

Grao en Bioloxía

Memoria do Traballo de Fin de Grao

Estudio sobre las variantes fenotípicas de la paloma *Columba livia* (Gmelin, 1789)

Estudo sobre as variantes fenotípicas da pomba *Columba livia* (Gmelin, 1789)

Study of phenotypic variants of pigeons *Columba livia* (Gmelin, 1789)



Pablo Carbia Rodríguez

Febrero, 2022

TRABAJO FIN DE GRADO

D. Andrés Martínez Lage y D^a. Graciela Estévez Pérez autorizan la presentación del Trabajo de Fin de Grado “Estudio sobre las variantes fenotípicas de la paloma *Columba livia* (Gmelin, 1789)”, presentado por Pablo Carbia Rodríguez para su defensa ante el tribunal calificador.

Fdo: Andrés Martínez Lage

Fdo: Graciela Estévez Pérez

ÍNDICE

Abstract	4
Key Words.....	4
1. Introducción	
1.1 Descripción de la especie.....	5
1.2 Genética de <i>Columba livia</i> (Gmelin, 1789).....	7
2. Objetivos.....	10
3. Material y métodos	
3.1 Obtención de muestras.....	11
3.2 Clasificación de los fenotipos.....	13
3.3 Análisis genético.....	15
3.4 Análisis estadístico.....	16
4. Resultados.....	18
5. Discusión.....	22
6. Conclusiones.....	24
7. Bibliografía.....	25

RESUMEN

El propósito de este estudio es poder aprender acerca de la especie *Columba livia* (Gmelin, 1789), recogiendo información acerca de poblaciones de varios territorios de Europa, desde septiembre hasta diciembre del 2021, con el fin de estudiar sus distribuciones fenotípicas, agrupándolos por sus semejanzas. Hemos contado y evaluado un total de 645 individuos, más la información recogida de otros estudios. Tras esto, hemos confirmado que las distribuciones son diferentes entre poblaciones, así que hemos determinado si estas diferencias se deben a algunas características de los territorios estudiados.

Palabras Clave: *Columba livia*, poblaciones, territorios, distribuciones fenotípicas, semejanzas, diferencias, características.

RESUMO

O propósito de este estudo é aprender acerca da especie *Columba livia* (Gmelin, 1789), recollendo información sobre poboacións de territorios de Europa, dende setembro ata decembro de 2021, co fin de estudar as súas distribucións fenotípicas, agrupándoos polas súas semellanzas. Contamos e avaliamos un total de 645 individuos, máis a información recollida doutros estudos. Tras isto, confirmamos que as distribucións son diferentes entre poboación, polo que determinamos se estas diferenzas débense a algunhas características dos territorios estudados.

Palabras Clave: *Columba livia*, poboacións, territorios, distribucións fenotípicas, semellanzas, diferenzas, características.

ABSTRACT

The purpose of this study is to learn about the specie *Columba livia* (Gmelin, 1789), recording data about populations from some territories of Europe from September to December of 2021, in order to study their phenotypic distributions, grouping them by their similarity. We counted and successfully evaluated a total of 645 individuals, plus the information collected by other studies. After this, we have confirmed that there are different distributions between populations, so we determined if these differences are due to some characteristics of the studied territories.

Key Words: *Columba livia*, populations, territories, phenotypic distributions, similarity, differences, characteristics.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Descripción de la especie

La paloma bravía o *Columba livia* (Gmelin, 1789) es una especie de ave de la familia *Columbidae*. Es Originaria del norte africano y sur del continente euroasiático, sin embargo, hoy en día es considerada como una especie cosmopolita, distribuyéndose ampliamente por múltiples territorios urbanos del globo (Figura 1). Es una especie desarrollada originalmente en hábitats costeros, pudiendo adaptarse en un amplio rango de ambientes.



Figura 1. Distribución global de *Columba livia*¹.

En su ambiente salvaje, su coloración es relativamente escasa, siendo el color predominante en su plumaje el gris azulado y su fenotipo salvaje el denominado *Blue Bar* (Haag-Wackernagel et al., 2006). Este fenotipo es expresado en un plumaje grisáceo más o menos homogéneo, con dos características barras negras en las terminaciones de sus alas (Figura 2). Su coloración grisácea es considerada como una adaptación a este tipo de ambientes salvajes costeros, donde predominan las formas geológicas claras.

En territorios salvajes, se alimenta principalmente de semillas, bayas e invertebrados, siendo un animal omnívoro que utiliza su pico para buscar alimento. En territorios más urbanizados, a diferencia de lo que ocurre con otras especies de aves también urbanas (género *Larus*), *C. livia* parece ser dependiente del alimento desechado por los seres humanos, aprovechándose de los desperdicios y restos de comida de contenedores y parques.

Es capaz de criar en cualquier época del año, aunque el máximo se produce entre los meses de primavera y verano (Csanády & Duranková, 2021), meses en los que es difícil observarla libremente. Suele vivir entre 3 y 5 años, presentando un tamaño comprendido entre los 20 y los 36 centímetros, con una envergadura alar de entre 60 y 68 centímetros y un peso de entre 315 y 410 gramos².



Figura 2. Palomas que presentan el fenotipo salvaje *Blue Bar* buscando alimento. Sibiu, Rumanía.

En un inicio, fue introducida por el ser humano con el fin de servir de alimento, caza, o como palomas “mensajeras” (Haag-Wackernagel et al., 2006). No se conoce con exactitud cuando tuvo lugar la domesticación de *C. livia*, pero se cree que fue hace más de 5000 años en Oriente Próximo³. Las principales razones del interés por esta especie recaen en que son animales muy inteligentes y atléticos, presentando un sentido de la orientación extraordinario y una memoria excelente. Su constitución atlética les permite recorrer grandes distancias sin presentar fatiga, además de alcanzar elevadas velocidades.

