



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Variación en la coloración del plumaje en las poblaciones
mexicanas de *Habia rubica* (Aves: Cardinalidae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

TANIA MARGARITA OROZCO TÉLLEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS**

Ciudad Universitaria, Ciudad de México, 2018



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

Apellido paterno

Apellido materno

Nombre (s)

Teléfono

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Carrera

Número de Cuenta

1. Datos del alumno

Orozco

Téllez

Tania Margarita

57804221

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

309304184

2. Datos del tutor

Grado

Nombres (s)

Apellido paterno

Apellido materno

2. Datos del tutor

Dra.

Blanca Estela

Hernández

Baños

3. Datos del sinodal 1

Grado

Nombres (s)

Apellido paterno

Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Dr.

José Jaime

Zúñiga

Vega

4. Datos del sinodal 2

Grado

Nombres (s)

Apellido paterno

Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Dra.

Clementina

González

Zaragoza

5. Datos del sinodal 3

Grado

Nombres (s)

Apellido paterno

Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Erick Alejandro

García

Trejo

6. Datos del sinodal 4

Grado

Nombres (s)

Apellido paterno

Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Biól.

Alejandro

Gordillo

Martínez

7. Datos del trabajo escrito

Título

Número de páginas

Año

7. Datos del trabajo escrito

Variación en la coloración del plumaje en las poblaciones mexicanas de *Habia rubica*

(Aves: Cardinalidae)

62

2018

AGRADECIMIENTOS ACADEMICOS

A la Dra. Blanca Estela Hernández Baños por darme la oportunidad de desarrollarme académicamente con el proyecto otorgado. Por la paciencia y confianza que me ha brindado y sobre todo por la calidad humana que siempre ha mostrado generando mi respeto y amplia gratitud.

A el M. en Ciencias Alejandro Gordillo Martínez, por la planificación de prácticas de campo, la obtención de datos de colecta y preparación de ejemplares. Por los consejos e interés en mi trayectoria como tesista desde el momento en que me conoció y ser parte de mi jurado.

A la Dra. María del Pilar Benítez por la asesoría otorgada en el uso del espectrómetro y toma de datos.

A la M. en Ciencias Marisol Ramírez, el Biol. Israel Moreno y la Dra. Clementina por las sesiones y documentos pertinentes para el manejo del software “R” y el paquete “pavo”.

A Diana R. López Orozco por las ilustraciones de la especie *Habia rubica* para este trabajo. No cabe duda en mí de que serás una excelente artista.

A el Biol. Rodolfo Castillo Rangel por los detalles finales a las ilustraciones.

A los miembros de mi jurado.

A la M. en C. Fanny Rebón por facilitar mi acceso a los datos referentes de las muestras ocupadas en este trabajo y a todos los involucrados en la colección ornitológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias “Alfonso L. Herrera” que hacen un gran esfuerzo en la colecta, identificación, taxidermia y organización de los ejemplares, de la cual me siento orgullosa de ser parte.

A la Dra. Patricia Escalante y M. en Ciencias Marco Antonio por poner a mi disposición los ejemplares de la Colección Nacional de Aves, sin los cuales, no hubiese sido posible el desarrollo del presente.

A la Dra. Carmen Pozo y al Dr. Benjamín miembros de ECO-SUR, Chetumal por facilitar ejemplares para este estudio y la hospitalidad otorgada durante nuestra estancia.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A mi madre María Salomé Téllez Muñoz por considerarme siempre su prioridad, por la fuente de amor inagotable que he recibido de su parte, pero sobre todo por el esfuerzo y sacrificio que desempeña cada día con el fin de cumplir mi meta, la cual desde el primer instante volvió suya, nuestra. Gracias mami por la confianza, los consejos y en general por todo ¡Lo logramos!

A mi padre G. Octavio Orozco Retureta por el apoyo, entusiasmo, amor y alegría que siempre ha imprimido en mi vida desde el momento en que sabía, yo venía al mundo. Gracias “Tavito” por tantas canciones y ocurrencias que me hacen llevar tu voz y presencia a cualquier parte que voy. Hoy tú y mi mamá tienen un motivo más para estar orgullosos de esta familia que han forjado con su trabajo y ejemplo.

A Verónica y Bulmaro, Octavio y Patricia, Angélica (kikito) y Javier y a Oscar y Adriana quienes más allá de ser mis hermanos y cuñados a lo largo de mi vida han fungido como unos padres. Gracias por abrirme siempre las puertas de su casa, considerarme siempre una hija más, por los consejos, el apoyo y sobre todo el amor que siempre me han brindado.

A mis abuelos (†) y a mis abuelas, Angelina Retureta Aduna (†) quien generó grandes enseñanzas y gratos recuerdos en mi vida, pero en especial a Margarita Muñoz Espejel por tanta ternura y atención que siempre he recibido de su parte, por la calidez humana que siempre la ha caracterizado y por seguir siendo una guerrera pese a las adversidades.

