente. Y si uno ha de pigmentarse para hacerse más invisible, ¿qué mejor que usar aquellos pigmentos baratos de producir y que puede fabricar por sí mismo? La combinación de eu- y feomelanina ofrece además una gama de tonos (desde grises y negros a todo un abanico de marrones y ocre) que resulta sumamente útil para mimetizar al animal en la mayoría de los entornos posibles. Por otro lado, dada la estrecha unión y la gran coordinación existente entre los melanocitos productores del pigmento y los queratinocitos generadores de la pluma, los plumajes originados pueden mostrar patrones y diseños disruptivos que ayuden más aún a “desdibujar” al individuo en su entorno.

PIGMENTAR PARA PROTEGER: CUANDO LA MELANINA ACTÚA COMO DEFENSA

Además de las mencionadas propiedades de las melaninas en lo que a mimetismo se refiere, estas sustancias tienen otras propiedades relevantes. Por ejemplo, los polímeros de melanina tienen gran capacidad para incorporar átomos de ciertos elementos, como metales pesados, cuya acumulación en el organismo podría resultar tóxica. Al incorporar dichos átomos a las plumas en crecimiento, éstos quedan confinados en tejido inerte y por tanto son retirados de la circulación, disminuyendo el posible daño que su acumulación en tejidos

vivos podría causar. En consistencia con esta posible función de “aliviaderos” de sustancias nocivas, en diversas especies rapaces se ha observado que la concentración de cobre, zinc, manganeso y otros cationes tóxicos es mayor en plumas melanizadas que en plumas blancas (no pigmentadas).

Otras funciones de la melanina en las plumas tienen que ver con las propiedades mecánicas que ésta confiere a las mismas. La acumulación de melanina (especialmente de eumelanina) confiere una mayor dureza a la queratina de la pluma, que se vuelve así más resistente al desgaste y la rotura. Quizás esto explique por qué es tan habitual que las primarias y secundarias de muchas aves, particularmente especies planeadoras, sean de color negro, ya que esto aumenta la durabilidad de unas plumas tan expuestas al desgaste y de tal importancia para el vuelo. Alguno de nuestros lectores quizás se muestre algo contrariado por esta afirmación, pues es bien sabido que en ciertas ocasiones las mutaciones que aumentan la melanización del plumaje (particularmente si es por eumelanina) conllevan, paradójicamente, problemas asociados de mayor fragilidad en las plumas y una cierta dificultad en la unión de las bárbulas, que hace que estos mutantes presenten a veces dificultades para volar. Esta aparente contradicción se explica si consideramos a los organismos y cada una de sus partes como un todo coordinado y equilibrado, resultado de la acción modeladora de la selección natural. Así, aunque la melanización aporta una mayor resistencia a la pluma, cuando su aumento se da por una mutación puntual y no va acompañada de otra serie de cambios en la estructura de la pluma, cabe la posibilidad de que sus efectos sean bien diferentes.

Esta función de protección del plumaje por parte de la melanina es también aplicable a la acción de otros agentes externos. De esta forma, se ha sugerido que el aumento de melanización de las plumas podría ser una respuesta adaptativa de muchas especies frente a ciertos ectoparásitos, como los malófa-

La combinación de eu- y feomelaninas en la pluma da lugar a una gama de tonalidades amplia e idónea para camuflar al animal en su entorno. Este es el caso del plumaje de muchos aláudidos, como la totovía (*Lullula arborea*).



gos. Estos insectos se alimentan de las plumas, pudiendo causar un perjuicio a su hospedador. Un aumento de la melanización endurecería la pluma haciéndola menos vulnerable a estos parásitos, lo que supondría una evidente ventaja adaptativa.

Del mismo modo, diversos estudios han mostrado que las plumas melanizadas son menos vulnerables a la degradación por ciertas bacterias que se alimentan del plumaje del ave. En este sentido, la “carrera de armamentos” entre bacterias y aves podría dar una explicación a lo que se conoce como la Regla de Gloger. Esta regla pone de manifiesto un patrón consistente en que las especies de aves con distribución geográfica amplia suelen presentar plumajes más oscuros en climas con una mayor humedad relativa que en otras zonas de su distribución geográfica. Una alta humedad relativa favorece el desarrollo de bacterias, por lo que es muy probable que la presión selectiva hacia el desarrollo de unos plumajes más melanizados (menos digestibles por estas bacterias) sea mayor en dichas zonas.

