



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ANÁLISIS EVOLUTIVO DE LA
MORFOLOGÍA DEL ALA DEL BOLSERO
DORSO RAYADO (*ICTERUS PUSTULATUS*)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A

PRESENTA:

FERNANDA BRIBIESCA CONTRERAS



DIRECTOR DE TESIS:

BIÓL. ALEJANDRO GORDILLO MARTÍNEZ

MÉXICO, D. F. 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Bribiesca
Contreras
Fernanda
55 2310 2493
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307016500

2. Datos del tutor

Biól.
Alejandro
Gordillo
Martínez

3. Datos de los sinodales

Dr.
Arturo Carlos II
Becerra
Bracho

Dr.
Luis Antonio
Sánchez
González

Dr.
Erick Alejandro
García
Trejo

M. en C.
Leonel Salatiel
Herrera
Alsina

4. Datos de la tesis

Análisis evolutivo de la morfología del ala
del bolsero dorso rayado (*Icterus pustulatus*)
50 p.
2015

Índice

Agradecimientos	4
Resumen.....	6
Introducción	8
Antecedentes	14
La morfología del ala	14
La migración en aves	17
Diagnos de la especie: <i>Icterus pustulatus</i> (Wagler, 1829).....	18
<i>Icterus pustulatus</i> como modelo biológico	21
Objetivos	24
Métodos	25
Conformación de grupos.....	25
Medidas corporales.....	27
Análisis estadísticos.....	31
Resultados	34
Discusión	40
Referencias.....	46

Agradecimientos

A mi asesor, Alejandro Gordillo, por su confianza y apoyo, por todos los comentarios, discusiones y observaciones que le dieron forma a este proyecto.

A mis sinodales, Erick García-Trejo, Arturo Becerra, Leonel Herrera y Luis A. Sánchez por los comentarios y observaciones tan valiosos que me dieron.

A Adolfo Navarro, por apoyar la idea de este tema y darme la oportunidad de trabajar en ella, además, por todos los comentarios y sugerencias que me ayudaron a desarrollar este trabajo.

A Fanny, por darme acceso a la colección del MZFC para medir mis ejemplares, por compartirme las bases de datos y prestarme los catálogos de campo necesarios.

A Patricia Escalante, por darme acceso a la Colección Nacional de Aves y a Marco Gurrola por todo el apoyo que me brindó durante mis mediciones.

To Robert Faucett, for let me measure the wings and skins of the Burke Museum and for all his help and hospitality during my visit in Seattle. To Sievert Rowher, for showing interest in my project, for all his comments and for sharing papers with me. A Itzúe Caviedes, por toda la ayuda que me brindó antes y durante mi visita en Seattle, por los buenos ratos que pasamos juntas y por la amistad que comenzamos.

A los proyectos de CONACyT (152060) y PAPIIT (IN217212) por el financiamiento que me proporcionaron para visitar la colección del Burke Museum, las salidas al campo y el apoyo económico que me dieron como beca (CONACyT) durante agosto 2013-agosto 2014.

A mis papás, por todo el apoyo incondicional, confianza, interés y regaños a lo largo de toda mi vida, sin ustedes no hubiera llegado hasta este momento. A mis hermanos Neto y Pita, por apoyarme toda la vida, darme consejos, resolverme dudas y compartir este largo proceso juntos. A mi Gordis, por ser mi compañera incondicional de risas, burlas y diversión, por escucharme siempre y motivarme a ser una mejor persona.

A mis amigos del MZFC Alfonsina, Marisol, Lobo, Marco, Tapatío, Sahid, Arturo, Daniel, Polo, Aura, César, Chuy, Clau, Cayetano, Jano, Tania, Pilar y Gala, por el apoyo en la colecta y preparación de mis ejemplares, por los comentarios y consejos que me dieron para mi tesis y, sobre todo, por todos los ratos de diversión que hemos compartido en el campo y en la pajarera.

A mis amigos de la carrera que estuvieron conmigo e hicieron de estos años una etapa muy divertida, principalmente a Martinillo, Colu, Fungi, Petru, Chustini, Chinchin y Monse. A mis amigos de toda la vida, Gaba, Jarocho, Romero, Kokito, Reny, Chispita, Anuar, Samuel y Marianina por el apoyo incondicional que me han dado y por todos los momentos tan divertidos que hemos vivido juntos. Además, agradezco a Samuel y a Anuar, por resolverme dudas matemáticas durante mi tesis.

Resumen

Una de las características más importantes de las aves es su adaptación al vuelo, el cual debido a su alta demanda energética ha generado adaptaciones en la morfología del ala la cual juega el papel más importante en la ejecución y aerodinámica del vuelo. Existen diversos factores de selección que modifican la forma del ala y uno de los más estudiados es la migración. Las aves que realizan migraciones tienen alas de mayor longitud y más puntiagudas, lo que les permite minimizar el costo de transporte y realizar vuelos más rápidos y eficientes. El bolsero dorso rayado (*Icterus pustulatus*) es una calandria que se distribuye desde el norte de Sonora en México hasta Costa Rica a lo largo de la vertiente del Pacífico y en las Islas Tres Marías. En las últimas décadas, se han reportado movimientos de la población norteña durante el invierno, mientras que las del sur permanecen como residentes, por lo que este trabajo tiene como objetivo determinar si existen diferencias en la morfología del ala entre las poblaciones migratorias y no-migratorias, las cuales pueden ser originadas por el proceso migratorio. Para esto, se calcularon los índices de morfología de ala de Kipp, H5, H9, WPT1, WPT2 y WSYM y se tomaron medidas del ala de 418 ejemplares de *I. pustulatus*, los cuales se dividieron dos grupos (migratorios y no-migratorios). Se hicieron pruebas de U de Mann-Whitney para encontrar diferencias entre los grupos y análisis de componentes principales para conocer las características que describen la morfología del ala. Se obtuvieron diferencias significativas para la mayoría de los índices (valores de $p < 0.05$) y los dos primeros componentes principales que describen más del 95% de la variación. Con los resultados obtenidos en este estudio, se confirma que la morfología del ala difiere de manera significativa entre las poblaciones migratorias y

no-migratorias, siendo las de las primeras más puntiagudas y asimétricas, y debido a que únicamente se han reportado movimientos por parte de las poblaciones del norte, se sugiere que la migración juega un papel importante en la morfología del ala de *Icterus pustulatus*.

Introducción

Una de las características más importantes del grupo de las aves es su adaptación al vuelo, siendo éste su principal método de locomoción por lo que están adaptadas morfológica y fisiológicamente a esta forma de desplazamiento tan costosa energéticamente (Pennycuick 1989, Videler 2006, Gill 2007). Dos teorías sobre el origen del vuelo en aves reciben la mayor aceptación: (1) dinosaurios arborícolas desarrollaron alas para planear hacia las partes más bajas de los árboles (teoría arbórea) o (2) corredores bípedos utilizaban sus brazos para atrapar insectos haciendo saltos cada vez más grandes con ayuda de sus brazos modificados en alas, lo que les permitía desplazarse a mayor velocidad para colonizar nuevos territorios y alimentarse (teoría cursorial; Videler 2006). La adaptación morfológica más importante que permite el desarrollo del vuelo es la evolución de las extremidades superiores en alas (Videler 2006).

Las alas internamente son un esqueleto de brazo de cuadrúpedo modificado, pero lo que las define morfológicamente son las plumas que lo recubren (Videler 2006, Gill 2007). Esto ha generado la conformación de diferentes tipos de alas que se moldean de acuerdo al medio en donde viven y el tipo de vuelo que realizan las aves (planeo o aleteo), siendo los principales: *alas elípticas*, comunes en aves como gorriones que habitan en ambientes de vegetación cerrada, esta forma de ala permite mayor rapidez en espacios cortos; *alas anchas planeadoras*, silueta redondeada con plumas separadas en la punta, en aves como águilas y zopilotes que planean en espacios abiertos; *ala rápida*, se distinguen por ser largas, delgadas y –generalmente– puntiagudas, presentes en aves migratorias, golondrinas, halcones y vencejos; *ala*

planeadora o de veleo, con plumas secundarias muy numerosas y primarias escasas y cortas, se presentan en aves marinas planeadoras como pelícanos, gaviotas y fragatas (Fig. 1) (Navarro y Benítez 1998).

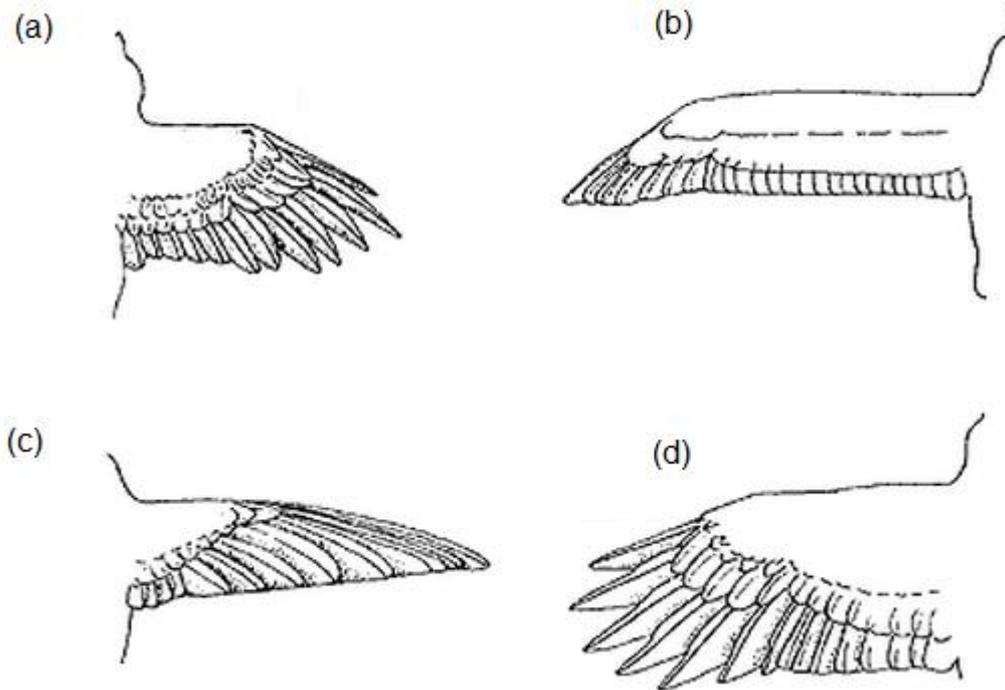


Figura 1. Tipos de alas en aves. (a) Ala elíptica de ave terrestre, (b) Ala planeadora o de veleo, (c) Ala rápida, (d) Ala ancha planeadora. Tomado de Navarro y Benítez (1998).