Los ejemplares domésticos empleados como palomas “mensajeras” presentan fenotipos surgidos de la selección artificial por lo que, tras años de crianza selectiva (Johnston & Janiga, 1995), surgiría una nueva subespecie denominada *Columba livia domestica* (Gmelin, 1789).

En ambientes urbanizados, esta especie habita todo tipo de edificios, en particular, en las estructuras más antiguas (Csanády & Duranková, 2021). Pasa gran parte del día posada en estas infraestructuras (Figura 3), solitaria, aunque suele formar pequeños grupos. Es observable durante los momentos en los que sale a buscar alimento, pudiéndose ver sobre todo tipo de suelos de ciudad: campos, mercados, calles y vías, estaciones o merodeando por cafeterías y parques infantiles en busca de alimento.



Figura 3. Palomas sobre un edificio abandonado. General Cisneros, A Coruña.

1.2 Genética de *Columba livia*.

Se han identificado más de 60 factores de herencia involucrados en la coloración del plumaje, basados principalmente en la concentración y distribución de las *eumelaninas* y *feomelalinas* (Haag-Wackernagel et al., 2006), unas moléculas que actúan como pigmentos, proporcionando una coloración más oscura cuánto mayor es la concentración de estos pigmentos. El intervalo de colores que estos factores de herencia expresan va desde el blanco hasta el negro opaco, surgiendo entre medias, coloraciones muy variadas que combinan los principales colores (rojizo, azul y marrón) con diferentes dibujos y detalles de su plumaje según la distribución e intensidad de los pigmentos de color.

Todos los fenotipos de *C. livia* basados en los dos principales loci que expresan coloración del plumaje mantienen el manchón verdoso situado en el cuello (Figura 4). Este rasgo, permite diferenciar a la especie de otras del mismo género.

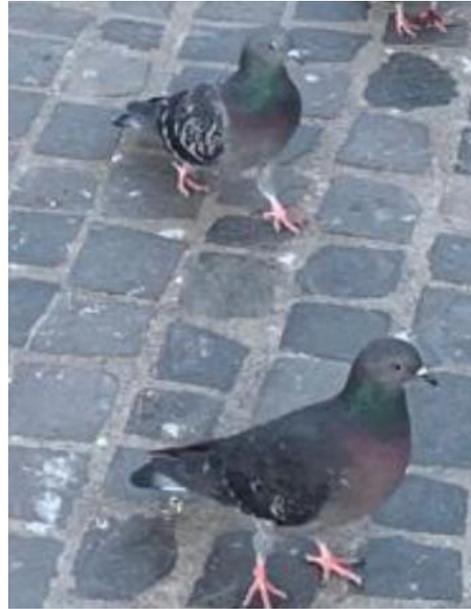


Figura 4. Arriba, paloma *Blue Checker*. Abajo, paloma *Blue T-Pattern*. Ambas con el característico manchón verde. Sibiu, Rumanía.

En territorios urbanos y rurales, esta especie coexiste con otras especies de paloma de su mismo género, destacando a la paloma torcaz o *Columba palumbus* (Figura 5). Esta especie presenta un plumaje en general gris, de dorso parduzco y cabeza azulada. En su cuello presenta las manchas blancas que permiten diferenciar a ambas especies entre sí.



Figura 5. Paloma torcaz o *Columba palumbus*. Torre de hércules, A Coruña.

Al igual que la paloma bravía, la paloma torcaz fue domesticada para fines similares, siendo originaria de los paisajes forestales de toda Europa, diferentes al ambiente salvaje costero de *C. livia*. Ambas especies, forman parte del mismo grupo dentro del propio género *Columba* (Figura 6), grupo considerado como el formado por las “palomas del viejo mundo”. Johnson et al. (2009) estiman que *C. palumbus* se separó de *C. livia* hace 2,7 millones de años.

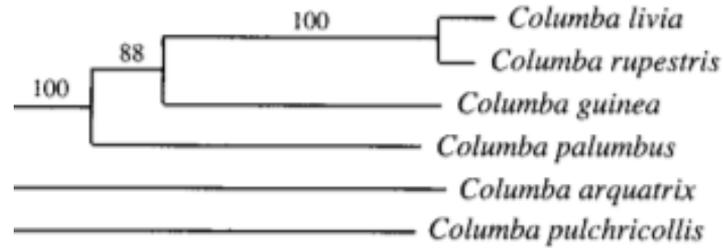


Figura 6. Cladograma que muestra el parentesco que hay entre ambas especies (Johnson et al., 2009)

Otra especie del mismo género destacable por su enorme parecido con *C. livia*, es la especie *Columba rupestris* (Figura 7), especie más próxima evolutivamente (Johnson et al., 2009) y visualmente idéntica a una paloma bravía. Es original de Asia Central y Oriental, distribuyéndose actualmente por todo el globo.



Figura 7. Paloma rupestre o *Columba rupestris*⁴.

2. OBJETIVOS

El principal objetivo de este estudio es realizar un análisis genético y estadístico comparando las distribuciones fenotípicas de diferentes poblaciones europeas, evaluando como la localización, la temperatura o la densidad de población, entre otras, afectan a estas distribuciones.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Obtención de muestras

Las poblaciones de este estudio (Tabla 1) fueron escogidas en base a la accesibilidad para obtener los datos. Con teléfono móvil ha sido suficiente, ya que éstos presentan una buena calidad de fotografía. En cada imagen se busca cubrir el mayor espacio posible, habiendo el menor tiempo posible de diferencia entre una y la siguiente. Las imágenes fueron tomadas en franjas horarias similares, aprovechando los momentos en los que las palomas se agrupaban para buscar alimento.

