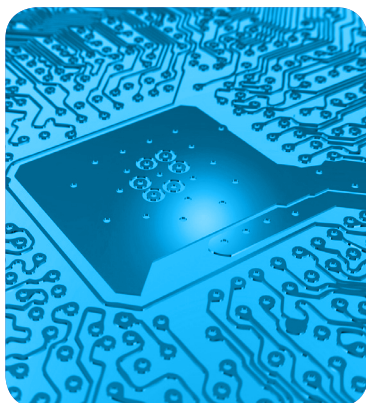
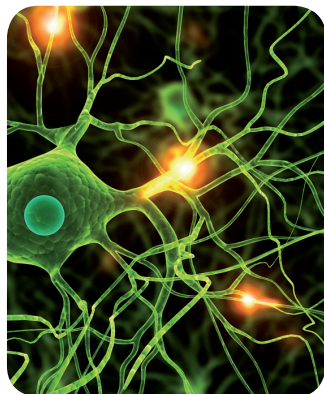




MÁSTERES de la UAM

Facultad de Ciencias /12-13

Máster en Ecología



Gorrión de campo y gorrión de ciudad: el ambiente como modelador fenotípico de las especies. El caso del Gorrión Común *Passer domesticus* en el centro de España.

Alexander García Antón





Dibujo de portada:
José Luis Moreno, Grupo de Anillamiento Troglodytes.

Índice

Resumen y agradecimientos

Introducción y antecedentes	4
Locomoción.....	5
Vuelo	6
Alimentación	6
Expresión de caracteres secundarios	6
Objetivos e hipótesis	8
Locomoción.....	7
Vuelo	8
Alimentación	8
Expresión de caracteres secundarios	8
Metodología y área de estudio	9
Datos fenotípicos.....	12
Métodos estadísticos utilizados	16
Resultados	20
Análisis Multivariante I.....	20
Análisis Multivariante II	21
Análisis Multivariante III	21
Análisis de la varianza.....	22
Discusión	29
Conclusiones	32
Bibliografía	34

Anexo 1: estadillo para la toma de datos biométricos

Anexo 2: protocolo para la determinación del área total de babero y banda alar en machos de Gorrión Común

Gorrión de campo y gorrión de ciudad: el ambiente como modelador fenotípico de las especies. El caso del Gorrión Común *Passer domesticus* en el centro de España.

Alexander García Antón (alexander.garcia@estudiante.uam.es)

Resumen

Las diferentes presiones selectivas en distintos ambientes dan lugar a divergencias fenotípicas entre las correspondientes poblaciones de una misma especie. A mayor grado de plasticidad fenotípica mayor capacidad de adaptación y colonización de nuevos medios. Se evaluó la plasticidad del Gorrión Común (*Passer domesticus*) en 7 localidades del centro de España a lo largo de un gradiente de urbanidad, sobre cuatro aspectos relativos a la adquisición de recursos y las interacciones sexuales/sociales: locomoción, vuelo, alimentación y expresión de caracteres secundarios. Se llevaron a cabo distintos análisis multivariantes y análisis de la varianza. La longitud del tarso se correlacionó negativamente con el índice de urbanidad, sugiriendo hábitos más terrestres en las poblaciones rurales. El apuntamiento alar, longitud de la cola, volumen del pico y superficies de babero gular y banda alar no se correlacionaron con la urbanidad, pero sí mostraron diferencias significativas entre localidades, evidenciando la adaptación del fenotipo en los distintos ambientes en relación al vuelo, la alimentación y las interacciones sociales y sexuales. La longitud alar fue la única variable sobre la que la localidad no tuvo un efecto significativo. Cómo la plasticidad fenotípica resulta en diferencias genéticas heredables y adaptación local se desconoce, pero las divergencias mostradas aquí por el Gorrión Común apoyan la idea de la alta adaptabilidad de esta especie como responsable de su gran éxito colonizador en el planeta.

*Different selective pressures in different environments generate phenotypic divergence among the corresponding populations of a same species. The higher the degree of phenotypic plasticity, the higher the capacity of adaptation and colonization of new environments. House Sparrow's (*Passer domesticus*) plasticity was assessed in 7 localities of central Spain along an urbanity gradient, according to four aspects relating to resource acquisition and sexual/social interactions: locomotion, flight, feeding and secondary traits expression. Different multivariate analysis and analysis of variance were performed. Tarsus length was negatively correlated to urbanity index, suggesting more terrestrial habits in rural populations. Wing pointedness, tail length, beak volume and surface of gular bib and wing bar were not correlated to urbanity, but they showed significant differences among localities, demonstrating phenotype adaptation in the different environments relating to flight, feeding and sexual/social interactions. Wing length was the only variable on which locality didn't have a significant effect. How phenotypic plasticity results in inheritable genetic differences and local adaptation remains unknown, but divergences shown here by House Sparrow support the idea of the high adaptability of this species as responsible of its great colonizing success along the planet.*

Palabras clave: plasticidad fenotípica, adaptación, urbanidad, análisis multivariante.

Agradecimientos

Javier Seoane dirigió este proyecto activamente y con interés, aportando sugerencias y correcciones muy útiles y constructivas sin las que este trabajo no hubiese podido desarrollarse, especialmente en lo referente a la metodología y análisis estadístico de los datos. He aprendido mucho con él durante este año y medio.

Este TFM se gestó gracias a José I. Aguirre, que abrió con él una nueva línea de trabajo en sus proyectos de investigación con el Gorrión Común en la Universidad Complutense de Madrid, colaborando además en las tareas de campo y aportando valiosas ideas y sugerencias.

Mi compañera Yaiza Aragón compartió conmigo el trabajo de campo, que no hubiese podido realizar sin su participación. Además, contribuyó con aportaciones muy útiles durante el desarrollo del proyecto y soportó una y otra vez mis repetitivas charlas sobre el fenotipo de los gorriones.

Mis compañeros de Máster y buenos ornitólogos Víctor Noguerales e Irene Martínez participaron en jornadas de campo, haciendo más amenas y constructivas las sesiones de anillamiento.

Los muestreos fueron posibles gracias a la colaboración de distintas instituciones y personas que autorizaron y posibilitaron las capturas en sus instalaciones. En Fuenlabrada, el centro de naturaleza La Granja de los Cuentos; agradezco especialmente a *Tintín* su ayuda y colaboración. En Madrid, el Parque Temático de la Naturaleza Faunia; especialmente a Gabriel Alcántara, por su hospitalidad y ayuda. En Boada, a José Luis Moreno, compañero del Grupo de Anillamiento Troglodytes. En Abánades, a mi primo Iban (sí, con *b*). En Olmeda de las Fuentes, a Pedro. En San Martín de Montalbán, a Fernando y Julia, que nos abrieron las puertas de su casa y su gallinero.

Introducción y antecedentes

El estudio de la influencia del urbanismo sobre las poblaciones de especies animales ha adquirido gran importancia en las últimas décadas, dada la tasa de aumento de la población y la tendencia urbanizadora a escala global (Fernández-Juricic y Jokimäki, 2001). La necesidad de comprensión y descripción de los mecanismos que operan en la ecología urbana, así como la conservación de las especies que cohabitan con el hombre, suscita un gran interés científico en la actualidad (Faeth, 2011). El ambiente urbano presenta importantes diferencias respecto del rural para las poblaciones animales, en cuanto a la estructura y disponibilidad de hábitat (Bernis, 1988; Palomino y Carrascal, 2006), factores abióticos (como el clima, la contaminación atmosférica y acústica o la intensidad de señales electromagnéticas; Balmori y Hallberg, 2007) y naturaleza e intensidad de interacciones bióticas (cambios en el riesgo de parasitismo y enfermedades o presión de depredación) (Fokidis, 2008; Bókony *et al.*, 2009; Evans *et al.*, 2009a). El proceso de colonización de las áreas urbanas está determinado por los factores ambientales y por las características ecológicas de la especie (Chamberlain, 2007; Evans *et al.*, 2010). Los ecólogos urbanos se han centrado especialmente en las aves para evaluar los efectos del urbanismo sobre las poblaciones animales por su gran diversidad taxonómica y ecológica, amplia distribución y elevada sensibilidad a los cambios ambientales (Furness, 1993). El modelo de crecimiento y estructura urbanística influye en la comunidad de aves capaces de explotar este medio (Palomino y Carrascal, 2005; Palomino y Carrascal, 2007).

Las diferentes presiones selectivas del hábitat en ambientes rurales y urbanos dan lugar a divergencias fenotípicas entre las correspondientes poblaciones de una misma especie (Brumm, 2006; Evans *et al.*, 2009b). Esta variabilidad puede deberse a diferencias genéticas o a plasticidad fenotípica. A mayor grado de plasticidad de una especie, mayor capacidad de colonización y adaptación a nuevos ambientes, pero cómo ésta se traduce en cambios genéticos heredables favoreciendo la divergencia entre poblaciones y los procesos de especiación es poco conocido, pudiendo generar la aceleración, ralentización o tener un efecto nulo sobre los cambios evolutivos (Price *et al.*, 2003).

Las aves constituyen un grupo animal particularmente ligado al hombre y algunas especies se han adaptado con éxito al ambiente urbano. El Gorrión Común *Passer*

domesticus (Linneo, 1758) ha mostrado esa capacidad de manera espectacular, colonizando con éxito todos los continentes salvo la Antártida, ya sea por aumento de su rango de distribución natural en las regiones Paleártica y Oriental, diversificándose en las 12 subespecies reconocidas actualmente, o producto de introducciones antrópicas en América, África y Australia, mayoritariamente de la raza nominal (del Hoyo *et al.*, 2009). La variación de su tasa metabólica a lo largo del año demuestra una gran adaptabilidad, hasta un 120% mayor en invierno que en verano, el incremento estacional más alto registrado en aves (Nzama *et al.*, 2010). Su gran capacidad de adaptación y éxito de colonización, unido a su fuerte sedentarismo y fidelidad a su área natal, proponen al Gorrión Común como un modelo óptimo para estudios de plasticidad fenotípica.

Este trabajo evalúa la plasticidad fenotípica en el Gorrión Común en relación al grado de urbanidad del ambiente, sobre cuatro aspectos relativos a la adquisición de recursos y las interacciones sexuales/sociales: locomoción, vuelo, alimentación y expresión de caracteres secundarios.

Locomoción

Las aves ocupan los medios acuático, terrestre y aéreo, o una combinación de ellos en diferentes grados condicionados por sus particulares diseños morfológicos y adaptaciones eco-fisiológicas (Bicudo *et al.*, 2010). Un tipo de locomoción predominantemente aérea, como en hirundínidos (golondrinas y aviones) o apodiformes (vencejos), impone restricciones morfológicas distintas a las derivadas de la locomoción principalmente terrestre, como en aláudidos (alondras) o motacílidos (bisbitas y lavanderas), o la que tiene lugar entre el follaje de la vegetación, como en sílvidos (currucas y mosquiteros) (Carrascal *et al.*, 1995; Polo y Carrascal, 1999). No obstante, muchos grupos de aves localizan sus recursos en varios tipos de medios y comparten diferentes tipos de locomoción. Las distintas poblaciones de una misma especie pueden diferir en el grado en que explotan determinados hábitats de distintos medios y, de forma concomitante, en aspectos morfológicos (Carrascal *et al.*, 1994). En general, las morfologías de patas más largas están relacionadas con hábitos más terrestres.

Vuelo

La longitud y forma del ala y la cola están relacionadas con el patrón migratorio y con la estructura del hábitat. Alas largas y apuntadas y cola corta ofrecen mayor velocidad con menor consumo energético en vuelos largos, mientras que formas cortas y redondeadas del ala y colas largas favorecen la aceleración y movimientos más rápidos en distancias menores, así como mayor maniobrabilidad (Tellería *et al.*, 2001). Aunque estas diferencias morfológicas están bien documentadas en poblaciones residentes frente a migradoras (Pérez-Tris *et al.*, 2003), el patrón no está tan claro en las contrapartes rural y urbana de una misma especie (Evans *et al.*, 2009b). Esta diferenciación es susceptible de estar ocurriendo en alguna dirección entre gorriones urbanos y rurales, dadas las diferencias ecológicas entre los ambientes o el diferente comportamiento de la especie ante un posible depredador (Møller, 2008).

Alimentación

El pico es una de las estructuras que se han mostrado más variables entre poblaciones. Dietas insectívoras favorecen formas más aplanadas y alargadas, menos voluminosas, mientras que las granívoras necesitan picos más altos y robustos, resultantes en un mayor volumen relativo, capaces de ejercer mayores presiones para romper las semillas (Tellería y Carbonell, 1999).

Expresión de caracteres secundarios

El babero pectoral expuesto por los machos de Gorrión Común durante el periodo reproductor tiene funciones de ornamento sexual y estatus social en el grupo, estando positivamente relacionado con el éxito reproductor (Jensen *et al.*, 2004; Holand *et al.*, 2011). Estos caracteres secundarios están sujetos a variación fenotípica como señales honestas del estado del individuo (Fitze y Richner, 2002; Price, 2006), pero los mecanismos que intervienen en esa variabilidad son todavía muy desconocidos (Jensen *et al.*, 2006). Por ejemplo, el tamaño del babero se relaciona positivamente con el de los testículos durante la época reproductora (Møller, 1988) y éste, con la cantidad de cópulas y la cantidad de esperma eyaculado, lo que se correlaciona de manera directa con la eficacia biológica de individuo por competencia espermática ya que, aún siendo monógamos, las cópulas extra-pareja son frecuentes.

Sin embargo, el mantenimiento de una elevada posición social es costoso energéticamente e inmunológicamente. Las interacciones agresivas ocurren entre machos con baberos de similar tamaño, y son más frecuentes cuanto más grande sea éste (Møller, 1987), de manera que los individuos tienden a mantener un estatus que las minimice (Lindstrom *et al.*, 2005). Además, la expresión de este carácter social está regulada por la testosterona, que es inmunodepresora. La apuesta por baberos mayores encuentra un compromiso entre la eficacia biológica y los costes asociados a un mayor estatus social.