Existen varios estudios sobre la aerodinámica del vuelo de aves que explican y predicen la relación que existe entre el costo del vuelo y el diseño del ala (Andersson y Norberg 1981, Rayner 1988, Pennycuick 1989). Por ejemplo, las alas anchas, cortas y redondas favorecen vuelos de bajo consumo energético, incrementan la maniobrabilidad en hábitats cerrados y permiten realizar giros de radio pequeño (Rayner 1988, Swaddle y Lockwood 2003). Las alas puntiagudas generan poco ascenso en la punta del ala debido a que forman vórtices pequeños y, por consiguiente, minimizan el arrastre inducido durante vuelos sostenidos (Swaddle y Lockwood 2003,

Videler 2006). Los vórtices son una región turbulenta que se forman dentro de un medio fluido, en este caso el aire, en el cual el fluido se encuentra rotando sobre un eje determinado y el arrastre es la fuerza que se ejerce sobre un cuerpo ocasionada por el fluido que opone resistencia en la dirección del movimiento del cuerpo (Mott 2006). Las alas redondas producen mayor ascenso en la punta, produciendo vórtices más grandes que generan arrastre y, a su vez, permiten que las aves se eleven del suelo a mayor velocidad y en un ángulo más escarpado lo que les confiere una ventaja para escapar rápidamente de sus depredadores (Swaddle y Lockwood 2003).

Por otro lado, es conocido que el vuelo requiere de un alto costo energético por lo que se han desarrollado adaptaciones en el aparato del vuelo (alas y sistema músculo-esquelético) para reducir su costo (Hedenström 2008). Una de estas adaptaciones se ve reflejada en la morfología del ala, la cual juega el papel más importante en la ejecución y aerodinámica del vuelo en las aves. Las alas se encuentran sujetas a un conjunto de presiones de selección que modifican su estructura, las cuales les permiten maniobrar y llevar a cabo vuelos menos costosos energéticamente (Videler 2005, Kralj et al. 2010). La migración, la selección sexual, la depredación y la conducta de forrajeo son los principales factores que influyen en la morfología del ala (Hedenström y Moller 1992, Marchetti et al. 1995, Mönkönnen 1995, Lockwood et al. 1998, Swaddle y Lockwood 1998). Por lo anterior, la morfología alar puede estar determinada por una combinación entre las diferentes presiones de selección relacionadas con el vuelo (Kralj et al. 2010).

Las observaciones realizadas por Swaddle y Lockwood (1998) muestran que especies de aves paseriformes con la punta de las alas redondeada, tienen menores

valores de riesgo de depredación, en comparación a especies con alas más puntiagudas, debido a que este tipo de ala les permite maniobrar mejor y despegar a mayor velocidad, lo cual es ventajoso para un escape frente a un depredador. Así mismo, Hedenström y Moller (1992) encontraron adaptaciones morfológicas en las alas ligadas a selección sexual en aves Passeriformes que llevan a cabo el denominado “*song flight*”, un tipo de cortejo donde los machos muestran a las hembras sus habilidades aéreas. Observaron que los machos tienen alas con características que reducen el costo energético de este tipo de vuelo: mayor envergadura, razón de proporción y área del ala y carga alar menor (masa dividida entre el área alar); en comparación con hembras de la misma especie y machos relacionados filogenéticamente que presentan esta conducta de cortejo. Por otro lado, Marchetti et al. (1995) estudiaron la relación que existe entre la morfología del ala y la conducta de forrajeo en el género *Phylloscopus*, aves insectívoras que se distribuyen en el Viejo Mundo, donde encontraron que aquellas que forrajean más cerca del suelo tienen alas más redondeadas mientras que las que forrajean en estratos más altos tienen alas más puntiagudas.

La conducta con mayor influencia en la morfología del ala y por lo tanto la más estudiada, es la migración (e. g. Seebohm 1880, Dixon 1892, Pettigrew 1905, Headley 1912, Alestarm y Lindström 1990, Mönkkönen 1995, Lockwood et al. 1998, Pérez-Tris y Tellería 2001, Kralj et al. 2010). La migración puede generar una presión selectiva muy fuerte sobre las características que influyen en la velocidad y eficiencia del vuelo, lo que da como resultado que se presenten variaciones inter e intraespecíficas en la morfología de las alas (Alestarm y Lindström 1990). En diversos estudios, se reporta que las aves migratorias presentan alas de mayor longitud y más puntiagudas en

comparación con las no migratorias (p. e. Seebohm 1880, Dixon 1892, Pettigrew 1905, Headley 1912, Lockwood et al. 1998, Pérez-Tris y Tellería 2001, Kralj et al. 2010). Las alas puntiagudas ayudan a minimizar las corrientes de aire que se generan durante el vuelo al optimizar la configuración de los vórtices que se forman en la punta del ala (Lockwood et al. 1998). Además, se ha observado que las especies de aves migratorias han evolucionado alas con valores mayores de razón de proporción (envergadura al cuadrado dividida entre el área del ala) (Mönkkönen 1995, Lockwood et al. 1998, Voelker 2001) ya que esto les ayuda a minimizar el costo de transporte (Rayner 1988) y además, las hace más rápidas durante el vuelo (Videler 2006). También, se ha observado que especies que son relativamente más aéreas, como las aves migratorias, tienden a presentar valores menores de asimetría (Thomas 1993, Balmford et al. 1993).

Dentro de las especies que realizan migraciones cortas se encuentra el bolsero dorso rayado (*Icterus pustulatus*), calandria que se distribuye desde el norte de Sonora en México hasta Costa Rica a lo largo de la costa del Pacífico, además de una población que es residente de las Islas Tres Marías, Nayarit, México (Fig. 2) (Howell y Webb 1995, AOU 1998, Jaramillo y Burke 1999, Friedmann et al. 2009). Existen reportes en las últimas décadas de la presencia de esta especie (subespecie *microstictus*) durante el invierno en California (McCaskie y Banks 1964), en Arizona (Phillips 1995) y en Oregon (Gilligan et al. 1994) en los Estados Unidos de América. Además, se han registrado movimientos de poblaciones de Sonora hacia Guerrero (Howell y Webb 1995) por lo que algunos autores la describen como parcialmente migratoria (Howell y Webb 1995, Jaramillo y Burke 1999). A pesar de estas observaciones, aún no se ha llevado a cabo ningún trabajo que analice los patrones de migración de *Icterus pustulatus* o la posible

existencia de adaptaciones morfológicas en sus alas que permitan distinguir a las poblaciones que llevan a cabo movimientos parciales durante el invierno. Por lo tanto, este trabajo tiene como objetivo principal analizar la morfología del ala de esta calandria y conocer si existen diferencias entre las poblaciones migratorias y no migratorias de esta especie, con el fin de determinar si son el resultado de una presión de selección ejercida por la migración.

Antecedentes

La morfología del ala

El ala de las aves juega un importante papel determinando el desarrollo aerodinámico y mecánico del vuelo por lo que se ha estudiado ampliamente (e. g. Chandler y Mulvihill 1988, Rayner 1988, Pennycuik 1989, Mönkkönen 1995, Lockwood et al. 1998). Para esto, existe gran variedad de métodos para el estudio de la morfología del ala de forma cuantitativa, en un intento por describirla y poder realizar análisis comparativos a niveles inter e intraespecíficos (Lockwood et al. 1998). El método más utilizado en análisis de morfología alar es el uso de índices que describen aspectos comunes de alas como simetría y agudeza (*pointedness*), los cuales permiten hacer comparaciones entre diferentes edades y sexos, entre especies o poblaciones de aves migratorias y no-migratorias y comparar factores ecomorfológicos entre especies (Holynski 1965, Busse 1967, Tiainen 1982, Tiainen y Hanski 1985, Hedenström y Peterson 1986, Chandler y Mulvihill 1988, Lockwood et al. 1998).

La mayoría de los índices utilizados en estudios de morfología del ala se calculan por medio de cocientes entre las plumas primarias y secundarias o se basan en las longitudes de las plumas primarias únicamente; por otro lado, ninguno considera la distancia que existe entre los espacios que se forman entre las plumas cuando el ala está extendida ni la forma de las mismas siendo factores importantes que delimitan la morfología del ala durante el vuelo (Lockwood et al. 1998). Los índices de *pointedness* cuantifican la morfología de la punta del ala de acuerdo a la posición de la punta (primaria de mayor longitud) con relación al borde más distal de la misma (Kipp 1959, Holynski 1965, Busse 1967, Tiainen 1982, Lövei 1983, Hedenström y

Peterson 1986). Los índices de simetría se basan en la diferencia de las distancias primarias entre ambos lados de la punta del ala (Tiainen 1982, Tiainen y Hanski 1985). Sin embargo, a pesar del uso extendido de los índices de morfología alar aún existe una discusión sobre la precisión que tiene cada índice para predecir determinadas características de la morfología alar (*convexity*, *pointedness* y simetría) y, además, sobre la correlación que existe entre ellos (Chandler y Mulvihill 1988, Lockwood et al. 1998).

Estudios previos a nivel inter e intraespecífico han comparado la eficiencia entre los diferentes índices y han llegado a la conclusión de que no existe un método inequívoco para cuantificar la morfología alar (Chandler y Mulvihill 1988, Lockwood et al. 1998). Para evitar que el uso de los índices interprete inequívocamente la morfología del ala, Chandler y Mulvihill (1988) sugieren que éstos se complementen con un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés), el cual provee un método objetivo para determinar patrones de variación en la morfología del ala al incorporar las dimensiones de todas las plumas primarias. No obstante, se ha reportado para estudios de morfometría que el primer eigenvector, el que explica la mayor cantidad de variación en los datos, con frecuencia está asociado con un eje de tamaño general por lo que Senar et al. (1994) propusieron un método que considera la alometría. Estos autores sugieren que las longitudes de las primarias deben ser corregidas por el tamaño corporal tomando en cuenta las relaciones alométricas, generando así medidas estandarizadas de la longitud de cada primaria. Con estos valores modificados considerando las relaciones alométricas, se puede realizar un PCA que describa de manera objetiva la variación en la morfología del ala de manera independiente al crecimiento y tamaño corporal. Finalmente, Lockwood et al. (1998)

introdujeron el concepto de convexidad como una medida de disminución en la agudeza de la punta del ala, el cual deriva de un análisis modificado de un PCA llamado Análisis de Componentes Tamaño-Constreñido (SCCA, por sus siglas en inglés). Este análisis considera el crecimiento isométrico entre los individuos. Este análisis y el índice de convexidad son utilizados a nivel inter-específico, donde las diferencias de tamaño son considerables.

Existen varios estudios que describen las características morfológicas de las alas en aves migratorias (p. e. Mönkkönen 1995, Lockwood et al. 1998, y Hedenström 2008). Además, se han realizado investigaciones donde se comparan estas características entre especies migratorias y no migratorias (e. g. Seebohm 1880, Averill 1920, Spaar 1997, Lockwood et al. 1998) o dentro de la misma especie comparando machos y hembras, a adultos y a juveniles, y entre poblaciones migratorias y residentes (e. g. Mulvihill y Chandler 1991, Pérez-Tris y Tellería 2001, Fernández y Lank 2007, Green et al. 2009, Copete et al. 2010, Krajl et al. 2010), donde se ha observado que las aves migratorias tienen alas más largas y puntiagudas.