Tabla 1. Información acerca de los datos recogidos.

Población	Individuos	Código	Lugar	Coordenadas	Temporada	Franja horaria
A Coruña	147	SP1	Parque de Vioño	43,35503. -8,41634	Nov - Dic	11:51 – 12:37
Madrid	43	SP2	Plaza del Rastrillo	40,42525. -3,70403	Noviembre	12:13 – 13:05
Sevilla	82	SP3	Plaza de España	37,37720. -5,98694	Noviembre	12:56 – 13:45
Glasgow	232	SC1	Glasgow Green	55,84883. -4,23525	Julio	11:25 – 12:30
Timișoara	72	RO1	Parcul Rozelor	45,75032. 21,23240	Noviembre	12:26 – 13:28
Sibiu	46	RO2	Parcual Bulevard	45,79182. 24,14862	Sep - Nov	11:49 – 12:30
Transilvania	23	RO3	Castelul Bran	45,51495. 25,36714	Noviembre	13:27 – 14:07

Se cuentan todos los ejemplares contenidos en las imágenes, y para que no haya errores durante el conteo, se busca un punto en común a dos fotografías contiguas, que sirva como nexo y referencia (Figura 8).

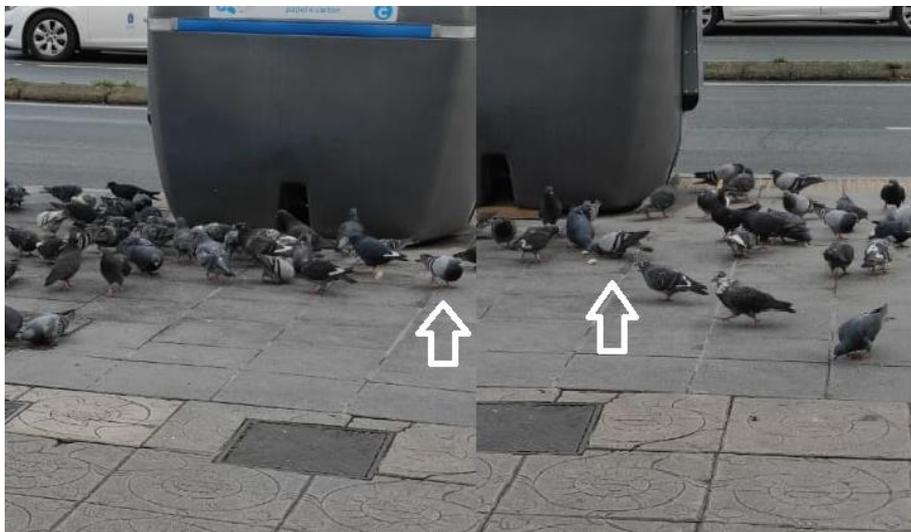


Figura 8. Grupo de palomas buscando alimento. Ronda de Outeiro, A Coruña.

3.2 Clasificación de los fenotipos

Para la identificación, nos guiaremos por la clasificación propuesta por Leiss & Haag-Wackernagel (1999) para sus estudios de Viena.

3.2.1.- Coloración primaria.

Locus localizado en el cromosoma Z sexual. Lo conforman tres alelos, que dan lugar a tres fenotipos distintos.

3.2.1.1.- Rojo dominante o *Red Ash* (B^A). El alelo *Red Ash* presenta dominancia sobre los otros dos alelos. Su presencia implica un color rojo ceniza, con tonos grises o marrones.

3.2.1.2.- Azul o *Blue* (B^+). Azul con tonos grises.

3.2.1.3.- Marrón o *Brown* (b). Es recesivo sobre los otros dos fenotipos. Color marrón leonado.



Figura 10. Individuos para cada uno de los fenotipos determinados por la coloración primaria. A, *Red Ash*⁷. B, *Azul* o *Blue*. C, *Marrón* o *Brown*.

3.2.2.- Patrones primarios de coloración.

Los más comunes, se sitúan en un locus autosómico, el locus C-series. Se genera un tipo de interacción entre los genes que determinan el patrón primario de coloración y los genes que determinan la coloración primaria, produciendo un tipo de fenotipo diferente, según la combinación producida entre los genes de ambos loci.

3.2.2.1.- *T-Pattern* (C^T). En individuos B^A , el color rojo presenta tonalidades muy oscuras. Las alas y la cola son siempre de color rojo. Para individuos B^+ , el color oscuro es predominante en el plumaje, cubriéndose de negro más de un 50% de la cobertura de las alas. Las regiones más claras, presentan tonos grises.

3.2.2.2.- *Checker* (C). En individuos B^A , las manchas oscuras cubren menos del 50% de la cobertura de las alas, presentando manchas con formas ovaladas. Además,

presentan barras anchas y oscuras en las terminaciones de las alas. Para los individuos B^+ , ocurre lo mismo, pero con sus respectivas tonalidades.

3.2.2.3.- Bar (C^+). En individuos B^A , la cabeza y el cuello adquieren tonos marrones, mientras que el vientre presenta color gris oscuro. Las alas, por el contrario, presentan color gris claro. Presentan dos barras al final de sus alas de color rojo ceniza. Para los individuos B^+ , la coloración es la propia del fenotipo salvaje de la paloma bravía, cabeza y cuello oscuros. El cuerpo y las alas presentan colores grises, más o menos homogéneos. El rasgo identificativo más importante es el conjunto de barras en las terminaciones de sus alas, de color negro.

3.2.2.4.- Barless (c). Presentan la misma descripción que el fenotipo Bar, salvo que el fenotipo *Barless* carece de barras en las terminaciones de sus alas.