Las funciones de protección de la melanina no acaban aquí, sino que son también aplicables a agentes externos como la luz y la temperatura. La luz del sol (particularmente la luz ultravioleta), es un elemento bastante agresivo, razón por la cual los organismos han desarrollado diferentes mecanismos para protegerse de sus efectos, muchos de los cuales implican a la melanina. Por ejemplo, nuestra piel responde a un aumento de la radiación UV incrementando la producción de melanina que se traduce en el bronceado de la misma, evitando así la penetración de los rayos UV a capas más profundas de la piel. De la misma

Arriba: La melanina confiere una mayor dureza a la pluma, que se hace así más resistente a la rotura o al desgaste, razón por la cual muchas aves planeadoras como la cigüeña blanca (*Ciconia ciconia*) muestran una mayor melanización en las plumas de vuelo que en el resto del plumaje.

Dcha.: En especies que habitan zonas o ambientes con fuerte insolación, una elevada melanización del plumaje puede constituir una ventaja en términos de termorregulación. Aunque un plumaje oscuro absorbe más calor, también es más efectivo a la hora de disiparlo si el animal orienta su plumaje de forma conveniente con respecto al aire.



Muchas especies presentan ornamentos basados en melaninas que a menudo juegan un papel en la selección sexual. La mancha negra bajo el pico del lúgano (*Carduelis spinus*) y el babero del gorrión común (*Passer domesticus*) son, al igual que la corbata del carbonero, señales de estatus social entre los machos. El tamaño del babero del gorrión parece estar condicionado por el estado nutricional y los niveles de testosterona del individuo durante la muda.

forma, un plumaje melanizado podría constituir así una pantalla más efectiva frente a la luz UV que un plumaje poco o nada pigmentado.

Otra función, también relacionada con la acción del sol, es la de la termorregulación. Como cualquiera que haya vestido de oscuro en un soleado día de verano sabe bien, el color de nuestra indumentaria influye, y mucho, en la temperatura que toma nuestro cuerpo. Esto se debe a que las superficies oscuras absorben todas las longitudes de onda del sol, sin reflejar ninguna, con lo que acumulan también toda su energía térmica. ¿Cabría esperar entonces que las especies de zonas desérticas, para evitar calentarse en exceso cuando están al sol, fueran blancas? No necesariamente. De hecho, las evidencias indican más bien a lo contrario. Cuando consideramos la acción del viento, un plumaje oscuro permite una mejor posibilidad de disipación del calor corporal tan sólo con que el ave de oriente debidamente y deje pasar algo de aire entre las plumas. Sin embargo, esta posibilidad de autorregulación de la temperatura no es tan efectiva cuando el plumaje es claro y más permeable a la luz del sol. Las culturas humanas que habitan el desierto saben bien de este principio, de ahí que sea tan frecuente el uso entre ellos de prendas de vestir amplias y oscuras.

Una última cuestión, relacionada con la anterior y que quizás esté rondando la cabeza del lector: si los plumajes más melanizados parecen conferir una ventaja en lo que a absorción de energía y regulación de temperatura se refiere ¿por qué las aves de zonas árticas no son oscuras en lugar de blancas? Los seres vivos están siempre sujetos a presiones selectivas de distinta índole y a menudo contrapuestas, por lo que la selección natural debe buscar las soluciones óptimas teniendo en cuenta todas esas fuerzas en conjunto. Es posible que las regiones alpinas y polares el beneficio térmico de la melanización no compen-



se el aumento de la detectabilidad que va asociado (¡un animal oscuro es muy visible sobre un fondo de nieve!), con lo que en la mayoría de las ocasiones, en estos ambientes, un plumaje oscuro no se verá favorecido por la selección natural.

MELANINAS Y SEÑALES DE CALIDAD

Aparte de ciertas funciones de la melanina que confieren una ventaja adaptativa para el individuo, es obvio que la melanina del plumaje tiene en muchos

casos una función básicamente ornamental cuyo origen tiene que ver más con la selección sexual que con la selección natural. Y, como resaltamos en un artículo anterior (*Ornitología Práctica* nº 37), una cuestión clave para el funcionamiento de un ornamento como señal de calidad del individuo es el coste de producir o mantener dicho ornamento. Por eso muchos estudios se han centrado en los costes de estos ornamentos basados en melanina.