En un estudio reciente De la Hera et al. 2014, analizaron la morfología del ala de *Ficedula hypoleuca* en Países Bajos, una especie migratoria de largas distancias, comparando a los mismos ejemplares en diferentes etapas de su vida para predecir si la morfología del ala está determinada por la ontogenia. Estos autores encontraron que las aves juveniles tienen alas más redondas y cortas, lo cual les confiere ventaja para reducir el riesgo de depredación, mientras que los adultos presentaron alas de mayor longitud y más puntiagudas, lo que les da ventaja durante vuelos largos. Otros estudios han demostrado la existencia de una correlación entre la morfología del ala y

la distancia migratoria que recorren las aves y se ha observado que las que llevan a cabo desplazamientos mayores tienen alas más puntiagudas y de mayor longitud que las que recorren distancias menores (Averill 1920, Gaston 1974, Mulvihill y Chandler 1990, Marchetti et al. 1995, Arizaga et al. 2010). Sin embargo, algunos autores han reportado que no existe correlación entre estas variables (Keast 1980).

La migración en aves

El fenómeno de la migración en las aves está ampliamente distribuido en aquellas especies que habitan en ambientes estacionales con fluctuaciones importantes en la disponibilidad de recursos (Alerstam et al. 2003). Además, se presentan migraciones por parte de los juveniles que se dispersan lejos de su lugar de eclosión y dispersión de individuos a diferentes sitios después de la temporada de reproducción a zonas donde puedan alimentarse y resguardarse, en algunos casos, estas migraciones ocurren de manera altitudinal donde los individuos se desplazan a tierras altas o bajas en busca de alimento (Newton 2007). Sin embargo, las estrategias y distancias que llevan a cabo las aves migratorias son muy variadas entre las distintas especies y poblaciones lo que sugiere que, probablemente, influyan un gran número de variables ambientales y ecológicas (Hedenström 2008). Por esta razón, las aves migratorias presentan modificaciones evolutivas en su morfología, fisiología (e. g. adquisición de capacidad de orientación y navegación) y conducta, con relación a factores externos y ecológicos (Lincoln 1999, Hedenström 2008).

La evolución de la migración en las aves ha sido de gran interés para los ornitólogos, quienes han tratado de explicar por qué algunas aves migran y otras no lo hacen. Cox (1895) postuló que una especie completamente residente puede dar lugar

a una migratoria parcial de corta distancia y, eventualmente, a una migratoria de largas distancias. Esto se explica a partir de una expansión de nicho, la cual sucede cuando existen condiciones favorables estacionales a lo largo de uno o más límites del área de distribución de una especie residente lo que puede generar que la selección actúe a favor de que un segmento de la población migre hacia esas zonas y, así, la especie evoluciona a una conducta de migración parcial. Se ha visto que patrones de evolución de migración parcial han aparecido y evolucionado en varias partes de Norte y Centroamérica y el Caribe (Cox 1895). Por otro lado, algunos autores sugieren que especies de dosel, son más propensas a presentar conductas migratorias. Familias de especies habitantes de dosel de los bosques han desarrollado (independientemente de su parentesco filogenético) la capacidad de llevar a cabo migraciones parciales a diferencia de las que habitan en el interior de los bosques, donde nunca se ha reportado esto (Chesser y Levey 1998).

Diagnosis de la especie: Icterus pustulatus (Wagler, 1829)

La especie *Icterus pustulatus*, llamado comúnmente bolsero dorso rayado o dorso listado (Jaramillo y Burke 1999, Van Perlo 2006) pertenece al orden Passeriformes y a la familia Icteridae (AOU 2012), la cual incluye aproximadamente 111 especies entre las que se encuentran las calandrias, zanates, turpiales y tordos, que se caracterizan por presentar picos puntiagudos y plumaje principalmente negro lustroso o de colores brillantes. Se distribuyen únicamente en el Nuevo Mundo (IBC 2012). Presentan nueve plumas primarias en sus alas y nueve plumas secundarias (Jaramillo y Burke 1999).

Las poblaciones de tierras bajas (*pustulatus*, *formosus* y *sclateri*) habitan en altitudes menores a 500 m y las del norte se encuentran en altitudes de hasta 2000 m.

Se distribuyen desde el norte de Sonora y este de Chihuahua a lo largo de la vertiente del Pacífico hasta el oeste de Guatemala; del este de Guatemala a lo largo de las tierras bajas del Pacífico y tierras altas de interiores de El Salvador, centro-oeste de Honduras y continúa hacia el sur de Nicaragua y extremo noroeste de Costa Rica; además, una población es residente de las Islas Tres Marías en Nayarit (Fig. 2). Habitan en matorrales o bosques espinosos, ecotonos, bosques secos deciduos de tierras bajas, corredores riparios en desiertos en su distribución norteña, bosques abiertos –especialmente en aquellos con arbustos espinosos como *Mimosa*- y en árboles cercanos a áreas agrícolas y en bosques áridos de encino en las tierras altas (Jaramillo y Burke 1999).

El bolsero dorso rayado se caracteriza por presentar un plumaje de color naranja a naranja-escarlata con un parche negro en la garganta y color blanco en el final de las plumas de las alas, pico moderadamente ancho con culmen recto y gonis ligeramente curvo, la cola es ligeramente graduada y larga (Howell y Webb 1995, Jaramillo y Burke 1999). Las poblaciones norteñas se identifican rápidamente por que presentan rayas negras en la espalda, mientras que las poblaciones del sur presentan la espalda con un parche grande de color negro (Jaramillo y Burke 1999). Las poblaciones del norte (subespecie *microstictus*) son sexualmente dicromáticos, es decir, presenta dimorfismo sexual en la coloración del plumaje, siendo los machos de un color naranja brillante con la cabeza naranja-rojiza, rayas negras cortas en la espalda y bordes de color blanco en las plumas de las alas y las hembras de color más pálido con la espalda, nuca y corona de color verde olivo (Jaramillo y Burke 1999, Cortes-Rodríguez et al. 2008). En la población de las Islas Tres Marías (subespecie *graysonii*), los machos son de color naranja amarillento y carecen de las rayas negras

en la espalda, mientras que las hembras son similares pero con coloración más olivo (Howell y Webb 1995, Jaramillo y Burke 1999). En cambio, las poblaciones del sur (subespecies *sclateri* y *alticola*) son monocromáticas, es decir, ambos sexos son parecidos en los patrones de coloración (Cortes-Rodríguez et al. 2008). Las poblaciones del centro (subespecie *pustulatus*) se caracterizan por presentar rayas gruesas de color negro en la espalda y porque las hembras son de colores más brillantes por lo que se parecen más a los machos. Las poblaciones más sureñas (subespecie *formosus*), que viven en Chiapas y Honduras, se distinguen por presentar una mancha negra que cubre la espalda en lugar de rayas. Por esta diferencia en sus patrones de coloración entre las distintas poblaciones, se considera que la especie *Icterus pustulatus* presenta variación geográfica por lo que varios autores han propuesto las distintas subespecies mencionadas e, incluso, hay algunos que consideran que ciertas poblaciones constituyen especies diferentes (Howell y Webb 1995, Phillips 1995, Jaramillo y Burke 1999, Navarro-Sigüenza y Peterson 2004) (Cuadro 1).

El bolsero dorso rayado se considera una especie parcialmente migratoria, sobre todo las poblaciones del norte. Varios autores han reportado su presencia durante el invierno en California (McCaskie y Banks 1964), Arizona (Phillips 1995) y Oregon (Gilligan et al. 1994). Además, la subespecie *microstictus*, que se distribuye desde Sonora y Chihuahua hasta Jalisco, realiza migraciones a Guerrero durante el invierno (Howell y Webb 1995).

Esta especie se reproduce en tiempos diferentes de acuerdo a su distribución: en el norte la temporada de reproducción ocurre desde principios de junio hasta mediados de agosto y en el sur, a partir de Oaxaca, inicia desde mayo (Rowley 1984).

Las hembras son las encargadas de la construcción del nido, el cual consiste en una canasta colgante de hierbas suaves que mide hasta 70 cm de longitud que cimientan en aproximadamente un mes, (Jaramillo y Burke 1999). Ponen de 3 a 4 huevos de color azul pálido con manchas negras, los cuales incuban por un periodo de 12 a 14 días (Corman y Monson 1995). Se alimentan principalmente de insectos y en algunos sitios, de frutas y semillas (Jaramillo y Burke 1999). Forrajean en parejas o grupos familiares atrapando a sus presas en las hojas de los árboles o arbustos o los toman directamente de hojas secas (Jaramillo y Burke 1999).

Icterus pustulatus como modelo biológico

Estudios previos con *Icterus pustulatus* incluyen principalmente análisis de sus patrones de coloración en las poblaciones continentales y la población insular que habita en las Islas Tres Marías (Grant 1965), análisis de la variación del canto en machos y hembras (Price et al. 2008, Hall et al. 2010) y un estudio que analizó la variación geográfica de esta especie, donde se reporta que el complejo de poblaciones de *I. pustulatus* es resultado de un evento reciente de divergencia (Cortés-Rodríguez et al. 2008).

A nivel del género *Icterus*, existen varios estudios donde se analiza la relación filogenética del grupo considerando patrones de coloración y migración donde se reporta que a lo largo de la historia evolutiva de este género, han ocurrido eventos de pérdida y ganancia de la capacidad de migrar, además de que la evolución de esta conducta ocurre simultáneamente junto con el dicromatismo (Kondo y Omland 2007, Friedman et al. 2009). Así mismo, este género representa un taxón que ha evolucionado a partir de eventos de convergencia (Beecher 1950), de divergencia

(Baker et al. 2003) y de especiación reciente (Omland y Kondo 2006) a nivel genético y morfológico.

Cuadro 1. Especies y subespecies reconocidas dentro de *Icterus pustulatus* en México.

