

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/270492390>

Expresión y función del color del plumaje. Tercera parte: Colores estructurales

Article · June 2011

CITATIONS

0

READS

175

1 author:



[Lorenzo Pérez-Rodríguez](#)

Estación Biológica de Doñana

60 PUBLICATIONS 1,518 CITATIONS

SEE PROFILE



Expresión y función del color del plumaje

Tercera parte

Colores estructurales

Lorenzo Pérez Rodríguez

Doctor en Biología

Departamento de Ecología Evolutiva

Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)

Fotos: Rafael Palomo

Siempre que hablamos de colores, la intuición nos lleva a pensar en pigmentos. El plumaje de las aves no es una excepción, y como ya hemos visto en los dos primeros artículos de esta serie (Ornitología Práctica 40 y 42), carotenoides y melaninas son los responsables principales de buena parte del colorido de las aves. Sin embargo, este cuadro no estaría ni mucho menos completo sin una nueva entrega dedicada en exclusiva a aquellas coloraciones que no se deben a las propiedades de ningún pigmento, ya sea de origen endógeno o adquirido con la dieta. Estamos hablando de las coloraciones estructurales.

CUANDO LA PLUMA JUEGA CON LA LUZ

En aquellos casos en que el color del plumaje se basa en los pigmentos acumulados en la pluma, el color del plumaje resultante se debe a la absorción selectiva de la luz por parte de dichos pigmentos. En cambio, los colores estructurales se producen como resultado de la interacción de la luz con la nanoestructura (la estructura a escala nanométrica, es decir, más allá del alcance incluso del microscopio convencional) de la pluma.

Los primeros estudios sobre el mecanismo responsable de estas coloraciones se realizaron hace varias décadas. Sin embargo, no ha sido hasta hace algunos años cuando los científicos han vuelto a mirar estos plumajes con renovado interés. Quizás este auge se deba a los recientes estudios que han subrayado la importancia del ultravioleta en la visión y la comunicación entre las aves, así como al hecho de que la reflectancia en esa franja del espectro visual se origina sólo por mecanismos estructurales.

Un detallado análisis de la génesis de los colores estructurales requeriría desplegar una compleja maraña de términos e ideas propios de la óptica y la física. Pero el lector puede suspirar tranquilo, no le infligiré una tortura de semejante calibre. Tan sólo definiremos aquí algún concepto importante, aunque será de forma somera e intuitiva. Uno de estos conceptos es el de “refracción” de la luz, que es el cambio de velocidad y dirección que sufre un rayo de luz al pasar de un medio a otro diferente. Este fenómeno

no puede entenderse fácilmente con un ejemplo cotidiano: cuando introducimos una cuchara o un lápiz en un vaso de agua vemos que éste parece quebrarse. Este efecto se debe simplemente a que el agua y el aire tienen diferentes “índices de refracción” (es decir, la luz se propaga con diferente velocidad en cada uno de ellos), y por tanto la luz -la imagen de la cuchara o el lápiz- se desvía al pasar de uno a otro. Además, al ocurrir la refracción, parte de la luz incidente también se dispersa, y esa dispersión puede potenciar ciertas longitudes de onda de la luz en detrimento de otras, originando el color percibido.

¿Y qué tiene esto que ver con las plumas? Las plumas están constituidas fundamentalmente por queratina (la misma proteína que constituye la base de nuestras uñas o nuestro pelo). Pero si miramos mucho más de cerca, no sólo hasta distinguir en la pluma las barbas, o incluso las bárbulas que forman éstas, sino hasta el punto de penetrar en el interior de estas bárbulas, veríamos que la estructura íntima es mucho más compleja que un simple bloque macizo de queratina.

Página anterior: El babero que da nombre al pechiazul (Luscinia svecica) es un claro ejemplo de coloración estructural. El color de la pluma no se produce como resultado directo de ningún pigmento, sino que es originado por la nanoestructura de la pluma. En esta especie, la reflectancia ultravioleta de este carácter influye en las preferencias de la hembra a la hora de emparejarse.