Figura 11. Individuos para cada uno de los fenotipos determinados por los patrones de coloración primaria. A, *Red T-Pattern*⁷. B, *Blue T-Pattern*. C, *Red Checker*⁷. D, *Blue Checker*. E, *Red Bar*⁷. F, *Blue Bar*. G, *Red Barless*⁷. H, *Blue Barless*⁷.

3.2.3.- Factores adicionales de coloración.

La presencia de factores adicionales de coloración va a influir directamente en el fenotipo observado, alterando los patrones que se esperarían observar tras conocer el genotipo. Es decir, a pesar de que un alelo pueda estar expresándose correctamente, éste no se observa. A este fenómeno se le denomina epistasis. El más común es el factor *Spread*.

3.2.3.1.- Spread (S). Este factor enmascara el efecto producido por los alelos relacionados con la coloración primaria y los patrones de coloración primarios. En individuos B^A , lo que tenemos es un fenotipo de color rojo intenso y oscuro. En los individuos B^+ , el color es totalmente negro.

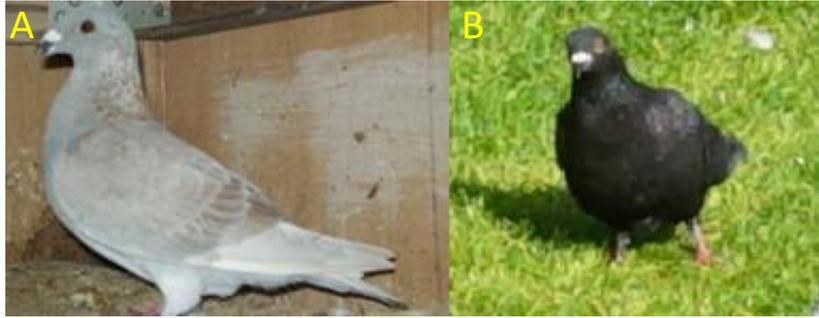


Figura 12. Individuos con el factor Spread expresándose. A, *Red Spread*⁷. B, *Black Spread*.

Leiss & Haag-Wackernagel (1999) estudiaron cual es el orden de dominancia de los alelos para cada uno de los dos loci principales involucrados en el fenotipo observado. Conocer el orden de dominancia de un conjunto de alelos es necesario para extraer las frecuencias alélicas de una población.

Locus B.- Coloración primaria.

$$B^A > B^+ > b$$

Red Ash > Blue > Brown

Locus C.- Patrones primarios de coloración.

$$C^T > C > C^+ > c$$

T-Pattern > Checker > Bar > Barless

Factores adicionales de coloración. Factor Spread.

$$S > s$$

Spread > No Spread

3.3 Análisis genético

Previo al análisis estadístico, y tras obtener los resultados del conteo e identificación de los fenotipos de nuestras poblaciones, procedemos a interpretar como se distribuyen nuestras poblaciones en base a los fenotipos observados, además, asumiendo que las poblaciones se encuentran en el equilibrio de Hardy-Weinberg, es decir, en ausencia de fuerzas evolutivas, podemos extraer las frecuencias alélicas de cada una de ellas. Cuando se dan las condiciones del equilibrio, las frecuencias alélicas se pueden extraer directamente de la Ecuación de Hardy-Weinberg, que para dos alelos es:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

(1). Ecuación de Hardy-Weinberg para dos alelos en juego.

Hemos retirado de la extracción alélica al fenotipo *Black Spread*, debido a que, como se ha mencionado en el Apartado 3.2, este fenotipo se expresa a través de una epistasis, por lo que habría alelos que no estarían siendo contados.

3.4 Análisis estadístico

Para realizar el análisis estadístico, empleamos como entorno de desarrollo el Rstudio, versión 1.4.1103 (R Core Team, 2020); dedicado a la computación estadística y de gráficos, junto con los paquetes *rcompanion* (Mangiafico, 2019) y *ade4* (Dray et al., 2007). Con el fin de estudiar si las distribuciones fenotípicas son significativamente distintas en los territorios de estudio y detectar las diferencias de forma más específica, se aplicó el test exacto de Fisher de independencia, una alternativa a la prueba de chi cuadrado para muestras pequeñas, junto con las correspondientes pruebas post-hoc (McDonald, 2014).

El test exacto de Fisher permite resolver un contraste de hipótesis que establece como hipótesis nula que las distribuciones fenotípicas son similares en los territorios considerados, frente a la hipótesis alternativa que indica diferencias para alguno de los territorios. Es decir, si la distribución fenotípica es independiente del territorio considerado, o, por el contrario, existe asociación entre el fenotipo y el territorio.

En caso de detectar diferencias significativas entre las distribuciones de los fenotipos, se aplican las pruebas de comparaciones múltiples con la corrección de Bonferroni, que nos permitan determinar qué territorios difieren entre sí, con el propósito de explicar si estas diferencias se deben a algunas razones en concreto. Trataremos de asociar las diferencias entre fenotipos con diferentes características propias de los territorios analizados (Tabla 3), calculando el coeficiente de correlación de Spearman (McDonald, 2014), y estudiando su significación estadística.

Tabla 3. Tabla que muestra las características propias de cada territorio.