Otras marcas del plumaje también han mostrado influencia en la comunicación inter-individual en el grupo, como la banda alar blanca en las cobertoras medianas o la lista ocular negra (Nakagawa y Burke, 2008), aunque ha sido el babero conspicuo el que más atención ha recibido en la literatura científica existente.

Objetivos e hipótesis

Este trabajo evalúa si las distintas presiones selectivas en un gradiente ambiental de urbanidad han generado respuestas evolutivas en el Gorrión Común resultantes en diferentes fenotipos. Se parte de los siguientes planteamientos e hipótesis sobre cada uno de los aspectos ecológicos y evolutivos a analizar:

Locomoción

La ausencia de depredadores en el ambiente urbano se ha propuesto como uno de los principales factores que han favorecido su colonización por parte de las especies de aves que se han adaptado a este medio (Evans *et al.*, 2009a). En el ambiente rural la abundancia de depredadores naturales o acompañantes del hombre, como los gatos, genera una elevada presión sobre las aves debido a mortalidad directa o a un efecto sub-lethal (Beckerman *et al.*, 2007). La mayor presión de depredación en el ambiente rural dará lugar a un uso más frecuente de las áreas de refugio y una menor exposición a los depredadores en áreas abiertas, generando hábitos más arbóreos y patas más cortas en pueblos y más terrestres y patas más largas en ciudades.

Hipótesis 1: la longitud del tarso será mayor cuanto más urbano el ambiente.

Vuelo

En el ambiente urbano los peligros y amenazas para las aves son más frecuentes e impredecibles (aparición súbita de coches, personas, ruidos u otros sobresaltos) pero la percepción del peligro es menor dada esa elevada recurrencia, generando un mayor acostumbramiento en las aves (Møller, 2008). Los vuelos hacia zonas seguras serán más frecuentes e irregulares, necesitando mayor maniobrabilidad (proporcionada por una cola más larga) y aceleración (alas cortas y redondeadas). En el ambiente rural las situaciones de amenaza estarán más asociadas a la presencia de un depredador, por lo que la percepción de peligrosidad será más elevada para las aves y serán más ventajosas las morfologías que otorguen vuelos más largos y rápidos con un menor consumo energético: alas largas y apuntadas.

Hipótesis 2: la longitud de la cola será mayor en ambientes más urbanos.

Hipótesis 3: el ala será más larga y apuntada cuanto más rural el ambiente.

Alimentación

El Gorrión Común es principalmente granívoro, pero incluye insectos en la dieta durante los periodos de abundancia y mayor requerimiento energético, los meses de reproducción. Las formas aplanadas del pico favorecen la captura de estas presas, mientras que formas más altas y robustas ejercen mayores presiones, necesarias para una alimentación granívora. La escasez de insectos en las grandes urbes debido a las técnicas de limpieza y la menor abundancia de vegetación dará lugar a picos más voluminosos que en los medios rurales, donde un mayor aprovechamiento de este recurso energéticamente valioso favorecerá el desarrollo picos más aplanados, resultando en un menor volumen.

Hipótesis 4: el volumen de pico será mayor en ambientes más urbanos.

Expresión de caracteres secundarios

Las especies que logran adaptarse a las condiciones del ambiente urbano se benefician de una mayor previsibilidad y regularidad en la disponibilidad de recursos, de manera que los mecanismos de competencia y dominancia pueden mitigarse evitando los costes energéticos que conllevan. De esta manera, en las poblaciones urbanas serán más

ventajosas las marcas de estatus social menos conspicuas, minimizando las interacciones agresivas en el grupo. Por otro lado, la mayor presión de depredación en el medio rural resultará en la formación de grupos más numerosos como mecanismo de defensa, lo que implicará una mayor competencia por los recursos y un mayor desarrollo de las marcas de dominancia.

Hipótesis 5: la superficie de babero y banda alar en los machos será mayor cuanto más rural el ambiente.

Metodología y área de estudio

Se muestrearon 7 poblaciones reproductoras de Gorrión Común en el centro peninsular localizadas en núcleos urbanos con diferente estructura de hábitat, correspondiente a un gradiente rural:urbano (Abánades, en Guadalajara; Olmeda de las Fuentes, en Madrid; Boada, en Salamanca; San Martín de Montalbán, en Toledo; Colmenar Viejo, en Madrid; Fuenlabrada, en Madrid y Madrid capital; **Fig. 1**). El grado de urbanidad se estimó como el primer eje de un Análisis de Componentes Principales (82,78% de varianza explicada, **Tabla 1**) realizado sobre las siguientes variables indicadoras de la estructura del hábitat: densidad de población, porcentaje de población empleada en el sector primario y terciario, número de comercios, porcentaje de superficie catastral urbana, ratio edificios:viviendas (número total de edificios entre número total de viviendas unifamiliares, como indicador de la altura de los edificios) y número de vehículos. Una vez obtenido se reescaló mediante su transformación logarítmica, obteniendo el índice de urbanidad definitivo, L(urb) (**Tabla 2**).

Tabla 1. Análisis de Componentes Principales sobre las variables DP, S1, S3, Com, SU, EV y Veh (abreviaturas como en **Tabla 2**). Coeficientes de cada una de ellas para la construcción del primer eje, utilizado para estimar el grado de urbanidad.

	PC1	PC2	PC3
DP	0.39		-0.47
S1	-0.33	-0.67	-0.31
S3	0.38	0.32	0.35
Com	0.37	-0.45	0.35
SU	0.40		-0.37
EV	-0.39	-0.15	0.43
Veh	0.37	-0.45	0.35
Desviación estándar	2.41	0.82	0.66
Proporción de varianza	82.78%	9.52%	6.21%
Varianza acumulada	82.78%	92.29%	98.52%

Tabla 2. Localidades de muestreo y grado de urbanidad, junto con su transformación logarítmica L(urb) y las variables incluidas en el PCA para su extracción (DP: densidad de población en habitantes/km² en 2011; S1: porcentaje de población dedicada al sector primario en 2007; S2: porcentaje de población dedicada al sector terciario en 2007; Com: número total de establecimientos comerciales en 2011; SU: porcentaje de superficie catastral urbana en 2010; EV: número de edificios / número de viviendas unifamiliares en 2001; Veh: número total de vehículos en 2011. Fuentes: Instituto Nacional de Estadística, Ministerio de Empleo y Seguridad Social, Ministerio de Hacienda y Administraciones Públicas, Dirección General de Catastro y Dirección General de Tráfico.

ID	Localidad	Ambiente	Urbanidad	L(urb)	DP	S1	S3	Com	SU	EV	Veh
AB	Abánades	Rural	28	3,34	2	0,400	0,133	2	0,001	0,901	73
OF	Olmeda F.	Rural	82	4,40	22	0,090	0,478	4	0,008	1,049	193
BO	Boada	Rural	159	5,07	11	0,342	0,274	8	0,005	0,991	409
SM	San Martín M.	Rural	187	5,23	6	0,386	0,402	18	0,013	0,968	478
CV	Colmenar V.	Urbano	10512	9,26	249	0,015	0,668	874	0,050	0,536	27046
FU	Fuenlabada	Urbano	47128	10,76	5038	0,060	0,604	4790	0,426	0,125	116263
MA	Madrid	Urbano	748106	13,53	5390	0,004	0,861	75597	0,506	0,113	1924383

Ordenando crecientemente las localidades según el gradiente rural:urbano, el salto en el índice de urbanidad L(urb) entre San Martín de Montalbán y Colmenar Viejo se utilizó para separar las categorías rural (AB, OF, BO, SM) y urbano (CV, FU, MA) (**Tabla 2**).

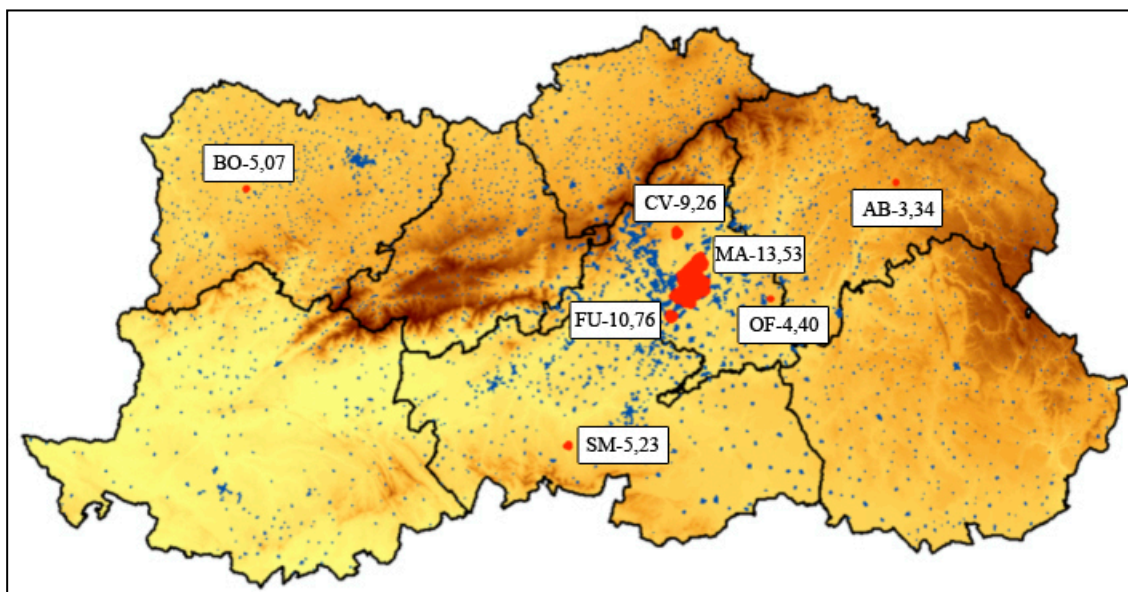


Figura 1. Localidades de muestreo en el centro peninsular (en rojo): Boada (BO, en Salamanca), Colmenar Viejo (CV, en Madrid); Madrid (MA), Fuenlabrada (FU, en Madrid), Olmeda de las Fuentes (OF, en Madrid), Abánades (AB, en Guadalajara) y San Martín de Montalbán (SM, en Toledo). Se indica el índice de urbanidad L(urb) (los valores bajos indican situaciones más rurales). En azul, resto de núcleos urbanos.

En cada localidad se capturaron Gorriónes Comunes en una colonia reproductora, asumiendo que las diferentes colonias dentro de cada localidad poseen el mismo fenotipo. Para garantizar la aleatoriedad e independencia de las unidades experimentales se utilizaron redes japonesas como método de captura no selectivo, situadas en los lugares adecuados entre las áreas de alimentación y refugio, sin uso de reclamos sonoros o de otro tipo que pudiesen sesgar la muestra. La actividad se desarrolló siguiendo los protocolos establecidos para el Anillamiento Científico de Aves Silvestres (Pinilla, 2000) y contando con todos los permisos necesarios del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente y las Comunidades Autónomas de Madrid, Castilla y León y Castilla-La Mancha.

El periodo de capturas abarcó el mes de junio de 2012, momento en el que todavía no ha comenzado la muda del plumaje (Svensson, 1996) y el babero pectoral de los machos se encuentra totalmente expuesto, posibilitando la medida del conjunto de variables fenotípicas. Se descartaron los individuos juveniles, al encontrarse en periodo de osificación y desarrollo esquelético, y no mostrar los caracteres sexuales de los adultos. En cada localidad el esfuerzo de muestreo se prolongó en lo posible hasta obtener

aproximadamente $n = 20$ individuos adultos de cada sexo (**Tabla 3**). Una vez capturadas, las aves fueron reservadas en colectores de tela hasta su procesamiento (Pinilla, 2000), dando prioridad a las hembras por encontrarse en periodo de incubación.

Tabla 3. Tamaño muestral obtenido en cada localidad para ambos sexos. Se indica el tipo de ambiente y el índice de urbanidad. En Colmenar Viejo el número de capturas fue menor.

ID	Localidad	Ambiente	L(urb)	Machos	Hembras	Total
AB	Abánades	Rural	3,34	20	20	40
OF	Olmeda de las Fuentes	Rural	4,40	25	22	47
BO	Boada	Rural	5,07	20	19	39
SM	San Martín de Montalbán	Rural	5,23	22	22	44
CV	Colmenar Viejo	Urbano	9,26	7	6	13
FU	Fuenlabada	Urbano	10,76	18	20	38
MA	Madrid	Urbano	13,53	22	23	45

Datos fenotípicos

Las aves se individualizaron con anilla metálica. Tras el anillamiento, datado y sexado se tomaron las medidas biométricas siguientes (según Svensson, 1996; Pinilla, 2000): nivel de grasa y músculo, peso (precisión 0,01 g), pico-cráneo (precisión 0,01 mm, distancia desde la punta del pico hasta la inserción con el cráneo en la región frontal), pico-cabeza (precisión 0,01 mm, distancia desde la punta del pico hasta la región occipital), pico-alto (precisión 0,01 mm, a la altura de la narina), pico-ancho (precisión 0,01 mm, a la altura de la narina), tarso (precisión 0,01 mm), cola (precisión 0,5 mm, longitud desde la inserción de las rectrices hasta la punta de la cola plegada), ala (precisión 0,5 mm, longitud de la cuerda máxima), F8 (precisión 0,5 mm, longitud desde la base a la punta de la pluma) y distancias primarias (precisión 0,5 mm, distancia desde la punta del ala plegada a cada una de las primarias, excluyendo P10), **Anexo 1**.

En el caso de los machos, se tomó además la superficie total de babero y banda alar (cm^2), mediante el protocolo diseñado específicamente para ello (**Anexo 2**). Con el objetivo de minimizar el deterioro del estado del plumaje debido a la manipulación del ave, se tomaron estas medidas en primer lugar, obteniendo a continuación los datos biométricos.

Todos los datos fueron tomados por el mismo anillador y con los mismos aparatos de medida, minimizando el periodo de manipulación en lo posible y liberando al ave a

continuación en el mismo lugar de captura. No se registró ninguna baja o daño observable durante el estudio, volando todos los individuos con normalidad tras el procesamiento.

Partiendo de las medidas originales se calcularon las siguientes variables derivadas necesarias para el análisis: índice de tamaño esquelético, volumen de pico y apuntamiento alar.