A mis sobrinos que adoro, gracias por todos los momentos que hemos vivido, desde las travesuras de infancia hasta hacerme sentir una pequeña mamá, pero sobre todo por hacerme sentir que tengo una gran familia en más de un sentido.

A Alberto Rocha por ser el mayor conocedor y crítico de mi vida. Gracias por todo el apoyo, sabiduría y amor que me has dado. Conocerle ha sido de las mejores y más oportunas coincidencias, espero seguir sumando grandes momentos juntos.

A mis compañeros de cubil Neto, Vicente, Santiago, Mary, Mel, Anuar, Alondra, Luz, Said y Pertusi (†) por las gratas y divertidas conversaciones, los aprendizajes y sólo por ser quienes son, siempre han mostrado una excelente calidad humana en lo que a mí respecta.

A mis amigos nuevos y viejos que han llenado de experiencias inolvidables el camino. Los nombres y momentos son muchos pero la sensación y gratitud que en mí provoca haberlos conocido es la misma para todos.

A todas aquellas personas que han estado y aportado en el momento adecuado de mi vida para cumplir esta meta. Espero volver encontrarlas en mi camino.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
1. Introducción.....	3
1.1. El color y su papel en la naturaleza.....	3
1.2. El color en el sistema visual de las aves.....	4
1.3. La visión humana vs la visión aviar.....	5
1.4. Métodos para medir el color.....	6
1.5. Propiedades fundamentales del color.....	7
1.6. El color del plumaje.....	8
1.7. <i>Habia rubica</i>	9
2. Objetivos.....	13
3. Métodos.....	14
3.1. Obtención de datos.....	14
3.2. Categorización de los datos.....	16
3.3. Modelos visuales y Curvas de reflectancia.....	17
3.4. Espacio tetraédrico y Volúmenes de color.....	18
4. Resultados	
4.1. Curvas de reflectancia.....	18
4.2. Espacio tetraédrico del color.....	22
4.3. Volúmenes de color en el espacio tetraédrico.....	26
4.4. Diagramas de caja y bigotes (<i>boxplots</i>) para las variables (HSB)	
4.5. <i>Hue</i>	27
4.6. Saturación (<i>chroma</i>).....	30

4.7. Brillo.....	33
5. Discusión	
5.1. Curvas de reflectancia.....	35
5.2. Espacio tetraédrico del color.....	36
5.3. Volúmenes de color en el espacio tetraédrico	36
5.4. Diagramas de caja y bigotes (<i>boxplots</i>) para las variables (HSB).....	37
6. Conclusiones.....	38
7. Anexos	
7.1. Lista de ejemplares.....	39
7.2. Matriz pareada de superposición de volúmenes.....	42
7.3. Valores de $p < 0.05$.....	43
8. Referencias.....	44

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue establecer el papel del color del plumaje como una característica desde el punto de vista evolutivo, lo cual puede deberse a los mecanismos de selección natural y sexual entre las poblaciones de una especie. Se ponen a prueba dos hipótesis: por un lado una filogenia corroborada (Ramírez-Barrera, 2016) en la que se proponen cuatro filogrupos de la especie *Habia rubica* para México y la descripción de dos subespecies propuestas por Howell & Webb (1995) las cuales muestran diferencias en el color del plumaje, al este *Habia r. rubicoides* con un color rojo y al oeste *Habia r. rosea* con un plumaje rosado.

Para este estudio se utilizaron un total de 127 pieles, las cuales se determinaron como ejemplares maduros, 71 fueron machos y 56 fueron hembras. Se midió el espectro de reflectancia en nueve parches estándar del plumaje mediante un espectrómetro. Los datos fueron analizados a través del programa R v3.4.3.1 utilizando diversas funciones y análisis de la paquetería “pavo” bajo el sistema visual disponible para aves passeriformes (*Sturnus vulgaris*).

Los resultados muestran patrones de variación entre las poblaciones de ambos sexos, dicha variación se pudo observar en la parte ventral de los machos (garganta y pecho) y la parte dorsal de las hembras (espalda 1 y cola). Los patrones de coloración sugieren la existencia de dos morfotipos de la especie *Habia rubica* en México, donde el primer grupo abarca las dos poblaciones del Pacífico y la población del Golfo de México, mientras que en el segundo grupo se encuentran los individuos de la población que se distribuye en el sureste. Por lo anterior se concluye que los patrones de coloración descritos en este trabajo no corroboran las dos hipótesis planteadas para el grupo mexicano de *Habia rubica*, ya que no apoya la filogenia encontrada por Ramírez-Barrera (2016), ni la distinción entre las subespecies del este y el oeste propuestas por Howell y Webb (1995).

ABSTRACT

This study aimed to establish the role of plumage coloration pattern as a character of evolutionary interest which shows a trend in natural and sexual selection mechanisms among populations. Herein, two hypotheses are tested: a corroborated phylogeny (Ramírez-Barrera, 2016) in which four phylogroups of *Habia rubica* are proposed in Mexico, and a description made by Howell & Webb (1995) in which two subspecies are proposed based on plumage coloration differences, eastern red-coloured *H. r. rubicoides* and western pink-coloured *H. r. rosea*. Coloration data were tested to follow either of these two subspecific descriptions.