Dcha: Representación esquemática de los mecanismos de producción de color estructural del plumaje.

a) El color blanco se produce cuando la luz incidente es dispersada de forma no coherente por la matriz de queratina y aire de las bárbulas. La luz reflejada no converge en una longitud de onda concreta, por lo que la suma de todos los haces de luz da lugar al blanco.

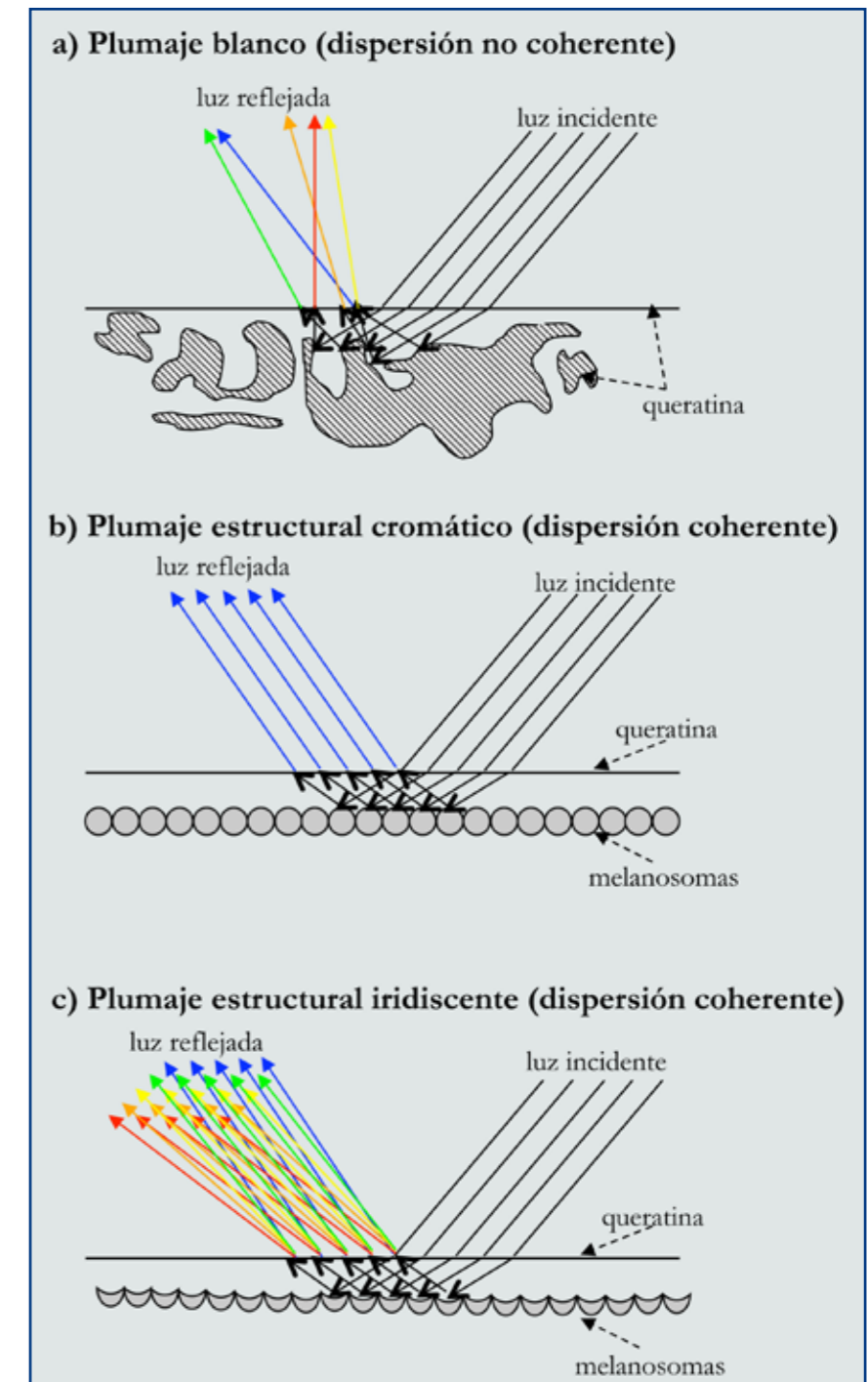
b) En los plumajes estructurales cromáticos la nanoestructura de la pluma, formada por queratina, aire y melanomas hace converger la luz en una misma longitud de onda, lo que determina el color percibido. Cuanto mejor sea la convergencia de la luz reflejada, más puro será el color percibido.

