



El volumen de la glándula uropigial y la infección por malaria varía entre hábitats urbano–rural en el gorrión común

S. Magallanes^{1,*}, L. García-Longoria^{1,2}, J. Muriel³, F. de Lope¹, A. Marzal¹

(1) Departamento de Anatomía Biología Celular y Zoología Universidad de Extremadura Avda. Elvas s/n 06006 Badajoz, España.

(2) Department of Biology, Lund University, Lund, Suecia.

(3) Instituto Pirenaico de Ecología — IPE (CSIC), Avda. Nuestra Señora de la Victoria 16, 22700; Jaca, España.

* Autor de correspondencia: S. Magallanes [sergioma@unex.es]

> Recibido el 15 de abril de 2020 - Aceptado el 07 de julio de 2020

Magallanes, S., García-Longoria, L., Muriel, J., de Lope, F., Marzal, A. 2020. El volumen de la glándula uropigial y la infección por malaria varía entre hábitats urbano – rural en el gorrión común. *Ecosistemas* 29(2):1977. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1977>

Los seres vivos desarrollan estrategias defensivas frente a diversas amenazas (parásitos, condiciones ambientales adversas o contaminantes) a las que están sometidos en sus entornos. Para hacer frente a estos factores de selección, las aves han desarrollado diferentes sistemas de protección como la glándula uropigial, que produce una secreción capaz de actuar como barrera defensiva físico-química frente a una gran diversidad de ectoparásitos, e impide la potencial transmisión de parásitos sanguíneos. Por lo tanto, esta secreción tiene un papel fundamental en el mantenimiento de la calidad y propiedades del plumaje de las aves. Sin embargo, aún hay poco conocimiento sobre las adaptaciones funcionales de esta glándula a diferentes ambientes. En este trabajo hemos analizado la variación del volumen de la glándula uropigial en relación al tipo de hábitat (rural vs. urbano) y a la infección por malaria en el gorrión común (*Passer domesticus*). Los resultados mostraron que, los gorrones de la población rural infectados por malaria presentaron el menor volumen uropigial. Además, encontramos que la relación positiva entre el volumen de la glándula uropigial y la condición corporal se mantiene independientemente del hábitat, el sexo o el estatus de infección (infectado o no infectado). Estos resultados ponen de manifiesto el importante papel que esta glándula juega en la adaptación de las aves a diferentes ambientes y en la condición corporal de las aves.

Palabras clave: ambiente rural y urbano; condición corporal; *Haemoproteus*; *Passer domesticus*; *Plasmodium*; secreción uropigial

Magallanes, S., García-Longoria, L., Muriel, J., de Lope, F., Marzal, A. 2020. Variation of uropygial gland volume and malaria infection between urban-rural environment in the house sparrow. *Ecosistemas* 29(2):1977. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1977>

All the organisms have developed defensive against different (parasites, harsh environmental conditions or contaminants) to which they should face in their environments. To deal with these selective factors, birds have developed defensive mechanisms such as the uropygial gland, which produces a secretion acting as a physico-chemical defensive barrier against a high diversity of ectoparasites and prevent the potential transmission of blood parasites. Therefore, this secretion plays a fundamental role on the feather resistance to abrasion. However, there is still little knowledge about the functional adaptations of this gland to different environments. Here, we analysed the variation in uropygial gland volume in relation to different habitats (rural vs. urban) and to malaria infection in house sparrows (*Passer domesticus*). Our results showed that rural sparrows infected with malaria had the lowest uropygial volume. Furthermore, we found a positive relationship between uropygial gland volume and body condition, regardless of habitat, sex or prevalence of infection (infected or uninfected). These findings highlight the important role of this gland in the avian body condition and on its adaptation to different environments.

Key words: body condition; *Haemoproteus*; *Passer domesticus*; *Plasmodium*; rural and urban environment; uropygial secretion

Introducción

Los parásitos extraen recursos de sus hospedadores, provocando efectos negativos en aspectos tan importantes como el crecimiento, la supervivencia y la reproducción (Price 1980; Wells et al. 2018). Puesto que estos organismos son ubicuos, abundantes y diversos (Schmid-Hempel 2011), los hospedadores han desarrollado mecanismos defensivos para evitar la infección o minimizar la pérdida de condición física una vez infectados. Entre otros, estos mecanismos incluyen la reducción de nutrientes esenciales para los microorganismos como el hierro, que es almacenado en el hígado y el bazo y retirado del torrente sanguíneo (Hart 1990), o el mantenimiento de una respuesta inmune adecuada (Wakelin 1996).

La glándula uropigial es una glándula exocrina exclusiva de las aves (Clark 2004) situada en la zona sinsacrocaudal en posición dorsal media, que produce una secreción oleosa que usan durante el acicalamiento (Jacob y Ziswiler 1982; Walther y Clayton 2005). Aunque las funciones de la secreción uropigial siguen siendo objeto de debate (Moreno-Rueda 2017), se ha propuesto que está involucrada en la elección de pareja (Hirao 2011), la protección de las plumas frente a la abrasión (Jacob y Ziswiler 1982), y en la lucha frente a microorganismos e insectos (Jacob y Ziswiler 1982; Moyer et al. 2003; Shawkey et al. 2003a), actuando así como una barrera defensiva de la piel y el plumaje en las aves (Shawkey, Beck, et al. 2003b; Møller et al. 2009; Ruiz-Rodríguez et al. 2009; Cziráj et al. 2013; Fülöp et al. 2016).

Debido a que la composición y el volumen producido por la secreción uropigial puede responder a diferentes presiones de selección (Haribal et al. 2005), es esperable que estos valores cambien con respecto al desarrollo vital y la ecología. Aunque son varios los estudios que han analizado los posibles factores que promueven las variaciones de tamaño de la glándula uropigial (ej. Møller, et al. 2010; Pap et al. 2010; Vincze et al. 2013; Jacob et al. 2014; Urvik et al. 2018; Møller y Laursen 2019), su conocimiento es aún limitado. Dado que el desarrollo de la glándula uropigial podría tener un alto coste energético (Piault et al. 2008; Pap et al. 2013; Moreno-Rueda 2015), solo aquellos individuos en óptimas condiciones podrían invertir más recursos en defensas antimicrobianas (ej. desarrollo de un mayor volumen de glándula uropigial). Siguiendo esta idea, Moreno-Rueda (2010) encontró una relación positiva entre el tamaño de la glándula y la condición corporal en individuos en cautividad de gorrión común.

