

# LA MEDICIÓN DEL COLOR: TÉCNICAS Y FUNDAMENTOS PARA EL ESTUDIO DE LA ECOLOGÍA DE LAS AVES

Lorenzo Pérez-Rodríguez

Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Avda. Américo Vespucio s/n, Isla de la Cartuja, 41092 Sevilla.

Autor para correspondencia: lorenzoperezrodriguez@gmail.com

## INTRODUCCIÓN

El enorme abanico de colores que exhiben las aves es, junto con su capacidad de volar y el canto, una de las causas de la particular atracción que este grupo animal ha ejercido siempre sobre el ser humano. Más allá de la espontánea e intuitiva curiosidad, el desarrollo de la biología moderna ha llevado a muchos científicos a tratar de buscar una explicación al origen y función de la coloración de las aves (Darwin, 1871; Thayer, 1909; Cott, 1940). En la actualidad, el estudio de la coloración del plumaje es uno de los campos de investigación más activos no solo en ornitología, sino en ecología del comportamiento y biología evolutiva (Hill y McGraw, 2006a).

La coloración de las aves puede tener múltiples funciones, como aumentar la resistencia del plumaje frente a agentes externos o favorecer la termorregulación y fotoprotección. En otras ocasiones la coloración de las aves está ligada a la visión, haciendo al animal críptico o, por el contrario, funcionando como llamativas señales para otros individuos (Hill y McGraw, 2006a).



JOSÉ LUIS OJEDA NAYO

*Abejarucos, una especie con una variada gama cromática.*

En cualquier caso, la función que desempeña el color en cada especie se encuentra íntimamente ligada a los mecanismos responsables de su producción (una revisión completa sobre el tema puede encontrarse en Hill y McGraw, 2006b). Así, el color de las aves puede originarse por dos mecanismos fundamentales: por acumulación de pigmentos (ya sean endógenos,

como las melaninas o las psitacofulvinas, o de origen dietético, como los carotenoides) o por la propia estructura de la pluma o el tejido en cuestión. Por otro lado, los tejidos vivos también pueden adquirir tonos rojizos más o menos intensos por efecto de la hemoglobina de la sangre que circula por ellos. En cualquier caso, es importante resaltar que muy frecuentemente la

coloración es producto de la acción combinada de más de un mecanismo (p. ej. la suma de melaninas y carotenoides, o el efecto combinado de los carotenoides más la estructura de las plumas en que se depositan).

## LA VISIÓN DEL COLOR EN AVES

El sentido de la vista es el encargado de procesar la información emitida por el color del plumaje y los tegumentos de las aves. Dado que en muchas ocasiones estas coloraciones van dirigidas a ser percibidas por otros individuos, cuando medimos el color es necesario tener en cuenta las particularidades del sistema visual del receptor.

Pese a que el funcionamiento del sistema visual de aves y humanos es muy similar, existen algunas particularidades que los distinguen y que tienen importantes implicaciones a la hora de interpretar los resultados en los estudios de coloración. Aparte de algunas características tales como la presencia de microgotas de aceite en las células de la retina (algo que jamás se da en humanos), el sistema visual de las aves difiere del nuestro fundamentalmente en los pigmentos que se encuentran en la retina. La retina es una especie de mosaico repleto de células especializadas, fotorreceptores, que son los encargados de recibir la luz y transmitirla a nuestro cerebro. Existen dos tipos fundamentales de fotorreceptores: conos y bastones. Los bastones poseen un pigmento denominado rodopsina, y son responsables,

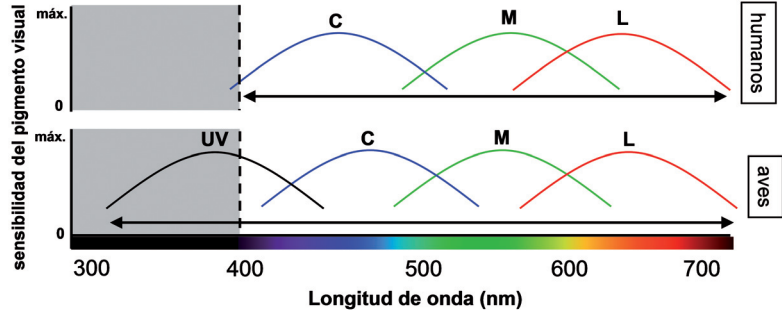


Figura 1. Sensibilidad relativa de cada uno de los pigmentos presentes en los conos de la retina de humanos y aves. Los pigmentos sensibles a longitudes de onda larga, media, corta o muy corta (ultravioleta) se indican con las letras L, M, C y UV, respectivamente, mientras que las flechas indican el rango de sensibilidad de cada sistema visual. El eje horizontal indica la longitud de onda en nanómetros, junto con el color aparente para humanos. El área gris indica la región ultravioleta, fuera del rango visible para los humanos.

tanto en aves como en humanos, de la visión en condiciones de baja iluminación, no permitiendo distinguir colores. Los conos, en cambio, pueden diferir en el tipo de pigmento que poseen, siendo responsables de la visión en color en condiciones de luz más intensa. Estos conos se estimulan ante unos tipos u otros de longitud de onda en función de los pigmentos que poseen en su superficie. Los humanos poseemos 3 tipos de conos en la retina caracterizados por sendos tipos de pigmento. Estos pigmentos son sensibles, cada uno de ellos, a longitudes de onda largas, medias o cortas (figura 1; Dartnall *et al.*, 1983). El rango de longitudes de onda de la luz al que son sensibles va desde 400 a 700 nanómetros, motivo por el cual a esa franja de la radiación electromagnética de la luz la denominamos, de forma un tanto antropocéntrica, "luz visible". Cada uno

de esos tipos de pigmentos se estimula de forma variable por las diferentes longitudes de onda que llegan al ojo, transmitiendo esa información al cerebro, que integra la información y la interpreta como el color que percibimos. De esta forma, combinando la estimulación diferencial de cada tipo de fotorreceptor, podemos percibir la inmensa variedad de colores que nos rodean. Por usar un símil sencillo, podemos imaginar nuestro sistema visual como la paleta de un pintor con tres colores (rojo, verde y azul, que corresponderían a los fotorreceptores sensibles a longitudes de onda larga, media o corta, respectivamente), de tal forma que podríamos pintar (ver) tantas tonalidades como combinaciones podamos hacer a partir de diferentes cantidades (grados de estimulación) de cada uno de esos colores. De hecho, este símil será familiar a los aficionados a la fotografía, ya

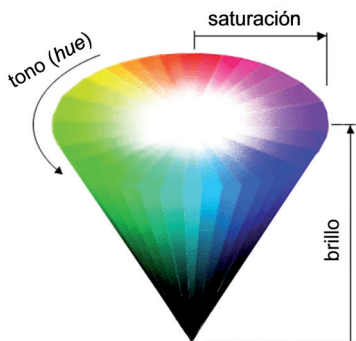
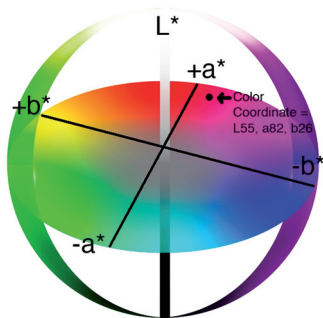
**sistema HSB**

**sistema Lab**


Figura 2. Representación gráfica de dos de los espacios de color más utilizados, el HSB y el Lab. En ellos, cualquier color percibido por el ojo humano puede representarse con tan solo tres coordenadas.

que el sistema RGB (siglas de Red, Green y Blue) habitualmente empleado por los sistemas audiovisuales para representar el color, funciona de manera parecida.