Especie	Subespecie	Distribución	Características	Autores
<i>Icterus pustulatus</i> (Wagler, 1829)	Incluye a las subespecies <i>microstictus</i> y <i>pustulatus</i>	Oeste de México, de Sonora a Chiapas	Espalda con pequeños puntos, pico fino	Navarro-Sigüenza y Peterson (2004)
	<i>I. p. microstictus</i>	Oeste de México desde Sonora y Chihuahua hasta el sur de Jalisco	Rayas negras muy pequeñas en la espalda, dicromatismo sexual, color rojizo en la cabeza de machos	Howell y Webb (1995), Phillips (1995), Jaramillo y Burke (1999)
	<i>I. p. graysonii</i>	Islas Tres Marías	Color amarillo y tiende a carecer de rayas negras en la espalda	Howell y Webb (1995), Phillips (1995), Jaramillo y Burke (1999)
	<i>I. p. pustulatus</i>	Desde Colima en el suroeste hasta el norte de Oaxaca y este desde Guanajuato a Morelos, Puebla y oeste de Veracruz	Rayas gruesas de color negro en la espalda	Howell y Webb (1995), Jaramillo y Burke (1999)
	<i>I. p. sclateri</i>	Del sur de Oaxaca y Chiapas hasta Costa Rica	Rayas muy anchas de color negro en la espalda, con más color negro en la espalda que amarillo o naranja	Jaramillo y Burke (1999)
<i>Icterus sclateri</i> Cassin 1867	Incluye a la subespecie <i>formosus</i>	Costa del Pacífico, Chiapas a Honduras	Espalda con grandes manchas o toda negra, pico delgado	Navarro-Sigüenza y Peterson (2004)
<i>Icterus graysonii</i> Cassin 1867	Incluye a la subespecie <i>graysonii</i>	Islas Tres Marías	Espalda sin rayas negras o toda negra, pico delgado	Navarro-Sigüenza y Peterson (2004), Cortes-Rodríguez et al. (2008)

Objetivos

General. Describir y analizar las características morfológicas del ala en las poblaciones del bolsero dorso rayado (*Icterus pustulatus*).

Particulares.

- (a) Describir y comparar las características morfológicas del ala entre las poblaciones migratorias y no-migratorias de *I. pustulatus*, a partir del uso de índices de morfología alar y medidas de las longitudes de las plumas primarias.
- (b) Determinar si la migración actúa como presión de selección en las características morfológicas del ala de *I. pustulatus*.

Métodos

Se midieron 305 ejemplares adultos de *Icterus pustulatus* alojados en las colecciones ornitológicas del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM, la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología, UNAM, y The Ornithology Collection of the Burke Museum, University of Washington, correspondientes a 238 ejemplares no-migratorios (subespecies *formosus*, *pustulatus* y *sclateri*; 96 machos y 141 hembras) y 67 migratorios (subespecie *microstictus*; 42 machos y 26 hembras). Se descartaron ejemplares no adultos, con presencia de muda y aquellos con las plumas de las alas desgastadas, maltratadas, curvas o que evitaran la medición de algún carácter por mal estado de preparación (Jenni y Winkler 1989, Lockwood et al. 1998). También, se utilizaron individuos de *I. pustulatus* colectados en las salidas de campo a la Costa del Pacífico y Morelos en el periodo de 2013 a mediados de 2014. Estos organismos fueron colectados con ayuda de redes de niebla y fueron preparados con un ala extendida para la medición de las plumas primarias y toma de fotografías. Todos los ejemplares colectados para este estudio fueron ingresados a la colección ornitológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Conformación de grupos

Para comparar las diferencias morfológicas del ala entre las poblaciones del bolsero dorso rayado se definieron *a priori* dos grupos: (1) migratorios (subespecie *microstictus*), para las poblaciones del norte y (2) no-migratorios (subespecies *pustulatus*, *sclateri* y *formosus*), poblaciones del centro y sur de México hasta Costa Rica. Los análisis buscarán diferencias entre estos dos grupos (Fig. 2). La subespecie

graysonii, que se distribuye en las Islas Tres Marías, no se consideró en este trabajo por la falta de muestra representativa en las colecciones consultadas ($n < 30$).

Para la elaboración de los grupos, se consideró el principio de cercanía geográfica y similitud en factores ambientales como tipo de vegetación, regiones biogeográficas y altitud (CONABIO, 1997) usando un Sistema de Información Geográfica comercial ArcView 3.3. (www.esri.com) para agrupar los datos georreferidos del sitio de colecta de los ejemplares. Estos se obtuvieron de las bases de datos de las colecciones científicas revisadas y del portal electrónico GBIF (Global Biodiversity Information – GBIF- www.gbif.com). Para aquellos ejemplares con datos georreferidos faltantes se buscaron las coordenadas geográficas de su localidad con ayuda del programa Google Earth (Google Inc. 2014).

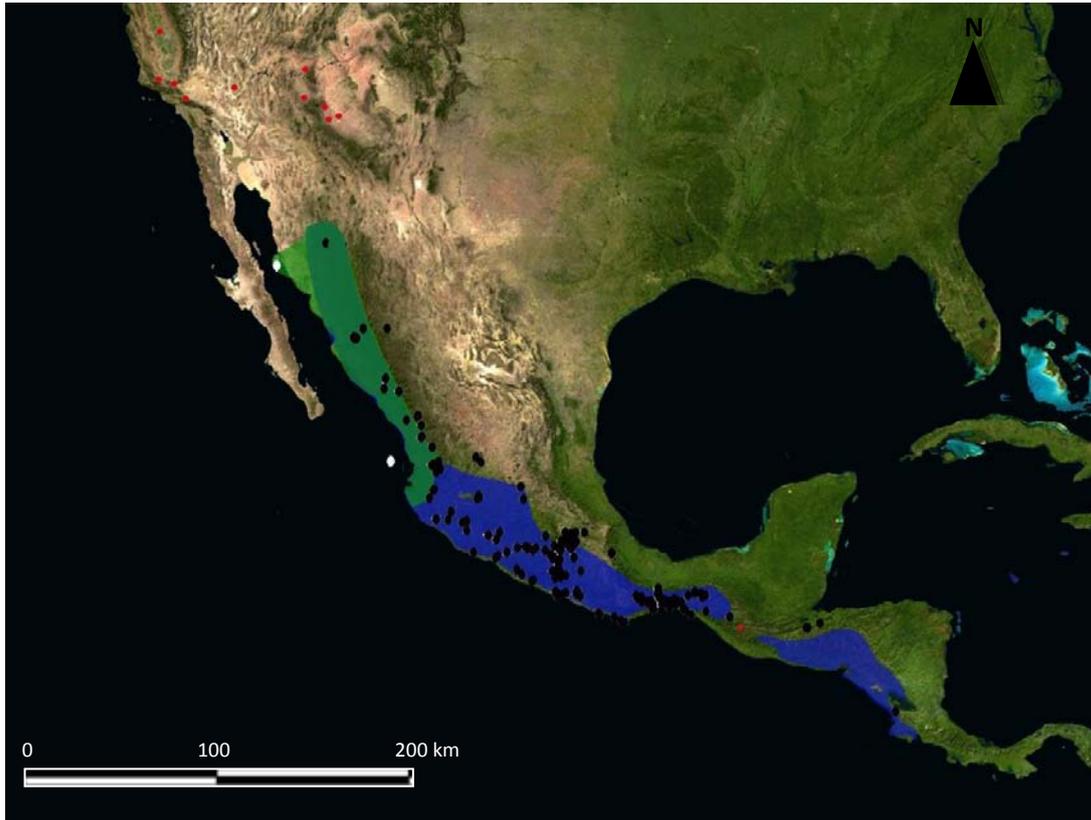


Figura 2. Grupos utilizados de *Icterus pustulatus*. Los colores azul y verde señalan la distribución de la especie (InfoNatura, 2003); el polígono verde representa al grupo de las migratorias y el azul el de las no-migratorias. Los puntos negros señalan los sitios de colecta de los ejemplares utilizados en este estudio y los rojos los registros que existen de vagrantes.

Medidas corporales

Se realizaron mediciones de cuerda alar (desde la articulación de la muñeca hasta la punta de la rémige primaria más larga cuando el ala está plegada) del ala izquierda (Pyle 1997). También se midieron las distancias primarias (P9-P1; distancia que hay entre las puntas de las plumas primarias y la punta del ala) (Lockwood et al. 1998) de las 9 plumas primarias (Fig. 3) para obtener *pointedness* y simetría. Todas las medidas se realizaron con un vernier Mitutoyo Digimatic Absolute de 0.01 mm de precisión. Se midieron las distancias primarias de cada primaria debido a que se ha demostrado que

este valor es más confiable que si se extrae la diferencia a partir de las longitudes de cada pluma (Lockwood et al. 1998).

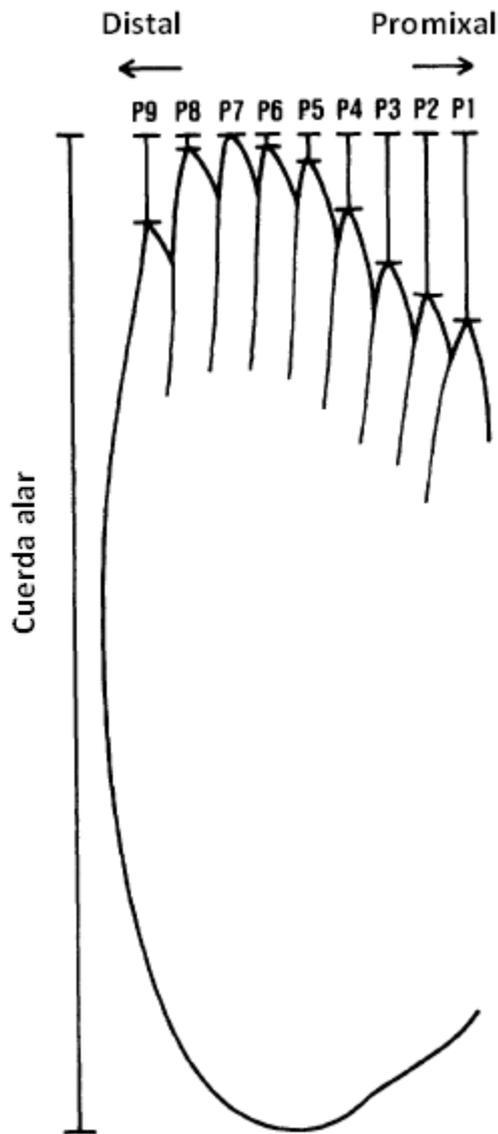


Figura 3. Medidas del ala tomadas para calcular la morfología del ala de *Icterus pustulatus*. P9-P1 son las distancias primarias para cada pluma primaria. Tomado de Chandler y Mulvihill (1988).

Al ala extendida de los ejemplares se les midió la longitud de cada pluma primaria con una regla metálica graduada en milímetros (precisión 0.1 mm) (Fig. 4). Además, se dibujó el contorno del ala en hojas milimétricas para obtener el valor del área (W_a = área del ala, por sus siglas en inglés) del ala a través del método propuesto por Pennycuik (1989), en el cual se cuentan el número de cuadros de una superficie conocida que se encuentran en el interior del dibujo del ala y se excluyen aquellos que

no incluyen más de la mitad de su superficie. A su vez, se midió la media envergadura del ala (longitud desde la unión del ala con el cuerpo del ave hasta la punta del ala; HWs= media envergadura del ala, por sus siglas en inglés) midiendo la longitud de cuadros que abarcaban los límites exteriores de cada lado. Con estas medidas se obtuvo el valor de la razón de proporción (envergadura al cuadrado dividida por el área del ala; Ra=razón de proporción, por sus siglas en inglés: *aspect ratio*) para cada grupo, de manera independiente, el cual se obtiene con la siguiente fórmula: $Ra = HWs^2/Wa$. Esta fórmula se obtuvo a partir de la utilizada por Pennycuik (1989) para obtener la razón de proporción donde se utiliza el valor completo de envergadura (distancia que hay desde la punta de un ala hasta la punta de la otra ala cuando el ave tiene las alas extendidas) debido a que únicamente pudimos medir la media envergadura de ejemplares de colección.