c) La situación es similar en las plumas iridiscentes, con la salvedad de que la luz reflejada en este caso se percibe de un color diferente en función del ángulo con que se observe o se ilumine la pluma.

De hecho, sería algo más parecido a una matriz (o una piscina de bolas) formada por queratina, aire y gránulos de melanina. Dado que los índices de refracción de cada uno de esos componentes son diferentes, se produce la refracción y dispersión de la luz que incide sobre la pluma y da como resultado el color estructural de ésta. De la extensión, disposición y forma de esos elementos constituyentes dependerá la forma en que se comporta la luz tras incidir sobre la pluma, determinando de esta forma el color resultante. (¡Fin de la parrafada física!)

COLOR PIGMENTARIO VS. COLOR ESTRUCTURAL

Al lector avisado no se le habrá escapado la mención de los gránulos de melanina (melanosomas). Si hay melanina, ¿no es una contradicción entonces hablar de color “estructural”? En absoluto. Pese a que esos gránulos (de tamaño nanométrico) poseen pigmento, su papel en la producción de colores estructurales se debe a su índice de refracción, muy diferente al de la queratina o el aire. Por tanto, pese a estar compuestos por pigmentos, su rol en la estructura de la pluma es el de

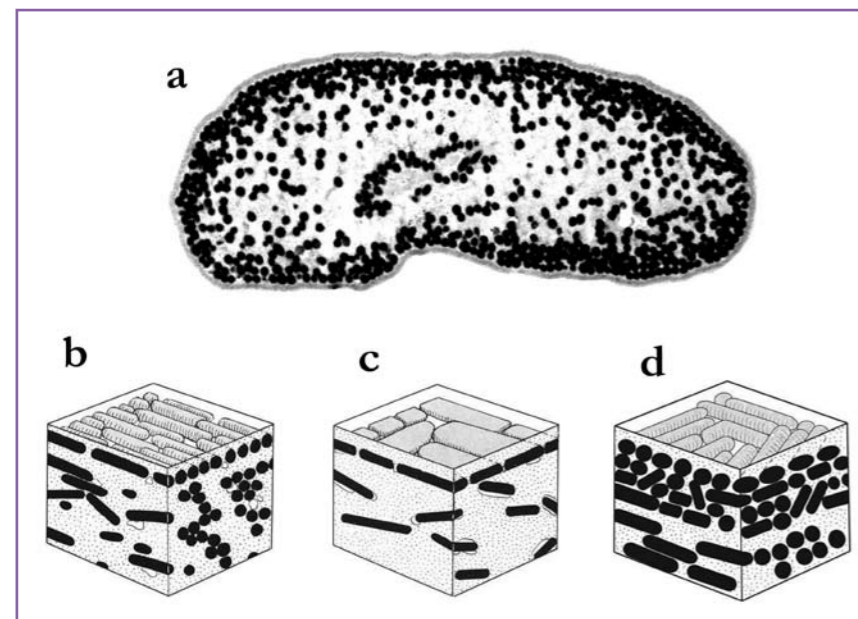


producir color por mecanismos físicos, no por la pigmentación. En cualquier caso, este papel de los gránulos de melanina en la producción de color estructural es muy sugerente desde el punto de vista evolutivo, ya que nos da “pistas” sobre el posible origen y evolución de las coloraciones iridiscentes, como veremos más adelante.