A diferencia de los humanos, las aves poseen un cuarto tipo de pigmento en los conos en la retina (figura 1). Este pigmento es sensible a longitudes de onda aún más cortas que las detectables por humanos (llegando hasta 320 nanómetros),

lo que extiende la capacidad visual de las aves incluso más allá del azul profundo y el violeta que estaban en nuestro límite de sensibilidad (Hart, 2001; Cuthill *et al.*, 2001). Decimos por ello que las aves tienen capacidad para ver en el ultravioleta. Esto implica que el universo cromático de las aves comprende tonos que nosotros no podemos imaginar siquiera, no solo porque poseen un rango de sensibilidad casi un 25% mayor, sino porque la estimulación de cuatro tipos de fotorreceptores da lugar a una gama mucho más amplia de combinaciones de estímulos. Retomando el símil anterior, las aves disponen de un color primario más que nosotros en su paleta, con lo que pueden construir (percibir) una gama más amplia de matices que nosotros.

Este cuarto tipo de cono de la retina sensible al ultravioleta, si bien está presente en prácticamente todas las aves estudiadas hasta la fecha, tiene un rango de sensibilidad que varía de unos grupos a otros. Así, en ciertos grupos de aves (especies VS *-violet sensitive-*, como las Galliformes, Anseriformes o Columbiformes, por ejemplo) este cuarto pigmento es sensible solo a la luz ultravioleta que está muy cerca del visible, mientras que en otros grupos (especies UVS *-ultra-violet sensitive-*, como las Psittaciformes o Paseriformes), este pigmento es sensible a luz ultravioleta de menor longitud de onda, llegando a detectar colores más lejanos aún del visible (Bowmaker *et al.*, 1997; Cuthill *et al.*, 2000; Hart, 2001).

Es necesario tener en cuenta estas diferencias entre la visión del color en aves y humanos porque muchos de los métodos de medición del color existentes, aunque útiles, están sesgados a nuestro sistema visual, lo cual puede imponer ciertas limitaciones a las conclusiones que podemos obtener a partir de ellos.

### ESPACIOS DE COLOR

Para poder describir y cuantificar el color se han descrito diferentes escalas o formas de medida, denominadas genéricamente espacios de color (figura 2). Existen muchos espacios de color diferentes (RGB, CMYK, HSB, Lab, etc.), y una revisión exhaustiva de los mismos está fuera de las pretensiones de este artículo. A efectos prácticos, podemos limitarnos a definir un espacio de color como una representación de X dimensiones que nos permite describir cualquier color mediante X coordenadas. Así, en el sistema RGB mencionado anteriormente, cualquier color que podamos percibir puede ser representado a partir de unos valores R, G y B, cada uno de los cuales varía entre 0 y 255. De esta forma, el 0-0-0 correspondería al negro, 255-255-255 al blanco puro, el 255-0-0 al rojo puro, el 12-226-198 a un turquesa, y el 120-120-120 a un gris oscuro.

Pese a su utilidad en el mundo digital, el sistema RGB no es práctico para nuestros propósitos, ya que resulta poco intuitivo y, sobre todo, porque no permite separar los componentes cromáticos y acromáticos del color. Por este motivo se suele





SEO/BIRDLIFE

*El hecho de que la mayoría de los espacios de color estén limitados al rango visual humano hace que los tonos más allá del violeta del plumaje de muchas aves, como este martín pescador, no puedan ser descritos convenientemente.*

recorrir a espacios de color como el HSB, que nos describen el color en función de unas componentes mucho más interpretables e intuitivas: tono, saturación y brillo (una breve definición de estos tres conceptos puede encontrarse en el glosario de este artículo). Estos tres términos nos sirven tanto para describir cualquier color perceptible por los humanos como para resumir la información que nos aportan algunas técnicas de medición que veremos más adelante. Sin embargo, se nos quedan cortos para describir el espectro visual de las aves ya que no recogen ni integran la parte ultravioleta del mismo. Por último, hay

que mencionar que aunque existen varios espacios de color, es posible hacer conversiones de unos a otros por medio de sencillos algoritmos.

### **TÉCNICAS DE MEDICIÓN DE LA COLORACIÓN**

Cuando estudiamos la coloración de las aves, existen dos fuentes de variabilidad fundamentales que pueden centrar nuestro interés: la extensión de las áreas coloreadas y las características del color de las mismas. Aunque algunas de las técnicas que podemos emplear nos permiten medir ambas cosas simultáneamente, los requerimientos y

limitaciones de cada técnica difieren en función de nuestro objetivo, por lo que los trataremos por separado. La elección de la técnica más adecuada en cada caso dependerá de las particularidades de la especie, el objetivo del estudio y, por su puesto, de los medios a nuestro alcance. En la actualidad disponemos de una amplia gama de métodos, cada uno con sus propias ventajas e inconvenientes (tabla 1). Estas técnicas van desde las sencillas y prácticas cartas de color a los complejos (y caros) espectrómetros de reflectancia. A buen seguro, todo anillador interesado en medir la coloración de las

	Ventajas	Inconvenientes	Referencias
<b>Cartas de color</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Precio</li> <li>· Portabilidad</li> <li>· Facilidad de uso</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Sesgo al sistema visual humano</li> <li>· Resolución limitada</li> <li>· Riesgo de subjetividad</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Zuk y Decruyenaere, 1994</li> <li>· Hill <i>et al.</i>, 1994</li> <li>· Alonso-Álvarez <i>et al.</i>, 2004</li> <li>· Sternalski <i>et al.</i>, 2009</li> </ul>
<b>Fotografía digital</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Precio</li> <li>· Portabilidad</li> <li>· Facilidad de uso</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Necesidad de extremar las precauciones para lograr una exposición adecuada y consistencia entre sesiones</li> <li>· Sesgo al sistema visual humano</li> <li>· Requiere procesado posterior</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Stevens <i>et al.</i>, 2007</li> <li>· Pike, 2011</li> <li>· Dugas y McGraw, 2011</li> </ul>
<b>Colorímetros portátiles</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Portabilidad</li> <li>· Facilidad de uso</li> <li>· Los datos apenas requieren procesado</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Sesgo al sistema visual humano</li> <li>· No incluyen rango UV completo</li> <li>· Según el modelo, dificultad para medir en algunas regiones anatómicas poco accesibles</li> <li>· Según modelos, el precio</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Minolta Corporation, 1994</li> <li>· Hill, 1998</li> <li>· Senar <i>et al.</i>, 2003</li> <li>· Martínez-Padilla <i>et al.</i>, 2010</li> </ul>
<b>Espectrómetros de reflectancia</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Alta precisión</li> <li>· Cubren el rango UV-visible</li> <li>· Obtención de espectros de reflectancia</li> <li>· Acceso a casi cualquier zona gracias a la sonda</li> <li>· Posibilidad de medir irradiancia y color del fondo</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Precio</li> <li>· Fragilidad y escasa portabilidad en la mayoría de los modelos</li> <li>· Necesidad de extremar las precauciones para evitar sesgos y ruido en las mediciones</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Cuthill <i>et al.</i>, 1999</li> <li>· Grill y Rush, 2000</li> <li>· Montgomerie, 2006</li> <li>· Andersson y Prager, 2006</li> <li>· Avilés y Senar, 2009</li> </ul>

Tabla 1. Principales ventajas e inconvenientes de las diferentes técnicas de medición de color de uso en ornitología. Se aportan también, a modo orientativo, algunas referencias de trabajos que detallan ciertos aspectos de estas técnicas o de artículos científicos que las aplican en estudios de campo.

aves capturadas podrá encontrar entre estas técnicas la que más se adecúe a sus posibilidades. En este artículo me limitaré a describir someramente las características de cada método, mencionando algunas de sus virtudes y limitaciones, con el objeto de ayudar al lector a decidirse por aquella/s técnicas/s que mejor se ajusten a sus necesidades. Podrán encontrar información complementaria a la aquí mostrada en publicaciones como Senar (2004) y Hill y McGraw (2006b).

### MEDICIÓN DEL TAMAÑO DE ÁREAS DE COLOR

Las aves a menudo presentan áreas de color más o menos bien delimitadas y cuya extensión puede jugar un papel destacado en la señalización, por ejemplo, en contextos sociales (Hill y McGraw, 2006a). La corbata negra del carbonero común (*Parus major*) o el babero del gorrión común (*Passer domesticus*), se encuentran entre los ejemplos clásicos de este tipo de caracteres (Senar, 2006).