Los hábitats urbanos son diferentes de los medios rurales, de modo que los animales deberían adaptarse para poder prosperar en estos nuevos ambientes (Seress y Liker 2015). Por ejemplo, la contaminación acústica antropogénica puede afectar a los sistemas de comunicación y al comportamiento de los animales (McLaughlin y Kunc 2013; Gill et al. 2014), lo cual podría tener un efecto directo sobre el éxito reproductor de las aves (Halfwerk et al. 2011; Schroeder et al. 2012). Además, los hábitats urbanos son fuente de múltiples contaminantes químicos que pueden afectar a la estructura y coloración de las plumas (Giraudeau et al. 2015), así como al propio mantenimiento del plumaje (Moyer et al. 2003). Se ha propuesto que la secreción uropigial puede estar influyendo en la comunicación visual mejorando la ornamentación del plumaje (López-Rull et al. 2010; Amat et al. 2011), lo que podría contrarrestar los efectos perjudiciales de los contaminantes urbanos en la comunicación visual, aumentando la durabilidad de las plumas. Además, los animales que viven en las ciudades pueden tener una mayor prevalencia de enfermedades que sus homólogos rurales (Bradley et al. 2008; Delgado-V. y French 2012). Por ejemplo, algunos estudios han demostrado que poblaciones de aves urbanas podrían presentar mayor prevalencia de parásitos sanguíneos que sus congéneres rurales (Chace et al. 2003; Burhans y Thompson 2006).

Uno de los grupos de parásitos sanguíneos más comunes en las aves son los haemosporidios. Estos parásitos intracelulares, en los que se engloban los géneros *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*, poseen un ciclo vital complejo con una fase asexual en el torrente sanguíneo de las aves y una fase sexual en el vector que lo transmite (Valkiūnas 2005). Diversos estudios han comprobado que estos parásitos reducen la condición corporal (Tomás et al. 2007; Asghar et al. 2011), el éxito reproductor (Merino et al. 2000; Marzal et al. 2005) y la supervivencia de las aves que parasitan (Marzal et al. 2016; Magallanes et al. 2017). Dado que los animales de zonas urbanas están más expuestos a nuevos microorganismos potencialmente patógenos (Martin y Boruta 2013), deberíamos esperar que las aves modifiquen la inversión en rasgos defensivos como la glándula uropigial cuando vivan en entornos con mayor riesgo de infección por patógenos.

Nuestro objetivo es determinar si el volumen de la glándula uropigial en el gorrión común *Passer domesticus* (en adelante, gorrión) podría estar relacionado con la condición corporal, el hábitat (urbano vs. rural) y la prevalencia de infección por malaria aviar. Nuestra hipótesis propone que el tamaño de la glándula uropigial varía entre hábitats, con glándulas de mayor volumen en los entornos urbanos, puesto que la secreción uropigial puede ayudar a los gorrones urbanos a enfrentarse a los contaminantes antropogénicos y/o la mayor presión de patógenos presentes en estos hábitats. Además, predecimos que aquellos gorrones con mejor condición corporal podrán desarrollar glándulas uropigiales más grandes que los gorrones en peor condición.

Materiales y métodos

Localidad de estudio y muestreo

El estudio se desarrolló durante los años 2014, 2015 y 2019, en la provincia de Badajoz. Los muestreos se llevaron a cabo en

dos ambientes, uno urbano, en dos parques del centro de la ciudad de Badajoz (38°53'N, 7°00'W) y otro rural, en una población de gorrones de una dehesa situada a 40 km de la ciudad de Badajoz (38°39'N, 7°13'W). Esta especie de ave paseriforme presenta una amplísima distribución por todo el territorio peninsular tanto en zonas rurales como urbanas siendo una de las especies más comunes en las ciudades (SEO/BirdLife 2013). Se capturaron un total de 271 individuos adultos de gorrión mediante redes japonesas. De los cuales 183 (80 hembras y 103 machos) eran rurales y 88 (34 hembras y 54 machos) urbanos. Cada individuo fue identificado individualmente con una anilla metálica alfanumérica, llevando a cabo la asignación de sexos mediante las indicaciones de Svensson et al. (2009). Cada ave fue pesada con una balanza de precisión 0,1g y se usó un calibre digital con precisión 0,01mm para medir la longitud del tarso. Con el tarso y el peso se calculó la masa corporal escalada, teniendo en cuenta el sexo para obtener una estimación más exacta de la condición corporal de los gorrones (Peig y Green 2009, 2010). Con el mismo calibre se midió la longitud, anchura y altura de la glándula uropigial para estimar su volumen (Galván y Sanz 2006; Møller et al. 2009). Cada medida de la glándula se repitió tres veces para poder estimar la repetitividad y calcular un valor promedio del volumen más preciso de dicha glándula (Moreno-Rueda 2014).

Por último, de cada individuo se extrajeron 70 µl de sangre mediante punción de la vena braquial. Estas muestras se conservaron en 500 µl de SET buffer (0.15 M NaCl, 0.05 Tris, 0.001 M EDTA, pH 8.0) a 4°C hasta el momento de la extracción del ADN.

Detección molecular de infección por parásitos sanguíneos

El ADN se extrajo de cada muestra sanguínea mediante el Kit de purificación de ADN GeneJET™ (Thermo Scientific Inc., reference #K0722). El ADN extraído y diluido a 25 ng/µl se analizó mediante PCR anidada usando los cebadores específicos Haemo NF1 - Haemo NR3 (PCR 1) y Haemo F - Haemo R2 (PCR 2) para la amplificación de los géneros de malaria aviar *Haemoproteus* y *Plasmodium* (Waldenström et al. 2004). En cada placa de PCR incluimos un control negativo cada ocho muestras y dos controles positivos por placa. La amplificación se evaluó usando 2.5 µl del producto final de la segunda PCR mediante electroforesis en gel de agarosa al 2%. Todas las muestras que mostraron signos de amplificación fueron secuenciadas (Bensch et al. 2000), y así corroborar los positivos encontrados.