También, se midieron las longitudes de las nueve plumas primarias en los ejemplares con un ala extendida con ayuda de una regla milimétrica (precisión 0.1 mm). Las medidas se hicieron insertando la regla entre cada par de plumas como sugieren Jenni y Winckler (1989). Estas medidas fueron estandarizadas usando el método de Senar et al. (1994), el cual utiliza un coeficiente de alometría basado en un modelo de crecimiento que permite considerar las proporciones alométricas del ala con respecto al tamaño de los individuos. Está basado en la siguiente fórmula:

$$P_{ji}^* = P_{ji} \left(\frac{l_0}{l_i} \right)^{b_j}$$

Donde P_{ji} es la medida original de la longitud de cada primaria j del individuo i , P_{ji}^* es el valor anterior transformado, l_i es la cuerda alar del individuo i , l_0 es una medida convencional estándar de cuerda alar. En este caso se utilizó el valor promedio de

cuerda alar (l_0) para cada grupo (♂ migratorios 88.1, ♀ migratorios 83.4, ♂ no-migratorios 96.8, ♀ no-migratorios 91.2) al que todos los individuos fueron reducidos o incrementados. B_j es un coeficiente de alometría de la primaria i de acuerdo al modelo de crecimiento: $P_{ji} = a_j l_j^{b_j}$, donde a_j corresponde a un parámetro obtenido a partir de un modelo de regresión lineal. Estos parámetros corresponden a los valores de la pendiente (b_j) y ordenada al origen (a_j) de la ecuación de la recta que se obtiene de un modelo de regresión lineal entre las longitudes de cada pluma primaria y la cuerda alar de todos los ejemplares.

Los nuevos valores de longitud de cada pluma primaria (Px^* = longitud de x pluma primaria transformada con el método de Senar et al. 1994) fueron utilizados para los análisis posteriores.



Figura 4. Puntos de inserción de la regla milimétrica (flechas abiertas) para medir la longitud de las plumas primarias señaladas (flechas sólidas). Ala de un ejemplar macho de la colección de alas del Museo Burke de la Universidad de Washington.

Finalmente, se utilizaron varios índices debido a que cada uno describe distintos aspectos de la morfología del ala. Se obtuvieron los índices de Kipp, Hedenström P9 (H9), Hedenström P5 (H5), WPT1, WPT2 y WSYM a partir de las mediciones de distancia primaria y cuerda alar (Kipp 1958, Holynski 1965, Busse 1967, Tiainen 1982, Hedenström y Peterson 1986, Lockwood et al. 1998). Los índices de Kipp's, H9, H5 y WPT1 cuantifican *pointedness* (alargamiento de las primarias distales y encogimiento de las proximales), WPT2 mide *pointedness* y estrechez, mientras que WSYM se ocupa de la simetría del ala (simetría de las plumas primarias alrededor de la punta del ala) (Chandler y Mulvihill 1988, Lockwood et al. 1998) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Índices empleados en este estudio para analizar la morfología del ala. Donde L, cuerda alar; Px, distancia primaria de la pluma x; $\sum p$, sumatoria de las plumas primarias proximales; $\sum d$, sumatoria de las plumas primarias distales. Basados en las longitudes primarias de P9 a P3. Tomado de Chandler y Mulvihill (1988) y Lockwood et al. (1998).

Índice	Fórmula	Característica del ala	Referencias
Kipp	$100*(P1/L)$	<i>Pointedness</i> (+)	Kipp 1959
H9	$(L \text{ ala}-P9)/L \text{ ala}$	<i>Pointedness</i> (+)	Hedenström y Pettersson 1986
H5	$(L \text{ ala}-P5)/L \text{ ala}$	<i>Pointedness</i> (-)	Hedenström y Pettersson 1986
WPT1	$(\sum p+\sum d)/L \text{ ala}$	<i>Pointedness</i> (+)	Busse 1967, Tiainen 1982
WPT2	$100(\sum p-\sum d)/L \text{ ala}$	<i>Pointedness</i> (+)	Holynski 1965
WSYM	$\sum p/\sum d$	Simetría (-)	Tiainen 1982, Tiainen y Hanski 1985

Análisis estadísticos

Todos los análisis estadísticos realizados para este trabajo se llevaron a cabo con el programa STATISTICA 8.0 (Stat Soft Inc. 2007) y SAM 4.0 (Rangel et al. 2010).

Para determinar la existencia de dimorfismo sexual de los caracteres utilizados de esta especie, se hizo una prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney para las variables de cuerda alar y P9*-P1*, ya que ninguna de estas variables presentó una distribución normal (prueba de Shapiro-Wilks, $p < 0.05$ para todas). Como las diferencias fueron significativas (U de Mann-Whitney, $p < 0.05$ para todas las variables), se hicieron los análisis siguientes de manera independiente para hembras y machos.

Se llevaron a cabo pruebas de U de Mann-Whitney de los valores de los índices de Kipp, H9, H5, WPT1, WPT2 y WSYM para determinar si existen diferencias entre los grupos migratorios y no-migratorios.

Para evaluar la morfología del ala de manera independiente a los índices, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) utilizando las longitudes de las nueve primarias a partir de la matriz de correlación. Un análisis de PCA crea combinaciones lineales de las variables originales que representan las principales fuentes de variación en los datos, lo que proporciona una evaluación objetiva de la morfología del ala. A partir de este análisis, se obtuvieron los valores de los *scores* para cada ejemplar con el objetivo de determinar si existen diferencias morfológicas del ala dentro de la especie. Debido a que la especie presenta dimorfismo sexual en las variables utilizadas en este trabajo, se hicieron análisis de PCA independientes para machos y hembras. Para determinar si existen diferencias entre los grupos, se realizó una prueba de U de Mann-Whitney utilizando los valores de los *scores* de PC1 y PC2 (Primer y segundo componente principal; por sus siglas en inglés, *principal component*) de cada individuo para determinar si existen diferencias entre los grupos migratorios y no-migratorios de *Icterus pustulatus*. Esta prueba se

realizó de manera independiente para machos y hembras. Finalmente, se mapearon y graficaron los resultados de los *scores* de PC1 para machos y hembras (valores significativos en la prueba de U de Mann-Whitney, $p < 0.05$) para determinar si existen diferencias entre las poblaciones (Fig. 5 y 6).

Finalmente, se llevaron a cabo pruebas de U de Mann-Whitney para las medidas de cuerda alar y longitudes de las plumas primarias (9*-1*) y prueba de *t* de Student para para los valores de HWs (media envergadura) y Ra (razón de proporción) (distribución normal para estas variables; prueba de normalidad de Shapiro-Wilks, $p > 0.05$) con la finalidad de conocer si existen diferencias significativas entre los grupos no-migratorios y migratorios del bolsero dorso rayado.

Resultados

Se encontraron diferencias significativas entre los grupos para ambos sexos en todos los índices (prueba de U de Mann-Whitney, $p < 0.05$), excepto para H5 (Cuadro 3). Para los valores de H9, WPT1 y WPT2, los individuos migratorios presentaron valores mayores, lo cual indica que presentan alas más puntiagudas. Para el índice de Kipp no se cumple este patrón y en el caso de WSYM las migratorias tienen valores menores de simetría, lo cual concuerda con lo reportado por Balmford et al. (1993) que observaron que aves migratorias presentan valores mayores de asimetría.

Cuadro 3. Valores de índices de morfología del ala (media $\mu \pm$ desviación estándar σ) para *I. pustulatus*. Valores de p de la prueba de U de Mann-Whitney entre grupos y en negritas los valores de p significativos.

	N	Índices					
		Kipp's	H9	H5	WPT1	WPT2	WSYM
No-migr ♀	96	14.53±2.27	85.47±2.27	98.87±0.81	0.26±0.06	1.21±8.71	1.33±0.62
No-migr ♂	141	15.68±2.96	84.32±2.96	98.69±1.43	0.28±0.09	1.93±11.34	1.63±2.43
Migr ♀	26	11.92±4.12	88.08±4.12	98.82±1.39	0.30±0.07	-6.63±13.42	0.86±0.64
Migr ♂	42	13.56±3.8	86.44±3.8	98.91±0.91	0.30±0.07	-4.93±12.48	0.98±0.66
♂ migr y no-migr		<0.01	<0.01	0.99	0.03	<0.01	<0.01
♀ migr y no-migr		<0.01	<0.01	0.45	<0.01	<0.01	<0.01

En los PCA, dos componentes principales explicaron la mayor parte de la variación total de los datos originales para machos y hembras los cuales explican el 95.38% y 96% de la variación total de los datos originales, respectivamente (Cuadro 4). Para ambos casos, el primer componente (PC1) puede interpretarse como un eje de incremento de las plumas primarias distales y disminución de las proximales y el segundo componente (PC2) como un eje de disminución de las distales hacia la punta e incremento de las proximales a partir de la punta del ala. Estos dos ejes representan

las dimensiones de la morfología del ala de *Icterus pustulatus*. Así mismo, se obtuvieron diferencias significativas en los *scores* de PC1 (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0.05$) con valores mayores para las migratorias en ambos casos (machos y hembras), lo que indica alas más puntiagudas en las migratorias, pero no se encontraron diferencias significativas para los *scores* de PC2. Al graficar los resultados obtenidos de los *scores* de PC1 para ambos sexos, se puede observar claramente la distinción de dos grupos independientes explicados por diferencias en la morfología del ala (Fig. 5 y 6).

Cuadro 4. Resultados de los análisis de componentes principales de la morfología de ala de *Icterus pustulatus* para machos (♂) y hembras (♀). Se muestran los valores de carga entre los componentes y cada variable utilizada para el análisis.