Una de las formas más sencillas de estimar la extensión de un área de color consiste en realizar medidas directas tras identificar las zonas que mejor reflejen esta variabilidad y que presenten menor error de medida. Este sistema se ha empleado, por ejemplo, para estimar la anchura de la corbata del carbonero común (Figuerola y Senar, 2000; figura 3a). Pese a ser un sistema sencillo, esta aproximación tiene el inconveniente de que a menudo puede constituir una excesiva

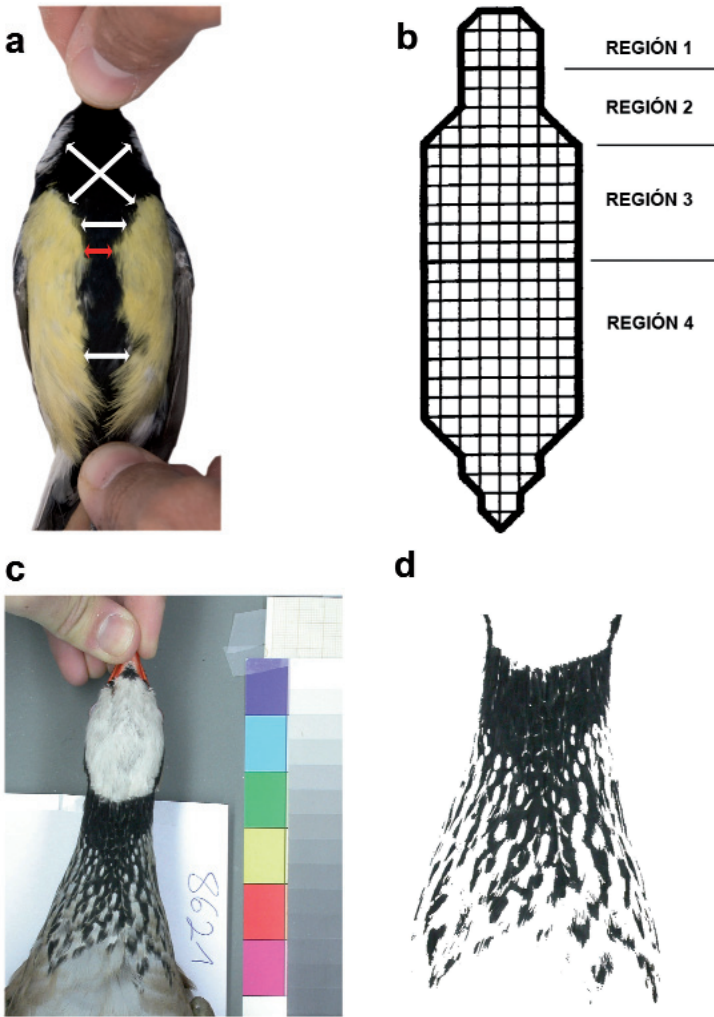


Figura 3. Diferentes formas de estimar el tamaño de áreas pigmentadas del plumaje. a) Algunas de las medidas utilizadas por diversos autores para estimar el tamaño de la corbata negra del carbonero común. De ellas, la anchura mínima bajo el esternón (en rojo), es la que presenta el mejor balance en el compromiso entre repetibilidad y correlación con el área total de la corbata (Figuerola y Senar, 2000; Senar, 2004). b) Plantilla usada para estimar la proporción del cuerpo del ave ocupada por una determinada coloración (a partir de Hill, 1992). c) y d) Ejemplo del uso de la fotografía digital para la medición de áreas pigmentadas. A partir de la imagen original (c), que incluye una escala de grises y otra de tamaño, se extraen los píxeles ocupados por el pigmento (d).

simplificación y llevar asociado un importante error de medida, ya que estaríamos estimando un área a partir de una medida lineal en solo uno o pocos puntos. Además, para que los datos obtenidos sean comparables con los de otros investigadores o anilladores, es necesaria una adecuada estandarización del punto de medida, cosa que no siempre ocurre (Figuerola y Senar, 2000).

En ciertos casos, el área pigmentada no presenta una extensión claramente delimitada o bien ocurre que la coloración está distribuida por una región más o menos amplia del cuerpo. En estas situaciones, una forma directa de estimar el porcentaje del cuerpo del ave ocupado por una coloración determinada es usar plantillas con la silueta del animal sobre las que marcamos las casillas ocupadas por el color (figura 3b). De esta forma, una simple suma de cuadrículas tachadas (por regiones o en total) nos dará una estimación de la extensión de la coloración en el cuerpo del ave. Una aproximación similar es usar transparencias de acetato sobre las que se calca el área en cuestión, o bien se tachan cuadrados en una gradilla milimetrada previamente impresa.

De todas formas, el desarrollo de la fotografía digital pone a nuestro alcance formas más precisas de estimar el tamaño de áreas pigmentadas, con independencia de si estas son discretas, difusas o incluso moteadas. Sin embargo, para que las medidas obtenidas a partir de fotografías digitales sean fiables, es necesario que estas se hayan tomado de forma cuidadosa y



prestando atención a una serie de requisitos. En primer lugar, es necesario estandarizar las condiciones de iluminación entre todas las fotografías del estudio (entraremos en detalles sobre este punto más adelante, cuando abordemos la medición del color a partir de fotografías digitales), con las aves sujetas en una posición estandarizada y con el plumaje dispuesto de forma lo más natural posible (ni erizado ni desordenado; figura 3c). Además, las imágenes se tomarán de forma totalmente perpendicular a la región cuya coloración se medirá. Por último, es imprescindible incluir una referencia de tamaño (una regla, un papel milimetrado) en todas las imágenes y situar siempre a las aves a la misma distancia de la cámara fotográfica. Para medir la zona coloreada se pueden emplear diversos programas, como Adobe Photoshop® o bien ImageJ, un software de libre descarga (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>) específicamente diseñado para este tipo de usos.

## MEDICIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS DEL COLOR

### Cartas de color

En muchas ocasiones el objeto de nuestro estudio no es el tamaño de un área coloreada sino la intensidad del color en sí. Antes de que se desarrollaran técnicas más avanzadas para la medición del color (o al menos antes de que éstas estuvieran al alcance de los ornitólogos), la única manera fiable de describir y cuantificar de manera



Figura 4. Dos ejemplos de cartas de color para la cuantificación basada en carotenoides.

razonablemente objetiva la coloración de un ave era el uso de escalas de color de referencia. Este es un método sencillo, directo y asequible de medición del color, al alcance de cualquier anillador que busque obtener una estima rápida de la coloración de las aves capturadas. Existen cartas de color específicas para este menester, como las escalas Munsell, que usan el espacio de color HSB, pero en la práctica también nos puede servir cualquier colección de estándares que recoja adecuadamente todo el abanico de tonalidades que pueda adquirir la especie que vamos a estudiar (figura 4). Conviene desconfiar, eso sí, de tarjetas de referencia impresas por uno mismo, ya que los colores obtenidos varían enormemente entre impresoras e incluso dentro de una misma impresora, en función del gasto del cartucho de tinta (Stevens y Cuthill,

2005). Las cartas de color suministradas de forma gratuita por los fabricantes de pinturas, impresas bajo controles de repetibilidad y estabilidad, pueden servirnos para nuestro propósito si el abanico de tonalidades recoge convenientemente el de las aves a medir.

El funcionamiento de las cartas de color es sencillo: con el ave en la mano y cerca de una buena fuente de luz (mejor si es natural), se compara el color de la región de interés con los tonos presentes en nuestra carta, anotándose aquel que más se asemeje al del ave. En modelos sencillos de cartas de color cada uno de los tonos es simplemente numerado en orden ascendente de "intensidad", que suele corresponder con un incremento del tono y de la saturación. En cartas más complejas, como las Munsell, cada color viene identificado por sus componentes HSB, lo que nos permite hacer análisis más completos con los datos recogidos.