Hecha esta aclaración, debemos romper una lanza contra la distinción maniquea entre colores estructurales o pigmentarios. Es cierto que en muchas ocasiones el color de una pluma puede deberse sólo y exclusivamente a la estructura de ésta. Tal es el caso de algunos colores azules o

ultravioletas, como el de la cabeza del herrerillo (*Parus caeruleus*), o el de los plumajes de color blanco -sí, el blanco es un color estructural-, carentes de pigmentos de cualquier tipo. Sin embargo, en ocasiones, el color de la pluma es resultado de la interacción de una base estructural con un pigmento depositado en la pluma. Así, muchos plumajes verdes se originan por la combinación de una estructura que genera un color azul, más el efecto de un carotenoide o una psitacofulvina amarilla depositada en la misma pluma. Por otro lado, mientras que los colores estructurales sí pueden ser “puramente” estructu-

rales, los pigmentarios no pueden eludir un papel más o menos importante de la estructura subyacente. Un claro ejemplo de esto lo tenemos en el “pico” de reflectancia ultravioleta (invisible para nosotros pero no para las aves) que exhiben todos los plumajes basados en carotenoides, el cual se debe a la estructura subyacente de la pluma sobre la que se depositan los carotenoides. Los carotenoides funcionarían así como una especie de filtro sobre la coloración estructural subyacente de la pluma (este tema ha sido tratado con más detalle en un reciente artículo publicado en el número 43 de esta revista).



Izq.: La coloración estructural del plumaje es resultado de la estructura a escala nanométrica de los elementos que componen las bárbulas de la pluma, fundamentalmente queratina, melanosomas (orgánulos que contienen melanina) y aire. La imagen a muestra un corte transversal real, visto al microscopio electrónico, de la bárbula de una pluma iridiscente (imagen cedida por el Dr. Matthew Shawkey). En ella se puede apreciar la capa externa de queratina así como los melanosomas subyacentes. La imagen b es un diagrama tridimensional que representa la estructura de dicha pluma. Las imágenes c y d muestran otros diagramas representativos de algunas de las posibles variaciones de esta estructura básica, fundamentalmente en lo que refiere a forma, tamaño y disposición de los melanosomas. Estos son sólo tres ejemplos, pero el abanico de posibilidades es amplísimo.



PLUMAJES BLANCOS: LA DISPERSIÓN NO COHERENTE

Cuando pensamos en coloraciones a menudo pasamos por alto que la ausencia de color es también un color, un color acromático. En el caso de las aves, el color blanco se produce cuando las plumas carecen de cualquier pigmento y la estructura de las mismas produce un efecto denominado “dispersión no coherente” de la luz. En estos casos, la estructura de las bárbulas consiste en una matriz de beta-queratina, con grandes espacios de aire en su interior (no hay contribución de melanosomas en este caso). La organización de los espacios de aire y la queratina es muy irregular, de tal modo que la luz que llega a la pluma se refracta y dispersa de forma muy variable, sin que la luz reflejada por la pluma converja en una longitud de onda -y por tanto, en un color- determinados (de ahí el término “no coherente”). Y como siempre que se trata de luz, la suma de todos los colores tiene como resultado el blanco.

Pese a lo habitual del plumaje blanco entre las aves, no son demasiados los estudios que se han centrado en este tipo de colores. Quizás el más detallado es el llevado a cabo en la perdiz nival (*Lagopus mutus*). El plumaje invernal de esta especie es de un blanco inmaculado, con la obvia función de aumentar el mimetismo del animal en los paisajes nevados de esta época del año. Lo realmente interesante es que estas plumas no son de un color blanco normal, sino que lle-

gan a reflejar hasta un 50% de la luz que reciben (para que el lector se haga una idea, el plumaje de cualquier ave blanca no suele reflejar más del 15 o el 20% de la luz incidente). Esto implica que el plumaje invernal de la perdiz nival no es sólo blanco, sino un blanco excepcionalmente puro y reflectante. Si tenemos en cuenta que la nieve refleja hasta un 80% de la luz incidente (razón por la cual en la nieve es necesario usar gafas de sol para no deslumbrarse), el valor de este plumaje es evidente: un blanco normal no es suficiente para pasar desapercibido en la nieve, es necesario un blanco *más blanco*. ¿Cómo consiguen esto las plumas de la perdiz nival? Básicamente aumentando el tamaño de los espacios llenos de aire en las bárbulas, con lo que se optimiza la cantidad de luz reflejada. Y esto no es todo: la estructura de la pluma de la perdiz nival no sólo refleja mucha de la luz que recibe, sino que tiende a hacerlo más eficazmente en las longitudes de onda cortas (esto es, en los tonos azulados y ultravioletas), aproximando así el blanco del ave a ese tono ligeramente celeste característico de la nieve recién caída.

