

Tesis de Posgrado

Evolución del plumaje y el canto en las palomas americanas (Aves: Columbiformes)

Mahler, Bettina

2003

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Mahler, Bettina. (2003). Evolución del plumaje y el canto en las palomas americanas (Aves: Columbiformes). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3686_Mahler.pdf

Cita tipo Chicago:

Mahler, Bettina. "Evolución del plumaje y el canto en las palomas americanas (Aves: Columbiformes)". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2003. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3686_Mahler.pdf

EXACTAS UBA

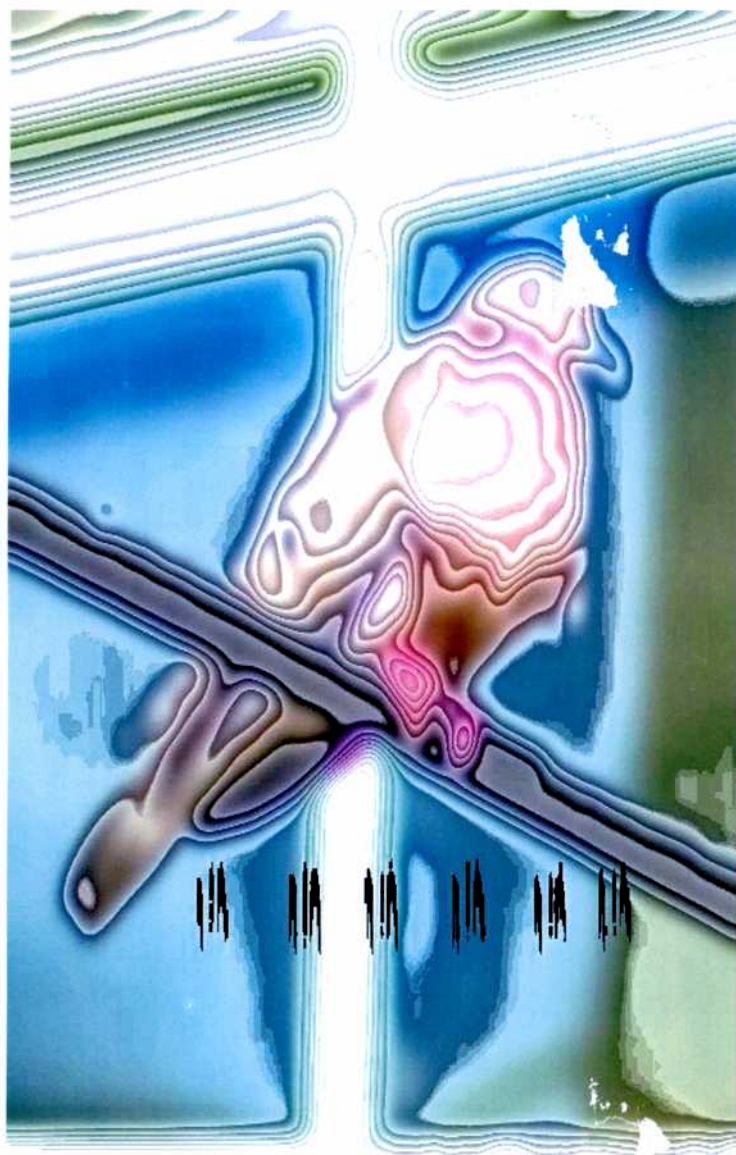
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

**Evolución del plumaje y el canto
en las palomas americanas (Aves:Columbiformes)**



Autor:
Bettina Mahler
Director:
Pablo L. Tubaro

**Tesis presentada para optar al Título de Doctor
en Ciencias Biológicas**

2003

№3686

Evolución del plumaje y el canto en las palomas americanas (Aves:Columbiformes)

Resumen

En el presente trabajo se estudió el patrón evolutivo de la coloración del plumaje y de la estructura del canto en las palomas americanas, el grado de correlación filogenética que presentan estos caracteres y las fuerzas selectivas que los han modificado.

Los resultados obtenidos mostraron que en este grupo el grado de correlación filogenética difiere para los caracteres de plumaje y de canto, mostrando los primeros una mayor congruencia con la filogenia que los segundos. Esto sería consecuencia de los diferentes factores de selección actuando en cada caso. La coloración del plumaje se ve afectada por factores tanto de selección sexual como de selección natural. En primer lugar, se encontró que en al menos una especie, la torcacita *Columbina picui*, existen diferencias sexuales en la coloración del plumaje que no son percibidas por los humanos, ya que incluyen diferencias en el rango ultravioleta de la luz, un espectro que no es captado por los receptores del ojo humano. Además de que los machos presentaron un plumaje más brillante que las hembras, mostraron un mayor componente de luz ultravioleta en la coloración de varias regiones del plumaje que son exhibidas en contextos reproductivos. El hecho de que el plumaje pueda estar siendo modificado por un proceso de selección sexual fue confirmado por un análisis comparativo, que mostró que especies más dicromáticas presentan un brillo mayor en el plumaje que posee coloración melánica y estructural, indicando que un mecanismo de selección sexual está originando un aumento en el brillo del plumaje. También se encontraron evidencias que sugieren que el color de las plumas está siendo seleccionado para maximizar el contraste con el ambiente, lo cual lo haría más eficaz como señal de comunicación. Las especies que habitan ambientes más cerrados mostraron tener plumajes con un importante componente de reflexión en longitudes de onda más largas, que presentan el mayor contraste con la vegetación circundante, mientras que especies que habitan en ambientes abiertos mostraron tener plumajes negros o blancos, que son los más conspicuos en estos ambientes. Asimismo, se estudió si las modificaciones presentes en las plumas primarias están ligadas a la emisión de sonidos mecánicos, como zumbidos o silbidos, que se han descrito para algunas especies de palomas. Se encontró que la emisión de sonidos mecánicos es independiente de la presencia de la modificación en las plumas primarias y que esta modificación probablemente se haya originado por algún otro proceso de selección.

Por otro lado, se encontró que los cantos son diferencialmente variables en sus parámetros, siendo los parámetros de frecuencia menos variables que los parámetros temporales y estructurales. Esto probablemente sea una consecuencia del grado de dependencia con la morfología, ya que las frecuencias acústicas que pueden ser emitidas dependen fuertemente de la estructura del órgano fonador, mientras que los parámetros temporales y estructurales tienen una plasticidad mayor, dado que su variación depende de factores fisiológicos y comportamentales. También se encontró que los parámetros vocales que varían entre las especies son diferentes para los distintos grupos de palomas americanas y que no todos muestran las mismas respuestas a los factores de selección natural y selección sexual. Para uno de los grupos estudiados se encontraron evidencias que sugieren un efecto del ambiente sobre la duración de los cantos y de algún mecanismo de selección sexual sobre la complejidad de los mismos.

Song and plumage evolution in American pigeons and doves (Aves:Columbiformes)

Abstract

The aim of this study was to analyze the evolutionary patterns of plumage coloration and song structure in American pigeons and doves, the phylogenetic correlation of these characters and the selective forces that have modified them along evolution.

The results showed that phylogenetic correlation differs for plumage and song characters in this group, being the former more congruent with phylogeny than the latter. This could be a consequence of the different selective pressures acting in each case. Plumage coloration showed to be influenced by sexual selection, as well as by natural selection. In the Picui Dove *Columbina picui*, differences in plumage coloration including the ultraviolet range of the light spectrum were present between the sexes. This part of the spectrum cannot be perceived by the human eye, but seems to be important in this species, as males showed a greater component of these wavelengths than females in the plumage regions exhibited during courtship displays. Males were also overall brighter than females. The indication that a sexual selection process may influence plumage color was confirmed in a comparative study that showed that more sexually dichromatic species had brighter melanic and structural plumage, suggesting that sexual selection is leading to increased plumage brightness. Evidences of natural selection acting on plumage color were also found. Colors that maximize contrast with the surrounding background are selected in this group. This increases the efficiency of plumage color as a communication signal, as it is easier to be detected by the receiver. Species inhabiting closed habitats showed plumage colors with a strong component in the long wavelengths, which are the most contrasting with dense vegetation. Species inhabiting open habitats, on the contrary, showed black and white plumage colors, which are the most conspicuous in these habitats. On the other hand, the association of feather modifications with mechanical sounds was analyzed. No association was found between both characters, suggesting that a different factor is selecting for feather modifications.

Song structure was differentially variable depending on the vocal parameters studied, being the frequency parameters less variable than temporal or structural ones. This is probably a consequence of the dependence of acoustic frequencies on syringeal morphology, in contrast to temporal or structural characters of the song that are more plastic and change with physiology or behaviour. Song characters showed to vary in a different way in the three groups of American doves and showed to respond differently to natural and sexual selection pressures. A relation of habitat with song duration and of sexual selection with song complexity was found in one of the groups.

Agradecimientos

Son muchas las personas que me han apoyado y acompañado durante estos años y quiero agradecerles a todas ellas el haber estado allí aportando su granito de arena para la culminación de esta etapa.

En primer lugar deseo agradecer a mi director Pablo L. Tubaro por todo su apoyo a lo largo de estos años y por haberme enseñado a poner las prioridades de forma indicada como para siempre lograr los objetivos propuestos. También quisiera agradecer a mis compañeros de trabajo, Darío y Cecilia, por hacer que sea un placer ir a trabajar cada día y por ser no sólo excelentes colegas, sino excelentes amigos. Al Dr. Navas y a Giovanna Crispo por habernos incorporado con tanta calidez a la Sección Ornitología del MACN. A todos mis amigos "colegas" por las enriquecedoras charlas, que me han ayudado en infinidad de ocasiones a mejorar el trabajo desarrollado, y por su invaluable amistad, que hizo que estos años fueran inolvidables. Muchas gracias Ceci, Isa, Lula, Mari, Pauli, Rami, Regi, Rodri, Romi, Seba, Sebi y Vero! Por supuesto a mi familia, que siempre estuvo allí acompañándome y dándome ánimo para seguir adelante. También quiero agradecer a numerosos colegas, que de una u otra forma han aportado a mi trabajo (B. Kempnaers, R. Straneck, G. Palacios, S. Bertelli, L. Cappozzo, A. L. Porzecanski, K. Foerster, A. Poesel, N. Giannini, J. Endler, K. P. Johnson, D. Gil).

Además quisiera agradecer a CONICET por haber financiado esta carrera, y al DAAD, al AMNH, a TWAS y a Fundación Antorchas por haber financiado mis estancias en el extranjero que enriquecieron infinitamente mi carrera científica.

Y para concluir, quiero dedicar esta tesis a mi marido, Cris, que siempre supo apoyarme, darme aliento, contenerme y entenderme cuando lo necesité. Muchas gracias por acompañarme siempre...

ÍNDICE

Resumen / Abstract

Capítulo 1: Introducción	1
1.1. Grupo de estudio	1
1.1.1. Sistemática	1
1.1.2. Señales de Comunicación	4
1.2. Evolución de las señales de comunicación	7
1.3. Correlación filogenética de las señales	9
1.4. Objetivos generales	10

Capítulo 2: Determinación objetiva del dicromatismo sexual en el plumaje de la torcacita (<i>Columbina picui</i>)	12
2.1. Introducción	12
2.2. Materiales y métodos	14
2.2.1. Recolección de datos	14
2.2.2. Análisis Estadístico	15
2.3. Resultados	16
2.4. Discusión	19

Capítulo 3: Evolución de la coloración del plumaje en las palomas 22

3.1. Introducción	22
3.2. Materiales y métodos	26
3.2.1. Recolección de datos	26
3.2.2. Análisis estadístico	28
Validez de los valores de brillo	28
Métodos comparativos filogenéticos	30
Método de contrastes independientes	31
Método de estados contingentes	33
3.3. Resultados	33
3.3.1. Selección sexual	33
3.3.2. Selección natural: riesgo de predación	39
3.3.3. Selección natural: influencia del ambiente	40
3.3.4. Selección social	40
3.3.5. El plumaje como refuerzo de la barrera reproductiva	40
3.4. Discusión	41

**Capítulo 4: Asociación de los sonidos mecánicos con la atenuación
de las plumas primarias externas** 46

4.1. Introducción	46
4.2. Materiales y métodos	47
4.2.1. Recolección de datos	47
4.2.2. Análisis Estadístico	48
4.3. Resultados	50

4.4. Discusión	51
----------------	----

Capítulo 5: Variabilidad de los caracteres del canto	54
---	-----------

5.1. Introducción	54
-------------------	----

5.2. Materiales y métodos	56
---------------------------	----

5.2.1. Recolección de datos	56
-----------------------------	----

5.2.2. Análisis Estadístico	60
-----------------------------	----

5.3. Resultados	61
-----------------	----

5.3.1. Variabilidad de los parámetros vocales	61
---	----

5.3.2. Clasificación de los taxa por el canto	64
---	----

5.4. Discusión	67
----------------	----

Capítulo 6: Evolución de las características del canto	69
---	-----------

6.1. Introducción	69
-------------------	----

6.2. Materiales y métodos	71
---------------------------	----

6.2.1. Recolección de datos	71
-----------------------------	----

6.2.2. Análisis Estadístico	72
-----------------------------	----

6.3. Resultados	73
-----------------	----

6.3.1. Complejidad de los cantos	73
----------------------------------	----

6.3.2. Correlaciones del canto con el ambiente	75
--	----

6.3.3. Correlaciones del canto con el dicromatismo	76
--	----

6.3.4. Cantos como barrera reproductiva precigótica	77
---	----

6.4. Discusión	78
----------------	----

Capítulo 7: Correlación filogenética de las señales de comunicación	80
--	-----------

7.1. Introducción	80
-------------------	----

7.2. Materiales y métodos	81
---------------------------	----

7.2.1. Recolección de datos	81
-----------------------------	----

7.2.2. Análisis Estadístico	82
-----------------------------	----

7.3. Resultados	82
-----------------	----

7.4. Discusión	83
----------------	----

Capítulo 8: Conclusiones generales	85
---	-----------

Bibliografía	89
---------------------	-----------

Apéndices	108
------------------	------------

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Grupo de estudio

1.1.1. Sistemática

La familia Columbidae (Aves: Columbiformes) está compuesta por aproximadamente 300 especies de palomas (Baptista et al. 1997, Gibbs et al. 2001) y originariamente se consideraba estrechamente emparentada a la familia Pteroclididae (Cracraft 1981). Sin embargo, estudios más recientes la relacionaron con un grupo diverso de aves, que incluye los ordenes Gruiformes, Ciconiiformes y Charadriiformes, entre otros (Cracraft 1988, Sibley & Alquist 1990). El grupo Columbidae es un grupo diversificado en cuanto a coloración, alimentación y tamaño, pero es conservativo en muchos aspectos de su morfología y comportamiento (Goodwin 1983). El éxito del grupo se refleja principalmente en la variedad de hábitat que han ocupado las distintas especies, que se extiende desde las selvas tropicales hasta ambientes abiertos y desérticos, lo que hace que estén distribuidas en todo el mundo con excepción de la Antártida (Baptista et al. 1997).

Existen 69 especies americanas de palomas, que se agrupan en los géneros exclusivamente americanos *Geotrygon*, *Starnoenas*, *Leptotila*, *Zenaida*, *Claravis*, *Metriopelia*, *Uropelia*, *Columbina* y *Scardafella*, y en el género *Columba*, el cual también posee representantes en el viejo mundo (Tabla 1.1). Todas estas especies comparten el tipo de alimentación, que se basa principalmente en granos y semillas, y la coloración del plumaje, que presenta tonos grises, marrones y rosáceos o púrpuras. Algunas de ellas además poseen parches característicos de colores blancos, negros o iridiscentes (Fig. 1.1). La especie *Starnoenas cyanocephala* es la única que presenta parches azules, una coloración atípica para el grupo (Fig 1.1). A pesar de que las relaciones de parentesco entre los géneros americanos no están totalmente resueltas, hay diferentes tipos de evidencia que apoyan la existencia de tres grupos de especies (Tabla 1.1). En primer lugar, el grupo de las “Ground Doves” o “palomas terrestres”, que incluye los géneros *Claravis*, *Metriopelia*, *Uropelia*, *Columbina* y *Scardafella*, ha sido reconocido como un grupo monofilético por estudios de morfología interna y externa

TABLA 1.1. Especies exclusivamente americanas de la familia Columbidae, divididas en los 3 grupos taxonómicos reconocidos para estas especies.

“Ground Doves” o “palomas terrestres”	<i>Zenaida asiatica</i>
<i>Claravis godefrida</i>	<i>Zenaida auriculata</i>
<i>Claravis mondetura</i>	<i>Zenaida aurita</i>
<i>Claravis pretiosa</i>	<i>Zenaida galapagoensis</i>
<i>Columbina buckleyi</i>	<i>Zenaida graysoni</i>
<i>Columbina cruziana</i>	<i>Zenaida macroura</i>
<i>Columbina cyanopsis</i>	<i>Zenaida meloda</i>
<i>Columbina minuta</i>	
<i>Columbina passerina</i>	Especies americanas del género <i>Columba</i> o
<i>Columbina picui</i>	“columbas americanas”
<i>Columbina talpacoti</i>	<i>Columba araucana</i>
<i>Metriopelia aymara</i>	<i>Columba caribaea</i>
<i>Metriopelia ceciliae</i>	<i>Columba cayennensis</i>
<i>Metriopelia melanoptera</i>	<i>Columba corensis</i>
<i>Metriopelia morenoi</i>	<i>Columba fasciata</i>
<i>Scardafella inca</i>	<i>Columba flavirostris</i>
<i>Scardafella squammata</i>	<i>Columba goodsoni</i>
<i>Uropelia campestris</i>	<i>Columba inornata</i>
	<i>Columba leucocephala</i>
“Medium-sized New World Doves” o	<i>Columba maculosa</i>
“palomas medianas”	<i>Columba nigrirostris</i>
<i>Leptotila battyi</i>	<i>Columba oenops</i>
<i>Leptotila cassini</i>	<i>Columba picazuro</i>
<i>Leptotila conoveri</i>	<i>Columba plumbea</i>
<i>Leptotila jamaicensis</i>	<i>Columba speciosa</i>
<i>Leptotila megalura</i>	<i>Columba squamosa</i>
<i>Leptotila ochraceiventris</i>	<i>Columba subvinacea</i>
<i>Leptotila pallida</i>	
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	
<i>Leptotila rufaxilla</i>	
<i>Leptotila verreauxi</i>	
<i>Leptotila wellsi</i>	
<i>Geotrygon albifacies</i>	
<i>Geotrygon caniceps</i>	
<i>Geotrygon carrikeri</i>	
<i>Geotrygon chiriquensis</i>	
<i>Geotrygon chrysis</i>	
<i>Geotrygon costaricensis</i>	
<i>Geotrygon frenata</i>	
<i>Geotrygon goldmani</i>	
<i>Geotrygon lawrencii</i>	
<i>Geotrygon linearis</i>	
<i>Geotrygon montana</i>	
<i>Geotrygon mystacea</i>	
<i>Geotrygon saphirina</i>	
<i>Geotrygon veraguensis</i>	
<i>Geotrygon versicolor</i>	
<i>Geotrygon violacea</i>	
<i>Starnoenas cyanocephala</i>	



Columbina passerina



Columbina picui



Columbina cruziana



Scardafella squammata



Claravis pretiosa - macho



Claravis pretiosa - hembra



Zenaida galapagoensis



Zenaida auriculata



Leptotila jamaicensis



Geotrygon costaricensis



Starnoenas cyanocephala



Columba fasciata

FIGURA 1.1. Especies americanas de la familia Columbidae. Los plumajes que exhiben estas especies poseen colores de tonos grises, marrones o rosáceos, y la mayoría de ellas presenta parches negros, blancos o iriscentes. La única especie que posee un parche de color azul es *Starnoenas cyanocephala*.

(Verheyen 1957, Goodwin 1959, 1983, Johnston 1961) y por estudios moleculares (Johnson & Clayton 2000). En segundo lugar, el grupo de las “medium-sized New World Doves” o “palomas medianas”, que incluye los géneros *Geotrygon*, *Starnoenas*, *Leptotila* y *Zenaida*, también se vio apoyado por datos morfológicos (Goodwin 1983) y moleculares (Johnson & Clayton 2000), al igual que el tercer grupo, que está formado por las especies americanas del género *Columba* (Johnston 1962, Corbin 1967, 1968, Goodwin 1983, Johnson & Clayton 2000, Johnson et al. 2001).

Las hipótesis sobre las relaciones de los tres grupos entre sí han sido algo conflictivas. Basado en datos morfológicos, Goodwin (1983) consideró que los dos primeros eran grupos hermanos, pero estudios basados en ADN mostraron otros resultados: por un lado la hibridación de ADN (Sibley & Ahlquist 1990) y por el otro un estudio más reciente basado en la secuenciación de dos genes (uno nuclear y uno mitocondrial; Johnson & Clayton 2000) sugieren que las “palomas terrestres” comprenderían un linaje ancestral, hermano del resto de las especies de la familia Columbidae, mientras que las “palomas medianas” estarían emparentadas con un grupo que comprende a las “columbas americanas” y a algunos géneros del viejo mundo (Johnson et al. 2001; Fig. 1.2). De esta manera, y considerando la totalidad de los estudios filogenéticos del grupo, las palomas americanas estarían agrupadas en tres grupos monofiléticos no cercanamente emparentados entre sí (Fig. 1.2).

1.1.2. Señales de comunicación

Las palomas, al igual que el resto de las aves, poseen principalmente dos canales de comunicación, el visual y el auditivo (Catchpole & Slater 1995). De esta forma, las palomas utilizan señales visuales como así también señales acústicas para la comunicación intraespecífica.

Las señales visuales se pueden dividir en dos tipos: las pasivas, que dependen meramente del color del plumaje, y las activas, que están ligadas a algún comportamiento. Los comportamientos sociales en la familia Columbidae son sumamente conservativos (Goodwin 1983), aunque hay pequeñas diferencias que los hacen especie-específicos (Goodwin 1966, Davies 1969, Baptista et al. 1983). Mediante experimentos de hibridación en el género *Streptopelia*, Davies (1969) mostró que los despliegues que los machos realizan durante el cortejo son heredados y por lo tanto poseen base genética. Este hecho también fue demostrado

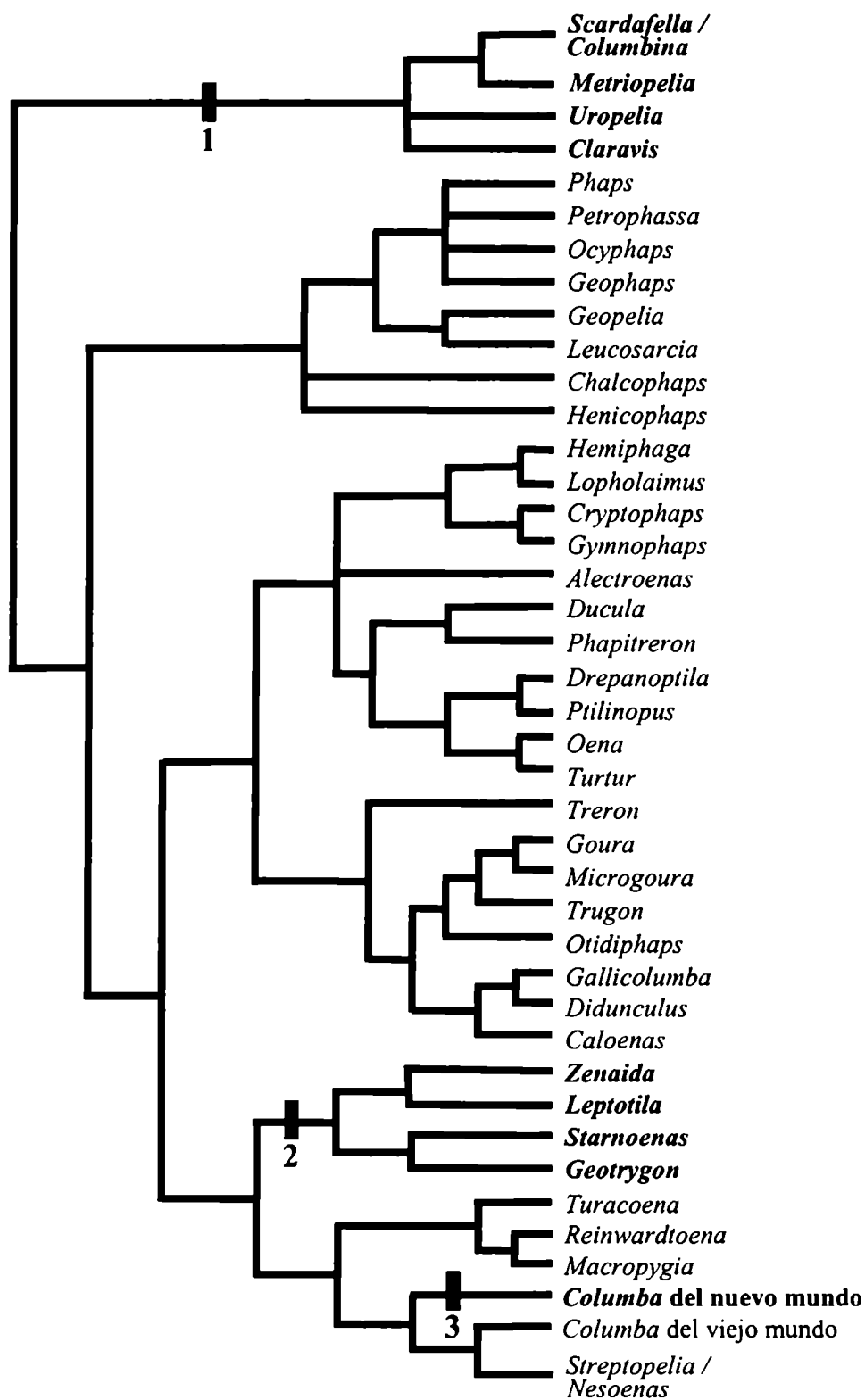


FIGURA 1.2. Relaciones filogenéticas de los géneros de la familia Columbidae (Goodwin 1983, Johnson & Clayton 2000, Johnson et al. 2001). Los géneros que contienen especies exclusivamente americanas se resaltan en negrita. Las marcas en las ramas muestran los tres grupos monofiléticos que poseen especies americanas: 1) “palomas terrestres”; 2) “palomas medianas”; 3) “columbas americanas”.

por experimentos de selección artificial en razas de *Columba livia*, en los cuales se seleccionó la exacerbación de determinados despliegues (Nicolai 1976). Durante el cortejo, el macho realiza despliegues que llaman la atención de las hembras, y pueden ser realizados en vuelo o a corta distancia de las mismas. Cuando las interacciones entre individuos, ya sean intra- o intersexuales, se realizan a corta distancia, los comportamientos por lo general implican la exhibición del plumaje de determinadas regiones. Durante el cortejo el individuo enfrenta al objeto al que quiere llamar la atención, agachando la cabeza e inflando el cuello, emitiendo al mismo tiempo un sonido característico. En algunas especies este comportamiento se acompaña abriendo la cola, inflando el pecho o extendiendo las alas. Por otro lado, durante una respuesta defensiva, los individuos erigen las plumas de todo el cuerpo, abren la cola y levantan una o las dos alas, mostrando el dorso de las mismas al objeto o individuo amenazador. En la mayoría de las especies las regiones exhibidas presentan algún tipo de ornamentación o coloración particular, indicando la importancia del plumaje como señal de comunicación (Gifford 1941, Goodwin 1966, Goodwin 1983).

Con relación a las señales acústicas, existen dos tipos básicos en las palomas: las vocalizaciones, emitidas por el órgano fonador (siringe), y los sonidos mecánicos, producidos por el aire al pasar entre las plumas remeras de las alas (que en algunos casos están especialmente modificadas) o también por comportamientos que originan algún tipo de golpeteo. Se han reconocido cuatro tipos de vocalizaciones en las palomas (Craig 1908, Goodwin 1983): el “advertising o perch coo”, emitido en contexto territorial y reproductivo, el “bow o display coo”, emitido durante el cortejo, el “nest coo”, que está relacionado con diferentes actividades asociadas a la nidificación, y por último el “distress o excitement call”, que se emite en contextos de amenaza o agresión. El “advertising o perch coo” es emitido principalmente por los machos, pero en algunas especies también lo emiten las hembras. Esta vocalización está destinada a individuos invasores o a posibles parejas y debe ser escuchada a distancia, lo que hace que sea la vocalización de mayor amplitud. Dado que es considerada funcionalmente similar al canto de los Passeriformes (Goodwin 1983), de acá en adelante se referirá al “advertising coo” como canto.

Los cantos de las palomas son innatos, es decir que se desarrollan sin tener que pasar por una etapa de aprendizaje vocal. El proceso de aprendizaje consiste en la modificación de la producción vocal como consecuencia de la experiencia auditiva que el ave obtiene de los sonidos del ambiente o de los que ella misma es capaz de producir. La “Hipótesis de la Variación Aprendida” propone que los cantos de las especies que aprenden a cantar deben ser

más variables que los de las especies que carecen de este mecanismo. Esto se debería al hecho de que la experiencia auditiva puede variar mucho entre individuos, lo cual produciría divergencias en sus fenotipos vocales (Baptista 1996). Numerosos estudios (Whitman 1919, Lade & Torpe 1964, Nottebohm & Nottebohm 1971, Baptista 1996) demostraron a través de experimentos de hibridación, ensordecimiento, aislamiento acústico y selección artificial que el desarrollo vocal de las palomas está rígidamente programado y no requiere de retroalimentación auditiva para su desarrollo normal. Esto haría que la variación intraespecífica del canto sea muy baja en este grupo (Slabbekoorn et al. 1999). Sin embargo, existe suficiente variación como para el reconocimiento individual del emisor (Gürtler 1973, Goodwin 1983, Hitchcock et al. 1989, ten Cate 1992). Experimentos de playback han mostrado una respuesta diferencial a los cantos conoespecíficos que varían en ciertos parámetros vocales, indicando que la variación entre individuos es importante para el reconocimiento de las características del emisor (Slabbekoorn & ten Cate 1998, ten Cate et al. 2002).

El otro tipo de señal acústica, los sonidos mecánicos, son producidos por el movimiento de las alas y consisten básicamente en silbidos o zumbidos. Estos sonidos se escuchan durante el despegue, cuando el movimiento de las alas es más intenso, o durante el vuelo. Otro tipo de sonido mecánico que presentan algunas especies es el que se produce cuando las alas golpean entre sí en algún punto del ciclo alar. Este sonido similar a un golpeteo se escucha durante el despegue, cuando se exagera el movimiento de las alas, o durante el despliegue de vuelo, cuando los machos intentan llamar la atención de las hembras.

1.2. Evolución de las señales de comunicación

Las señales visuales y acústicas difieren en sus características, lo cual origina diferentes tipos de ventajas y desventajas según el contexto de emisión. En líneas generales, las señales acústicas tienen un mayor rango de alcance, pueden atravesar o esquivar objetos y dependen menos fuertemente del estado de atención del receptor, pero tienen un mayor costo y es más difícil localizar al emisor (Catchpole & Slater 1995). Estas características hacen que, por lo general, las señales acústicas estén mejor diseñadas para transmitir información a mayores distancias y en ambientes cerrados, como bosques, donde hay gran cantidad de objetos que interfieren en la transmisión de las mismas. Por otro lado, las señales visuales pasivas son más ventajosas en contextos de comunicación a corta distancia, ya que cuentan con la atención del receptor y son menos costosas de emitir, al no tener que ser “producidas” cada vez (Catchpole & Slater 1995).

La forma de las señales dependerá de numerosos factores próximos relacionados con la información que transmitan (e.g. a qué receptor están destinadas y en qué contexto) y con las características del emisor, del receptor y del ambiente (Andersson 1994, Bradbury & Vehrencamp 1998, Endler 2000). Los factores últimos que determinen la forma de la señal serán mecanismos de selección sexual o natural (Lambrechts 1996). Estos mecanismos no son mutuamente excluyentes y pueden ocurrir en forma simultánea. Por un lado, se ha mostrado que tanto las señales visuales como las señales acústicas son objetos de selección sexual (rev. en Andersson 1994). Existen numerosos costos asociados a la producción de ambos tipos de señales (Olson & Owens 1998, Gil & Gahr 2002) y diversos estudios han encontrado evidencias que sugieren que las características de las señales de comunicación están ligadas al éxito reproductivo de los portadores (rev. en ten Cate et al. 2002), sugiriendo que los modelos de “buenos genes” (Møller & Alatalo 1999) o “handicap” (Zahavi & Zahavi 1997) están involucrados en su evolución (Searcy & Yasukawa 1996). Esto se da tanto por la preferencia de las hembras por determinadas características de las señales, como por la competencia entre machos, que señalizan su calidad a través del plumaje o de los despliegues acústicos y visuales. Por otro lado, una serie de estudios han mostrado que la selección natural modela las características que adquieren las señales de comunicación, a través de factores bióticos y abióticos actuando sobre las mismas (e.g. Wiley 1991, Martín & Badyaev 1996, McNaught & Owens 2002). Por último, otro proceso que puede ocurrir simultáneamente es una divergencia de las señales de forma tal que permitan el reconocimiento intraespecífico de las especies e impidan la hibridación, conocido como “desplazamiento de caracteres reproductivos” (Ryan & Rand 1993, Sætre et al. 1997, de Kort & ten Cate 2001, Höbel & Gerhardt 2003).

Un aspecto que no está muy claro aún es la relación que tienen entre sí diferentes tipos de señales utilizadas en la comunicación intraespecífica. La selección sexual favorece la evolución de cantos y plumajes complejos. Numerosos estudios han mostrado que individuos con cantos o plumajes más elaborados tienen mayor éxito al adquirir parejas o en la competencia con individuos del mismo sexo (Andersson 1994, De Repetigny et al. 2000). Sin embargo, Darwin (1871) notó que especies con cantos más complejos mostraban plumajes menos elaborados. Esto sería una consecuencia de un proceso en el cual, para dos señales igualmente atractivas para las hembras, es favorecida la menos costosa o la más detectable (Gilliard 1956, 1969, Kusmiński et al. 1993, Schluter & Price 1993). Esta hipótesis, conocida como la hipótesis de transferencia (Gilliard 1969), predice una relación negativa entre la elaboración del canto y del plumaje. Una hipótesis alternativa es la hipótesis de selección por

caracteres múltiples, que sugiere que tanto el canto como el plumaje son objetos de selección sexual, incrementándose la complejidad de ambos mediante este proceso. Estudios previos encontraron relaciones diversas en la evolución de ambos tipos de señales (Schluter & Weatherhead 1990, Read & Weary 1992, De Repetigny et al. 2000, Badyaev et al. 2002), lo cual indica que no existe un patrón generalizado y que la evolución de ambos tipos de señales depende de la presencia de los diferentes factores de selección que actúen en cada caso.

1.3. Correlación filogenética de las señales

La correlación filogenética describe cuan bien las señales reflejan el camino evolutivo que siguieron las especies. Se ha mostrado que caracteres que están bajo un proceso de selección sexual poseen un bajo grado de correlación filogenética, en comparación a caracteres que no se ven afectados por este proceso. Esto se observó tanto en caracteres morfológicos (Joseph & Moritz 1993, Arnqvist 1998) como comportamentales, particularmente del canto (Searcy 1992, Read & Weary 1992).

Asimismo, algunos autores han considerado que los caracteres comportamentales no son útiles para reflejar el parentesco entre las especies por estar demasiado influenciados por los factores ecológicos y ambientales, y por lo tanto presentar una alta tasa de convergencia (Atz 1970). Sin embargo, hace tiempo que los etólogos reconocieron que los despliegues de las aves son caracteres conservativos y contienen información sobre la historia evolutiva de los grupos (Lorenz 1941, Tinbergen 1959). Estas observaciones se vieron apoyadas por estudios más recientes, que han demostrado la existencia de una alta congruencia evolutiva entre los caracteres morfológicos y comportamentales, confirmando en la práctica que la reconstrucción evolutiva del comportamiento resulta posible, y que el comportamiento no es tan variable como para no reflejar relaciones filogenéticas (Prum 1990, Brooks & McLennan 1991, de Queiroz & Wimberger 1993, Wimberger & de Queiroz 1996). En el caso particular de los cantos, varios estudios han mostrado que las vocalizaciones de diversos grupos de aves (con aprendizaje vocal o sin él) retienen importante información filogenética, al menos en algunos de sus caracteres (Payne 1986, Irwin 1996, McCracken & Sheldon 1997, Podos 1997, Price & Lanyon 2002, Päckert et al. 2003).

Por su parte, la evolución de la coloración del plumaje ha sido estudiada por varios autores (Irwin 1994, Price & Birch 1996, Omland 1997, Burns 1998, Omland & Lanyon 2000).

Estos estudios encontraron que el plumaje evoluciona rápidamente y presenta un alto grado de homoplasia, mostrando en consecuencia un bajo grado de correlación filogenética.

En resumen, existen ciertos caracteres que actúan como señales de comunicación que son evolutivamente lábiles y presentan un alto grado de convergencia, mientras que otros son evolutivamente más estables y retienen información sobre la historia evolutiva de las especies.

1.4. Objetivos generales

El objetivo general de esta tesis es un análisis del camino evolutivo que siguieron las señales de comunicación utilizadas por las palomas americanas, el grado de correlación filogenética que éstas presentan y las fuerzas selectivas que las han modificado. Los resultados obtenidos aportarán nuevas evidencias al conocimiento de los procesos evolutivos que sufren las señales de comunicación y permitirán realizar comparaciones con los resultados encontrados en estudios previos, con el objetivo de encontrar generalidades en los patrones de evolución de las señales que utilizan las aves para comunicarse y los procesos que los han generado. Hasta el momento, los estudios realizados sobre las señales de comunicación se han concentrado principalmente en Passeriformes, que poseen una historia evolutiva y un desarrollo ontogenético de las señales diferente a los restantes grupos de aves. El estudio de las señales de comunicación en el grupo Columbidae permitirá comparar los patrones y procesos evolutivos presentes en un grupo con características diferentes a los estudiados hasta el momento.

En la Parte I se analizan las señales visuales:

En el Capítulo 2 se estudia el grado de dicromatismo sexual presente en la especie *Columbina picui* utilizando la técnica de espectrofotometría, que permite una determinación objetiva del color y el estudio de todo el rango de luz percibido por las aves, que incluye el ultravioleta. Estas longitudes de onda no son captadas por el ojo humano, pero juegan un papel importante en la comunicación de las aves.

En el Capítulo 3 se estudia, mediante un enfoque comparativo, la evolución de la coloración del plumaje, tanto de los patrones de coloración, como también del grado de dicromatismo sexual y del tipo de pigmento presente en el plumaje.

En la Parte II se analizan las señales acústicas:

En el Capítulo 4 se estudia la relación de la producción de sonidos mecánicos con la presencia de modificaciones en las plumas primarias del ala.

En el Capítulo 5 se estudia la variabilidad de las diferentes características del canto, y específicamente se compara la variabilidad que presentan las características ligadas a estructuras morfológicas con aquellas que pueden variar en forma independiente de las mismas.

En el Capítulo 6 se estudian los factores que afectan la evolución del canto, particularmente la presencia de selección sexual y de selección natural por efectos del hábitat. Además, se pone a prueba la Hipótesis de Transferencia, que predice que cuando aparece un carácter sexual secundario menos costoso o más conspicuo, éste reemplaza al que está siendo utilizado. Se estudiará si existe un reemplazo similar entre plumaje y canto.

En la Parte III (Capítulo 7) se estudia el grado de correlación filogenética del plumaje y del canto y su congruencia evolutiva con caracteres moleculares. Asimismo se determina su utilidad para el estudio del parentesco entre especies.

En el Capítulo 8 se resumen las conclusiones generales de esta tesis.

CAPÍTULO 2

DETERMINACIÓN OBJETIVA DEL DICROMATISMO SEXUAL EN EL PLUMAJE DE LA TORCACITA (*Columbina picui*)

2.1. Introducción

La visión de las aves difiere de la humana (Bennett & Cuthill 1994, Burkhardt 1996, Cuthill et al. 2000): a diferencia de los humanos, las aves son sensibles a longitudes de onda del ultravioleta cercano (300-400 nm) y poseen cuatro tipos de conos, en lugar de tres (Bowmaker et al. 1997). Estas diferencias hacen que la percepción de color sea totalmente diferente en aves, y las señales, en este caso las longitudes de onda reflejadas, sólo pueden ser comprendidas si se refieren a su receptor natural (Endler 1978, 1986, Bennett et al. 1994). La determinación de la coloración del plumaje de las aves basada en la percepción humana del color puede así llevar a conclusiones erróneas, y especies que son consideradas sexualmente monocromáticas o levemente dicromáticas por un observador humano, pueden parecer dicromáticas al ojo de un ave. Por otro lado, el análisis objetivo del color usa más información que cualquier ojo (humano o de las aves) pueda percibir y puede detectar diferencias sutiles de color no detectadas por la visión. Estas diferencias pueden ser útiles para tareas de clasificación y taxonomía, aunque no tengan significación biológica para la especie.

La torcacita (*Columbina picui*) es una pequeña paloma sudamericana perteneciente al grupo de las palomas terrestres, que habita áreas abiertas y se alimenta en pequeños grupos de hasta 30 individuos (Goodwin 1983, Baptista et al. 1997). Esta especie de color marrón-grisáceo ha sido considerada desde monocromática, con las hembras más opacas y con tonos menos grises y rosáceos que los machos (Goodwin 1983, Baptista et al. 1997), hasta claramente dicromática (Gibbs et al. 2001). En el campo, los sexos son fáciles de diferenciar en la época reproductiva, cuando los machos exhiben una corona y un manto mucho más grises y un pecho más rosado que las hembras. En la época no reproductiva, en cambio, los sexos no se pueden diferenciar tan fácilmente. Sin embargo, todas estas afirmaciones se basan en la percepción humana del color y no incluyen la información contenida en la banda desde los 300 hasta los 400 nm, perteneciente a las longitudes de onda ultravioletas (UV).