Variable	♂		♀	
	PC1	PC2	PC1	PC2
9*	0.88	-0.41	0.93	-0.28
8*	0.94	-0.32	0.96	-0.25
7*	0.96	-0.18	0.97	-0.19
6*	0.98	-0.08	0.98	-0.07
5*	0.98	0.07	0.98	0.00
4*	0.97	0.16	0.97	0.08
3*	0.96	0.18	0.97	0.18
2*	0.93	0.26	0.96	0.20
1*	0.91	0.30	0.90	0.34
Eigenvalor	8.05	0.53	8.27	-0.37
% variación explicada	89.49	5.89	91.91	4.16
% variación acumulada	89.49	95.38	91.91	96.08

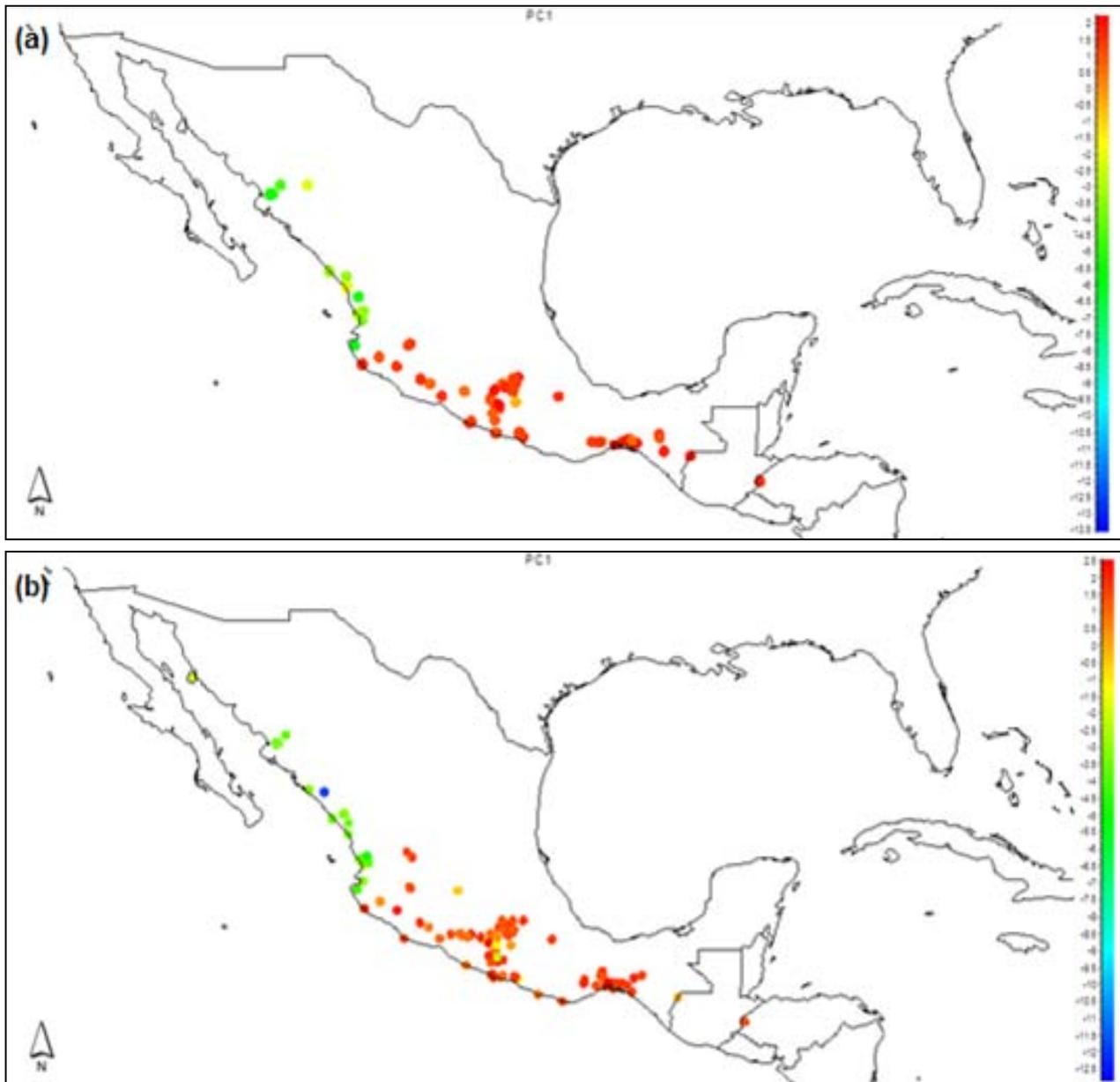


Figura 5. Valores de los scores de PC1 para cada ejemplar medido de *Icterus pustulatus*. (a) ♀, (b) ♂. Mapas obtenidos con el programa SAM 4.0.

Por otro lado, también se encontraron diferencias significativas (prueba U de Mann-Whitney, $p < 0.05$) para la cuerda alar y las longitudes de las nueve primarias (Fig. 7). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para los valores de razón de proporción (Ra) y envergadura (Ws) (prueba de t de Student, $p > 0.05$), excepto en la medida de envergaduras para hembras (Cuadro 5). Estos resultados deben tomarse con cautela debido a que el número de muestra para todos los casos fue muy pequeño ($N < 30$ en cada grupo).

Cuadro 5. Valores obtenidos para la media envergadura (HWs) y la razón de proporción (Ra) (media±desviación estándar). Valores de *p* significativos en negritas (*p*<0.05) para la prueba de *t* de Student.

Grupos	N	HWs	Ra
No-migr ♀	7	120.71±7.04	2.04±0.09
No-migr ♂	10	130.20±7.05	2.17±0.13
Migr ♀	13	129.92±6.14	2.15±0.17
migr ♂	19	133.26±9.67	2.12±0.20
♀ no-migr y migr (<i>p</i>)		0.01	0.13
♂ no-migr y migr (<i>p</i>)		0.39	0.5

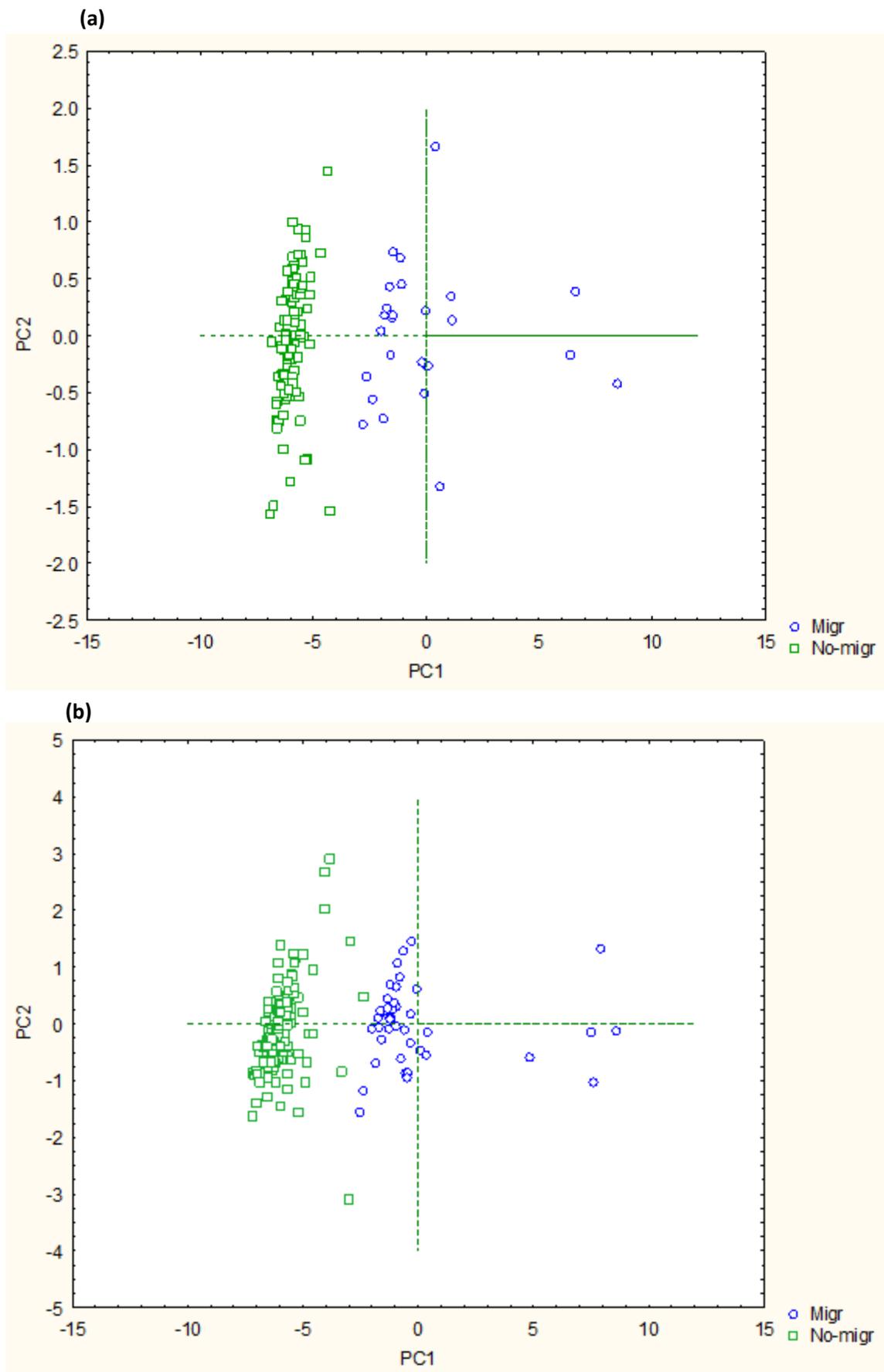


Figura 6. Biplot del análisis de componentes principales para (a) ♀ (variación explicada para PC1 de 91.91% y PC2 de 4.16%) y (b) ♂ (variación explicada para PC1 de 89.49% y PC2 de 5.89%).