Análisis estadísticos

Las diferencias en prevalencia de infección se analizaron empleando el test de la Chi-cuadrado. Se usó el test de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors) para determinar si los residuos del modelo y las variables continuas seguían una distribución normal. Para la estimación de la repetibilidad de las muestras tomadas del largo, ancho y alto de la glándula uropigial se empleó el paquete *rptR* (Nakagawa y Schielzeth 2010). El factor de inflación de la varianza para cuantificar la intensidad de la multicolinealidad de las variables usadas fue calculado según Fox y Weisberg (2018). Utilizamos el Modelo Lineal de efecto Mixto (LMM), con el paquete *lme4* (Bates et al. 2015), para analizar la relación entre el volumen de la glándula uropigial (variable dependiente) y el sexo (macho o hembra), el hábitat (rural o urbano), la prevalencia de infección (infectado o no infectado) y la masa corporal escalada (factores fijos). También se incluyó el año de captura como factor aleatorio.

Las variables continuas que no se ajustaron a una distribución normal fueron normalizada mediante una transformación logarítmica para que tanto la variable continua como los residuos del modelo presentaran una distribución normal (Test de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors): $N = 271$, $D < 0.047$, $P > 0.05$). Las medidas repetidas de la glándula uropigial mostraron una repetitividad muy alta ($R \geq 0.9$; $P < 0.001$, con 1000 permutaciones en el test). Ninguno de los factores usados en el LMM indicó una colinealidad elevada con todos los valores de Gvif comprendidos entre 1.0 y 4.2. Para el LMM, calculamos la "varianza explicada" marginal y condicional

(R^2) para los factores fijos y para los aleatorios, según Nakagawa y Schielzeth (2013), proporcionando así un valor absoluto para la bondad de ajuste de nuestros modelos.

Las figuras se realizaron mediante el paquete *ggplot2* (Wilkinson 2011). Todos los análisis fueron realizados con la versión de R 3.6.1. (R Development Core Team 2020).

Resultados

Se analizaron un total de 271 muestras procedentes de las dos poblaciones. La prevalencia de infección por haemosporidios fue significativamente superior en gorriones de la población urbana (38.64%) que en aquellos de la zona rural (17.49%) (Test de la Chi-cuadrado: $N = 271$; Chi-cuadrado = 14.42; $P < 0.001$).

El volumen de la glándula uropigial varió significativamente dependiendo del hábitat (urbano vs. rural), la prevalencia de infección (infectados vs. no infectados) y la masa corporal escalada (Tabla 1). De manera específica, la interacción entre hábitat e infección por malaria mostró un efecto significativo sobre el tamaño

de la glándula uropigial. En base a las comparaciones post-hoc entre los cuatro niveles que conforman la interacción entre el hábitat y el estado de infección (Tabla 2) observamos que el grupo de individuos infectados que procedían de ambientes rurales presentaron el menor volumen de glándula uropigial en comparación con los otros tres grupos. Es decir, dentro de la población rural, los individuos infectados tuvieron un menor volumen de glándula uropigial que los no infectados (Población rural; infectada: media \pm sd = 144.53 ± 27.77 ; no infectados: media \pm sd = 165.91 ± 37.95), mientras que esta relación con la prevalencia no se observó en la población urbana, la cual no presentó diferencias significativas de volumen con respecto a los individuos no infectados de la población rural (población urbana; infectados: media \pm sd = 177.55 ± 31.69 ; no infectados: media \pm sd = 176.67 ± 46.98) (Fig. 1). El volumen de la glándula uropigial estuvo también relacionado significativamente con la masa corporal escalada (Tabla 1; Fig. 2), siendo independiente del sexo (machos: media \pm sd = 168.77 ± 37.57 ; hembras: media \pm sd = 165.69 ± 40.43) (Tabla 1), y de las interacciones entre masa corporal y hábitat y entre masa corporal e infección (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados del MML que muestran los factores incluidos en los análisis. La variable dependiente es el volumen de la glándula uropigial y los factores fijos son la masa corporal escalada, el estado de infección por haemosporidios, el sexo y el tipo de hábitat. El año en que se tomó la muestra fue incluido como factor aleatorio. El tamaño de muestra es de 271 gorriones. Los contrastes significativos se indican en negrita.

Table 1. Results of LMM that show the factors included in the analysed. The dependent variable is uropygial gland volume and the factor are scaled body mass index, haemosporidian infection status, sex and habitat. The year that samples were collected it has included as a random factor. The sample size is 271 sparrows. The significative contrasts are shown in bold.

	Estimador	Estad. Error	t valor	P. Valor
(Intercept)	1.703	0.078	21.764	>0.001
Infección	0.070	0.017	4.061	>0.001
Hábitat	0.125	0.024	5.197	>0.001
Masa corporal escalada	0.015	0.001	5.868	>0.001
Sexo	-0.008	0.011	-0.771	0.441
Infección: Hábitat	-0.082	0.026	-3.105	0.002
Infección: Masa corporal escalada	0.010	0.007	1.335	0.183
Hábitat: Masa corporal escalada	0.005	0.006	-0.685	0.494
Sexo: Masa corporal escalada	0.004	0.005	0.869	0.385
R² (%)	23.79 (19.30)			

Tabla 2. Resultados de test post hoc ajustado a Tukey (con un coeficiente de confianza al 95%) donde se muestran el contraste entre la interacción entre la prevalencia de infección y el hábitat. El tamaño muestral es de 271 gorriones. Los contrastes significativos están en negrita.

Table 2. Result of Test post-Hoc adjusted to Tukey (at the 95% confidence level). Showing contrast between prevalence of infection and habitat. The sample size is 271 sparrows. The significant contrasts are in bold.