For this study a total of 127 mature skin museum specimens were utilized, 71 were identified as male and 56 as female. The reflectance spectra was measured in nine standard plumage patches. Data was analyzed through R v3.4.3.1 using diverse functions and the package "pavo" under the avian visual system (*Sturnus vulgaris*).

Results show marked variation patterns among populations in both sexes; such variation was observed in ventral parts of males (throat and chest) and dorsum of females (back and tail). Plumage coloration patterns suggest the existence of two morphotypes of the species *Habia rubica* in Mexico, where the first group encompass two populations in the Pacific and Gulf of México, whereas the second group is formed by individuals of a population distributed in southeastern Mexico. Thus, it can be concluded that the plumage coloration patterns described in this study do not support either of the two hypotheses tested for Mexican populations of *Habia rubica* species.

INTRODUCCIÓN

Entender los mecanismos que mantienen la cohesión reproductiva, permite dilucidar los patrones de diferenciación en poblaciones alopátricas cercanamente emparentadas. Entre individuos con ámbitos hogareños concretos, así como entre poblaciones, las estrategias reproductivas pueden variar de acuerdo a condiciones ambientales particulares.

Todo lo que nos rodea posee un color, el cual, permite observar con mayor facilidad la forma y contorno de los objetos a nuestro alrededor. En la naturaleza existe un gran número de patrones que son generados espontáneamente, y que se deben, en su mayoría, a la reflexión espectral selectiva de la luz incidente. Estos patrones están asociados a pigmentos absorbentes que pueden ser referidos como color químico, o bien estar asociados a la reflexión selectiva provocada por propiedades estructurales. El color estructural posee una brillantez sorprendente debido a la complejidad constitutiva inherente a los organismos, en los cuales existe una gran variedad de estructuras fotónicas representadas en diferentes grupos como mariposas, escarabajos e incluso plantas (Kinoshita, 2008; Tamáska *et al.*, 2013 y referencias ahí incluidas).

El color y su papel en la naturaleza

Hace más de un siglo Lubbock (1888) y von Frisch (1914) desarrollaron criterios de comportamiento para establecer que los animales no humanos pueden ver el color. Se ha demostrado desde entonces que muchos animales en la mayoría de los phyla utilizan la visión de color para comportamientos específicos como la fototaxis y reconocimiento de objetos, además se sabe que el color es procesado de manera independiente de la brillantez tanto en vertebrados como en invertebrados (Vorobyev & Osorio, 1998; Endler & Mielke, 2005; Kinoshita, 2008). Recientemente los estudios que utilizan el color se centran en la sensibilidad espectral de los fotoreceptores y se combinan con estudios del comportamiento, así como con modelos fisiológicos con el fin de caracterizar las interacciones neuronales que forman la base de la visión en color (Kelber *et al.*, 2003).

Actualmente se ha mostrado que en algunas especies que presentan dimorfismo sexual, las hembras prefieren a los machos conespecíficos que poseen coloraciones brillantes u ornamentaciones iridiscentes azules/ultravioletas, que reflejen la calidad de las nanoarquitecturas preservadas de generación en generación (Hamilton & Zuk, 1982; Hill, 1990; Owens & Short, 1995; Bennett *et al.*, 1997; Olson & Owens, 1998; Kemp, 2007; Tamáska *et al.*, 2013; Trigo & Mota, 2015).

De manera general, el proceso mediante el cual la luz es transformada en señales eléctricas en los conos, bastones y células ganglionares fotosensibles se conoce como fototransducción visual. Los ojos de la mayoría de los animales no separan la luz en sus componentes de longitud de onda, en cambio, la misma luz entra en todas las células fotoreceptivas y son los distintos fotoreceptores los que responden a las distintas longitudes de manera selectiva (Kelber *et al.*, 2003; Hill & McGraw, 2006). Los ftopigmentos visuales son receptores acoplados a proteínas G que comprenden una opsina y un cromóforo carotenoide. Cuando un cromóforo absorbe un fotón, este se isomeriza lo cual provoca que la opsina cambie su conformación para activar la fototransducción. La sensibilidad de los receptores depende primordialmente de los pigmentos visuales, sin embargo, existen filtros oculares que provocan un efecto marcado. Por ejemplo, algunos filtros como los lentes amarillos de mamíferos diurnos y algunos peces permiten detectar la luz violeta y UV; mientras que las gotas de aceite son otro filtro de interés en reptiles y aves. En tortugas y aves existen cuatro tipos de gotas de aceite que están asociadas a un tipo específico de ftopigmento en los conos (Kelber *et al.*, 2003). Comúnmente estas gotas de aceite cortan la luz de onda corta alrededor del máximo de sensibilidad de la opsina, lo cual agudiza la sintonía espectral (Hart, 2001).