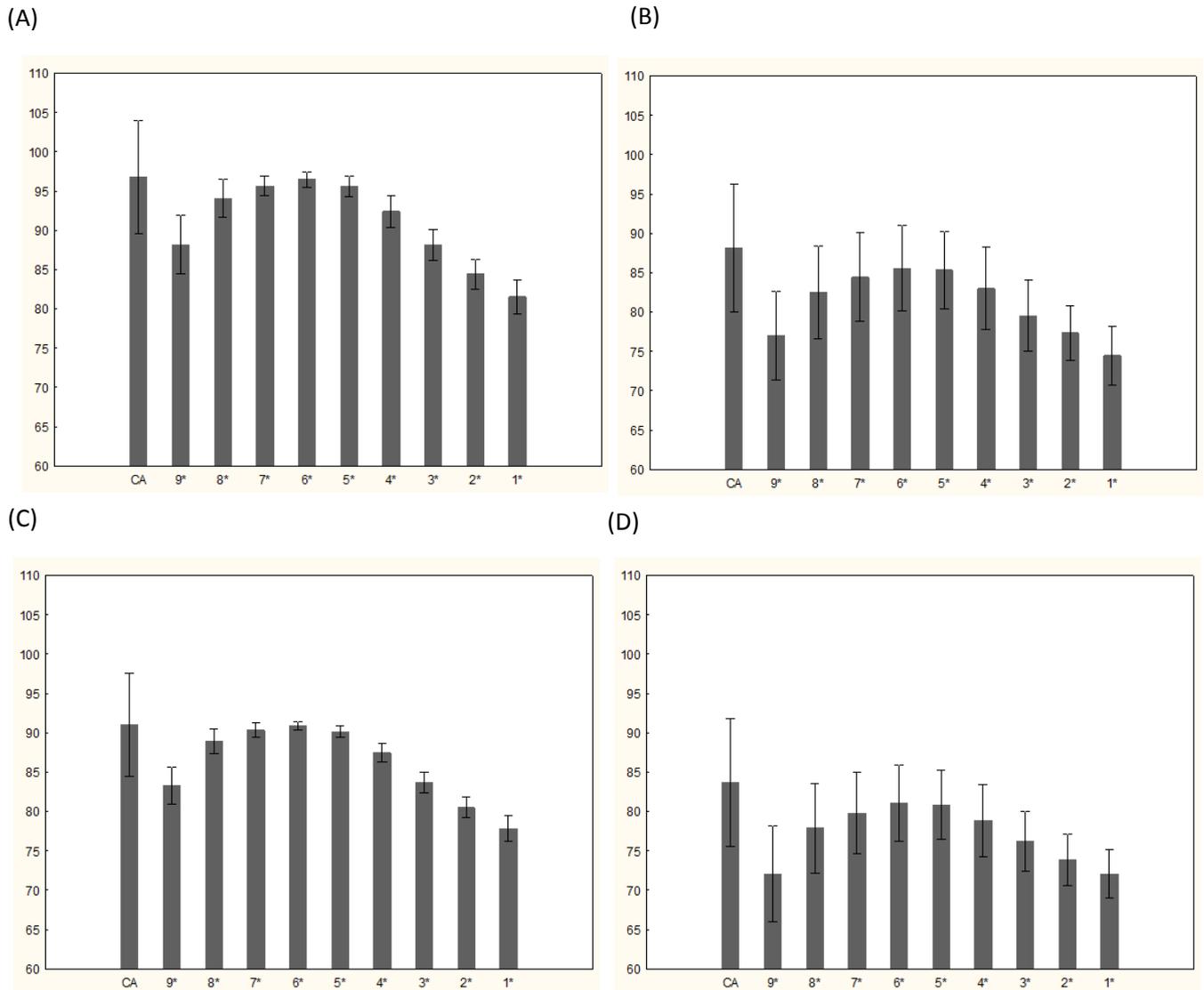


Figura 7. Valores obtenidos de las mediciones de cuerda alar y longitud de plumas primarias por grupo. Las barras representan la media y los bigotes los valores de $\text{media} \pm \text{desviación estándar}$. Para todas existieron diferencias significativas con la prueba de U de Mann-Whitney $p < 0.05$). (A) ♂ No-migratorios, (B) ♂ migratorios, (C) ♀ no-migratorias, (D) ♀ migratorias.

Discusión

Los resultados obtenidos proporcionan evidencia sobre las diferencias en la morfología del ala entre las poblaciones migratorias y no-migratorias del bolsero dorso rayado. Las poblaciones migratorias presentaron alas más puntiagudas y asimétricas (valores mayores en los índices de H9, WPT1 y WPT2 y valores menores para WSYM), lo cual se ha reportado como característico de aves migratorias en varios trabajos (Tiainen 1982, Chandler y Mulvihill 1988, Lockwood et al. 1998, Mönkkönen 1995, entre otros). Sin embargo, con el índice de Kipp se obtuvo lo opuesto, las residentes presentan valores mayores, lo que indica que sus alas son más puntiagudas.

Este resultado puede deberse a que *Icterus pustulatus* presenta, probablemente, una variación clinal (Cortes-Rodriguez et al. 2008), siendo las poblaciones sureñas más grandes que las del norte, y el índice de Kipp está basado en la longitud de la pluma secundaria más distal (Kipp 1959, Lockwood et al. 1998). Si consideramos las proporciones alométricas que rigen a todos los organismos (Huxley 1972, Thompson 1992) es de esperar que este índice sea mayor en las residentes, ya que son más grandes y tienen alas de mayor longitud que las poblaciones norteñas (Howell y Webb 1995, Jaramillo y Burke 1999). Es común que las alas de las aves muestren variación alométrica entre morfología y tamaño: aves más grandes tienen mayor área alar y mayor envergadura, por lo que se puede suponer que la morfología de la punta del ala varíe también de acuerdo al tamaño (Rayner 1988).

En el caso de los índices H5 y H9 que también se basan en la longitud de una pluma, primarias 5 y 9 respectivamente, se considera que la presión de selección ejercida sobre estas plumas durante el vuelo influye en la morfología a pesar de las

proporciones alométricas del ala, debido a que su posición es más distal (Mönkkönen 1995, Lockwood et al. 1998, Videler 2006).

A su vez, se obtuvieron diferencias significativas para los *scores* del primer componente (PC1), el cual describe un incremento de las plumas distales y un decremento de las proximales. También para este caso, las migratorias presentaron valores mayores en los *scores*, lo que sugiere que presentan alas más puntiagudas como se describe para aves migratorias (plumas distales de mayor longitud y proximales cortas) (Chandler y Mulvihill 1988, Pennycuick 1989, Mönkkönen 1995, Lockwood et al. 1998). Además, al graficar los *scores* del PC1 se confirma claramente la existencia de los dos grupos propuestos para el análisis de morfología alar en este estudio (ver Fig. 5).

Por otro lado, el grupo de aves no-migratorias de *I. pustulatus* tienen valores mayores de cuerda alar y longitudes de plumas primarias ($9^{*}-1^{*}$) (ver Fig. 7), lo cual es opuesto a lo que se esperaba ya que las aves migratorias generalmente tienen alas de mayor longitud que aves no-migratorias (Pennycuick 1989, Mönkkönen 1995, Lockwood et al. 1998, Videler 2006, Hedenström 2008). Esto puede explicarse por las diferencias de tamaño que existen en *I. pustulatus* y por su variación geográfica, donde las poblaciones sureñas son de mayor tamaño y presentan alas de mayor longitud (Howell y Webb 1995, Jaramillo y Burke 1999).

Dentro del grupo de las no-migratorias están incluidas varias poblaciones (subespecies *pustulatus*, *formosus* y *sclateri*) que muestran gran variabilidad en la morfología por lo que han sido consideradas incluso especies independientes (ver Cuadro 1), es relevante que estas poblaciones se agrupen de manera independiente al

grupo de las migratorias (ver Fig. 5) por lo que se puede sugerir que una distinción importante entre estas poblaciones es la conducta migratoria de las norteñas y la residencia de las del sur. A pesar de que varios autores describen a esta especie como parcialmente migratoria (Howell y Webb 1995, Jaramillo y Burke 1999) y que existen registros de la subespecie *microstictus* en EUA y Guerrero (McCaskie y Banks 1964, Gilligan et al. 1994, Howell y Webb 1995, Phillips 1995) no se ha estudiado esta conducta ni los patrones de migración que presenta la especie.

Dentro del género *Icterus* existen diversos eventos de pérdida y ganancia de la conducta migratoria dentro de su historia evolutiva, además, dentro del clado en donde se ubica *I. pustulatus* se presenta un evento de ganancia en la capacidad de migrar por la especie hermana *I. bullockii* (Kondo y Omland 2007). Kondo y Omland (2007) sugieren que debido a los rápidos cambios evolutivos en la capacidad de migrar del género *Icterus*, es necesario ampliar su filogenia a nivel de subespecies. En este estudio no utilizaron representantes de todo el complejo de *I. pustulatus* quedando fuera la subespecie *microstictus*, por lo que este trabajo puede aportar información que ayude a complementar la rama del clado que incluye a esta especie.

Por otro lado, Cortés-Rodríguez et al. (2008) reportaron que *Icterus pustulatus* es una especie de divergencia muy reciente en términos evolutivos por su poca variabilidad genética y la frecuencia de haplotipos entre sus poblaciones, que existe posiblemente como resultado de flujo génico. Además, encontraron tres haplotipos distintos en las poblaciones continentales distinguiéndose claramente los del norte y sur y se encontró gran diversidad de haplotipos en el centro de México, principalmente en los estados de Guerrero, Morelos y Puebla, lo que puede explicarse por el flujo

génico que existe entre las poblaciones del norte que migran hacia Guerrero (Howell y Webb 1995). A pesar de que existen diferencias genéticas marcadas dentro de las poblaciones del norte y del sur de *I. pustulatus* se considera posible que estos grupos puedan distinguirse morfológicamente entre sí por la presión ejercida por la migración en las poblaciones del norte.

En trabajos previos se ha observado que adaptaciones morfológicas ligadas a la migración pueden aparecer en un tiempo generacional muy corto debido a la alta presión de selección a las que está sujeto el aparato locomotor del vuelo (Berthold 1988 y 1999, Pulido y Berthold 2003, Pulido 2007). Kondo y Omland (2007) sugieren que, dentro del género *Icterus* han existido cambios evolutivos muy rápidos en su conducta migratoria.

Con todo lo anterior y con base en los resultados obtenidos, se sugiere que la migración ha jugado un papel importante en la evolución del bolsero dorso rayado debido a que las poblaciones del norte (subespecie *microstictus*) mostraron adaptaciones morfológicas en las alas que distinguen a aves migratorias siendo este grupo el único reportado como parcialmente migratorio.

Es considerado importante llevar a cabo estudios que permitan conocer los patrones de migración de *Icterus pustulatus*, así como análisis ecológicos que permitan entender las causas de los movimientos de las poblaciones del norte y, de esta manera, tener una resolución mayor sobre la historia evolutiva de esta especie. Además, si se incluyera a individuos de la población de las Isla Tres Marías en este estudio se daría una resolución más detallada sobre la evolución de la morfología de ala de esta especie, debido a que se ha reportado anteriormente que las poblaciones o

especies insulares del género *Icterus* son completamente residentes y nunca han presentado eventos de pérdida o ganancia de la capacidad de migrar a lo largo de su historia evolutiva (Kondo y Omland 2007).

Conclusión

Icterus pustulatus presenta diferencias en la morfología del ala entre sus poblaciones migratorias y no-migratorias. Las poblaciones migratorias tienen alas más puntiagudas y asimétricas, característica reportada en otros estudios como distintivas de aves con comportamientos migratorios. Debido a estas diferencias y a la conducta migratoria reportada para las poblaciones del norte, se concluye que la migración juega un papel importante en la morfología alar de esta especie.