Contrastes	Estimador	SE	T. Ratio	P. valor
Infectado-Rural vs No Infectado-Rural	-0.070	0.017	-4.06	>0.001
Infectado-Rural vs Infectado-Urbano	-0.125	0.029	-4.286	>0.001
Infectado-Rural vs No Infectado-Urbano	-0.113	0.028	-3.952	0.005
No Infectado-Rural vs Infectado-Urbano	-0.054	0.026	-2.127	0.197
No Infectado-Rural vs No Infectado-Urbano	-0.043	0.025	-1.695	0.406
Infectado-Urbano vs No Infectado-Urbano	0.012	0.021	0.553	0.946

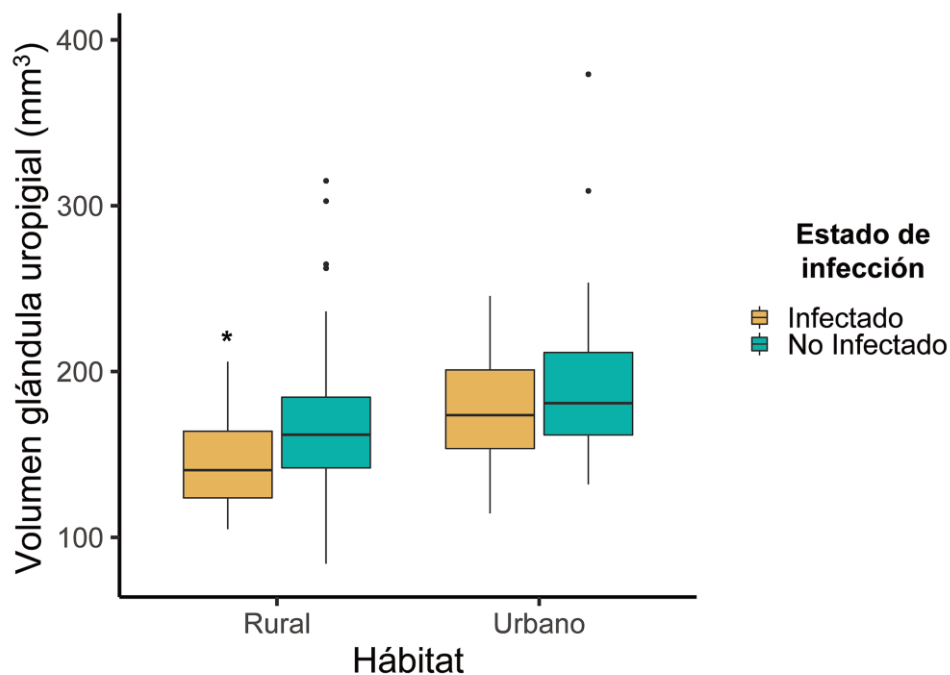


Figura 1. Diagrama de caja que muestra la interacción entre la prevalencia de infección y el hábitat con el volumen de la glándula uropigial. El asterisco sobre la caja indica diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los cuatro niveles en base a comparaciones post hoc. La línea interna de la caja indica la mediana del volumen de la glándula uropigial. El tamaño muestral es de 271 gorriónes.

Figure 1. Box plot showing volumes of uropygial gland for habitat with concern to malaria infection. The asterisk on box plot show significant differences ($P < 0.05$) between four levels, relying on post hoc test. The line in the box is the median of uropygial gland volume. The sample size is 271 sparrows.

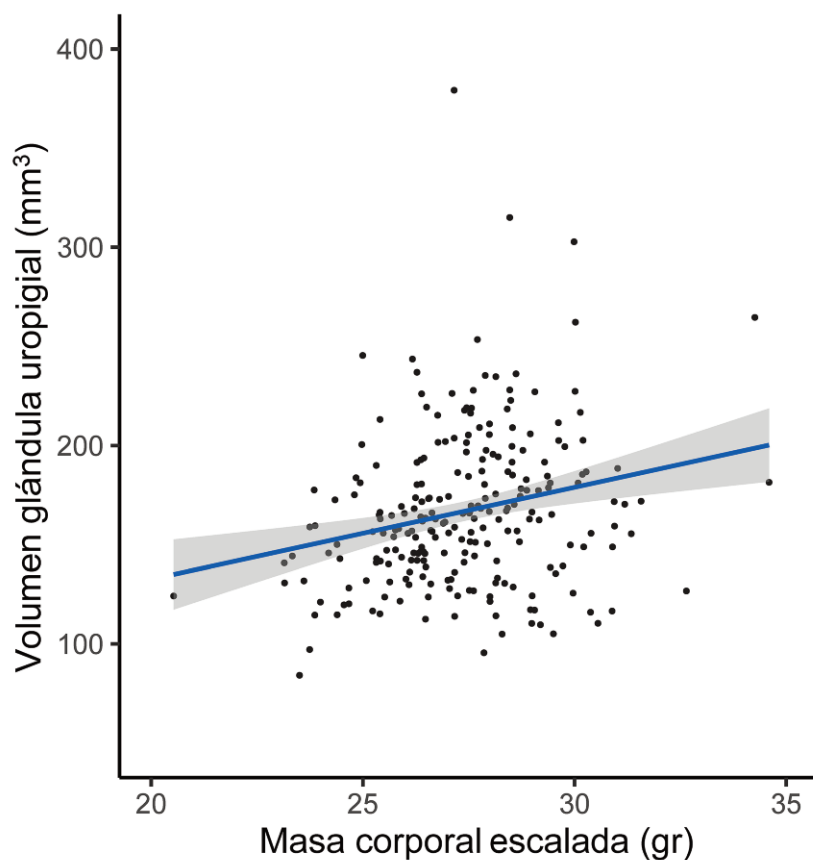


Figura 2. Diagrama de dispersión que muestra la relación entre el volumen de la glándula uropigial y la masa corporal escalada en el gorrión común. La línea corresponde a la pendiente entre estas dos variables. El sombreado gris es el error estándar al 95 % de nivel de confianza. El tamaño muestral es de 271 gorriónes.

Figure 2. Scatterplot showing the relationship between the volume of the uropygial gland and scaled body mass index. The line shows the slope between both variables. The grey shading shows standard error at the 95% confidence level. The sample size is 271 sparrows.