PLUMAJES ESTRUCTURALES CROMÁTICOS: LA DISPERSIÓN COHERENTE

Para que la pluma tome un color estructural cromático (esto es, un color diferente al blanco o al gris) es necesaria una ordenación interna aún más compleja. Dicha estructura se basa en los elementos anteriormente mencionados

(una capa superficial de queratina, gránulos de melanina y espacios rellenos de aire), de tal forma que variaciones en dichos elementos dan lugar al gran abanico de colores estructurales existente. Así, la capa externa de queratina puede variar en grosor, los melanosomas pueden variar en forma (esféricos, cilíndricos, discoidales, etc.), tamaño, consistencia (sólidos o con cámaras de aire en su interior) o disposición, mientras que los espacios de aire pueden variar en tamaño y ubicación.

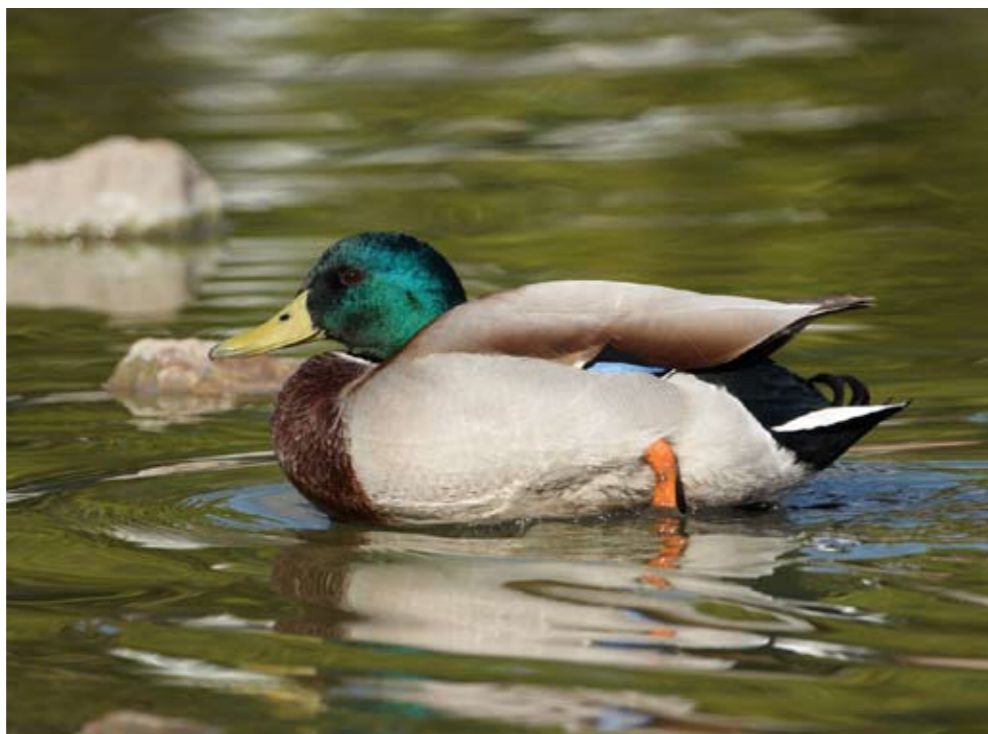
El resultado de esta precisa ordenación de elementos en la pluma no es otro que una dispersión coherente de los rayos de luz que inciden en la pluma. Es decir, la fracción de luz reflejada por la pluma converge, con un estrecho margen, en una misma longitud de onda (es decir, en un mismo color). Cuanto más perfecta sea la ordenación de estos elementos, mejor será la convergencia de la luz reflejada, con lo que el color resultante será más puro. Esto, como veremos más adelante, tiene gran importancia en la función de estas coloraciones como señales de calidad individual en cada especie.