El color en el sistema visual de las aves

Más que cualquier otro vertebrado terrestre las aves se apoyan en su habilidad de reconocer su ambiente visual. La visión de las aves representa un camino sensorial primario y por tanto se encuentra ampliamente desarrollado (Blackwell, 2002; Jones *et al.*, 2007). Sillman (1973) denotó que la importancia de la visión de las aves es evidente por el tamaño relativo de los ojos al área del cráneo. Dada la amplia gama de hábitats y nichos ocupados por las aves existe una amplia variación de sus capacidades visuales. Los ojos de las aves tienen tres formas características: plano en la mayoría de las aves, globular en los Falconiformes y tubular en los Strigiformes y algunos miembros de Accipitridae (Walls, 1942; Blackwell, 2002). Aquellas especies que requieren de una agudeza visual mayor tienen un radio en el que los ejes vertical y horizontal se encuentran más cercanos a la unidad lo cual produce una forma globular (Walls, 1942). El efecto de tener la unidad de los ejes es que el tamaño de la imagen emitida en la retina será mayor si la longitud axial es mayor, esto provoca que aumente la agudeza visual. Como en cualquier vertebrado terrestre, la mayor estructura de refracción en las aves es la córnea; la refracción se define como el cambio en la dirección de propagación de la luz cuando pasa de un medio a otro en el que la velocidad de la onda es distinta. El lente, aunque juega un papel en la refracción sirve principalmente como un medio de ajuste durante el acomodo. El acomodo se define como la alteración del aparato refractivo para mantener el enfoque mientras que la distancia de un objeto cambia; de

manera general en las aves la córnea es la que se encarga del acomodo ya que en aves acuáticas el principal responsable es el lente (Blackwell, 2002). Por estas razones la ecología de las especies y el hábitat ocupado provocan que la sensibilidad y aspectos funcionales de la visión varíen entre especies.

La visión humana vs la visión aviar

Cada color observable por el hombre está dado por tres tipos de fotoreceptores (tricromía), llamados conos: “rojo”, “verde” y “azul”, que están descritos por tres variables que pueden ser combinadas en un modelo matemático (RGB), este modelo fue propuesto en conjunto por Young, Maxwell y von Helmholtz en los 1800 (Heesen, 2015); los colores que predice tal modelo forma un espacio de color triestímulo que puede ser mostrado en una región tridimensional del espacio euclidiano (Hill & McGraw, 2006). Los colores son más propensos a absorber la luz en sus porciones de onda larga, media y corta (l , m , s) dentro del espectro visible para el humano (450-650 nm), por tanto, esta amplia muestra de longitudes de onda nos permite distinguir aquellos objetos con los que nos encontramos en el día a día (Endler & Mielke, 2005; Hill & McGraw, 2006). Sin embargo, tres longitudes de onda no parecen ser suficientes para las aves por lo que su visión del color está basada en cuatro tipos de conos (tetracromía). Las aves junto con los peces teleósteos y reptiles tienen un bastón y cuatro conos de opsinas (Kelber *et al.*, 2003), que son proteínas pigmentarias específicas a ciertas secuencias de residuos aminoácidos agrupadas en cinco familias caracterizadas por su sensibilidad espectral máxima.

La gran variedad de patrones de coloración que están presentes en las aves las hace uno de los grupos de vertebrados más vistosos y de gran interés biológico. Si bien el color del plumaje representa una de las principales características fisiológicas y taxonómicas para la diferenciación sexual y de especies respectivamente, también es de gran importancia en los tipos de señales e información que los individuos transmiten a otros grupos o bien al sexo opuesto (Figuerola & Senar, 2004). Erróneamente se ha considerado que son pocas las aves que presentan dimorfismo sexual, ya que estas conclusiones han sido basadas desde la perspectiva humana, sin embargo, bajo el sistema tetracromático de las aves parece que la mayoría presentan dimorfismo sexual, no perceptible para el ojo humano, por lo que el estudio de la coloración del plumaje se ha llevado a cabo arduamente por más de un siglo (Eaton 2005, 2006).

Métodos para medir el color

El estudio del color en aves se ha llevado a cabo desde distintos puntos de vista, uno de los primeros métodos surgió entre 1970 y 1980, utilizado principalmente por la ecología evolutiva y del comportamiento para el análisis del color en las aves, categorizando los colores entre individuos y especies ayudándose de una escala predeterminada y algunas veces arbitraria (*e.g.* opaco a brillante o vívido). Existen dos métodos principales para hacerlo. Primero (comparando especies y sexos), las aves son categorizadas por la coloración o vivacidad (algunas veces confundida con la brillantez) del color del plumaje total calculándose un promedio del colorido; este método puede ser altamente repetido pero dependiente de la experiencia del observador (Hill & McGraw, 2006). En el segundo método (comparando individuos, sexos o edades dentro de las especies), se categorizan los parches específicos de color individualmente gracias a una escala específica basada en fotografías o escalas de color. El análisis estadístico es no paramétrico dado que las distribuciones de las categorías del color son desconocidas generalmente (Hill & McGraw, 2006). El mayor problema de estos métodos fue la subjetividad, ya que depende de los sesgos perceptivos del usuario y de la calidad de la luz ambiental, además de que la variación biológicamente importante podía ser difícilmente detectable dado que las sensibilidades en los ojos de las aves son distintas a las del observador humano (Bennett *et al.*, 1997).