Estudios recientes han demostrado que el color en general, y el UV en particular, juegan un papel importante en la selección de parejas en numerosas especies de aves (Bennett et al. 1996, 1997, Amundsen et al. 1997, Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, 1999, Johnsen et al. 1998). La importancia del plumaje UV como señal sexual también ha sido demostrada por un estudio comparativo realizado sobre más de 100 especies, que encontró una asociación significativa entre el plumaje utilizado durante los despliegues de cortejo y la coloración ultravioleta, pero no con colores que reflejan longitudes de onda mayores (Hausmann et al. 2003). Hay seis hipótesis diferentes que explican la presencia de señales UV en los despliegues de cortejo. Según la primera hipótesis, (i) el UV podría ser un buen medio para señalar a distancias cortas, ya que a largas distancias se degrada más rápidamente que las longitudes de onda mayores (Andersson 1996). Asimismo, (ii) se ha sugerido que el UV podría constituir un canal “secreto” de comunicación en las aves, al no ser percibido por mamíferos predadores (Guilford & Harvey 1998). Otra explicación es que (iii) las señales UV se ven favorecidas porque contrastan con el follaje. Como la clorofila absorbe las longitudes de onda UV de la luz, las plantas actuarían como contraste del plumaje UV (Andersson et al. 1998). Por otro lado, (iv) las señales UV pueden haber evolucionado vía “explotación sensorial”, dado que las aves son particularmente sensibles a ese rango de luz (Burkhardt & Maier 1989). La visión UV puede haber sido adquirida originalmente para la navegación (Vos Hzn et al. 1994) y/o para la detección de alimento (Church et al. 1998, Siitari et al. 1999), lo que haría que las señales UV se vean favorecidas para la comunicación intraespecífica por una predisposición de las aves a ese tipo de señal (Ryan 1990, Endler & Basolo 1998). Las otras dos hipótesis plantean (v) que las señales UV son indicadores particularmente buenos de calidad (Andersson 1999, Keyser & Hill 1999, 2000, Prum 1999) y (vi) que pueden actuar como “amplificadores” del comportamiento, haciendo que los despliegues de cortejo sean más conspicuos (Zahavi & Zahavi 1997, Hausmann et al. 2003).

Numerosos estudios han mostrado que la paloma casera (*Columba livia*) es sensible a la luz UV (Kreithen and Eisner 1978, Emmerton and Delius 1980, Palacios and Varela 1992). No hay información sobre la sensibilidad de los fotorreceptores retinales de la torcacita, pero dado que la percepción de longitudes de onda del UV y del violeta ha sido demostrada para numerosas especies (Bennett & Cuthill 1994, Burkhardt 1996, Cuthill et al. 2000), y en particular para una especie cercanamente emparentada como la paloma casera, podemos tener cierta certeza de que la torcacita también percibe estas longitudes de onda.

En este estudio se utilizó el método de espectrofotometría para medir la coloración del plumaje de la torcacita en forma objetiva. Se midieron las longitudes de onda reflejadas (reflectancia) dentro del rango visible de las aves (300-700 nm) para varias regiones del cuerpo de la torcacita y para ambos sexos, y se estudiaron los siguientes puntos: 1) la existencia de dicromatismo sexual, teniendo en cuenta todo el rango de luz percibido por las aves; 2) la predominancia de dicromatismo sexual en regiones exhibidas en contextos sexuales; y 3) la importancia del UV en la coloración del plumaje.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Recolección de datos

Para este estudio se utilizaron tanto especímenes de museo (pieles) como plumas de individuos recién capturados (plumas). Se obtuvieron pieles de seis machos y cinco hembras de *Columbina picui* del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires. Las plumas fueron obtenidas de seis machos y seis hembras luego de ser capturados con redes de niebla en Parque Centenario, Buenos Aires, en mayo de 2000. Los individuos fueron sacrificados y sexados mediante la observación de sus órganos reproductivos.

Se analizó el color del plumaje para las siguientes regiones del cuerpo: frente, corona, cuello, manto, garganta, pecho, cobertoras subcaudales, banda alar, timoneras (parte clara apical y oscura basal) y primarias (parte clara apical y oscura basal). Para las pieles se tomaron seis medidas de reflectancia de cada región. En el caso de los individuos capturados se muestrearon seis plumas al azar de cada región y para cada individuo. Las plumas fueron removidas con una pinza y guardadas en un sobre rotulado hasta el momento de tomar las mediciones. De esta forma, las mediciones fueron hechas sin saber el sexo del individuo. Para reducir el error de medición, los espectros de reflectancia de cada pluma se midieron tres veces y se calcularon los valores de reflectancia medios para cada una de ellas.

Los espectros de reflectancia se midieron en el rango de 300 a 700 nm, usando un espectrofotómetro Ocean Optics S2000, con iluminación de una lámpara de deuterio-halógeno Top Sensor Systems DH-2000. Ambos dispositivos estaban conectados al sensor por un cable de fibra óptica bifurcado. El sensor se montó en un tubo de plástico negro con un diámetro interno de 6.6 mm y cortado en un ángulo de 45°. La iluminación y medición del sensor se

realizó con un ángulo de 45° respecto a la superficie y se sostuvo paralelo al raquis de la pluma para iluminar desde el extremo proximal, tanto en las pieles como en las plumas. La reflectancia se expresó relativa a un testigo de reflectancia blanco puro Top Sensor Systems WS-2. Como referencia oscura (una referencia del ruido de medición) se usó una cartulina negra, sobre la cual también se ubicaron las plumas para su medición.

2.2.2. *Análisis estadístico*

Se analizaron los datos de reflectancia con el software SpectraWin versión 4.0. Cada espectro consistió de 1152 valores, correspondientes a la reflectancia de 300 a 700 nm a intervalos de aprox. 0.35 nm. Para reducir el número de variables y eliminar picos de medición artificiales, se calcularon las medianas para intervalos de 2.5 nm. Cada región se analizó por separado, tanto para las pieles como para las plumas, usando un análisis de componentes principales (PCA). Con el PCA se transformó un gran número de variables correlacionadas (41 valores de reflectancia, tomados cada 10 nm) en unas pocas variables ortogonales, los componentes principales (PCs). El primer componente, PC1, describe la variación en brillo, mientras que los otros componentes, PC2 y PC3, describen la variación en la forma de la curva de reflectancia (Cuthill et al. 1999). La variación en tono (longitud de onda del máximo de reflectancia) y saturación (pureza del color) (Endler 1990) depende de la variación de la forma de la curva (Apéndice 2.1).

Varios estudios han analizado los componentes principales usando ANOVA, pero durante la transformación de las variables los valores individuales se interrelacionan (es decir, sus valores cambian si individuos se agregan o quitan del análisis), violando así el supuesto de independencia de ANOVA. Por lo tanto, se analizaron las diferencias entre sexos para los PCs de cada región y cada tipo de muestra mediante simulaciones de Montecarlo con el software Resampling Stats. Para estos análisis primero se promediaron los valores de reflectancia de las seis mediciones de cada individuo, luego se promediaron los valores de reflectancia de machos y hembras y se calculó la diferencia entre los sexos. Considerando que machos y hembras pertenecen a la misma población estadística se crearon dos muestras nuevas para machos y hembras del set de datos original (machos + hembras), con reemplazo, y se calcularon las diferencias entre las medias muestrales. Este procedimiento se repitió 1000 veces. Se calculó la probabilidad que de que las diferencias excedieran el valor de la diferencia original con una prueba de dos colas.

Para la banda alar y las primarias, los espectros de reflectancia sólo se pudieron obtener de las plumas. La banda negro-azulada de las cobertoras alares es tan angosta que el área de medición también alcanzó las plumas circundantes. Por lo tanto, sólo se obtuvieron resultados confiables cuando se midieron las plumas individualmente sobre el fondo negro. Las primarias no se pudieron medir en las pieles por la forma en estas que estaban preparadas.

Para analizar con más detalle la porción del espectro que no es percibida por los humanos, se calculó la reflectancia relativa de la banda UV del espectro (300-400 nm) para las plumas, dividiendo la reflectancia de este intervalo por la reflectancia total (300-700 nm, Andersson et al. 1998). La diferencia entre los sexos en la reflectancia de la porción UV se analizó usando ANOVA de un factor sobre las medias individuales.

Por último, se analizaron las diferencias entre los sexos en brillo total y en contraste visual del brillo. El brillo total se calculó como la suma del brillo de todas las regiones y el contraste visual como el coeficiente de variación del brillo entre regiones (Endler & Théry 1996). Para ambos análisis se incluyeron aquellas regiones con datos disponibles para todos los individuos, y se multiplicó el brillo por el área relativa cubierta por cada región. Las áreas relativas de cada región se asignaron de la siguiente forma: frente: 0.5; corona: 1; cuello: 2; manto: 12; garganta: 0.5; pecho: 6; cobertoras subcaudales: 6; banda alar: 0.5; timoneras: 6; y primarias: 6. Para los análisis estadísticos se utilizó el software SPSS para Windows. Los componentes principales con autovalores < 1 fueron excluidos del análisis.

2.3. Resultados

Las pieles de museo mostraron espectros de reflectancia diferentes a los de las plumas de individuos recién capturados (Fig. 2.1). En general, las pieles fueron más brillantes y diferían de las plumas en la forma de la curva espectral. Para ambos tipos de muestra, y todas las regiones, el brillo (PC1) explicó la mayor proporción de la variación entre los sexos (> 69%), comparado con la forma de la curva (PC2), que explicó un máximo del 13% de la variación (Tabla 2.1).

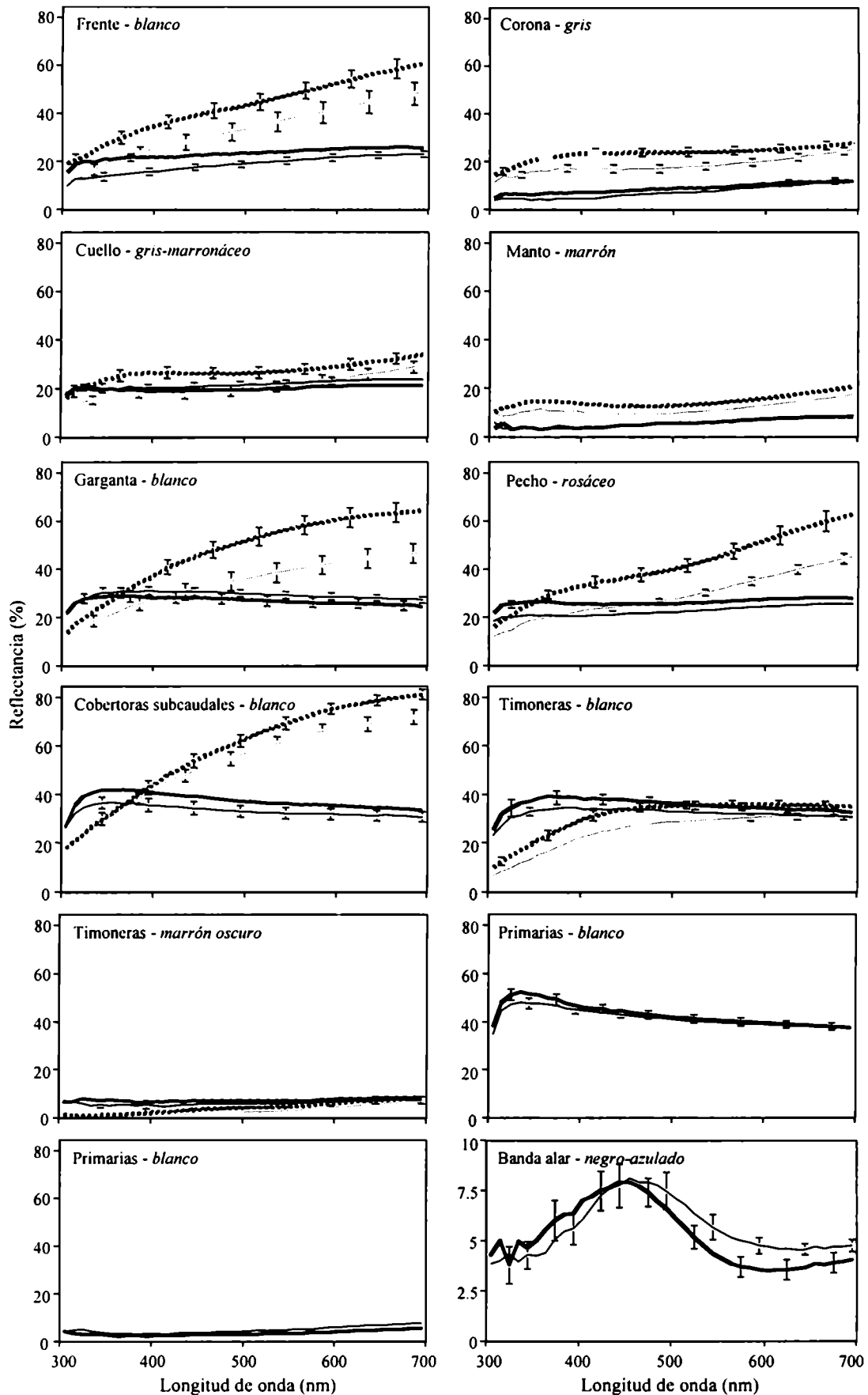


FIGURA 2.1. Espectros de reflectancia (\pm ES) de 12 regiones del cuerpo de la torcaca. Líneas enteras: plumas, líneas punteadas: pieles. Líneas gruesas: machos; líneas finas: hembras. El gráfico inferior derecho posee una escala diferente para evidenciar las diferencias en la forma del espectro.

TABLA 2.1. Diferencias sexuales de la torcacita en los espectros de reflectancia y las porciones UV del espectro (300–400 nm) de 12 regiones del cuerpo para dos tipos diferentes de muestras: pieles de museo (pieles) y plumas tomadas de individuos vivos (plumas). ^a $P < 0.1$; * $P < 0.05$.

Región	Piel				Plumas					
	Brillo (PC1)		Forma de la curva (PC2)		Brillo (PC1)		Forma de la curva (PC2)		Reflectancia UV	
	% de variación explicada	P^a	% de variación explicada	P^a	% de variación explicada	P^a	% de variación explicada	P^a	$F_{1,10}$	P^b
Frente	88	0.04*	5	0.21	88	0.07*	4	0.54	3.9	0.08*
Corona	84	0.03*	8	0.46	82	0.25	8	0.35	0.9	0.36
Cuello	89	0.07*	3	0.24	84	0.23	7	0.04*	1.6	0.22
Manto	86	0.02*	3	0.76	78	0.83	4	0.16	0.6	0.45
Garganta	88	0.02*	4	0.33	91	0.33	--	--	9.9	0.01*
Pecho	90	0.01*	--	--	88	0.02*	4	0.60	5.3	0.04*
Cobertoras subcaudales	85	0.21	7	0.10	90	0.11	3	0.06*	0.1	0.71
Banda alar					69	0.39	13	0.04*	0.9 ^c	0.35
Timoneras										
Parte clara	80	0.02*	11	0.66	90	0.50	3	0.45	1.1 ^d	0.31
Parte oscura	72	0.02*	9	0.32	88	0.39	3	0.25	2.9 ^d	0.12
Primarias										
Parte clara	--	--	--	--	82	0.60	10	0.77	0.7	0.41
Parte oscura	--	--	--	--	75	0.06*	4	0.77	3.0	0.11

^a Simulaciones de Monte Carlo (ver texto).

^b ANOVA de un factor.

^c No se pudieron coleccionar datos para un individuo, $F_{1,9}$.

^d No se pudieron coleccionar datos para dos individuos, $F_{1,8}$.

Las diferencias entre los sexos en el brillo del plumaje (PC1) resultaron significativas en una de las 12 regiones de las plumas (pecho), y significativas o marginalmente significativas en todas las regiones excepto las cobertoras subcaudales en las pieles (Tabla 2.1). En general, los machos fueron más brillantes para la mayoría de las regiones y para ambos tipos de muestras (Fig. 2.1).

Como se discutirá más adelante, las diferencias entre los sexos en la forma de la curva espectral se consideraron sólo para las plumas. PC2 fue significativamente distinto entre machos y hembras en dos regiones: cuello y banda alar (Tabla 2.1). Para el cuello, que los humanos perciben como gris-marrónáceo, las hembras mostraron en su espectro un componente rojo más intenso que los machos (Fig. 2.1), indicando que son más marrones y no tan grises. La banda alar negro-azulada mostró un pico de reflectancia de menor longitud de onda en machos (aprox. 445 nm) que en hembras (aprox. 455 nm, Fig. 2.1). Una diferencia significativa o marginalmente significativa entre sexos en la porción UV del espectro se encontró en tres regiones: frente, garganta y pecho (Tabla 2.1). En las tres regiones los machos presentaron una

mayor reflectancia que las hembras en la porción UV. Luego de aplicar una corrección de Bonferroni las diferencias dejaron de ser significativas.

Aunque no necesariamente diferente entre sexos, varias regiones mostraron una reflectancia importante en la porción UV del espectro. Esto es particularmente notorio en las regiones de plumaje blanco, como la garganta, las cobertoras subcaudales y la parte blanca de las timoneras y las primarias (Fig. 2.1).

Las diferencias entre sexos en brillo total y contraste visual fueron significativas en las pieles (ANOVA: $F_{1,9} = 13.6, P < 0.01$; $F_{1,9} = 7.3, P < 0.03$, respectivamente), pero no en las plumas ($F_{1,10} = 2.2, P > 0.1$; $F_{1,10} = 0.7, P > 0.4$).

2.4. Discusión

Los machos y las hembras de *Columbina picui* difieren en los espectros de reflectancia de su plumaje. En general, los machos son más brillantes que las hembras, y la forma del espectro difiere entre los sexos en el cuello y la banda alar. Además, los sexos difieren en el contraste visual y los machos poseen una reflectancia más intensa en el UV en la frente, la garganta y el pecho. Junto con la corona y el cuello, éstas son las regiones que están involucradas en el despliegue de cortejo. El despliegue sexual presente en las palomas es denominado “bowing display” (Goodwin 1983) y consiste en el macho enfrentando a la hembra, bajando la cabeza, e inflando el cuello, al mismo tiempo que emite un sonido característico. El hecho de que las regiones que son exhibidas a las hembras durante el cortejo también difieran entre los sexos en algún aspecto del espectro de reflectancia (forma de la curva, reflectancia de la porción UV), sugiere que en la torcacita la selección de parejas puede estar actuando como un mecanismo de selección sexual que origina un mayor dicromatismo entre los sexos.

La banda alar negro-azulada que se encuentra sobre las cobertoras alares también es sexualmente dimórfica. El ojo humano no llega a distinguir diferencias en esta banda, pero el análisis espectral muestra que existe una diferencia en el pico de reflectancia, que se ubica en una longitud de onda más corta en machos que en hembras (Fig. 2.1). Los fotorreceptores retinales de la torcacita no han sido estudiados, pero la paloma casera posee un pigmento visual con absorción máxima a 453 nm (Cuthill et al. 2000), indicando que la torcacita podría tener un máximo de absorción similar. La diferencia en el pico de reflectancia de la banda alar podría

estar relacionada con la absorción máxima de este receptor retinal. El sexo cuya banda alar tenga el pico de reflectancia más cercano a la longitud de onda de absorción máxima será el más conspicuo para los demás individuos. Sin embargo, no se conoce cómo las diferencias de color en ésta y otras regiones están relacionadas con la selección de parejas y debería ser determinado experimentalmente (Bennett et al. 1996, Hunt et al. 1999).

En el presente estudio también se encontraron diferencias importantes entre los espectros de reflectancia de las pieles y las plumas. En general, excepto para las timoneras (Fig. 2.1), las pieles resultaron ser más brillantes que las plumas. Esto no es sorprendente, dado que cuando se miden las pieles, el haz de luz cae sobre numerosas plumas que se superponen, creando una reflectancia mayor comparada a la que se obtiene de una única pluma. En el caso de las timoneras, en donde la medición se realizó sobre una pluma para ambos tipos de muestra, las pieles mostraron ser menos brillantes.

Pero no solo se encontraron diferencias de brillo, sino también diferencias en la forma de la curva entre ambos tipos de muestra. Se observó un patrón general de reducción de la reflectancia en las longitudes de onda más bajas en las pieles. Esto fue particularmente notorio en la parte blanca de las timoneras (Fig. 2.1), en donde la reflectancia de las pieles estaba reducida en la parte más baja del espectro e igualaba la reflectancia de las plumas en las longitudes de onda mayores. La menor reflectancia de las pieles para las longitudes de onda bajas puede ser una consecuencia del polvo contenido en este tipo de muestra. Esto habría ocasionado la dispersión de la luz de longitudes de onda más cortas. Cuando las plumas se cubrieron con partículas de polvo se observó una disminución de la reflectancia en las longitudes de onda menores (Mahler & Kempnaers, datos no publicados). Otras causas de la disminución de la reflectancia en las pieles pueden ser (1) la ruptura de las bárbulas, (2) la acumulación de insecticidas y otros químicos de los cajones del museo, (3) la acumulación progresiva de aceites de la piel de humanos que manipulan las pieles, como la pérdida de aceites de las pieles mismas, y (4) la destrucción de los pigmentos o de las estructuras que producen los colores (J. Endler, com. pers.). Estas observaciones sugieren que las diferencias en los espectros de reflectancia entre los dos tipos de muestra se deben a la condición de las pieles utilizadas en las mediciones, y por lo tanto sólo se consideró la forma de la curva (PC2) de las plumas para realizar el estudio. De todas formas, también es posible que las diferencias se deban a la época de muestreo. Sin embargo, esto es poco probable, dado que la disminución en la reflectancia se observó en las pieles, que corresponden a individuos colectados en la época reproductiva. En comparación a la época no reproductiva, se espera que la reflectancia sea mayor durante este

período y la diferencia entre los sexos más notoria. La disminución en la reflectancia de las longitudes de onda cortas y la ausencia de diferencias entre los sexos en las curvas espectrales (PC2, Tabla 2.1) sugieren que las curvas de reflectancia de las pieles no son un reflejo de los colores reales. Los resultados de este estudio muestran que la interpretación de los datos de diferentes fuentes debe ser hecha con cautela. Asimismo, se mostró que existen diferencias de color entre los sexos de la torcacita que no son percibidas por el ojo humano, como por ejemplo las diferencias en la banda alar, mostrando la importancia del uso de métodos objetivos para la determinación del color del plumaje.

Por último, es interesante destacar las diferencias encontradas entre los sexos en la reflectancia de la porción UV del espectro, así como los picos de reflectancia UV en el plumaje blanco. Esto sugiere que la luz ultravioleta es un componente importante de la comunicación en las palomas y que el plumaje que emite estas longitudes de onda podría estar siendo afectado por un proceso de selección sexual.

CAPÍTULO 3

EVOLUCIÓN DE LA COLORACIÓN DEL PLUMAJE EN LAS PALOMAS

3.1. Introducción

La coloración del plumaje de las aves puede ser producida de dos maneras: por pigmentos o por la estructura de la pluma. Existen tres tipos de pigmentos y cada uno de ellos produce determinados colores, absorbiendo ciertas longitudes de onda de la luz y reflejando las longitudes de onda restantes: las melaninas producen colores negros, grises, marrones y marrón-rojizos; las porfirinas verdes, rojos y marrones; y los carotenoides rojos, naranjas y amarillos brillantes, así como violetas cuando están asociados a proteínas (Fox 1976, Brush 1978, Olson & Owens 1998). Los colores estructurales son producidos por la interferencia y la dispersión de la luz en las capas de queratina de las plumas; colores blancos, azules, verdes e iridiscentes son producidos de esta forma (Fox 1976, Brush 1978, Proctor & Lynch 1993). Las porfirinas por lo general se encuentran en plumas o partes de plumas no expuestas a la luz (Fox 1976, Brush 1978), salvo en las lechuzas (Strigidae), avutardas (Otididae) y turacos (Musophagidae), en los que dan color al plumaje expuesto (Gray 1996). Dado que este tipo de pigmento no se halla presente en el plumaje de las palomas, no se considerará en el presente estudio.

Owens & Hartley (1998) y Badyaev & Hill (2000) han sugerido que el plumaje con diferente base de coloración cumple diferentes funciones y está correlacionado con diferentes aspectos reproductivos y del comportamiento social de las aves. Apoyando esta idea, Gray (1996) encontró que en passeriformes de América del Norte el plumaje carotenoide estaba positivamente correlacionado con el dicromatismo sexual (utilizado como una medida indirecta de selección sexual; Darwin 1871), mientras que el plumaje con base estructural y melánica no lo estaba. Badyaev & Hill (2000) encontraron un patrón similar en carduelinos, al comparar plumajes carotenoides y melánicos.

Los pigmentos carotenoides no son sintetizados por las aves y deben ser obtenidos a través de la dieta (Goodwin 1984). Numerosos estudios han mostrado que la adquisición de

carotenoides afecta, en menor o mayor medida, la expresión de los pigmentos en el plumaje y por ende la coloración que presenta el individuo (Slagsvold & Lifjeld 1985, Hill 1992, Linville & Breitwisch 1997), lo cual hace que la variabilidad interindividual del color sea alta. Los pigmentos melánicos, en cambio, pueden ser sintetizados por las aves a partir de los aminoácidos tirosina, triptofano y fenilalanina (Fox 1976, Brush 1978) y su expresión en el plumaje es independiente de la dieta, haciendo que el color de este tipo de plumaje sea poco variable (McGraw et al. 2002a). Por su lado, la coloración estructural está relacionada con la condición nutricional durante la época de replume, lo cual origina diferencias de color entre individuos (Keyser & Hill 1999, 2000, Doucet 2002, McGraw et al. 2002a).

Las palomas americanas poseen plumajes grisáceos, marronáceos, blancuzcos, iridiscentes o negros, probablemente producidos por melaninas y/o la estructura de la pluma. Los resultados obtenidos en el capítulo anterior sugieren que la selección sexual podría estar actuando sobre determinadas regiones del plumaje en este grupo y es uno de los aspectos que se estudiará, mediante un enfoque comparativo, en este capítulo. Sin embargo, son diversos los factores que podrían estar actuando sobre el plumaje, generando los patrones de coloración que se observan en las especies:

- 1) **Selección sexual:** existe una gran variedad de estudios experimentales y comparativos que mostraron que los caracteres del plumaje sufren un proceso de selección sexual. Esto se da tanto por mecanismos de preferencia de las hembras como por competencia entre los machos (rev. en Andersson 1994, Cuthill et al. 2000), que generan un plumaje más conspicuo en los machos de las especies con selección sexual más intensa (Darwin 1871). La selección sexual actuaría sobre el plumaje por ser un indicador costoso de calidad fenotípica (Zahavi & Zahavi 1997). Algunos autores han sugerido que el plumaje con base carotenoide es costoso de producir (Kodric-Brown & Brown 1984, Andersson 1986, Hill 1990, Zuk 1992), al tener costos asociados tanto con la adquisición como con la utilización de los pigmentos (Hill 2000). Los costos de adquisición incluyen el tiempo utilizado en la búsqueda de fuentes de alimentación ricas en carotenoides, mientras que los costos de utilización incluyen mecanismos bioquímicos y fisiológicos como la absorción y transformación de los carotenoides y su deposición en las plumas (Hudon 1991, Olson & Owens 1998). Existen evidencias contradictorias sobre la función del plumaje melánico como indicador de condición. En algunos estudios se ha mostrado que el plumaje con base melánica sirve como indicador de la condición del portador (Møller 1987, Veiga & Puerta 1996) y es objeto de selección por parte de las hembras (Møller 1990, Veiga 1993, 1995), mientras que otros

mostraron que la expresión de melaninas en el plumaje no se ve afectada por la condición del individuo (Hill & Brawner 1998, McGraw & Hill 2000). A diferencia de los colores carotenoides, los colores melánicos serían una señal poco costosa de producir, y por lo tanto tendrían un bajo costo necesario (Bradbury & Vehrencamp 1998). Sin embargo, podrían actuar como una señal honesta si tuvieran un costo incidental o receptor-dependiente (Bradbury & Vehrencamp 1998), como por ejemplo interacciones agonistas que aumenten el riesgo para el portador (Rohwer 1975, 1982). Por otro lado, existe cada vez más evidencia que sugiere que el plumaje con coloración estructural está bajo la influencia de un proceso de selección sexual. Mucha de esta evidencia surge del campo que estudia la visión UV en aves (ver Capítulo 2), dado que el plumaje que refleja estas longitudes de onda tiene base estructural (Andersson & Amundsen 1997, Bennett et al. 1997, McGraw et al. 2002a).

Numerosos autores han sugerido que la selección sexual mediada por preferencia de las hembras incrementa la tasa de divergencia reproductiva entre las poblaciones y por lo tanto la diversidad de un grupo (Darwin 1871, West-Eberhardt 1983, Schluter & Price 1993, Barraclough et al. 1995). Específicamente, si entre las poblaciones de una especie hay divergencia en la preferencia de las hembras y en la expresión del carácter preferido en los machos, y ambos están correlacionados en cada población, entonces habrá reproducción diferenciada en las poblaciones (“assortative mating”) y podría surgir aislamiento reproductivo entre ellas (Lande 1981, 1982, Schluter & Price 1993). De esta forma, se espera que las especies con mayor dicromatismo (e.g. mayor selección sexual) tengan una mayor diversidad taxonómica (medida como número de subespecies).

- 2) **Ambiente:** el tipo de ambiente afecta las características del plumaje, favoreciendo colores o patrones que saquen la mayor ventaja del espectro de luz presente y optimicen su función como señal de comunicación (Endler & Théry 1996, McNaught & Owens 2002). Esto favorecería la presencia de plumajes brillantes que contrasten con el ambiente (Marchetti 1993, Johnson & Lanyon 2000).
- 3) **Riesgo de predación:** Wallace (1889) sugirió que el dicromatismo sexual puede surgir por un cambio de coloración en el plumaje de las hembras en respuesta a la presencia de predadores, haciéndolo más críptico, y no por un proceso de selección sexual sobre el plumaje de los machos. Apoyando esta idea, Martin & Badyaev (1996) encontraron una correlación negativa entre la predación de los nidos y el brillo de las hembras (pero no de los machos) en algunos passeriformes, y Burns (1998) también ha sugerido que diferentes

grados de predación podrían explicar los cambios de coloración en el plumaje de las hembras de los fruteros (Thraupidae). Sin embargo, la predación podría estar correlacionada en forma positiva con el brillo de las especies (Gray 1996) si el plumaje evolucionara como una señal dirigida a los predadores en un contexto del modelo de presa no palatable (Baker & Parker 1979). En este caso el plumaje señalaría que la presa es tóxica, potencialmente peligrosa o simplemente que está atenta a la presencia de predadores, lo cual haría que en cualquiera de los casos la presa sea más costosa para el predador. Aunque no hay evidencia contundente que apoye esta hipótesis (Krebs 1979, Lyon & Montgomeri 1985, Götmark 1993), en presencia de este escenario se esperaría una correlación positiva entre el brillo del plumaje y el riesgo de predación.

- 4) Señalización de estatus: en presencia de este mecanismo, los individuos de ambos sexos señalizan su posición social y/o condición mediante el plumaje, en respuesta a la competencia por recursos no ligados a un contexto sexual (West-Eberhardt 1983, Irwin 1994). Este tipo de competencia puede favorecer colores brillantes y otras señales conspicuas (Ghiselin 1974, Weldon & Burghardt 1984). Por lo tanto, se espera que mientras mayor sea la interacción entre individuos, mayor sea la importancia del plumaje como señal de comunicación y mayor sea su conspicuidad o complejidad (West-Eberhardt 1983).
- 5) Simpatría / alopatria: se ha mostrado que el plumaje actúa como barrera reproductiva precigótica (Sætre et al. 1997, Sætre 2000), previniendo la hibridación entre especies incipientes o cercanamente relacionadas (Dobzhansky 1951, Butlin 1989). Esto favorecería un mayor grado de divergencia entre el plumaje de especies simpáticas que alopátricas, ya que el riesgo de hibridación es mayor en las primeras (Ridley 1996).

Las características que adquiera la coloración del plumaje serán el resultado de alguno de estos factores, o algunos de ellos actuando simultáneamente. Las hipótesis previamente mencionadas hacen las siguientes predicciones:

- 1) La presencia de selección sexual predice una correlación positiva entre el grado de dicromatismo (tomado como un indicador indirecto de selección sexual) y el brillo o complejidad del plumaje de los machos. Además debería haber una mayor diversidad taxonómica en las especies más dicromáticas.
- 2) El riesgo de predación correlacionaría en forma negativa con el brillo o complejidad del plumaje de las hembras o de ambos sexos, o en forma positiva en el contexto de presa no

palatable. Para este estudio se utilizaron dos medidas indirectas del riesgo de predación: el hábito, para el que se considera que las especies terrestres tienen mayor riesgo de predación que las arbóreas, y la altura de nidificación, que correlaciona en forma negativa con el riesgo de predación.

- 3) La influencia del ambiente sobre el color del plumaje provocaría la presencia de colores que contrasten con cada tipo de ambiente.
- 4) La existencia de selección social predice que en especies más gregarias el brillo o complejidad del plumaje es mayor.
- 5) El plumaje reforzando el aislamiento reproductivo predice una mayor diferenciación del plumaje entre especies simpátricas que entre especies alopátricas.

Estas hipótesis se pondrán a prueba utilizando métodos comparativos filogenéticos, que se detallan en la siguiente sección.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Recolección de datos

Los datos sobre el dicromatismo sexual y la coloración del plumaje fueron tomados de la literatura (Baptista et al. 1997, Gibbs et al. 2001) y de la observación directa de ejemplares del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina) y del American Museum of Natural History (Nueva York, EEUU). Se estudiaron un máximo de cinco machos y cinco hembras de cada especie, dependiendo de la disponibilidad de material. Los datos ecológicos y comportamentales, al igual que el número de subespecies, se tomaron de la literatura (Goodwin 1983, Baptista et al. 1997, Gibbs et al. 2001).

A cada especie le fueron asignados dos valores de dicromatismo total. Uno de ellos se definió como un carácter binario, donde la especie podía ser clasificada como dicromática, si machos y hembras diferían en el color de al menos una región del plumaje, o monocromática, si los sexos no diferían en su color o presentaban diferencias únicamente en el brillo del plumaje. El segundo valor de dicromatismo se definió como un carácter continuo, para lo cual el cuerpo de los individuos fue dividido en ocho regiones: frente, corona, cuello, manto, cobertoras alares, garganta, pecho y vientre. Cada una de estas regiones varía en la coloración independientemente de las otras regiones en al menos una especie. Para cada región el dicromatismo se definió como

ausente (0), presente con diferencia de brillo entre los sexos (1) o presente con diferencia de color entre los sexos (2). El valor final de dicromatismo total para la especie podía tomar valores entre 0 (si todas las regiones carecían de diferencias en brillo o color) y 16 (si todas las regiones diferían en color).

Para cada región también se determinaron valores de brillo en machos y hembras por separado. De acuerdo al color del plumaje presente en la región, le fue asignado un valor de brillo utilizando las tablas de color Munsell (Smithe 1975). Para ello el color del plumaje se comparó con las láminas de colores de las tablas, y se tomó el valor de brillo de la lámina más parecida al color del plumaje.

Al igual que en el capítulo 2, se calcularon valores de brillo total y contraste en brillo, para lo cual se determinó para cada región un área relativa al total de la superficie del cuerpo: frente: 0.5; corona: 1; cuello: 2; manto: 6; cobertoras alares: 6; garganta: 0.5; pecho: 6; vientre: 6.

Para analizar cada tipo de plumaje por separado (carotenoide, melánico y estructural), a cada especie se le asignaron valores de dicromatismo (binario y continuo) y brillo para los tres tipos de plumaje. Para ello se determinó la base de la coloración en cada una de las regiones estudiadas. Se consideró que los colores naranjas, rojos, amarillos y verdes poseen base carotenoide; que los colores marrones, púrpuras, grises y negros poseen base melánica; y que los colores blancos e iridiscentes poseen base estructural (Gray 1996, Owens & Hartley 1998, Badyaev & Hill 2000, Mahler et al. 2003).

Muchas especies poseen parches de color que ocupan pequeñas porciones del plumaje de una determinada región. La coloración de estos parches contrasta con el resto del plumaje y forma patrones conspicuos, lo cual sugiere que podrían estar actuando como señales de comunicación. La presencia de estos parches se observó en las siguientes regiones en al menos una especie: cabeza, nuca, cobertoras alares, pecho y vientre. Para cada especie se determinó la presencia de parches en cada una de estas regiones y la base del color de los mismos (melánica, carotenoide o estructural).

Por otro lado, los colores del plumaje que contrastan con el ambiente se clasificaron como ausentes o presentes. Los colores que son conspicuos en ambientes cerrados son los que tienen un componente importante en las longitudes de onda largas, como los anaranjados, los

rojos y los púrpuras, ya que estos colores contrastan bien con la vegetación circundante (Endler 1993, McNaught & Owens 2002). Por el contrario, los colores que contrastan en ambientes abiertos son el blanco, el negro y el gris (Bennett & Owens 2002). Para cada especie se identificó la ausencia (0) o presencia (1) de parches de color que contrasten con ambientes cerrados y abiertos, respectivamente.

Para el estudio de las diferencias de coloración entre las especies simpátricas y alopátricas, se analizó si alguno de los sexos de las especies que se compararon difería en el color del plumaje o en los parches conspicuos en alguna región del cuerpo. No se consideraron diferencias de brillo de un mismo color. El valor máximo de diferencia que podía adquirir un determinado par de especies era 13, si en las 8 regiones estudiadas el color del plumaje era distinto y si en las 5 regiones estudiadas había diferencias en los parches conspicuos en alguno de los sexos.

Las variables ecológicas y comportamentales que se estudiaron fueron las siguientes:

- La altura de nidificación, que fue categorizada como 0 si la especie nidifica en cavidades, como 1 si la especie construye nidos a una altura menor a tres metros y como 2 si la altura de nidificación es mayor a los tres metros.
El hábito de la especie, que fue categorizado como 0 si la especie es mayormente terrestre y 1 si es mayormente arbórea.
- El ambiente, que fue dividido en dos categorías: 0: abierto (áreas cultivadas, zonas áridas, pastizales y áreas con árboles dispersos) y 1: cerrado (selvas y bosques).
La asociación con otros individuos, que se dividió en tres grupos: las especies con individuos solitarios o que se encuentran en parejas (0), las especies gregarias (1) y las especies con individuos solitarios, pero que forman agrupaciones ocasionales (2).
- La simpatría con otras especies. Una especie se consideró simpátrica con otra especie si comparte alguna parte de su distribución, sin importar el tamaño del territorio.

Los valores de cada especie para las variables estudiadas se resumen en el Apéndice 3.1.

3.2.2. *Análisis estadístico*

Validez de los valores de brillo

Dado que la apreciación del color se basa en el ojo humano, y como se mencionó en el capítulo 2, éste no percibe el UV, las diferencias captadas entre los sexos serán conservativas, y por lo tanto lo serán los valores de dicromatismo utilizados. Por otro lado, los valores de brillo de las tablas Munsell tampoco tienen en cuenta el rango de luz UV. Para ver si estos valores se correlacionan con aquellos reflejados por las plumas, se analizaron todos los colores del plumaje para los que se habían medido los espectros de reflectancia (Apéndice 3.2). Los valores de brillo de las tablas Munsell se correlacionaron con los valores de brillo (B_T) calculados a partir de los espectros siguiendo la definición de Endler (1990):

$$B_T = \int_{300}^{700} R(\lambda) d\lambda = \Delta\lambda (0.5 R_{300} + R_{300+\Delta\lambda} + \dots + R_{700-\Delta\lambda} + 0.5 R_{700})$$

Donde R es el valor de reflectancia para una determinada longitud de onda (λ), 300 y 700 son los límites del espectro visible para las aves y $\Delta\lambda$ es el intervalo entre los valores de reflectancia del espectro.

Los valores de brillo de las tablas Munsell estuvieron positivamente correlacionados con los valores de brillo de los espectros (Fig. 3.1). Esto se observó tanto para los espectros medidos a partir de las pieles (Spearman $r = 0.6$, $P < 0.01$), como para los espectros medidos a partir de las plumas (Spearman $r = 0.59$, $P < 0.05$). Estos resultados apoyan estudios previos, que sugieren que la diferencia de brillo es percibida independientemente del tipo de visión del receptor (Gruber 1979, Ortolani 1999).

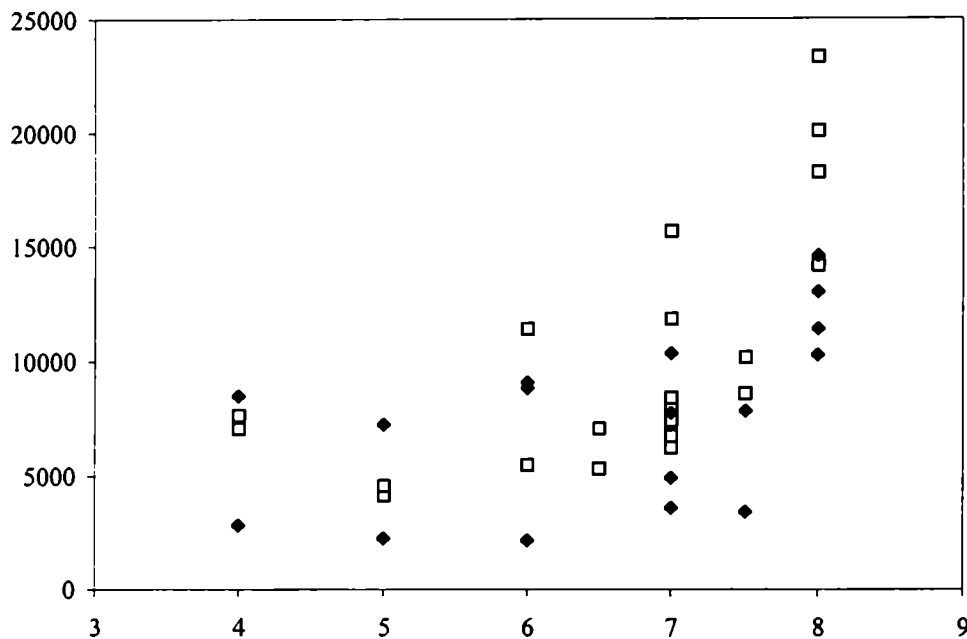


FIGURA 3.1. Correlación entre los valores de brillo tomados de las tablas Munsell y los valores de brillo calculados a partir de los espectros de reflectancia (ver texto). Los cuadrados corresponden a las pieles (Spearman $r = 0.6$, $P < 0.01$) y los rombos a las plumas (Spearman $r = 0.59$, $P < 0.05$).