Índice de tamaño corporal

El tamaño del individuo ha de tenerse en cuenta en análisis biométricos para su control como covariable. Se desestimó la utilización del peso como indicador del tamaño corporal al estar sujeto a una elevada variabilidad debida a condiciones ambientales (como la humedad) o individuales (como el nivel de grasa o la presencia de un huevo en formación en el caso de las hembras).

Se calculó un índice de tamaño mediante el primer eje de un Análisis de Componentes Principales construido con las variables tarso, cola, ala y pico-cabeza (45,46% de varianza explicada, **Tabla 4**) (Pérez-Tris, 2003).

Tabla 4. Análisis de Componentes Principales sobre las variables tarso, cola, ala y pico-cabeza. Coeficientes de cada una de ellas para la construcción del primer eje, utilizado como estimación del tamaño corporal. Se cambió el signo de todos los coeficientes para una mejor interpretación.

	PC1	PC2	PC3
Tarso	-0.22	-0.709	0.660
Cola	-0.637	0.354	
Ala	-0.679	0.150	
Pico-cabeza	-0.294	-0.592	0.747
Desviación estándar	1.35	1.05	0.89
Proporción de varianza	45.46%	27.82%	20.23%
Varianza acumulada	45.46%	73.29%	93.51%

Volumen de pico

Se estimó partiendo de la expresión del volumen de un cono:

$$V = (\pi * r^2 * h) / 3$$

Cálculo de h por el Teorema de Pitágoras, donde la hipotenusa (g) es la longitud pico-cráneo y el cateto menor (r) es la altura de pico / 2 (**Fig. 2**):

$$g^2 = r^2 + h^2 ; h = \sqrt{g^2 - r^2}$$

Obtenido el valor de h , se realiza el cálculo del volumen de pico, estableciendo la base elíptica, en lugar de circular (**Fig. 2**):

$$V_{\text{pico}} = (\pi * a * b * h) / 3$$

Donde $a = (\text{altura de pico}) / 2$; $b = (\text{anchura de pico}) / 2$.

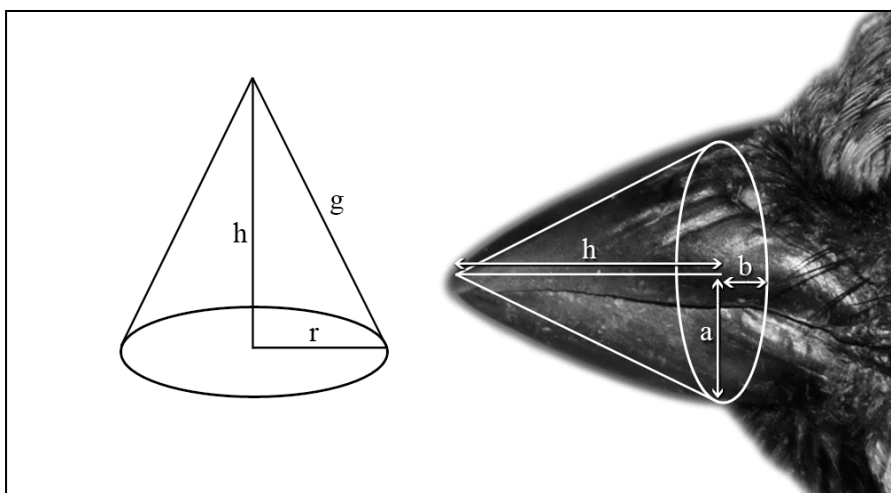


Figura 2. Volumen del cono con base circular (izquierda) y adaptado a base elíptica (derecha) para ajustarlo al volumen del pico, donde $a = (\text{altura de pico}) / 2$; $b = (\text{anchura de pico}) / 2$.

Apuntamiento alar

Se utilizaron las distancias primarias para calcular el índice de apuntamiento alar (distancias desde la punta del ala plegada a la punta de cada primaria, nombradas descendentemente; Svensson, 1996; **Fig. 3**). Se estandarizaron previamente para corregir la relación alométrica con la longitud del ala, mediante la expresión (Senar, 1994; Pérez-Tris, 2003):

$$PTP_{ji}^* = PTP_{ji} (l_o / l_i)^{bj}$$

Donde PTP_{ji} es la distancia primaria original j en el individuo i , PTP_{ji}^* es el valor estandarizado, l_i es la longitud alar del individuo i , l_o es la longitud alar estándar (la

media de todos los individuos de la población) y b_j es el coeficiente de alometría de la pluma j de acuerdo con el siguiente modelo de crecimiento:

$$PTP_{ji} = a_j l_i^{b_j}$$

Donde a es la intercepta de la regresión para todos los individuos (Senar, 1994).

Sobre las distancias primarias estandarizadas se realizó un PCA (**Tabla 5**) en el que el segundo componente (18,03% de varianza explicada) fue un buen estimador del apuntamiento alar, con una contribución muy alta de las distancias PT-P8 y PT-P9. Se invirtieron los signos de todos sus coeficientes para una mejor interpretación, de manera que la mayor cercanía de las primarias distales (P8 y P9) a la punta de ala (valores menores de las distancias PT-P8 y PT-P9) resulta en un mayor índice de apuntamiento.

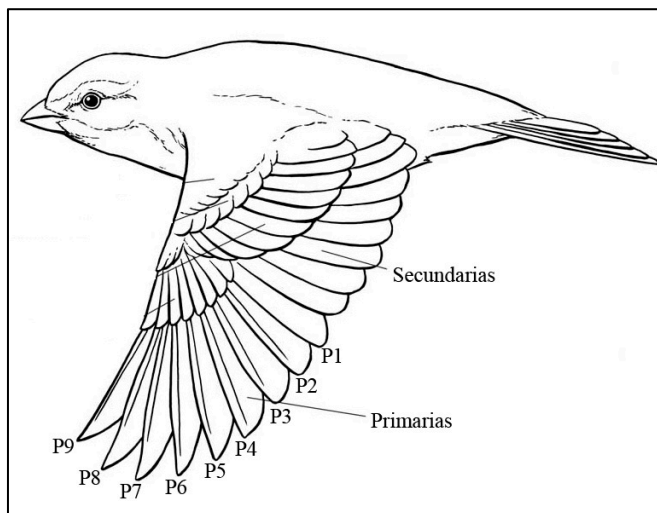


Figura 3. Topografía alar de un paseriforme, con las primarias nombradas descendentemente.

Tabla 5. Análisis de Componentes Principales sobre las distancias primarias. El segundo eje se utilizó como índice de apuntamiento alar.

	PC1	PC2	PC3
PT-P1	-0.389	0.220	-0.269
PT-P2	-0.423	0.190	-0.219
PT-P3	-0.449	0.135	-0.142
PT-P4	-0.435		
PT-P5	-0.393		0.236
PT-P6	-0.294	-0.199	0.462
PT-P7	-0.139	-0.293	0.599
PT-P8		0.613	0.410
PT-P9	0.122	0.622	0.250
Desviación estándar	1.99	1.27	0.99
Proporción de varianza	44.18%	18.03%	10.99%
Varianza acumulada	44.18%	62.22%	73.21%

Una vez obtenidas las variables derivadas, junto con las medidas directas, se componen los bloques de análisis fenotípico en función de las hipótesis de partida (**Tabla 6**).

Tabla 6. Bloques de análisis fenotípico y variables utilizadas en cada caso. Los asteriscos indican variables derivadas, el resto son directas.

Bloque de análisis	Variable/s utilizada/s
Locomoción	Longitud del tarso
Vuelo	Longitud alar, longitud de la cola y *apuntamiento alar
Alimentación	*Volumen de pico
Caracteres secundarios	Superficies de babero y banda alar

Métodos estadísticos utilizados

Análisis Multivariante I: ordenación y test permutacional

Se realizó una exploración inicial de la disimilitud fenotípica entre ambientes y localidades mediante un Escalado Multidimensional. Se construyó la matriz de distancias euclídeas para las hembras utilizando las variables tamaño corporal, volumen de pico y apuntamiento alar. Para los machos se añadió la superficie total de babero.

Mediante permutaciones de la matriz de distancias se testó la hipótesis nula de que las distancias fenotípicas entre los individuos se distribuyen de manera aleatoria y no según localidades o ambientes.

Se utilizaron las funciones ‘cmdscale’ y ‘adonis’ del paquete vegan (versión 2.0-2; Oksanen *et al.*, 2011) de R (versión 2.14.1; R Development Core Team, 2011).

Análisis Multivariante II: correlación entre matrices de distancias

Para la manifestación de divergencia fenotípica entre poblaciones es necesario, además de la existencia de presiones selectivas en distintas direcciones, el aislamiento genético que permita la permanencia de los rasgos desarrollados en cada población (Weiner, 1994). Mediante correlaciones entre matrices de similitud se evaluó la influencia de las presiones selectivas (urbanidad) y el aislamiento genético (geografía) sobre la divergencia fenotípica.

Se construyó la matriz de distancias urbanísticas entre individuos según su similitud en el índice de urbanidad, y la de distancias geográficas mediante las coordenadas UTM.

Las matrices de distancias fenotípicas fueron las mismas que para el Análisis Multivariante I, separando por sexos. Se evaluó mediante el Test de Mantel la correlación entre fenotipo-urbanidad y fenotipo-geografía.

El test se realizó con la función ‘mantel’ del paquete vegan de R en las versiones indicadas anteriormente (Oksanen *et al.*, 2011; R Development Core Team, 2011).

Análisis Multivariante III: RDA y partición de la varianza

Se utilizó un método de ordenación condicionado (análisis de redundancias) para analizar la variabilidad original de los datos fenotípicos asociada a las variables explicativas urbanidad (grado de presión selectiva del ambiente) y geografía (grado de aislamiento genético entre poblaciones).

Como variable respuesta multivariante se construyó la matriz de datos fenotípicos, separando por sexos. Para las hembras se incluyeron las variables pico-cráneo, pico-cabeza, pico-alto, pico-ancho, tarso, cola, ala F8 y apuntamiento. Para los machos, se añadieron las variables babero total y banda alar. Todas se estandarizaron centrando las medias e igualando a 1 las varianzas. Como variables explicativas, se utilizaron las matrices de índice de urbanidad y coordenadas UTM.

Para conocer el porcentaje de variabilidad fenotípica explicado por la urbanidad y la geografía, se realizó una partición de la varianza (Borcard *et al.*, 2011; **Fig. 4**), que permite separar la proporción de información original que ambas variables explican conjuntamente por covarianza de la que cada una explica por sí sola. La varianza total de Y (fenotipo) será la suma del porcentaje explicado exclusivamente por X (urbanidad), el explicado exclusivamente por la W (geografía), el explicado por ambas conjuntamente y la porción correspondiente a los residuos; es decir, $[a]+[b]+[c]+[d]$.

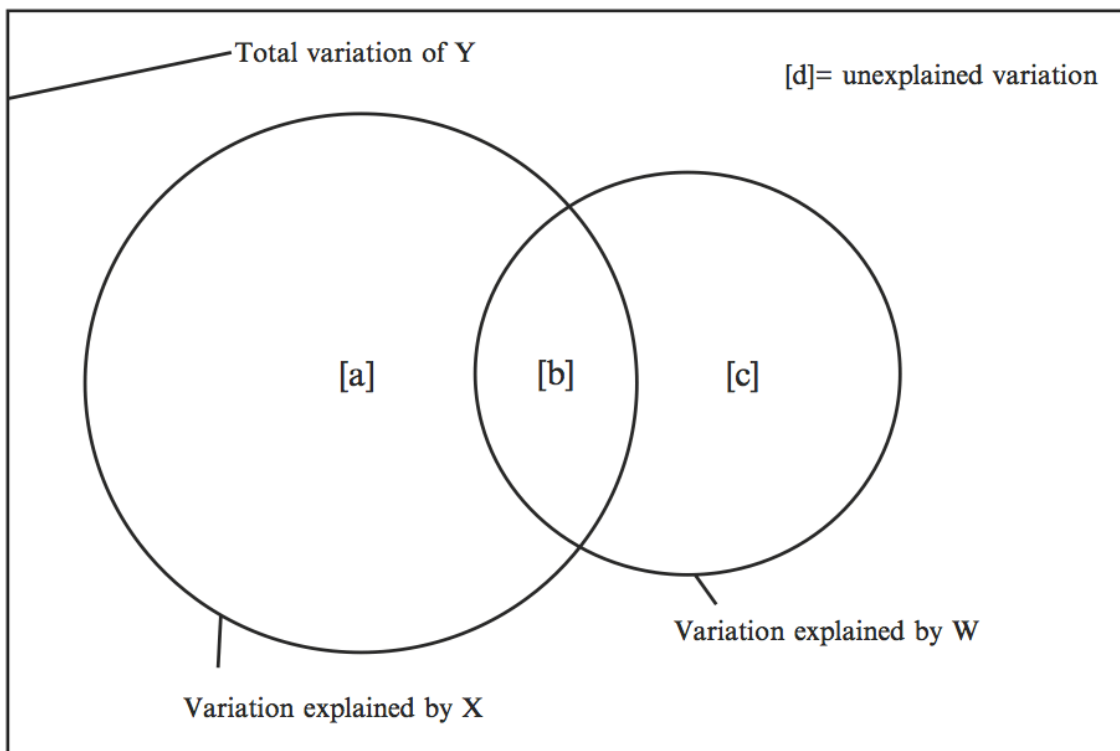


Figura 4. Partición de la varianza. Y: variabilidad total de la variable respuesta (fenotipo), X: porcentaje de varianza explicado por la urbanidad, W: porcentaje explicado por geografía, [b]: porcentaje compartido por ambas variables explicativas, [a]: porcentaje explicado exclusivamente por la urbanidad, [c]: porcentaje explicado exclusivamente por la geografía, [d]: varianza no explicada (residuos). Borcard *et al.*, 2011.