País	Urban. (%)	Latitud	Longitud	Temp. (C°)	Hab./km ²
España	80,810	40,463667	-3,749220	16,5	94,00
Escocia	83,903	55,949400	-3,160280	8,3	67,50
Rumanía	54,194	45,943161	24,966760	10,2	80,00
Inglaterra	83,903	55,378051	-3,435973	12,0	275,00
Austria	58,748	47,516231	14,550072	10,0	106,00
Polonia	60,043	51,919438	19,145136	7,0	121,00
Eslovaquia	53,760	48,666700	19,500000	10,8	111,00
Rusia	74,754	61,524010	105,318756	-2,4	8,46

Por último, se aplicó un análisis Clúster Jerarquizado (Amat Rodrigo, 2017) con la finalidad de agrupar los territorios de estudio según el grado de semejanza que exista entre ellos. Tras partir de los datos de frecuencias fenotípicas observadas, se calcularon las distancias entre cada par de territorios y se agruparon los más similares, de forma que los territorios que están dentro de un mismo grupo se consideran similares entre sí y distintos a los territorios de otros grupos. Se utilizó como medida de distancia el índice de Nei (Nei, 1972), que mide las diferencias genéticas acumuladas por locus.

Los Gráficos de mosaico y heatmap han sido incluidos para ilustrar las distribuciones fenotípicas y la matriz de distancias entre territorios que, en lugar de números, muestra un gradiente de color. El gráfico heatmap, también muestra las agrupaciones de los territorios de acuerdo a las distancias.

Se ha considerado como valor de significación estadística $p < 0,05$.

4. RESULTADOS

Tras realizar la identificación de los individuos, obtenemos la siguiente tabla de contingencia (Tabla 4), que indica, para cada país y cada fenotipo, la abundancia observada:

Tabla 4. Tabla de frecuencias fenotípicas obtenida tras el conteo e identificación de los individuos registrados de la especie *Columba livia*.

Territorio	Fenotipo							Total
	Red Ashes	Brown	Blue T-Pattern	Blue Checker	Blue Bar	Blue Barless	Black Spread	
España	0	1	122	56	73	7	13	272
Escocia	0	0	98	45	68	0	21	232
Rumanía	0	1	71	26	23	0	20	141
Inglaterra ^a	0	0	100	82	69	0	7	258
Austria ^b	313	0	1407	1666	1950	0	546	5882
Polonia ^c	0	0	216	270	487	0	27	1000
Eslovaquia ^d	0	0	945	498	1271	45	170	2929
Rusia ^e	0	0	11	12	126	0	61	210

a, Johnson et al., 1982. b, Haag-Wackernagel et al., 2006. c, Hetmánski et al., 2008. d, Csanády et al., 2020. e, Johnston et al., 1995.

El estudio de la asociación entre la distribución fenotípica y los territorios arrojó un resultado significativo de la prueba de Fisher ($p\text{-valor}=2e-04$), lo que indica la existencia de diferencias entre las distribuciones fenotípicas según el territorio de procedencia. Observamos dichas diferencias en el gráfico de mosaico (Figura 13) visualizando las proporciones fenotípicas de cada territorio obtenidas a partir de sus abundancias observadas, así como las agrupaciones obtenidas de acuerdo con los contrastes múltiples.

Considerando los grupos G1 (color verde), G2 (color naranja) y G3 (color morado), se obtiene una primera partición de los territorios en estudio. El G1, conformado por las poblaciones de Rumanía, España, Escocia e Inglaterra, se caracteriza por presentar frecuencias bajas de *Blue Bar* y *Blue Checker*, y más elevadas de *Blue T-Pattern*. Por su parte, el grupo G2, conformado por las poblaciones de Austria, Polonia y Eslovaquia, se caracteriza por presentar frecuencias bajas de *Blue T-Pattern* y *Blue Checker*, y elevadas de *Blue Bar*. El grupo G3, conformado por un único territorio, Rusia, presenta frecuencias muy bajas de *Blue T-Pattern* y *Blue Checker*, y frecuencias muy elevadas para el fenotipo *Blue Bar*.

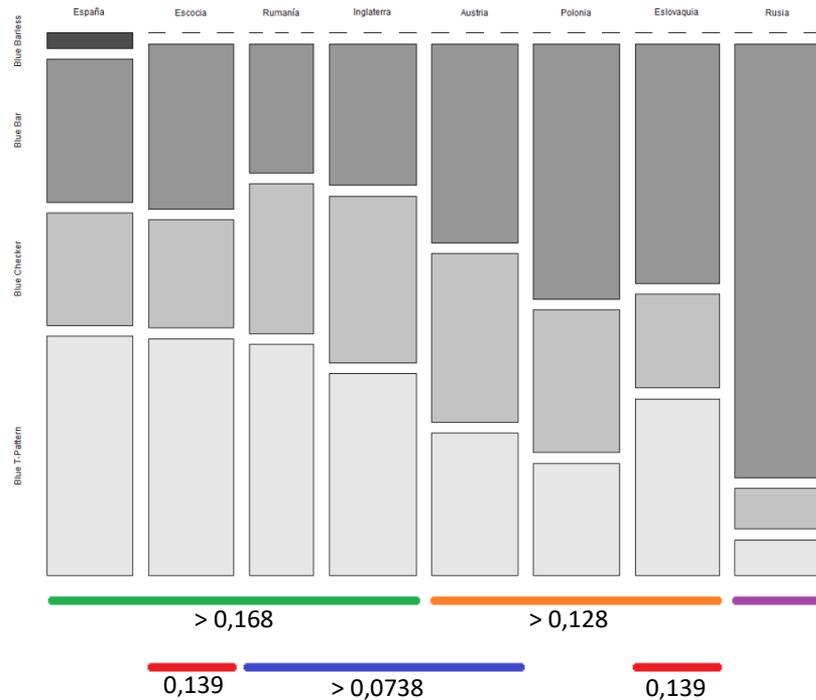


Figura 13. Gráfico en mosaico que muestra las proporciones fenotípicas y las agrupaciones entre territorios, junto con los p-valores ajustados derivados de la prueba de comparaciones múltiples. Cada grupo de territorios viene delimitado por un color diferente, con indicación del *p-valor* mínimo con el que fue construido.