IRIDISCENCIA

Una característica particular de muchos plumajes con color estructural es que pueden mostrar el fenómeno de la iridiscencia. La iridiscencia, que apenas necesita ser definida para cualquier ornitólogo, es ese viraje en el color percibido a medida que cambia el ángulo de visión



Pág.ant. abajo e izq.: El plumaje blanco, tan frecuente en muchas aves (en pag.anterior, una garceta común, (*Egretta garzetta*) y en ésta, una garceta grande (*Ardea alba*), también se considera un plumaje estructural. En estos casos el color blanco se origina por la dispersión no coherente de la luz que es fruto de la combinación de queratina y aire en las bárbulas de la pluma.



La iridiscencia del plumaje, en buena parte responsable de la llamativa apariencia de especies como la avefría (*Vanellus vanellus*) y el macho de ánade real (*Anas platyrhynchos*), es también un tipo de coloración estructural originada fundamentalmente por la disposición de los melanosomas y la queratina externa de las bárbulas de la pluma.

o el ángulo con que llega la luz a la pluma, y da lugar a tonos metálicos, oleosos, que varían entre el violeta, el amarillo, el verde o el azul, según la posición del ave. Nuevamente, es la estructura de la pluma la responsable de este efecto, que se produce cuando la luz reflejada se descompone en sus diferentes longitudes de onda, aunque cada una de ellas es reflejada de forma coherente (a diferencia de lo que ocurría en la dispersión no coherente).

En realidad, buena parte de las coloraciones estructurales tienen un ligero componente iridiscente que es fácilmente detectable al observar con detenimiento la pluma en nuestras manos. Sin embargo, este fenómeno es mucho más acusado cuando la estructura de las bárbulas se basa en una capa basal de melanosomas muy densamente compactados y recubiertos por una finísima capa de queratina. Este es el motivo por el cual la iridiscencia (y el brillo lustroso -también llamado "especular"-, que se origina de forma similar) suelen estar ligados a plumajes negros. Además, la iridiscencia ha aparecido múltiples veces en el curso de la historia evolutiva a partir de grupos que mostraban plumajes negros no iridiscentes. Esto tiene bastante sentido si pensamos que para pasar de un plumaje negro no iridiscente a un negro

iridiscente bastaría con una mutación que provocara la modificación de la capa superficial de queratina en las bárbulas, lo cual no parece suponer un cambio muy complejo desde un punto de vista evolutivo.

LOS PLUMAJES ESTRUCTURALES COMO SEÑALES

Como en entregas anteriores de esta serie de artículos, no nos detendremos sólo en el mecanismo de producción del color, sino también en sus funciones y el porqué de las mismas. En el caso del plumaje blanco de especies de climas fríos, como la mencionada perdiz nival, la función mimética del color estructural es bastante obvia. Lo mismo puede decirse de los plumajes verdes con componente estructural en especies de ambientes con vegetación muy exuberante, como las selvas.

Sin embargo, la mayoría de los plumajes con colores estructurales llamativos (violetas, azules, iridiscentes) son difícilmente interpretables si no es en el contexto de la comunicación y la señalización. En efecto, estas coloraciones parecen diseñadas para ser llamativas y visibles. ¿Qué evidencias existen de que esto sea así? En contra de lo que ocurría con los plumajes basados en melaninas o carotenoides, la función de los colo-

res estructurales ha sido mucho menos estudiada -y, en todo caso, en muchas menos especies-. Uno de los principales motivos es que los plumajes estructurales son más difíciles de medir de manera objetiva (el lector encontrará un comentario más detallado sobre la medición del color en el número 34 de esta revista). El tamaño y la intensidad de color de las marcas basadas en melaninas o carotenoides podían ser evaluadas incluso con referencias y cartas de color u otros sistemas sencillos. Sin embargo, ¿cómo evaluar objetivamente la intensidad de un plumaje iridiscente? Además, como ya he mencionado, buena parte de los plumajes estructurales presentan reflectancia ultravioleta, la cual resulta invisible para los humanos, lo que dificulta enormemente el asunto. Por estos motivos, el estudio riguroso de la coloración estructural requiere métodos y artilugios más o menos complejos (y caros), como los espectrómetros de reflectancia. Este tipo de tecnología no ha estado disponible de forma asequible para los investigadores en este campo hasta hace relativamente poco tiempo, por lo que los estudios sobre el tema han tenido que esperar.