Métodos comparativos filogenéticos

Para analizar las correlaciones entre las variables de interés se utilizaron métodos comparativos filogenéticos. Estos métodos tienen en cuenta las relaciones filogenéticas entre las especies y descuentan el efecto que el parentesco entre las mismas puede tener sobre la asociación de los caracteres. Mediante su utilización, las especies dejan de ser los puntos de comparación, ya que no son independientes entre sí por sus relaciones filogenéticas (Ridley 1983, 1989, Felsenstein 1985), y el análisis se basa en las instancias evolutivamente independientes de asociación entre los caracteres que se estudian.

Existe un gran número de métodos comparativos, los cuales han sido intensamente revisados por numerosos autores (Harvey & Pagel 1991, Gittleman & Luh 1992, Miles & Dunham 1993, Wenzel & Carpenter 1994, Martins & Hansen 1996, 1997, Cunningham et al. 1998, Losos 1999, Martins 2000, Mahler & Tubaro 2002). Cada método comparativo filogenético se basa en ciertos supuestos sobre los modelos de evolución de los caracteres, que son críticos para la validez e interpretación de los resultados. Martins y colaboradores (2002)

han realizado un estudio de simulación que mostró que en general todos los métodos comparativos filogenéticos tienen un desempeño similar, que siempre es mejor al estudio comparativo realizado con los datos crudos. Sin embargo, los resultados para un mismo set de datos pueden variar de acuerdo al método utilizado, por lo cual recomiendan confirmar la validez de los resultados utilizando más de un método. Por otro lado, los estudios mencionados anteriormente también recomiendan basar los estudios en más de una filogenia posible, ya que nunca se tiene la certeza de que una filogenia determinada represente en forma exacta la historia evolutiva del grupo.

Como se explicó en el capítulo introductorio de la tesis, los tres grupos de palomas americanas no están cercanamente relacionados entre sí. La inclusión de los tres grupos en un mismo estudio comparativo implica la incorporación de todos los grupos de palomas que tengan posiciones intermedias en la filogenia. Dado que las palomas terrestres son el grupo basal de Columbidae, la filogenia utilizada finalmente incluyó todas las palomas existentes (304 especies; Baptista et al. 1997, Gibbs et al. 2001). Hay dos ventajas que surgen en consecuencia: en primer lugar, aumenta el poder estadístico de los resultados, dado que se incluye un número mayor de eventos evolutivamente independientes, y en segundo lugar, los resultados indicarán un patrón presente no solo en las palomas americanas sino en todo el grupo Columbidae. Las dos hipótesis filogenéticas utilizadas en los estudios comparativos se basaron en Goodwin (1983), Baptista et al. (1997), Johnson & Clayton (2000a, 2000b) y Johnson et al. (2001) (Apéndice 3.3). Ambas filogenias difieren en las relaciones basales de los grupos, que en la filogenia 1 (Fig. 1.2) corresponden a la figura 5 y en la filogenia 2 a la figura 6 de Johnson & Clayton (2000a), y en las relaciones entre las especies de los grupos para los que no hay estudios moleculares, que en la filogenia 1 se basan en Goodwin (1983) y en la información contenida en Baptista et al. (1997), mientras que en la filogenia 2 se basan únicamente en Goodwin (1983), por lo cual esta última filogenia posee un número mayor de politomías (Apéndice 3.3).

Método de Contrastes Independientes

Para estudiar la asociación entre dos variables de las cuales al menos una es continua, se utilizó el Método de Contrastes Independientes (MCI; Felsenstein 1985). Este método se basa en la comparación de especies hermanas. Cada comparación origina una nueva variable denominada “contraste” que surge de la diferencia de los valores del carácter entre las especies de cada par.

Los contrastes son independientes entre sí porque resultan de la divergencia evolutiva que ocurrió a partir del ancestro común en cada par de especies. Para calcular los contrastes se utilizó el software CAIC v. 2.0 (Purvis & Rumbaut 1995), con el modo CRUNCH para dos variables continuas y el modo BRUNCH cuando una de ellas era discreta. Los estados ancestrales se calcularon en base a la filogenia disponible utilizando dos modelos diferentes de evolución de los caracteres: el modelo gradual y el modelo de equilibrio discontinuo (Harvey & Purvis 1991). El modelo gradual asume que los cambios ocurrieron en cada intervalo de tiempo a lo largo de las ramas de la filogenia y que la dirección de ese cambio es aleatoria. Por lo tanto, la cantidad de cambio esperada será proporcional al largo de las ramas, y los valores ancestrales del carácter se pueden reconstruir de acuerdo a los valores de las especies derivadas, ajustados por los largos de las ramas. El modelo de equilibrio discontinuo, en cambio, asume que los cambios ocurrieron únicamente en los nodos del árbol y, por lo tanto, el largo de las ramas es fijo. Las variables fueron transformadas logarítmicamente para el análisis y los contrastes fueron estandarizados dividiendo por la raíz cuadrada del largo de las ramas. Las politomias se resolvieron mediante el método de Pagel (1992). El análisis estadístico de los contrastes se realizó mediante una regresión lineal forzada por el origen o una prueba de signos (de una cola), según se tratara de dos variables continuas o una discreta y una continua, respectivamente. Para estudiar la significación de las correlaciones se realizó una corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples. Adicionalmente, se realizó un análisis comparando únicamente los pares de taxa terminales que diferían en sus valores de la variable predictiva. Esto elimina los errores que pueden surgir en la reconstrucción de los estados ancestrales y acepta la estructura de la filogenia solo en su nivel más bajo. Para taxa con más de una especie se calcularon los valores medios del grupo para la comparación.

Este último análisis se utilizó para estudiar la correlación entre el dicromatismo con la tasa de divergencia taxonómica. De esta forma se controla el efecto que puede tener la antigüedad del linaje sobre la diversidad actual del mismo.

Para el estudio entre especies simpátricas y alopátricas, se tomó una especie y se comparó con un par de especies hermanas cercanamente emparentadas de las cuales una fuera simpátrica y la otra alopátrica (Fig. 3.2). En total, se compararon 37 pares de especies (Apéndice 3.4) y la significación de la hipótesis de que las especies simpátricas difieren más entre sí que las especies alopátricas se estudió con una prueba de pares igualados de Wilcoxon.

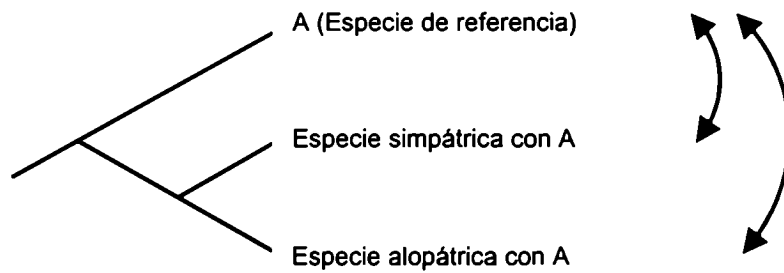


FIGURA 3.2. Tipo de comparaciones utilizadas para poner a prueba las diferencias entre el plumaje de especies simpátricas y alopátricas.

Método de Estados Contingentes

Para estudiar la asociación entre dos variables discretas se utilizó el Método de Estados Contingentes (MEC; Sillén-Tullberg 1993). El MEC analiza si la transición en un carácter dependiente está asociada con un determinado estado de otro carácter independiente. Para ello se estudian las ramas donde ocurrieron las transiciones en el carácter dependiente y en las ramas donde el carácter dependiente retiene su estado ancestral, para ambos estados del carácter independiente. Esto requiere dos cosas: una filogenia completamente resuelta y un “mapeo” u “optimización” que defina el estado de los caracteres en todas las ramas. Para la optimización se utilizó el criterio de parsimonia, que minimiza el número de transiciones que ocurren en un carácter, aplicado con el software MacClade v. 3.0 (Maddison & Maddison 1992). Las politomías y los estados equívocos se resolvieron siempre de forma tal de hacer el análisis más conservativo, es decir, minimizando el número de transiciones de la variable dependiente y maximizando el número de ramas de la variable independiente que muestren el estado con el que se estudia la asociación. Los resultados se analizaron estadísticamente con una tabla de contingencia de 2 X 2, bajo la hipótesis nula de que la transición de la variable dependiente ocurre con la misma probabilidad para cualquier estado de la variable independiente ($\alpha = 0.05$).

3.3. Resultados

3.3.1. Selección sexual

Las diferencias de coloración entre los sexos siguieron el patrón que predice la hipótesis de

selección sexual para todos los tipos de plumaje, excepto para el plumaje carotenoide (Tabla 3.1). Para el plumaje total, los machos resultaron ser más brillantes que las hembras ($P < 0.001$), como así también lo fueron para el plumaje melánico ($P < 0.001$) y estructural ($P < 0.001$). Para el plumaje carotenoide, en cambio, las hembras presentaron un plumaje más brillante que los machos ($P = 0.007$).

TABLA 3.1. Número de especies con brillo mayor en machos que en hembras / número de especies con diferencias de brillo, para el plumaje en general y para cada tipo de plumaje por separado (melánico, carotenoide y estructural). z , P = estadístico y significación del test de signos.

	Diferencias de brillo positivas / Diferencias totales	z	P
Plumaje total	106 / 148	5.17	< 0.001
Plumaje melánico	98 / 124	6.37	< 0.001
Plumaje carotenoide	14 / 43	-2.43	0.007
Plumaje estructural	36 / 45	3.87	< 0.001

No se encontró una correlación significativa entre el dicromatismo total y el brillo o el contraste del brillo en el plumaje de los machos (Tabla 3.2). Sin embargo, cuando los tipos de plumaje se estudiaron por separado, se encontró una correlación positiva entre el dicromatismo y el brillo de los machos para los plumajes melánico y estructural (Tabla 3.2). Esto significa que para ambos tipos de plumaje las especies más dicromáticas son las que poseen machos más brillantes. Para el plumaje carotenoide, en cambio, no se encontró un patrón claro de correlación entre el dicromatismo y el brillo de los machos (Tabla 3.2). Las hembras, por su lado, mostraron una correlación positiva entre el dicromatismo y el brillo para los plumajes melánico y carotenoide, pero únicamente para el dicromatismo medido como variable continua (Tabla 3.2).

Cuando se compararon los taxa dicromáticos (dicromatismo discreto) con sus taxa hermanos (Apéndice 3.5), se encontró una asociación positiva entre el dicromatismo y el brillo de los machos para el plumaje melánico y estructural, pero no para el plumaje carotenoide ni para el plumaje en su totalidad (Tabla 3.3). En cambio, no se encontró una asociación significativa del dicromatismo con ninguna de las variables del plumaje de las hembras. La asociación entre el dicromatismo y la diversidad taxonómica tampoco resultó significativa (Tabla 3.3).

TABLA 3.2. Resultados de los estudios de correlación entre el dicromatismo y el brillo del plumaje luego de aplicar el MCI. Se estudió el plumaje en general y cada tipo de plumaje por separado. Para el dicromatismo medido como variable continua se muestra el valor (BETA) y la significación de la pendiente para la regresión lineal forzada por el origen; para el dicromatismo medido como variable discreta el número de contrastes (mayores o menores que cero, según la predicción) / el número de contrastes totales y la significación del test de signos (prueba de una cola). Se muestran los resultados obtenidos para ambas filogenias (filogenia 1 y 2) y para ambos modelos de evolución (equilibrio discontinuo y gradual). *: correlaciones significativas.

Modelo de evolución	Filogenia 1						Filogenia 2					
	Eq. discontinuo			Gradual			Eq. discontinuo			Gradual		
	BETA	P	CONTRASTES	BETA	P	CONTRASTES	BETA	P	CONTRASTES	BETA	P	CONTRASTES
Dicromatismo continuo												
Dicromatismo total vs.												
Brillo total machos	0.07	>0.05	0.04	>0.05	0.07	>0.05	0.35	>0.05	0.07	>0.05	0.35	>0.05
Brillo total hembras	-0.1	>0.05	-0.11	>0.05	-0.11	>0.05	-0.11	>0.05	-0.11	>0.05	-0.11	>0.05
Contraste brillo machos	-0.07	>0.05	-0.08	>0.05	-0.06	>0.05	-0.09	>0.05	-0.06	>0.05	-0.09	>0.05
Contraste brillo hembras	-0.14	0.02*	-0.13	0.04*	-0.13	0.04*	-0.13	0.04*	-0.13	0.04*	-0.13	0.04*
Dicromatismo melánico vs.												
Brillo melánico machos	0.34	<.001*	0.38	<.001*	0.34	<.001*	0.36	<.001*	0.34	<.001*	0.36	<.001*
Brillo melánico hembras	0.13	0.03*	0.18	<.005*	0.14	0.03*	0.14	0.04*	0.14	0.03*	0.14	0.04*
Dicromatismo carotenoides vs.												
Brillo carotenoides machos	0.14	0.03*	0.08	>0.05	0.11	>0.05	0.16	0.01*	0.11	>0.05	0.16	0.01*
Brillo carotenoides hembras	0.19	<.005*	0.19	<.005*	0.18	<.005*	0.26	<.001*	0.18	<.005*	0.26	<.001*
Dicromatismo estructural vs.												
Brillo estructural machos	0.23	<.001*	0.19	<.005*	0.23	<.001*	0.2	<.005*	0.23	<.001*	0.2	<.005*
Brillo estructural hembras	0.05	>0.05	0.02	>0.05	0.04	>0.05	0.03	>0.05	0.04	>0.05	0.03	>0.05
Dicromatismo discreto												
Dicromatismo total vs.												
Brillo total machos	19+/38	>0.05	19+/38	>0.05	20+/36	>0.05	19+/36	>0.05	20+/36	>0.05	19+/36	>0.05
Brillo total hembras	21-/38	>0.05	23-/38	>0.05	22-/36	>0.05	22-/36	>0.05	22-/36	>0.05	22-/36	>0.05
Contraste brillo machos	19+/38	>0.05	19+/38	>0.05	18+/36	>0.05	18+/36	>0.05	18+/36	>0.05	18+/36	>0.05
Contraste brillo hembras	18-/38	>0.05	19-/38	>0.05	17-/36	>0.05	18-/36	>0.05	17-/36	>0.05	18-/36	>0.05
Dicromatismo melánico vs.												
Brillo melánico machos	25+/34	0.005*	25+/34	0.005*	23+/32	0.01*	23+/32	0.01*	23+/32	0.01*	23+/32	0.01*
Brillo melánico hembras	16-/34	>0.05	16-/34	>0.05	16-/32	>0.05	16-/32	>0.05	16-/32	>0.05	16-/32	>0.05
Dicromatismo carotenoides vs.												
Brillo carotenoides machos	5+/12	>0.05	5+/12	>0.05	3+/11	>0.05	2+/11	>0.05	3+/11	>0.05	2+/11	>0.05
Brillo carotenoides hembras	5-/12	>0.05	5-/12	>0.05	7-/11	>0.05	8-/11	>0.05	7-/11	>0.05	8-/11	>0.05
Dicromatismo estructural vs.												
Brillo estructural machos	13+/16	0.01*	13+/16	0.01*	14+/15	0.001*	14+/15	0.001*	14+/15	0.001*	14+/15	0.001*
Brillo estructural hembras	6-/16	>0.05	6-/16	>0.05	5-/15	>0.05	5-/15	>0.05	5-/15	>0.05	5-/15	>0.05

TABLE 3.3. Contrastes entre los 25 pares de taxa hermanos con diferencias en el dicromatismo de plumaje. Las columnas muestran el número de contrastes positivos, negativos y neutros, así como la significación del test de signos (prueba de una cola).

	Contrastes positivos	Contrastes negativos	Contrastes neutros	P
Dicromatismo total vs.				
Número de subespecies	13	7	5	>0.1
Brillo total machos	14	11	0	>0.1
Brillo total hembras	9	16	0	>0.1
Contraste brillo machos	12	13	0	>0.1
Contraste brillo hembras	14	11	0	>0.1
Brillo melánico machos	16	5	0	0.014
Brillo melánico hembras	10	8	3	>0.1
Regiones melánicas machos	12	5	4	>0.1
Regiones melánicas hembras	8	5	8	>0.1
Brillo carotenoide machos	1	5	0	>0.1
Brillo carotenoide hembras	4	2	0	>0.1
Regiones carotenoides machos	2	4	0	>0.1
Regiones carotenoides hembras	3	2	1	>0.1
Brillo estructural machos	8	2	0	0.057
Brillo estructural hembras	4	5	1	>0.1
Regiones estructurales machos	4	5	1	>0.1
Regiones estructurales hembras	2	6	2	>0.1
Dicromatismo carotenoide vs.				
Dicromatismo estructural vs.				

TABLA 3.4. Resultados de los estudios de correlación entre el dicromatismo y el número de regiones cubiertas por un determinado tipo de plumaje luego de aplicar el MCI. Para el dicromatismo medido como variable continua se muestra el valor (BETA) y la significación de la pendiente para la regresión lineal forzada por el origen; para el dicromatismo medido como variable discreta el número de contrastes (mayores o menores que cero, según la predicción) / el número de contrastes totales y la significación del test de signos (prueba de una cola). Dado que para ambas filogenias y ambos modelos de evolución se obtuvieron resultados similares, se muestran únicamente los resultados obtenidos para la filogenia 1 y el modelo de evolución de equilibrio discontinuo. *: correlaciones significativas.

Dicromatismo continuo	BETA	P	Dicromatismo continuo	BETA	P
Dicr. total vs.	0.12	>0.05	Dicr. melánico vs.	0.0007	>0.05
Regiones melánicas machos			Regiones melánicas machos		
Regiones melánicas hembras	-0.03	>0.05	Regiones melánicas hembras	0.02	>0.05
Regiones carotenoides machos	0.05	>0.05	Regiones carotenoides machos	0.24	<0.001*
Regiones carotenoides hembras	0.11	>0.05	Regiones carotenoides hembras	0.10	>0.05
Regiones estructurales machos	-0.10	>0.05	Regiones estructurales machos	-0.01	>0.05
Regiones estructurales hembras	-0.08	>0.05	Regiones estructurales hembras	-0.006	>0.05

Dicromatismo discreto	Contrastes	P	Dicromatismo discreto	Contrastes	P
Dicr. total vs.	18+/38	>0.05	Dicr. melánico vs.	20+/34	>0.05
Regiones melánicas machos			Regiones melánicas machos		
Regiones melánicas hembras	14-/38	>0.05	Regiones melánicas hembras	10-/34	>0.05
Regiones carotenoides machos	6+/38	>0.05	Regiones carotenoides machos	6+/12	>0.05
Regiones carotenoides hembras	5-/38	>0.05	Regiones carotenoides hembras	3-/12	>0.05
Regiones estructurales machos	13+/38	>0.05	Regiones estructurales machos	11+/16	>0.05
Regiones estructurales hembras	16-/38	>0.05	Regiones estructurales hembras	7-/16	>0.05

TABLE 3.5. Resultados de los estudios de correlación entre las variables ecológicas y el plumaje luego de aplicar el MCI. Se muestra el número de contrastes positivos, negativos y neutros. Dado que para ambas filogenias y ambos modelos de evolución se obtuvieron resultados similares, se muestran únicamente los resultados obtenidos para la filogenia I y el modelo de evolución de equilibrio discontinuo. *: significación del test de signos (prueba de una cola) < 0.05 .

	Hábito (terrestre-arbóreo)			Altura de nidificación			Gregarismo		
	Contrastes positivos	Contrastes negativos	Contrastes neutros	Contrastes positivos	Contrastes negativos	Contrastes neutros	Contrastes positivos	Contrastes negativos	Contrastes neutros
Dicromatismo total	12	7	1	18	12	7	25	22	10
Brillo total machos	13	7	0	20	17	0	33	23	1
Brillo total hembras	11	9	0	17	20	0	35	21	1
Contraste brillo machos	9	11	0	15	22	0	28	29	0
Contraste brillo hembras	10	10	0	12	25*	0	24	32	1
Brillo melánico machos	12	8	0	19	17	1	29	25	3
Brillo melánico hembras	11	9	0	17	18	2	26	26	5
Brillo carotenoides machos	1	0	19	4	3	30	9	9	39
Brillo carotenoides hembras	1	0	19	4	4	29	12	6	39
Brillo estructural machos	8	12	0	16	12	9	25	22	10
Brillo estructural hembras	7	12	1	16	11	10	26	18	13

El dicromatismo total no estuvo asociado con la cantidad de regiones del cuerpo cubiertas por un determinado tipo de plumaje (Tabla 3.4). Esto significa que el dicromatismo no está ligado particularmente a la presencia de ningún tipo de plumaje en este grupo. En cambio, cuando se estudió la asociación entre el dicromatismo de cada tipo de plumaje y la proporción del cuerpo cubierta por el mismo, sólo se encontró una asociación positiva para el plumaje carotenoides de los machos, cuando el dicromatismo se midió como variable continua (Tabla 3.4). Esto implica que un aumento en el dicromatismo del plumaje carotenoides está dado por una mayor superficie del cuerpo de los machos cubierta por este plumaje.

Los parches de color o patrones de coloración conspicuos son muy comunes en el grupo Columbidae y se observan en al menos una región del cuerpo en un 80% de las especies del grupo (Apéndice 3.1). Además, por lo general están presentes en ambos sexos. Solamente en 45 de las 239 especies que poseen parches de coloración conspicuos, estos se encuentran presentes únicamente en los machos. Los colores de los parches pueden tener base estructural como de pigmentos, indicando que no se trata de un carácter ligado a ningún tipo de plumaje en particular.

3.3.2. Selección natural: riesgo de predación

El dicromatismo total estuvo correlacionado en forma negativa con el contraste de brillo en las hembras, aunque esta correlación dejó de ser significativa cuando se corrigió por Bonferroni para comparaciones múltiples (Tabla 3.2). Los resultados sugieren que en las especies con mayor dicromatismo hay una tendencia a que las hembras tengan un menor contraste de brillo entre las regiones de su plumaje.

Por otro lado, no se encontró una asociación significativa entre el hábito de la especie y el dicromatismo o el brillo para ningún tipo de plumaje (Tabla 3.5). Un resultado similar se obtuvo para la altura de nidificación, a excepción del contraste de brillo en hembras, que estaba negativamente asociado a la altura de nidificación ($z = 1.97$, $P = 0.02$). Sin embargo, la asociación no fue significativa tras corregir por Bonferroni, lo cual indicaría que existe una tendencia a que especies que anidan a mayor altura tengan hembras con un menor contraste de brillo en su plumaje.

3.3.3. Selección natural: influencia del ambiente

La prueba de estados contingentes mostró que existe una asociación significativa entre la presencia de colores rojos y púrpuras en el plumaje de las especies y el uso de ambientes cerrados (Tabla 3.6a; $G = 4.03$, $P = 0.04$) y de colores blancos y negros y el uso de ambientes abiertos (Tabla 3.6b; $G = 5.66$, $P = 0.01$). En cambio, la presencia de plumajes grises no estuvo asociada al uso de ambientes abiertos (Tabla 3.6c; $G = 1.03$, $P > 0.1$) ya que se trata de un color ampliamente distribuido en el grupo.

TABLA 3.6. Distribución de la presencia de determinados tipos de color en el plumaje de las especies, en ramas reconstruidas como de ambientes cerrados y abiertos, respectivamente.

a. Colores rojos, anaranjados, púrpuras y marrón rojizos

	Ambiente cerrado	Ambiente abierto
Aparición de la coloración	30	6
Pérdida de la coloración	20	2
Ausencia de la coloración	220	95
Presencia de la coloración	230	4

b. Colores blancos y negros

	Ambiente cerrado	Ambiente abierto
Aparición de la coloración	4	3
Pérdida de la coloración	39	5
Ausencia de la coloración	208	30
Presencia de la coloración	235	83

c. Colores blancos, negros y grises

	Ambiente cerrado	Ambiente abierto
Aparición de la coloración	3	0
Pérdida de la coloración	27	5
Ausencia de la coloración	121	4
Presencia de la coloración	344	103

3.3.4. Selección social

No se encontró una asociación significativa entre el gregarismo y ninguna de las variables medidas sobre el plumaje (Tabla 3.5).

3.3.5. El plumaje como refuerzo de la barrera reproductiva

En contra de la predicción que hace la hipótesis del plumaje como barrera reproductiva, la

prueba de pares igualados de Wilcoxon mostró que en los 37 pares de especies estudiados, el plumaje de las especies alopátricas difiere significativamente más entre sí que el de las especies simpátricas ($Z = 2.28$; $P = 0.022$; media \pm D.S. especies alopátricas = 5.27 ± 2.02 ; media \pm D.S. especies simpátricas = 4.56 ± 2.19).

3.4. Discusión

Los resultados del estudio muestran que podría haber más de un factor actuando simultáneamente sobre el plumaje, y que serían tanto mecanismos de selección sexual como de selección natural los que determinan los patrones de coloración presentes en el plumaje de las especies del grupo Columbidae. Además, los resultados sugieren que plumajes con diferente base de coloración (melánica, carotenoide o estructural) pueden tener distintas respuestas a las presiones originadas por un mismo factor de selección.

Por un lado, se encontró una asociación significativa entre el dicromatismo y el brillo del plumaje melánico y estructural en los machos, que sugiere que la selección sexual está actuando sobre ambos tipos de plumaje. Sin embargo, este mecanismo no estaría provocando un aumento en la proporción del cuerpo cubierta por ellos, sino un aumento en el brillo de los parches de coloración ya existentes. A diferencia del plumaje estructural, el plumaje melánico también resulta más brillante en las hembras de las especies más dicromáticas. Pero este patrón no se observa cuando el dicromatismo se mide como variable discreta. Esto indicaría que existe una correlación entre el brillo del plumaje melánico de los machos y las hembras cuando tienen el mismo color, pero no cuando presentan colores distintos. Una explicación posible al aumento de brillo en las hembras es un efecto de correlación genética entre los sexos (Lande & Arnold 1985, Hill 1993), que sin embargo desaparece cuando entre ambos difiere el color del pigmento. McGraw y colaboradores (2002b) encontraron que en *Carduelis tristis* la expresión de pigmentos carotenoides difiere entre los sexos por la forma diferencial en que los machos y las hembras lo utilizan fisiológicamente (absorben, transportan, metabolizan o depositan). En el caso de las melaninas, la diferencia de expresión entre los sexos podría estar ligada al camino de síntesis del pigmento, que originaría un pigmento de distinto color y, en consecuencia, una coloración distinta en el plumaje de machos y hembras. Otra explicación posible al aumento de brillo del plumaje melánico en las hembras de las especies más dicromáticas, es la presencia de un proceso de selección por parte de los machos (West-Eberhardt 1983, Irwin 1994, Cunningham and Birkhead 1997), que preferirían hembras más brillantes. Burley (1981) mostró

que en la paloma doméstica (*Columba livia*) la coloración y los patrones del plumaje son seleccionados por preferencias tanto de machos como de hembras, lo cual demuestra que un mecanismo de preferencia de los machos por caracteres de plumaje de las hembras puede estar explicando el patrón observado.

El plumaje carotenoide, por otro lado, también podría estar siendo afectado por un proceso de selección sexual, pero respondería distinto de los plumajes con base melánica y estructural a este factor de selección. En este caso, el dicromatismo está positivamente correlacionado con la proporción del cuerpo cubierta por plumaje con coloración carotenoide en los machos, pero esto no está asociado a un aumento en el brillo del plumaje. Por el contrario, los resultados muestran que en este grupo son las hembras las que poseen plumajes carotenoides más brillantes y que existe una asociación positiva entre el brillo de las hembras y el grado de dicromatismo presente. Esto significa que las especies más dicromáticas tienen machos con mayor proporción de plumaje carotenoide y hembras más brillantes, lo cual podría estar indicando la presencia de un proceso de preferencia sexual mediado por los machos en el que las hembras más brillantes son preferidas, pero no así los machos más brillantes por las hembras, que en cambio los eligen por la cantidad de plumaje carotenoide presente. Puede ser que en el caso del plumaje carotenoide, la calidad de los machos no esté determinada por el brillo, sino por el tono del parche de color. La diferencia de color de un parche carotenoide puede estar dada por diferencias en la concentración del pigmento (Endler 2000). Por otro lado, Hill (2000) encontró que los pigmentos rojos eran sintetizados a partir de precursores anaranjados y amarillos en *Carpodacus mexicanus*, indicando que hay un mayor costo asociado a la expresión de pigmentos rojos. Esto también fue sugerido por un trabajo de Hill (1996), que encontró que en carduelinos el dicromatismo sexual estaba correlacionado con el color rojo del plumaje carotenoide de los machos, que en las hembras siempre era más anaranjado o amarillo, y por un trabajo de Pryke y colaboradores (2001), que encontraron que la coloración carotenoide actúa como indicador de status en *Euplectes ardens*, en donde los machos más vigorosos muestran parches de color más rojo, en comparación con machos menos vigorosos, que los tienen más amarillos. Es posible que en las palomas las hembras estén seleccionando la presencia de plumaje carotenoide en los machos, pero que el aumento de plumaje carotenoide no esté asociado a un aumento en el brillo, sino al color que exhiba el plumaje.

A pesar de que los resultados sugieren que en el grupo Columbidae hay un mecanismo de selección sexual actuando sobre el plumaje, no se encontró un aumento de la diversidad taxonómica en las especies más dicromáticas. La ausencia de asociación entre ambas variables

se puede deber a dos causas: a que efectivamente no haya un aumento en la diversidad taxonómica o a que el dicromatismo no sea un buen indicador de selección sexual. Hasta el momento, la asociación entre la selección sexual y la diversidad taxonómica se ha encontrado en dos grupos de aves, las aves de paraíso (West-Eberhardt 1983) y los passeriformes (Barraclough et al. 1995). Ambos grupos, especialmente las aves de paraíso, tienen una selección intersexual muy intensa. Es posible que en las palomas, que son monogámicas y no tienen una selección sexual tan intensa, no se manifieste un aumento de la diversidad taxonómica como consecuencia de este proceso. Por otro lado, es posible que el dicromatismo no sea un buen indicador de selección sexual. En primer lugar, porque la hipótesis de divergencia taxonómica requiere que el dicromatismo haya evolucionado exclusivamente por un mecanismo de preferencia de las hembras, y los resultados de este estudio muestran que el dicromatismo también podría estar siendo afectado por preferencia de los machos y por factores de selección natural, que se discuten más adelante. En segundo lugar, es posible que aunque en una especie haya selección sexual mediada por preferencia de las hembras, un efecto de correlación genética entre los sexos haga que su grado de dicromatismo sea menor al que se expresaría sin este efecto. En resumen, aunque no se haya encontrado una relación de la diversidad taxonómica con el dicromatismo, no se puede descartar que esta relación exista con el grado de selección sexual, si éste pudiera ser medido en forma directa.

Algunos estudios encontraron que en algunos grupos la señalización de status afecta la coloración o los patrones presentes en el plumaje (West-Eberhardt 1983, Irwin 1994), pero éste no es el caso en las palomas, en donde no se encontró una asociación significativa entre el gregarismo y el brillo del plumaje. Las marcas o parches de color conspicuos, por otro lado, son muy comunes en el plumaje de las palomas y se hallan presentes en aproximadamente el 80% de las especies del grupo. Además de ser muy frecuentes, por lo general son exhibidos por ambos sexos. Es posible que estas marcas no estén sexualmente seleccionadas y que sean utilizadas como una señal de comunicación no ligada a contextos sexuales. Esta función se ha encontrado para parches melánicos en numerosas especies (e.g. Rohwer, 1975, 1985, Møller 1987, Senar et al. 1993, Veiga 1993). En las palomas, sin embargo, los parches no son solamente melánicos, sino que pueden tener base carotenoides, y, más frecuentemente, estructural. Es muy común encontrar parches iridiscentes en el cuello y las alas de muchas especies del grupo. Es posible que estas marcas, aunque no tengan la misma base de coloración, compartan la característica de ser conspicuas y generar un alto contraste con el plumaje circundante. Las marcas blancas y negras generan contraste en brillo, mientras que los parches iridiscentes y carotenoides tienen picos de reflectancia pronunciados que pueden resultar muy

conspicuos (Capítulo 2, Mahler et al. 2003). Dado que estos patrones de coloración se encuentran presentes en ambos sexos en numerosas especies, y es altamente probable que resulten conspicuos al receptor, es posible que estén actuando como señal de comunicación intraespecífica en un contexto no sexual, ya sea para el reconocimiento de individuos conespecíficos o en contextos agonistas. Sin embargo, otra posibilidad es que sí sean utilizados en contextos sexuales y se encuentren bajo un proceso de selección sexual, pero que se expresen en ambos sexos por un efecto de correlación genética, o que las marcas sean dicromáticas, pero que esto no pueda ser percibido por el ojo humano, tal como lo sugieren los resultados del capítulo 2. Sin embargo, la función concreta de estos parches de color conspicuos y su generalidad para todo el grupo sólo pueden ser determinadas experimentalmente.

Desde que Wallace (1889) propuso que las diferencias de color entre los sexos pueden surgir por cambios de coloración en la hembra, y no por cambios en el macho como producto de selección sexual, se han encontrado evidencias de este proceso en numerosos grupos (e.g. Burns 1998, Irwin 1994, Martin & Badyaev 1996). En este estudio se encontró una asociación negativa entre el dicromatismo total y el contraste en el brillo del plumaje de las hembras, lo cual indica que en las hembras de las especies más dicromáticas existe una disminución en su contraste de brillo. La causa de esta disminución no está clara, pero podría estar relacionada con la presencia de predadores, que favorecería la coloración críptica en las hembras. Cuando se estudiaron los riesgos de predación, usando como medida indirecta el hábito y la altura de nidificación, se encontró una correlación del contraste de brillo únicamente con la altura de nidificación y ésta fue negativa. Este patrón coincide con el encontrado por Martin & Badyaev (1996), que mostraron que los riesgos de predación son mayores para nidos construidos en arbustos y árboles que para aquellos construidos sobre la superficie de la tierra, lo cual podría causar un aumento en la cripticidad del plumaje de las hembras.

En un trabajo reciente, McNaught & Owens (2002) estudiaron si la variabilidad interespecífica del plumaje en varios grupos de aves australianas era consecuencia de un efecto del aislamiento reproductivo o del ambiente. Sus resultados mostraron que el plumaje de estas aves estaba diseñado para contrastar con el ambiente y no para evitar la hibridación entre especies. En este estudio se obtuvieron resultados similares, ya que no se encontraron evidencias de que un proceso de aislamiento reproductivo esté afectando la coloración del plumaje de las palomas y se encontró una asociación entre los colores presentes en el plumaje de las especies y el ambiente que habitan. Al igual que en las aves australianas, en las palomas se observaron mayores diferencias de plumaje entre las especies alopátricas que entre las

especies simpátricas, lo cual sugiere que el reconocimiento de las especies no es un factor importante en la variación interespecífica del color. Por el contrario, la presencia de colores con reflectancia importante en longitudes de onda largas en especies que habitan ambientes cerrados se corresponde con la noción de que el plumaje está adaptado para producir el mayor contraste cromático posible con el ambiente (Endler 1993, Endler & Théry 1996). Lo mismo pasa con la presencia de colores negros y blancos para especies de ambientes abiertos (Bennett & Owens 2002), lo cual sugiere que el ambiente es un factor importante en la evolución del color en el plumaje de las palomas.

Para resumir, las conclusiones principales de este capítulo son las siguientes: 1) existiría un proceso de selección sexual actuando sobre el plumaje de las palomas, que se expresaría en un aumento del brillo en los plumajes melánico y estructural, y en un aumento de la proporción del cuerpo cubierta por plumaje carotenóide en los machos; y 2) el ambiente estaría favoreciendo la presencia de colores que contrasten máximamente con el entorno. Además, hay evidencias que sugieren que los parches de color o marcas conspicuas podrían estar actuando como señales de comunicación en contextos no sexuales, y que el dicromatismo sexual no siempre está originado por cambios en el plumaje de los machos, sino que también habría factores de selección como el riesgo de predación actuando sobre el plumaje de las hembras, ocasionando la diferencia de color entre los sexos.

CAPÍTULO 4

ASOCIACIÓN DE LOS SONIDOS MECÁNICOS CON LA ATENUACIÓN DE LAS PLUMAS PRIMARIAS EXTERNAS

4.1. Introducción

Goodwin (1983) describió la existencia de cinco tipos diferentes de modificaciones en las plumas primarias de la familia Columbidae (Fig. 4.1). La más pronunciada de estas modificaciones (Fig. 4.1, extremo derecho) es denominada atenuación y consiste en la reducción distal de la lámina interna de la décima primaria. Dentro del grupo de las palomas americanas este carácter se halla presente en todas las especies de los géneros *Leptotila* y *Claravis* y en las especies *Geotrygon saphirina* y *Columbina cyanopsis*, pero también se observa en numerosas especies de otros géneros.

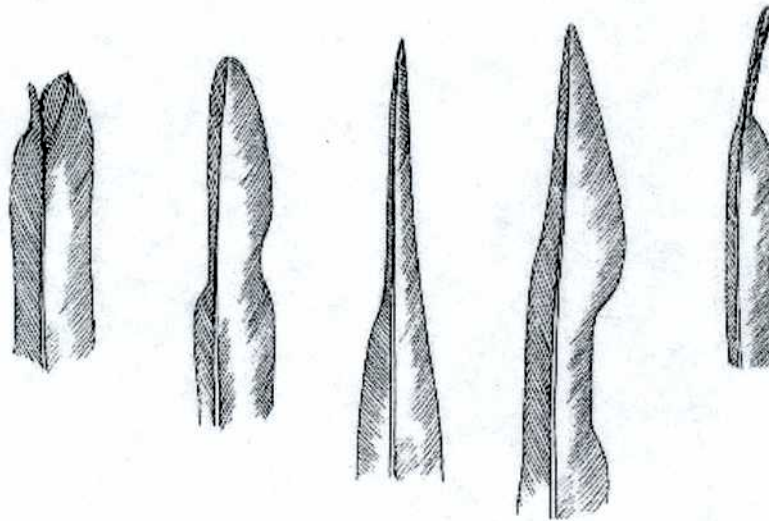


FIGURA 4.1. Modificaciones en las plumas primarias presentes en la familia Columbidae (tomado de Goodwin 1983). La atenuación corresponde a la figura del extremo derecho y consiste en la reducción distal de la lámina interna de la décima primaria.

La funcionalidad de la primaria atenuada no se conoce. Una posibilidad es que haya evolucionado como una señal de comunicación en contextos no sexuales. La “hipótesis de la

señal” sugiere que la selección natural actuó directamente sobre la morfología de la pluma para ser utilizada como una señal visual, o indirectamente sobre su habilidad de producir sonidos mecánicos. Johnston (1961) sugirió que las modificaciones en las plumas están relacionadas con la producción de sonidos. Según la “hipótesis de la señal” la producción de sonidos mecánicos debería estar asociada a la presencia de primarias atenuadas o alguna otra modificación en la estructura de las plumas.

Otra hipótesis sugiere que la primaria atenuada mejora el desempeño de vuelo en ambientes cerrados, confiriendo una mayor maniobrabilidad que permite cambios abruptos en la dirección de vuelo, fundamentales para poder esquivar las ramas y troncos presentes en estos ambientes (Goodwin 1959, 1983). De acuerdo con la “hipótesis del desempeño de vuelo” la presencia de atenuación debería estar asociada a especies de ambientes cerrados y mixtos, y ausente en especies que habitan ambientes abiertos. Tanto en este caso, como en la “hipótesis de la señal”, se espera que el carácter esté presente en ambos sexos.

Por último, es posible que la atenuación en la primaria externa haya surgido por un proceso de selección sexual, mediado por la preferencia de las hembras por este carácter. Según la “hipótesis de selección sexual” las hembras pueden preferir el carácter morfológico en si o algo que este origine (como por ejemplo sonidos mecánicos). Esta hipótesis predice que la primaria atenuada se encuentre presente únicamente en los machos.

El objetivo de este estudio es poner a prueba la “hipótesis de la señal” y las hipótesis alternativas sobre la funcionalidad de las primarias externas atenuadas, mediante un enfoque comparativo. Del mismo modo que en el capítulo 3, se incluyeron todas las especies del grupo Columbidae para realizar este estudio.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Recolección de datos

Este estudio está basado en los especímenes depositados en las colecciones del Natural History Museum (Tring, Reino Unido) y del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires) e incluye casi todas las especies reconocidas en la familia Columbidae.

La atenuación de la primaria externa se midió como el cociente del ancho de la pluma 10mm distal y proximal al punto de constricción. La medición se realizó sobre un máximo de tres hembras y tres machos adultos, dependiendo de la disponibilidad de material. Si el cociente promedio era menor a 0.7 se consideró que la especie presenta atenuación. Todas las especies descritas con primaria atenuada por Goodwin (1983) mostraron cocientes menores a 0.7. Para el análisis comparativo la atenuación se trató como una variable discreta, y su presencia y ausencia fueron codificadas como 1 y 0, respectivamente (Apéndice 4.1).