Discusión

En el presente trabajo hemos analizado la relación entre el volumen de la glándula uropigial con la infección por haemosporidios, el tipo de hábitat y la condición corporal en el gorrión común. Como resultados más destacables hemos encontrado que: (i) la interacción entre hábitat y estado de infección por malaria afecta al volumen de la glándula uropigial, siendo éste menor en gorrones infectados del área rural, y que (ii) la condición corporal es un factor fuertemente correlacionado con el volumen de la glándula uropigial independientemente del sexo, infección o hábitat de las aves.

Nuestros resultados muestran que los gorrones de la población rural que están infectados por malaria tenían un menor volumen uropigial. Hasta donde nosotros sabemos no se conocen trabajos previos en los que se estudien las variaciones intraespecíficas en el volumen de la glándula uropigial entre poblaciones de aves rurales y urbanas. Proponemos varias hipótesis para explicar estos resultados. Primero, las aves urbanas han desarrollado una amplia variedad de rasgos para la defensa del territorio y la atracción de parejas, como son las señales visuales y acústicas (Wells y Henry 1998; Irwin 2000). Dado que los ruidos antropogénicos son uno de los mayores contaminantes para las aves que viven en hábitats urbanos (Fuller et al. 2007; Brumm y Zollinger 2011; Halfwerk et al. 2011), el enmascaramiento de las señales acústicas por el ruido podría tener consecuencias negativas en la selección inter- e intra-sexual (Huet des Aunay et al. 2013; McMullen et al. 2014). Por lo tanto, las aves podrían utilizar más otros canales de comunicación para hacer frente al ruido acústico (Brumm y Slabbekoorn 2005; Partan 2013). Considerando que la glándula uropigial pueda afectar a los procesos de elección de pareja y la competencia intrasexual (Moreno-Rueda 2010; Hirao 2011; Amo et al. 2012), las aves que viven en ambientes ruidosos (ej. hábitats urbanos) deberían tener un mayor volumen de glándula uropigial para contrarrestar así los efectos negativos del hábitat urbano en la comunicación entre los gorrones. En segundo lugar, el uso de combustibles por parte de los hogares, los vehículos y la industria provocan que los hábitats urbanos tengan niveles más altos de metales pesados que podrían afectar negativamente a la deposición de melanina en el plumaje de las aves (Giraudeau et al. 2015), un pigmento involucrado en la durabilidad de las plumas (Lindgren et al. 2015). Si tenemos en cuenta que la secreción uropigial es importante para la prevención del mantenimiento estructural del plumaje (Moyer et al. 2003), un mayor volumen de la glándula uropigial en los gorrones de las ciudades podría ayudarles a contrarrestar los efectos de la degradación de las plumas en estas zonas más contaminadas.

Además, en los últimos siglos el gorrión común ha colonizado con gran éxito áreas altamente urbanizadas en todo el mundo (Anderson 2006). Debido a que los entornos urbanos tienen presiones selectivas diferentes a las de los hábitats silvestres, como puede ser una mayor carga de patógenos (Burhans y Thompson 2006; Bradley y Altizer 2007), los gorrones con mayor volumen de glándula uropigial pueden haber sido seleccionados durante la colonización de entornos con mayor carga de parásitos (Marzal et al. 2018), como serían los entornos urbanos. De forma alternativa al proceso de selección descrito anteriormente, las diferencias encontradas en el volumen de glándula uropigial en los gorrones de la población urbana podría ser una respuesta plástica ante una mayor presión de patógenos. Así, podríamos esperar que los gorrones modifiquen su inversión en rasgos defensivos (ej. la glándula uropigial) en relación con las presiones microbianas a las que se enfrentan en la ciudad. Siguiendo esta idea, Jacob et al. (2014) han demostrado que los machos de carbonero común *Parus major* modificaron el tamaño de su glándula cuando se les expuso a mayores densidades bacterianas en las plumas, proporcionando así las primeras evidencias experimentales del papel que juega el entorno microbiano en la inversión que las aves hacen en el desarrollo de la glándula uropigial.

Si tenemos en cuenta que los recursos en los medios naturales pueden ser más limitados y costosos de obtener (Schoech et al. 2004), nos llevaría a pensar que los gorrones rurales infectados no podrían estar invirtiendo tantos recursos en mecanismos de de-

fensa como sus congéneres urbanos. Además, los gorrones rurales con glándulas pequeñas pueden estar sometidos a una mayor presión por parte de los depredadores (Gering y Blair 1999; Møller et al. 2010b), lo que aun dificultaría más la búsqueda de alimento y sus recursos se verían más limitados. Por último, los patógenos pueden extraer recursos del hospedador limitando de esta manera los que podrían estar destinando a otras funciones vitales (Wells et al. 2018). Esto, sumado a una disponibilidad irregular de recursos en los medios rurales (Rodewald y Shustack 2008; Tryjanowski et al. 2015), puede estar limitando los recursos destinados al desarrollo de mecanismos defensivos en aves infectadas por malaria (ej. volúmenes de glándulas más pequeñas). Esto explicaría por qué los gorrones de las poblaciones rurales infectados por haemosporidios presentan un menor volumen de glándula uropigial.

No son muchos los estudios en los que se ha visto que el volumen de la glándula uropigial está correlacionada con la condición corporal. Moreno-Rueda (2010) encontró que el tamaño de la glándula uropigial estaba positivamente correlacionada con la condición corporal en poblaciones de gorrión común en cautividad. Nuestros resultados muestran que, el volumen de la glándula uropigial presenta una relación positiva con la masa corporal escalada en este mismo passeriforme, lo que podría explicarse mediante dos alternativas. En primer lugar, dada la extracción de recursos y el gasto energético que imponen directamente los microorganismos a sus hospedadores (Booth et al. 1993; Delahay et al. 1995; Nilsson 2003), el mayor volumen de la glándula que favoreciera una reducción en la carga de microorganismos podría ser una de las causas de una mejor condición corporal. Así, los hospedadores con mejores defensas frente a microorganismos (ej. mayor glándula uropigial) verían reducida la explotación de sus recursos a causa de los microorganismos y, por lo tanto, podrían ser capaces de asignar más recursos a la condición corporal.