Las variables de color triestímulo pueden ser detectadas directamente y de manera más objetiva con métricas de color digitales, diseñadas específicamente para calcularlas al surgir los espectros de reflectancia, esto se distingue de los espectrómetros en que miden el espectro visible del humano y tiene menos precisión ya que no pueden medir la porción del espectro UV que las aves son capaces de ver y por tanto pueden no ser útiles en la cuantificación del color en numerosas especies (Hill & McGraw, 2006).

El modelo más utilizado para estudiar la coloración de las aves es el que se basa en el análisis de *hue*, saturación y brillantez (*HSB*). Este modelo *HSB* se derivó del espacio de color *hue*, *chroma*, valor (*HCV*) desarrollado por Albert Munsell (1905, 1912), quien se basó en las diferencias entre colores y sus relaciones percibidas por el ojo humano, este modelo es ampliamente utilizado actualmente y separa el valor (brillantez) del *hue* y el *chroma* (saturación). La base de este modelo es la rueda de color diseñada para ser perceptivamente uniforme, es decir, las distancias entre los colores definidos corresponden a las diferencias percibidas por el ojo humano. En este método HCV la rueda de color se mantenía cercana al parche de color de interés del plumaje para hacer una vinculación de los colores bajo condiciones estandarizadas de luz. El mayor problema del modelo HCV es la subjetividad, ya que depende de los sesgos perceptivos del usuario y de la calidad de la luz ambiental (Bennett *et al.*, 1997).

Propiedades fundamentales del color

El *hue* es un término técnico para lo que nosotros llamamos “color”, por tanto, los “colores” puros son diferentes *hues*. De manera más específica un *hue* indica qué longitud de onda contribuye más a la radianza total, por lo que, al estimar una señal percibida, es determinado por el grado de activación de cada tipo de cono en la retina (tres tipos de conos en humanos y cuatro tipos de conos en las aves). Al *hue* también se le puede conocer como la localización espectral dado que normalmente es medido como una posición (longitud de onda) a lo largo del espectro visible o bien como un ángulo en la rueda de color (Hill & McGraw, 2006). La saturación o *chroma* es una medida del grado en el que un color aparenta ser puro y por tanto está compuesto de una sola longitud de onda, la saturación es la radianza en una parte específica del espectro en relación a la radianza de todo el espectro visible; al estimar la señal percibida la saturación está determinada por las diferencias de estimulación. La saturación normalmente es referida como la pureza espectral porque mide qué tanta reflectancia (color percibido) en el espectro visible proviene de la región de interés (Hill & McGraw, 2006). La brillantez es referida como la “intensidad espectral” porque mide la cantidad total (intensidad) de radiación de una superficie. Este término suele confundirse con la saturación, sin embargo, un color muy llamativo en realidad está muy saturado, mientras que en la escala de brillo en realidad los colores se ven deslavados (Hill & McGraw, 2006). Una vez definidas estas variables pueden ser utilizadas como variables continuas en análisis estadísticos univariados o multivariados.

Los análisis de reflectancia espectral y datos de la radiación han reemplazado los métodos anteriormente mencionados y han revivido los papeles centrales de la coloración animal en la ecología evolutiva y del comportamiento, considerando siempre que la coloración no es una propiedad de los objetos u organismos, sino un producto altamente dinámico y contexto-dependiente de las condiciones de luz, reflectancia y fisiología del receptor (Hill & McGraw, 2006).

El color del plumaje

Estudiar la variación en la coloración intraespecífica o interespecífica en grupos de aves es de gran interés gracias al dimorfismo sexual que marca la competencia y selección sexual, pues la mayoría de los grupos de aves suelen tener hábitos poligaméticos, creyéndose de manera general, que las especies sexualmente dimórficas han evolucionado a partir de ancestros sexualmente monomórficos a través de la selección en la elaboración de caracteres de ornamentación (Eaton, 2005). Por otro lado, diferentes ambientes pueden seleccionar distintos colores en el plumaje dadas las particulares condiciones de luz ambiental que permitan la señalización. Las señales de la luz UV en el plumaje son más intensas en ambientes boscosos o cerrados, mientras que en ambientes más abiertos se esperaría que en general hubiera una selección hacia plumajes más oscuros con señales UV reducidas (Eaton, 2006), por lo que la distribución de los diversos taxa juega un papel fundamental en la evolución de rasgos particulares del plumaje. Se sugiere que la gama del plumaje de los linajes tempranos en aves vivientes está basada en melanina, por lo que es probable que con el tiempo evolutivo nuevos mecanismos de la evolución permitieron a los plumajes colonizar regiones inexploradas del espacio de color. La coloración estructural ha permitido en muchos linajes expansiones evolutivas hacia lugares inalcanzables por mecanismos pigmentarios por sí solos (Stoddard & Prum, 2011). La gran variedad de señales espectrales para la comunicación ha evolucionado en respuesta a la complejidad del sistema visual de las aves y no viceversa (Osorio & Vorobyev, 2008). La diversidad del plumaje es amplia, por lo que algunos colores del espacio de color aviar disponible pueden ser difíciles o imposibles de producir en la naturaleza debido a acotamientos en mecanismos físicos y fisiológicos propios de los organismos, marcando una clara competencia (selección natural y sexual) de ventaja y desventaja para la coloración de los plumajes entre poblaciones. (Stoddard & Prum, 2011).