Los datos sobre la producción de sonidos mecánicos y el hábitat fueron tomados de la bibliografía (Goodwin 1983, Baptista et al. 1997 y Gibbs et al. 2001). La producción de sonidos mecánicos fue codificada como 1 cuando estaba presente en la especie y como 0 si no había registros de este tipo de sonidos (Apéndice 4.1). El hábitat fue dividido en dos categorías: cerrado, incluyendo selvas y bosques, y abierto, incluyendo áreas cultivadas, zonas áridas, pastizales y áreas con árboles dispersos (ídem Capítulo 3). Para el análisis se codificaron como 1 y 0, respectivamente (Apéndice 4.1).

4.2.2. *Análisis estadístico*

Para poner a prueba las hipótesis de la señal y del desempeño de vuelo se utilizó el método de estados contingentes (Sillén-Tullberg 1993), cuyos detalles se describieron en el capítulo 3, sobre la base de las dos hipótesis filogenéticas utilizadas en ese capítulo. Dado que los resultados fueron similares para ambas, se muestran únicamente los correspondientes a la filogenia 1 (Fig. 4.2). La optimización de los caracteres se realizó con el software MacClade 3.0 (Maddison & Maddison 1992). La presencia de atenuación y la producción de sonidos mecánicos fueron considerados estados derivados, ya que ambos estaban ausentes en la raíz del árbol filogenético del grupo luego de la optimización. En total se analizaron 607 ($2N - 1$) ramas.

Para poner a prueba la “hipótesis de la señal” se analizó si la producción de sonidos mecánicos estaba asociada a la presencia de la primaria externa atenuada. Para estudiar esta asociación sólo interesan aquellas ramas capaces de adquirir sonidos mecánicos. Por lo tanto, se comparó el número de ramas sin sonidos mecánicos con aquellas en las que apareció este tipo de sonido, en ausencia y presencia de primarias externas atenuadas, por separado (Tabla 4.1).

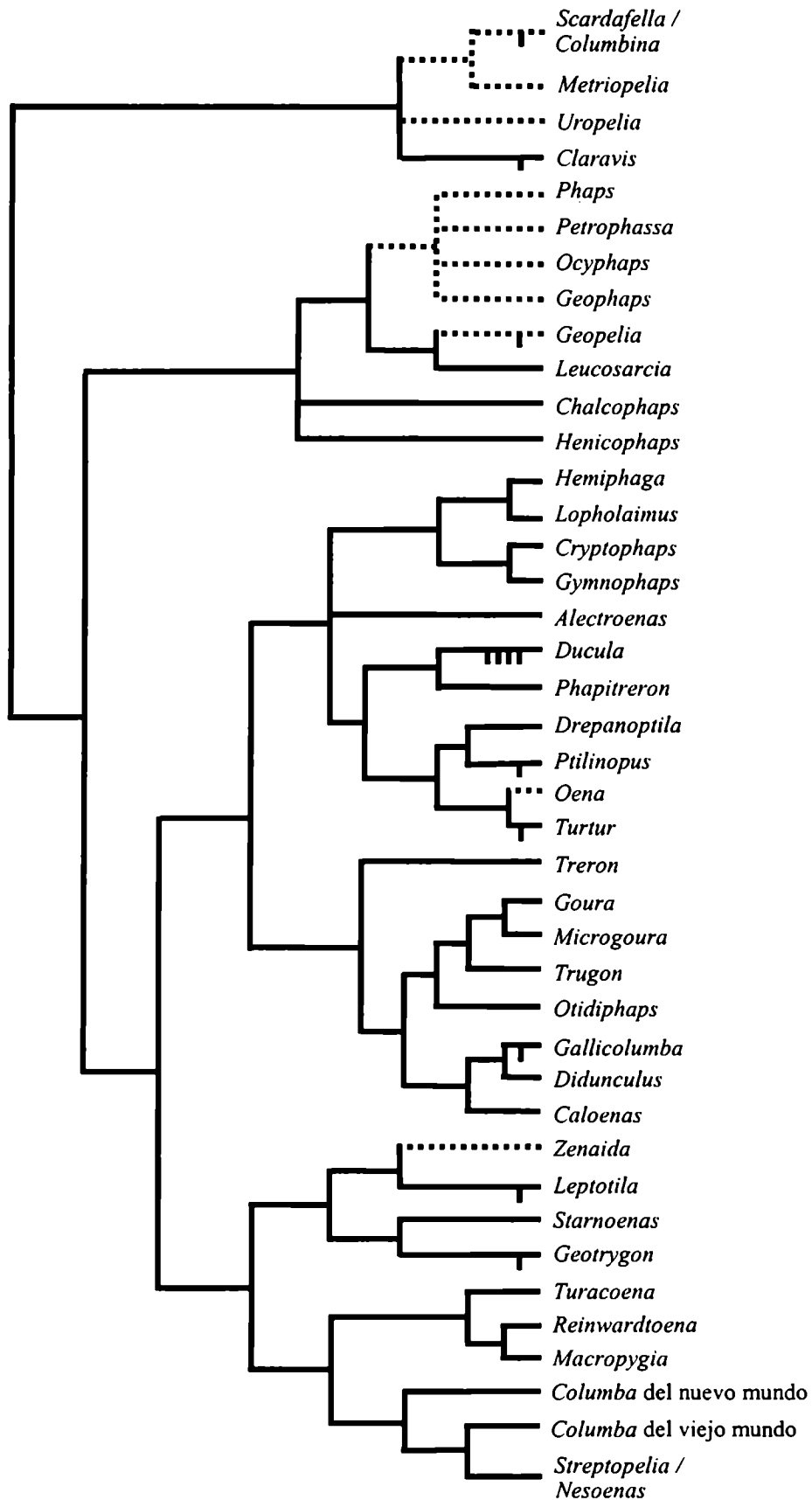


FIGURA 4.2. Hipótesis filogenética para los géneros de la familia Columbidae. Las marcas grises indican la presencia de sonidos mecánicos en al menos una especie del grupo, mientras que las marcas negras indican la presencia de atenuación. El número de marcas por rama indica el número mínimo de apariciones del carácter necesario para explicar la distribución del carácter dentro del clado. Las ramas negras indican hábitat cerrados, las punteadas hábitat abiertos.

La prueba se realizó con una tabla de contingencia de 2 X 2 bajo la hipótesis nula de que los sonidos mecánicos aparecen en igual medida en ausencia o presencia de la atenuación ($\alpha = 0.05$).

TABLA 4.1. Distribución de eventos del carácter sonido mecánico sobre las ramas construidas con presencia o ausencia de atenuación.

	Atenuación presente	Atenuación ausente
Sonido mecánico ausente	107	459
Aparición de sonido mecánico	6	14
Sonido mecánico presente	0	19
Pérdida de sonido mecánico	1	1

Para poner a prueba la “hipótesis del desempeño de vuelo” se analizó si la atenuación de la primaria externa estaba asociada a ambientes cerrados. Para ello se comparó el número de ramas sin atenuación con el número de ramas en los que aparece la atenuación, para ambientes cerrados y abiertos, por separado (Tabla 4.2). La hipótesis nula predice que la atenuación tiene la misma probabilidad de aparecer en ambientes cerrados que en ambientes abiertos ($\alpha = 0.05$).

TABLA 4.2. Distribución de eventos del carácter atenuación sobre las ramas construidas con ambiente cerrado o abierto.

	Ambiente cerrado	Ambiente abierto
Aparición de la atenuación	10	2
Ausencia de atenuación	367	124
Pérdida de atenuación	8	0
Presencia de atenuación	86	10

4.3. Resultados

Cuando está presente, la atenuación de la primaria externa se observa en ambos sexos y muestra una baja variación interindividual ($CV < 10\%$, $N = 8$ especies). Estos resultados descartarían la “hipótesis de selección sexual”, que predice que el carácter está presente en los machos únicamente.

Existen reportes de 28 especies de palomas que producen sonidos mecánicos en forma de silbidos o zumbidos (Apéndice 4.1) y esto siempre ocurre durante el vuelo (Goodwin 1983, Baptista et al. 1997, Gibbs et al. 2001). Numerosas especies producen sonidos de golpeteo, que probablemente sean una consecuencia de la percusión de las puntas de las alas en algún punto del ciclo alar y por lo tanto independientes de modificaciones en las plumas. Al menos en la paloma común (*Columba livia*) se ha demostrado que el golpeteo ocurre cuando durante el ciclo alar las alas se encuentran en la parte superior (Simpson 1983), y a menudo se oye durante el despegue o el despliegue de vuelo cuando se exageran los movimientos alares. Al ser independientes de las modificaciones de las plumas primarias los sonidos de golpeteo no se incluyeron en el análisis. Los sonidos mecánicos aparecieron un mínimo de 20 veces en diversos géneros (Fig. 4.2), mostrando que el carácter es altamente convergente. Sólo seis apariciones ocurrieron en presencia de la primaria externa atenuada (Tabla 4.1). La prueba de estados contingentes mostró que no hay asociación entre los sonidos mecánicos y la primaria externa atenuada ($G = 2.11, P > 0.05$).

La atenuación de la primaria externa se observa en 54 especies del grupo Columbidae (Apéndice 4.1) y corresponde a 20 transiciones en los estados del carácter en el grupo. La atenuación se originó un mínimo de 12 veces en forma independiente: cuatro veces en el género *Ducula*, una vez en *Ptilinopus*, donde también se perdió ocho veces, y una vez en los géneros *Geopelia*, *Columbina*, *Claravis*, *Leptotila*, *Geotrygon*, *Gallicolumba* y *Turtur*, respectivamente (Fig. 4.2). Diez apariciones ocurrieron en ambientes cerrados, contra dos que ocurrieron en ambientes abiertos (Tabla 4.2). Sin embargo, la prueba de estados contingentes muestra que este patrón puede darse por azar, dado que la mayoría de las ramas corresponden a ambientes cerrados ($G = 1.17, P > 0.1$).

4.4. Discusión

Johnston (1961) sugirió que las modificaciones en las plumas están asociadas a la producción de sonidos mecánicos. Sin embargo, en este estudio se encontró que en particular la atenuación de la primaria externa no está asociada a la producción de estos sonidos. Únicamente seis de las 54 especies con primarias externas atenuadas presentan registros de sonidos mecánicos. Por otro lado, aunque la presencia de sonidos mecánicos seguramente esté subestimada en la literatura, la ausencia de reportes para algunos géneros comunes y ampliamente distribuidos como *Leptotila*

y *Claravis*, que tienen atenuación, sugiere una ausencia de asociación directa entre ambos caracteres. Además, las primarias externas atenuadas se observan en solamente seis de las 28 especies que producen sonidos mecánicos (Apéndice 4.1). Siete presentan algún otro tipo de modificación y 15 no presentan especialización alguna. Es importante destacar que estos resultados no implican que otras modificaciones en las plumas no produzcan sonidos. Al menos algunas especies de los géneros *Phaps*, *Ocyphaps*, *Metriopelia* y *Drepanoptila* muestran algún tipo de especialización en las plumas y emiten sonidos en forma de silbidos o zumbidos.

Por otra parte, Goodwin (1983) notó que la mayoría de las especies con primarias externas atenuadas habita ambientes cerrados y sugirió que esta evidencia apoyaba la “hipótesis del desempeño de vuelo”. Sin embargo, este autor no tomó en cuenta que las especies no son puntos de comparación independientes debido a su historia evolutiva compartida (Ridley 1983, 1989, Felsenstein 1985). Al poner a prueba la hipótesis de Goodwin considerando las relaciones filogenéticas de las especies, se encontró que la asociación entre la atenuación y los ambientes cerrados puede ser explicada por azar. Esto se debe a que la mayoría de las especies habita ambientes cerrados. Además, el hecho de que dos taxones, *Columbina cyanopsis* y el género *Geopelia*, hayan adquirido el carácter en ambientes abiertos también contradice la hipótesis, ya que no se esperaría la evolución de la atenuación en ambientes abiertos. Sin embargo, es posible que la atenuación en la primaria externa haya sido naturalmente seleccionada para mejorar el desempeño en el vuelo, pero por una causa no directa- o exclusivamente asociada a la maniobrabilidad en ambientes cerrados. Por ejemplo, una mejor maniobrabilidad en ambientes abiertos puede ser una ventaja adaptativa para escapar de predadores aéreos. Los espacios entre las plumas primarias aumentan la relación “elevación / empuje” que resulta de la deflexión de aire alrededor del ala inclinada (Hofton 1978, Tucker 1993, 1994, Drovetski 1996), lo cual también puede ser una ventaja para escapar a predadores terrestres, ya que permite ascensos rápidos en cualquier tipo de hábitat.

También es posible que la atenuación en la primaria externa haya surgido como una señal visual. Las alas son expuestas en numerosos comportamientos en las palomas, tales como contextos agresivos, defensivos y durante el ritual de alimentación del cortejo (Johnston 1961, Goodwin 1983). Es posible que las modificaciones en las plumas primarias, así como las marcas que presentan las cobertoras alares en algunas especies, sean utilizadas como señales visuales en determinados contextos. Sin embargo, no se han descrito comportamientos que enfaticen o exageren la exhibición de las plumas primarias en ninguna de las especies con modificaciones

en estas plumas (Goodwin 1983, Baptista et al. 1997), lo cual sugeriría que no están actuando como señal visual.

Por último, es posible que la atenuación en la primaria externa haya surgido por un proceso de selección sexual, mediado por la preferencia de las hembras por este carácter. Prum (1998) encontró que la producción de sonidos en bailarines (familia Pipridae) está asociada a especializaciones dimórficas de las plumas, y notó que la mayoría de las especies de aves que presentan estos sonidos son poligínicas y forman leks. Pero esta no es la situación en palomas, las cuales son monogámicas y muestran el carácter en ambos sexos. Existe evidencia de que la selección sexual puede actuar en especies monogámicas y que el carácter puede estar presente en ambos sexos por efectos de correlación genética o por selección simultánea por parte de las hembras y de los machos (Burley & Moran 1979, Burley 1981, Andersson 1994). Por lo tanto, no es posible descartar la hipótesis de selección sexual para explicar la presencia de atenuación en las plumas primarias de las palomas.

En conclusión, no se encontraron evidencias que sugieran que la primaria externa atenuada esté siendo utilizada como señal acústica o visual, ni tampoco que sea una adaptación para mejorar el desempeño de vuelo en ambientes cerrados. Para estudiar con más detalle la función de esta modificación deberían llevarse a cabo estudios adicionales que manipulen experimentalmente el carácter y evalúen sus efectos sobre la producción de sonidos mecánicos, las respuestas en comportamientos sociales, la maniobrabilidad en vuelo y la selección de parejas.

CAPÍTULO 5

VARIABILIDAD DE LOS CARACTERES DEL CANTO

5.1. Introducción

Los cantos son las señales acústicas más importantes en la comunicación de las aves, y en particular de las palomas. La información que transmiten es múltiple, y se da en varios niveles. Los cantos poseen básicamente tres niveles de variabilidad: 1) la variabilidad inter-específica, que permite el reconocimiento de la especie; 2) la variabilidad intra-específica o inter-individual, que permite el reconocimiento del sexo, edad, calidad e identidad del emisor; y 3) la variabilidad intra-individual, que da información sobre el estado motivacional y la condición física del emisor, así como sobre el contexto de emisión.

El canto de una especie está dado por una combinación característica de elementos que poseen determinadas estructuras temporales y parámetros de frecuencia. La hipótesis de “caracteres invariantes” (Marler 1960, Falls 1963, Emlen 1972) señala que son los parámetros con baja variabilidad los que dan información sobre la especie. Sin embargo, otros estudios plantearon la hipótesis de “espacio para la variación” (Dabelsteen & Pedersen 1985, Nelson 1988), y mostraron que caracteres variables también pueden brindar información sobre la especie, ya que a pesar de presentar variabilidad entre los individuos, no se superponen con los valores de otras especies. Slabbekoom y colaboradores (1999) encontraron que para el género de palomas *Streptopelia* los parámetros vocales presentan variabilidad intraespecífica, pero que no hay superposición entre los cantos de diferentes especies, lo cual apoyaría la hipótesis de “espacio para la variación”. Asimismo, se mostró que la variación intraindividual en la especie *Streptopelia decaocto* es menor a la variación interindividual, permitiendo el reconocimiento de los individuos a través del canto (ten Cate 1992), a la vez que determinados parámetros informan sobre la calidad del emisor, lo cual es fundamental en las interacciones intra- e intersexuales (ten Cate et al. 2002). Experimentos de campo apoyaron estas conclusiones, mostrando que los individuos de varias especies del género *Streptopelia* responden selectivamente a los cantos de su propia especie y son sensibles a los cambios en las variables acústicas de los mismos, sugiriendo que el canto es importante tanto en el reconocimiento de

individuos conespecíficos como en la evaluación de sus cualidades (Slabbekoorn & ten Cate 1998, de Kort & ten Cate 2001, Beckers et al. 2003a).

La variabilidad del canto puede darse en los siguientes parámetros: 1) la frecuencia, que está determinada por la morfología de la siringe (Ballintijn & ten Cate 1997) y la tensión aplicada sobre las membranas de la misma (Würdinger 1970, Abs 1980, Casey & Gaunt 1985, Gaunt & Gaunt 1985); 2) los parámetros temporales (duración de los elementos y las pausas); y 3) los parámetros estructurales (modulaciones de amplitud y frecuencia y número y repetición de los elementos). Los últimos dos están dados por patrones “on/off” en la actividad de la musculatura de la siringe y respiratoria (Gaunt 1983, 1988, Goller & Larsen 1997, Larsen & Goller 1999).

Ryan (1988) sugirió que los caracteres vocales ligados a la morfología son menos variables que aquellos ligados a variaciones en el comportamiento o la fisiología. Esto fue apoyado por el trabajo de Cocroft & Ryan (1995), que mostró que en anuros los caracteres con base morfológica (frecuencia fundamental, capacidad de producir amplitud modulada) eran menos variables entre especies que los caracteres dependientes de la fisiología (largo del canto, repetición de los pulsos). Asimismo, Ballintijn & ten Cate (1999) encontraron que en la especie *Streptopelia decaocto* la frecuencia fundamental era poco variable en un mismo individuo, mientras que el porcentaje de modulaciones era más variable y la duración de los elementos tenía una variabilidad intermedia. La baja variabilidad intraindividual en la frecuencia fundamental se debería a la simplicidad de la siringe, que no posee musculatura intrínseca (Ballintijn et al. 1995), mientras que la alta variabilidad en las modulaciones estaría dada por una variación en la actividad de la musculatura abdominal o respiratoria, que controlan la velocidad del flujo de aire (Gaunt et al. 1982) y la presión en el saco aéreo interclavicular (Beckers et al. 2003b).

El objetivo de este estudio es analizar la variabilidad presente en los parámetros vocales de las palomas americanas en diferentes niveles: dentro de un individuo, entre individuos de una especie y entre especies de un mismo y diferentes grupos taxonómicos. Por un lado, esto permitirá determinar el grado de variabilidad que poseen los diferentes parámetros vocales y si esta variabilidad está relacionada con los mecanismos ligados a su producción. Por otro lado, permitirá determinar el ajuste a la hipótesis de “espacio para la variación” en especies de palomas distintas al género *Streptopelia*, y así conocer la generalidad del patrón para el grupo Columbidae.

5.2. Materiales y métodos

5.2.1. Recolección de datos

Los análisis de los cantos se basaron en grabaciones obtenidas de Hardy et al. (1989), del National Sound Archive Wildlife Section (Reino Unido), de la Macaulay Library of Natural Sounds de la Universidad de Cornell (EEUU) y de la Colección Nacional de Sonidos Naturales del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, así como de grabaciones propias de las especies locales. El set de datos incluyó cantos de 58 de las 67 especies americanas. Para las siguientes especies no se pudieron obtener grabaciones: *Leptotila conoveri*, *Geotrygon veraguensis*, *Zenaida galapagoensis*, *Columbina cyanopsis*, *Claravis godefrida*, *Metriopelia morenoi*, *M. aymara*, *M. ceciliae* y *Columba oenops*. El número de grabaciones analizadas para cada especie fue variable, perteneciendo desde uno a 25 individuos diferentes (Tabla 5.1). Las grabaciones se digitalizaron con el programa Canary v. 1.2 (Charif et al. 1995), el cual también se utilizó para medir los parámetros vocales de los cantos. Para ello se generaron los sonogramas con un ancho de banda de filtro de 190.31 Hz y un largo de marco de 128 puntos. Cada sonograma estaba compuesto por uno o varios cantos; para cada individuo se analizaron un máximo de diez cantos, según la disponibilidad. En total, se midieron los parámetros vocales sobre 2.303 cantos. Los datos de peso corporal se tomaron de Dunning (1993) (Tabla 5.1).

Los cantos siempre están compuestos por una secuencia de notas emitidas en forma consecutiva (siendo una nota un sonido continuo en el tiempo) seguidas por una pausa de duración mayor a la del canto. Las notas forman unidades estereotipadas, que pueden ser emitidas una única vez o repetidas numerosas veces. De aquí en adelante se llamará sílaba a la unidad estereotipada del canto, que puede estar compuesta por una única nota o por una serie de notas (Fig. 5.1). En algunas especies de columbas americanas una nota introductoria es emitida antes de las sílabas. Sobre cada canto se midieron los siguientes parámetros, que se categorizaron en tres tipos: 1) parámetros de frecuencia: frecuencia máxima (MAX), frecuencia mínima (MIN), frecuencia enfatizada (ENF, la frecuencia del canto con mayor amplitud) y ancho de banda (BAND = MAX – MIN; Fig. 5.1); 2) parámetros temporales: duración de la nota más larga (DURNOTA), duración de la sílaba (SILDUR), duración de la pausa entre sílabas (PAUSIL), duración total del canto (TODUR) y duración de la pausa entre cantos (PAU;

TABLA 5.1. Valores medios \pm desvíos estándar de los parámetros medidos sobre los cantos de cada especie. ND: no disponible; -: igual al valor correspondiente a la sílaba (REPSIL = 1). Los valores de peso se tomaron de Dunning (1993).

Especie	No. de indiv.	MAX (Hz)	MIN (Hz)	ENF (Hz)	BAND (Hz)	DURNOTA (ms)	SILDUR (ms)	PAUSIL (ms)	TODUR (s)	PAU (s)	NOSIL	REPSIL	DI	DN	Peso (g)
<i>Columbina minuta</i>	12	742 \pm 56	434 \pm 25	631 \pm 35	304 \pm 69	233 \pm 55	250 \pm 89	413 \pm 76	17,2 \pm 9	12,6 \pm 6,9	1,2 \pm 0,4	26 \pm 13	0,85 \pm 0,33	0,98 \pm 0,04	33,2
<i>Columbina picui</i>	19	750 \pm 41	415 \pm 61	621 \pm 53	336 \pm 67	353 \pm 39	353 \pm 39	335 \pm 63	5,2 \pm 1,1	10,5 \pm 5,0	1 \pm 0	8 \pm 2	1 \pm 0	1 \pm 0	50
<i>Columbina talpacoti</i>	17	662 \pm 44	396 \pm 29	574 \pm 35	259 \pm 49	410 \pm 13	472 \pm 85	431 \pm 120	8,6 \pm 2,9	7,2 \pm 3,7	1,7 \pm 0,5	10 \pm 3	0,24 \pm 0,36	0,94 \pm 0,04	46,5
<i>Columbina passerina</i>	21	766 \pm 59	511 \pm 40	669 \pm 57	254 \pm 39	503 \pm 84	503 \pm 84	770 \pm 92	15,6 \pm 7,8	5,2 \pm 2,6	1 \pm 0	12 \pm 5	1 \pm 0	1 \pm 0	30,1
<i>Columbina buckleyi</i>	1	639	470	560	169	270	270	1009	6,3	ND	1	6	1	1	57,5
<i>Columbina cruziana</i>	14	2770 \pm 341	458 \pm 186	1705 \pm 307	2312 \pm 382	278 \pm 63	278 \pm 63	1881 \pm 631	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	41,2
<i>Claravis pretiosa</i>	14	615 \pm 49	380 \pm 30	524 \pm 40	235 \pm 44	218 \pm 17	218 \pm 17	1341 \pm 215	6,5 \pm 3,6	6,5 \pm 1,9	1 \pm 0	5 \pm 2,6	1 \pm 0	1 \pm 0	67,3
<i>Claravis monedura</i>	2	561 \pm 14	246 \pm 4	468 \pm 4	313 \pm 13	372 \pm 14	484 \pm 12	882 \pm 128	11,9 \pm 4,2	ND	2 \pm 0	10 \pm 3,5	0,13 \pm 0,007	0,90 \pm 0,008	89,7
<i>Scardafella inca</i>	10	1003 \pm 69	584 \pm 50	881 \pm 53	419 \pm 65	344 \pm 29	752 \pm 51	1628 \pm 463	15,9 \pm 12,8	4,2 \pm 0,2	2 \pm 0	7 \pm 4,9	0,45 \pm 0,02	0,76 \pm 0,02	47,5
<i>Scardafella squamata</i>	5	1059 \pm 81	494 \pm 71	939 \pm 71	565 \pm 111	228 \pm 57	789 \pm 115	1548 \pm 494	14,6 \pm 10,5	5,4	3 \pm 0	7 \pm 3,6	0,30 \pm 0,04	0,70 \pm 0,02	54,2
<i>Meirotopelia melanoptera</i>	2	2212 \pm 73	1176 \pm 125	1795 \pm 76	1036 \pm 52	286 \pm 51	488 \pm 117	1788 \pm 167	8,3 \pm 5,2	ND	2 \pm 0	4 \pm 1,4	0,59 \pm 0,03	0,78 \pm 0,08	113
<i>Uropelia campestris</i>	1	1326	813	1222	513	283	283	422	ND	1,5	1	ND	1	1	48
<i>Leptotilia verreauxi</i>	20	561 \pm 32	357 \pm 29	455 \pm 34	204 \pm 20	859 \pm 212	1380 \pm 175	7226 \pm 2137	-	-	2 \pm 0	1 \pm 0	0,19 \pm 0,05	0,83 \pm 0,06	153
<i>Leptotilia cassini</i>	4	554 \pm 26	389 \pm 39	469 \pm 30	165 \pm 16	1364 \pm 197	1364 \pm 197	4949 \pm 742	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	159
<i>Leptotilia megalura</i>	6	523 \pm 26	335 \pm 32	438 \pm 29	188 \pm 13	465 \pm 68	1241 \pm 205	3721 \pm 372	-	-	3,3 \pm 0,5	1 \pm 0	0,38 \pm 0,04	0,86 \pm 0,02	218
<i>Leptotilia pallida</i>	3	574 \pm 21	406 \pm 28	495 \pm 15	168 \pm 36	894 \pm 87	894 \pm 87	3594 \pm 58	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	190
<i>Leptotilia ochraceiventris</i>	2	563 \pm 28	320 \pm 7	485 \pm 2	243 \pm 20	572 \pm 67	572 \pm 67	7837	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	146
<i>Leptotilia plumbeiceps</i>	2	394 \pm 32	238 \pm 28	315 \pm 5	156 \pm 5	582 \pm 37	582 \pm 37	3369 \pm 1251	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	170
<i>Leptotilia jamaicensis</i>	12	622 \pm 47	350 \pm 28	457 \pm 38	272 \pm 30	716 \pm 205	1962 \pm 206	10801 \pm 1952	-	-	3,4 \pm 0,5	1 \pm 0	0,13 \pm 0,04	0,72 \pm 0,04	160
<i>Leptotilia rufaxilla</i>	25	587 \pm 60	409 \pm 54	497 \pm 58	178 \pm 17	768 \pm 115	768 \pm 115	4762 \pm 2082	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	157
<i>Leptotilia wellsi</i>	1	558	348	454	210	840	840	ND	-	-	1	1	1	1	200
<i>Geotrygon frenata</i>	13	434 \pm 28	260 \pm 27	350 \pm 27	175 \pm 18	669 \pm 120	669 \pm 120	3081 \pm 719	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	311
<i>Geotrygon montana</i>	13	462 \pm 90	295 \pm 79	384 \pm 86	167 \pm 24	925 \pm 241	925 \pm 241	3068 \pm 2110	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	115
<i>Geotrygon chrysis</i>	3	461 \pm 3	304 \pm 21	386 \pm 14	157 \pm 20	955 \pm 174	955 \pm 174	2997 \pm 1752	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	171
<i>Geotrygon lawrencii</i>	2	896 \pm 35	558 \pm 29	742 \pm 7	339 \pm 64	455 \pm 19	970 \pm 61	1299 \pm 126	-	-	2 \pm 0	1 \pm 0	0,41	0,87	220
<i>Geotrygon caniceps</i>	2	380 \pm 27	203 \pm 7	293 \pm 19	176 \pm 20	730 \pm 125	730 \pm 125	571 \pm 215	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	210
<i>Geotrygon goldmani</i>	5	614 \pm 29	280 \pm 26	422 \pm 24	335 \pm 46	643 \pm 52	643 \pm 52	4032 \pm 931	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	258
<i>Geotrygon linearis</i>	4	458 \pm 11	285 \pm 6	376 \pm 16	174 \pm 6	633 \pm 75	633 \pm 75	3193 \pm 905	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	245
<i>Geotrygon costarricensis</i>	5	883 \pm 458	618 \pm 401	797 \pm 436	265 \pm 91	334 \pm 87	334 \pm 87	827 \pm 61	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	320
<i>Geotrygon mystacea</i>	3	490 \pm 50	325 \pm 30	403 \pm 40	164 \pm 19	1045 \pm 188	1045 \pm 188	14376,3	-	-	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	1 \pm 0	230
<i>Geotrygon albifacies</i>	1	410	266	342	144	763	763	4173	-	-	1	1	1	1	316

TABLA 5.1. Continuación.

Especie	No. de indiv.	MAX (Hz)	MIN (Hz)	ENF (Hz)	BAND (Hz)	DURNOTA (ms)	SILDUR (ms)	PAUSIL (ms)	TODUR (s)	PAU (s)	NOSIL	REPSIL	DI	DN	Peso (g)
<i>Geotrygon chiriquensis</i>	1	430	256	356	174	1061	1061	2815	-	-	1	1	1	1	308
<i>Geotrygon saphirina</i>	1	1280	834	1172	445	827	827	2372	-	-	2	1	0,12	0,74	203
<i>Geotrygon versicolor</i>	1	504	240	394	264	635	635	1676	-	-	1	1	1	1	225
<i>Geotrygon violacea</i>	2	681 ± 72	486 ± 80	565 ± 77	195 ± 8	724 ± 53	724 ± 53	2566 ± 1490	-	-	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	97,8
<i>Sturnoenas cyanocephala</i>	1	673	387	569	287	669	649	ND	-	ND	ND	ND	1	1	242
<i>Zenaidura asiatica</i>	16	831 ± 26	384 ± 43	618 ± 70	446 ± 51	694 ± 158	5425 ± 608	5581 ± 2060	-	-	9,1 ± 0,4	1 ± 0	0,03 ± 0,006	0,68 ± 0,03	153
<i>Zenaidura meloda</i>	3	649 ± 50	352 ± 25	491 ± 23	296 ± 26	1109 ± 214	5956 ± 399	7273 ± 5537	-	-	7 ± 1	1 ± 0	0,04 ± 0,009	0,69 ± 0,04	216
<i>Zenaidura aurita</i>	5	730 ± 66	390 ± 23	507 ± 39	340 ± 47	1131 ± 109	3828 ± 156	8115	-	-	4 ± 0	1 ± 0	0,30 ± 0,02	0,71 ± 0,04	159
<i>Zenaidura auriculata</i>	8	650 ± 19	319 ± 43	435 ± 41	333 ± 42	827 ± 261	3362 ± 581	7372 ± 1530	-	-	4 ± 0	1 ± 0	0,22 ± 0,02	0,73 ± 0,07	114
<i>Zenaidura macroura</i>	12	733 ± 50	358 ± 48	497 ± 16	375 ± 87	1277 ± 247	4544 ± 805	10773 ± 4505	-	-	4,3 ± 0,4	1 ± 0	0,29 ± 0,06	0,72 ± 0,07	123
<i>Zenaidura graysoni</i>	1	570	350	462	220	1424	6515	ND	-	-	5	1	0,22	0,79	192
<i>Columba araucana</i>	1	498	181	381	317	730	730	928	7,6	ND	1	4	1	1	363
<i>Columba caribaea</i>	1	474	189	359	285	579	1067	696	4,5	ND	2	3	0,36	0,90	250
<i>Columba cayennensis</i>	10	785 ± 94	316 ± 28	582 ± 23	469 ± 87	909 ± 166	1563 ± 183	370 ± 97	7,5 ± 1,9	10,1 ± 4,7	3 ± 0	3 ± 1	0,10 ± 0,02	0,74 ± 0,06	250
<i>Columba corensis</i>	2	999 ± 11	492 ± 12	671 ± 38	507 ± 1	543 ± 45	1279 ± 142	663 ± 126	5,0 ± 0,8	15,7	3 ± 0	3 ± 0,7	0,24 ± 0,25	0,51 ± 0,03	340
<i>Columba fasciata</i>	10	442 ± 68	209 ± 31	334 ± 48	232 ± 56	918 ± 119	582 ± 101	918 ± 119	7,2 ± 2,6	3,0 ± 1,1	1 ± 0	5 ± 2	1 ± 0	1 ± 0	353
<i>Columba flavivox</i>	2	856 ± 91	327 ± 69	540 ± 66	529 ± 21	857 ± 220	1419 ± 101	447 ± 27	9,6 ± 4,3	ND	3 ± 0	5 ± 2,1	0,12 ± 0,02	0,73 ± 0,05	324
<i>Columba goodsoni</i>	1	1106	545	891	561	262	855	ND	-	-	3	1 ± 0	0,31	0,51	140
<i>Columba inornata</i>	2	897 ± 32	222 ± 4	606 ± 7	675 ± 36	719 ± 13	1374 ± 48	475 ± 19	7,3 ± 1,3	ND	2 ± 0	4 ± 0,7	0,26 ± 0,01	0,79 ± 0,02	250
<i>Columba leucocephala</i>	2	700 ± 33	313 ± 37	503 ± 16	387 ± 4	635 ± 95	1366 ± 193	530 ± 29	8,5 ± 1,9	ND	3 ± 0	5 ± 2,1	0,20 ± 0,02	0,73 ± 0,02	263
<i>Columba maculosa</i>	14	730 ± 69	379 ± 57	526 ± 55	352 ± 66	566 ± 28	1389 ± 160	440 ± 89	6,8 ± 2,4	26,6 ± 14,3	2,9 ± 0,2	4 ± 0,8	0,16 ± 0,002	0,59 ± 0,04	347
<i>Columba nigrirostris</i>	1	991	479	750	512	298	1056	805	-	-	4	1 ± 0	0,09	0,15	176
<i>Columba picazuro</i>	9	688 ± 54	347 ± 37	527 ± 48	340 ± 37	517 ± 42	1833 ± 226	386 ± 59	6,9 ± 0,9	18,0 ± 9,4	3 ± 0	3 ± 0,7	0,19 ± 0,04	0,66 ± 0,03	402
<i>Columba plumbea</i>	9	967 ± 104	444 ± 51	649 ± 36	522 ± 118	466 ± 41	1336 ± 211	5745 ± 1617	-	-	3,6 ± 0,5	1 ± 0	0,09 ± 0,02	0,56 ± 0,06	207
<i>Columba speciosa</i>	10	520 ± 63	213 ± 18	391 ± 41	310 ± 66	772 ± 152	1384 ± 307	585 ± 92	6,8 ± 2,3	22,0 ± 9,8	2,3 ± 0,5	3 ± 0,9	0,18 ± 0,03	0,72 ± 0,10	262
<i>Columba squamosa</i>	7	622 ± 33	249 ± 40	458 ± 28	374 ± 69	870 ± 118	1885 ± 486	751 ± 113	10,2 ± 3,7	22,9 ± 10,7	2,9 ± 0,4	4 ± 2,1	0,19 ± 0,01	0,74 ± 0,06	250
<i>Columba subvinacea</i>	10	1183 ± 62	617 ± 52	911 ± 48	567 ± 60	272 ± 33	1087 ± 87	4184 ± 1188	-	-	4 ± 0	1 ± 0	0,11 ± 0,02	0,63 ± 0,05	180

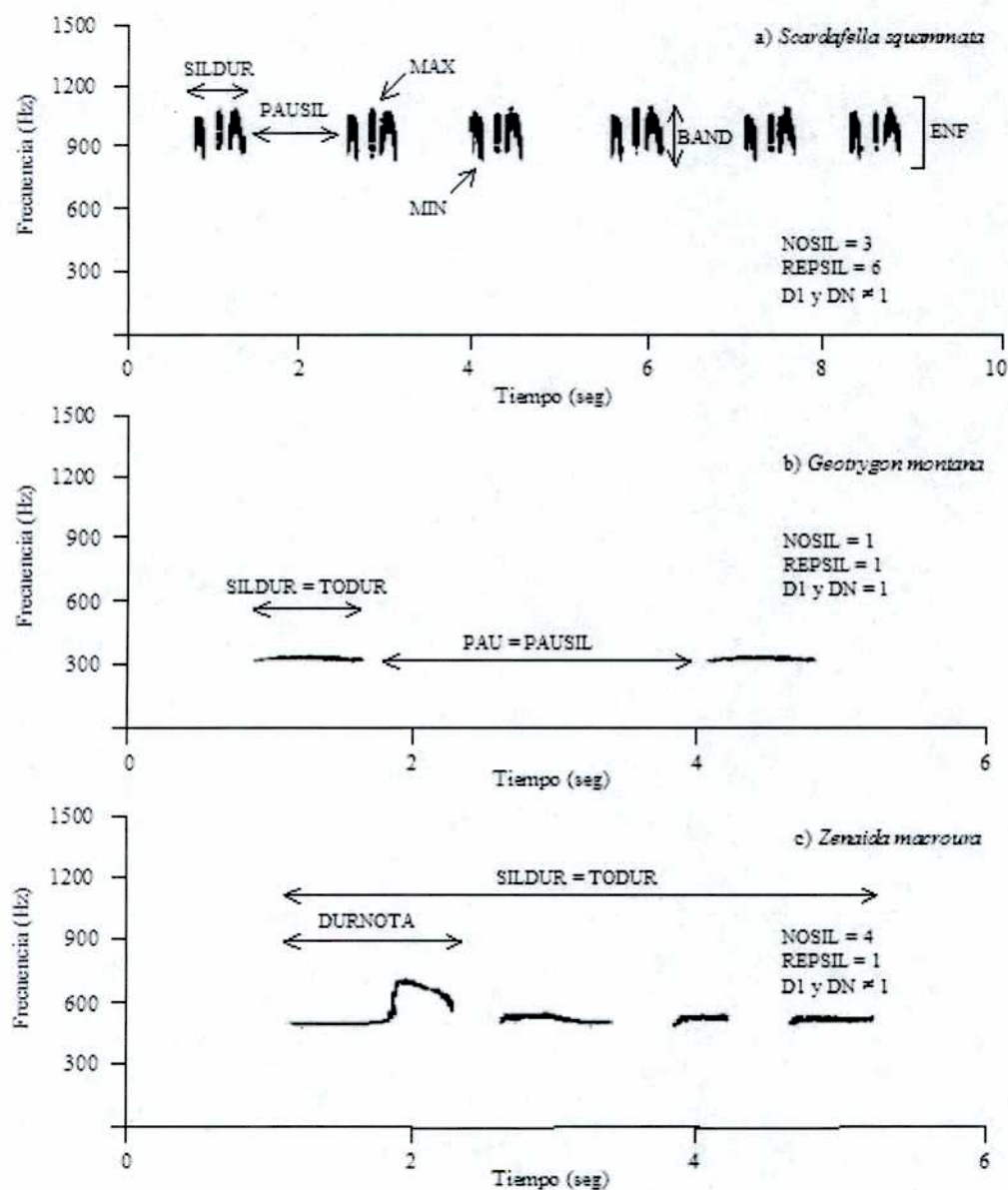


FIGURA 5.1. Sonogramas de los cantos de tres especies de palomas americanas (a) *Scardafella squamata*; (b) *Geotrygon montana*; (c) *Zenaida macroura*, en los que se marcan los parámetros medidos sobre todos los cantos. Parámetros de frecuencia: MAX: frecuencia máxima, MIN: frecuencia mínima; ENF: frecuencia enfatizada; BAND: ancho de banda. Parámetros temporales: DURNOTA: duración de la nota más larga; SILDUR: duración de la sílaba; PAUSIL: pausa entre sílabas; TODUR: duración total del canto; PAU: pausa entre cantos. Parámetros estructurales: NOSIL: número de notas de la sílaba; REPSIL: número de repeticiones de la sílaba; D1: duración de la primera nota respecto a TODUR; DN: sumatoria de la duración de las notas respecto a TODUR.

Fig. 5.1); y 3) parámetros estructurales: número de notas de la sílaba (NOSIL), número de repeticiones de la sílaba en el canto (REPSIL) y la proporción de la duración de la nota 1 y de todas las notas de la sílaba en relación con la duración total de la misma ($D1 = \text{Duración nota 1} / \text{SILDUR}$, $DN = \Sigma \text{duración notas} / \text{SILDUR}$, respectivamente; Fig. 5.1). En las especies que emiten la sílaba una única vez $\text{SILDUR} = \text{TODUR}$ y $\text{PAUSIL} = \text{PAU}$.

5.2.2. Análisis estadístico

Para cada nivel de análisis se calculó el coeficiente de variación (CV) para todos los parámetros vocales. El CV intraindividual se calculó utilizando las N repeticiones disponibles para cada individuo ($2 \leq N \leq 10$); el CV intraespecífico con los valores medios individuales; y el CV interespecífico con los valores medios de cada especie. El CV interespecífico se calculó para todas las especies en su conjunto y para cada grupo taxonómico por separado (palomas terrestres, palomas medianas y columbas americanas). Se excluyeron de los análisis intraindividuales e intraespecíficos los parámetros D1 y DN para las especies en las que la sílaba está compuesta por una única nota, ya que su valor es uno en todos los casos y la inclusión de la falta de variabilidad de estas especies generaría una disminución en los CV medios calculados. Para estudiar si los CV intraindividuales eran significativamente menores a los CV intraespecíficos se realizó una prueba de pares igualados de Wilcoxon para todos los parámetros, comparando para cada especie el valor medio de los CV intraindividuales y el CV intraespecífico. Para estudiar si los CV intraespecíficos eran significativamente menores a los CV interespecíficos se realizó una prueba de *t* de una cola para cada uno de los tres grupos, comparando los CV intraespecíficos con el CV interespecífico del grupo.