Multitud de especies muestran orna-

mentos de melanina en zonas concretas del plumaje: baberos, máscaras, corbatas, copetes, etc. Existen algunos ejemplos bien conocidos del uso de tales ornamentos en las interacciones entre individuos. Entre los más conocidos está, por ejemplo, el babero del gorrión común (*Passer domesticus*), la corbata negra del carbonero común (*Parus major*), la mancha negra bajo el pico de los lúganos (*Carduelis spinus*) o el plumaje gris del obispillo de los cernícalos vulgares (*Falco tinnunculus*). Diversos estudios en estas especies han demostrado que tales marcas melánicas del plumaje funcionan como señales de dominancia o estatus social del individuo, estando más desarrolladas en los individuos que ocupan peldaños más altos en la jerarquía social de la población. ¿Por qué un mayor desarrollo de tales ornamentos está sólo al alcance de los individuos dominantes? Algunos autores han sugerido que podría existir un cierto coste energético o una limitación nutricional en la síntesis de melanina, de ahí la relación entre calidad individual y expresión de la señal. Por ejemplo, en el gorrión común, se ha demostrado experimentalmente que la calidad de la dieta durante la muda influye en el tamaño del babero. Recientemente también se ha sugerido que la síntesis de melanina lleva un coste asociado en términos de estrés oxidativo (un fenómeno responsable del envejecimiento celular) que sólo podría ser afrontado por los individuos con un sistema antioxidante más potente. Un estudio reciente ha sugerido que dicho coste oxidativo podría influir en el desarrollo de la corbata del carbonero común o el copete negro de la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*). En esta última especie se ha visto que una mayor ingesta de flavonoides (sustancias antioxidantes presentes en los frutos silvestres y que actualmente se usan para suplementar bebidas de ciertas marcas comerciales) incrementa la pigmentación eumelánica de dicho ornamento en machos. Sin embargo, estas hipótesis que sugieren costes de cualquier tipo para la producción per se de melanina son difíciles de congeniar con el hecho de que muchísimas especies, como córvidos o mirlos, presentan un plumaje completamente pigmentado por melanina. Si la producción de melanina realmente presenta estos costes, ¿cómo podrían estas especies sobrevivir?

Una posibilidad es que los ornamentos lleven asociados costes de tipo social. Esta idea consiste en que los individuos

con un ornamento más desarrollado, al estar indicando una posición superior en la jerarquía, tendrán que hacer frente también a más enfrentamientos y agresiones de otros individuos que aspiran a estar en lo más alto de dicha escala social, estando así más expuestos al riesgo de ser heridos y al gasto energético de la lucha. Sólo los individuos de más calidad podrán hacer frente a dichos costes, por lo que sólo ellos apostarán por maximizar el desarrollo de estos ornamentos. Para individuos de mala calidad, en cambio, aunque el desarrollo de los ornamentos sería físicamente factible, los costes sociales que vendrían asociados no serían asumibles, por lo que maximizar la ornamentación no sería una estrategia adecuada en su caso.

La mediación de la testosterona en la expresión de ciertos rasgos basados en melanina también se ha sugerido como un factor importante a la hora de determinar el significado de tales ornamentos. Nuevamente, ha sido en el gorrión común donde se han encontrado evidencias más convincentes de que este mecanismo pudiera estar funcionando, ya que al aumentarse experimentalmente (mediante la colocación de implantes hormonales) los niveles de testosterona durante la muda, los machos tratados generaban un babero negro más gran-

de. La testosterona parece tener un efecto inmunosupresor en el organismo, por lo que es posible que sólo los individuos con un buen sistema inmune y/o libres de parásitos puedan asumir el coste inmunitario de incrementar los niveles de esta hormona y aumentar así el tamaño del ornamento.

En cualquier caso, la diversidad de diseños que presenta el plumaje basado en melaninas también hace posible sugerir otras posibles formas en las que puedan señalizar la calidad del individuo. Como hemos visto, la ruta de producción y depósito de melanina en las plumas es bastante compleja. Además, la melanina a veces da lugar a patrones de líneas, bandas y dibujos relativamente complicados que, para ser correctamente elaborados, requieren de una exquisita sincronización de todas las piezas del engranaje. Es muy posible que alteraciones en la fisiología del animal como resultado de las enfermedades, los parásitos o el estado nutricional alteren la sincronización de dicha maquinaria, dando como resultado que esos diseños complejos no se expresen correctamente. Si la más o menos correcta expresión de esos diseños y patrones de melanización del plumaje juegan un papel en la señalización de la calidad individual es algo que aún está por dilucidar. ○

La curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) presenta un marcado dimorfismo sexual en la coloración del plumaje de la cabeza, que es predominantemente feomelánico en hembras y predominantemente eumelánico en machos. Aunque la utilización de este carácter como señal de calidad individual no ha sido estudiada aún, estudios recientes han mostrado que la intensidad del negro en machos aumenta cuando su dieta es muy rica en flavonoides, unos compuestos antioxidantes presentes en grandes cantidades en los frutos de los que la especie se alimenta.