Habia rubica

La especie *Habia rubica* o Tángara-hormiguera coronirroja (Vieillot, 1817; Howell & Webb, 1995; del Hoyo *et al.*, 2011; AOS, 2017) es un ave passeriforme perteneciente al género *Habia*. Este género fue considerado durante largo tiempo miembro de la familia Thraupidae, sin embargo, recientes análisis filogenéticos obtenidos con secuencias de ADN mitocondrial, principalmente, han mostrado que dicho género se encuentra más estrechamente emparentado con las especies de la familia Cardinalidae (Klicka *et al.*, 2007; Chesser *et al.*, 2009; Barker *et al.*, 2015). Esta especie se distribuye desde el centro de México hasta Argentina y Brasil. Es conocida también como el ave encinera ya que puede encontrarse en bosques de pino-encino y en climas subtropicales, teniendo un rango altitudinal de 500-2250 msnm (del Hoyo *et al.*, 2011). Presenta amplia variación geográfica del plumaje (del Hoyo *et al.*, 2011), donde los machos exhiben una coloración que va desde el rojo pardo hasta vivos en color verde, mientras que las hembras presentan una coloración que va desde amarillo pardo hasta verde olivo. En ambos casos, tienen como característica distintiva, un plumaje más intenso a nivel de la corona, el pecho y la garganta (del Hoyo *et al.*, 2011; Fig.1). Así mismo, las diferencias son notorias en otros aspectos morfológicos, como el tamaño, que oscila entre los 19-22 cm de longitud (pico-cola), siendo el macho el de mayor tamaño llegando a pesar hasta 42g, mientras que las hembras tienen un peso aproximado de 37g (del Hoyo *et al.*, 2011).

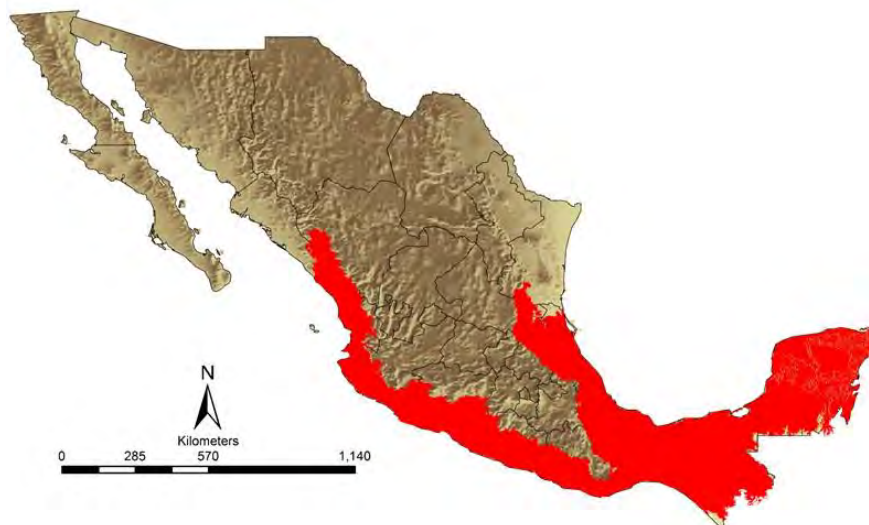


Fig.1. Mapa de distribución potencial de la especie *Habia rubica* (Vieillot, 1817) en México, obtenido a partir de los datos geográficos de los ejemplares utilizados para este estudio. ArcMap GIS v10.2.2 (ESRI, 2014).

Esta especie es común en bosques húmedos a semihúmedos, siempre verdes o semidecíduos (Howell & Webb, 1995; del Hoyo *et al.*, 2011), encontrándose en grupos de máximo 10 individuos que forrajea en el sotobosque a medianas alturas o siguiendo enjambres de hormigas (Howell & Webb, 1995). Su dieta está basada principalmente en cualquier tipo de artrópodos, aunque también puede incluir algunos frutos, típicamente bayas del género *Miconia* y *Solanum*, además de que pueden actuar como comensales de mamíferos como los coatís (Howell & Webb, 1995).