Para cada parámetro se estudió si la variabilidad intraespecífica difería entre grupos taxonómicos mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Para ello se utilizaron los CV intraespecíficos de cada especie.

Para comparar la variabilidad de los tipos de parámetros (frecuencia, temporales, estructurales), se realizó una ANOVA no paramétrica de Friedman para cada nivel de análisis. Para los CV intraindividuales e intraespecíficos, en cada especie se calculó el CV medio de los parámetros de frecuencia (MAX, MIN, ENF, BAND), temporales (DURNOTA, SILDUR, PAUSIL) y estructurales (NOSIL, D1, DN) medidos sobre la sílaba y se analizó si en las palomas americanas los tres tipos de parámetros eran significativamente distintos entre sí. Para

los CV interespecíficos se calculó el CV medio de los parámetros de frecuencia (MAX, MIN, ENF, BAND), temporales (DURNOTA, SILDUR, PAUSIL, TODUR, PAU) y estructurales (NOSIL, D1, DN, REPSIL) medidos sobre la sílaba y el canto en los tres grupos taxonómicos.

Se realizó un análisis multivariado para evaluar si los cantos permiten diferenciar a los grupos taxonómicos y a las especies, y cuáles son los parámetros de los cantos que aportan a la diferenciación. Para ello los parámetros de canto primero se sometieron a un análisis de componentes principales (PCA). El PCA transforma un alto número de variables correlacionadas en unas pocas variables ortogonales (los componentes principales, PCs). Luego se aplicó un análisis de función discriminante (DFA) a los PCs para determinar si las especies podían ser correctamente clasificadas en sus respectivos grupos taxonómicos y los individuos en sus respectivas especies. Solamente se incluyeron en el análisis los PCs con autovalores > 1 . El DFA también se realizó sobre cada tipo de parámetro por separado (temporales, estructurales y de frecuencia). Para la asignación de especies a grupos taxonómicos se utilizaron los valores medios de cada especie. Para la asignación de individuos a especies, se analizaron los tres grupos taxonómicos por separado (palomas terrestres, palomas medianas y columbas americanas) y se tomaron los valores medios individuales. Aquellas especies con un único representante (Tabla 5.1) fueron excluidas de los análisis de DFA por no presentar variabilidad. Para hacer el set de datos más balanceado, en el DFA se incluyeron un máximo de 10 individuos por especie, elegidos al azar. Se aplicaron transformaciones logarítmicas a todas las variables antes del análisis multivariado. Todos los análisis se realizaron con el software Statistica v. 4.2.

5.3. Resultados

5.3.1. Variabilidad de los parámetros vocales

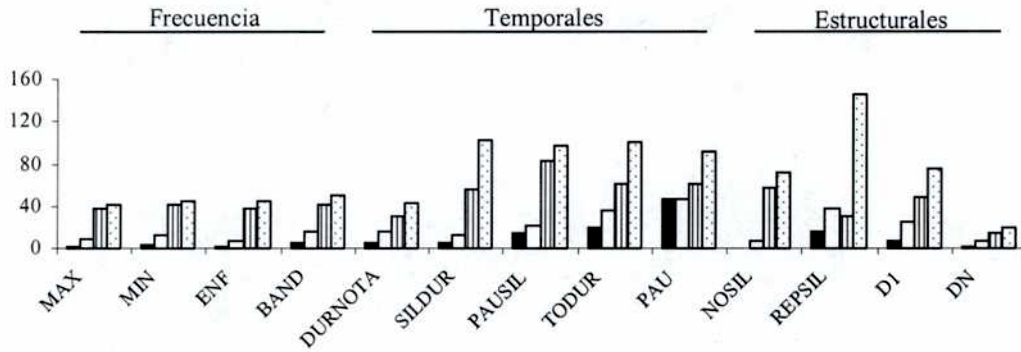


FIGURA 5.2. CV de los parámetros vocales medidos sobre los cantos (ordenados por tipo). Barras negras: CV intraindividuales; barras blancas: CV intraespecíficos; barras rayadas: CV interespecíficos dentro de los grupos taxonómicos; barras punteadas: CV interespecíficos para las palomas americanas en su totalidad.

La figura 5.2 muestra que los CV aumentan a medida que el nivel de análisis se hace más inclusivo. Los CV intraindividuales por lo general resultaron ser significativamente menores a los CV entre individuos de una misma especie, que a su vez resultaron ser significativamente menores a los CV interespecíficos en la mayoría de los casos (Tabla 5.2). Sin embargo, para los parámetros relacionados con el canto (REPSIL, TODUR, PAU) la variabilidad intraindividual e intraespecífica no difirió significativamente (Tabla 5.2). Esto indica que el número de veces que un individuo repite la sílaba es muy variable, así como también el tiempo que transcurre entre la emisión de los cantos, y que el rango de esta variación es similar al que tienen diferentes individuos entre sí. La variación entre individuos resultó menor a la variación entre especies en la mayoría de los parámetros, a excepción de la duración del canto y la pausa entre cantos (Tabla 5.2). Por lo tanto, estos parámetros no serían buenos indicadores especie-específicos. Por otro lado, para algunos parámetros los CV intraespecíficos resultaron menores a los CV interespecíficos para alguno o algunos de los grupos taxonómicos, mientras que para los demás no había diferencias significativas entre los CV (Tabla 5.2). Esto sugiere que los parámetros que no se superponen entre especies no serían los mismos para todos los grupos de palomas. La variación entre individuos fue similar en todas las especies para todos los parámetros, a excepción de los parámetros relacionados con el canto (Tabla 5.2). Para estos últimos, la variación intraespecífica de las especies de palomas medianas fue menor, ya que en ellas la sílaba siempre se repite una única vez en todos los individuos.

TABLA 5.2. Diferencias entre los coeficientes de variación: A) intraindividuales vs. intraespecíficos (parámetro Z; significación de la prueba de pares igualados de Wilcoxon); B) intraespecíficos vs. interespecíficos (significación mínima de la prueba de *t* de los tres grupos). C: Diferencias de los CV intraespecíficos entre grupos taxonómicos (parámetro χ^2 ; significación de la prueba de Kruskal-Wallis).

Parámetro de canto	A	B	C
MAX	Z = 5.34; P < 0.001*	t > 2.06; P < 0.03*	$\chi^2 = 1.29$; P > 0.1
MIN	Z = 5.26; P < 0.001*	t > 1.15; P < 0.2 ^a	$\chi^2 = 1.11$; P > 0.1
ENF	Z = 4.86; P < 0.001*	t > 2.29; P < 0.01*	$\chi^2 = 0.22$; P > 0.1
BAND	Z = 4.92; P < 0.001*	t > 1.86; P < 0.04*	$\chi^2 = 4.97$; P > 0.05
SILDUR	Z = 4.92; P < 0.001*	t > 1.81; P < 0.05*	$\chi^2 = 1.27$; P > 0.1
PAUSIL	Z = 2.91; P < 0.005*	t > 1.59; P < 0.06 ^a	$\chi^2 = 1.66$; P > 0.1
NOSIL	Z = 2.69; P < 0.01*	t > 1.67; P < 0.06 ^b	$\chi^2 = 2.80$; P > 0.1
REPSIL	Z = 1.48; P = 0.14	t > 0.85; P < 0.2 ^{b,c}	$\chi^2 = 37.0$; P < 0.05*
TODUR	Z = 1.21; P = 0.22	t < 0.63; P > 0.4 ^c	$\chi^2 = 12.3$; P < 0.05*
PAU	Z = 0.67; P = 0.50	t < 1.70; P > 0.07 ^c	$\chi^2 = 7.99$; P < 0.05*
DURNOTA	Z = 4.64; P < 0.001*	t > 1.03; P < 0.2 ^a	$\chi^2 = 1.65$; P > 0.1
D1	Z = 2.69; P < 0.01*	t > 0.26; P < 0.4 ^d	$\chi^2 = 0.73$; P > 0.1
DN	Z = 2.51; P = 0.01*	t > 0.57; P < 0.3 ^a	$\chi^2 = 3.14$; P > 0.1

* CV significativamente diferentes para los tres grupos

^a CV no significativamente diferentes en las palomas medianas, si en las palomas terrestres y columbas americanas

^b CV no significativamente diferentes en las columbas americanas, si en las palomas terrestres y medianas

^c prueba realizada únicamente para las palomas terrestres y columbas americanas

^d CV significativamente diferentes únicamente en las columbas americanas

A nivel interespecífico, se observó que el CV para las especies dentro de los grupos taxonómicos fue menor al CV interespecífico para las especies en su conjunto (Fig. 5.2). Estos resultados indican que las especies pertenecientes a un mismo grupo taxonómico tienen parámetros vocales más parecidos entre sí que cuando se comparan con especies de otros grupos.

Al comparar los diferentes parámetros vocales, se vio que a nivel intraindividual las variables que presentaron mayor CV fueron las relacionadas con el canto (TODUR, REPSIL, PAU), mientras que los parámetros de frecuencia, y los parámetros estructurales y temporales medidos sobre la sílaba tuvieron CV menores (Fig. 5.2). Esto significa que la sílaba es una estructura vocal más rígida que el canto, con parámetros temporales y estructurales menos variables. A nivel intraespecífico se mantiene este patrón (Fig. 5.2), mientras que a nivel interespecífico la variabilidad de los parámetros temporales y estructurales de la sílaba aumenta (Fig. 5.2). A nivel intraindividual, los parámetros con menor variabilidad resultaron ser los parámetros estructurales, seguidos por los de frecuencia, mientras que los parámetros temporales fueron los que presentaron mayor variabilidad (Tabla 5.3). A nivel intra- e interespecífico también fueron los parámetros temporales los que presentaron mayor variabilidad, pero los menos variables fueron los de frecuencia (Tabla 5.3).

TABLA 5.3. Resultados del análisis de ANOVA no paramétrica de Friedman, al comparar los CV de los tres tipos de parámetros vocales (de frecuencia, temporales y estructurales).

Nivel de análisis	Parámetros de frecuencia CV medio \pm DS	Parámetros temporales CV medio \pm DS	Parámetros estructurales CV medio \pm DS	ANOVA Chi Sq.	<i>P</i>
Intraindividual	3.62 \pm 0.87	8.44 \pm 3.46	3.32 \pm 1.88	21.7	< 0.001
Intraespecífico	9.17 \pm 2.99	14.96 \pm 4.85	9.41 \pm 6.57	24.7	< 0.001
Interespecífico	39.48 \pm 10.41	56.06 \pm 9.49	42.35 \pm 13.22	2.66	> 0.1

Cuando se compararon los CV entre los tres grupos taxonómicos (Fig. 5.3), se observó que en cada grupo las especies varían en distintos parámetros vocales. En las palomas terrestres los parámetros vocales con mayor variabilidad fueron los relacionados con el canto como unidad (REPSIL, TODUR, PAU), en las palomas medianas las variables temporales y el número de notas que componen la sílaba, y en las columbas americanas la pausa entre sílabas (PAUSIL). El grupo que presentó mayor variabilidad en los parámetros de frecuencia fue el de las palomas terrestres (Fig. 5.3).

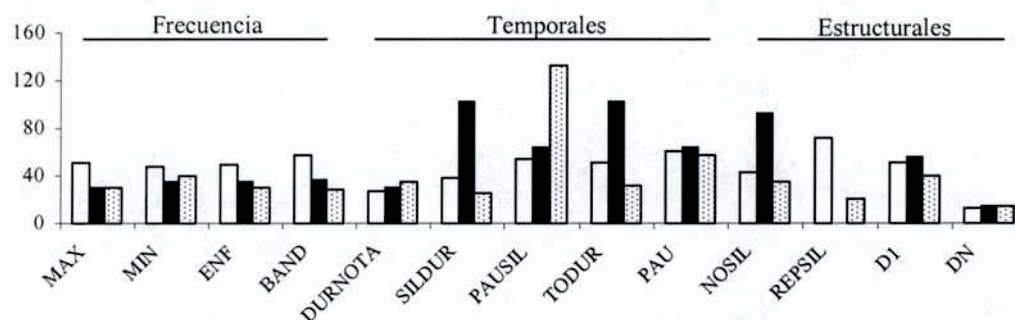


FIGURA 5.3. CV interespecíficos de los parámetros vocales para los tres grupos taxonómicos. Barras blancas: palomas terrestres; barras negras: palomas medianas; barras punteadas: columbas americanas.

5.3.2. Clasificación de los taxa por el canto

Al aplicar el PCA a los parámetros vocales medidos en cada especie, se extrajeron 3 PCs con autovalores mayores a 1, que explicaron el 79% de la variación. PC1 estuvo determinado principalmente por las frecuencias acústicas, PC2 por D1 y las notas y la duración de la sílaba (NOSIL, SILDUR), y PC3 por la duración total del canto (TODUR) y el número de veces que se repite la sílaba (REPSIL; Tabla 5.4). La figura 5.4 muestra la separación espacial de los tres

grupos por PC1 y PC2, siendo las palomas medianas el grupo con menores frecuencias acústicas y las palomas terrestres el grupo con menor duración y menor número de notas de la sílaba.

TABLA 5.4. Cargas de los factores de 13 variables de canto sobre 3 PCs con autovalores > 1 , para el análisis que incluyó las 58 especies de palomas americanas. Los autovalores y la variación explicada por cada PC se encuentran al final de la tabla.

Parámetros vocales	PC1	PC2	PC3
MAX	-0.89	0.24	0.27
MIN	-0.67	0.34	0.39
ENF	-0.86	0.37	0.27
BAND	-0.87	0.04	0.09
SILDUR	-0.02	-0.94	0.19
PAUSIL	0.34	-0.30	0.66
NOSIL	-0.56	-0.78	0.09
TODUR	-0.42	-0.29	-0.79
PAU	-0.13	-0.48	-0.49
REPSIL	-0.37	0.18	-0.88
DI	0.56	0.74	-0.02
DN	0.58	0.44	-0.19
DNL	0.58	-0.60	0.10
Autovalor	4.47	3.35	2.46
Variación explicada	34%	26%	19%

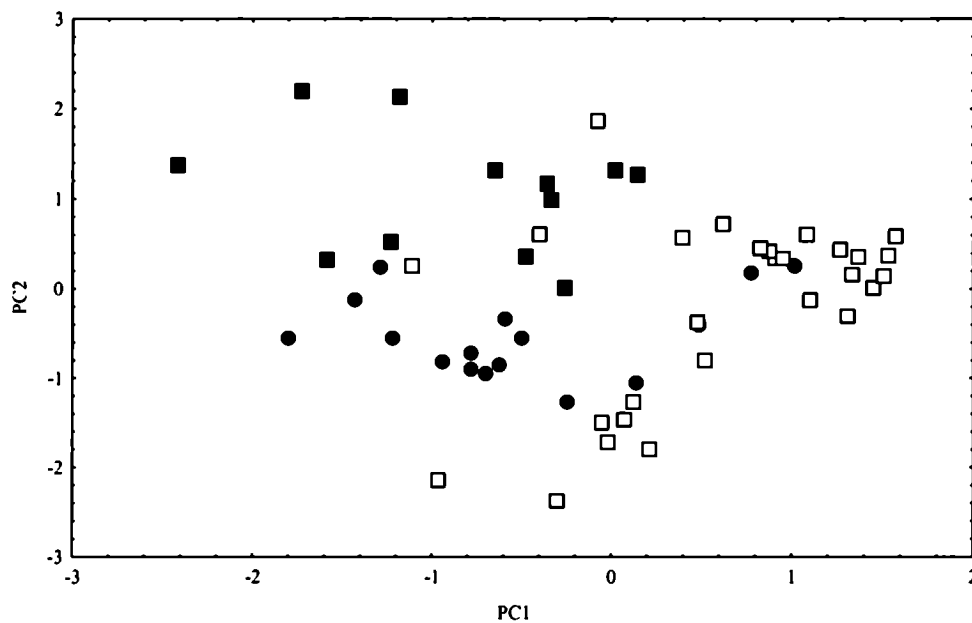


FIGURA 5.4. Especies graficadas en función de PC1 y PC2. Cuadrados cerrados: palomas terrestres; cuadrados abiertos: palomas medianas; círculos cerrados: columbas americanas.

Los tres PCs aportaron significativamente a la diferenciación entre cantos en el DFA y permitieron clasificar correctamente a las especies en los grupos taxonómicos un 98% de las veces (Tabla 5.5). Al analizar los parámetros vocales por separado, se encontró que los parámetros temporales permitieron clasificar correctamente a las especies un 93% de las veces, los parámetros estructurales un 81% de las veces y los de frecuencia un 72% de las veces (Tabla 5.5).

TABLA 5.5. Resultados de DFA para las 58 especies pertenecientes a los tres grupos de palomas americanas (palomas terrestres, palomas medianas y columbas americanas). Porcentaje de especies correctamente clasificadas en sus respectivos grupos taxonómicos en base a los parámetros temporales, estructurales y de frecuencia, analizados en conjunto y por separado.

	Todas las variables	VARIABLES temporales	VARIABLES estructurales	Frecuencias acústicas
Especies correctamente clasificadas en sus grupos taxonómicos	98%	93%	81%	72%

La clasificación correcta de los individuos en sus respectivas especies difirió entre grupos taxonómicos (Tabla 5.6). Mientras que para las palomas terrestres y las columbas americanas los individuos fueron correctamente asignados a sus especies más de un 90% de las veces, para las palomas medianas la asignación correcta fue de solo el 61%. Al analizar los parámetros vocales por separado, la asignación correcta de los individuos a sus respectivas especies fue menor que cuando los parámetros se analizaron en su conjunto (Tabla 5.6). El mayor porcentaje de asignaciones correctas se obtuvo con los parámetros temporales, seguidos por los de frecuencia, y por último con los parámetros estructurales, que sólo tuvieron variabilidad suficiente para realizar la clasificación en las columbas americanas.

TABLA 5.6. Resultados de DFA para 81 individuos pertenecientes a 10 especies de palomas terrestres, 133 individuos pertenecientes a 24 especies de palomas medianas y 83 individuos pertenecientes a 12 especies de columbas americanas. Porcentaje de individuos correctamente clasificados en sus especies sobre la base de parámetros temporales, estructurales y de frecuencia, analizadas en conjunto y por separado. (-) alguna especie carece de variabilidad para los parámetros del análisis.

Individuos correctamente clasificados	Todas las variables	VARIABLES temporales	VARIABLES estructurales	Frecuencias acústicas
Palomas terrestres	94%	84%	(-)	74%
Palomas medianas	61%	71%	(-)	44%
Columbas americanas	95%	83%	51%	77%

5.4. Discusión

Los análisis de variación mostraron que la variabilidad de los parámetros vocales difiere tanto entre los niveles de estudio como entre los diferentes tipos de parámetros. Tal como lo habían mostrado estudios previos realizados en otros integrantes de la familia Columbidae (Slabbekoorn et al. 1999, ten Cate 1992), en las palomas americanas la variabilidad de los cantos aumentó a medida que el nivel de estudio se fue haciendo más inclusivo. Esto en principio apoyaría la hipótesis de espacio para la variación, ya que a pesar de que los parámetros vocales presentan variabilidad en un individuo y entre individuos, ésta siempre es menor a la que existe entre individuos y entre especies, respectivamente.

Los análisis de función discriminante arrojaron resultados similares, mostrando que las características del canto permiten diferenciar a los grupos taxonómicos y a las especies. Esto indica que la variación intraespecífica está, por lo general, dentro de los parámetros que definen el canto de una determinada especie. No obstante, en las palomas medianas la correcta asignación de los individuos a las especies fue de solo el 61%. Esto no dependería de una mayor variabilidad entre los individuos de estas especies (Tabla 5.2), sino que indicaría una mayor similitud entre los cantos de las especies, que podría ser consecuencia de un menor grado de divergencia del canto en este grupo.

En cuanto al tipo de parámetros que aportan a la diferenciación entre especies, se encontró que fueron los parámetros temporales los que permitieron una mejor diferenciación, seguidos por los parámetros de frecuencia. Los parámetros estructurales, que describen el número de notas y la forma en que éstas se arreglan, resultaron muy útiles para discriminar grupos taxonómicos y fueron importantes en la discriminación de especies cuando se analizaron en conjunto con las restantes variables. Slabbekoorn y colaboradores (1999) encontraron resultados similares en el género de palomas *Streptopelia*. En particular, ellos encontraron que la mayoría de las especies de *Streptopelia* podían ser diferenciadas por sus cantos y que las especies y los grupos se diferenciaban mejor por las características temporales del canto que por las frecuencias acústicas. Por su lado, Beckers y ten Cate (2001) encontraron que la respuesta de las especies del género *Streptopelia* a los cantos conespecíficos estaba principalmente determinada por los parámetros temporales de los mismos. Dado que las variables de frecuencia están restringidas por la morfología, no es raro encontrar un peor desempeño de estos caracteres para la discriminación de especies y grupos de especies morfológicamente similares. Este estudio mostró que las frecuencias acústicas tienden a ser menos variables que los parámetros

temporales y estructurales. Es probable que este patrón esté relacionado con la morfología del órgano fonador, ya que la estructura de la siringe es muy simple en este grupo (Warner 1972, Ballintijn et al. 1995), y existe una relación entre las frecuencias acústicas que puede producir y el peso corporal (Ballintijn & ten Cate 1997, Tubaro & Mahler 1998). Es posible que los CV relativamente bajos de los parámetros de frecuencia sean una consecuencia de la similitud entre los valores de peso que presentan las especies (Tabla 5.1). En las palomas terrestres, sin embargo, la variabilidad de las frecuencias acústicas fue similar a la de los parámetros temporales (Fig. 5.3). Es interesante notar que en este grupo los CV de los pesos corporales mostraron valores más altos que para las palomas medianas y las columbas americanas (CV = 42% vs. CV < 31% en los otros dos grupos), lo cual apoyaría la existencia de una relación entre las frecuencias acústicas que pueden producir las especies y su peso corporal. Las variables temporales del canto, en cambio, dependen del patrón de flujo de aire por la siringe (Gaunt 1988, ten Cate & Ballintijn 1996), pudiendo variar en forma independiente de la morfología. Esto hace que sean más propensas a cambiar y mejores indicadores de la identidad de las especies. Esto sugiere que cambios en los circuitos neuronales que determinan la producción vocal son fundamentales en la divergencia de las especies de este grupo. Sin embargo, la clasificación correcta en especies y grupos taxonómicos siempre fue máxima cuando en el análisis se incluyeron todas las variables en su conjunto, mostrando que tanto los caracteres estructurales como los temporales y de frecuencia son fundamentales para definir la identidad especie- y grupo-específica del canto de las palomas americanas.

En conclusión, en el presente estudio se encontraron evidencias que apoyan la hipótesis de “espacio para la variación”, mostrando que no son únicamente los parámetros vocales poco variables los que aportan al reconocimiento vocal de las especies. El hecho de que la variación entre individuos siempre sea menor a la variación entre especies evitaría la superposición de los cantos entre las mismas. Además, se encontró que los parámetros ligados a la morfología en general presentaron menor variabilidad que aquellos que pueden variar independientemente de las características morfológicas.

CAPÍTULO 6

EVOLUCIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS DEL CANTO

6.1. Introducción

En el capítulo anterior se ha encontrado que los parámetros vocales son diferencialmente variables, siendo aquellos ligados a las estructuras morfológicas menos variables que aquellos que pueden variar en forma independiente de las mismas. De esta manera, es esperable que los parámetros vocales no ligados a la morfología se vean más influenciados por las presiones de selección. Acorde con esta predicción, McCracken & Sheldon (1997) concluyeron en su estudio comparativo en garzas que las modulaciones de frecuencia y la producción de armónicos tenían mayor plasticidad y estaban más ligados a las características del ambiente, en comparación con la frecuencia fundamental que estaba más estrechamente ligada a la filogenia de las especies. También encontraron que en este grupo la estructura de las sílabas del canto estaba poco influenciada por el ambiente.

La influencia del ambiente sobre las estructuras del canto de las aves ha sido sugerida por numerosos autores (Morton 1975, Ryan & Brenowitz 1985, Wiley 1991, Badyaev & Leaf 1997, van Buskirk 1997). En particular, estos estudios encontraron que los cantos de especies de ambientes cerrados tienden a sufrir una disminución en las frecuencias acústicas y en las tasas de repetición de las notas. Esto favorecería la comunicación en dos aspectos: por un lado, minimizaría la degradación y la reverberación generadas por la densidad de la vegetación sobre la señal. Por otro lado, reduciría la superposición de los cantos con los ruidos del ambiente, ya que en ambientes cerrados abundan los sonidos generados por insectos (de frecuencias acústicas altas) y hay una disminución del ruido generado por el viento (frecuencias acústicas bajas; Ryan & Brenowitz 1985). Asimismo, se ha propuesto que como en ambientes cerrados es más difícil la transmisión de señales visuales que acústicas, se espera una mayor utilización de estas últimas, y por lo tanto una mayor complejidad de los cantos en ambientes cerrados que abiertos (Irwin 2000).

Al ser un carácter sexual secundario conspicuo, se asume que el canto cumple un rol importante en la competencia por parejas, confiriendo a algunos machos una ventaja

reproductiva sobre otros (Kroodsma & Byers 1991). Existe un gran número de estudios experimentales y comparativos que mostraron que ciertas características del canto están correlacionadas con el éxito reproductivo de los machos y que las hembras se beneficiarían directa- o indirectamente al aparearse con machos con ciertos tipos de canto. Además, estos estudios sugieren que los cantos sufren un proceso de selección sexual, tanto por mecanismos de preferencia de las hembras como por competencia entre machos, que provocaría un aumento en su complejidad (rev. en Read & Weary 1992, Andersson 1994, Catchpole & Slater 1995, Searcy & Yasukawa 1996, Searcy & Nowicki 2000). En general, los estudios hechos en la producción vocal de las aves mostraron que la calidad del emisor se refleja en parámetros vocales tales como una alta tasa de repetición de los elementos, una alta proporción de sonido en el canto y sonidos con una mayor duración (rev. en Gil & Gahr 2002). En particular en palomas, ten Cate y colaboradores (2002) encontraron que los machos de la especie *Streptopelia decaocto* que presentan mejor condición física tienen una mayor proporción de notas moduladas.

Por último, otro factor que puede estar afectando la estructura de los cantos en las palomas es que estén actuando como mecanismos de aislamiento entre especies cercanamente emparentadas, minimizando el riesgo de hibridación (Höbel & Gerhardt 2003) y disminuyendo de esta forma el costo que implica la producción de híbridos (Lijtmaer et al. 2003). Se ha mostrado que en las palomas del género *Streptopelia* los cantos actúan como barreras reproductivas precigóticas (de Kort & ten Cate 2001), lo cual favorecería un mayor grado de divergencia entre los cantos de especies simpátricas que entre los cantos de especies alopátricas (Ridley 1996).

Tal como se mencionó en la introducción general, no está muy clara la relación que tienen entre sí diferentes señales utilizadas en la comunicación intraespecífica. La hipótesis de transferencia (Gilliard 1969) predice una relación negativa entre la elaboración del canto y del plumaje, ya que en presencia de ambos tipos de señales se seleccionará aquella que sea más detectable o menos costosa. Por otro lado, la hipótesis de selección por caracteres múltiples predice una correlación positiva entre la elaboración de ambos tipos de señales, ya que sugiere que ambos son objetos de selección sexual. Por último, puede ser que no exista correlación alguna entre las señales acústicas y visuales y que cada una de ellas esté afectada por diferentes factores de selección.

Estudios previos en Passeriformes han encontrado que la elaboración del plumaje y la complejidad del canto tienen una correlación positiva (Shutler and Weatherhead 1990, De

Repetigny et al. 2000), mientras que otros no encontraron correlación alguna (Read and Weary 1992) o una correlación negativa entre ambos (Badyaev et al. 2002). Este último estudio encontró que la hipótesis de transferencia se cumplía únicamente cuando la coloración del plumaje tenía base carotenoides, pero no cuando tenía base melánica.

El objetivo de este estudio es analizar, por un lado, los efectos que tienen diferentes factores de selección sobre los parámetros de los cantos de las palomas americanas. Para ello se estudiará el efecto del ambiente, de la presencia de selección sexual y la hipótesis de aislamiento reproductivo. Por otro lado, se evaluará la interacción entre el canto y el plumaje y si entre ambos se cumple la hipótesis de transferencia o de selección por caracteres múltiples.

6.2. Materiales y métodos

6.2.1. Recolección de datos

Para cada especie se utilizaron los parámetros vocales que fueron medidos en el capítulo anterior (Tabla 5.1). Para estudiar la influencia del ambiente sobre los parámetros vocales, se tomaron los datos del ambiente de Baptista et al. (1997) y se dividieron en cinco categorías: ambientes totalmente abiertos (1), ambientes abiertos con árboles dispersos (2), ambientes levemente arbolados (3), ambientes densamente arbolados y bosques perennes (4) y selvas (5; Apéndice 6.1).

Los datos de plumaje se tomaron del capítulo 3 (Apéndice 3.1). Para cada especie se tomaron los datos de dicromatismo (se utilizó el índice de dicromatismo continuo, que también contempla las diferencias de brillo entre los sexos) y de brillo para el plumaje de los machos en su totalidad, como para el plumaje melánico y estructural por separado.

Para poner a prueba la hipótesis de aislamiento reproductivo, se utilizó la misma metodología que en el capítulo 3 y se comparó el canto de una especie de referencia con los cantos de un par de especies hermanas cercanamente emparentadas, de las cuales una fuera simpátrica (e.g. comparta alguna parte de su área de distribución) y la otra alopátrica (e.g. no comparta el área de distribución en ningún punto). Los datos se tomaron de Baptista et al. (1997). Como índice de similitud entre los cantos se utilizó la distancia euclidiana, que fue calculada a partir de todos los parámetros vocales medidos para las especies.

No hay unanimidad sobre las características que definen la complejidad del canto, pero en estudios previos (Kroodsma 1977, Shutler & Weatherhead 1990, Read & Weary 1992, Catchpole & McGregor 1985, De Repetigny et al. 2000, Badyaev et al. 2002, ten Cate et al. 2002) se ha considerado que la complejidad aumenta con: la duración de las notas y del canto, la tasa de repetición de los elementos, la cantidad de sonido en el canto (con relación a las pausas), el tamaño del repertorio y el aumento en las frecuencias acústicas. El incremento de todos estos parámetros estaría relacionado con un aumento en los costos de su producción y sería consecuencia de un proceso de selección sexual. En el caso de las frecuencias, el costo estaría relacionado con la mayor degradación que sufren las frecuencias acústicas más altas (Wiley 1991). En las palomas, en las que el repertorio está compuesto por un solo canto, los parámetros que indicarían mayor complejidad estarían dados por las duraciones, el número de elementos del canto, la tasa de repetición de las sílabas, así como por las frecuencias acústicas.

6.2.2. Estadística

Estudios previos han mostrado que el peso corporal está correlacionado en forma negativa con las frecuencias de los cantos (Cocroft & Ryan 1995, Badyaev & Leaf 1997, Tubaro & Mahler 1998). Para eliminar el efecto que el peso corporal pueda tener sobre las frecuencias del canto, se corrigieron los parámetros de frecuencia por el peso y se trabajó con los residuos de los mismos en cada uno de los análisis de correlación. Se aplicaron transformaciones logarítmicas a todas las variables antes de los análisis. Además de estudiar los parámetros vocales individualmente, se realizó un PCA y se estudió la correlación de los PCs con las variables de interés. Los PCs se consideraron indicadores de complejidad de los cantos.

La correlación de los parámetros de canto con el ambiente y con la selección sexual se estudió mediante un enfoque comparativo filogenético. Dado que se trata de variables continuas, se usó el método de contrastes independientes (MCI), cuyos detalles se mencionan en el capítulo 3. A diferencia del capítulo 3, donde se incluyeron todas las especies de la familia Columbidae, estos análisis se restringieron a las especies americanas del grupo. Esto implicó que se tuvieran que hacer tres estudios separados, cada uno de ellos incluyendo un grupo monofilético. Para ello se utilizaron las partes de las filogenias 1 y 2 del capítulo 3 correspondientes a cada grupo (palomas terrestres, palomas medianas y columbas americanas). En el caso de las palomas terrestres, para las que existe una filogenia basada en datos

moleculares, la topología fue la misma en ambos árboles. Además de hacer cada análisis para las dos filogenias, en cada una de ellas se utilizaron dos modelos evolutivos (gradual y de equilibrios discontinuos) para la reconstrucción de los caracteres. Sólo se consideraron significativos aquellos resultados que lo fueran para todas las combinaciones estudiadas. Las correlaciones se analizaron con una regresión lineal forzada por el origen y la comparación entre especies simpátricas y alopátricas se realizó mediante una prueba de pares igualados de Wilcoxon.

6.3. Resultados

6.3.1. Complejidad de los cantos

Cuando se aplicó el PCA a los parámetros vocales de las palomas terrestres, se extrajeron cuatro PCs con autovalores mayores a 1, que explicaron el 90% de la variación (Tabla 6.1). PC1 mostró un aporte positivo de los parámetros de frecuencia, pero al mismo tiempo mostró un aporte negativo de la duración del canto y la repetición de las sílabas (TODUR, REPSIL); PC2 mostró un aporte negativo de la duración y el número de notas de la sílaba (SILDUR, NOSIL) y un aporte positivo de D1 y DN (ambos inversamente relacionados con NOSIL); y PC3 y PC4 estuvieron determinados por un único parámetro, MIN y DURNOTA, respectivamente. Las especies con cantos más complejos serán las que muestren valores menores de PC2.

TABLA 6.1. Cargas de los factores de 13 variables de canto sobre 4 PCs con autovalores > 1, para el análisis que incluyó 12 especies de palomas terrestres. Los autovalores y la variación explicada por cada PC se encuentran al final de la tabla.

Parámetros vocales	PC1	PC2	PC3	PC4
MAX	0,97	-0,06	0,08	-0,14
MIN	0,61	-0,11	0,68	-0,29
ENF	0,95	-0,12	0,20	-0,18
BAND	0,91	-0,13	-0,15	-0,05
SILDUR	-0,03	-0,92	-0,01	-0,28
PAUSIL	0,58	-0,42	-0,11	0,43
NOSIL	0,01	-0,97	-0,10	0,08
TODUR	-0,74	-0,50	0,40	0,01
PAU	-0,72	-0,09	0,27	0,22
REPSIL	-0,87	-0,11	0,31	-0,15
D1	0,29	0,76	0,47	-0,01
DN	-0,21	0,93	-0,21	-0,16
DURNOTA	-0,33	-0,12	-0,28	-0,83
Autovalor	5,44	3,74	1,24	1,21
Variación explicada	42%	29%	10%	9%

Al aplicar el PCA a los parámetros vocales de las palomas medianas, se extrajeron dos PCs con autovalores mayores a 1, que explicaron el 81% de la variación (Tabla 6.2). PC1 mostró un aporte positivo de la duración y el número de notas de la sílaba (SILDUR, NOSIL) y negativo de D1 y DN. PC2, por su lado, estuvo determinado por las variables de frecuencia. Se considerará que especies con valores mayores de PC1 y PC2 poseen cantos más complejos.

TABLA 6.2. Cargas de los factores de 10 variables de canto sobre 4 PCs con autovalores > 1, para el análisis que incluyó 30 especies de palomas medianas. Los autovalores y la variación explicada por cada PC se encuentran al final de la tabla.

Parámetros vocales	PC1	PC2
MAX	0,15	0,97
MIN	-0,07	0,89
ENF	-0,03	0,97
BAND	0,39	0,78
SILDUR	0,96	0,10
PAUSIL	0,70	-0,16
NOSIL	0,87	0,38
D1	-0,79	-0,48
DN	-0,84	-0,48
DURNOTA	0,63	-0,32
Autovalor	4,07	4,03
Variación explicada	41%	40%

Cuando se aplicó el PCA a los 13 parámetros vocales de las columbas americanas, se extrajeron dos PCs con autovalores mayores a 1, que explicaron el 78% de la variación (Tabla 6.3). PC1 mostró un aporte positivo de los parámetros de frecuencia y el número de notas de la sílaba (NOSIL) y un aporte negativo de D1, mientras que PC2 mostró un aporte positivo de la duración total del canto (TODUR) y el número de repeticiones de la sílaba (REPSIL). Ambos PCs correlacionan en forma positiva con la complejidad del canto.

TABLA 6.3. Cargas de los factores de 13 variables de canto sobre 2 PCs con autovalores > 1, para el análisis que incluyó 16 especies de columbas americanas. Los autovalores y la variación explicada por cada PC se encuentran al final de la tabla.

Parámetros vocales	PC1	PC2
MAX	0,86	-0,37
MIN	0,79	-0,47
ENF	0,82	-0,47
BAND	0,78	-0,22
SILDUR	0,66	0,68
PAUSIL	0,11	-0,67
NOSIL	0,96	-0,07
TODUR	-0,44	0,88
PAU	0,04	0,76
REPSIL	-0,51	0,78
DI	-0,89	-0,07
DN	-0,58	0,47
DURNOTA	-0,49	0,76
Autovalor	5,83	4,31
Variación explicada	45%	33%

6.3.2. Correlaciones del canto con el ambiente

El ambiente estuvo correlacionado con el canto únicamente en las palomas medianas. En este grupo se encontró una correlación negativa con la duración de la sílaba (SILDUR: $B < 0$; $P < 0.0001$) y con la duración de la nota más larga (DURNOTA: $B < 0$, $P < 0.0001$; Fig. 6.1). Cuando se corrigió por la filogenia, la correlación permaneció significativa para los cuatro modelos estudiados (SILDUR: $B < -0.13$, $P < 0.01$; DURNOTA: $B < -0.08$; $P < 0.04$; Fig 6.1). Esto significa que en las palomas medianas que habitan ambientes más cerrados las notas y la sílaba tienen una duración menor.

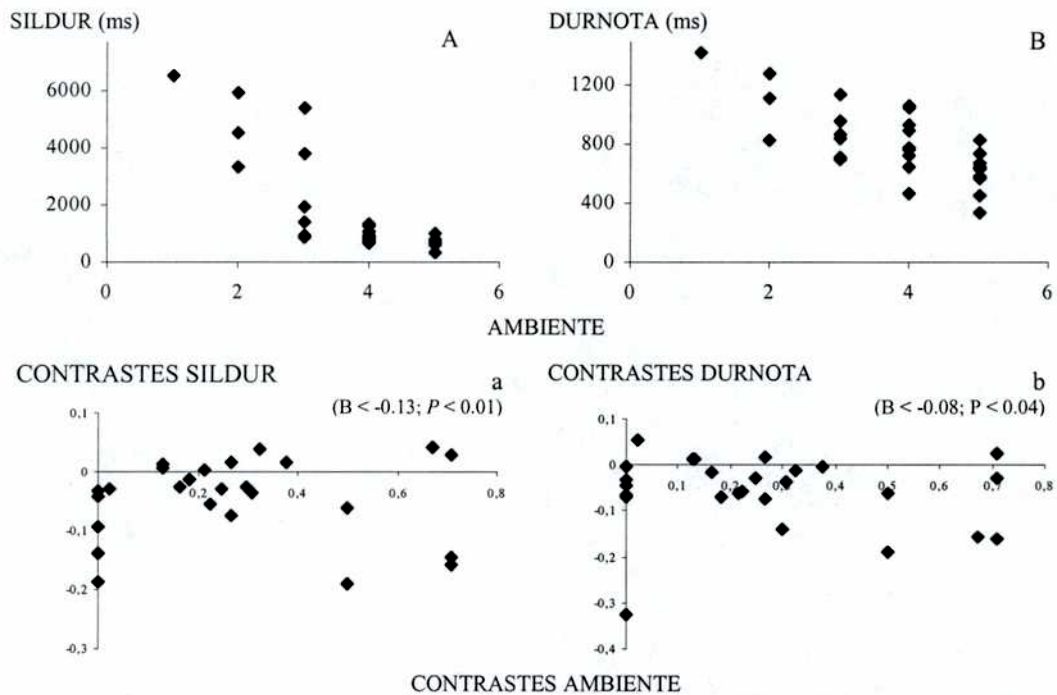


FIGURA 6.1. A; B: cada punto corresponde a una especie del grupo de las palomas medianas: A) duración de la sílaba vs. ambiente; B) duración de la nota más larga vs. ambiente. a; b: cada punto corresponde a un contraste luego de haber aplicado el MCI (se muestran los resultados para la filogenia 1 y el modelo de evolución gradual): a) contrastes de la duración de la sílaba vs. contrastes de ambiente; b) contrastes de duración de la nota vs. contrastes de ambiente (B ; P : parámetros de la regresión forzada por el origen luego de aplicar el método de contrastes independientes)

El ambiente no estuvo correlacionado con los PCs en ninguno de los grupos, salvo en las palomas medianas, en las que tuvo una correlación negativa con PC1, pero solo en dos de los cuatro modelos estudiados. Esto probablemente sea consecuencia del aporte de SILDUR y DURNOTA a este PC (Tabla 6.2). En ninguno de los grupos se observó un aumento en la complejidad del canto con el uso de ambientes cerrados.

6.3.3. Correlaciones del canto con el dicromatismo

El dicromatismo, utilizado como una medida indirecta de selección sexual, no tuvo una correlación significativa con ninguno de los parámetros de canto incluidos en el análisis, ni con los indicadores de complejidad del canto (PCs; Tabla 6.4), para ninguno de los tres grupos estudiados.