Este sistema ha sido utilizado frecuentemente en el pasado, permitiendo realizar estudios para registrar el color de las aves capturadas de manera sencilla y repetible (p. ej. Hill *et al.*, 1994; Zahn y Rothstein, 1999). Incluso hoy día es un método que sigue siendo utilizado tanto en estudios en cautividad (Alonso-Álvarez *et al.*, 2004) como en campo, donde las condiciones de trabajo a veces no permiten el uso de otros métodos (p. ej. Sternalski *et al.*, 2009; la carta de color empleada en este estudio en concreto se muestra en la imagen inferior de la figura 4).

Sin embargo, hay que ser conscientes de las múltiples limitaciones de la información que este método nos aporta. En primer lugar, está basado exclusivamente en la visión humana, por lo que no tiene en cuenta la región ultravioleta del espectro. Esto lo hace desaconsejable para el estudio de coloraciones azules, por ejemplo, ya que en ocasiones los máximos de reflectancia de estas coloraciones caen en la región ultravioleta del espectro. Las coloraciones basadas en carotenoides también presentan un pico secundario de reflectancia en el ultravioleta, por lo que hay una parte significativa del color que será percibida por las aves, pero no por nuestro método de medición. Otra limitación de las cartas de color es que su resolución está limitada al número de tonos que presentan. Es decir, para un mismo rango de tonos, con una gama de 20 valores de referencia dispondremos del doble de resolución que con una gama de 10, lo que puede resultar insuficiente según la variabilidad del carácter a medir. Además, este método puede pecar a veces de una cierta subjetividad y falta de repetibilidad, sobre todo cuando las estimas de color se realizan en condiciones de luz que no son óptimas, razón por la cual es recomendable realizar una estima de la fiabilidad y consistencia de los resultados antes de la realización del estudio.

### Fotografía digital

La fotografía digital es una interesante opción para medir la coloración de áreas muy pequeñas o

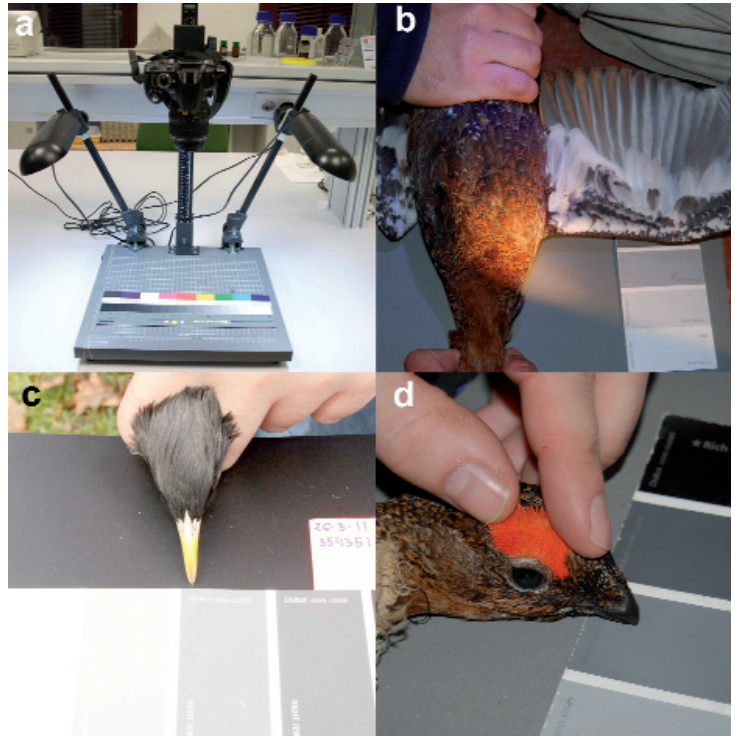


Figura 5. Uso de la fotografía digital para el estudio de la coloración. El uso de una mesa de luz permite obtener unas condiciones de luz óptimas y una adecuada estandarización entre fotografías (a). Sin embargo, también es posible obtener buenos resultados en estudios de campo usando iluminación por flash, siempre y cuando se evite el efecto de luces parásitas que impidan una homogénea iluminación del sujeto y la referencia de color (b) y se eviten sub- y sobreexposiciones (c). La imagen (d) muestra una fotografía libre de estos problemas a pesar de haber sido tomada en campo, cámara en mano, y usando el flash auxiliar de la misma.

de difícil acceso para otros sistemas, como los espectrómetros o los colorímetros, o simplemente cuando no tenemos acceso a este tipo de instrumentos. Sin embargo, para que la información que nos aportan sea realmente útil y fiable, es necesario que las imágenes se tomen cumpliendo ciertos requisitos. El principal de ellos es que la iluminación debe estar lo

más estandarizada posible en todas las fotografías del estudio. Para ello resulta de gran utilidad el uso de una mesa de luz (figura 5a), un mismo fondo para todas las imágenes (como una cartulina gris, por ejemplo) y mantener una configuración manual de la cámara que sea constante en todas las fotografías y que permita una correcta exposición sin que exista



saturación en ninguno de los canales de color (RGB; figura 5c). La distancia de la cámara al ave, así como la posición de esta, mostrando la región de interés desplegada y libre de sombras, también deben estandarizarse. Además, es fundamental colocar junto al ave una tarjeta gris estándar que reciba la misma iluminación que esta (figura 5b). Esto nos permitirá hacer ajustes finos de la iluminación sobre las imágenes ya tomadas, para lo cual resulta de gran ayuda que las fotografías se realicen en formato RAW o DNG.

Siendo cuidadosos, también es posible aplicar la fotografía digital a la toma de datos en campo. En estas condiciones el uso de mesas de luz no es factible, pero se pueden obtener resultados satisfactorios usando un flash anular o incluso el propio flash auxiliar de la cámara. En este caso hay que tener la precaución de realizar las fotografías a la sombra, sin luces parásitas (figura 5b) y en un ángulo de 45-60° con respecto al animal que evite la aparición de brillos en la superficie a medir o en la referencia gris, algo que imposibilitaría la estandarización posterior de la iluminación de las fotografías. Se debe mantener una distancia adecuada para evitar el brillo excesivo del flash y las sombras que este provoca (figura 5b, c). Dada la mayor dificultad de estandarizar las condiciones en que se realizan las fotografías en estudios de campo, es muy importante poner el máximo cuidado en cumplir todos los requisitos mencionados hasta donde sea posible. Y, por supuesto, es esencial mantener

la tarjeta gris de referencia en buen estado de conservación y limpieza, ya que su deterioro llevaría a un sesgo importante en la información obtenida.

El procesado de las imágenes obtenidas puede realizarse con cualquier programa de tratamiento de imágenes, incluidos los mencionados anteriormente para la estima de tamaños de áreas. El primer paso consistiría en ajustar las condiciones de iluminación de todas las fotografías. Esto se realiza igualando los componentes RGB de la tarjeta gris de referencia de cada imagen (que en Adobe Photoshop se obtienen con la herramienta "Muestra de color") a unos valores que previamente hayamos establecido y que nos permitan una correcta exposición en todas las imágenes. Este ajuste se logra, en dicho *software*, ajustando cada canal mediante la herramienta "Curvas". Una vez realizado un ajuste fino de los valores RGB de la cada fotografía con respecto a la tarjeta de referencia, obtendríamos los valores correspondientes a la zona del ave de interés. Por último, convertiríamos esos valores al espacio de color final (HSB, por ejemplo). El disponer de las imágenes en formato RAW, como se indica arriba, hace posible lograr este tipo de ajustes sin saturar las imágenes ni perder información. Un procedimiento alternativo es el de obtener los descriptores de color tanto de la región del ave como de la tarjeta gris en las imágenes sin corregir, introduciendo luego esto último como una covariable en los análisis estadísticos. Sin embargo, este sistema

es menos aconsejable ya que es más sensible a artefactos y a que no detectemos fácilmente la información anómala de fotografías tomadas de forma inadecuada.

La fotografía digital es posiblemente una de las mejores opciones para el anillador que busque un sistema fiable y sensible para registrar el color de las aves capturadas. La cámara digital nunca debe faltar en el equipamiento básico del anillador, e incluso los modelos básicos de cámaras réflex, a precios asequibles, nos permiten tomar imágenes en formato RAW.