Es una especie politípica que tiene 17 subespecies, cinco de las cuales se distribuyen en la república mexicana, las cuales basan su descripción en la coloración y distribución geográfica, estas son: 1) *Habia rubica affinis* (Nelson, 1897) endémica al suroeste de Oaxaca y es descrita con un plumaje rosa pálido; 2) *H. r. holobrunnea* (Griscom, 1930) se ubica sobre la costa este de la República desde el sur de Tamaulipas hasta el noreste de Oaxaca, pasando de manera intermitente por los estados de Puebla e Hidalgo; 3) *H. r. nelsoni* (Ridgway, 1902) está restringida a la península de Yucatán; 4) *H. r. rosea* (Nelson, 1897) se encuentra sobre la vertiente del Pacífico desde Nayarit hasta Guerrero, y 5) *H. r. rubicoides* (Lafresnaye, 1844) se distribuye desde Puebla y este de Oaxaca hasta Tabasco y Chiapas.

Dentro de la especie se reconocen dos subespecies diferenciadas principalmente por variaciones en la coloración del plumaje y partes desnudas (*e.g.* pico, patas): la subespecie *H. r. rosea* se encuentra en el oeste de México desde Nayarit hasta Oaxaca, mientras que la subespecie *H. r. rubicoides* se encuentra al este de México y Centroamérica desde el sur de Tamaulipas hasta Honduras, sobre la costa del Atlántico y sobre la costa del Pacífico desde Chiapas hasta Nicaragua (Fig.2; Howell & Webb, 1995).

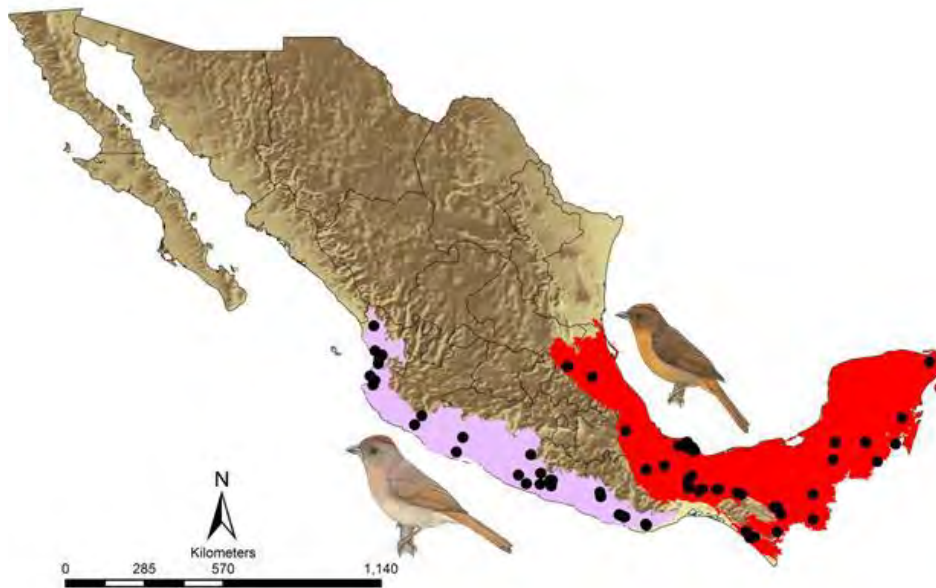


Fig.2. Subespecies con variación colorimétrica y puntos de muestreo: al oeste de México en color rosa la subespecie *H. r. rosea* y al este en color rojo la subespecie *H. r. rubicoides* (Howell & Webb, 1995). Imágenes tomadas de del Hoyo et al. (2011), ArcMap GIS v10.2.2 (ESRI, 2014).

Estudios recientes utilizando secuencias de DNA nuclear (MUSK, ACOI-9, ODC, FGB-I5) y mitocondrial (ND2) sugieren cuatro filogrupos bien definidos para la especie *Habia rubica* en México. En la región del Pacífico norte se encuentra el grupo compuesto por poblaciones de la subespecie *H. r. rosea* en los estados de Nayarit, Colima y Jalisco, mientras que en el Pacífico sur se encuentra el filogrupo compuesto por poblaciones de *H. r. rosea* de los estados de Michoacán y Guerrero además de poblaciones de la subespecie *H. r. affinis* del oeste de Oaxaca. Para la región del este el filogrupo Golfo de México coincide con la subespecie de *H. r. holobrunnea* desde el sur de Tamaulipas hasta el noreste de Oaxaca y el filogrupo del sureste de México incluye las poblaciones de dos subespecies, estas son: *H. r. nelsoni* y *H. r. rubicoides* desde Chiapas (Fig. 3; Ramírez-Barrera, 2016).