Se realizaron las siguientes 3 regresiones:

RDA1: $Y(\text{fenotipo}) = X(\text{urbanidad})$. De donde se extrae el porcentaje [a+b]

RDA2: $Y(\text{fenotipo}) = W(\text{geografía})$. De donde se extrae el porcentaje [b+c]

RDA3: $Y(\text{fenotipo}) = X(\text{urbanidad}) + W(\text{geografía})$. De donde se extrae el porcentaje [a+b+c]

Obtenidos los valores ajustados de R^2 para cada regresión, se extrajeron los porcentajes de varianza fenotípica explicada exclusivamente por cada variable explicativa:

Sólo urbanidad: $[a]_{\text{ajust}} = [a+b+c]_{\text{ajust}} - [b+c]_{\text{ajust}}$

Sólo geografía: $[c]_{\text{ajust}} = [a+b+c]_{\text{ajust}} - [a+b]_{\text{ajust}}$

Compartida urbanidad y geografía: $[b]_{\text{ajust}} = [a+b]_{\text{ajust}} - [a]_{\text{ajust}} = [b+c]_{\text{ajust}} - [c]_{\text{ajust}}$

No explicada (residuos): $[d]_{\text{ajust}} = 1 - [a+b+c]_{\text{ajust}}$

Las regresiones se realizaron mediante la función ‘rda’ del paquete *vegan* de R en las versiones indicadas anteriormente (Oksanen *et al.*, 2011; R Development Core Team, 2011).

Análisis de la varianza mediante modelos mixtos y ANOVA/ANCOVA

Por último se analizó cada variable fenotípica individualmente mediante modelos mixtos, cuya construcción general fue la siguiente:

$$Y = \text{urbanidad} + \text{localidad} + \text{covariables}$$

Donde *Y* es la variable fenotípica analizada, *urbanidad* es la variable explicativa de efecto fijo cuya influencia sobre la respuesta se quiere evaluar, *localidad* se introduce como variable explicativa de efecto aleatorio (lo cual permite extrapolar la relación entre la urbanidad y la variable respuesta más allá de las 7 localidades de muestreo; Zuur *et al.*, 2009) y las covariables son aquellos factores de efecto fijo cuya influencia sobre la respuesta se quiere separar del efecto de la urbanidad. El modelo se fue simplificando eliminando las covariables progresivamente cuando no tuvieron un efecto significativo (primero, las de mayor p-valor), alcanzando finalmente el modelo reducido, que incluyó la urbanidad, la localidad y aquella/s covariable/s estadísticamente significativas.

Cuando la urbanidad no tuvo una influencia significativa sobre la variable fenotípica, se utilizó ANOVA/ANCOVA para evaluar el efecto conjunto que la localidad podría tener debido a otros factores no conocidos, distintos de la urbanidad. Se incluyeron en cada caso las covariables que mostraron un efecto significativo en el análisis anterior.

En el caso de los caracteres secundarios, además de la superficie total de babero en los machos se analizaron independientemente las dos partes que lo componen: babero gular (presente todo el año) y pectoral (expuesto sólo en periodo reproductor).

Para los modelos mixtos se utilizó la función ‘lme’ del paquete *nlme* (versión 3.1-102; Pinheiro *et al.*, 2011) de R (versión 2.14.1; R Development Core Team, 2011). Para ANOVA/ANCOVA se utilizó *Statistica* (versión 7.0; StatSoft, Inc., 2004).

Resultados

Análisis Multivariante I: ordenación y test permutacional

La ordenación de los individuos en el plano no reflejó divergencia fenotípica entre ambientes (**Fig. 5**). En el caso de las localidades (**Fig. 6**), la tendencia a la separación fue mayor, especialmente en el caso de los machos, donde Boada pareció diferir del resto y Fuenlabrada se alejó de Colmenar Viejo y San Martín de Montalbán.

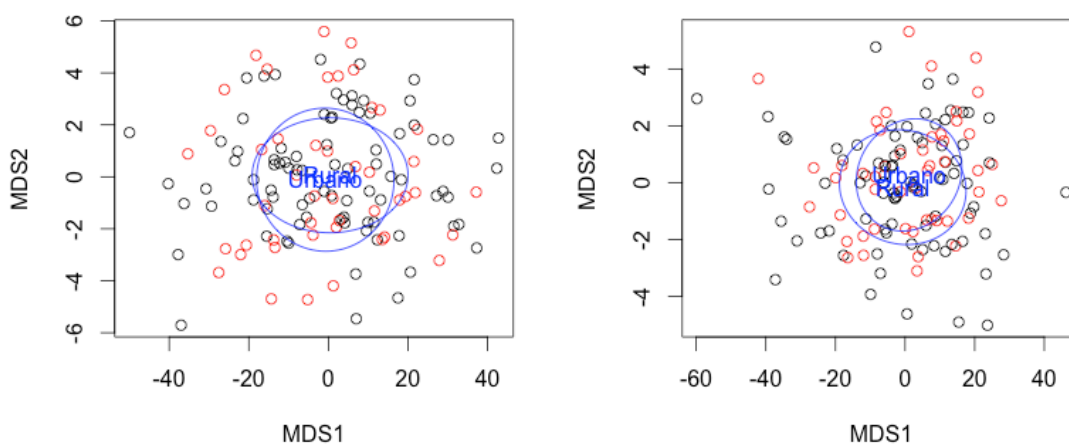


Figura 5. Escalado Multidimensional para ambos sexos (izquierda, machos; derecha, hembras) y ambientes (localidades rurales en negro, urbanas en rojo). Las elipses se construyen con las desviaciones estándar de los puntos de cada ambiente en los dos ejes del plano.

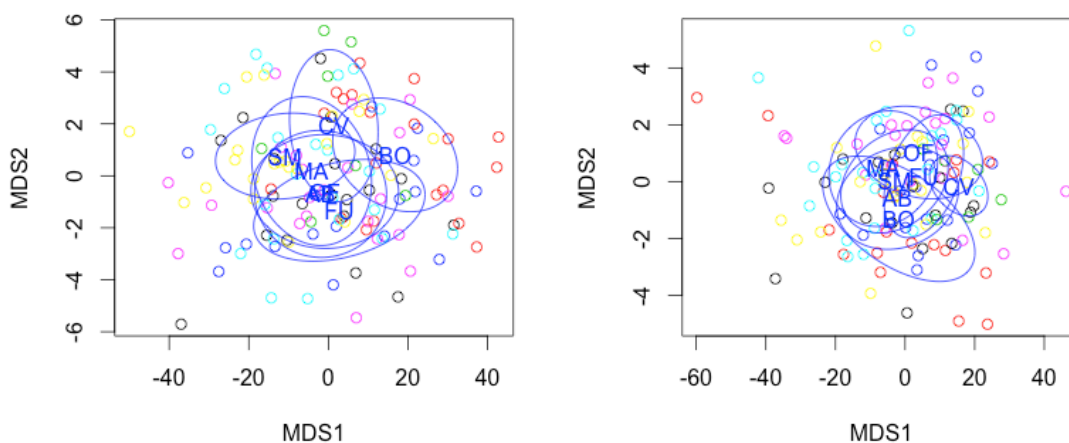


Figura 6. Escalado Multidimensional para ambos sexos (izquierda, machos; derecha, hembras) y las 7 localidades de muestreo (se representan en distinto color los puntos correspondientes a cada localidad). Las elipses se construyen con las desviaciones estándar de los puntos de cada localidad en los dos ejes del plano. Abreviaturas como en **Tabla 2**.

El test permutacional con 1000 repeticiones aleatorias de la matriz de distancias arrojó un efecto no significativo del ambiente rural-urbano sobre el fenotipo (machos: $F=0,16$, $p=0,7$; hembras: $F=0,38$, $p=0,55$), pero la influencia de la localidad sí fue significativa (machos: $F=5,87$, $p<0,001$; hembras: $F=2,54$, $p=0,03$).

Análisis Multivariante II: correlación entre matrices de distancias

Las matrices fenotípicas de ambos sexos no mostraron correlación con las urbanísticas mediante el Test de Mantel con 1000 permutaciones. Sí hubo correlación positiva significativa entre las distancias fenotípicas y geográficas para los machos ($r=0,13$, $p=0,001$), aunque no para las hembras (**Tabla 7**).

Tabla 7. Correlación entre matrices de distancias fenotípicas, urbanísticas y geográficas para ambos sexos. Se indican el índice de correlación de Pearson y el p-valor.

	Sexo	r Pearson	p-valor
Fenotipo - urbanidad	♂	-0.04	0.94
Fenotipo - urbanidad	♀	-0.02	0.66
Fenotipo - geografía	♂	0.13	0.001
Fenotipo - geografía	♀	0.05	0.13

Análisis Multivariante III: RDA y partición de la varianza

Mediante los valores ajustados de R^2 obtenidos tras los análisis de redundancias (**Tabla 8**) se obtuvieron los porcentajes de varianza fenotípica correspondientes a cada variable explicativa. La urbanidad y la geografía contribuyeron a explicar porcentajes mínimos de la varianza original (**Tabla 9**), manteniendo los residuos proporciones superiores al 95% en ambos sexos.

Tabla 8. Análisis de redundancias para la partición de la varianza. Se indican los valores ajustados de R^2 para ambos sexos.

	R^2_{ajust} machos	R^2_{ajust} hembras
RDA1: $Y(\text{fenotipo}) = X(\text{urbanidad})$	1,08%	2,59%
RDA2: $Y(\text{fenotipo}) = W(\text{geografía})$	2,59%	3,21%
RDA3: $Y(\text{fenotipo}) = X(\text{urbanidad}) + W(\text{geografía})$	4,49%	4,04%

Tabla 9. Reparto del porcentaje total de variabilidad fenotípica para ambos sexos. El valor correspondiente a la covariación urbanidad-geografía en los machos es negativo debido a concomitancia entre las variables y puede interpretarse como 0.

	% var. machos	% var. hembras
Sólo urbanidad	1,90%	0,83%
Sólo geografía	3,41%	1,45%
Compartida urbanidad-geografía	-0,82%	1,76%
No explicada (residuos)	95,51%	95,96%

Análisis de la varianza mediante modelos mixtos y ANOVA/ANCOVA

Locomoción: longitud del tarso

El modelo mixto para la longitud del tarso se construyó introduciendo como covariables el sexo y el ala ($tarso = urbanidad + localidad + sexo + ala$). Esta última se utilizó como estimador del tamaño corporal, descartando el propio índice de tamaño calculado mediante el PCA por contener a la propia variable respuesta del modelo (tarso) en su cálculo (**Tabla 4**). El sexo no tuvo un efecto significativo ($t=-0.96$, $p=0.34$) y se eliminó del modelo. El ala sí mostró una alta significación ($t=3.12$, $p=0.002$) y, controlado su efecto covariante, el índice de urbanidad tuvo un efecto negativo altamente significativo ($t=-3.63$, $p=0.015$) sobre la longitud del tarso (**Tabla 10**); es decir, cuanto más urbano el ambiente, las aves presentaron tarsos más cortos (**Fig. 7**).

Tabla 10. Resultado del modelo mixto para la longitud del tarso. Se indica el error estándar, grados de libertad, t y p-valor.

	Valor	Error est.	GL	t	p-valor
Intercepta	15.014998	1.4507940	254	10.35	0.000
Índice de urbanidad	-0.073042	0.0201027	5	-3.63	0.015
Ala	0.058384	0.0186850	254	3.12	0.002

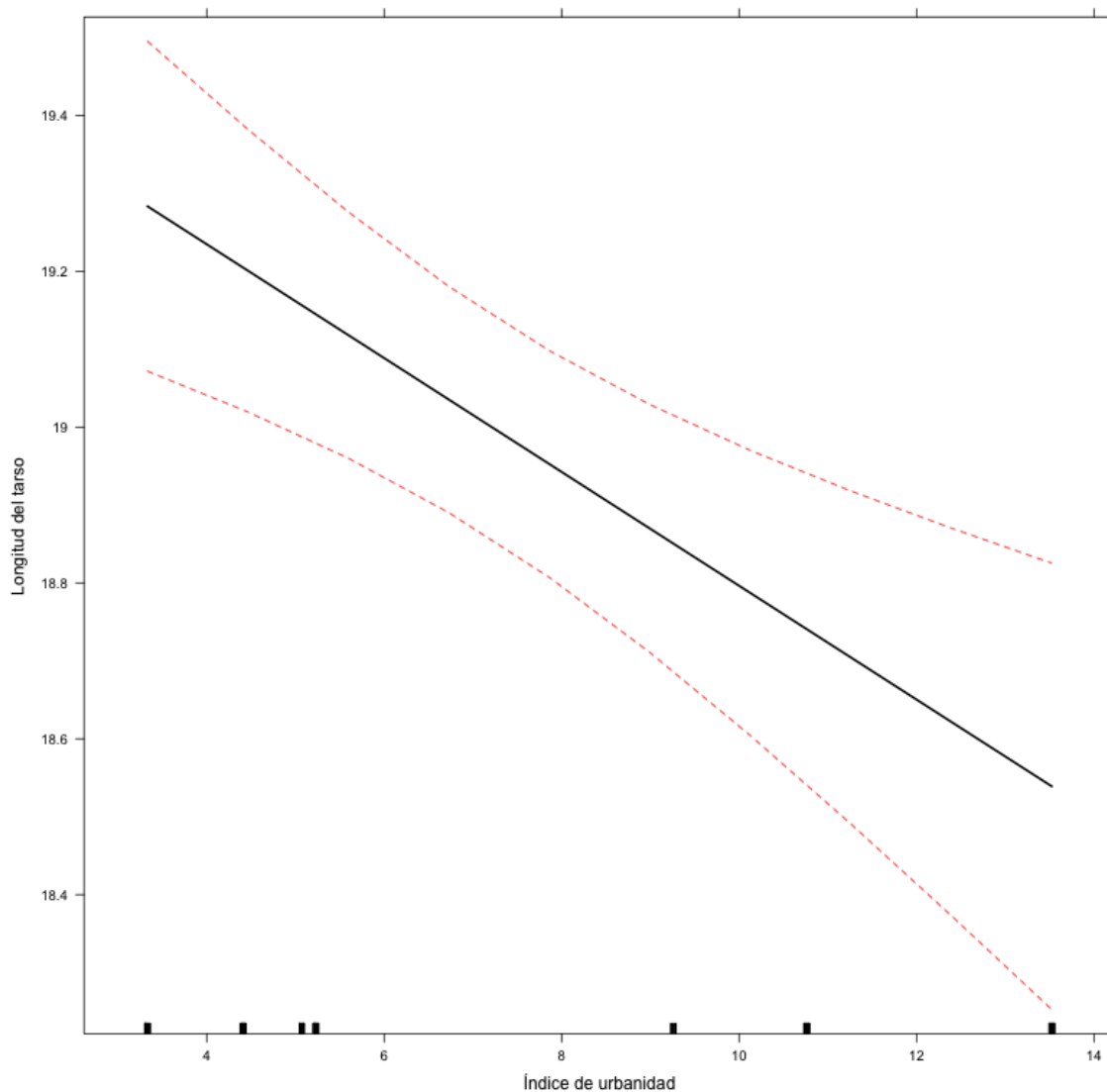


Figura 7. Correlación entre índice de urbanidad y longitud del tarso

El comportamiento de los residuos estandarizados (medias centradas en 0 y desviación estándar igualada a 1) se ajusto a una distribución normal, no mostrando ningún patrón (**Fig. 8**).