Sin embargo, pese a que la fotografía es una herramienta versátil y asequible, presenta ciertas limitaciones. Al igual que el método anterior, se basa en espacios de color que ignoran el ultravioleta, por lo que nuestras conclusiones están sesgadas al espacio visual humano. Por otro lado, a veces resulta complicado lograr una correcta estandarización entre fotografías y sesiones, para lo cual es necesario algo de práctica y una cierta familiaridad con el manejo de la cámara fotográfica para obtener resultados aceptables.

### Colorímetros portátiles

Los colorímetros son dispositivos que miden el color de una determinada superficie y lo describen en las tres componentes de un determinado espacio de color (generalmente HSB o Lab). Existen diversos modelos en el mercado, ofrecidos por diversos fabricantes (p. ej.: Colortron, HunterLab, Minolta), y todos ellos suelen tener en

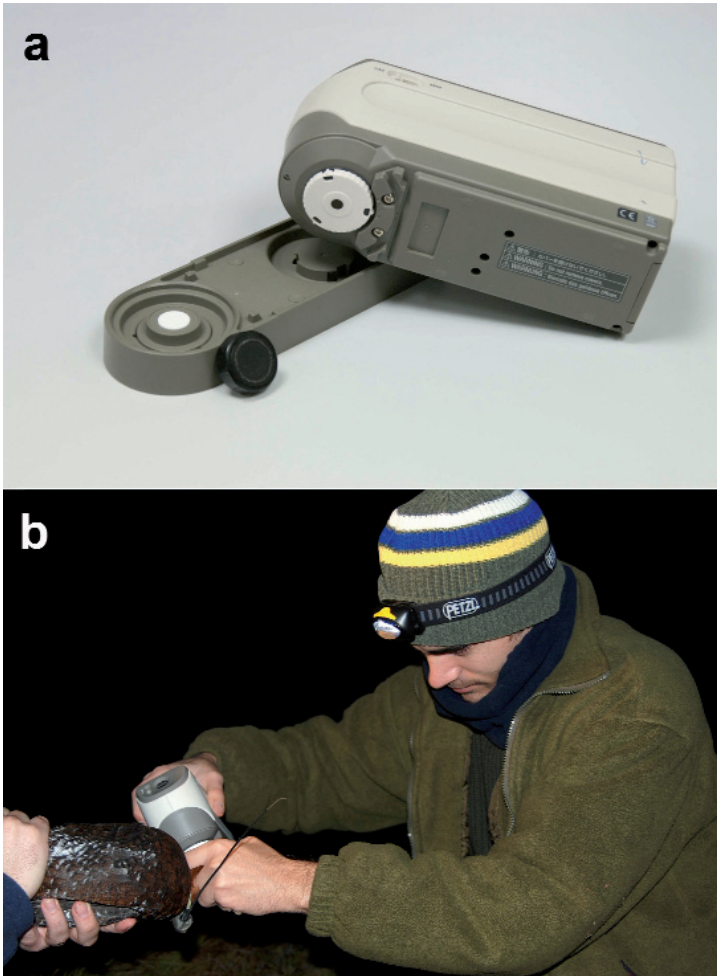


Figura 6. El colorímetro-espectrómetro de reflectancia portátil Minolta 2600d (a), gracias a su portabilidad y autonomía, ha sido utilizado en los últimos años en multitud de estudios que requerían medir la coloración de aves directamente en el campo. En la imagen (b) se emplea este aparato para medir la coloración roja de las carúnculas supraorbitales de un lagópodo escocés (*Lagopus lagopus scoticus*; detalle en la esquina inferior derecha) durante una jornada de capturas nocturnas.

común su reducido tamaño y la sencillez de uso: básicamente, funcionan como un lector con una boquilla (a veces de tamaño regulable) que se apoya sobre la zona a

medir y que, al accionar el disparador, registra el color y lo muestra en pantalla. Esto nos aporta una medida instantánea y bastante precisa de la coloración del ave. Esta

sencillez de manejo hace que sean una opción interesante para obtener medidas fiables aunque uno no tenga grandes conocimientos técnicos sobre su funcionamiento. Al contrario que en la fotografía digital, donde la pericia y el cuidado en la toma de fotografías es muy probable que varíen enormemente entre anilladores (haciendo difícil la comparación de imágenes tomadas por diferentes personas), diferentes personas usando un mismo colorímetro de manera independiente podrían obtener datos comparables sin mucha dificultad. Esto lo hace una opción interesante para grupos de anillamiento dinámicos, con participación de muchos miembros diferentes que puedan alternarse en la toma de medidas de coloración. En cualquier caso, para que los datos sean fiables, hay que establecer un protocolo muy claro y detallado sobre la forma en que se toman las mediciones (en qué región exacta del ave, configuración del aparato, etc.).

El principal inconveniente de los colorímetros convencionales es el mismo que el de los métodos mencionados hasta ahora: no tienen en cuenta el rango ultravioleta, por lo que perdemos parte de la información sobre el color que sí es detectada por las aves. Sin embargo, algunos modelos relativamente recientes (como el Minolta 2600d; figura 6) superan parte de esta dificultad registrando parte del ultravioleta cercano (hasta 360 nanómetros), además de permitir obtener no solo los componentes en varios espacios de color sino también un

espectro de reflectancia (eso sí, con una resolución de solo 10 nanómetros). Este dispositivo, totalmente portátil, con memoria interna y posibilidad de ser alimentado mediante baterías AA o conexión a la red, establece un paso intermedio entre los colorímetros convencionales y los precisos espectrómetros de reflectancia. Por mencionar algún inconveniente, aparte del de no cubrir completamente el rango ultravioleta, la disposición de la abertura de medición del Minolta 2600d no permite acceder a regiones de la anatomía del ave poco expuestas, como las boqueras de los pollos, el interior de la boca o ciertas zonas del pico.

Aunque el precio de los colorímetros más sencillos ha descendido notablemente ante la irrupción de los modelos nuevos y más completos (unos 4.000 euros para los modelos iniciales de Minolta, como el CM-2300, frente a los aproximadamente 9.000 euros del mencionado modelo 2600d), es poco probable que un anillador se plantee hacerse con uno de estos aparatos. Sin embargo, su uso ha ido en aumento entre los científicos en los últimos años, hasta el punto de que casi todos los grupos de investigación con interés en cuestiones de coloración cuentan con un colorímetro en su equipo. El contacto con estos grupos de investigación puede facilitar el acceso a este tipo de material por parte de los anilladores interesados en realizar medidas precisas de coloración en las aves capturadas.

Independiente de la vía por la que se consiga, un colorímetro portátil permite plantear multitud de