El grupo G4 (color rojo) se corresponde con las poblaciones de Escocia y Eslovaquia, presentando distribuciones similares entre sí. De acuerdo con la prueba de Fisher, también se consideran similares las distribuciones fenotípicas de las poblaciones de Rumanía, Inglaterra y Austria, conformando el grupo G5 (color azul), con un p-valor mínimo de 0,0738.

Una agrupación similar se ha obtenido al aplicar el método Clúster jerárquico (Amat Rodrigo, 2017) considerando la distancia genética de Nei (Nei, 1972), tal y como se puede ver en la Figura 14.

Por último, se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman entre los fenotipos y las características de los territorios (Tabla 5). Se observa una asociación positiva casi significativa entre el fenotipo *Blue Checker* y la característica Habitantes/km² (*p-valor*=0,061). La variable característica porcentaje (%) Urbanizado presenta asociación negativa casi significativa con el fenotipo *Blue Bar* (*p-valor*=0,079). Así pues, parece que

las únicas características que tienen cierto efecto sobre las distribuciones fenotípicas son la densidad poblacional humana y el porcentaje urbanizado.

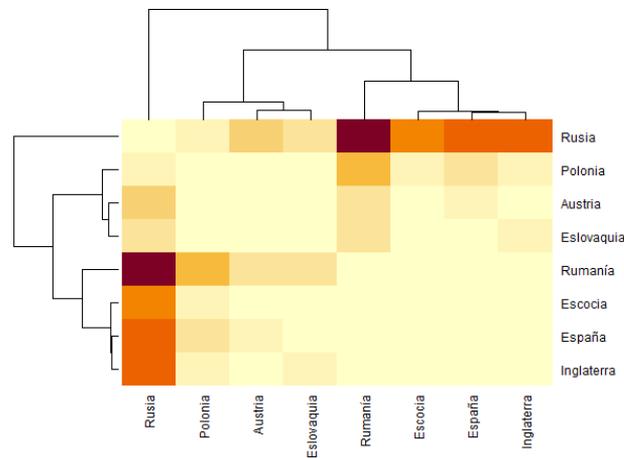


Figura 14. Gráfico Heatmap que muestra el dendograma correspondiente al análisis clúster haciendo uso de la distancia de Nei. Los colores más intensos, indican una mayor distancia fenotípica, mientras que los colores más claros, indican proximidad fenotípica con respecto a las distribuciones.

Tabla 5. Tabla de correlaciones entre fenotipos y características de los territorios.

Fenotipo	Característica				
	Urban. (%)	Latitud	Longitud	Temp. (C°)	Hab./km ²
Blue Barless	-0,33	-0,16	0,27	-0,32	0,16
Blue Bar	-0,52*	-0,07	0,26	-0,25	0,21
Blue Checker	-0,30	-0,29	-0,11	0,11	0,57*
Blue T-Pattern	-0,37	-0,36	-0,04	0,04	0,5

** indica correlaciones significativas al 5%, y * significativas al 10%.

Asumiendo que las poblaciones se encuentran en equilibrio de Hardy-Weinberg, podemos extraer directamente de la ecuación (1) las frecuencias alélicas de la población. Tras retirar al fenotipo *Black Spread* del análisis, obtenemos la siguiente tabla (Tabla 6):

Tabla 6. Tabla con las frecuencias alélicas obtenidas a partir de las frecuencias observadas asumiendo que la población se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg.

Territorio	<i>Locus B</i>			<i>Locus C</i>			
	B^A	B^+	b	C^T	C	C^+	c
España	0	0,9394	0,0606	0,2753	0,1689	0,3914	0,1644
Escocia	0	1	0	0,2682	0,1641	0,5677	0
Rumanía	0	0,9158	0,0842	0,3636	0,2004	0,4360	0
Inglaterra	0	1	0	0,2244	0,2513	0,5243	0
Austria	0,0270	0,9730	0	0,1523	0,2269	0,6208	0
Polonia	0	1	0	0,1180	0,1746	0,7075	0
Eslovaquia	0	1	0	0,1891	0,1202	0,5629	0,1278
Rusia	0	1	0	0,0376	0,0428	0,9196	0

5. DISCUSIÓN

La tabla de frecuencias observadas (Tabla 4) muestra que la población austríaca analizada por Haag-Wackernagel et al. (2006) es la única con el fenotipo *Red Ash* presente, además, presentan una proporción de *Black Spread* (9,28%) elevada si comparamos la frecuencia de este fenotipo con las demás poblaciones. Las poblaciones de España y Rumanía son las únicas con presencia del fenotipo *Brown*, aunque ésta es muy baja, identificando un ejemplar de *Brown* en cada territorio. Finalmente, destacar que las poblaciones rusas estudiadas por Johnston & Janiga (1995) presentan la mayor proporción de *Blue Bar* de todas las poblaciones (60%), presentando también una elevada proporción del fenotipo *Black Spread* (29,04%).

La Figura 13 muestra mediante un gráfico de barras los porcentajes o proporciones, de los fenotipos de cada territorio. El test exacto de Fisher y los contrastes múltiples reflejan los agrupamientos por población, según el grado de semejanza entre sus distribuciones fenotípicas. Los territorios con una frecuencia mayoritaria del fenotipo *Blue T-Pattern* conforman el grupo G1 (color verde). Estos presentan distribuciones similares, además de estar próximos geográficamente entre sí.