De forma alternativa, una mejor condición corporal podría favorecer un mayor desarrollo del volumen de la glándula uropigial. Debido a que el desarrollo de la glándula uropigial es costoso (Pialut et al. 2008; Pap et al. 2013), podría existir una compensación entre el tamaño de la glándula uropigial y otras funciones que requieren energía. Así pues, sólo los individuos en condiciones óptimas deberían poder invertir abundantes recursos en la defensa antimicrobiana (es decir, desarrollar glándulas uropigiales más grandes). De acuerdo con esta última hipótesis, Moreno-Rueda (2015) probó experimentalmente en gorrones comunes que la inoculación de un antígeno (LPS) redujo el volumen de la glándula uropigial. Sin embargo, el efecto del tratamiento experimental se limitó a las aves con baja masa corporal, lo que sugiere un compromiso dependiente de la masa entre la respuesta inmune y el tamaño de la glándula uropigial.

Nuestros resultados también han mostrado que los gorrones urbanos presentan una mayor prevalencia de infección por haemosporidios que sus congéneres rurales. Varios estudios han mostrado que las zonas urbanizadas presentan mayores niveles de estresores contaminantes atmosféricos y acústicos (McLaughlin y Kunc 2013; Gill et al. 2014). Bradley y Altizer (2007) mostraron que el estrés asociado a la vida en zonas urbanizadas podía afectar a la susceptibilidad de los hospedadores a la infección por patógenos. Este hallazgo, unido, a la aglomeración de las aves en los pocos espacios verdes presentes en las ciudades, pueden estar facilitando la transmisión de los parásitos entre ellas (Delgado-V. y French 2012), creando así el entorno ideal para que la prevalencia de infección aumente en los entornos urbanos.

Por último, el sexo no mostró efectos significativos sobre el volumen de la secreción uropigial. Moreno-Rueda (2010) inicialmente no encontró diferencias significativas entre sexos. Recientemente, Møller y Laursen (2019) encontraron que el volumen uropigial está positivamente relacionado con la condición corporal en machos, pero no en hembras. En cualquier caso, son necesarios más estudios para poder determinar si el sexo puede afectar a la glándula más allá del efecto producido por el dimorfismo de tamaño entre los géneros, efecto que en este estudio está corregido por la masa corporal escalada.

Conclusiones

Nuestros resultados muestran que las defensas frente a patógenos están condicionadas por la condición corporal, la infección por malaria y el hábitat en el que viven en las aves. La limitación puntual al acceso a nutrientes, la mayor presión por los depredadores o unas condiciones climáticas más extremas presentes en los medios naturales, pueden impedir que los gorriones del hábitat rural infectados puedan mantener el gasto energético que supone combatir contra una infección e invertir recursos suficientes para el desarrollo de la glándula uropigial. Es importante señalar que las conclusiones de este estudio están limitadas debido a que solo se pudo hacer esta comparativa entre dos poblaciones, es necesario ampliar el número de réplicas para poder llegar a conclusiones más robustas.

Agradecimientos

Este artículo ha sido financiado por el proyecto del Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2015-64650P) y la Junta de Extremadura (IB16121). LGL fue beneficiaria de una beca postdoctoral de la Junta de Extremadura (PO17024). Agradecemos la colaboración de Fran Oficialdegui, Yolanda Refoyo y Carlos Mora en la toma de muestras y análisis de las muestras. Los autores declaran que ellos no tienen conflicto de interés. Todas las capturas y manejo de las aves cumplen con la normativa y los permisos vigentes en España.