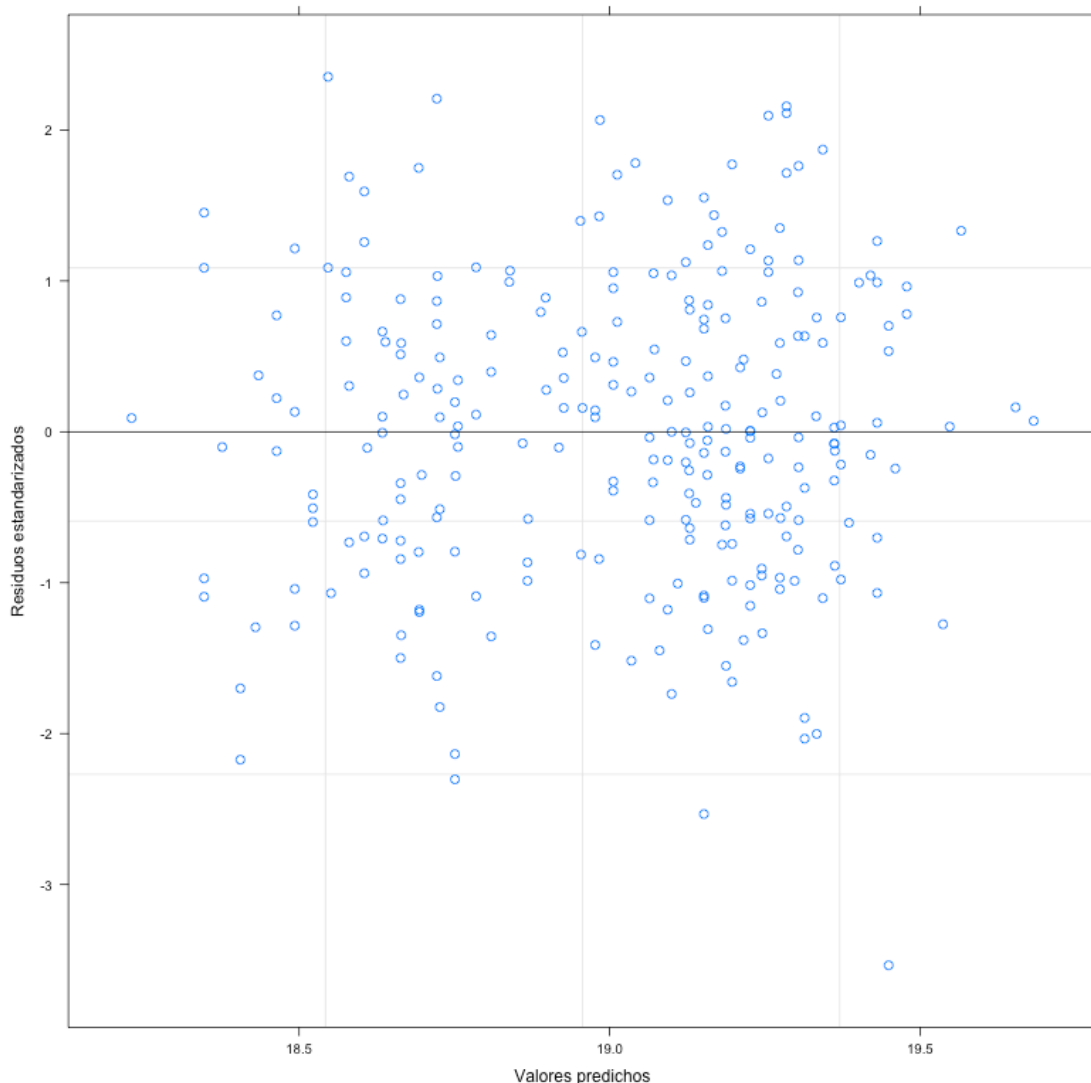


Figura 8. Distribución de los residuos estandarizados frente a valores predichos para el tarso por el modelo mixto.

Vuelo: apuntamiento alar, longitud alar y longitud de la cola

En el modelo para el apuntamiento alar se controló el efecto covariante del sexo y el tarso, como medida de tamaño esquelético (*apuntamiento alar = índice de urbanidad + localidad + sexo + tarso*). Tras simplificar el modelo eliminando ambas covariables, que no mostraron un efecto significativo, no hubo diferencias explicadas por índice de urbanidad ($t=-0.41$, $p=0.69$). ANOVA sí identificó diferencias significativas entre los índices de apuntamiento de distintas localidades (**Fig. 9**). La población de Madrid tuvo alas menos apuntadas que las de Abánades ($p=0.019$), Colmenar Viejo ($p= 0.007$), Fuenlabrada ($p=0.02$) y San Martín de Montalbán ($p=0.009$)

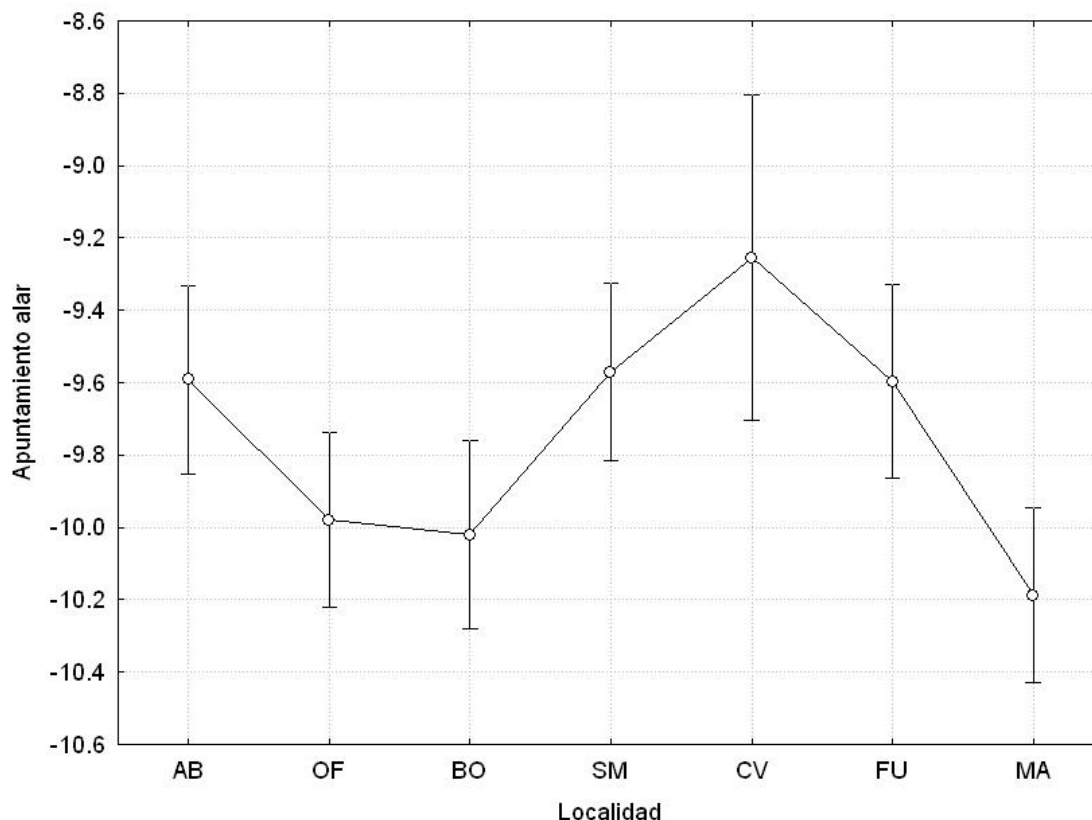


Figura 9. ANOVA para el apuntamiento alar. Se indica la media y la desviación estándar para cada localidad. Abreviaturas como en **Tabla 2**.

La longitud alar ($ala = índice\ de\ urbanidad + localidad + sexo + tarso$) tampoco se relacionó con el índice de urbanidad ($t=0.99, p=0.37$), controlando igualmente como covariables el sexo y el tarso, que sí tuvieron un efecto significativo en este caso (respectivamente, $t=13.65, p<0.001$; $t=3.001, p=0.003$). Tampoco ANCOVA identificó diferencias entre localidades respecto de la longitud alar.

El modelo para la longitud de la cola se construyó con las mismas covariables ($cola = índice\ de\ urbanidad + localidad + sexo + tarso$). El tarso no fue significativo ($t=0.23, p=0.82$) y se eliminó del modelo final, en el que el sexo tuvo un efecto muy altamente significativo ($t=8.85, p<0.001$). El índice de urbanidad no tuvo efecto sobre la longitud de la cola ($t=0.63, p=0.56$), pero ANCOVA mostró diferencias significativas entre localidades (**Fig. 10**). Boada tuvo longitudes de cola menores que Fuenlabrada ($p<0.001$), Madrid ($p=0.007$) y Olmeda de las Fuentes ($p<0.001$).

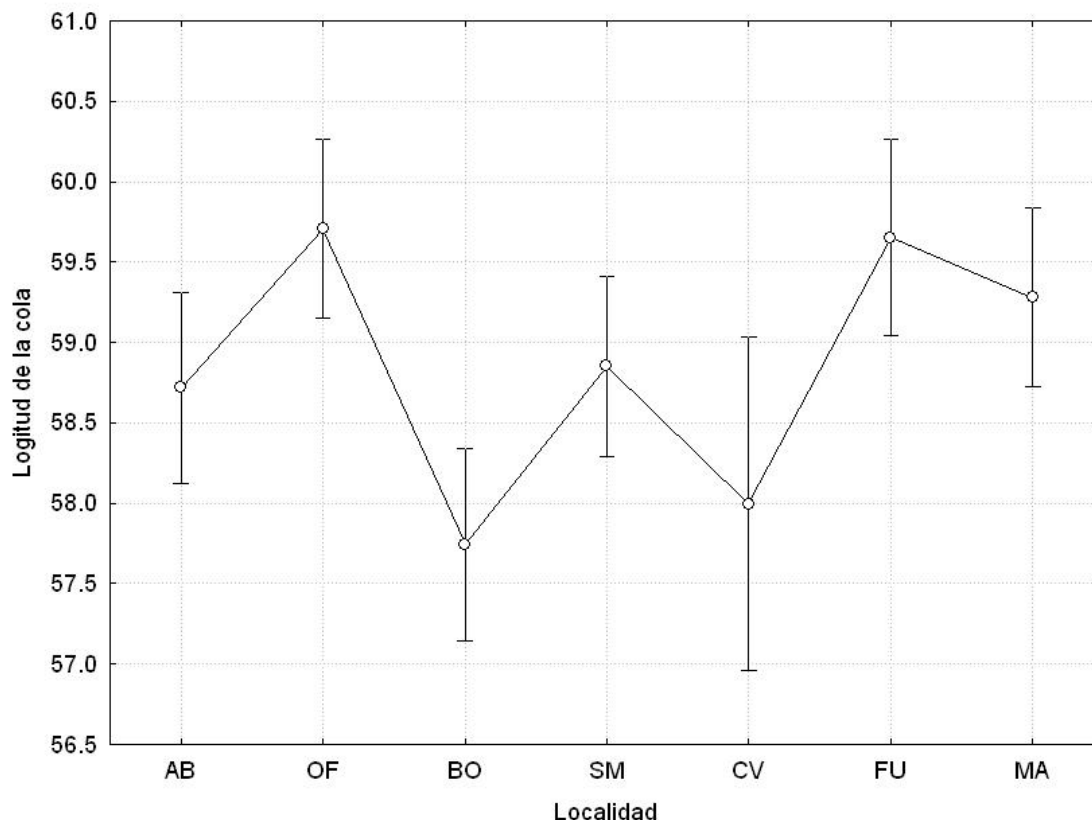


Figura 10. ANCOVA para la longitud de la cola controlando la covarianza con el sexo. Se indica la media y la desviación estándar para cada localidad. Abreviaturas como en **Tabla 2**.