Resaltar que los individuos de la población rumana presentan un fenotipo *Blue T-Pattern* diferente a los observados en individuos de las poblaciones occidentales, ya que se ha visto que su plumaje presenta un color azul oscuro homogéneo, pero con detalles y dibujos diferentes. Esto podría estar relacionado con la presencia de algún otro alelo que esté provocando un efecto epistático, o con una posible hibridación con alguna otra especie congénica. Dentro de las otras dos agrupaciones, el G2, está constituido por los otros territorios centroeuropeos (Austria, Eslovaquia, Polonia), mientras que el G3, está formada por las poblaciones rusas.

En otro tipo de agrupamientos, las poblaciones eslovacas estudiadas por Csanády & Duranková (2021) y la población escocesa aparecen formando el grupo G4. El último grupo, el G5, está formado por las poblaciones austríaca, inglesa (analizada por Johnson et al., 1982) y rumana, alejadas geográficamente entre sí. No parece que haya ninguna razón clara por la que estos territorios forman un único grupo, la población inglesa, al igual que la rumana, presentan mayormente individuos *Blue T-Pattern*, mientras que la austríaca, presenta mayormente individuos *Blue Bar*, junto con la presencia del fenotipo *Red Ash*, siendo el único territorio del estudio que presenta dicho fenotipo.

Los análisis obtenidos en la Figura 14, mediante el cálculo de la distancia genética de Nei (Nei, 1972) mantienen los agrupamientos obtenidos en el gráfico de mosaico (Figura 13). En todos estos agrupamientos, no parece existir ningún tipo de asociación entre los fenotipos y la distribución geográfica de los territorios.

Por otra parte, sí que podemos observar una cierta asociación entre los individuos del fenotipo *Blue Bar* y el grado de desarrollo urbanístico. Obukhova (2007) argumenta que la distribución fenotípica de la paloma bravía en ambientes urbanizados se debe principalmente al desarrollo urbanístico, comparando poblaciones de palomas de medios naturales, rurales y urbanos. Hetmánski & Jarosiewicz (2008) señalaron que el fenotipo *Blue Bar*, sería más abundante en las “ciudades viejas”. Considerando el desarrollo urbanístico como el porcentaje urbanizado para cada territorio, Obukhova (2007) considera que los individuos melánicos presentan mayor capacidad de adaptación ante elevadas densidades humanas, sin embargo, en nuestros resultados, esta asociación no se produce, sino que ésta se da con el fenotipo considerado como “intermedio” *Blue Checker*. En este sentido, Csanády et al. (2013) argumentan que el gradiente de distribuciones reflejado por Obukhova (2007) también se puede dar en una misma ciudad, habiendo diferencias entre las zonas céntricas (ciudades viejas) y en el extrarradio.

Diversos autores (Ducrest et al., 2008, Jacquin et al., 2013, Récapet et al., 2013) defienden la posible asociación entre coloración y otros rasgos fenotípicos como el comportamiento o la reproducción. No hemos obtenido evidencias acerca de que el color pueda influir directamente en el comportamiento o en la reproducción de los individuos. Lofts et al. (1966), Hetmánski & Jarosiewicz (2008) y Kowalski et al. (2011) explican que la causa de que los fenotipos melánicos, sean más comunes en ciudad se puede deber a que éstos presentan activas sus gónadas durante el invierno, por lo que la mayor temperatura de las zonas centrales de una ciudad podría estar relacionada con ese gradiente, favoreciendo que puedan criar durante los meses de invierno.

En algunos casos, la selección natural parece haber favorecido algunos fenotipos (*Blue Bar*, *Blue T-Pattern*, *Blue Checker*), sin embargo, no puede explicar la distribución de los otros. Desconocemos los tamaños poblacionales efectivos de cada territorio, por lo que estaríamos perdiendo una parte importante de la variabilidad de cada población. Hetmánski & Jarosiewicz (2008), argumentan que el principal factor que va a determinar las distribuciones fenotípicas de cada territorio es el denominado *efecto fundador*, es decir, que la distribución de una población estaría siendo condicionada directamente por los fenotipos

y alelos de los primeros individuos en colonizarla. Por lo tanto, la deriva genética tendría importancia a la hora de determinar las distribuciones fenotípicas de las poblaciones europeas.

Por último, la tabla de frecuencias alélicas (Tabla 6) muestra que en la mayor parte de las poblaciones, el locus *B* se ha fijado, mientras que en relación al locus *C*, la distribución de los alelos es más o menos similar, no habiendo diferencias similares entre las poblaciones, exceptuando las poblaciones rusas.

6. CONCLUSIONES

- 1.- En muchos territorios, existe una asociación positiva entre el fenotipo melánico y la densidad de población humana, mientras que en otros, esta asociación ocurre entre el fenotipo intermedio y la densidad de población humana.
- 2.- Existe una asociación negativa entre el fenotipo salvaje y el desarrollo urbanístico.
- 3.- Rusia, es el país más alejado genéticamente.

CONCLUSIÓNS

- 1.- En moitos territorios, existe unha asociación positiva entre o fenotipo melánico e a densidade de poboación humana, mentres que noutros, esta asociación ocorre entre o fenotipo intermedio e a densidade de poboación humana.
- 2.- Existe unha asociación negativa entre o fenotipo salvaxe e o desenvolvemento urbanístico.
- 3.- Rusia, é o territorio máis alonxado xenéticamente.