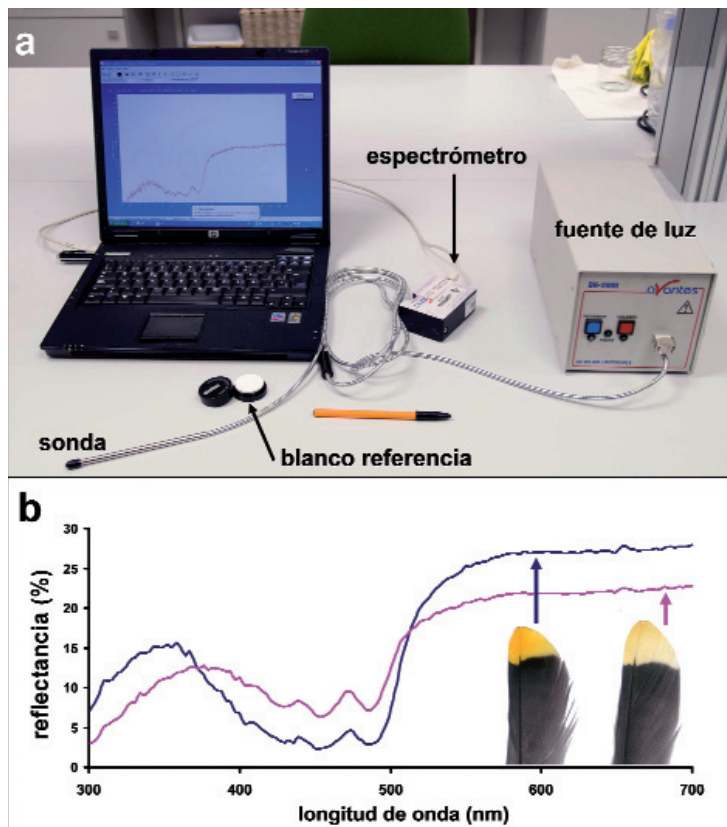


Figura 7. Espectrómetro de reflectancia Avantes USB2000, junto con los complementos necesarios para realizar mediciones de color: fuente de luz, sonda, software y referencia blanca estándar para calibración (a). Estos aparatos permiten obtener espectros de reflectancia (b), a partir de los cuales podemos describir la coloración del plumaje. En concreto, los espectros de la imagen corresponden a la región amarilla de dos plumas rectrices de *ampelis europeo* (*Bombcilla garrulus*) con alta o baja concentración de carotenoides (espectros azul y fucsia, respectivamente).

estudios en el seno de un grupo de anillamiento. La relación de la coloración del plumaje con la condición física del individuo, diferencias entre sexos y clases de edad, o incluso entre hábitats y zonas geográficas diferentes, son cuestiones

de gran importancia en el estudio de la ecología de las aves y sin embargo están aún por explorar en la inmensa mayoría de las especies que nos rodean. En estaciones de anillamiento de esfuerzo constante podemos incluso

plantearnos objetivos a más largo plazo y buscar relaciones entre la coloración del plumaje y la fenología de diversas especies, o incluso con las variaciones en la coloración del plumaje asociadas a las oscilaciones climáticas a lo largo de los años. Como se ha dicho anteriormente, la objetividad de los datos obtenidos a través de estos aparatos y el hecho de que las medidas puedan ser tomadas por diferentes miembros del grupo de anillamiento sin mucho riesgo de introducir sesgos, facilita la realización de estos estudios a gran escala espacial o temporal.

### **Espectrómetros de reflectancia**

Los espectrómetros de reflectancia son los dispositivos de medición del color más precisos. Estos sistemas constan de una fuente de luz (que emite en el rango visible y ultravioleta, mediante dos lámparas independientes de deuterio/halógeno o tungsteno/halógeno, por ejemplo), la cual es conducida por varias fibras ópticas alojadas en una sonda hasta la superficie a medir. La luz reflejada es recogida por una nueva fibra alojada en la misma sonda (en el caso de sondas bifurcadas) y es conducida al espectrómetro en sí, que convierte la señal luminosa en digital y la muestra, en tiempo real, en la pantalla del ordenador mediante el software adecuado (figura 7a).

A diferencia de los métodos anteriores, estos aparatos no nos describen el color en un espacio determinado ni con unos descriptores

concretos, sino que nos dan lo que denominamos espectros de reflectancia (figura 7b; ver glosario). Un espectro de reflectancia no es más que la representación de la luz reflejada por un objeto para cada una de las longitudes de onda de un rango dado, que en el caso de los modelos que se emplean habitualmente en estudios zoológicos suele ser entre 300 y 700 nanómetros, excediendo por tanto el rango visual humano y cubriendo completamente el de las aves. Esta reflectancia no se mide en valor absoluto, sino en porcentaje con respecto a un objeto blanco puro (cuya reflectancia es máxima y constante a lo largo de todo el espectro) y un negro absoluto (ausencia total de luz reflejada). Por ello, antes de iniciar cada sesión de trabajo con un espectrómetro, el investigador debe calibrar el aparato registrando los valores "negro" (medición en ausencia de luz incidente) y "blanco puro" (medición sobre un estándar comercial fabricado con un polímero sintético de máxima reflectancia). Además, para prevenir posibles problemas por cambios en la intensidad de la fuente de luz, suele ser recomendable recalibrar de nuevo el aparato varias veces durante la sesión de medición.

Aparte de permitirnos obtener información sobre el color de un objeto en todo el rango visual de las aves, los espectrómetros de reflectancia tienen la ventaja de ser muy precisos y de que la información que nos aportan puede ser procesada de muchas maneras diferentes. Así, a partir de un espectro de

reflectancia podemos calcular el brillo, tono y saturación del color. Cuando nos encontramos ante espectros bimodales, como los característicos de coloraciones basadas en carotenoides (figura 7b), se suele calcular el tono y la saturación de cada pico de reflectancia por separado. Otra posibilidad es estudiar la forma del espectro en su conjunto, mediante análisis de componentes principales o por segmentos (Endler, 1990; Cuthill *et al.*, 1999; Grill y Rush, 2000).

Otra ventaja de los espectrómetros de reflectancia es que nos permiten, mediante el uso de sondas independientes para transmitir la luz incidente y recoger la reflejada, variar los ángulos de emisión/recepción y poder describir así las coloraciones iridiscentes, imposibles de estudiar por los métodos anteriores. Además, los espectrómetros de reflectancia nos ofrecen la posibilidad de medir el espectro de la luz ambiente (irradiancia), lo que puede ser de gran utilidad para aproximarnos, como veremos más adelante, a lo que el ave percibe realmente usando modelos visuales.

Frente a todas estas virtudes, los espectrómetros de reflectancia tienen también sus limitaciones. La principal de ellas es su escasa portabilidad, que puede constituir un limitante en estudios de campo. Como se aprecia en la figura 7a, el uso de estos aparatos en campo implica cargar con un ordenador, sondas, fuentes de luz y fuentes de alimentación. Además, dada su gran sensibilidad, es necesario elegir para realizar las mediciones zonas donde la luz sea homogénea o



incluso usar un *hide* para evitar el posible efecto de la luz ambiental. Además, para este mismo fin, es recomendable equipar el extremo de la sonda con una funda que evite la entrada de luz parásita. Para el uso de estos equipos en campo existen fuentes de luz de bajo consumo que, combinadas con el uso de baterías potentes y tiempos de integración suficientemente largos (el equivalente en espectrometría a usar largos tiempos de exposición en fotografía), nos permiten una autonomía de varias horas. Sin embargo, las fuentes de luz a veces son bastante sensibles a los cambios de temperatura y humedad, y se requiere un cuidado extremo en la calibración del aparato y la realización de las medidas para que los resultados sean realmente precisos y repetibles.

Los principales fabricantes de espectrómetros de reflectancia (Ocean Optics, Avantes), conscientes de estas limitaciones, encaminan desde hace algunos años sus pasos hacia un aumento de la portabilidad de este instrumental. Un prometedor avance en este aspecto fue el lanzamiento, hacia 2008, del modelo Jaz de Ocean Optics, un espectrómetro de tipo modular autónomo de reducidísimo tamaño (la unidad básica incluye fuente de luz, batería y pantalla mide aproximadamente 15x10x8 cm). Este modelo supone un avance tremendo hacia la simplificación del uso de la espectrometría de reflectancia en el campo, si bien mi experiencia personal es que el rendimiento de este modelo es todavía muy mejorable, tanto en el funcionamiento de la fuente de

luz (de escasa potencia, requiriendo altos tiempos de integración, de más de 5 segundos) como en la durabilidad real de la batería (menos de la mitad de las 8 horas indicadas por el fabricante).