Alimentación

En el modelo para el volumen de pico se controlaron como covariables el sexo y el tarso, como estimador del tamaño esquelético (*volumen de pico = índice de urbanidad + localidad + sexo + tarso*). El efecto de ambas covariables fue altamente significativo ($t=4.79$, $p<0.0001$; $t=4.57$, $p<0.0001$, respectivamente), no así el del índice de urbanidad ($t=0.94$, $p=0.39$). Sin embargo, una vez más ANCOVA mostró diferencias significativas entre localidades (**Fig. 11**). El volumen de pico en Boada fue menor que en Madrid ($p=0.01$) y San Martín de Montalbán ($p=0.002$)

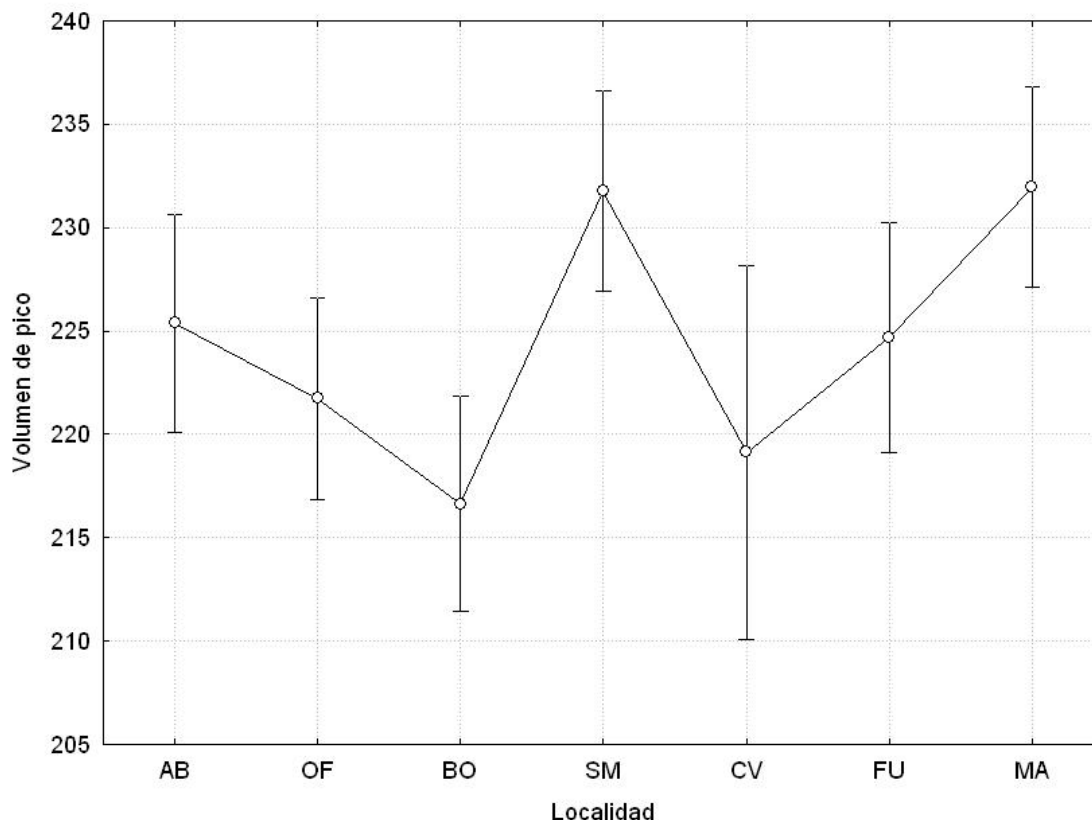


Figura 11. ANCOVA para el volumen de pico controlando por el sexo y la longitud del tarso. Se indica la media y la desviación estándar para cada localidad. Abreviaturas como en **Tabla 2**.

Expresión de caracteres secundarios

Los modelos para las superficies de babero se construyeron introduciendo el tamaño corporal como covariable ($babero = índice\ de\ urbanidad + localidad + tamaño\ corporal$), que tuvo un efecto significativo sobre los baberos total ($t=3.14, p=0.002$), pectoral ($t=2.49, p=0.01$) y gular ($t=3.38, p=0.001$). El índice de urbanidad no ejerció efecto significativo sobre ninguna de las superficies de babero: total ($t=1.06, p=0.34$), pectoral ($t=1.04, p=0.35$) y gular ($t=0.44, p=0.68$).

El análisis con ANCOVA no mostró un efecto significativo de la localidad sobre las superficies de babero total ($F=2.08, p=0.06$) y pectoral ($F=1.59, p=0.15$), pero sí sobre el babero gular ($F=3.88, p=0.001$) (**Fig. 12**). San Martín de Montalbán tuvo una superficie de babero gular menor que Abánades ($p=0.02$) y Fuenlabrada ($p=0.008$).

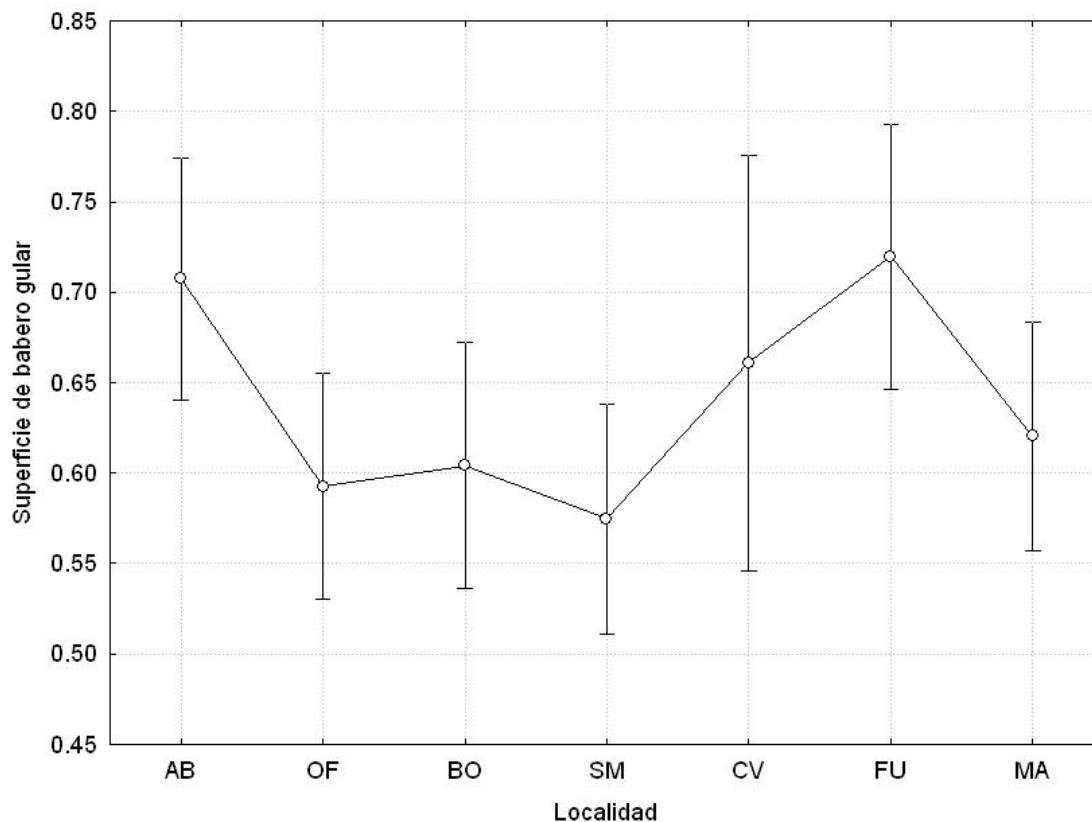


Figura 12. ANCOVA para la superficie de babero gular controlando el tamaño corporal como covariable. Se indica la media y la desviación estándar para cada localidad. Abreviaturas como en **Tabla 2**.

En el caso de la banda alar (*banda alar = índice de urbanidad + localidad + tamaño corporal*), el tamaño corporal no tuvo un efecto significativo como covariable ($t=1.30$, $p=0.19$) y se eliminó del modelo. El índice de urbanidad tampoco fue significativo ($t=1.02$, $p=0.35$) pero ANOVA sí mostró diferencias en la superficie de banda alar entre las localidades (**Fig. 13**). Abánades tuvo superficies de banda alar menores que Madrid ($p=0.03$) y Olmeda de las Fuentes ($p=0.03$).

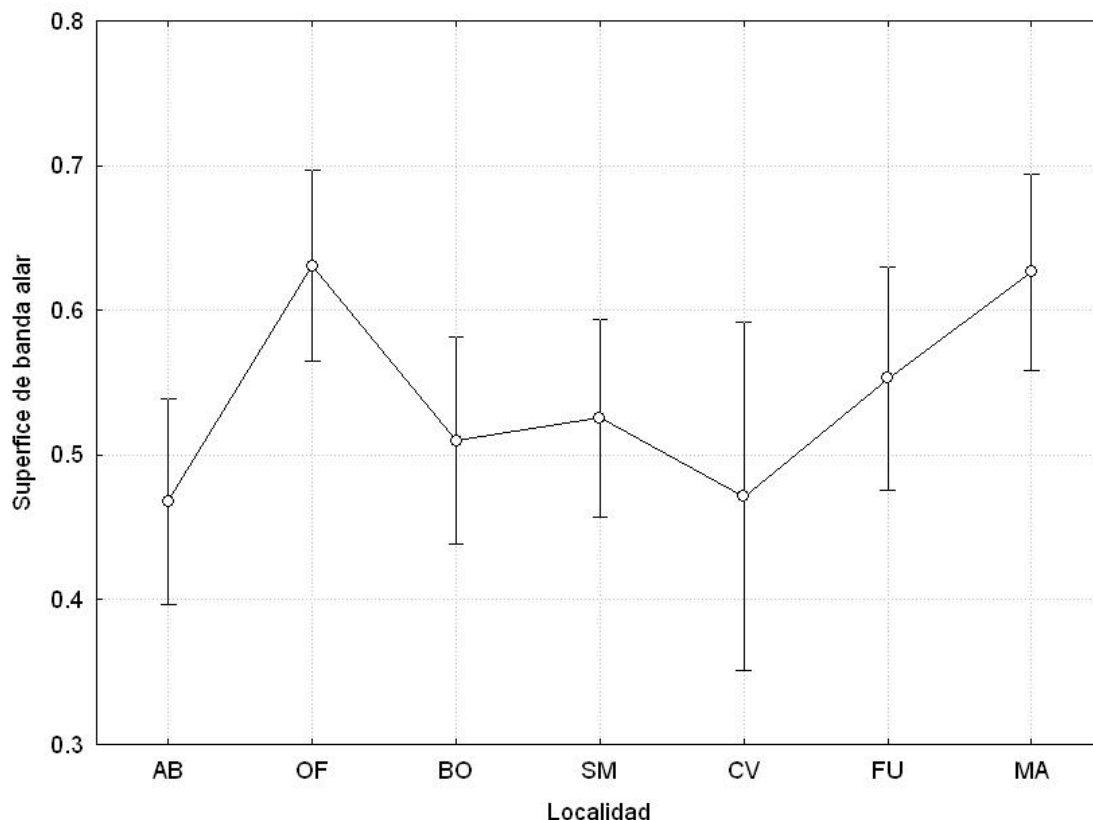


Figura 13. ANOVA para la superficie de banda alar. Se indica la media y la desviación estándar para cada localidad. Abreviaturas como en **Tabla 2**.

Discusión

Los resultados evidencian diferencias fenotípicas entre las distintas poblaciones de Gorrión Común, aunque sólo en el caso de la longitud del tarso éstas se deben al grado de urbanidad del ambiente. Para el resto de variables existen diferencias significativas entre localidades, debidas a factores desconocidos distintos de la urbanidad. La longitud alar fue la única variable que no mostró evidencias de variación entre poblaciones.

Locomoción

Aunque se pudo descartar la hipótesis nula (*la longitud del tarso no se relaciona con el grado de urbanidad del ambiente*), la correlación observada ocurrió en el sentido contrario al predicho por la hipótesis. El tarso se relacionó negativamente con el índice de urbanidad, es decir, los gorriones presentaron tarsos más largos en relación a su tamaño corporal cuanto más rural el ambiente.

Esto indica hábitos más terrestres del Gorrión Común en ambientes rurales, donde la hipótesis predecía comportamientos más arbóreos como respuesta a una mayor presión de la depredación. El resultado sugiere 1) que el ambiente rural desarrolla en los gorriones hábitos más terrestres que en el urbano o 2) que no es tanta la importancia del tiempo que las aves emplean en un determinado medio (terrestre o arbóreo, en este caso) como la de otros factores que tendrían una mayor responsabilidad en la longitud de las patas de las aves.

En relación a la primera alternativa, se podría definir la ratio *suelo:percha* como la proporción de tiempo que las aves emplean en el sustrato y posadas. Si la longitud del tarso se correlaciona con hábitos más terrestres, los gorriones urbanos tendrían una ratio menor que los rurales a la vista de los resultados. Esto apuntaría a que acuden frecuentemente a posiciones de refugio a pesar de una menor percepción de riesgo de depredación en este ambiente (Møller, 2008). Siendo muy frecuentes las situaciones de amenaza en el entorno urbano (aunque de escasa peligrosidad) el resultado sería una ratio *suelo:percha* menor que en el ambiente rural, donde emplearían una gran parte del tiempo en el sustrato al encontrarse con una frecuencia menor de situaciones de amenaza (aunque la percepción de peligrosidad de éstas sea mayor).

En el segundo caso, factores como el tipo de sustrato o la postura de alimentación (Carrascal *et al.*, 1994; Carrascal *et al.*, 1995) pueden generar presiones selectivas hacia distintas longitudes del tarso. Por ejemplo, si los gorriones urbanos se alimentan principalmente en una superficie lisa y en una posición estática, frente al sustrato más intrincado y la actitud más móvil durante la alimentación en el caso de los rurales, podría ser más beneficioso un tarso de más longitud en estos últimos.

Vuelo

Aunque no se pudo rechazar la hipótesis nula (*el apuntamiento alar no se correlaciona con el índice de urbanidad*) a morfología del ala difirió entre localidades. Los gorriones de Madrid presentaron alas más redondeadas que el resto, siendo significativas las diferencias con los de Abánades, Colmenar Viejo, Fuenlabrada y San Martín de Montalbán, indicando que existe algún tipo de presión selectiva sobre los gorriones en Madrid que les hace desarrollar alas menos apuntadas, beneficiosas en vuelos cortos.

Olmeda de las Fuentes y Boada tuvieron apuntamientos intermedios, aunque las diferencias con el resto no fueron significativas.

Boada presentó una longitud de la cola menor que Fuenlabrada, Madrid y Olmeda de las Fuentes, lo que indica que los gorriones de aquella localidad realizan vuelos más directos y necesitan una menor maniobrabilidad. Colmenar Viejo también tuvo longitudes de cola más cortas que el resto, aunque sus diferencias no fueron significativas. Por el contrario, el resultado sugiere que los gorriones de Olmeda de las Fuentes y Fuenlabrada realizan vuelos más impredecibles en su dirección y necesitan una mayor maniobrabilidad.

Alimentación

Boada se diferenció de nuevo en el volumen del pico, significativamente menor que en San Martín de Montalbán y Madrid. Aunque no se pudo rechazar la hipótesis nula (*el volumen de pico no tiene relación con la urbanidad del ambiente*), el resultado sugiere que los gorriones de San Martín de Montalbán y Madrid tienen una dieta más granívora y necesitan ejercer mayores presiones con el pico para explotar los recursos de su medio. Los de Boada, por el contrario, pueden estar respondiendo a una mayor abundancia de insectos que en el resto de localidades, aprovechando un recurso altamente energético y muy valioso durante el periodo reproductor.