Referencias

- Alerstam, T. y A. Lindström. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time energy and safety. En: *Bird Migration: physiology and ecophysiology*. Gwinner, E. (Ed.). Springer-Verlag, Heidelberg, Alemania. Pp: 331-351.
- Andersson, M. y R. A. Norberg. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling-flight performance. *Biol. J. Linn. Soc.* **15**: 105-130.
- AOU, The American Ornithologist's Union. 2012. *The complete list of bird species of North America*. Disponible en <http://www.aou.org/checklist/north/>. Consultado el 7 de diciembre de 2012.
- Averill, C. K. 1920. Migration and physical proportions. A preliminary study. *The Auk*, **42**: 353-358.
- Baker, J. M., E. López-Medrano, A. G. Navarro-Sigüenza, O. R. Rojas-Soto y K. E. Omland. 2003. Recent speciation in the orchard oriole group: divergence of *Icterus spurius* and *Icterus spurius fuertesi*. *The Auk*, **120** (3): 848-859.
- Balmford, A., I. L. Jones y A. L. R. Thomas. 1993. On avian asymmetry: evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **252**: 245-251.
- Beecher, W. J. 1950. Convergent evolution in the American Orioles. *Wilson Bulletin*, **62** (2): 51-86.
- Berthold, P. 1988. The control of migration in European Warblers. *Proceedings of the International Ornithological Congress.* **19**: 215-249.
- Busse, P. 1967. Application of the numerical indexes of the wing shape. *Notatki Ornitol.* **8**: 1-8.
- Chandler, C. R. y R. S. Mulvihill. 1988. The use of wing shape índices: An evaluation. *Ornis Scand.* **19**: 212-216.
- Chesser, R. T. y D. J. Levey. 1998. Austral migrants and the evolution of migration in New World birds: Diet, habitat, and migration revisited. *American Naturalist*, **152**: 311-319.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1997. Portal de Geoinformación, Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. México.
- Corman, T. y G. Monson. 1995. First United States nesting records of the Streak-backed Oriole. *Western Birds*, **26**: 49-53.

- Cortes-Rodríguez, N., B. E. Hernández-Baños, A. G. Navarro-Sigüenza y K. E. Omland. 2008. Geographic variation and genetic structure in the streak-backed Oriole: Low mitochondrial DNA differentiation reveals recent divergence. *The Condor*, **110** (4): 729-739.
- Cox, G. W. 1985. The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the New World. *American Naturalist*, **126**: 451-474.
- De la Hera, I., F. Pulido y M. E. Visser. 2014. Longitudinal data reveal ontogenetic changes in the wing morphology of a long-distance migratory bird. *Ibis*. **156**: 209-214.
- Dixon, C. 1892. *The Migration of birds*. Chapman and Hall, London.
- Fernández, G. y D.B. Lank. 2007. Variation in the wing morphology of western sandpipers (*Calidris mauri*) in relation to sex, age class, and annual cycle. *The Auk*, **124** (3): 1037-1046.
- Friedman, N. R., C.M. Hoffman, B. Kondo y K. E. Omland. 2009. Correlated evolution of migration and sexual dichromatism in the New World Orioles (*Icterus*). *Evolution*, **63** (12): 3269-3274.
- Gaston, A. J. 1974. Adaptation in the genus *Phylloscopus*. *Ibis*. **116**: 432-450.
- Gill, F. B. 2007. *Ornithology*. W. H. Freeman and Company, Nueva York.
- Gilligan, J., D. Rogers, M. Smith y A. Contreras. 1994. *Birds of Oregon*. Cinclus Publishing, McMinville, Oregon.
- Google Inc. 2014. Google Earth. Software.
- Grant, P. R. 1965. Plumage and the Evolution of Birds on Islands. *Systematic Zoology*. **14** (1): 47-52.
- Green, D. J., I. V. J. Whitehorne, A. L. Taylor y E. L. Drake. 2009. Wing morphology varies with age but not migratory habit in American Dippers. *The Wilson Journal of Ornithology*, **121** (1): 141-147.
- Hall, Z. J., S. A. MacDougall-Shackleton, M. Osorio-Beristain y T. G. Murphy. 2010. Male Bias in the song control system despite Female Bias in song rate in streak-backed Orioles (*Icterus pustulatus*). *Brain, Behavior and Evolution*, **76** (3): 168-175.
- Headley, H. W. 1912. *The flight of birds*. Witherby, London.
- Hedenström, A. 2008. Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Phil. Trans. R. Soc. B*. **363**: 287-299.
- Hedenström, A. y A. P. Moller. 1992. Morphological adaptations to song flight in passerine birds: a comparative study. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol Sci.* **247**: 183-187.

- Hedenström, A. y J. Pettersson. 1986. Differences in fat deposits and wing pointedness between male and female Willow Warblers caught on spring migration at Ottenby, SE Sweden. *Ornis Scand.* **17**: 182-185.
- Holynski, R. 1965. The methods of analysis of wing-formula variability. *Notatki Ornitol.* **6**: 21-25.
- Howell, S. N. y S. Webb. 1995 *A guide to the birds of Mexico*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Huxley, J. S. 1972. *Problems of Relative Growth*. New York Dover.
- Jaramillo, A. y P. Burke. 1999. *New World blackbirds: the Icterids*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Jenni, L. y R. Winkler. 1989. The feather-length of small passerines: a measurement for wing-length in live birds and museum skins. *Bird Study.* **36**: 1-15.
- Keast, A. 1980. Spatial relationships between migratory parulid warblers and their ecological counterparts in the Neotropics. Págs.: 109-130 en: *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation*. A. Keast y E. S. Morton (Eds.). Washington, D. C., Smithsonian Inst.
- Kipp, F. A. 19589. Zur Geschichte des Vogelzuges auf der Grundlage der Flugelanpassungen. *Vogelwarte.***19**: 233-242.
- Kondo, B. y K. E. Omland. 2007. Ancestral state reconstruction of migration: multistate analysis reveals rapid changes in New World Orioles (*Icterus* spp.). *The Auk*, **124** (2): 410-419.
- Krajl, J., P. Procházka, D. Fainová, H. Patzenhauerová y V. Tutis. 2010. Intraespecific variation in the wing shape and genetic differentiation of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* in Croatia. *Acta Ornithologica.* **45** (1): 51-58.
- Lincoln, F. C. 1999. *Migration of Birds*. Government Printing Office. USA.
- Lockwood, R., J. P. Swaddle y J. M. V. Rayner. 1998. Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology.* **29**: 273-292.
- Lövei, G. L. 1983. Wing shape variations of Chiffchaffs on autumn migration in Hungary. *Ring. Migrat.* **4**: 231-236.
- Marchetti, K., T. Price y A. Richman. 1995. Correlates of wing morphology with foraging behaviour and migration distance in the genus *Phylloscopus*. *J. Avian Biol.* **26**: 177-181.
- McCaskie, R. G. y R. C. Banks. 1964. Occurrence and migration of certain birds in southwestern California. *The Auk*, **81**: 353-361.
- Mönkkönen, M. 1995. Do migrant birds have more pointed wings?: a comparative study. *Evolutionary Ecology.* **9**: 520-528.

- Mott, R. L. 2006. *Mecánica de fluidos*. Pearson México.
- Mulvihill, R. S. y C. R. Chandler. 1990. The relationship between wing shape and differential migration in the Dark-eyed Junco. *The Auk*. **107** (3): 490-499.
- Mulvihill, R. S. y C. R. Chandler. 1991. A comparison of wing shape between migratory and sedentary Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis*). *The Condor*. **93** (1): 172-175.
- NatureServe. 2007. *Icterus pustulatus- Streak-backed Oriole*. Disponible en <http://www.natureserve.org/infonatura/servlet/InfoNatura?sourceTemplate=Ltabular_report.wmt&loadTemplate=Ldetail_report.wmt&selectedReport=&summaryView=Ltabular_report.wmt&elKey=100667&paging=home&save=true&startIndex=1&nextStartIndex=1&reset=false&offPageSelectedElKey=100667&offPageSelectedElType=Species&offPageYesNo=true&selectedIndexes=100667>. Consultado el 6 de diciembre de 2012.
- Navarro, A. y H. Benítez. 1998. *El dominio del aire*. Fondo de Cultura Económica.
- Newton, I. 2007. *The migration ecology of birds*. Oxford: Academy Press.
- Omland, K. E. y B. Kondo. 2006. Phylogenetic studies of plumage evolution and speciation in New World orioles (*Icterus*). *Acta Zoologica Sinica*. **52**: 320-326.
- Pennycuik, C. J. 1989. *Bird Flight Performance, A Practical Calculation Manual*. Oxford Science Publications.
- Pérez-Tris, J. y J. L. Tellería. 2001. Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology*. **32**: 207-213.
- Pettigrew, J. B. 1905. *Design in Nature*. Vol. 3. Longman, London.
- Phillips, A. R. 1995. The northern races of *Icterus pustulatus* (Icteridae), Scarlet-headed or Streaked-backed Oriole. *Bull. B. O. C.*, **115** (2): 98-105.
- Price, J. J., L. Yunez-Jiménez, M. Osorio-Beristain, K. E. Omland y T. G. Murphy. 2008. Sex-role reversal in song? Females sing more frequently than males in the streak-backed Oriole. *The Condor*, **110** (2): 387-392.
- Pulido, F. 2007. The genetics and evolution of avian migration. *BioScience*. **57**: 165-174.
- Pulido, F. y P. Berthold, 2003. Quantitative genetics analysis of migratory behavior. Págs.: 53-77 en: *Avian Migration*. P. Berthold, E. Gwinner y E. Sonnenschein (Eds.). Springer, Heidelberg.
- Pyle, P. 1997. *Identification Guide to North American Birds. Part I: Columbidae to Ploceidae*. Slate Creek Press, Bolinas, California.
- Rangel, T. F. L. V. B., J. A. F. Diniz-Filho y L. M. Bini. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*. **33**: 46-50.
- Rayner, J. M. V. 1988. Form and function in avian flight. *Current Ornithology*. **5**: 1-66.

- Rowley, J. S. 1984. Breeding records of land birds in Oaxaca, Mexico. *Proc. Western Found Vert. Zool.*, **3**: 76-221.
- Seebohm, H. 1880. Siberia in Europe: a visit to the Valley of the Petchora in North-East Russia. John Murray, London.
- Senar, J. C., J. Leonart y N. B. Metcalfe. 1994. Wing-shape variation between Resident and Transient Wintering Siskins *Carduelis spinus*. *Journal of Avian Biology*. **25** (1): 50-54.
- Spaar, R. 1997. Flight strategies of migrating raptors; a comparative study of interspecific variation in flight characteristics. *Ibis*, **139**: 523-535.
- Stat Soft Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Swaddle, J. P. y R. Lockwood. 1998. Morphological adaptations to predation risk in passerines. *Journal of Avian Biology*. **29**: 172-176.
- Swaddle, J. P. y R. Lockwood. 2003. Wingtip shape and flight performance in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis*. **145**: 457-464.
- Thomas, A. 1993. The aerodynamic cost of asymmetry in the wings and tails of birds; asymmetric birds can't fly around tight corners. *Proc. R. Soc. Lond. B*. **254**: 849-854.
- Thompson, D. W. 1992. *On Growth and Form*. Cambridge University Press.
- Tiainen, J. 1982. Ecological significance of morphometric variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers. *Ann. Zool. Fennici*. **19**: 285-295.
- Tiainen, J. y I. K. Hanski. 1985. Wing shape variation of Finnish and Central European Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaffs *P. collybita*. *Ibis*. **127**: 365-371.
- Videler, J. J. 2006. *Avian Flight*. Oxford Scholarship.
- Voelker, G. 2001. Morphological correlates of migratory distance and flight display in the avian genus *Anthus*. *Biol. J. Linn. Soc.* **73**: 425-435.