Este tipo de equipo no es fácil de conseguir, ya que al igual que pasaba con los colorímetros, no está disponible en tiendas sino que hay que solicitarlo a proveedores especializados en instrumentación científica y técnica. Por otro lado, su precio (entre 4.000 y 6.000 euros) puede resultar prohibitivo para la mayoría de anilladores o grupos de anillamiento. Sin embargo, el lector no debe desestimar *a priori* esta opción por estas limitaciones. Siempre existe la posibilidad de recolectar plumas de las aves capturadas en una o varias jornadas de anillamiento, guardarlas convenientemente etiquetadas, y analizarlas posteriormente mediante el espectrómetro de reflectancia de que disponga algún grupo de investigación en la universidad u otro ente público con el cual se establezca un proyecto de colaboración. En tales casos, conviene hacer un pequeño estudio piloto previo para determinar el número de plumas que necesitamos recolectar para obtener medidas fiables del color del plumaje del ave (Quesada y Senar, 2006). Por mencionar un ejemplo, en un trabajo reciente empleamos este sistema para investigar la variabilidad de la coloración ultravioleta de la cola de la lavandera blanca (*Motacilla alba*) y su potencial función como señal de calidad individual. Durante una sesión de anillamiento

en un dormitorio recolectamos la pluma caudal externa derecha de una parte de los individuos capturados. Posteriormente, ya en el laboratorio, medimos la reflectancia de la zona blanca de dichas plumas en el rango visual completo de las aves y detectamos que existían diferencias entre jóvenes y adultos en la región ultravioleta. Además, dicha coloración ultravioleta se relaciona con la condición física del animal, lo que es coherente con nuestra hipótesis del funcionamiento de este carácter como una señal de estatus social en dicha especie.

### **MODELOS VISUALES: APROXIMÁNDONOS A LA PERCEPCIÓN DEL AVE**

Los dispositivos y técnicas mencionados hasta ahora nos permiten medir, con mayor o menor precisión, una propiedad objetiva del objeto como es la cantidad y composición de la luz que este refleja (es decir, su reflectancia). Esta información puede ser más completa y detallada (como en el caso de los espectrómetros), o bien limitada y adaptada a un espacio de color o sistema visual concretos (cartas de color, fotografía o colorímetros). Sin embargo, esta información no equivale exactamente al color percibido por un individuo, que depende de varios factores, entre los que destacan: 1) la riqueza relativa en longitudes de onda de la luz que ilumina el objeto, 2) la reflectancia propia del objeto, 3) la reflectancia del fondo con el que contrasta el objeto, 4) la transmisibilidad del medio existente entre

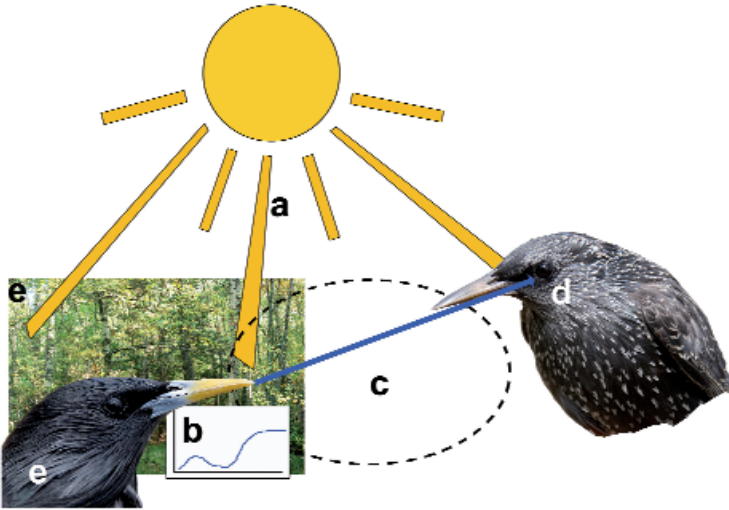


Figura 8. Una representación esquemática de las variables implicadas en la percepción del color, en este caso, el pico amarillo de un macho percibido por una hembra de estornino negro (*Sturnus unicolor*). El color percibido por el observador es el resultado de la luz ambiente (a), de la propia reflectancia del carácter en cuestión (b), de las características del medio por el que se propaga la luz reflejada (su transmitancia, c), así como de las propiedades del sistema visual y nervioso del receptor (d). Además, los elementos sobre los que contrasta el carácter (la vegetación de fondo, el color del plumaje; e) también determinan la forma en que se percibe el color. Adaptado de Endler (1990) y Andersson y Prager (2006).

el objeto y el observador, y 5) las particularidades del sistema visual y nervioso del observador (figura 8). De esto resulta que una misma pluma, con una reflectancia determinada (medible con las técnicas descritas), no se percibirá como del mismo color al amanecer (luz fría, rica en longitudes de onda corta), que al atardecer (luz cálida, rica en longitudes de onda larga), con luz intensa o en penumbra (alta o baja intensidad de luz incidente), ni en un ambiente limpio o con neblina (alta o baja transmisibilidad del medio). Y por supuesto, como vimos al

principio, esa luz reflejada por la pluma no será percibida y procesada de la misma forma por el sistema visual de un ave, un humano o una abeja. Esta no es una cuestión baladí, pues en muchos casos las coloraciones que medimos en aves funcionan como señales y por tanto será tan importante conocer las propiedades de esa señal en sí como la manera y el grado en que estas son percibidas por los receptores. Por ejemplo, podríamos encontrarnos con el caso de que, usando técnicas muy precisas, encontraríamos diferencias de color

estadísticamente significativas aunque mínimas entre machos y hembras, y sin embargo que el sistema visual de esa especie no fuera capaz de detectar variaciones tan pequeñas, con lo que la relevancia biológica de nuestro hallazgo sería matizable.

Tener una estima de qué ve exactamente un ave es complicado. Sin embargo, se han desarrollado modelos matemáticos que, incorporando el espectro de reflectancia del objeto, así como el del fondo sobre el que se encuentra, las características de la luz incidente y ciertas propiedades del sistema óptico (como la proporción, sensibilidad y tipo de pigmentos de la retina), nos permiten aproximarnos a esta cuestión (Vorobyev y Osorio, 1998; Vorobyev *et al.*, 1998). Por supuesto, hasta la fecha solo poseemos información detallada de estos aspectos para el sistema visual de algunas especies VS y UVS, por lo que para el resto nos vemos en la necesidad de extrapolar la información de la especie conocida más cercana filogenéticamente. Pese a estas limitaciones, estos modelos permiten determinar, por ejemplo, la capacidad de un ave para discriminar variaciones en la coloración de las boqueras de los pollos en el ambiente de semioscuridad de un nido (Avilés y Soler, 2009), o cómo de conspicuo o críptico puede resultar el plumaje de una misma especie en diferentes ambientes (Delhey *et al.*, 2010).

La aplicación de los modelos visuales ha permitido obtener resultados a menudo sorprendentes, como que de 139 especies de passeriformes de Norteamérica consideradas

como sexualmente monocromáticas por los humanos, el 90% presentan en realidad diferencias de color entre machos y hembras que sí son detectables para las aves (Eaton, 2005). Esta herramienta también es de gran ayuda para interpretar ciertos aspectos del comportamiento de las aves. Así, la aplicación de modelos visuales que tenían en cuenta las particularidades del sistema visual del ave y las características de la luz en diversos lugares de la selva permitió comprobar que varias especies tropicales, como los gallitos de roca (*Rupicola peruviana*), elegían para sus llamativos rituales de cortejo justo aquellas zonas del bosque cuyas condiciones luminosas maximizaban el contraste de su plumaje con el fondo, haciéndolos más llamativos (Endler y Théry, 1996; Heindl y Winkler, 2003).

Un último paso en la aproximación a la percepción del ave es la integración de los modelos visuales y la distribución espacial de los patrones de color recogidos mediante la fotografía digital (Stevens *et al.*, 2007; Pike, 2011). Estas nuevas técnicas están aún en desarrollo, pero su objetivo es el de aunar las propiedades del color con el efecto que producen en el receptor en función de su distribución y de los colores adyacentes.

Este tipo de herramientas abre, por tanto, las puertas a un amplio abanico de posibilidades para el estudio de la coloración en las aves, permitiéndonos no solo un estudio más detallado y preciso de la expresión de esta, sino conseguir una visión mucho integrada

–ecológica y comportamentalmente de su funcionamiento.

### AGRADECIMIENTOS

El autor agradece los comentarios de Jesús Avilés, Óscar Gordo y un revisor anónimo a una primera versión de este trabajo. Este artículo está dedicado a la memoria de mi amigo Pablo Vergara.