Referencias

- Amat, J.A., Rendón, M.A., Garrido-Fernández, J., Garrido, A., Rendón-Martos, M., Pérez-Gálvez, A. 2011. Greater flamingos *Phoenicopterus roseus* use uropygial secretions as make-up. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 665-673.
- Amo, L., Avilés, J.M., Parejo, D., Peña, A., Rodríguez, J., Tomás, G. 2012. Sex recognition by odour and variation in the uropygial gland secretion in starlings. *The Journal of Animal Ecology* 81: 605-613.
- Anderson, T. 2006. *Biology of the ubiquitous house sparrow: from genes to populations*. Oxford Uni. Oxford.
- Asghar, M., Hasselquist, D., Bensch, S. 2011. Are chronic avian haemosporean infections costly in wild birds? *Journal of Avian Biology* 42: 530-537.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M., Walker, S.C. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1-48.
- Bensch, S., Stjernman, M., Hasselquist, D., Ostman, O., Hansson, B., Westerdahl, H., Pinheiro, R.T. 2000. Host specificity in avian blood parasites: a study of *Plasmodium* and *Haemoproteus* mitochondrial DNA amplified from birds. *Proceedings Biological Sciences* 267: 1583-1589.
- Booth, D.T., Clayton, D.H., Block, B.A. 1993. Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proceedings Biological Sciences* 253: 125-129.
- Bradley, C.A., Altizer, S. 2007. Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 95-102.
- Bradley, C.A., Gibbs, S.E.J., Altizer, S. 2008. Urban land use predicts west Nile virus exposure in songbirds. *Ecological Applications* 18: 1083-1092.
- Brumm, H., Slabbekoorn, H. 2005. Acoustic Communication in Noise. *Advances in the Study of Behavior* 35: 151-209.
- Brumm, H., Zollinger, S.A. 2011. The evolution of the Lombard effect: 100 years of psychoacoustic research. *Behaviour* 148: 1173-1198.
- Burhans, D.E., Thompson, F.R. 2006. Songbird abundance and parasitism differ between urban and rural shrublands. *Ecological Applications* 16: 394-405.
- Chace, J.F., Walsh, J.J., Cruz, A., Prather, J.W., Swanson, H.M. 2003. Spatial and temporal activity patterns of the brood parasitic brown-headed cowbird at an urban/wildland interface. *Landscape and Urban Planning* 64: 179-190.
- Clark, G.A.J. 2004. Form and function: the external bird. En: Podulka, S., Rohrbaugh, R.W.J., Bonney, R. (eds.), *Handbook of bird biology*, pp. 3:1-3:70. Cornell Lab of Ornithology in association with Princeton University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Czirják, G.Á., Pap, P.L., Vágási, C.I., Giraudeau, M., Mureşan, C., Mirleau, P., Heeb, P. 2013. Preen gland removal increases plumage bacterial load but not that of feather-degrading bacteria. *Naturwissenschaften* 100: 145-151.
- Delahay, R.J., Speakman, J.R., Moss, R. 1995. The energetic consequences of parasitism: Effects of a developing infection of *Trichostrongylus tenuis* (Nematoda) on red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) energy balance, body weight and condition. *Parasitology* 110: 473-482.
- Delgado-V., C.A., French, K. 2012. Parasite-bird interactions in urban areas: Current evidence and emerging questions. *Landscape and Urban Planning* 105: 5-14.
- Fox, J., Weisberg, S. 2018. *An R Companion to Applied Regression*. Third Edit. Sage, Reino Unido.
- Fuller, R.A., Warren, P.H., Gaston, K.J. 2007. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters* 3: 368-370.
- Fülöp, A., Czirják, G.Á., Pap, P.L., Vágási, C.I. 2016. Feather-degrading bacteria, uropygial gland size and feather quality in House Sparrows *Passer domesticus*. *Ibis* 158: 362-370.
- Galván, I., Sanz, J.J. 2006. Feather mite abundance increases with uropygial gland size and plumage yellowness in Great Tits *Parus major*. *Ibis* 148: 687-697.
- Gering, J.C., Blair, R.B. 1999. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography* 22: 532-541.
- Gill, S.A., Job, J.R., Myers, K., Naghshineh, K., Vonnhof, M.J. 2014. Toward a broader characterization of anthropogenic noise and its effects on wildlife. *Behavioral Ecology* 26: 328-333.
- Giraudeau, M., Mateos-Gonzalez, F., Cotín, J., Pagani-Núñez, E., Torné-Noguera, A., Senar, J.C. 2015. Metal exposure influences the melanin and carotenoid-based colorations in great tits. *The Science of the Total Environment* 532: 512-516.
- Halfwerk, W., Holleman, L.J.M., Lessells, C.M., Slabbekoorn, H. 2011. Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology* 48: 210-219.
- Haribal, M., Dhondt, A.A., Rosane, D., Rodríguez, E. 2005. Chemistry of preen gland secretions of passerines: different pathways to same goal? why? *Chemoecology* 15: 251-260.
- Hart, B. 1990. Behavioral adaptations to pathogens and parasites: Five strategies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 14: 273-294.
- Hirao, A. 2011. The possible role of the uropygial gland on mate choice in domestic chicken. *International Journal of Zoology* 2011: 5.
- Huet des Aunay, G., Slabbekoorn, H., Nagle, L., Passas, F., Nicolas, P., Draganoiu, T.I. 2013. Urban noise undermines female sexual preferences for low-frequency songs in domestic canaries. *Animal Behaviour* 87: 67-75.
- Irwin, D.E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution* 54: 998-1010.
- Jacob, J., Ziswiler, V. 1982. The uropygial gland. En: Farner, D. S., King, J. R. (eds.), *Avian biology. Vol VI.*, pp. 199-324. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Jacob, S., Immer, A., Leclaire, S., Parthuisot, N., Ducamp, C., Espinasse, G., Heeb, P. 2014. Uropygial gland size and composition varies according to experimentally modified microbiome in Great tits. *BMC Evolutionary Biology* 14: 134.
- Lindgren, J., Moyer, A., Schweitzer, M.H., Sjövall, P., Uvdal, P., Nilsson, D.E., Heimdal, J. et al. 2015. Interpreting melanin-based coloration through deep time: A critical review. *Proceedings Biological Sciences* 282: 20150614.
- López-Rull, I., Pagán, I., García, C.M. 2010. Cosmetic enhancement of signal coloration: Experimental evidence in the house finch. *Behavioral Ecology* 21: 781-787.
- Magallanes, S., García-Longoria, L., López-Calderón, C., Reviriego, M., de Lope, F., Møller, A.P., Marzal, A. 2017. Uropygial gland volume and malaria infection are related to survival in migratory house martins. *Journal of Avian Biology* 48: 1355-1359.
- Martin, L.B., Boruta, M. 2013. The impacts of urbanization on avian disease transmission and emergence. En: Gill, D., Brumm, H. (eds.), *Avian urban ecology: behavioural and physiological adaptations*, pp. 116-128. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Marzal, A., de Lope, F., Navarro, C., Møller, A.P. 2005. Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia* 142: 541-545.