Por otro lado, cuando se estudió la correlación de la complejidad del canto con los tipos de plumaje por separado, se encontró que también luego de corregir por la filogenia, en las palomas medianas el brillo del plumaje estructural estaba correlacionado en forma negativa con PC1 ($B < -0.72$; $P < 0.04$), mientras que el brillo del plumaje melánico estaba positivamente correlacionado con PC1 ($B > 0.67$; $P < 0.02$). Sin embargo, cuando se graficaron los contrastes (Fig. 6.2) se observó que esta correlación fue consecuencia de unos pocos puntos, mostrando que, al menos para el plumaje melánico, el encontrado no es un patrón robusto. En las palomas terrestres y las columbas americanas no se encontraron correlaciones significativas entre el plumaje y la complejidad de los cantos.

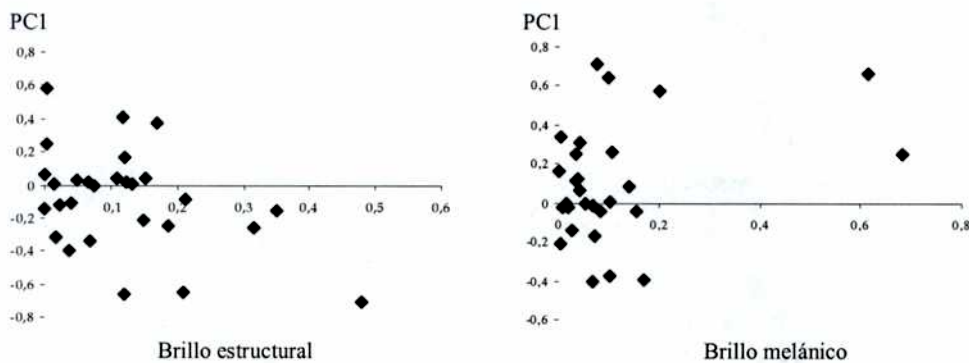


FIGURA 6.2. Correlaciones entre el brillo del plumaje con la complejidad del canto resumida en los componentes principales (PCs), luego de aplicar el MCI (se muestran los resultados para la filogenia 1 y el modelo de evolución de equilibrio discontinuo).

6.3.4. Cantos como barrera reproductiva precigótica

Las especies simpátricas no mostraron cantos significativamente más diferentes entre sí que las especies alopátricas ($P = 0.13$; media \pm D.S. especies simpátricas = 0.73 ± 0.4 ; media \pm D.S. especies alopátricas = 0.82 ± 0.34 ; Tabla 6.4).

TABLA 6.4. Pares de especies utilizados en la comparación del canto entre especies simpátricas y alopátricas. Los valores indican las distancias euclidianas de los cantos de cada especie con los parámetros de canto de la especie de referencia.

Especie de referencia	Especie simpátrica		Especie alopátrica	
<i>Columbina picui</i>	<i>S. squammata</i>	1,23	<i>S. inca</i>	1,15
<i>Columbina minuta</i>	<i>C. talpacoti</i>	0,96	<i>C. buckleyi</i>	0,78
<i>Uropelia campestris</i>	<i>C. picui</i>	0,66	<i>C. cruziana</i>	1,02
<i>Leptotila jamaicensis</i>	<i>L. verreauxi</i>	0,43	<i>L. megalura</i>	0,88
<i>Leptotila jamaicensis</i>	<i>L. plumbeiceps</i>	1,49	<i>L. rufaxilla</i>	1,28
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	<i>L. cassini</i>	0,75	<i>L. ochraceiventris</i>	0,61
<i>Zenaida aurita</i>	<i>Z. macroura</i>	0,21	<i>Z. auriculata</i>	0,24
<i>Zenaida auriculata</i>	<i>Z. meloda</i>	0,84	<i>Z. asiatica</i>	1,04
<i>Geotrygon montana</i>	<i>G. violacea</i>	0,39	<i>G. mystacea</i>	0,95
<i>Geotrygon montana</i>	<i>G. linearis</i>	0,28	<i>G. chiriquensis</i>	0,26
<i>Columba picazuro</i>	<i>C. speciosa</i>	0,47	<i>C. squamosa</i>	0,47
<i>Columba fasciata</i>	<i>C. corensis</i>	1,2	<i>C. maculosa</i>	1,21
<i>Columba cayennensis</i>	<i>C. flavirostris</i>	0,3	<i>C. inornata</i>	0,55
<i>Columba nigrirostris</i>	<i>C. subvinacea</i>	0,97	<i>C. plumbea</i>	1,06

6.4. Discusión

A pesar de que numerosos estudios han encontrado un efecto del ambiente sobre los cantos de las aves (Morton 1975, Ryan & Brenowitz 1985, Wiley 1991, Badyaev & Leaf 1997, van Buskirk 1997), no se encontró un patrón generalizado en las palomas americanas. En las palomas terrestres y en las columbas americanas, el ambiente no estuvo correlacionado con ninguno de los parámetros de canto. En las palomas medianas, se encontró una correlación negativa con la duración de la sílaba y con la nota más larga del canto. Pero de acuerdo a lo que se conoce sobre la transmisión de los sonidos, este patrón no respondería a una ventaja adaptativa clara. La reverberación generada por los ambientes cerrados origina una superposición de los componentes de la señal que transitan caminos diferentes hasta el emisor, lo cual cambia la estructura general de la señal que este percibe (Daniel & Blumstein 1998). Sin embargo, el parámetro que minimizaría este efecto sería un aumento en las pausas entre los cantos y no una disminución en las duraciones. Irwin (2000) sugirió que especies de ambientes más cerrados deberían mostrar cantos más complejos, ya que en estos ambientes la comunicación se basaría principalmente en las señales acústicas, y no en las visuales, que en ambientes cerrados tienen un desempeño menor (Catchpole & Slater 1995). En el presente estudio no se encontró un aumento en la complejidad de los cantos en ambientes cerrados. Esto puede ser consecuencia de que a pesar de que en ambientes abiertos la comunicación visual

juegue un rol más importante, también lo hace la comunicación acústica, siendo igualmente compleja en ambos ambientes.

Por otro lado, no se encontró una correlación significativa entre el dicromatismo del plumaje y los parámetros de canto. Sin embargo, cuando los tipos de plumaje se estudiaron por separado, se encontró una correlación significativa entre el brillo del plumaje estructural con la complejidad del canto en las palomas medianas. En particular, se encontró que especies con cantos más complejos poseen plumajes estructurales menos brillantes que especies con cantos menos complejos. Esto estaría indicando que en presencia de plumajes estructurales más brillantes la complejidad del canto es menor. Los resultados del capítulo 3 sugieren que el aumento en el brillo estructural podría ser consecuencia de un proceso de selección sexual. Por lo tanto, estos resultados cumplirían con la predicción que hace la hipótesis de transferencia de que un tipo de carácter sexual reemplaza a otro.

De Kort & ten Cate (2001) sugirieron, basándose en estudios de campo, que en el género de palomas *Streptopelia* los cantos estarían actuando como barreras reproductivas precigóticas. Al igual que en el capítulo 3 para el plumaje, aquí no se encontraron evidencias que sugieran un proceso similar en las palomas americanas. Al menos dos factores pueden ocasionar diferencias entre los grupos: por un lado, es posible que las distribuciones se solapen más en las especies africanas, originando una mayor probabilidad de hibridación que en las palomas americanas, y por otro lado, es posible que se estén comparando grupos con tiempos de divergencia diferentes y que las palomas americanas hayan divergido hace más tiempo, oscureciendo los patrones que puedan surgir por la simpatria / alopatria de las especies.

En conclusión, en este capítulo se ha mostrado que no hay una respuesta generalizada de las palomas americanas a los factores de selección. No se encontraron evidencias de que el ambiente o la selección sexual estén afectando la estructura de los cantos en las palomas terrestres ni en las columbas americanas, lo cual sin embargo podría ser consecuencia de una baja variabilidad de la variable independiente en estos grupos, como al reducido número de puntos de comparación que contienen. En las palomas medianas, que incluyen un número mayor de especies, se encontró que podría haber un efecto del ambiente sobre los cantos, y que en este grupo parecería haber un reemplazo entre plumajes estructurales más brillantes y cantos más complejos.

CAPÍTULO 7

CORRELACIÓN FILOGENÉTICA DE LAS SEÑALES DE COMUNICACIÓN

7.1. Introducción

Como se ha visto en los capítulos anteriores, en las palomas americanas las señales de comunicación se encuentran bajo el efecto de procesos tanto de selección natural como de selección sexual. La presencia de estos factores actuando sobre las señales afectará el grado de divergencia que las mismas tengan entre los taxa. Estudios previos mostraron que entre especies cercanamente emparentadas las señales de comunicación involucradas en contextos reproductivos suelen tener un grado de divergencia mayor que los caracteres morfológicos, genéticos o comportamentales utilizados en contextos no reproductivos (Read & Weary 1992, Miller 1996, Irwin et al. 2001). Asimismo, se ha mostrado que las hembras son capaces de discriminar entre señales reproductivas con- y heteroespecíficas (e.g. Ryan & Rand 1993, De Kort & ten Cate 2001), sugiriendo que la divergencia entre estas señales ocurre rápidamente y puede generar aislamiento reproductivo en períodos relativamente cortos (Irwin 2000). Esta alta tasa de divergencia en los caracteres reproductivos oscurecería la historia evolutiva de las especies, mostrando los mismos una baja correlación con la filogenia. Por otro lado, se ha propuesto que al estar influenciadas por factores ecológicos y ambientales, las señales de comunicación son altamente convergentes y no reflejan la filogenia de las especies (Atz 1970).

En particular para las señales visuales, se ha observado que el plumaje presenta una alta tasa de cambio, con numerosas apariciones y pérdidas de los patrones de coloración a lo largo de la evolución de las especies (Irwin 1994, Omland & Lanyon 2000). Para los caracteres de canto, se ha observado que mientras algunos reflejan la filogenia de las especies, otros están bajo la influencia del ambiente y no retienen información filogenética (Ryan & Brenowitz 1985, McCracken & Sheldon 1997, Price & Lanyon 2002, Päckert et al. 2003). Numerosos estudios han mostrado que diversos caracteres comportamentales tienen un alto grado de correlación filogenética (Brooks & McLennan 1991, de Queiroz & Wimberger 1993, Johnson et al. 1999) y que pueden ser evolutivamente conservativos (Johnson et al. 2000).

El objetivo de este capítulo es analizar el grado de correlación filogenética que presentan las señales de comunicación en las palomas americanas y si aquellos caracteres que están siendo modelados por un proceso de selección sexual o natural efectivamente muestran un grado de divergencia mayor que aquellos que no lo están.

7.2. Materiales y métodos

7.2.1. Recolección de datos

Los datos de canto para cada especie se tomaron de la Tabla 5.1; los datos de plumaje se tomaron de la bibliografía y de la observación directa de especímenes del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, y del American Museum of Natural History, Nueva York, y se resumen en el apéndice 7.1. Para estudiar la correlación filogenética se calculó la correlación entre las matrices de distancia genética con las matrices de distancia calculadas a partir de las señales de comunicación.

En total, se obtuvieron tres matrices de distancias genéticas. La primera, perteneciente a las palomas medianas, se obtuvo de K. P. Johnson (Mat. inédito; apéndice 7.2.a) e incluyó 19 especies de este grupo. Los porcentajes de divergencia corresponden al gen cytochromo *b*. La segunda matriz incluyó diez especies de palomas terrestres (Apéndice 7.2.b) y la última incluyó 23 palomas americanas; diez palomas terrestres, siete palomas medianas y seis columbas americanas (Apéndice 7.2.c). Para construir las últimas dos matrices, se bajaron de GenBank todas las secuencias del gen cytochromo *b* disponibles para las palomas americanas. Las secuencias fueron alineadas con el programa Bioedit 5.0.9 (Hall 1999) y las distancias genéticas fueron calculadas como porcentaje de bases no compartidas utilizando el programa PAUP* 4.0b10 (Swofford 2002). Las matrices de distancias genéticas se calcularon a partir de 1039 pares de bases. Dado que para las columbas americanas solo había disponibles secuencias para seis especies, no se realizó un estudio separado para este grupo.

Las matrices de distancia para los cantos se construyeron a partir de las distancias euclidianas calculadas entre cada par de especies sobre la base de los parámetros de canto medidos en el capítulo 5 (Tabla 5.1) en su conjunto y separados por tipo (de frecuencia, temporales y estructurales). Las distancias fueron calculadas sobre los logaritmos de las

variables de canto originales. Las matrices de distancia para el plumaje se construyeron calculando el porcentaje de caracteres diferentes entre las especies en la coloración del plumaje de seis regiones del cuerpo, la presencia de marcas conspicuas en cabeza y alas y la presencia de modificaciones en las plumas primarias (Apéndice 7.1).

7.2.2. Análisis estadístico

Las correlaciones entre las matrices de distancia se calcularon utilizando la prueba de Mantel (Smouse et al. 1986), implementada en el software R Package (Casgrain & Legendre 2001).

7.3. Resultados

Las distancias genéticas estuvieron positivamente correlacionadas con las distancias de plumaje para las tres matrices (Tabla 7.1), indicando que especies más emparentadas poseen plumajes más similares entre sí que especies menos emparentadas. Las distancias de los cantos, por otro lado, no estuvieron correlacionadas con las distancias genéticas ni en las palomas terrestres ni en las palomas medianas, pero sí cuando se estudiaron las palomas americanas en su conjunto (Tabla 7.1). Cuando se analizaron los tipos de parámetros de canto por separado se observó un patrón similar: no hubo correlaciones significativas para las palomas terrestres ni tampoco para las palomas medianas, pero se observó una correlación significativa con los parámetros temporales y estructurales para las palomas americanas. Los parámetros de frecuencia, por su parte, no estuvieron correlacionados con las distancias genéticas, lo cual indica que especies más emparentadas no poseen frecuencias más similares entre sí que especies más lejanas, pero que comparten las características temporales y estructurales de los cantos.

TABLA 7.1. Correlaciones entre las matrices de distancia genética y las matrices de distancia de canto y de plumaje para diez palomas terrestres (PT), 19 palomas medianas (PM) y 23 palomas americanas (PA). *r*: coeficiente de correlación de Spearman; *P*: significación utilizando 10000 permutaciones al azar.

Distancia genética vs.	PT	PM	PA
Distancia plumaje	$r = 0.51; P < 0.007$	$r = 0.49; P < 0.001$	$r = 0.26; P < 0.003$
Distancia total cantos	$r = 0.36; P > 0.1$	$r = 0.11; P > 0.2$	$r = 0.28; P < 0.003$
Distancia parámetros temporales	$r = 0.41; P > 0.1$	$r = 0.12; P > 0.1$	$r = 0.29; P < 0.004$
Distancia parámetros frecuencia	$r = 0.31; P > 0.1$	$r = 0.15; P > 0.1$	$r = 0.025; P > 0.3$
Distancia parámetros estructurales	$r = 0.21; P > 0.2$	$r = -0.007; P > 0.5$	$r = 0.33; P < 0.002$

7.4. Discusión

A pesar de que en estudios previos se ha sugerido que la coloración del plumaje es extremadamente lábil a nivel evolutivo y que presenta una alta tasa de cambio (Irwin 1994, Omland & Lanyon 2000), en las palomas americanas la coloración del plumaje parece ser un carácter conservativo, que varía a medida que las especies divergen a lo largo de la filogenia. En capítulos anteriores se han encontrado evidencias que sugieren un efecto del ambiente y de un proceso de selección sexual sobre el plumaje. Sin embargo, estos factores de selección actuando sobre el plumaje no oscurecen las relaciones filogenéticas entre las especies de palomas americanas. Esto puede ser consecuencia, por un lado, de que especies cercanamente emparentadas compartan los mismos ambientes. Por otro lado, al actuar la selección sexual principalmente sobre el brillo del plumaje (capítulo 3), el color permanece similar entre especies cercanas. Es posible que esto se deba a que los cambios en los caminos metabólicos de la expresión de los pigmentos melánicos o en la producción de plumaje estructural sean eventos poco frecuentes, que ocurren en determinadas ramas de la filogenia, caracterizando los colores presentes en los diferentes linajes.

A diferencia del plumaje, el canto no estuvo correlacionado con las distancias genéticas dentro de los dos grupos monofiléticos estudiados. Esto indica que no hay una similitud mayor entre los cantos de especies cercanamente emparentadas en comparación a especies menos emparentadas. Sin embargo, cuando se estudió la correlación entre las distancias genéticas y las distancias de canto entre especies de diversos grupos taxonómicos, se encontró una correlación positiva entre las mismas. El hecho de que dentro de los grupos taxonómicos no se observe una correlación filogenética de los cantos se puede deber a que la tasa de divergencia entre los mismos sea tan alta que borre la historia evolutiva de las especies (Irwin 2000) o a que la tasa de divergencia sea menor a la divergencia genética, ya sea porque existe un factor de selección que actúa sobre los mismos manteniendo estructuras similares en los cantos de las especies (Atz 1970) o simplemente porque la variación del canto es muy baja. De darse el primer caso, no esperaríamos encontrar una correlación filogenética de los cantos al estudiar especies de grupos taxonómicos diferentes, dado que una alta tasa de divergencia también oscurecería la historia evolutiva entre especies más lejanas. El patrón encontrado en este estudio sugiere una variación muy baja del canto o un proceso en el cual actúa un factor de selección, posiblemente ecológico o comportamental, sobre especies cercanamente emparentadas que restringe la divergencia entre los cantos. La correlación significativa de los cantos con las distancias genéticas en especies menos emparentadas sería consecuencia de un mayor tiempo de divergencia que permite la

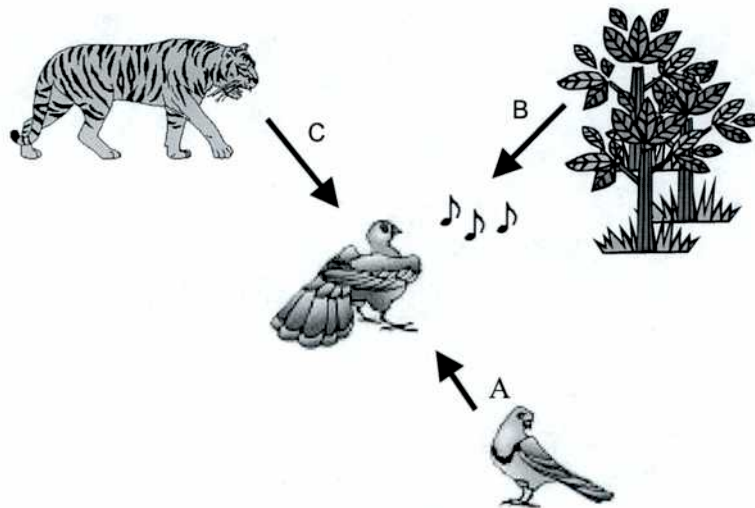
acumulación de diferencias o de que se comparan especies que no comparten las características ecológicas y ambientales y sufren los efectos de diferentes factores de selección. Es interesante notar que los parámetros de frecuencia de los cantos no presentan una correlación filogenética en ninguno de los casos. En el capítulo 6 se ha mostrado que los parámetros de frecuencia tienen un bajo grado de variabilidad, consecuencia de la alta dependencia que tiene su emisión con la morfología del órgano fonador. La ausencia de correlación filogenética de las frecuencias del canto en las palomas americanas probablemente se deba a la similitud morfológica que presentan las especies del grupo.

En síntesis, se ha mostrado que en las palomas americanas las señales de comunicación visuales, en particular los colores del plumaje, presentan un alto grado de correlación filogenética, mientras que las señales de comunicación acústicas, en particular los cantos, presentan un grado de correlación filogenética variable según el nivel de análisis. Además, el grado de correlación filogenética es diferente para los distintos tipos de parámetros vocales, siendo alta para los parámetros temporales y estructurales y baja para los parámetros de frecuencia.

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren la existencia de factores de selección sexual y natural actuando sobre las señales de comunicación visuales y acústicas utilizadas por las palomas americanas. Tanto la coloración del plumaje como la estructura de las vocalizaciones han sido influenciadas por procesos de selección sexual, que pueden estar dados por mecanismos de preferencia de las hembras o de competencia entre los machos, y de selección natural, como consecuencia del ambiente en la propagación de la señal y de las presiones de predación (Capítulos 3 y 6; Fig. 8.1).



Factor de selección	Efecto sobre el plumaje	Efecto sobre el canto
A Selección sexual	Aumento en el brillo del plumaje melánico y estructural y mayor cantidad de plumaje carotenoide en los machos	
B Hábitat	Contraste del color con el ambiente	Cantos más cortos en ambientes cerrados
C Presión de predación	Menor contraste de brillo en el plumaje de las hembras	

Figura 8.1. Factores de selección que han actuado sobre los patrones que presentan las señales de comunicación de las palomas americanas.

Asimismo, se encontró que diferentes características de las señales se comportan de manera distinta frente a factores de selección similares. Así, en lo que respecta a la coloración del plumaje, se encontró que plumajes que poseen diferente base de coloración responden de forma distinta a la selección sexual, que estaría causando un aumento en el brillo del plumaje melánico y estructural por un lado (Capítulos 2 y 3), y por el otro un aumento en la superficie del cuerpo cubierta por plumaje carotenoides (Capítulo 3). En lo que respecta a los cantos, se vio que la variación en los parámetros de frecuencia es menor a la que presentan los parámetros temporales y estructurales (Capítulo 5). Estas diferencias probablemente sean una consecuencia de los mecanismos de producción subyacentes, que pueden ser más o menos propensos a cambiar a lo largo de la filogenia. Por otro lado, no se encontraron evidencias que sugieran que las señales visuales y acústicas estén actuando como barreras de aislamiento reproductivo para evitar la hibridación entre especies (Capítulos 3 y 6).

El patrón evolutivo de las señales de comunicación del grupo Columbidae difiere del de los grupos estudiados previamente, que en su mayoría pertenecen a especies de aves Passeriformes. En general, la coloración del plumaje y la estructura de los cantos resultó ser más conservativa en las palomas que en los restantes grupos (Capítulo 7).

A diferencia de los patrones de coloración encontrados en estudios realizados sobre Passeriformes (Icteridae: Irwin 1994, Omland & Lanyon 2000; Thraupidae: Burns 1998), que mostraron una alta tasa de cambio y un bajo grado de ajuste a la filogenia, en las palomas americanas la coloración del plumaje presentó un alto grado de correlación filogenética tanto en niveles más derivados como más basales de la filogenia. Esto estaría indicando que, a pesar de que existen factores selectivos que actúan sobre la coloración del plumaje confiriéndole las características observadas en las especies, los cambios de color no ocurren a tasas evolutivas tan altas como para originar convergencias que borren la historia evolutiva de las especies, ni tampoco ocurren con tan baja frecuencia de no seguir la evolución de las especies. Las diferencias encontradas con los estudios previos pueden ser consecuencia de la diferente naturaleza de los parches de color estudiados, ya que aquellos estudiados en Passeriformes generalmente incluyen plumajes cuya coloración es producida por pigmentos carotenoides. Tanto Gray (1996) como Badyaev & Hill (2000) encontraron evidencias que sugieren que la selección sexual es más intensa sobre los plumajes carotenoides que sobre los plumajes melánicos y estructurales, originando mayores cambios de coloración en los primeros. Asimismo, Johnson & Lanyon (2000) encontraron una alta tasa de cambio en los parches de plumaje carotenoides en ictéridos, asociados con las diferencias de ambiente que ocupan las

especies. Una explicación posible a la diferente tasa evolutiva de los tipos de plumaje es que la transformación de los pigmentos carotenoides ingeridos por las aves a pigmentos carotenoides de diferentes colores implique menos pasos metabólicos que la síntesis de un nuevo pigmento melánico o de otro patrón de burbujas de aire en la queratina del plumaje estructural, originándose así una mayor tasa de cambio en la coloración de plumajes carotenoides. Sin embargo, no existen trabajos que hayan estudiado en forma comparativa los caminos metabólicos que producen el color de las plumas y que permitan evaluar los costos implicados en cada caso.

En cuanto a la evolución de la estructura del canto, los cantos de las palomas americanas mostraron un bajo grado de correlación filogenética en niveles más derivados de la filogenia, pero estaban correlacionados con la filogenia en niveles más basales. Estos resultados muestran que la tasa de cambio de los cantos es muy baja en este grupo, en contraposición a lo que ocurre en aves Passeriformes, que poseen una alta tasa de divergencia, que en algunos casos genera diferencias vocales importantes entre poblaciones de una misma especie (Irwin 2000, Irwin et al. 2001). Price & Lanyon (2002) y Päckert et al. (2003) encontraron que en los géneros de Passeriformes *Psarocolius* y *Regulus*, respectivamente, había una alta correlación entre las distancias genéticas y las distancias de ciertos parámetros vocales. Los primeros encontraron que los parámetros temporales reflejaban mejor la filogenia que los parámetros de frecuencia y los segundos encontraron que eran los parámetros estructurales los que mejor se ajustaban a la filogenia, un resultado similar al que habían encontrado McCracken & Sheldon (1997) en garzas. Los resultados encontrados en las palomas americanas apoyan los resultados de estos grupos mostrando una baja correlación filogenética de los parámetros de frecuencia. Sin embargo, hubo una baja correlación filogenética de todos los parámetros de los cantos cuando se estudiaron los grupos de especies cercanamente emparentadas. Esta diferencia probablemente sea una consecuencia de los distintos mecanismos de desarrollo ontogenético del canto que poseen ambos grupos. Tal como se mencionó en el capítulo introductorio, las palomas poseen cantos heredados y no necesitan atravesar por un proceso de aprendizaje vocal para su normal emisión. Las aves Passeriformes, por el contrario, pasan por una etapa de aprendizaje antes de emitir el canto en su forma definitiva. Las diferencias en las experiencias auditivas generarían una mayor tasa de divergencia en los cantos de estas aves (Baptista 1996). También es posible que debido a la dependencia que tienen ciertos parámetros vocales con la morfología en las palomas, la baja variabilidad en las características del canto de especies cercanamente emparentadas esté relacionada con la similitud morfológica entre ellas. Es interesante notar que los cantos resultaron ser caracteres informativos filogenéticamente tanto para las aves que

atraviesan por una etapa de aprendizaje vocal como para las que no lo hacen, pero en diferentes niveles de la filogenia. Para las primeras en niveles más derivados, donde los grupos sin aprendizaje no muestran divergencia suficiente, y para las segundas en niveles más basales, donde los grupos con aprendizaje probablemente ya hayan divergido tanto como para borrar la historia evolutiva del grupo. En base a lo encontrado en los estudios previos y a los resultados obtenidos para las palomas americanas se puede hacer la generalización de que no todos los parámetros vocales son útiles para la reconstrucción filogenética, siendo los estructurales y temporales los que retienen cierta información filogenética, a diferencia de los parámetros de frecuencia que no mostraron correlación con la filogenia en ningún grupo estudiado hasta el momento.

B. Noller



BIBLIOGRAFÍA

- Abs, M. 1980. Zur Bioakustik des Stimmbruchs bei Vögeln. *Zoologisches Jahrbuch Physiologie* 84:289-382.
- Amundsen, T., E. Forsgren & L. T. T. Hansen. 1997. On the function of female ornaments: male bluethroats prefer colourful females. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 264:1579-1586.
- Andersson, M. 1986. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution* 40:804-816.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, EEUU.
- Andersson, S. & T. Amundsen. 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 264:1587-1591.
- Andersson, S. 1996. Bright ultraviolet colouration in the Asian whistling thrushes (*Myophonus* spp.). *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 263:843-848.
- Andersson, S. 1999. Morphology of UV reflectance in a whistling thrush: implications for the study of structural colour. *Journal of Avian Biology* 30:193-204.
- Andersson, S., J. Örnberg & M. Andersson. 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265:445-450.
- Arnqvist, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature* 393:784-786.
- Atz, J. W. 1970. The application of the idea of homology to behavior. En: *Development and evolution of behavior* (Aronson, L. R., E. Tobach, D. S. Lehrman & J. S. Rosenblatt, eds.), pp. 51-74. Freeman & Co., San Francisco, California, EEUU.
- Badyaev, A. V. & E. S. Leaf. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. *Auk* 114:40-46.
- Badyaev, A. V. & G. E. Hill. 2000. Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 69:153-172.

- Badyaev, A. V., G. E. Hill & B. V. Weckworth. 2002. Species divergence in sexually selected traits: increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches. *Evolution* 56:412-419.
- Baker, R. R. & G. A. Parker. 1979. The evolution of bird coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 287:63-130.
- Ballintijn, M. R. & C. ten Cate. 1997. Sex differences in the vocalizations and syrinx of the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*). *Auk* 114:22-39.
- Ballintijn, M. R. & C. ten Cate. 1999. Acoustic differentiation in the coo-vocalizations of the Collared dove. *Bioacoustics* 10:1-17.
- Ballintijn, M. R., C. ten Cate, F. W. Nuijens & H. Berkhoudt. 1995. The syrinx of the Collared dove (*Streptopelia decaocto*): structure, inter-individual variation and development. *Netherlands Journal of Zoology* 45:455-479.
- Baptista, L. F. 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development. En: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma D. E. & E. H. Miller, eds.), pp. 39-60. Cornell University Press, Ithaca, EEUU.
- Baptista, L. F., P. W. Trail & H. M. Horblit. 1997. Columbidae. En: *Handbook of the Birds of the World, Vol. 4* (del Hoyo, J., A. Elliott & J. Sargatal, eds.), pp. 60-231. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Baptista, L. F., W. L. Boarman & P. Kandianidis. 1983. Behavior and taxonomic status of Grayson's Dove. *Auk* 100:907-919.
- Barracough, T. G., P. H. Harvey & S. Nee. 1995. Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 259:211-215.
- Beckers, G. J. L. & C. ten Cate. 2001. Perceptual relevance of species-specific differences in acoustic signal structure in *Streptopelia* doves. *Animal Behaviour* 61:511-518.
- Beckers, G. J. L., R. A. Suthers & C. ten Cate. 2003a. Perceptual salience of acoustic differences between conspecific and allospecific vocalizations in African collared-doves. *Animal Behaviour* 65:605-614.
- Beckers, G. J. L., B. M. A. Goossens & C. ten Cate. 2003b. Mechanisms of frequency and amplitude modulation in ring dove song. *Journal of Experimental Biology* 206:1833-1843.

- Bennett, A. T. D. & I. C. Cuthill. 1994. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Research* 34:1471-1478.
- Bennett, A. T. D., I. C. Cuthill & K. J. Norris. 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. *American Naturalist* 144:848-860.
- Bennett, A. T. D., I. C. Cuthill, J. C. Partridge & E. J. Maier. 1996. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380:433-435.
- Bennett, A. T. D., I. C. Cuthill, J. C. Partridge & K. Lunau. 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94:8618-8621.
- Bennett, P. M. & I. P. F. Owens. 2002. *Evolutionary Ecology of Birds: Life Histories, Mating Systems and Extinction*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Bowmaker, J. K., L. A. Heath, S. E. Wilkie & D. M. Hunt. 1997. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Research* 37:2183-2194.
- Bradbury, J. W. & S. L. Vehrencamp. 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, EEUU.
- Brooks D. & D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior*. The University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Brush, A. H. 1978. Avian pigmentation. En: *Chemical zoology, Vol. 10, Aves* (A. H. Brush, ed.), pp. 141-164. Academic Press, Nueva York, EEUU.
- Burkhardt, D. 1996. Ultraviolet perception by bird eyes and some implications. *Naturwissenschaften* 83:492-497.
- Burkhardt, D. & E. J. Maier. 1989. The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the UV. *Naturwissenschaften* 76:82-83.
- Burley, N. 1981. Mate choice by multiple criteria in a monogamous species. *American Naturalist* 117:515-528.
- Burley, N. & N. Moran. 1979. The significance of age and reproductive experience in the mate preferences of feral pigeons, *Columba livia*. *Animal Behaviour* 27:686-698.
- Burns, K. J. 1998. A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae): the role of female versus male plumage. *Evolution* 52:1219-1224.
- Butlin, R. 1989. Reinforcement of Premating Isolation. En: *Speciation and its consequences*

- (Otte, D. & J. A. Endler), pp. 158–179. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachussetts, EEUU.
- Casey, R. M. & A. S. Gaunt. 1985. Theoretical models of the avian syrinx. *Journal of Theoretical Biology* 116:45-64.
- Casgrain, P. & P. Legendre. 2001. R Package for multivariate and spatial analyses, vers 4.0 D5. Users Manual. Département de Ciencias Biologiques, Université de Montreal.
- Catchpole, C. K. & P. K. McGregor. 1985. Sexual selection, song complexity and plumage dimorphism in European buntings of the genus *Emberiza*. *Animal Behaviour* 33:1378-1380.
- Catchpole, C. K. & P. J. B. Slater. 1995. *Bird song, biological themes and variations*. Cambridge, Cambridge University Press, Reino Unido.
- Church, S. C., A. T. D. Bennett, I. C. Cuthill & J. C. Partridge. 1998. Ultraviolet cues affect the foraging behaviour of blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265:1509-1514.
- Cocroft, R. B. & M. J. Ryan. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour* 49:283-303.
- Corbin, K. W. 1967. Evolutionary relationships in the avian genus *Columba* as indicated by ovalbumin tryptic peptides. *Evolution* 21:355-368
- Corbin, K. W. 1968. Taxonomic relationships of some *Columba* species. *Condor* 70:1-13.
- Cracraft, J. 1981. Toward a phylogenetic classification of birds of the world (class Aves). *Auk* 98:681-714.
- Cracraft, J. 1988. The major clades of birds. En: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Systematics Association Special Volume No. 35A* (M. J. Benton, ed.), pp. 333-355. Clarendon Press, Oxford, Reino Unido.
- Craig, W. 1908. The voices of pigeons regarded as means of social control. *American Journal of Sociology* 14:86-100.
- Cunningham, C. W., K. E. Omland & T. H. Oakley. 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Trends in Ecology and Evolution* 13:1335-1351.
- Cunningham, E. & T. Birkhead. 1997. Female roles in perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 12:337–338.

- Cuthill, I. C., J. C. Partridge & A. T. D. Bennett. 2000. Avian UV vision and sexual selection. En: *Animal Signals: Signalling and signal design in animal communication* (Espmark, Y., T. Amundsen & G. Rosenqvist, eds.), pp. 61-82. Tapir Academic Press, Trondheim, Noruega.
- Cuthill, I. C., A. T. D. Bennett, J. C. Partridge & E. J. Maier. 1999. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *American Naturalist* 153:183-200.
- Cuthill, I. C., J. C. Partridge, A. T. D. Bennett, S. C. Church, N. S. Hart & S. Hunt. 2000. Ultraviolet vision in birds. *Advances in the Study of Behavior* 29:159-214.
- Dabelsteen, T. & S. B. Pedersen. 1985. Correspondence between messages in the full song of the blackbird *Turdus merula* and meanings to territorial males, as inferred from responses to computerized modifications of natural song. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69:149-165.
- Daniel, J. C. & D. T. Blumstein. 1998. A test in the acoustic adaptation hypothesis in four species of marmots. *Animal Behaviour* 56:1517-1528.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, Londres, Reino Unido.
- Davies, S. J. J. F. 1969. Patterns of inheritance in the bowing display and associated behaviour of some hybrid *Streptopelia* doves. *Behaviour* 38:187-214.
- De Kort, S. & C. ten Cate. 2001. Response to interspecific vocalizations is affected by degree of phylogenetic relatedness in *Streptopelia* doves. *Animal Behaviour* 61:239-247.
- De Queiroz, A. & P. H. Wimberger. 1993. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution* 47:46-60.
- De Repetigny, Y., H. Ouellet & R. McNeil. 2000. Song versus plumage in some North American oscines: testing Darwin's hypothesis. *Ecoscience* 7:137-148.
- Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the origin of species, 3rd. Ed.* Columbia University Press, Nueva York, EEUU.
- Doucet, S. M. 2002. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. *Condor* 104:30-38.
- Drovetski, S. V. 1996. Influence of the trailing-edge notch on flight performance of galliforms. *Auk* 113:802-810.

- Dunning, J. B., Jr. 1993. *CRC handbook of avian body masses*. CRC Press, Boca Ratón, Florida, EEUU.
- Emlen, S. T. 1972. An experimental analysis of parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour* 41:130-171.
- Emmerton, J. & J. D. Delius. 1980. Wavelength discrimination in the "visible" and UV spectrum by pigeons. *Journal of Comparative Physiology A* 141:47-52.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology* 11:319-364.
- Endler, J. A. 1986. Defense against predation. En: *Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates* (Feder, M. E. & G. V. Lauder, eds.), pp. 109-134. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Endler, J. A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41:315-352.
- Endler, J. A. 1993. The colour of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63:1-27.
- Endler, J. A. 2000. Evolutionary implications of the interaction between animal signals and the environment. En: *Animal Signals: Signalling and signal design in animal communication* (Espmark, Y., T. Amundsen & G. Rosenqvist, eds.), pp. 11-46. Tapir Academic Press, Trondheim, Noruega.
- Endler, J. A. & M. Théry. 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three Neotropical forest-dwelling birds. *American Naturalist* 148:421-452.
- Endler, J. A. & A. L. Basolo. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 13:415-420.
- Falls, J. B. 1963. Properties of bird song eliciting responses from territorial males. *Proceedings 13th International Ornithological Congress*:259-271.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1-15.
- Fox, D. L. 1976. *Animal biochromes and structural colors*. University of California Press, Berkeley, California, EEUU.
- Gaunt, A. S. 1983. A hypothesis concerning the relationship of syringeal structure to vocal abilities. *Auk* 100:853-862.

- Gaunt, A. S. 1988. Interactions of syringeal structure and airflow in avian phonation. En: *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici* (Oullet, H., ed.), pp. 913-924. Univeristy of Ottawa Press, Ottawa, Canadá.
- Gaunt, A. S. & S. L. L. Gaunt. 1985. Syringeal structure and avian phonation. *Current Ornithology* 2:213-245.
- Gaunt, A. S., S. L. L. Gaunt & R. M. Casey. 1982. Syringeal mechanisms reassessed: evidence from *Streptopelia*. *Auk* 99:474-494.
- Ghiselin, M. T. 1974. *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University of California Press, Berkeley, California, EEUU.
- Gibbs, D., E. Barnes & J. Cox. 2001. *Pigeons and doves. A guide to the Pigeons and Doves of the World*. Yale University Press, New Haven, EEUU.
- Gifford, E. W. 1941. Taxonomy and habits of pigeons. *Auk* 58:239-245.
- Gil, D. & M. Gahr. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution* 17:133-141.
- Gilliard, E. T. 1956. Bower ornamentation versus plumage characters in bower-birds. *Auk* 73:450-451.
- Gilliard, E. T. 1969. *Birds of Paradise and Bower birds*. The Natural History Press, Garden City, Nueva York, EEUU.
- Gittleman, J. L. & H.-K. Luh. 1992. On comparing comparative methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:383-404.
- Goller, F. & O. N. Larsen 1997. *In situ* biomechanics of the syrinx and sound generation in pigeons. *Journal of Experimental Biology* 200:2165-2176.
- Goodwin, D. 1959. Taxonomic notes on the American ground doves. *Auk* 76:510-515.
- Goodwin, D. 1966. The bowing display of pigeons in reference to phylogeny. *Auk* 83:117-123.
- Goodwin, D. 1983. *Pigeons and doves of the world*. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York, EEUU.
- Goodwin, T. W. 1984. *The biochemistry of carotenoids, Vol. 2, Animals, 2nd ed.* Chapman & Hall, Nueva York, EEUU.
- Götmark, F. 1993. Conspicuous coloration in male birds is favored by predation in some species and disfavored in others. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 253:143-146.

- Gray, D. A. 1996. Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. *American Naturalist* 148:453–480.
- Gruber, S. H. 1979. Mechanisms of colour vision: an ethologist's primer. En: *The Behavioural Significance of Colour* (Burtt, E. H. Jr., ed.), pp. 75-110. Garland STPM Press, Nueva York, EEUU.
- Guilford, T. C. & P. H. Harvey. 1998. The purple patch. *Nature* 392:867-868.
- Gürtler, W. 1973. Artisolierende Parameter des Rivierrufs der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*). *Journal für Ornithologie* 114:305-316.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41:95-98.
- Harvey, P. H. & A. Purvis. 1991. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature* 351:619-624.
- Harvey, P. H. & M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Londres, Reino Unido.
- Hausmann, F., K. E. Arnold, N. J. Marshall & I. P. F. Owens. 2003. Ultraviolet signals in birds are special. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 270:61-67.
- Hill, G. E. 1990. Female House Finches prefer colourful males: sexual selection for a condition dependent trait. *Animal Behaviour* 40:563–572.
- Hill, G. E. 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male House Finches. *Auk* 109:1–12.
- Hill, G. E. 1993. Male mate choice and the evolution of female coloration in the House Finch. *Evolution* 47:1515–1525.
- Hill, G. E. 1996. Redness as a measure of the production cost of ornamental coloration. *Ethology, Ecology and Evolution* 8:157-175.
- Hill, G. E. 2000. Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31:559–566.
- Hill, G. E. & W. R. Brawn III. 1998. Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265:1105-1109.