### BIBLIOGRAFÍA

- Alonso-Álvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Gaillard, M., Prost, J., Faivre, B. y Sorci, G. 2004. An experimental test of the dose-dependent effect of carotenoids and immune activation on sexual signals and antioxidant activity. *American Naturalist*, 164: 651-659.
- Andersson, S. y Prager, M. 2006. Quantifying colors. En: Hill, G. E. (Ed.). *Bird coloration: mechanisms and measurements*. Harvard University Press. Cambridge.
- Avilés, J. M. y Soler, J. J. 2009. Nestling coloration is adjusted to parent visual performance in altricial birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 376-386.
- Bowmaker, J. K., Heath, L. A., Wilkie, S. E. y Hunt, D. M. 1997. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Research*, 37: 2183-2194.
- Cott, H. B., 1940. *Adaptive coloration in animals*. Methuen & Co. Londres.
- Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Bennet A. T. D., Church, S. C., Hart, N. S. y Hunt, S. 2000. Ultraviolet

- vision in birds. *Advances in the Study of Behavior*, 29: 159-214.
- Cuthill, I., Bennett, A., Partridge, J. y Maier, E. 1999. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *American Naturalist*, 153: 183-200.
- Darnall, H. J. A., Bowmaker, J. K. y Mollon, J. D. 1983. Human visual pigments: microspectrophotometric results from eyes of seven persons. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 220: 115-130.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray. Londres.
- Delhey, K., Roberts, M. L. y Peters, A. 2010. The carotenoid-continuum: carotenoid based plumage ranges from conspicuous to cryptic and back again. *BMC Ecology*, 10: 13.
- Dugas, M. B. y McGraw, K. J. 2011. Proximate correlatos of carotenoid-based mouth coloration in nestling house sparrows. *Condor*, 113: 691-700.
- Eaton, M. D. 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 10.942-10.946.
- Endler, J. A. 1990. On the measure and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 41: 315-352.
- Endler, J. A. y Théry, M. 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light,

- and color patterns in three Neotropical forest-dwelling birds. *American Naturalist*, 148: 421-452.
- Figuerola, J. y Senar, J. C. 2000. Measurement of plumage badges: an evaluation of methods used in the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 142: 482-484.
- Grill, C. P. y Rush, V. N. 2000. Analysing spectral data: comparison and application of two techniques. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 69: 121-138.
- Hart, N. S. 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*, 20: 675-703.
- Heindl, M. y Winkler, H. 2003. Interacting effects of ambient light and plumage color patterns in displaying Wire-tailed Manakins (Aves, Pipridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53: 153-162.
- Hill, G. E. 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk*, 109: 1-12.
- Hill, G. E. 1998. An easy, inexpensive means to quantify plumage coloration. *Journal of Field Ornithology*, 69: 353-363.
- Hill, G. E. y McGraw, K. J. (Eds.). 2006a. *Bird coloration, vol. 2: function and evolution*. Harvard University Press. Cambridge.
- Hill, G. E. y McGraw, K. J. (Eds.). 2006b. *Bird coloration, vol. 1: mechanisms and measurements*. Harvard University Press. Cambridge.
- Hill, G. E., Montgomerie, R., Inouye, C. y Dale J. 1994. Influence of dietary carotenoids on plasma and plumage color in the House Finch: Intra- and intersexual variation. *Functional Ecology*, 8: 343-350.
- Martínez-Padilla, J., Mougeot, F., Webster, L. M. I., Pérez-Rodríguez, L. y Pierny, S. B. 2010. Testing the interactive effects of testosterone and parasites on carotenoid-based ornamentation in a wild bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 902-913.
- Minolta Corporation, L. 1994. *Precise color communication: color control from feeling to instrumentation*. Minolta Corporation Ltd. Osaka.
- Montgomerie, R. 2006. Analyzing colors. En: Hill, G. E. (Ed.) *Bird coloration: mechanisms and measurements*. Harvard University Press. Cambridge.
- Pike, T. W. 2011. Using digital cameras to investigate animal coloration: estimating sensor sensitivity functions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65: 849-858.
- Quesada, J. y Senar, J. C. 2006. Comparing plumage colour measurements obtained directly from live birds and from collected feathers: the case of the Great Tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 37: 609-616.
- Senar, J. C. 2004. *Mucho más que plumas*. Museu de Ciències Naturals. Barcelona.
- Senar, J. C. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. En: Hill, G. E. y McGraw, K. J. (Eds.) 2006. *Bird coloration, vol. 1: mechanisms and measurements*, 87-136. Harvard University Press. Cambridge.
- Senar, J. C., Figuerola, J. y Domech, J. 2003. Plumage coloration and nutritional condition in the Great Tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften*, 90: 234-237.
- Sternalski, A., Mougeot, F., Eraud, C., Gangloff, B., Villers, A. y Bretagnolle, V. 2009. Carotenoids in nestling Montagu's harrriers: variations according to age, sex, body condition and evidence for diet-related limitations. *Journal of Comparative Physiology B*, 180: 33-43.
- Stevens, M. y Cuthill, I. C. 2005. The unsuitability of html-based colour charts for estimating animal colours – a comment on Berggren and Merilä (2004). *Frontiers in Zoology*, 2: 1-14.
- Stevens, M., Párraga, C. A., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. y Troschianko, T. 2007. Using digital photography to study animal coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90: 211-237.
- Thayer, G. H. 1909. *Concealing Coloration in the Animal Kingdom: An Exposition of the Laws of Disguise through Color and Pattern, Being a Summary of Abbott H. Thayer's Discoveries*. Macmillan. Nueva York.
- Vorobyev, M. y Osorio, D. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 351-358.
- Vorobyev, M., Osorio, D., Bennett, A. T. D., Marshall, N. J. y Cuthill, I. C. 1998. Tetrachromacy, oil



- droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A*, 183: 621-633.
- Zahn, S. N. y Rothstein, S. I. 1999. Recent increase in male house finch plumage variation and its possible relationship to avian pox disease. *Auk*, 116: 35-44.
- Zuk, M. y Decruyenaere, J. G. 1994. Measuring individual variation in colour: A comparison of two techniques. *Biological Journal of the Linnean Society*, 53: 165-173.

## GLOSARIO

### Brillo

También denominado claridad (*brightness* o *lightness*, en inglés), nos informa de la cantidad total de luz reflejada por el objeto o, en términos más coloquiales, cómo de claro u oscuro es un color.

### Componente cromático/acromático del color

El componente acromático hace referencia a la cantidad de luz que refleja un color. En un espacio de color como el HSB lo reflejaría el brillo. El componente cromático hace referencia a las propiedades de ese color, a su riqueza relativa en las diferentes longitudes de onda. En un espacio HSB vendría dado por el tono y la saturación.

### Longitud de onda

Como una región de la radiación electromagnética que es, la luz se propaga en forma de ondas. La distancia entre dos crestas (o dos valles) consecutivos de las mismas es lo que se denomina longitud de onda. La luz visible (para los humanos) va desde los 400 (luz azul) a los 700 (luz roja) nanómetros de longitud de onda. En aves, este rango se expande hasta los 320 nanómetros, aproximadamente.

### Nanómetro

Millonésima fracción de un metro. Se simboliza como *nm*.

### Reflectancia

Es el porcentaje de la luz incidente que refleja un objeto con respecto a un blanco puro (refleja toda la luz incidente) y un negro absoluto (no refleja nada). Cuando se representa a lo largo de un rango de longitudes de onda, el gráfico resultante se denomina espectro de reflectancia.

### Saturación

También denominada pureza (*saturation* o *chroma*, en inglés). Es la intensidad de un tono específico. Viene determinada por el grado en que un color está compuesto solo por las longitudes de onda que corresponden a su tono y no a otros.

### Tono

También denominado matiz (*hue*, en inglés). Es lo que cotidianamente denominamos color (azul, verde, marrón), y obedece a las longitudes de onda predominantes en la luz reflejada por el objeto en cuestión.