CONCLUSIONS

- 1.- In some territories, there is a positive association between the melanic phenotype and the human population density, while in others, this association occurs between the intermediate phenotype and human population density.
- 2.- There is a negative association between the wild phenotype and the urban development.
- 3.- Russia, is the most genetically remote territory.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Amat Rodrigo J (2017). Clustering y heatmaps: aprendizaje no supervisado. URL: <https://www.cienciadedatos.net/>
- Csanády A & Duranková S (2021). Being dark is better: a Feral Pigeon plumage polymorphism as a response to urban environments in Slovakia. *Ekológia (Bratislava)* 40: 54-61. DOI: 10.2478/eko-2021-0007
- Csanády A & Mošanský L (2013). Population size and plumage polymorphism of feral pigeon (*Columba livia* forma urbana) from urban environment of Kosice city (Slovakia). *Zool Ecol* 23: 104-110. DOI: 10.1080/21658005.2013.797149.
- Dray S, Dufour AB & Chessel D (2007). The ade4 package-II: Two-table and K-table methods. *R news* 7: 47-52.
- Ducrest AL, Keller L & Roulin A (2008). Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecol Evol* 23: 502-510. DOI: 10.1016/j.tree.2008.06.001.
- Ferman LM, Peter HU & Montalti D (2010). A study of feral pigeon *Columba livia* var. in urban and suburban areas in the city of Jena, Germany. *Arx de Misc Zoo* 8: 1-8. DOI: 10.32800/amz.2010.08
- Haag-Wackernagel D, Heeb P & Leiss A (2006). Phenotype-dependent selection of juvenile urban Feral Pigeons *Columba livia*. *Bird Study* 53: 163-170. DOI: 10.1080/00063650609461429
- Hetmánski T, Jarosiewicz A (2008). Plumage polymorphism and breeding parameters of various Feral Pigeon (*Columba livia* GM.) morphs in urban area (Gdąnsk, North Poland). *Pol J Ecol* 56: 683-691.
- Jacquin L, Récapet RE, Prevot-Julliard C, Leboucher AC, Lenouvel G, Erin P, Frantz N, Corbel A & Gasparini J (2013). A potential role for parasites in the maintenance of bird color polymorphism in cities. *Oecologia* 173: 1089-1099. DOI: 10.1007/s00442-013-2663-2.
- Johnson KP, de Kort S, Dinwoodey K, Matenman AC, ten Cate C, Lesseels CM & Clayton DH (2009). A molecular phylogeny of the dove genera *Streptopellia* and *Columba*.

The Auk 118: 874-887. DOI: 10.1642/0004-8038(2001)118[0874:AMPOTD]2.0.CO;2

Johnson MS, Pluck H, Hutton M & Moore G (1982). Accumulation and renal effects of lead in urban populations of feral pigeons, *Columba livia*. Arch Environ Contam Toxicol 11: 761-767. DOI: 10.1007/BF01059165

Johnston FS & Janiga M (1995). *Feral Pigeons*. Oxford University Press. New York, USA.

Kowalski J, Indykiewicz P & Frieske A (2011). Population size and plumage polymorphism in Feral Pigeon *Columba livia* var. *urbana* in the city of Bydgoszcz (Poland). En Indykiewicz P, Jerzak L, Böhner J & Kavanagh B (Eds.) Urban fauna. Studies of animal biology, ecology and conservation in European cities. pp: 435-447. Bydgoszcz: University of Technology and Life Science, Bydgoszcz (Poland).

Leiss A & Haag-Wackernagel D (1999). Variability and determination of the plumage coloration of the Feral Pigeon *Columba livia*. Ecol Birds 21: 331-363.

Lofts B, Murton RK & Westwood NJ (1966). Gonadal cycles and the evolution of breeding seasons in British Columbidae. J Zool 150: 249-272.

Mangiafico S (2019). rcompanion: Functions to support extension education program evaluation. R package version 2.

McDonald JH (2014). Handbook of biological statistics. 3rd ed Sparky House Publishing, Baltimore, USA.

Nei M (1972). Genetic distances between populations. Am Natur 106: 283-292.

Obukhova NY (2007). Polymorphism and phene geography of the blue rock pigeon in Europe. Russ J Genet 43: 492-501.

Pardo E, Bracamontes J & Begambre M (2018). Variabilidad genética de las poblaciones de palomas domésticas (*Columba livia*) en Sincelejo, Sucre. Rev Investig Vet Perú 29: 55-63. DOI: 10.15381/rivep.v29i1.14198.

Pardo PE, Cavadia MT, Alvarino G (2015). Análisis de la diversidad genética de la paloma domestica (*Columba livia*) en Bogotá, Colombia utilizando genes que codifican la coloración y diseño del plumaje. Rev Bistua 13: 35-45.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>

Récapet C, Dauphin L, Jacquin L, Gasparini J. & Prévot-Julliard AC (2013). Eumelanin-based colouration reflects local survival of juvenile feral pigeons in an urban pigeon house. *J Avian Biol* 44: 583-590. DOI: 10.1111/j.1600-048X.2013.00087.x.

Saari L (1997). *Columba livia*. In Hagemeijer WJ & Blair MJ (Eds.) *The EBCC Atlas of European breeding birds: their distribution and abundance*. pp: 380-381. T & Poyser AD, London, UK.

Vickrey AI, Bruders R, Kronenberg Z, Mackey E, Bohlender RJ, Maclary ET, Maynez R, Osborne EJ, Johnson KP, Huff ChD, Yandell M & Shapiro MD (2018). Introgression of regulatory alleles and a missense coding mutation drive plumage pattern diversity in the rock pigeon. *Elife* 7: e34803. DOI: 10.7554/eLife.34803.001.

(1) <https://blogdeaves.com/> (fecha de revisión 13/02/2021)

(2) <https://www.darwinfoundation.org/> (fecha de revisión 15/02/2021)

(3) <https://www.botanical-online.com/> (fecha de revisión 13/02/2021)

(4) <https://www.oiseaux.net/> (fecha de revisión 13/02/2021)

(5) <https://qgis.org/> (fecha de revisión 14/02/2021)

(6) <https://mapamundipolitico.com/> (fecha de revisión 15/02/2021)

(7) <https://www.pigeons.biz/> (fecha de revisión 24/01/2021)