- Hitchcock, R. R., R. E. Mirarchi & R. S. Lishak. 1989. Recognition of individual male parent vocalizations by nestling Mourning Doves. *Animal Behaviour* 37:517-520.
- Höbel, G. & H.C. Gerhardt. 2003. Reproductive character displacement in the acoustic communication system of green tree frogs (*Hyla cinerea*). *Evolution* 57:894-904.
- Hofton, A. 1978. How sails can save fuel in the air. *New Scientist* 78:146-147.
- Hudon, J. 1991. Unusual carotenoid use by the Western Tanager (*Piranga ludoviciana*) and its evolutionary implications. *Canadian Journal of Zoology* 69:2311-2320.
- Hunt, S., A. T. D. Bennett, I. C. Cuthill & R. Griffiths. 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265:451-455.
- Hunt, S., I. C. Cuthill, A. T. D. Bennett & R. Griffiths. 1999. Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour* 58:809-815.
- Irwin, D. E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution* 54:998-1010.
- Irwin, D. E., S. Bensch & T. D. Price. 2001. Speciation in a ring. *Nature* 409:333-337.
- Irwin, R. E. 1994. The evolution of plumage dichromatism in the New World blackbirds: social selection on female brightness? *American Naturalist* 144:890-907.
- Irwin, R. E. 1996. The phylogenetic content of avian courtship display and song evolution. En: *Phylogenies and the comparative method in animal behavior* (Martins, E. P., ed.), pp. 234-252. Oxford University Press, Nueva York, EEUU.
- Johnsen, A., T. Andersson, J. Örnberg & J. T. Lifjeld. 1998. Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves: *Luscinia s. svecica*): a field experiment. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265:1313-1318.
- Johnson, K. P. & D. H. Clayton. 2000a. Nuclear and mitochondrial genes contain similar phylogenetic signal for pigeons and doves (Aves: Columbiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14:141-151.
- Johnson, K. P. & D. H. Clayton. 2000b. A molecular phylogeny of the dove genus *Zenaida*: mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Condor* 102:864-870.
- Johnson, K. P. & S. M. Lanyon. 2000. Evolutionary changes in color patches of blackbirds are associated with marsh nesting. *Behavioural Ecology* 11:515-519.

- Johnson, K. P., F. McKinny & M. D. Sorenson. 1999. Phylogenetic constraints on male parental care in the dabbling ducks. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 266:751-763.
- Johnson, K. P., F. McKinny, R. Wilson & M. D. Sorenson. 2000. The evolution of postcopulatory displays in the dabbling ducks (Anatini): a phylogenetic perspective. *Animal Behaviour* 59:953-963.
- Johnson, K. P., S. de Kort, K. Dinwoodey, A. C. Mateman, C. ten Cate, C. M. Lessels & D. H. Clayton. 2001. A molecular phylogeny of the dove genera *Streptopelia* and *Columba*. *Auk* 118:874-887.
- Johnston, R. F. 1961. The genera of American ground doves. *Auk* 78:372-378.
- Johnston, R. F. 1962. The taxonomy of pigeons. *Condor* 64:69-74.
- Joseph, L. & C. Moritz. 1993. Phylogeny and historical aspects of the ecology of eastern Australian scrubwrens *Sericornis* spp. - evidence from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 2:161-170.
- Keyser, A. J. & G. E. Hill. 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet colouration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 266:771-777.
- Keyser, A. J. & G. E. Hill. 2000. Structurally based plumage colouration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioural Ecology* 11:202-209.
- Kodric-Brown, A. & J. H. Brown. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *American Naturalist* 124:309-323.
- Krebs, J. R. 1979. Bird colours. *Nature* 282:14-16.
- Kreithen, M. L. & T. Eisner. 1978. Ultraviolet light detection by the homing pigeon. *Nature* 272:347-348.
- Kroodsma, D. E. 1977. Correlates of song organization among North American wrens. *American Naturalist* 111:995-1008.
- Kroodsma, D. E. & E. H. Miller. 1982. *Acoustic communication in birds, Vol. 2*. Academic Press, Nueva York, EEUU.
- Kroodsma, D. E. & E. H. Miller. 1986. *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, EEUU.

- Kroodsma, D. E. & B. E. Byers. 1991. The functions of bird song. *American Zoologist* 31:318-328.
- Kusmierski, R., G. Borgia, R. H. Crozier & B. H. Y. Chan. 1993. Molecular information on bowerbird phylogeny and the evolution of exaggerated male characteristics. *Journal of Evolutionary Biology* 6:737-752.
- Lade, B. I. & W. H. Thorpe. 1964. Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. *Nature* 202:366-368.
- Lambrechts, M. M. 1996. Organization of bird song and constraints on performance. En: *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E. & E. H. Miller, eds.), pp. 305-320. Cornell University Press, Ithaca, EEUU.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic characters. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 78:3721-3725.
- Lande, R. 1982. Rapid origination of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution* 36:213-223.
- Lande, R., & S. J. Arnold. 1985. Evolution of mating preference and sexual dimorphism. *Journal of Theoretical Biology* 117:651-664.
- Larsen, O. N. & F. Goller. 1999. Role of syringeal vibrations in bird vocalizations. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 266:1609-1615.
- Lijtmaer, D. A., B. Mahler & P. L. Tubaro. 2003. Hybridization and postzygotic isolation patterns in pigeons and doves. *Evolution* 57:1411-1418.
- Linville, S. U. & R. Breitwisch. 1997. Carotenoid availability and plumage coloration in a wild population of Northern Cardinals. *Auk* 114:796-800.
- Lorenz, K. Z. 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *Journal für Ornithologie* 89:194-294.
- Losos, J. B. 1999. Uncertainty in the reconstruction of ancestral character states and limitations on the use of phylogenetic comparative methods. *Animal Behaviour* 58:1319-1324.
- Lyon, B. E. & R. D. Montgomerie. 1985. Conspicuous plumage of birds: sexual selection or unprofitable prey? *Animal Behaviour* 33:1038-1040.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 1992. *MacClade*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, EEUU.

- Mahler, B. & P. L. Tubaro. 2002. Los métodos comparativos filogenéticos en el estudio de las aves. *Hornero* 17:1-8.
- Mahler, B., L. S. Araujo & P. L. Tubaro. 2003. Dietary and sexual correlates of carotenoid pigment expression in dove plumage. *Condor* 105:258-267.
- Marchetti, K. 1993. Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in species divergence. *Nature* 362:149-152.
- Marler, P. 1960. Bird songs and mate selection. En: *Animal sounds and communication* (Lanyon, W. E. & W. N. Tavolga, eds.), pp. 348-367. American Institute of Biological Science, Washington D.C., EEUU.
- Martin, T. E. & A. V. Badyaev. 1996. Sexual dichromatism in birds: importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution* 50:2454-2460.
- Martins, E. P. & T. F. Hansen. 1996. The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. En: *Phylogenies and the comparative method in animal behavior* (Martins, E. P., ed.), pp. 22-75. Oxford University Press, Nueva York, EEUU.
- Martins, E. P. & T. F. Hansen. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into analysis of interspecific data. *American Naturalist* 149:646-667.
- Martins, E. P. 2000. Adaptation and the comparative method. *Trends in Ecology and Evolution* 15:296-299.
- Martins, E. P., J. A. F. Diniz-Filho & E. A. Housworth. 2002. Adaptive constraints and the phylogenetic comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 56:1-13.
- McCracken, K. G. & F. H. Sheldon. 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94:3833-3836.
- McGraw, K. J. & G. E. Hill. 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 267:1525-1531.
- McGraw, K. J., E. A. Mackillop, J. Dale & M. E. Hauber. 2002a. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205:3747-3755.

- McGraw, K. J., G. E. Hill, R. Stradi & R. S. Parker. 2002b. The effect of dietary carotenoid access on sexual dichromatism and plumage pigment composition in the American goldfinch. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 131:261-269.
- McNaught, M. K. & I. P. F. Owens. 2002. Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light environment? *Journal of Evolutionary Biology* 15:505-514.
- Miles, D. B. & A. E. Dunham. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:587-619.
- Miller, E. H. 1996. Acoustic differentiation and speciation in shorebirds. En: *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds*. (Kroodsma, D. E. & E. H. Miller, eds.), pp. 241-257. Cornell University Press, Ithaca, EEUU.
- Møller, A. P. 1987. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence of status signaling. *Animal Behaviour* 35:1637-1644.
- Møller, A. P. 1990. Effects of a haematophagous mite on the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Evolution* 47:417-431.
- Møller, A. P. & R. V. Alatalo. 1999. Good genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 266:85-92.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109:17-34.
- Nelson, D. A. 1988. Feature weighting in species song recognition by the field sparrow *Spizella pusilla*. *Behaviour* 106:158-182.
- Nicolai, J. 1976. Evolutive Neuerungen in der Balz von Haustauben (*Columbia livia* var. *domestica*) als Ergebnis menschlicher Zuchtwahl. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 3:225-243.
- Nottebohm, F. & M. E. Nottebohm. 1971. Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened Ring doves (*Streptopelia risoria*). *Animal Behaviour* 19:313-327.
- Olson, V. A. & I. P. F. Owens. 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology and Evolution* 13:510-514.
- Omland, K. E. 1997. Examining two standard assumptions of ancestral reconstructions: repeated loss of dichromatism in dabbling ducks (Anatini). *Evolution* 51:1636-1646.

- Omland, K. E. & S. M. Lanyon. 2000. Reconstructing plumage evolution in orioles (*Icterus*): repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution* 54:2119-2133.
- Ortolani, A. 1999. Spots, stripes, tail tips and dark eyes: predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:433-476.
- Owens, I. P. F. & I. R. Hartley. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 265:397-407.
- Päckert, M., J. Martens, J. Kosuch, A. A. Nazarenko & M. Veith. 2003. Phylogenetic signal in the song of crests and kinglets (Aves: *Regulus*). *Evolution* 57:616-629.
- Pagel, M. D. 1992. A method for the analysis of comparative data. *Journal of Theoretical Biology* 156:431-442.
- Palacios, A. G. & F. J. Varela. 1992. Color mixing in the pigeon (*Columba livia*) II: A psychophysical determination in the middle, short and near-UV wavelength range. *Vision Research* 32:1947-1953.
- Payne, R. B. 1986. Bird song and avian systematics. En: *Current Ornithology, Vol. 3* (Johnston, R. F., ed.), pp. 87-126. Plenum Press, Nueva York, EEUU.
- Podos, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51:537-551.
- Price, J. J. & S. M. Lanyon. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution* 56:1514-1529.
- Price, T. 1999. Sexual selection and natural selection in bird speciation. En: *Evolution of biological diversity* (Magurran, A. E. & R. M. May, eds.), pp. 93-112. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Price, T. & G. L. Birch. 1996. Repeated evolution of sexual color dimorphism in passerine birds. *Auk* 113:842-848.
- Proctor, N. S. & P. J. Lynch. 1993. *Manual of ornithology*. Yale University Press, New Haven, CT, EEUU.
- Prum, R. O. 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the Neotropical Manakins (Aves: Pipridae). *Ethology* 84:202-231.

- Prum, R. O. 1998. Sexual selection and the evolution of mechanical sound production in manakins (Aves: Pipridae). *Animal Behaviour* 55:977-994.
- Prum, R. O. 1999. Development and evolutionary origin of feathers. *Journal of Experimental Zoology* 285:291-306.
- Pryke, S. R., M. J. Lawes & S. Andersson. 2001. Agonistic carotenoid signalling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Animal Behaviour* 62:695-704.
- Purvis, A. & A. Rumbaut. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Computer Appl. Biosciences* 11:247-251.
- Read, A. F. & D. M. Weary. 1992. The evolution of bird song: comparative analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 338:165-187.
- Ridley, M. 1983. *The explanation of organic diversity. The Comparative Method and Adaptations of Mating*. Clarendon, Oxford, Reino Unido.
- Ridley, M. 1989. Why not to use species in comparative tests. *Journal of Theoretical Biology* 136:361-364.
- Ridley, M. 1996. *Evolution*. Blackwell Science, Cambridge, Reino Unido.
- Rohwer, S. 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29:593-610.
- Rohwer, S. 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *American Zoologist* 22:531-546.
- Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. En: *The evolution of the amphibian auditory system* (Fritzsche, B., M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington & W. Walkowiak, eds.), pp. 637-677. John Wiley, Nueva York, EEUU.
- Ryan, M. J. 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford Surv. Evolutionary Biology* 7:157-195.
- Ryan, M. J. & E. A. Brenowitz. 1985. The role of the body size, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126:87-100.
- Ryan, M. J. & A. S. Rand. 1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution* 47:647-657.

- Sætre, G. P. 2000. Sexual signals and speciation. En: *Animal Signals: Signalling and signal design in animal communication* (Espmark, Y., T. Amundsen & G. Rosenqvist, eds.), pp. 237-257. Tapir Academic Press, Trondheim, Noruega.
- Sætre, G. P., T. Moum, S. Bures, M. Král, M. Adamjan & J. Moreno. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387:589-592.
- Schluter, D. & T. Price. 1993. Honesty, perception and population divergence in sexually selected traits. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 253:117-122.
- Searcy, W. A. & M. Andersson. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:507-533.
- Searcy, W. A. 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *American Zoologist* 32:71-80.
- Searcy, W. A. & K. Yasukawa .1996. Song and female choice. En: *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds* (Kroodsma, D. E. & E. H. Miller, eds.), pp. 454-473. Cornell University Press, Ithaca, EEUU.
- Searcy, W. A. & S. Nowicki. 2000. Male-male competition and female choice in the evolution of vocal signalling. En: *Animal Signals: Signalling and signal design in animal communication* (Espmark, Y., T. Amundsen & G. Rosenqvist, eds.), pp. 301-315. Tapir Academic Press, Trondheim, Noruega.
- Senar, J. C., M. Camerino, J. L. Copete & N. B. Metcalfe. 1993. Variation in black bib of the Eurasian Siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *Auk* 110:924-927.
- Shutler, D. & P. J. Weatherhead. 1991. Targets of sexual selection: song and plumage of wood warblers. *Evolution* 44:1967-1977.
- Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale University Press, London, Reino Unido.
- Siitari, H., J. Honkavaara & J. Viitala. 1999. Ultraviolet reflection of berries attracts foraging birds. A laboratory study with redwings (*Turdus iliacus*) and bilberries (*Vaccinium myrtillus*). *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 266:2125-2129.
- Sillén-Tullberg, B. 1993. The effect of biased inclusion of taxa on the correlation between discrete characters in phylogenetic trees. *Evolution* 47:1182-1191.

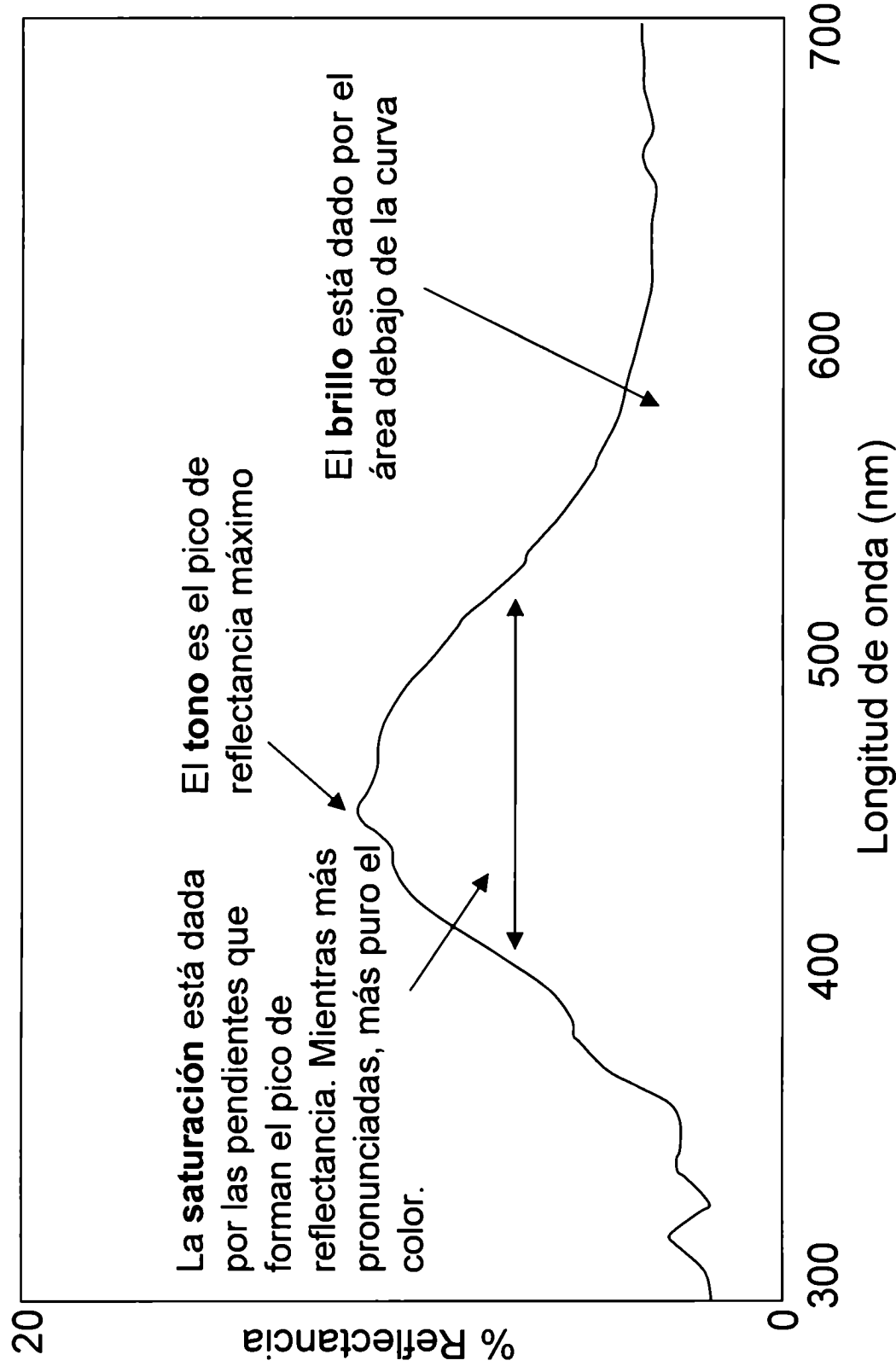
- Simpson, S. F. 1983. The flight mechanism of the pigeon *Columba livia* during take-off. *Journal of Zoology* 200:435-443.
- Slabbekoom, H. & C. ten Cate. 1998. Multiple parameters in the territorial coo of the collared dove: interactions and meaning. *Behaviour* 135:879-895.
- Slabbekoom, H., S. de Kort & C. ten Cate. 1999. Comparative analysis of perch-coo vocalizations in *Streptopelia* doves. *Auk* 116:737-748.
- Slagsvold, T. & J. T. Lifjeld. 1985. Variation in plumage coloration of the Great Tit *Parus major* in relation to habitat, season, and food. *Journal of Zoology* 206:321-328.
- Smithe, F. B. 1975. *Naturalist's color guide*. American Museum of Natural History, Nueva York, EEUU.
- Smouse, P. E., J. C. Long & R. R. Sokal. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology* 35:627-632.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Ver. 4. Sinauer, Sunderland, Massachussets, EEUU.
- ten Cate, C. 1992. Coo types in the Collared dove *Streptopelia decaocto*: one theme, distinctive variations. *Biocoustics* 4:161-183.
- ten Cate, C. & M. R. Ballintijn. 1996. Dove coos and flash light: the interruptability of song in a non-songbird. *Journal of Comparative Psychology* 110:267-275.
- ten Cate, C., H. Slabbekoom & M. R. Ballintijn. 2002. Bird song and male-male competition: causes and consequences of vocal variability in the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*). *Advances in the Study of Behaviour* 31:31-75.
- Tinbergen, N. 1959. Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour* 15:1-70.
- Tubaro, P. L. & B. Mahler. 1998. Acoustic frequencies and body mass in new world doves. *Condor* 100:54-61.
- Tucker, V. A. 1993. Gliding birds: reduction of induced drag by wing tip slots between the primary feathers. *Journal of Experimental Biology* 180:285-310.
- Tucker, V. A. 1994. Drag reduction by wing tip slots in a gliding Harris' Hawk, *Parabuteo unicinctus*. *Journal of Experimental Biology* 198:775-781.

- Van Buskirk, J. 1997. Independent evolution of song structure and note structure in American wood warblers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 264:755-761
- Veiga, J. P. 1993. Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the house sparrow: a study on honest advertisement. *Evolution* 47:1161-1170.
- Veiga, J. P. 1995. Honest signaling and the survival cost of badges in the house sparrow. *Evolution* 49:570-572.
- Veiga, J. P. & M. Puerta. 1996. Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 263:229-234
- Verheyen, R. 1957. Analyse du potentiel morphologique et projet de classification des Columbiformes (Wetmore 1934). *Bull. Inst. Roy. Sci. Belgique* 33:1-42.
- Vos Hzn, J. J., M. A. J. M. Coemans & J. F. W. Nuboer. 1994. The photopic sensitivity of the yellow field of the pigeon's retina to ultraviolet light. *Vision Research* 34:1419-1425.
- Wallace, A. R. 1889. *Darwinism, 2nd Ed.* Macmillan, Londres, Reino Unido.
- Warner, R. W. 1972. The syrinx in the family Columbidae. *Journal of Zoology* 166:385-390.
- Weldon, P. J. & G. M. Burghardt. 1984. Deception divergence and sexual selection. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 65:89-102.
- Wentzel, J. W. & J. M. Carpenter. 1994. Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation. En: *Phylogenetics and ecology* (Eggleton, P. & R. Vane-Wright, eds.), pp. 79-101. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- West-Eberhardt, M. J. 1983. Sexual selection, social competition and speciation. *Quarterly Review of Biology* 58:155-183.
- Whitman, C. O. 1919. *The behavior of pigeons. Posthumous works of Charles Otis Whitman, Vol. III.* The Carnegie Institution of Washington, EEUU.
- Wiley, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist* 138:973-993.
- Wimberger, P. A. & A. de Quiroz. 1996. Comparing behavioral and morphological characters as indicators of phylogeny. En: *Phylogenies and the comparative method in animal behavior* (Martins, E. P., ed.), pp. 206-233. Oxford University Press, Nueva York, EEUU.

-
- Würdinger, I. 1970. Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautäusserungen bei vier Gänsearten (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons* und *Branta canadensis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 27:257-302.
- Zahavi, A. & A. Zahavi. 1997. *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Zuk, M. 1992. The role of parasites in sexual selection: current evidence and future directions. *Advances in the Study of Behaviour* 21:39-68.

APÉNDICES

Apéndice 2.1. Componentes que definen el color: brillo (intensidad total de la reflectancia), tono (λ del máximo de reflectancia) y saturación (pureza del color)



Apéndice 3.2. Especies / regiones para las que se midió la reflectancia del plumaje con la técnica de espectrofotometría (X), usadas en el estudio de correlación con los valores de brillo de las tablas Munsell. Las mediciones fueron hechas tanto para machos como para hembras.

	Frente	Corona	Nuca	Manto	Garganta	Pecho	Ventre
<i>Columbina picui</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Zenaida auriculata</i>	0	X	X	0	0	X	0
<i>Claravis pretiosa</i>	0	X	0	0	0	X	0

Especie	Filogenia 1	Filogenia 2
<i>Leptotila verreauxi</i>	ABABAAAAA	ABAABABAA
<i>Leptotila megalura</i>	ABABAAAAAB	ABAABABAB
<i>Leptotila ochraceiventris</i>	ABABAAABB	ABAABABBB
<i>Leptotila cassini</i>	ABABAAABA	ABAABABBA
<i>Leptotila rufaxilla</i>	ABABAABBBB	ABAABABCBBBB
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	ABABAABBA	ABAABABCBBB
<i>Leptotila pallida</i>	ABABAABA	ABAABABCBA
<i>Leptotila jamaicensis</i>	ABABAAAAAB	ABAABABCA
<i>Leptotila conoveri</i>	ABABAAABC	ABAABABBC
<i>Leptotila wellsii</i>	ABABAABBBB	ABAABABCBBB
<i>Geotrygon costaricensis</i>	ABABBBBCCB	ABAABBBBBA
<i>Geotrygon lawrencii</i>	ABABBBBCCA	ABAABBBBBA
<i>Geotrygon goldmani</i>	ABABBBBABA	ABAABBBBBA
<i>Geotrygon saphirina</i>	ABABBBBBA	ABAABBBBBA
<i>Geotrygon versicolor</i>	ABABBBBAB	ABAABBBBAAB
<i>Geotrygon veraguensis</i>	ABABBBBBA	ABAABBBBBA
<i>Geotrygon frenata</i>	ABABBBABB	ABAABBBBBA
<i>Geotrygon chrysis</i>	ABABBBAAAA	ABAABBBAAAA
<i>Geotrygon mystacea</i>	ABABBBAAAA	ABAABBBAAAA
<i>Geotrygon violacea</i>	ABABBBAAAB	ABAABBBAAAB
<i>Geotrygon montana</i>	ABABBBAAAB	ABAABBBAAAB
<i>Geotrygon linearis</i>	ABABBBABCBB	ABAABBBABBA
<i>Geotrygon albifacies</i>	ABABBBABCA	ABAABBBABBC
<i>Geotrygon chiriquensis</i>	ABABBBABCBA	ABAABBBABBB
<i>Geotrygon caniceps</i>	ABABBBBAA	ABAABBBBAAA
<i>Stamoenas cyanocephala</i>	ABABBA	ABAABBA
<i>Zenaida aurita</i>	ABABABAB	ABAABAAAB
<i>Zenaida galapagoensis</i>	ABABABAAB	ABAABAAAA
<i>Zenaida graysoni</i>	ABABABAAAA	ABAABAAAAAA
<i>Zenaida macroura</i>	ABABABAAAB	ABAABAAAAAB
<i>Zenaida auriculata</i>	ABABABAAAB	ABAABAAAAAB
<i>Zenaida asiatica</i>	ABABABBB	ABAABAABB
<i>Zenaida meloda</i>	ABABABBA	ABAABAABA
<i>Metriopelia melanoptera</i>	BCAAA	BCAAA
<i>Metriopelia ceciliae</i>	BCABB	BCABB
<i>Metriopelia morenoi</i>	BCABA	BCABA
<i>Metriopelia aymara</i>	BCAAB	BCAAB
<i>Uropelia campestris</i>	BB	BB
<i>Scardafella inca</i>	BCBCCBA	BCBBBBB
<i>Scardafella squammata</i>	BCBCCBB	BCBBBBB
<i>Claravis mondetoura</i>	BAAA	BAAA
<i>Claravis godefrida</i>	BAAB	BAAB
<i>Claravis pretiosa</i>	BAB	BAB
<i>Columbina passerina</i>	BCBBCAA	BCBBBAA
<i>Columbina minuta</i>	BCBBCAB	BCBBBAB
<i>Columbina picui</i>	BCBBAB	BCBBAAAB
<i>Columbina cruziana</i>	BCBBAA	BCBBAAA
<i>Columbina buckleyi</i>	BCBBBA	BCBBABA
<i>Columbina talpacoti</i>	BCBBBB	BCBBABB
<i>Columbina cyanopsis</i>	BCBA	BCBA
<i>Columba livia</i>	ABAAABBAABBBB	ABAAABBAABBBB
<i>Columba rupestris</i>	ABAAABBAABBBB	ABAAABBAABBBB
<i>Columba leuconota</i>	ABAAABBAABBBB	ABAAABBAABBBB
<i>Columba guinea</i>	ABAAABBAABBBB	ABAAABBAABBBB
<i>Columba albitorques</i>	ABAAABBAABBBB	ABAAABBAABBBB
<i>Columba oenas</i>	ABAAABBAABBA	ABAAABBAABBA
<i>Columba eversmanni</i>	ABAAABBAABBA	ABAAABBAABBA
<i>Columba oliviae</i>	ABAAABBAABBA	ABAAABBAABBA
<i>Columba palumbus</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba bollii</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba trocaz</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba junionae</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba uncinata</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba arquatrix</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba pollenii</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba sjoestedti</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba thomensis</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba albinucha</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba hodgsonii</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba pulchricollis</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba elphinstonii</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba torringtoni</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba punicea</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba argentina</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba palumboides</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba janthina</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB
<i>Columba vitiensis</i>	ABAAABBAABBB	ABAAABBAABBB

<i>Columba leucomela</i>	ABAABBAABABDB	ABAAAABBAABABDB
<i>Columba pallidiceps</i>	ABAABBAABABA	ABAAAABBAABABA
<i>Columba jouyi</i>	ABAABBAABABB	ABAAAABBAABABB
<i>Columba versicolor</i>	ABAABBAABABC	ABAAAABBAABABC
<i>Columba delegorguei</i>	ABAABBAAC	ABAAAABBAAC
<i>Columba inditorques</i>	ABAABBAAB	ABAAAABBAAB
<i>Columba malherbii</i>	ABAABBAAAA	ABAAAABBAAAA
<i>Columba larvata</i>	ABAABBAB	ABAAAABBAB
<i>Columba leucocephala</i>	ABAABABBA	ABAAAABABBA
<i>Columba squamosa</i>	ABAABABBB	ABAAAABABBB
<i>Columba speciosa</i>	ABAABABA	ABAAAABABA
<i>Columba picazuro</i>	ABAABAAAA	ABAAAABAAAA
<i>Columba corensis</i>	ABAABAAAB	ABAAAABAAAB
<i>Columba maculosa</i>	ABAABAAAAAB	ABAAAABAAAAAB
<i>Columba fasciata</i>	ABAABAABAA	ABAAAABAABAA
<i>Columba araucana</i>	ABAABAABAB	ABAAAABAABAB
<i>Columba caribaea</i>	ABAABAABAC	ABAAAABAABAC
<i>Columba cayennensis</i>	ABAABAABBA	ABAAAABAABBA
<i>Columba flavirostris</i>	ABAABAABBB	ABAAAABAABBB
<i>Columba inornata</i>	ABAABAABBBB	ABAAAABAABBBB
<i>Columba oenops</i>	ABAABAABBBB	ABAAAABAABBBB
<i>Columba plumbea</i>	ABAABAACA	ABAAAABAACA
<i>Columba subvinacea</i>	ABAABAACB	ABAAAABAACB
<i>Columba nigrirostris</i>	ABAABAACC	ABAAAABAACC
<i>Columba goodsoni</i>	ABAABAACD	ABAAAABAACD
<i>Nesoenas mayeri</i>	ABAABBBBAB	ABAAAABBBBAB
<i>Streptopelia turtur</i>	ABAABBBBAAAAAB	ABAAAABBBBAAAAAB
<i>Streptopelia lugens</i>	ABAABBBBAAAAAA	ABAAAABBBBAAAAAA
<i>Streptopelia orientalis</i>	ABAABBBBAAAB	ABAAAABBBBAAAB
<i>Streptopelia bitorquata</i>	ABAABBBBBAAB	ABAAAABBBBBAAB
<i>Streptopelia decacoto</i>	ABAABBBBBAAAA	ABAAAABBBBBAAAA
<i>Streptopelia roseogrisea</i>	ABAABBBBBAAB	ABAAAABBBBBAAB
<i>Streptopelia reichenowi</i>	ABAABBBBC	ABAAAABBBBC
<i>Streptopelia decipens</i>	ABAABBBBBAAB	ABAAAABBBBBAAB
<i>Streptopelia semitorquata</i>	ABAABBBBBAB	ABAAAABBBBBAB
<i>Streptopelia capicola</i>	ABAABBBBBBA	ABAAAABBBBBBA
<i>Streptopelia vinacea</i>	ABAABBBBBB	ABAAAABBBBB
<i>Streptopelia tranquebarica</i>	ABAABBBBAB	ABAAAABBBBAB
<i>Streptopelia picturata</i>	ABAABBBAAA	ABAAAABBBAAA
<i>Streptopelia chinensis</i>	ABAABBBABB	ABAAAABBBABB
<i>Streptopelia senegalensis</i>	ABAABBBABA	ABAAAABBBABA
<i>Streptopelia hypophyrra</i>	ABAABBBBAAAAAB	ABAAAABBBBAAAAAB
<i>Macropygia unchall</i>	ABAAAABAB	ABAAAABAB
<i>Macropygia amboinensis</i>	ABAAAABACF	ABAAAABACF
<i>Macropygia phasianella</i>	ABAAAABACE	ABAAAABACE
<i>Macropygia rufipennis</i>	ABAAAABACD	ABAAAABACD
<i>Macropygia nigrirostris</i>	ABAAAABAAB	ABAAAABAAB
<i>Macropygia mackinlayi</i>	ABAAAABAAA	ABAAAABAAA
<i>Macropygia ruficeps</i>	ABAAAABAAC	ABAAAABAAC
<i>Macropygia emiliana</i>	ABAAAABACB	ABAAAABACB
<i>Macropygia magna</i>	ABAAAABACC	ABAAAABACC
<i>Macropygia tenuirostris</i>	ABAAAABACA	ABAAAABACA
<i>Reinwardtoena reinwardtii</i>	ABAAAABBAB	ABAAAABBAB
<i>Reinwardtoena brownii</i>	ABAAAABBAA	ABAAAABBAA
<i>Reinwardtoena crassirostris</i>	ABAAAABBB	ABAAAABBB
<i>Turacoena manadensis</i>	ABAAAAB	ABAAAAB
<i>Turacoena modesta</i>	ABAAAAA	ABAAAAA
<i>Turtur chalcospilos</i>	ABBAAAABBAAB	ABBAB
<i>Turtur abyssinicus</i>	ABBAAAABBAAA	ABBAB
<i>Turtur afer</i>	ABBAAAABBAB	ABBAB
<i>Turtur tympanistria</i>	ABBAAAABBB	ABBAB
<i>Turtur brehmeri</i>	ABBAAAABBC	ABBAB
<i>Oena capensis</i>	ABBAAAABA	ABBAB
<i>Chalcophaps indica</i>	AABB	AABB
<i>Chalcophaps stephani</i>	AABA	AABA
<i>Henicophaps foersteri</i>	AACB	AABB
<i>Henicophaps albifrons</i>	AACA	AABBA
<i>Phaps chalcoptera</i>	AAABDAA	AAAABBA
<i>Phaps elegans</i>	AAABDAB	AAAABBAB
<i>Phaps histrionica</i>	AAABDB	AAAABBB
<i>Ocyphaps lophotes</i>	AAABB	AAABB
<i>Geophaps plumifera</i>	AAABAB	AAABAB
<i>Geophaps scripta</i>	AAABAAA	AAABAAA
<i>Geophaps smithii</i>	AAABAAB	AAABAAB
<i>Petrophassa rufipennis</i>	AAABCB	AAABCB
<i>Petrophassa albipennis</i>	AAABCA	AAABCA
<i>Geopelia cuneata</i>	AAAABCC	AAAABACC
<i>Geopelia striata</i>	AAAABB	AAAABAB
<i>Geopelia humeralis</i>	AAAABA	AAAABAA
<i>Geopelia mauguei</i>	AAAABCB	AAAABACB
<i>Geopelia placida</i>	AAAABCA	AAAABACA

<i>Leucosarcia melanoleuca</i>	AAAAA	AAAAA
<i>Caloenas nicobarica</i>	ABBBABB	ABACB
<i>Gallicolumba luzonica</i>	ABBBABAAAAAC	ABACAAAAAC
<i>Gallicolumba criniger</i>	ABBBABAAAAAA	ABACAAAAAA
<i>Gallicolumba platenae</i>	ABBBABAAAAAB	ABACAAAAAB
<i>Gallicolumba menagwei</i>	ABBBABAAAAAD	ABACAAAAAD
<i>Gallicolumba keayi</i>	ABBBABAAAAAE	ABACAAAAAE
<i>Gallicolumba rufigula</i>	ABBBABAAAAAB	ABACAAAAAB
<i>Gallicolumba tristigmata</i>	ABBBABAAAAB	ABACAAAA
<i>Gallicolumba jobiensis</i>	ABBBABAABAAAB	ABACAABBBBAB
<i>Gallicolumba kubaryi</i>	ABBBABAABAAAD	ABACAABBBBAD
<i>Gallicolumba erythroptera</i>	ABBBABAABAAAC	ABACAABBBBAC
<i>Gallicolumba xanthonaura</i>	ABBBABAABAAAA	ABACAABBBBAA
<i>Gallicolumba salamonis</i>	ABBBABAABABAA	ABACAABBBBBA
<i>Gallicolumba stairi</i>	ABBBABAABAABBB	ABACAABBBBBA
<i>Gallicolumba sanctaerucis</i>	ABBBABAABAABBA	ABACAABBBBBA
<i>Gallicolumba rubescens</i>	ABBBABAABAB	ABACAABA
<i>Gallicolumba beccarii</i>	ABBBABAABBBB	ABACAABBAB
<i>Gallicolumba canifrons</i>	ABBBABAABBBB	ABACAABBAA
<i>Gallicolumba hoedtii</i>	ABBBABAABBA	ABACAABBBB
<i>Didunculus strigirostris</i>	ABBBABAB	ABACAB
<i>Trugon terrestris</i>	ABBBAAABA	ABACAA
<i>Otidiphaps nobilis</i>	ABBBAAA	ABACB
<i>Goura cristata</i>	ABBBAAABBAA	ABACABAAA
<i>Goura scheepmakeri</i>	ABBBAAABBAB	ABACABAAB
<i>Goura victoria</i>	ABBBAAABBB	ABACABAB
<i>Paphitreron leucotis</i>	ABBAABBB	ABBBB
<i>Paphitreron amethystina</i>	ABBAABBAA	ABBBAA
<i>Paphitreron cinereiceps</i>	ABBAABBAB	ABBBAB
<i>Treron fulvicollis</i>	ABBBBABABA	ABBAAAACBAAA
<i>Treron olax</i>	ABBBBABABBA	ABBAAAACBAA
<i>Treron vernans</i>	ABBBBABABBBB	ABBAAAACBABB
<i>Treron bicincta</i>	ABBBBABABBBB	ABBAAAACBABA
<i>Treron pompadora</i>	ABBBBABAAAAAB	ABBAAAACBBBA
<i>Treron curvirostra</i>	ABBBBABAAAAB	ABBAAAACBBBBA
<i>Treron griseicauda</i>	ABBBBABAAAAAB	ABBAAAACBBBBA
<i>Treron teysmanni</i>	ABBBBABAAAAAA	ABBAAAACBBAC
<i>Treron floris</i>	ABBBBABAAAB	ABBAAAACBBAA
<i>Treron psittaceae</i>	ABBBBABAAABA	ABBAAAACBBAB
<i>Treron capellei</i>	ABBBBABBB	ABBAAAACA
<i>Treron phoenicoptera</i>	ABBBB BBB	ABBAAAABAA
<i>Treron waalia</i>	ABBBB BBA	ABBAAAABAB
<i>Treron australis</i>	ABBBB BAAA	ABBAAAABBA
<i>Treron calva</i>	ABBBB BAAAA	ABBAAAABBAB
<i>Treron sanctithomae</i>	ABBBB B	ABBAAAABBC
<i>Treron pambaensis</i>	ABBBB BBA	ABBAAAABBB
<i>Treron apicauda</i>	ABBBB BAAB	ABBAAAABBC
<i>Treron oxyura</i>	ABBBB BAABA	ABBAAAABBA
<i>Treron seimundi</i>	ABBBB BAABB	ABBAAAABBB
<i>Treron sphenura</i>	ABBBB BAA	ABBAAAABBA
<i>Treron sieboldii</i>	ABBBB BAAA	ABBAAAABBA
<i>Treron formosae</i>	ABBBB BAAAA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus cincta</i>	ABBAAAAAAAB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus alligator</i>	ABBAAAAAAAB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus dohertyi</i>	ABBAAAAAAAB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus porphyrea</i>	ABBAAAAAAAB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus merrilli</i>	ABBAAAAAAABBB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus marcheii</i>	ABBAAAAAAABBB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus fischeri</i>	ABBAAAAAAABBB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus occipitalis</i>	ABBAAAAAAABBB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus jambu</i>	ABBAAAAAAAB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus magnificus</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus bernsteinii</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus leclancheri</i>	ABBAAAAAAABBB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus subgularis</i>	ABBAAAAAAABBB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus victor</i>	ABBAAAAAAAB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus luteovirens</i>	ABBAAAAAAAB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus layardi</i>	ABBAAAAAAAB	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus pulchellus</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus coronulatus</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus monacha</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus eugeniae</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus porphyraceus</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus pelewensis</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus greyii</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus richardsii</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus perousii</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus roseicapilla</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus rarotongensis</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus regina</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA
<i>Ptilinopus purpuratus</i>	ABBAAAAAAABBA	ABBAAAABBA

<i>Ptilinopus huttoni</i>	ABBAAAAACBAACA	ABBAAABADBBBBBCCA
<i>Ptilinopus dupetithouarsi</i>	ABBAAAAACBAACBCAA	ABBAAABADBBBBBCCBBAB
<i>Ptilinopus mercieri</i>	ABBAAAAACBAACBCAB	ABBAAABADBBBBBCCBBAA
<i>Ptilinopus insularis</i>	ABBAAAAACBAACBCB	ABBAAABADBBBBBCCBBB
<i>Ptilinopus ornatus</i>	ABBAAAAACBBAAB	ABBAAABADBBBBACAA
<i>Ptilinopus perlatus</i>	ABBAAAAACBBAAA	ABBAAABADBBBBACAB
<i>Ptilinopus tannensis</i>	ABBAAAAACBBAB	ABBAAABADBBBBACB
<i>Ptilinopus aurantiifrons</i>	ABBAAAAACBBBC	ABBAAABADBBBBAD
<i>Ptilinopus wallacii</i>	ABBAAAAACBBBD	ABBAAABADBBBBAA
<i>Ptilinopus superbus</i>	ABBAAAAACBBB	ABBAAABADBBBBAB
<i>Ptilinopus rivoli</i>	ABBAAAAACAAA	ABBAAABADBAB
<i>Ptilinopus solomonensis</i>	ABBAAAAACAAB	ABBAAABADBAA
<i>Ptilinopus viridis</i>	ABBAAAAACABB	ABBAAABADAA
<i>Ptilinopus melanospila</i>	ABBAAAAADBB	ABBAAABACA
<i>Ptilinopus nanus</i>	ABBAAAAADBA	ABBAAABADBBAA
<i>Ptilinopus granulifrons</i>	ABBAAAAADABB	ABBAAABACBAB
<i>Ptilinopus hyogaster</i>	ABBAAAAADABA	ABBAAABACBAA
<i>Ptilinopus insolitus</i>	ABBAAAAADAAB	ABBAAABACBBA
<i>Ptilinopus iozonus</i>	ABBAAAAADAAA	ABBAAABACBBB
<i>Drepanoptila holosericea</i>	ABBAAAAB	ABBAAAAB
<i>Alectroenas madagascariensis</i>	ABBABA	ABBAAACA
<i>Alectroenas sganzini</i>	ABBABB	ABBAAACB
<i>Alectroenas pulchemma</i>	ABBABC	ABBAAACC
<i>Ducula poliocephala</i>	ABBAAABABAAB	ABBAAABBAD
<i>Ducula mindorensis</i>	ABBAAABABABA	ABBAAABBAB
<i>Ducula forsteri</i>	ABBAAABABAAA	ABBAAABBABC
<i>Ducula radiata</i>	ABBAAABABABB	ABBAAABBABA
<i>Ducula carola</i>	ABBAAABABB	ABBAAABBAA
<i>Ducula zoeae</i>	ABBAAABABBA	ABBAAABBB
<i>Ducula badia</i>	ABBAAABABAAB	ABBAAABDDAA
<i>Ducula lacemulata</i>	ABBAAABABAAA	ABBAAABDDAB
<i>Ducula cineracea</i>	ABBAAABABAAC	ABBAAABDDAC
<i>Ducula rubricera</i>	ABBAAABABABAAA	ABBAAABDDBBAAB
<i>Ducula myristicivora</i>	ABBAAABABABAAA	ABBAAABDDBBAAA
<i>Ducula pacifica</i>	ABBAAABABABAABAAB	ABBAAABDDBBABD
<i>Ducula aurorae</i>	ABBAAABABABAABAAA	ABBAAABDDBBABC
<i>Ducula oceanica</i>	ABBAAABABABAABAB	ABBAAABDDBBABB
<i>Ducula galeata</i>	ABBAAABABABAABB	ABBAAABDDBBABA
<i>Ducula rufigaster</i>	ABBAAABABABAAAAB	ABBAAABDDBBBBA
<i>Ducula basilica</i>	ABBAAABABABAAAAA	ABBAAABDDBBBBD
<i>Ducula finschii</i>	ABBAAABABABABAAB	ABBAAABDDBBBCC
<i>Ducula chalconota</i>	ABBAAABABABABAB	ABBAAABDDBBBCC
<i>Ducula aenea</i>	ABBAAABABABABBBAA	ABBAAABDDBBBAAA
<i>Ducula perspicillata</i>	ABBAAABABABABBA	ABBAAABDDBBBAC
<i>Ducula concinna</i>	ABBAAABABABABBBB	ABBAAABDDBBBAB
<i>Ducula pistrinaria</i>	ABBAAABABABBBAB	ABBAAABDDBBAD
<i>Ducula whartoni</i>	ABBAAABABABBAABA	ABBAAABDDBBAA
<i>Ducula rosacea</i>	ABBAAABABABBBAAA	ABBAAABDDBBAB
<i>Ducula pickeringii</i>	ABBAAABABABBB	ABBAAABDDBBAC
<i>Ducula latrans</i>	ABBAAABABBBAAAAB	ABBAAABBCAD
<i>Ducula brenchleyi</i>	ABBAAABABBBAAAA	ABBAAABBCAC
<i>Ducula bakeri</i>	ABBAAABABBBAAAB	ABBAAABBCAB
<i>Ducula goliath</i>	ABBAAABABBBBAB	ABBAAABBCAA
<i>Ducula mulleri</i>	ABBAAABABBBBBA	ABBAAABBCBA
<i>Ducula melanochroa</i>	ABBAAABABBBBBB	ABBAAABBCBBB
<i>Ducula pinon</i>	ABBAAABABBBBBBA	ABBAAABBCBBA
<i>Ducula bicolor</i>	ABBAAABAABB	ABBAAABAA
<i>Ducula spilorrhoa</i>	ABBAAABAABA	ABBAAABAC
<i>Ducula luctuosa</i>	ABBAAABAAA	ABBAAABAB
<i>Lopholaimus antarcticus</i>	ABBACBB	ABBCCBB
<i>Hemiphaga novaeseelandiae</i>	ABBACBA	ABBCCBA
<i>Cryptophaps poecilorrhoa</i>	ABBACAB	ABBCCAB
<i>Gymnophaps albertisii</i>	ABBACAAC	ABBCCAAC
<i>Gymnophaps mada</i>	ABBACAAB	ABBCCAAB
<i>Gymnophaps solomonensis</i>	ABBACAAA	ABBCCAAA

Apéndice 3.4. Pares de especies utilizados en la comparación del plumaje entre especies simpátricas y alopátricas. Los valores entre paréntesis indican las diferencias de coloración con la especie de referencia.