Expresión de caracteres secundarios

El babero total no difirió entre localidades, pero cuando se separó en la superficie gular y la pectoral sí aparecieron diferencias significativas para la primera. Los gorriones de Abánades y Fuenlabrada tuvieron baberos gulares mayores que los del resto de localidades, aunque las diferencias sólo fueron significativas respecto de San Martín de Montalbán.

El babero pectoral (y por lo tanto, el total) aparece por desgaste del plumaje en el periodo reproductor ya que se encuentra oculto bajo los bordes grises de las plumas del pecho durante todo el año (Svensson, 1996), por lo que puede haber factores que influyan en su mayor o menor exposición (como condiciones ambientales o variabilidad interindividual) haciéndolo un carácter mucho más variable que el gular, que está

presente todo el año y no depende del grado de desgaste, lo que podría explicar la aparición de diferencias sólo en este último.

Los gorriones de Abánades y Fuenlabrada tuvieron baberos gulares mayores que los del resto de localidades, siendo las diferencias significativas frente a San Martín de Montalbán. Esto sugiere que en aquellas localidades existe una mayor competencia por los recursos entre los individuos, que aumentan la expresión de las señales de dominancia. El resultado no permite el rechazo de la hipótesis nula (*la superficie de babero no se correlaciona con el grado de urbanidad*) ya que ambas localidades con baberos mayores representan prácticamente los dos extremos en el gradiente rural:urbano.

La banda alar mostró resultados contradictorios a los del babero, con Abánades presentando las menores superficies de este carácter, significativamente menores que Madrid y Olmeda de las Fuentes. Esto sugiere que ambos caracteres secundarios pueden no estar relacionados y cumplir funciones distintas.

Conclusiones

Este estudio ha puesto de manifiesto la existencia de plasticidad fenotípica en el Gorrión Común, pero ésta no se ha relacionado con la estructura urbanística (exceptuando la longitud del tarso) como se indica en la literatura existente (ver, por ejemplo, Evans *et al.*, 2009b). Al menos, de la manera en que el grado de urbanidad se ha cuantificado aquí. El índice calculado es un buen estimador de la estructura del núcleo urbano, pero puede no ser sensible a ciertos elementos del hábitat que podrían explicar en mayor grado la relación entre las variables fenotípicas y las características de las localidades, como el porcentaje de cobertura de los distintos estratos de vegetación, el tipo de sustrato mayoritario (asfalto, arena, tierra), la abundancia y tamaño de insectos, el tamaño de semillas, la distancia entre las zonas de alimentación y refugio, etc. De esta manera, podrían haberse obtenido resultados espurios si el índice de urbanidad no representase correctamente la estructura del ambiente urbano tal y como les afecta a los gorriones.

Por otro lado, se ha asumido que, dentro de el elevado sedentarismo del Gorrión Común, la dispersión post reproductora de los juveniles genera un intercambio anual de los individuos de las distintas colonias reproductoras, de manera que el fenotipo de la

colonia es representativo del de la localidad. Si esto no fuese así y cada colonia respondiese fenotípicamente a la estructura ambiental a nivel de microhábitat, el índice de urbanidad podría no estar representando adecuadamente a la muestra, ya que fue estimado para el conjunto de la localidad.

Cómo la plasticidad fenotípica resulta en diferencias genéticas heredables y adaptación local se desconoce (Price *et al.*, 2003), pero las divergencias mostradas por la especie para todas las variables analizadas (excepto la longitud alar) apoyan la conclusión de la alta adaptabilidad de esta especie como responsable de su gran éxito colonizador en todo el planeta (Nzama *et al.*, 2010).

Merece una mención especial la diferencia en los resultados para ambos sexos. Analizando las matrices fenotípicas por separado, incluyendo para los machos las variables relativas a los caracteres secundarios, se obtuvieron de manera generalizada mayores diferencias para ellos: el escalado multidimensional tendió a una mayor separación de las localidades, el test permutacional ofreció una relación fenotipo-localidad más fuerte y con mayor grado de significación que para las hembras, el Test de Mantel encontró correlación entre las matrices fenotípica y geográfica solamente para machos, y el porcentaje de varianza explicada por las variables *urbanidad* y *geografía* en las regresiones RDA también fue mayor que en las hembras.

Esto sugiere que los caracteres secundarios son más plásticos que los morfológicos, teniendo los individuos una mayor capacidad para adaptarlos a las necesidades impuestas por el medio y optimizar su beneficio, o que su respuesta a las presiones selectivas es más rápida que en los caracteres biométricos.

De esta manera, evidenciando que existen diferencias fenotípicas entre los Gorriones Comunes de distintas poblaciones no explicadas por el azar, sino por características no evaluadas propias de cada localidad, este trabajo deja abiertas diversas cuestiones relativas al funcionamiento de la plasticidad fenotípica como mecanismo de adaptación al medio por parte de las aves: ¿qué atributos de las localidades explican las diferencias fenotípicas? ¿qué responsabilidad tiene la plasticidad sobre la adaptación local y los cambios evolutivos? ¿qué límites impone la morfología de las aves a los procesos de colonización de nuevos medios? ¿existe el fenotipo óptimo? ¿qué papel juegan los

caracteres secundarios en la selección sexual y la transmisión de buenos genes a la siguiente generación?

Bibliografía


- Balmori, A. y Hallberg, O. 2007. The Urban Decline of the House Sparrow (*Passer domesticus*): A Possible Link with Electromagnetic Radiation. *Electromagnetic Biology and Medicine* 26: 141–151.
- Bernis, F. 1988. *Aves de los medios urbano y agrícola en las mesetas españolas*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Bicudo, J.E.P.W., Buttemer, W.A., Chappell, M.A. 2010. Ecological and environmental physiology of birds. Oxford University Press.
- Bókony, V., Kulcsár, A. y Liker, A. 2009. Does urbanization select for weak competitors in house sparrows? *Oikos* 119(3): 437-444.
- Borcard, D., Gillet, F. y Legendre, P. 2011. Numerical ecology with R. Springer. New York.
- Brumm, H. 2006. Animal Communication: City Birds Have Changed Their Tune. *Current Biology* 16 (23): 1003-1004.
- Carrascal, L.M.; Moreno, E.; Valido, A. 1994. Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit, *Parus caeruleus*. A test of convergence and ecomorphological hypotheses. *Evolutionary Ecology* 7:25-35
- Carrascal, L.M.; Moreno, E.; Mozetich, I. 1995. Ecological plasticity of morphological designs. An experimental analysis with tit species. *Canadian J. Zoology* 73:2005-2009.
- Chamberlain, D.E., Gough, S., Vaughan, H., Vickery, J.A. y Appleton, G.F. 2007. Determinants of bird species richness in public green spaces. *Bird Study* 54: 87–97.
- del Hoyo, J., Elliott, A. y Christie, D.A. 2009. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 14. Lynx Edicions, Barcelona.
- Evans, K.L., Gaston, K.J., Sharp, S.P., McGowan, A., Simeoni, M., y Hatchwell, B.J. 2009a. Effects of urbanisation on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos* 118(5): 774-782.
- Evans, K.L., Gaston, K.J., Sharp, S.P., McGowan, A. y Hatchwell, B.J. 2009b. The effect of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. *Oikos* 118: 251-259.
- Evans, K.L., Hatchwell, B.J., Parnell, M. y Gaston, K.J. 2010. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews* 85: 643–667.
- Faeth, S.H., Bang, C. y Saari, S. 2011. Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1223: 69–81.
- Fernández-Juricic, E. y Jokimäki, J. 2001. A habitat island approach to conserving birds in urban landscapes: case studies from southern and northern Europe. *Biodiversity*

and *Conservation* 10: 2023–2043.

- Fitze, P.S. y Richner, H. 2002. Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* 13(3): 401–407.
- Fokidis, H.B., Greiner, E.C. y Deviche, P. 2008. Interspecific variation in avian blood parasites and haematology associated with urbanization in a desert habitat. *Journal of Avian Biology* 39: 300-310.
- Furness, R.W., Greenwood, J.J.D., Jarvis, P.J., 1993. Can birds be used to monitor the environment? En: Furness, R.W., Greenwood, J.J.D. (Eds.), *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman & Hall, London, pp. 1–41.
- Holand, A., Jensen, H., Tufto, J. y Moe, R. 2011. Does selection or genetic drift explain geographic differentiation of morphological characters in house sparrows *Passer domesticus*? *Genet. Res., Camb.* 93: 367–379.
- Jensen, H., Sæther, B.E., Ringsby, T.H., Tufto, J., Griffith, S.C. y Ellegren, H. 2004. Lifetime Reproductive Success in Relation to Morphology in the House Sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology* 73(4): 599-611.
- Jensen, H., Svorkmo-Lundberg, T., Ringsby, T.H. y Sæther, B.E. 2006. Environmental influence and cohort effects in a sexual ornament in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Oikos* 114: 212-224.
- Lindstrom, K.M., Hasselquist, D. y Wikelski, M. 2005. House sparrows (*Passer domesticus*) adjust their social status position to their physiological costs. *Hormones and Behavior* 48: 311 – 320.
- Møller, A.P. 1987. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Animal Behaviour* 35: 1637-1644.
- Møller, A.P. y Erritzøe, J. 1988. Badge, Body and Testes Size in House Sparrows *Passer domesticus*. *Ornis Scandinavica* 19(1): 72-73.
- Møller, A.P. 2008. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 63–75.
- Nakagawa, S. y Burke, T. 2008. The mask of seniority? A neglected age indicator in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology* 39: 222-225.
- Nzama, S.N., Downs, C.T., Brown, M. 2010. Seasonal variation in the metabolism-temperature relation of House Sparrows (*Passer domesticus*) in KwaZulu-Natal, South Africa. *Journal of Thermal Biology* 35: 100–104.
- Oksanen, F.J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. y Wagner H. 2011. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palomino, D., Carrascal, L.M. 2005. Birds on novel island environments. A case study with the urban avifauna of Tenerife (Canary Islands). *Ecological Research* 20(5): 611-617.
- Palomino, D., Carrascal, L.M. 2006. Urban influence on birds at a regional scale: A case study with the avifauna of northern Madrid province. *Landscape and Urban Planning* 77(3): 276-290.
- Palomino, D., Carrascal, L.M. 2007. Habitat associations of a raptor community in a

- mosaic landscape of Central Spain under urban development. *Landscape and Urban Planning* 83(4): 268-274.
- Pérez-Tris, J., Ramírez, A., Tellería, J.L. 2003. Are Iberian Chiffchaffs *Phylloscopus (collybita) brehmii* long-distance migrants? An analysis of flight-related morphology. *Bird Study* 50: 146–152.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. y the R Development Core Team (2011). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-102.
- Pinilla, J. 2000. *Manual para el anillamiento científico de aves*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Polo, V.; Carrascal, L.M. 1999. Shaping the body size distribution of passeriformes: habitat use and body size are evolutionarily and ecologically related. *Journal of Animal Ecology* 68:324-337.
- Price, T.D., Qvarnstrom, A. y Irwin, D.E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1433–1440.
- Price, T.D. 2006. Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of colour patterns. *The Journal of Experimental Biology* 209: 2368-2376.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA, data analysis software system, version 7. www.statsoft.com.
- Svensson, L. 1996. *Guía para la identificación de los paseriformes europeos*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Tellería, J.L. y Carbonell, R. 1999. Morphometric Variation of Five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* Populations. *Journal of Avian Biology* 30(1): 63-71.
- Tellería, J.L., Pérez-Tris, J. y Carbonell, R. 2001. Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola* 48(1): 27-46.
- Weiner, J. 1994. *The beak of the finch*. Vintage Books Edition. New York.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. y Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer. New York.

Anexo 1: estadillo para la toma de datos biométricos

FECHA: LOCALIDAD: HORA INICIO-FIN: METODO: METEOROLOGIA:		ANILLADORES / AYUDANTES: OBSERVACIONES:		JORNADA: HOJA: TAMAÑO DEL GRUPO:		 Universidad Complutense de Madrid UAM UNIVERSIDAD AUTÓNOMA MADRID Alexander García Antón TLF: +34 657 22 62 10						
HORA	ANILLA	SEXO	EDAD	GRASA	MUSCULO	PESO	Nº FOTOS	OBSERVACIONES (PI, MUDA, CONDIC, CIRCONS, ESTADO, RECLAMO, OTROS)				
	PICO-CR	PICO-CB	PICO-ATL	PICO-ANCH	TARSO	COLA	ACAROS					
	ALA	F8	PT-P1	PT-P2	PT-P3	PT-P4	PT-P5	PT-P6	PT-P7	PT-P8	PT-P9	PT-P10
HORA	ANILLA	SEXO	EDAD	GRASA	MUSCULO	PESO	Nº FOTOS	OBSERVACIONES (PI, MUDA, CONDIC, CIRCONS, ESTADO, RECLAMO, OTROS)				
	PICO-CR	PICO-CB	PICO-ATL	PICO-ANCH	TARSO	COLA	ACAROS					
	ALA	F8	PT-P1	PT-P2	PT-P3	PT-P4	PT-P5	PT-P6	PT-P7	PT-P8	PT-P9	PT-P10
HORA	ANILLA	SEXO	EDAD	GRASA	MUSCULO	PESO	Nº FOTOS	OBSERVACIONES (PI, MUDA, CONDIC, CIRCONS, ESTADO, RECLAMO, OTROS)				
	PICO-CR	PICO-CB	PICO-ATL	PICO-ANCH	TARSO	COLA	ACAROS					
	ALA	F8	PT-P1	PT-P2	PT-P3	PT-P4	PT-P5	PT-P6	PT-P7	PT-P8	PT-P9	PT-P10
HORA	ANILLA	SEXO	EDAD	GRASA	MUSCULO	PESO	Nº FOTOS	OBSERVACIONES (PI, MUDA, CONDIC, CIRCONS, ESTADO, RECLAMO, OTROS)				
	PICO-CR	PICO-CB	PICO-ATL	PICO-ANCH	TARSO	COLA	ACAROS					
	ALA	F8	PT-P1	PT-P2	PT-P3	PT-P4	PT-P5	PT-P6	PT-P7	PT-P8	PT-P9	PT-P10

Anexo 2: protocolo para la determinación del área total de babero y banda alar en machos de Gorrión Común

La medida de marcas en el plumaje utilizando un calibre digital o cualquier otra herramienta sobre el propio individuo en el campo puede llevar asociado un elevado error de medida, en función de la experiencia del investigador, posición del ave o estado del plumaje. Se propone un método de medida digital para minimizar dicho error y lograr la máxima repetibilidad. Este protocolo se ha realizado a partir de Adobe Photoshop CS5, por lo que algunos menús indicados podrían diferir en versiones anteriores.