Pese a estas limitaciones iniciales, algunos trabajos ya han arrojado luz sobre este asunto. Quizás uno de los ejemplos mejor conocidos sea el del color azul de



El plumaje azul del rabilargo (*Cyanopica cyanus*) llamó tanto la atención de los primeros ornitólogos británicos que visitaron la península que determinó su nombre común en inglés ("azure-winged magpie", urraca de alas azules). Este plumaje es un claro ejemplo de color estructural producido por la dispersión coherente de la luz (los rayos reflejados convergen en la zona azul/ultravioleta del espectro). Sin embargo, en casi todos los plumajes estructurales cromáticos aparece también un ligerísimo efecto irisado que se hace patente cuando la luz incide sobre la pluma de la forma adecuada.

reflectancia ultravioleta del plumaje negro, eumelánico, del macho de papamoscas cerrojillo -*Ficedula hypoleuca*- el que parece influir de manera importante en la elección por parte de la hembra.

Aunque los ejemplos citados hasta ahora hacen referencia al uso de estas coloraciones en el contexto de la elección de pareja, también se han descrito casos (aunque menos) en los que podrían funcionar en el establecimiento de jerarquías y relaciones de dominancia entre individuos del mismo sexo. Tal es el caso, nuevamente, del ultravioleta de la cabeza del herrerillo, donde los machos más ultravioletas no sólo son preferidos por las hembras, sino que suelen ser más dominantes sobre otros machos.

¿SEÑALES DE QUÉ?

Asumamos entonces que los colores estructurales pueden ser utilizados como señales en contextos como la elección de pareja, territorialidad o dominancia. Pero ¿qué están señalizando? En el caso de los carotenoides vimos que el vínculo de estos pigmentos con la dieta o el estado de salud del individuo estaba bastante bien demostrado. En el caso de las melaninas, también se han sugerido diversos factores, como los niveles de ciertas hormonas o el estrés oxidativo, que pueden modular la síntesis del pigmento, estableciendo así un vínculo entre la calidad o el estado del individuo y el color de su plumaje.

Sin embargo, en el caso de los plumajes estructurales estamos bastante más lejos de saber de qué informan este tipo de señales. Estudios recientes han demostrado, por ejemplo, que los pavos salvajes (*Meleagris gallopavo*) desarrollan un plumaje mucho más iridiscente cuando están libres de coccidios (un parásito intestinal) que cuando están infectados. Del mismo modo, los machos de pergolero satinado (*Ptilonorhynchus*

la cabeza del herrerillo común (*Parus caeruleus*), que ya hemos comentado en algún artículo anterior. Este plumaje azul (en realidad deberíamos hablar de ultravioleta, que es donde se encuentra el máximo de reflectancia) tiene una base estructural. Las hembras de esta especie prefieren emparejarse con machos con un ultravioleta más intenso. Y no sólo esto: cuando son infieles, el macho con el que cometen este adulterio suele tener una mayor reflectancia que el macho que ha sido engañado. Esto nos da una idea de cuán atractivo resulta este carácter para las hembras de la especie. Y por si fuera poco, se ha comprobado que aquellas hembras emparejadas con machos más ultravioletas producen una mayor proporción de polluelos de sexo masculino (en aves, la hembra decide el sexo de

la descendencia, al ser ella quien aporta el cromosoma determinante), probablemente como una estrategia para producir más hijos que hereden el atractivo de su padre y tengan, a su vez, un mayor éxito en el emparejamiento.