Especie de referencia	Especie simpátrica	Especie alopátrica
<i>Leptotila jamaicensis</i>	<i>L. verreauxi</i> (2)	<i>L. megalura</i> (4)
<i>Geotrygon albifacies</i>	<i>G. chiriquensis</i> (4)	<i>G. linearis</i> (6)
<i>Geotrygon caniceps</i>	<i>G. chrysis</i> (8)	<i>G. mystacea</i> (8)
<i>Zenaida asiatica</i>	<i>Z. macroura</i> (4)	<i>Z. graysoni</i> (8)
<i>Zenaida auriculata</i>	<i>Z. meloda</i> (6)	<i>Z. asiatica</i> (4)
<i>Zenaida aurita</i>	<i>Z. asiatica</i> (4)	<i>Z. meloda</i> (6)
<i>Phaps histrionica</i>	<i>P. chalcoptera</i> (8)	<i>P. elegans</i> (7)
<i>Columbina buckleyi</i>	<i>C. cruziana</i> (4)	<i>C. picui</i> (5)
<i>Columbina picui</i>	<i>C. talpacoti</i> (4)	<i>C. buckleyi</i> (3)
<i>Columbina picui</i>	<i>Scardafella squammata</i> (5)	<i>Scardafella inca</i> (4)
<i>Columba pulchricollis</i>	<i>C. punicea</i> (8)	<i>C. argentina</i> (7)
<i>Columba palumbus</i>	<i>C. oenas</i> (4)	<i>C. evermanni</i> (4)
<i>Streptopelia bitorquata</i>	<i>S. chinensis</i> (2)	<i>S. senegalensis</i> (6)
<i>Streptopelia capicola</i>	<i>S. senegalensis</i> (7)	<i>S. chinensis</i> (4)
<i>Streptopelia decipiens</i>	<i>S. roseogrisea</i> (3)	<i>S. decaocto</i> (3)
<i>Streptopelia roseogrisea</i>	<i>S. vinacea</i> (2)	<i>S. capicola</i> (4)
<i>Turtur tympanistria</i>	<i>T. chalcospilos</i> (5)	<i>T. abyssinicus</i> (5)
<i>Gallinolumba jobiensis</i>	<i>G. sanctaecrucis</i> (4)	<i>G. stairi</i> (5)
<i>Ducula luctuosa</i>	<i>D. bicolor</i> (0)	<i>D. spilorrhoea</i> (0)
<i>Ducula radiata</i>	<i>D. forsteni</i> (3)	<i>D. poliocephala</i> (5)
<i>Ducula mullerii</i>	<i>D. pinon</i> (7)	<i>D. melanochroa</i> (7)
<i>Ducula perspicillata</i>	<i>D. aenea</i> (5)	<i>D. concinna</i> (5)
<i>Ducula chalconota</i>	<i>D. rufigaster</i> (3)	<i>D. basilica</i> (0)
<i>Ducula finschii</i>	<i>D. rubricera</i> (2)	<i>D. myristicivora</i> (6)
<i>Treron sphenura</i>	<i>T. sieboldii</i> (2)	<i>T. formosae</i> (4)
<i>Treron seimundi</i>	<i>T. apicauda</i> (2)	<i>T. oxyura</i> (3)
<i>Treron curvirostra</i>	<i>T. pompadora</i> (2)	<i>T. teysmanni</i> (3)
<i>Treron fulvicollis</i>	<i>T. vernans</i> (8)	<i>T. bicincta</i> (8)
<i>Treron waalia</i>	<i>T. calva</i> (6)	<i>T. australis</i> (7)
<i>Treron calva</i>	<i>T. waalia</i> (6)	<i>T. phoenicoptera</i> (7)
<i>Ptilinopus dohertyi</i>	<i>P. cincta</i> (3)	<i>P. alligator</i> (6)
<i>Ptilinopus merrilli</i>	<i>P. occipitalis</i> (7)	<i>P. fischeri</i> (8)
<i>Ptilinopus fischeri</i>	<i>P. subgularis</i> (5)	<i>P. leclancheri</i> (7)
<i>Ptilinopus occipitalis</i>	<i>P. leclancheri</i> (6)	<i>P. subgularis</i> (6)
<i>Ptilinopus melanospila</i>	<i>P. granulifrons</i> (7)	<i>P. hyogaster</i> (6)
<i>Ptilinopus nanus</i>	<i>P. iozonus</i> (3)	<i>P. inolitius</i> (6)
<i>Ptilinopus eugeniae</i>	<i>P. solomonensis</i> (8)	<i>P. rivoli</i> (8)

Apéndice 3.5. Pares de taxa hermanos terminales con diferencias de dicromatismo, para los que se estudió la correlación entre las variables de interés. Para taxa con más de una especie, se calcularon los valores medios de cada variable.

Taxa dicromáticos	Taxa no dicromáticos
<i>Geotrygon versicolor</i>	<i>G. caniceps</i>
<i>Geotrygon violacea</i>	<i>G. mystacea</i> - <i>G. chrysia</i>
<i>Zenaida macroura</i>	<i>Z. graysoni</i>
<i>Columbina talpacoti</i>	<i>C. buckleyi</i>
<i>Columbina passerina</i> - <i>C. minuta</i>	<i>Scardafella inca</i> - <i>S. squammata</i>
<i>Columba hodgsonii</i>	<i>C. sjoestedti</i> - <i>C. thomensis</i> - <i>C. arquatrix</i>
<i>Columba punicea</i>	<i>C. argentina</i>
<i>Columba speciosa</i>	<i>C. leucocephala</i> - <i>C. squamosa</i>
<i>Columba delegorguei</i> - <i>C. iriditorques</i>	<i>C. malherbii</i>
<i>Macropygia nigrostris</i>	<i>M. mackinlayi</i> - <i>M. ruficeps</i>
<i>Macropygia tenuirostris</i> - <i>M. phasianella</i> - <i>M. amboiensis</i> - <i>M. emiliana</i>	<i>M. magna</i> - <i>M. rufipennis</i>
<i>Gallinolumba erythroptera</i> - <i>G. xanthonaura</i>	<i>G. kubaryi</i> - <i>G. jobiensis</i>
<i>Treron teysmanni</i> - <i>T. griseicauda</i> - <i>T. pompadora</i> - <i>T. curvirostra</i>	<i>T. florens</i> - <i>T. psittacea</i>
<i>Treron oxyura</i> - <i>T. seimundii</i>	<i>T. apicauda</i>
<i>Treron sieboldii</i> - <i>T. sphenura</i>	<i>T. formosae</i>
<i>Ducula carola</i>	<i>D. radiata</i> - <i>D. mindorensis</i> - <i>D. poliocephala</i> - <i>D. forsteni</i>
<i>Ptilinopus leclancheri</i>	<i>P. subularis</i>
<i>Ptilinopus monacha</i>	<i>P. coronulatus</i> - <i>P. pulchellus</i>
<i>Ptilinopus pelewensis</i>	<i>P. porphyraceus</i>
<i>Ptilinopus tannensis</i>	<i>P. ornatus</i> - <i>P. perlatus</i>
<i>Ptilinopus rivoli</i> - <i>P. solomonensis</i>	<i>P. eugeniae</i> - <i>P. viridis</i>
<i>Ptilinopus melanospila</i>	<i>P. iozonus</i> - <i>P. insolitus</i> - <i>P. hyogaster</i> - <i>P. granulifrons</i>
<i>Turtur tympanistris</i>	<i>T. brehmeri</i> - <i>T. abyssinicus</i> - <i>T. chalcospilos</i> - <i>T. afer</i>
<i>Phaps chalcoptera</i> - <i>P. elegans</i> - <i>P. histrionica</i>	<i>Geophaps scripta</i> - <i>G. smithii</i> - <i>G. plumifera</i> - <i>Ocyphaps lophotes</i> - <i>Petrophassa albipennis</i> - <i>P. rufipennis</i>
<i>Streptopelia tranquebarica</i>	<i>S. bitorquata</i> - <i>S. orientalis</i> - <i>S. turtur</i> - <i>S. hypophyrra</i> - <i>S. lugens</i>

Apéndice 4.1. Nombres científicos de las 304 especies incluidas en el análisis, y sus estados para los caracteres de estudio (atenuación de la décima primaria, hábitat, producción de sonidos mecánicos). Presencia de atenuación; hábitat cerrados; producción de sonidos mecánicos = 1. Ausencia de atenuación; hábitat abiertos; ausencia de sonidos mecánicos = 0. Datos faltantes se indican con "?".

Leptotila verreauxi (1, 0, 0); *L. megalura* (1, 1, 0); *L. ochraceiventris* (1, 1, 0); *L. conoveri* (1, 1, 0); *L. cassini* (1, 1, 0); *L. rufaxilla* (1, 1, 0); *L. wellsii* (1, 1, 0); *L. plumbeiceps* (1, 1, 0); *L. pallida* (1, 1, 0); *L. jamaicensis* (1, 0, 0); *Geotrygon costaricensis* (0, 1, 0); *G. lawrencii* (0, 1, 0); *G. goldmani* (0, 1, 0); *G. saphirina* (1, 1, 0); *G. versicolor* (0, 1, 0); *G. veraguensis* (0, 1, 1); *G. frenata* (0, 1, 0); *G. chrysis* (0, 1, 0); *G. mystacea* (0, 1, 0); *G. violacea* (0, 1, 0); *G. montana* (0, 1, 0); *G. linearis* (0, 1, 0); *G. albifacies* (0, 1, 0); *G. chiriquensis* (0, 1, 1); *G. caniceps* (0, 1, 0); *Starnoenas cyanocephala* (0, 1, 0); *Zenaida aurita* (0, 0, 0); *Z. galapagoensis* (0, 0, 0); *Z. graysoni* (0, 0, 0); *Z. macroura* (0, 0, 1); *Z. auriculata* (0, 0, 0); *Z. asiatica* (0, 0, 0); *Z. meloda* (0, 0, 0); *Metriopelia melanoptera* (0, 0, 1); *M. ceciliae* (0, 0, 1); *M. morenoi* (0, 0, 1); *M. aymara* (0, 0, 1); *Uropelia campestris* (0, 0, 0); *Scardafella inca* (0, 0, 1); *S. squammata* (0, 0, 1); *Claravis mondetoura* (1, 1, 0); *C. godefrida* (1, 1, 0); *C. pretiosa* (1, 1, 0); *Columbina cyanopsis* (1, 0, 0); *C. passerina* (0, 0, 0); *C. minuta* (0, 0, 0); *C. picui* (0, 0, 0); *C. cruziana* (0, 0, 0); *C. buckleyi* (0, 0, 0); *C. talpacoti* (0, 0, 0); *Columba livia* (0, 0, 0); *C. rupestris* (0, 0, 0); *C. leuconota* (0, 0, 0); *C. guinea* (0, 0, 0); *C. albitorques* (0, 0, 0); *C. oenas* (0, 0, 0); *C. evermanni* (0, 0, 0); *C. oliviae* (0, 0, 0); *C. palumbus* (0, 1, 0); *C. trocaz* (0, 1, 0); *C. bollii* (0, 1, 0); *C. uncinata* (0, 1, 0); *C. junoniae* (0, 1, 0); *C. arquatrix* (0, 1, 0); *C. sjostedti* (0, 1, 0); *C. thomensis* (0, 1, 0); *C. pollenii* (0, 1, 0); *C. hodgsonii* (0, 1, 0); *C. albinucha* (0, 1, 0); *C. pulchricollis* (0, 1, 0); *C. elphinstonii* (0, 1, 0); *C. torringtoni* (0, 1, 0); *C. punicea* (0, 1, 0); *C. argentina* (0, 1, 0); *C. palumboides* (0, 1, 0); *C. janthina* (0, 1, 0); *C. vitiensis* (0, 1, 0); *C. leucomela* (0, 1, 0); *C. pallidiceps* (0, 1, 0); *C. leucocephala* (0, 1, 0); *C. squamosa* (0, 1, 0); *C. speciosa* (0, 1, 0); *C. picazuro* (0, 0, 0); *C. corensis* (0, 0, 0); *C. maculosa* (0, 0, 0); *C. fasciata* (0, 1, 0); *C. araucana* (0, 1, 0); *C. caribaea* (0, 1, 0); *C. cayennensis* (0, 0, 0); *C. flavirostris* (0, 0, 0); *C. inornata* (0, 0, 0); *C. oenops* (0, 0, 0); *C. plumbea* (0, 1, 0); *C. subvinacea* (0, 1, 0); *C. nigrirostris* (0, 1, 0); *C. goodsoni* (0, 1, 0); *C. delegorguei* (0, 1, 0); *C. iriditorques* (0, 1, 0); *C. malherbii* (0, 1, 0); *C. jouyi* (? , ? , ?); *C. larvata* (0, 1, 0); *Nesoenas mayeri* (0, 1, 1); *Streptopelia turtur* (0, 0, 0); *S. lugens* (0, 1, 0); *S. hypopyrrha* (0, 1, 0); *S. orientalis* (0, 1, 0); *S. bitorquata* (0, 0, 0); *S. decaocto* (0, 0, 0); *S. roseo-grisea* (0, 0, 0); *S. reichenowi* (0, 0, 0); *S. decipiens* (0, 0, 0); *S. semitorquata* (0, 1, 0); *S. capicola* (0, 0, 0); *S. vinacea* (0, 0, 0); *S. tranquebarica* (0, 0, 0); *S. picturata* (0, 1, 0); *S. chinensis* (0, 0, 0); *S. senegalensis* (0, 0, 0); *Macropygia magna* (0, 1, 0); *M. tenuirostris* (0, 1, 0); *M. unchall* (0, 1, 0); *M. amboinensis* (0, 1, 0); *M. phasianella* (0, 1, 0); *M. rufipennis* (0, 1, 0); *M. nigrirostris* (0, 1, 0); *M. mackinlayi* (0, 1, 0); *M. ruficeps* (0, 1, 0); *Reinwardtoena reinwardtii* (0, 1, 0); *R. browni* (0, 1, 0); *R. crassirostris* (0, 1, 0); *Turacoena manadensis* (0, 0, 0); *T. modesta* (0, 0, 0); *Turtur chalcospilos* (0, 0, 0); *T. abyssinicus* (0, 0, 0); *T. afer* (0, 1, 0); *T. tympanistris* (1, 1, 0); *T. brehmeri* (0, 1, 0); *Oena capensis* (0, 0, 0); *Chalcophaps indica* (0, 1, 0); *C. stephani* (0, 1, 0); *Henicophaps foersteri* (0, 1, 0); *H. albifrons* (0, 1, 0); *Phaps chalcoptera* (0, 0, 0); *P. elegans* (0, 0, 0); *P. histrionica* (0, 0, 1); *Ocyphaps lophotes* (0, 0, 1); *Geophaps plumifera* (0, 0, 1); *G. scripta* (0, 0, 0); *G. smithii* (0, 0, 0); *Petrophassa rufipennis* (0, 0, 0); *P. albipennis* (0, 0, 0); *Geopelia cuneata* (1, 0, 0); *G. striata* (1, 0, 0); *G. humeralis* (1, 0, 0); *G. mauguei* (1, 0, 0); *G. placida* (1, 0, 0); *Leucosarcia melanoleuca* (0, 1, 0); *Caloenas nicobarica* (0, 1, 1); *Gallinula luzonica* (0, 1, 0); *G. criniger* (0, 1, 0); *G. platanae* (0, 1, 0); *G. keayi* (0, 1, 0); *G.*

menagei (0, 1, 0); *G. rufigula* (0, 1, 0); *G. tristigmata* (0, 1, 0); *G. jobiensis* (0, 1, 0); *G. kubaryi* (0, 1, 0); *G. erythroptera* (0, 1, 0); *G. xanthonura* (0, 1, 0); *G. stairi* (0, 1, 1); *G. sanctaerucis* (0, 1, 0); *G. salamonis* (0, 1, 0); *G. rubescens* (0, 1, 0); *G. beccarii* (0, 1, 0); *G. canifrons* (0, 1, 0); *G. hoedtii* (1, 1, 0); *Trugon terrestris* (0, 1, 0); *Microgoura meeki* (0, 0, 0); *Otidiphaps nobilis* (0, 1, 0); *Goura cristata* (0, 1, 0); *G. scheepmakeri* (0, 1, 0); *G. victoria* (0, 1, 1); *Didunculus strigirostris* (0, 1, 0); *Phapitreron leucotis* (0, 1, 0); *P. amethystina* (0, 1, 0); *P. cinereiceps* (0, 1, 0); *Treron fulvicollis* (0, 1, 0); *T. olax* (0, 1, 0); *T. vernans* (0, 1, 0); *T. bicincta* (0, 1, 0); *T. pompadora* (0, 1, 0); *T. curvirostra* (0, 1, 0); *T. griseicauda* (0, 0, 0); *T. teysmannii* (0, 1, 0); *T. floris* (0, 1, 0); *T. psittacea* (0, 1, 0); *T. capellei* (0, 1, 0); *T. phoenicoptera* (0, 0, 0); *T. waalia* (0, 0, 0); *T. australis* (0, 0, 0); *T. calva* (0, 0, 0); *T. pembraensis* (0, 1, 0); *T. sanctithomae* (0, 1, 0); *T. apicauda* (0, 1, 1); *T. oxyura* (0, 1, 0); *T. seimundi* (0, 1, 0); *Teron sphenura* (0, 1, 1); *T. sieboldii* (0, 1, 0); *T. formosae* (0, 1, 0); *Ptilinopus cinctus* (1, 1, 0); *P. alligator* (1, 1, 1); *P. dohertyi* (0, 1, 0); *P. porphyreus* (1, 1, 0); *P. marcheii* (0, 1, 0); *P. merrilli* (0, 1, 0); *P. fischeri* (1, 1, 0); *P. occipitalis* (1, 1, 0); *P. jambu* (1, 1, 0); *P. bernsteinii* (0, 1, 0); *P. magnificus* (0, 1, 0); *P. leclancheri* (1, 1, 0); *P. subgularis* (1, 1, 0); *P. victor* (0, 1, 1); *P. luteovirens* (0, 1, 1); *P. layardi* (0, 1, 1); *P. pulchellus* (1, 1, 0); *P. coronulatus* (1, 1, 0); *P. monacha* (1, 1, 0); *P. eugeniae* (? , 1, 0); *P. porphyraceus* (1, 1, 0); *P. pelewensis* (1, 1, 0); *P. greyii* (1, 1, 0); *P. richardsii* (1, 1, 0); *P. perousii* (1, 1, 0); *P. rarotongensis* (1, 1, 0); *P. roseicapilla* (1, 1, 0); *P. regina* (1, 1, 1); *P. purpuratus* (1, 1, 1); *P. huttoni* (1, 1, 0); *P. dupetithouarsii* (1, 1, 1); *P. mercierii* (1, 1, 0); *P. insularis* (1, 1, 0); *P. ornatus* (0, 1, 0); *P. perlatus* (0, 1, 0); *P. tannensis* (0, 1, 0); *P. aurantiifrons* (1, 1, 0); *P. wallacii* (0, 1, 0); *P. superbus* (1, 1, 1); *P. rivoli* (0, 1, 0); *P. solomonensis* (0, 1, 0); *P. viridis* (? , 1, 0); *P. melanospila* (1, 1, 1); *P. nanus* (1, 1, 0); *P. granulifrons* (0, 1, 0); *P. hyogaster* (0, 1, 0); *P. insolitus* (1, 1, 0); *P. iozonus* (1, 1, 0); *Drepanoptila holosericea* (0, 1, 1); *Alectroenas madagascariensis* (0, 1, 0); *A. sganzzini* (0, 1, 0); *A. nitidissima* (0, 1, 0); *A. pulcherrima* (0, 1, 0); *Ducula poliocephala* (1, 1, 0); *D. forsteni* (0, 1, 0); *D. radiata* (0, 1, 0); *D. mindorensis* (0, 1, 0); *D. carola* (1, 1, 0); *D. zoeae* (1, 1, 0); *D. badia* (0, 1, 0); *D. lacernulata* (0, 1, 0); *D. cineracea* (0, 1, 0); *D. rubricera* (0, 1, 0); *D. myristicivora* (0, 1, 0); *D. pacifica* (0, 1, 0); *D. aurorae* (0, 1, 0); *D. oceanica* (0, 1, 0); *D. galeata* (0, 1, 0); *D. rufigaster* (0, 1, 0); *D. basilica* (0, 1, 0); *D. finschii* (0, 1, 0); *D. chalconota* (0, 1, 0); *D. aenea* (0, 1, 0); *D. perspicillata* (0, 1, 0); *D. concinna* (0, 1, 0); *D. pistrinaria* (0, 1, 0); *D. whartoni* (0, 1, 0); *D. rosacea* (0, 1, 0); *D. pickeringii* (0, 1, 0); *D. latrans* (0, 1, 0); *D. brenchleyi* (0, 1, 0); *D. bakeri* (0, 1, 0); *D. goliath* (0, 1, 0); *D. mullerii* (1, 1, 0); *D. melanochoa* (0, 1, 0); *D. pinon* (0, 1, 0); *D. bicolor* (0, 1, 0); *D. spilorrhoea* (0, 1, 0); *D. luctuosa* (0, 0, 0); *Lopholaimus antarcticus* (0, 1, 0); *Hemiphaga novaeseelandiae* (0, 1, 0); *Cryptophaps poecilorrhoea* (0, 1, 0); *Gymnophaps albertisii* (0, 1, 0); *G. mada* (0, 1, 0); *G. solomonensis* (0, 1, 0).

Apéndice 6.1. Categorización del ambiente utilizada para los estudios de correlación: ambientes totalmente abiertos (1), ambientes abiertos con árboles dispersos (2), ambientes levemente arbolados (3), ambientes densamente arbolados y bosques perennes (4), y selvas (5).

Especie	Ambiente	Especie	Ambiente
<i>Columbina minuta</i>	2	<i>Geotrygon costaricensis</i>	5
<i>Columbina picui</i>	3	<i>Geotrygon mystacea</i>	4
<i>Columbina talpacoti</i>	4	<i>Geotrygon albifacies</i>	4
<i>Columbina passerina</i>	3	<i>Geotrygon chiriquensis</i>	4
<i>Columbina buckleyi</i>	3	<i>Geotrygon saphirina</i>	5
<i>Columbina cruziana</i>	3	<i>Geotrygon versicolor</i>	5
<i>Columbina cyanopsis</i>	3	<i>Geotrygon violacea</i>	4
<i>Claravis pretiosa</i>	4	<i>Geotrygon veraguensis</i>	5
<i>Claravis mondetoura</i>	4	<i>Starnoenas cyanocephala</i>	4
<i>Claravis godefrida</i>	4	<i>Zenaida asiatica</i>	3
<i>Scardafella inca</i>	3	<i>Zenaida meloda</i>	2
<i>Scardafella squammata</i>	3	<i>Zenaida aurita</i>	3
<i>Metriopelia melanoptera</i>	2	<i>Zenaida auriculata</i>	2
<i>Metriopelia aymara</i>	2	<i>Zenaida macroura</i>	2
<i>Metriopelia morenoi</i>	1	<i>Zenaida graysoni</i>	1
<i>Metriopelia ceciliae</i>	1	<i>Zenaida galapagoensis</i>	2
<i>Uropelia campestris</i>	3	<i>Columba araucana</i>	4
<i>Leptotila verreauxi</i>	3	<i>Columba caribaea</i>	5
<i>Leptotila cassini</i>	4	<i>Columba cayennensis</i>	3
<i>Leptotila megalura</i>	4	<i>Columba corensis</i>	1
<i>Leptotila pallida</i>	4	<i>Columba fasciata</i>	3
<i>Leptotila ochraceiventris</i>	5	<i>Columba flavirostris</i>	4
<i>Leptotila plumbeiceps</i>	5	<i>Columba goodsoni</i>	5
<i>Leptotila jamaicensis</i>	3	<i>Columba inornata</i>	3
<i>Leptotila rufaxilla</i>	4	<i>Columba leucocephala</i>	5
<i>Leptotila wellsi</i>	3	<i>Columba maculosa</i>	3
<i>Leptotila conoveri</i>	4	<i>Columba nigrirostris</i>	4
<i>Geotrygon frenata</i>	5	<i>Columba picazuro</i>	3
<i>Geotrygon montana</i>	4	<i>Columba plumbea</i>	5
<i>Geotrygon chrysis</i>	3	<i>Columba speciosa</i>	4
<i>Geotrygon lawrencii</i>	5	<i>Columba squamosa</i>	5
<i>Geotrygon caniceps</i>	5	<i>Columba subvinacea</i>	4
<i>Geotrygon goldmani</i>	5	<i>Columba oenops</i>	4
<i>Geotrygon linearis</i>	5		

Apéndice 7.2. Matrices de distancias genéticas utilizadas para los estudios de correlación filogenética.

a) Palomas medianas

1 G. chiquensis	0	0.10363	0.05706	0.03304	0.09635	0.05613	0.12159	0.12722	0.16016	0.13178	0.12899	0.13475	0.13180	0.13849	0.13101	0.12725	0.13474	0.12071	0.12568
2 G. costancensis	0.10363	0	0.09886	0.09780	0.06289	0.09293	0.12401	0.13262	0.15934	0.13381	0.12547	0.12402	0.13256	0.12499	0.13165	0.12497	0.12983	0.12780	0.11801
3 G. frenata	0.05706	0.09886	0	0.06417	0.08793	0.06080	0.10693	0.12067	0.16540	0.12616	0.12690	0.12632	0.12499	0.12820	0.12446	0.12070	0.12071	0.11603	0.12195
4 G. goldmani	0.03304	0.09780	0.06417	0	0.09903	0.06225	0.11427	0.12446	0.16183	0.13055	0.12510	0.12926	0.12602	0.13205	0.12161	0.12270	0.12731	0.11505	0.12190
5 G. lawrencii	0.09635	0.06289	0.08793	0.09903	0	0.08326	0.11425	0.12722	0.16021	0.12518	0.11623	0.11694	0.12686	0.12069	0.11695	0.11693	0.11133	0.11881	0.11717
6 G. albifacies	0.05613	0.09293	0.06080	0.06225	0.08326	0	0.0514	0.12254	0.15248	0.12229	0.12319	0.12913	0.13071	0.13100	0.12071	0.12257	0.12726	0.11442	0.11717
7 G. montana	0.12159	0.12401	0.10693	0.11427	0.11405	0.10514	0	0.11501	0.14514	0.07946	0.11624	0.10961	0.12159	0.12069	0.11386	0.10771	0.10849	0.10780	0.11624
8 G. saphirina	0.12722	0.13262	0.12067	0.12446	0.12722	0.12254	0.11501	0.14752	0	0.17167	0.12797	0.12600	0.13000	0.13780	0.12230	0.13000	0.12814	0.13284	0.12370
9 G. versicolor	0.16016	0.15934	0.16540	0.16183	0.16021	0.15248	0.14514	0.14752	0	0.17167	0.12797	0.12600	0.13000	0.13780	0.12230	0.13000	0.12814	0.13284	0.12370
10 G. violacea	0.13178	0.13381	0.12616	0.13055	0.12518	0.12229	0.07946	0.12722	0.16016	0.13178	0.12899	0.13475	0.13180	0.13849	0.13101	0.12725	0.13474	0.12071	0.12568
11 G. veraguensis	0.12699	0.12547	0.12690	0.12510	0.11623	0.12319	0.11624	0.10660	0.16281	0.12600	0	0.11179	0.10663	0.08270	0.08270	0.04860	0.04860	0.04673	0.08054
12 L. cassini	0.13475	0.12402	0.12632	0.12926	0.11694	0.12913	0.10961	0.11975	0.17231	0.13000	0.11179	0	0.08270	0.08270	0.04860	0.04860	0.04673	0.08054	0.08054
13 L. jamaicensis	0.13180	0.13256	0.12499	0.12602	0.12686	0.13071	0.12159	0.12319	0.15842	0.13475	0.10663	0.08270	0.08270	0.04860	0.04860	0.04673	0.08054	0.08054	0.08054
14 L. megalura	0.13849	0.12499	0.12920	0.13205	0.12069	0.13100	0.10682	0.12069	0.16948	0.13475	0.10663	0.08270	0.08270	0.04860	0.04860	0.04673	0.08054	0.08054	0.08054
15 L. ochraceiventris	0.13101	0.13165	0.12446	0.12161	0.11695	0.12071	0.11386	0.11882	0.16214	0.12230	0.11332	0.05320	0.07684	0.04953	0	0.05701	0.04953	0.05607	0.07960
16 L. pallida	0.12725	0.12497	0.12070	0.12270	0.11693	0.12257	0.10771	0.12162	0.17011	0.13000	0.11159	0.04200	0.08379	0.04860	0.05701	0	0.04579	0.02804	0.08990
17 L. plumbeiticeps	0.13474	0.12983	0.12071	0.12731	0.11133	0.12726	0.10849	0.12443	0.17051	0.12814	0.11330	0.03730	0.08271	0.05234	0.04953	0.04579	0	0.04860	0.09176
18 L. rufaxilla	0.12071	0.12780	0.11603	0.11505	0.11881	0.12351	0.10780	0.12350	0.16936	0.13284	0.11330	0.04670	0.08179	0.04673	0.05607	0.02804	0.04860	0	0.08617
19 L. verreauxi	0.12568	0.11801	0.12195	0.11290	0.11717	0.11442	0.11624	0.11729	0.15856	0.12370	0.10170	0.09170	0.07301	0.08054	0.07960	0.08990	0.09176	0.08617	0

b) Palomas terrestres

1 C. minuta	0.0000	0.0513	0.0990	0.1036	0.0147	0.1315	0.1232	0.1324	0.0787	0.0839	0.1694	0.1757	0.1650	0.1553	0.1616	0.1697	0.1600	0.1564	0.1640	0.1508	0.1659	0.1526	0.1542
2 C. passerina	0.0513	0.0000	0.0976	0.1156	0.0518	0.1222	0.1198	0.1335	0.0742	0.0766	0.1701	0.1646	0.1557	0.1559	0.1678	0.1589	0.1558	0.1413	0.1605	0.1545	0.1643	0.1483	0.1428
3 C. picui	0.0990	0.0976	0.0000	0.0955	0.1030	0.1301	0.1172	0.1231	0.0968	0.0924	0.1619	0.1669	0.1670	0.1491	0.1588	0.1516	0.1717	0.1583	0.1807	0.1635	0.1681	0.1618	0.1596
4 C. cruziana	0.1036	0.1156	0.0955	0.0000	0.1011	0.1365	0.1263	0.1255	0.1167	0.1132	0.1610	0.1567	0.1544	0.1483	0.1568	0.1483	0.1597	0.1493	0.1662	0.1519	0.1699	0.1446	0.1436
5 C. talpacoti	0.0147	0.0518	0.1030	0.1011	0.0000	0.1348	0.1254	0.1335	0.0836	0.0824	0.1683	0.1687	0.1627	0.1554	0.1628	0.1723	0.1649	0.1459	0.1665	0.1567	0.1721	0.1573	0.1530
6 C. pretiosa	0.1315	0.1222	0.1301	0.1365	0.1348	0.0000	0.1207	0.1401	0.1369	0.1335	0.1626	0.1688	0.1595	0.1533	0.1572	0.1582	0.1688	0.1605	0.1658	0.1680	0.1691	0.1615	0.1618
7 M. morenoi	0.1232	0.1198	0.1172	0.1255	0.1335	0.1401	0.0385	0.0000	0.1152	0.1141	0.1588	0.1597	0.1563	0.1469	0.1549	0.1539	0.1583	0.1383	0.1659	0.1491	0.1572	0.1394	0.1384
8 M. ceciliae	0.1324	0.1335	0.1231	0.1263	0.1348	0.0000	0.1207	0.1401	0.1310	0.0000	0.0274	0.1714	0.1682	0.1600	0.1469	0.1672	0.1647	0.1406	0.1681	0.1524	0.1687	0.1530	0.1445
9 S. squamula	0.0787	0.0742	0.0968	0.1167	0.0836	0.1369	0.1152	0.1310	0.0000	0.0274	0.1714	0.1682	0.1600	0.1469	0.1672	0.1647	0.1616	0.1406	0.1681	0.1524	0.1687	0.1530	0.1445
10 S. linca	0.0839	0.0766	0.0924	0.1132	0.0824	0.1335	0.1141	0.1276	0.0000	0.0274	0.1714	0.1682	0.1600	0.1469	0.1672	0.1647	0.1616	0.1406	0.1681	0.1524	0.1687	0.1530	0.1445

c) Palomas americanas

1 C. minuta	0.0000	0.0513	0.0990	0.1036	0.0147	0.1315	0.1232	0.1324	0.0787	0.0839	0.1694	0.1757	0.1650	0.1553	0.1616	0.1697	0.1600	0.1564	0.1640	0.1508	0.1659	0.1526	0.1542	
2 C. passerina	0.0513	0.0000	0.0976	0.1156	0.0518	0.1222	0.1198	0.1335	0.0742	0.0766	0.1701	0.1646	0.1557	0.1559	0.1678	0.1589	0.1558	0.1413	0.1605	0.1545	0.1643	0.1483	0.1428	
3 C. picui	0.0990	0.0976	0.0000	0.0955	0.1030	0.1301	0.1172	0.1231	0.0968	0.0924	0.1619	0.1669	0.1670	0.1491	0.1588	0.1516	0.1717	0.1583	0.1807	0.1635	0.1681	0.1618	0.1596	
4 C. cruziana	0.1036	0.1156	0.0955	0.0000	0.1011	0.1365	0.1263	0.1255	0.1167	0.1132	0.1610	0.1567	0.1544	0.1483	0.1568	0.1483	0.1597	0.1493	0.1662	0.1519	0.1699	0.1446	0.1436	
5 C. talpacoti	0.0147	0.0518	0.1030	0.1011	0.0000	0.1348	0.1254	0.1335	0.0836	0.0824	0.1683	0.1687	0.1627	0.1554	0.1628	0.1723	0.1649	0.1459	0.1665	0.1567	0.1721	0.1573	0.1530	
6 C. pretiosa	0.1315	0.1222	0.1301	0.1365	0.1348	0.0000	0.1207	0.1401	0.1369	0.1335	0.1626	0.1688	0.1595	0.1533	0.1572	0.1582	0.1688	0.1605	0.1658	0.1680	0.1691	0.1615	0.1618	
7 M. morenoi	0.1232	0.1198	0.1172	0.1255	0.1335	0.1401	0.0385	0.0000	0.1152	0.1141	0.1588	0.1597	0.1563	0.1469	0.1549	0.1539	0.1583	0.1383	0.1659	0.1491	0.1572	0.1394	0.1384	
8 M. ceciliae	0.1324	0.1335	0.1231	0.1263	0.1348	0.0000	0.1207	0.1401	0.1310	0.0000	0.0274	0.1714	0.1682	0.1600	0.1469	0.1672	0.1647	0.1406	0.1681	0.1524	0.1687	0.1530	0.1445	
9 S. squamula	0.0787	0.0742	0.0968	0.1167	0.0836	0.1369	0.1152	0.1310	0.0000	0.0274	0.1714	0.1682	0.1600	0.1469	0.1672	0.1647	0.1616	0.1406	0.1681	0.1524	0.1687	0.1530	0.1445	
10 S. linca	0.0839	0.0766	0.0924	0.1132	0.0824	0.1335	0.1141	0.1276	0.0000	0.0274	0.1714	0.1682	0.1600	0.1469	0.1672	0.1647	0.1616	0.1406	0.1681	0.1524	0.1687	0.1530	0.1445	
11 C. subvincta	0.1694	0.1701	0.1619	0.1610	0.1683	0.1626	0.1568	0.1748	0.1714	0.1679	0.0000	0.0807	0.0938	0.0777	0.0618	0.0734	0.1487	0.1244	0.1515	0.1372	0.1499	0.1360	0.1290	
12 C. oenops	0.1757	0.1646	0.1669	0.1567	0.1687	0.1688	0.1597	0.1751	0.1662	0.1694	0.0807	0.0886	0.0000	0.0930	0.0941	0.0843	0.1454	0.1278	0.1470	0.1385	0.1489	0.1452	0.1279	
13 C. fasciata	0.1650	0.1557	0.1670	0.1544	0.1627	0.1595	0.1563	0.1624	0.1662	0.1694	0.0807	0.0886	0.0000	0.0930	0.0941	0.0843	0.1454	0.1278	0.1470	0.1385	0.1489	0.1452	0.1279	
14 C. speciosa	0.1553	0.1559	0.1491	0.1483	0.1554	0.1533	0.1469	0.1647	0.1679	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	
15 C. plumbea	0.1616	0.1678	0.1588	0.1568	0.1628	0.1572	0.1549	0.1729	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	0.1672	
16 C. leucocephala	0.1697	0.1589	0.1516	0.1483	0.1723	0.1582	0.1539	0.1706	0.1647	0.1623	0.0734	0.0850	0.0843	0.0599	0.0745	0.0000	0.1442	0.1290	0.1493	0.1350	0.1431	0.1361	0.1325	
17 Z. macroura	0.1600	0.1558	0.1717	0.1597	0.1459	0.1688	0.1583	0.1621	0.1616	0.1502	0.0618	0.0746	0.0941	0.0810	0.0000	0.0745	0.1457	0.1442	0.1166	0.1009	0.0487	0.0714	0.0516	0.1068
18 Z. meloda	0.1564	0.1413	0.1583	0.1493	0.1459	0.1605	0.1383	0.1524	0.1406	0.1408	0.1244	0.1300	0.1278	0.1233	0.1203	0.1290	0.1166	0.0000	0.1203	0.1124	0.1242</			