1. Toma de fotografías

Las fotografías se realizarán justo después de anillar al ave, antes de tomar cualquier otra medida, minimizando la manipulación en mano y el posible deterioro del plumaje. Se ha diseñado una estructura de tipo *sarcófago* con material no reflectante en la que se introducirá al ave, con una regla de 1 mm de precisión y una carta gris 18% Novoflex, de manera que se pueda estandarizar el color y el tamaño de todas las imágenes digitalmente. Todas las fotografías se tomarán con la misma cámara y objetivo, a la misma distancia y con la misma configuración manual, que incluirá: formato RAW para el tratamiento digital posterior, flash frontal para eliminar sombras, balance de blancos modo flash, máxima velocidad que permita el flash y mínima abertura posible para obtener las máximas nitidez y profundidad de campo, mínimo valor ISO para un granulado mínimo de la imagen.

Se necesitará una imagen frontal y una del lateral del ave, realizando varias para asegurar la obtención de una válida de cada tipo. Deben ser nítidas, con el ave en posición natural y, en el caso de la fotografía frontal, con el pico formando un ángulo recto con el tronco (**Fig. 1**).

2. Estandarización del color

Abrir la imagen en Camera Raw de Adobe Photoshop, seleccionar la herramienta *Equilibrio de Blancos* (1) y pinchar con el cuentagotas en la zona central de la carta gris 18% (2). A continuación, seleccionar el menú *Escala de grises* (3) y activar el cuadro *Convertir a escala de grises* (4), seleccionando *Mezcla de escala de grises: Por defecto* (5), de manera que el programa no realice ningún ajuste automático y todas las variables de color permanezcan en valor “0” (**Fig. 1**).

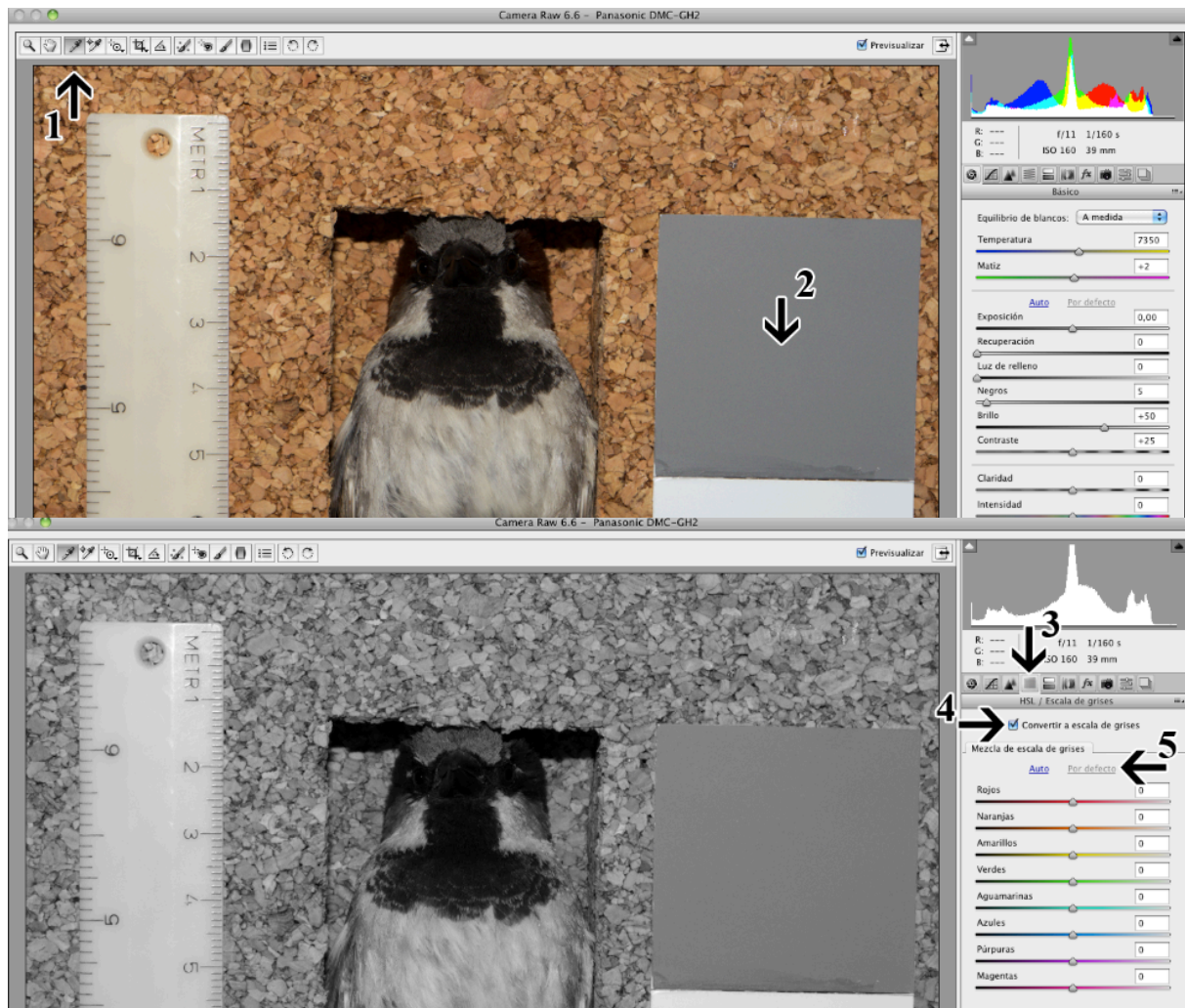


Figura 1. Estandarización de color y conversión a escala de grises en Camera Raw de Photoshop.

Seleccionar *Abrir imagen*, la imagen con la que trabajaremos abrirá en Photoshop.

3. Medida del área máxima de babero

1. En primer lugar, se escala la *Regla* de Photoshop a la escala de nuestra fotografía, para utilizarla posteriormente:

Menú *Análisis* > *Configurar escala de medida* > *A medida*. Se abrirá el cuadro de diálogo *Escala de medida*, en el que configuraremos *Longitud de pixel*, *longitud lógica* y *unidades lógicas* (**Fig. 2**):

- *Longitud de pixel* (1): se selecciona un segmento de longitud real conocida en la fotografía. Automáticamente ya está seleccionada la herramienta *Regla*, de manera que hacemos una línea desde el origen de nuestra regla en la fotografía, 0 cm (2), hasta

la marca de 5 cm (3), con la mayor exactitud posible (puede utilizarse el zoom “ctr+” para aumentar la precisión).

- *Longitud lógica* (4): es el valor de longitud que Photoshop asignará al segmento que hemos seleccionado anteriormente, es decir, 5 cm. Escribimos el valor “5”.
- *Unidades lógicas* (5): unidades de medida que queremos asignar al valor “5”, es decir, centímetros. Escribimos “cm”.

Pulsamos *OK*.

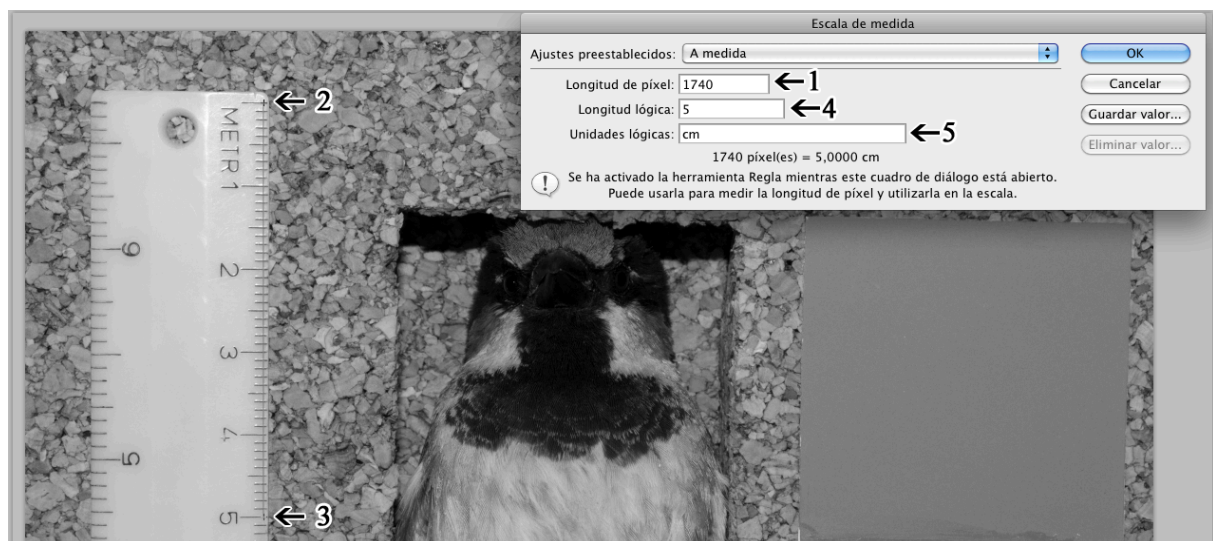


Figura 2. Escalado de la regla de Photoshop a partir de un segmento de longitud conocida en la fotografía

Desde este momento, las medidas que realicemos con Photoshop se realizarán en base a la escala configurada, de manera que se corresponden con cualquier medida real realizada sobre el pájaro en el campo.

2. Seleccionaremos el contorno del babero para calcular su superficie. En primer lugar, se activa el cuadro de registro de medidas: Menú *Ventana* > *Registro de medidas*, que aparecerá en nuestra ventana de trabajo. A continuación, se selecciona la superficie máxima de babero, en base al siguiente criterio (**Fig. 3**):

- Con la herramienta *Lazo poligonal* (1) se contornea el babero uniendo los puntos más externos hasta donde alcanza el negro. El límite superior lo marcará la base del pico, en línea recta hasta su punto de corte con el blanco de las mejillas. Puede generarse algún hueco gris hacia el interior del babero (2), resultado de la pérdida

de alguna pluma o de su ocultación en la fotografía. Es preferible incluirlo en la superficie ya que el babero totalmente expuesto muestra un contorno limpio y regular. Una vez cerrado el contorno seleccionamos *Grabar medidas* en el cuadro de registro de medidas (3), y aparecerán los datos del polígono. En la columna *Área* se indica la superficie en cm^2 .

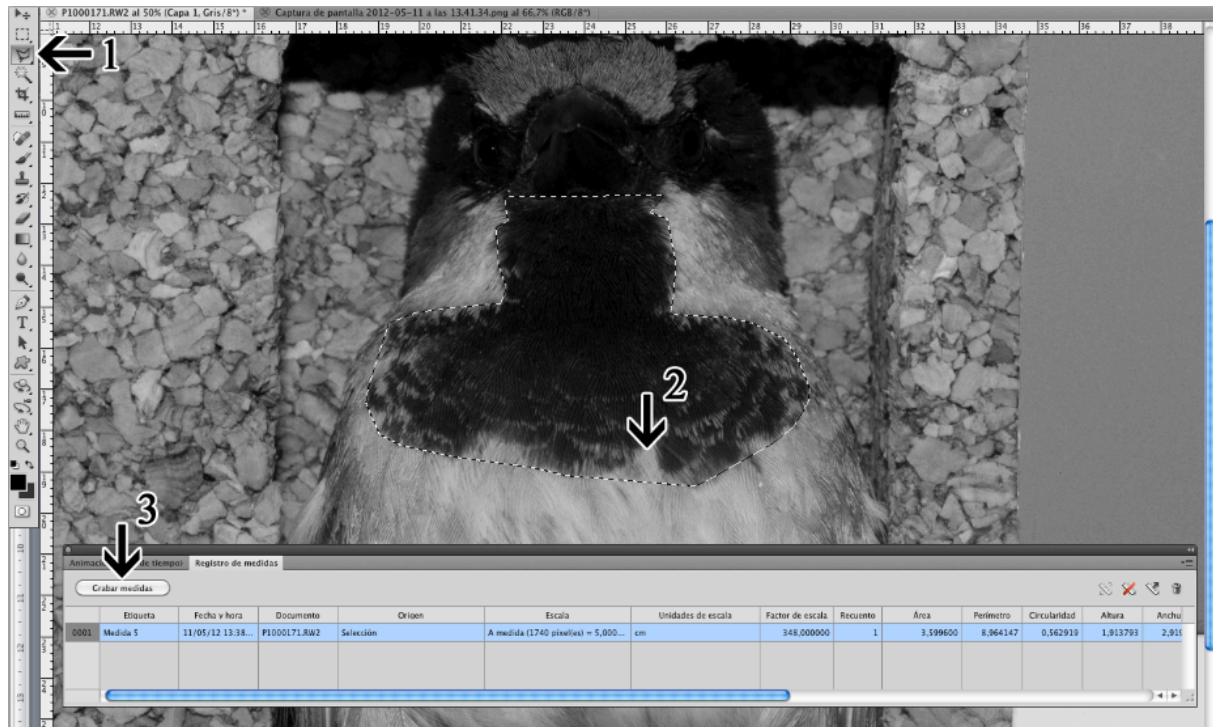


Figura 3. Contorno de la superficie máxima de babero y cálculo del área en el cuadro de registro de medidas.

4. Medida del área máxima de banda alar

Mismo proceso anterior. Se partirá de una fotografía lateral del ave, utilizando por defecto el flanco derecho, siendo el izquierdo en el caso de que el plumaje esté deteriorado.