Este tipo de preferencia en la elección de pareja también se ha descrito en el pechiazul (*Luscinia svecica*), donde las hembras tienden a emparejarse con aquellos machos con un azul/ultravioleta del pecho más acentuado. Del mismo modo, también existen ciertas evidencias de que el plumaje iridiscente de especies como el estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) o el ánade real (*Anas platyrhynchos*) puede jugar un papel en el emparejamiento. En otros casos, ha sido el componente estructural de un plumaje básicamente pigmentario (como es la re-

violaceus) muestran menor reflectancia ultravioleta cuanto mayores niveles de parásitos sanguíneos presentan. ¿Y qué se sabe al respecto en el archiestudiado herrerillo? Pues, entre otras cosas, sabemos que los machos con más ultravioleta tienen mayor heterocigosidad (esto es, una mayor diversidad de alelos en su genoma, lo que se considera un rasgo genético ventajoso). Además, los plumajes desgastados, con una estructura alterada, ven reducida su reflectancia ultravioleta. Por otro lado, se ha demostrado que cuando la velocidad de crecimiento de la pluma durante la muda se acelera por encima de un límite (lo que se consigue, en el laboratorio, alterando artificialmente el fotoperiodo al que están sujetas las aves), la reflectancia ultravioleta se ve también negativamente afectada.

Pero no sólo los plumajes estructurales cromáticos pueden estar vinculados al estado físico del individuo. En un estudio reciente hemos comprobado que la coloración blanca de la de las rectrices externas de la cola de la lavandera blanca (*Motacilla alba*), que tiene un fuerte componente ultravioleta, se ve afectada por el estado nutricional del individuo durante la muda. Además, el ultravioleta de este carácter es mayor en adultos que en jóvenes. Cualquiera que haya observado a estas aves mientras se desplazan habrá comprobado que mueven continuamente la cola y que esas plumas resultan claramente visibles cada vez que el animal alza el vuelo o se posa. Por tanto, no es descabellado pensar que las llamativas rectrices blancas (que, por otra parte, están presentes en

muchas otras especies) podrían funcionar como una señal de estatus o de calidad individual.

¿Cuál puede ser el mecanismo que vincule el estado fisiológico del ave con la estructura de su pluma y por tanto con su color estructural? Hasta la fecha, esto sigue siendo una incógnita. Como hemos visto, la coloración estructural es fruto de una ordenación muy precisa, a escala nanométrica, de la pluma. El ensamblaje de esta estructura durante el crecimiento del plumaje requiere de una exquisita coordinación de múltiples elementos, de tal forma que un pobre estado nutricional o una exposición a parásitos pueden causar inestabilidades en el desarrollo,

que afecten negativamente a este complejo proceso de ensamblaje. Cuando la estructura no es del todo perfecta, la luz reflejada no converge completamente en una misma longitud de onda, con lo que se reduce la pureza del color percibido.

En cualquier caso, es muy probable que diferentes coloraciones estructurales (plumajes blancos, cromáticos, iridiscuentes), al ser fruto de mecanismos diferentes, también se vean más o menos afectadas por factores distintos. Este es un campo de estudio que está aún en sus inicios, pero a buen seguro en los próximos años podremos estar en condiciones de dar respuesta a algunas de las muchas preguntas que aún están por resolver. ○



Arriba: La coloración ultravioleta de la cabeza del herrerillo (*Parus caeruleus*), que nosotros percibimos como azul, es uno de los casos de coloración estructural del plumaje mejor estudiados. Los machos de esta especie con una mayor expresión de este rasgo son dominantes frente a otros individuos de su mismo sexo y preferidos por las hembras.

Centro y abajo: Las rectrices externas de la lavandera blanca (*Motacilla alba*) tienen una cierta tonalidad ultravioleta que es mayor en individuos adultos que en juveniles, y que se ve negativamente afectada cuando el individuo está en una pobre condición física durante la muda. Dado que este carácter es muy visible cuando el animal abre la cola en sus desplazamientos, es posible que funcione como señal de calidad individual.