- Marzal, A., Balbontin, J., Reviriego, M., Garcia-Longoria, L., Relingue, C., Hermosell, I.G., Magallanes, S. et al. 2016. A longitudinal study of age-related changes in Haemoproteus infection in a passerine bird. *Oikos* 125: 1092-1099.
- Marzal, A., Möller, A.P., Espinoza, K., Morales, S., Luján-Vega, C., Cárdenas-Callirgos, J.M., Mendo, L. et al. 2018. Variation in malaria infection and immune defence in invasive and endemic house sparrows. *Animal Conservation* 21: 505-514.
- McLaughlin, K.E., Kunc, H.P. 2013. Experimentally increased noise levels change spatial and singing behaviour. *Biological Letters* 9: 21-25.
- McMullen, H., Schmidt, R., Kunc, H.P. 2014. Anthropogenic noise affects vocal interactions. *Behavioural Processes* 103: 125-128.
- Merino, S., Moreno, J., Sanz, J.J., Arriero, E. 2000. Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits (*Parus caeruleus*). *Proceedings Biological Sciences* 267: 2507-2510.
- Møller, A.P., Laursen, K. 2019. Function of the uropygial gland in eiders (*Somateria mollissima*). *Avian Research* 10: 24.
- Møller, A.P., Czirjak, G.Á., Heeb, P. 2009. Feather micro-organisms and uropygial antimicrobial defences in a colonial passerine bird. *Functional Ecology* 23: 1097-1102.
- Møller, A.P., Erritzøe, J., Rózsa, L. 2010a. Ectoparasites, uropygial glands and hatching success in birds. *Oecologia* 163: 303-311.
- Møller, A.P., Erritzøe, J., Tøttrup Nielsen, J. 2010b. Predators and microorganisms of prey: goshawks prefer prey with small uropygial glands. *Functional Ecology* 24: 608-613.
- Moreno-Rueda, G. 2010. Uropygial gland size correlates with feather holes, body condition and wingbar size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology* 41: 229-236.
- Moreno-Rueda, G. 2014. Uropygial gland size, feather holes and moult performance in the House Sparrow *Passer domesticus*. *Ibis* 156: 457-460.
- Moreno-Rueda, G. 2015. Body-mass-dependent trade-off between immune response and uropygial gland size in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology* 46: 40-45.
- Moreno-Rueda, G. 2017. Preen oil and bird fitness: a critical review of the evidence. *Biological Reviews* 92: 2131-2143.
- Moyer, B., Rock, A.N., Clayton, D.H. 2003. Experimental test of the importance of preen oil in Rock Doves (*Columba livia*). *The Auk* 120: 490-496.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: A practical guide for biologists. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 85: 935-956.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 133-142.
- Nilsson, J.-A. 2003. Ectoparasitism in marsh tits: costs and functional explanations. *Behavioral Ecology* 14: 175-181.
- Pap, P.L., Vágási, C.I., Osváth, G., Mureşan, C., Barta, Z. 2010. Seasonality in the uropygial gland size and feather mite abundance in house sparrows *Passer domesticus*: natural covariation and an experiment. *Journal of Avian Biology* 41: 653-661.
- Pap, P.L., Vágási, C.I., Bárbos, L., Marton, A. 2013. Chronic coccidian infestation compromises flight feather quality in house sparrows *Passer domesticus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 414-428.
- Partan, S.R. 2013. Ten unanswered questions in multimodal communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67: 1523-1539.
- Peig, J., Green, A.J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: The scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118: 1883-1891.
- Peig, J., Green, A.J. 2010. The paradigm of body condition: A critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24: 1323-1332.
- Piault, R., Gasparini, J., Bize, P., Paulet, M., McGraw, K.J., Roulin, A. 2008. Experimental support for the makeup hypothesis in nestling tawny owls (*Strix aluco*). *Behavioral Ecology* 19: 703-709.
- Price, P.W. 1980. *Evolutionary Biology Of Parasites*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Estados Unidos.
- R Development Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.r-project.org/> [Consultado 20 de marzo de 2020].
- Rodewald, A.D., Shustack, D.P. 2008. Consumer resource matching in urbanizing landscapes: Are synanthropic species over-matching? *Ecology* 89: 515-521.
- Ruiz-Rodríguez, M., Valdivia, E., Soler, J.J., Martín-Vivaldi, M., Martín-Platero, A.M., Martínez-Bueno, M. 2009. Symbiotic bacteria living in the hoopoe's uropygial gland prevent feather degradation. *The Journal of Experimental Biology* 212: 3621-3626.
- Schmid-Hempel, P. 2011. *Evolutionary parasitology: The integrated study of infections, immunology, ecology and genetics*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Schoech, S.J., Bowman, R., Reynolds, S.J. 2004. Food supplementation and possible mechanisms underlying early breeding in the Florida Scrub-Jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Hormones and Behavior* 46: 565-573.
- Schroeder, J., Nakagawa, S., Cleasby, I.R., Burke, T. 2012. Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS ONE* 7: e39200.
- SEO/BirdLife 2012. Atlas de las aves en invierno en España 2007-2010. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente-SEO/BirdLife. Madrid, España. Disponible en: https://www.miteco.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/atlas_aves_invierno_tcm30-198034.pdf
- Seress, G., Liker, A. 2015. Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 61: 373-408.
- Shawkey, M.D., Beck, M.L., Hill, G.E. 2003b. Use of a gel documentation system to measure feather growth bars. *Journal of Field Ornithology* 74: 125-128.
- Shawkey, M.D., Pillai, S.R., Hill, G.E. 2003a. Chemical warfare? Effects of uropygial oil on feather-degrading bacteria. *Journal of Avian Biology* 34: 345-349.
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D. 2009. *Guía de aves: España, Europa y región mediterránea*. Ediciones Omega, S.L., Madrid, España.
- Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., Morales, J. 2007. Consequences of nest reuse for parasite burden and female health and condition in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour* 73: 805-814.
- Tryjanowski, P., Skórka, P., Sparks, T.H., Biaduń, W., Brauze, T., Hetmański, T., Martyka, R. et al 2015. *Environmental Science and Pollution Research* 22: 15097-15103.
- Urvik, J., Rattiste, K., Hörak, P., Meitern, R., Sepp, T. 2018. Uropygial gland size: a marker of phenotypic quality that shows no senescence in a long-lived seabird. *Biogerontology* 20:141-148.
- Valkiūnas, G. 2005. *Avian malaria parasites and other Haemosporidia*. Boca Raton. CRC Press, Boca Ratón, FL, Estados Unidos.
- Vincze, O., Vágási, C.I., Kovács, I., Galván, I., Pap, P.L. 2013. Sources of variation in uropygial gland size in European birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 543-563.
- Wakelin, D. 1996. *Immunity to parasites: how parasitic infections are controlled*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Waldenström, J., Bensch, S., Hasselquist, D., Ostman, O. 2004. A new nested polymerase chain reaction method very efficient in detecting *Plasmodium* and *Haemoproteus* infections from avian blood. *The Journal of Parasitology* 90: 191-194.
- Walther, B.A., Clayton, D.H. 2005. Elaborate ornaments are costly to maintain: evidence for high maintenance handicaps. *Behavioral Ecology* 16: 89-95.
- Wells, M.M., Henry, C.S. 1998. Songs, reproductive isolation, and speciation in cryptic species of insects: A case study using green lacewings. En: Howard, D.J., Berlocher, S.H. (eds.), *Endless forms: Species and speciation*, pp. 217-233. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Wells, K., Gibson, D.I., Clark, N.J., Ribas, A., Morand, S., McCallum, H.I. 2018. Global spread of helminth parasites at the human-domestic animal-wildlife interface. *Global Change Biology* 24: 3254-3265.
- Wilkinson, L. 2011. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis by WICKHAM, H. *Biometrics* 67: 678-679.