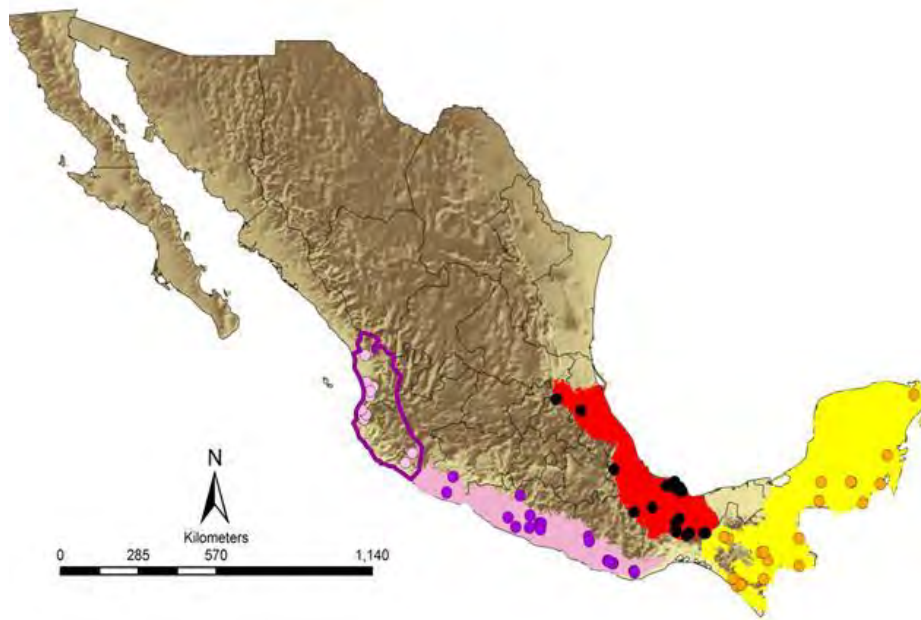


Fig.3. Mapa con las áreas geográficas y puntos de muestreo de acuerdo a la distribución de los grupos filogenéticos propuestos: en rojo el grupo del Golfo de México (GM), en amarillo el Sureste de México (SE), en rosa el Pacífico Sur (PS) y delimitado con un delineado morado el Pacífico Norte (PN) (Ramírez-Barrera, 2016), ArcMap GIS v10.2.2 (ESRI, 2014).

OBJETIVOS

General

- Generar una hipótesis evolutiva con base en los patrones de coloración de las poblaciones mexicanas de *Habia rubica* (Aves: Cardinalidae) para el reconocimiento de linajes independientes a partir de la congruencia entre distintas líneas de evidencia.
- **Particulares**
 - Obtener y comparar los patrones de coloración entre los cuatro filogrupos propuestos por Ramírez-Barrera (2016) para México.
 - Obtener y comparar los patrones de coloración entre los dos morfotipos propuestos por Howell & Webb (1995), al este *H. r. rubicoides* y al oeste *H. r. rosea* para la especie *Habia rubica* en México utilizando datos espectrométricos

MÉTODOS

Para llevar a cabo este estudio se obtuvieron datos de coloración de los distintos parches que presenta *Habia rubica* en el plumaje con el fin de obtener los posibles patrones de coloración, poniendo a prueba las dos hipótesis anteriormente mencionadas.

Obtención de datos.

Se utilizaron pieles obtenidas del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" (MZFC), de la Facultad de Ciencias (UNAM), la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología (CNAV) y la Colección Ornitológica del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) en Chetumal, Quintana Roo. Las pieles obtenidas pertenecen a 127 ejemplares adultos de la especie *Habia rubica*. Con este muestreo se pretende representar lo mejor posible la distribución de la variación entre y dentro de las poblaciones de la especie en México. La proporción de sexos obtenida fue de 71 machos y 56 hembras (Anexo I, Fig. 4).



Fig.4. Mapa de distribución y puntos de muestreo la especie *Habia rubica* (Vieillot, 1817). ArcMap GIS v10.2.2 (ESRI, 2014).

A cada una de las pieles se le midió el espectro de reflectancia en nueve parches estándar del plumaje, que son definidos como áreas continuas basadas en la visión de color humana, éstos incluyen: corona, espalda alta (1), espalda baja (2), rabadilla, cola, garganta, pecho, vientre alto (1) y vientre bajo (5) (Fig.5), (Endler,

1990; Eaton, 2005; Hill & McGraw, 2006; Stoddard & Prum, 2008). En algunos casos en los que el parche de la piel se encontraba deteriorado, en mal estado o faltante se omitió la medición.

Fig.5. Dibujo en técnica mixta de acuarela y lápices de colores de dos ejemplares, macho y hembra de la especie *Habia rubica* de México, en donde se muestran los puntos corporales en los que fueron tomadas las medidas espectrales.

La reflectancia es una propiedad física de superficie de los objetos transmisores y es independiente tanto de los receptores, que la hacen una medida objetiva, como de las condiciones de luz, que la hacen contexto-dependiente (Hill & McGraw, 2006). Un espectro es una descripción, de ya sea, el flujo de fotones (intensidad) de cada longitud de onda (λ) o la probabilidad de reflexión, transmisión o absorción de fotones para cada λ (Endler & Mielke, 2005). El espectro de luz que alcanza el ojo del observador proveniente de un parche de color particular del objeto observado bajo ciertas condiciones ambientales es producto, en cada λ , del espectro de iluminación de luz ambiental que ilumina el parche, el espectro de reflectancia del parche y el espectro de transmisión del medio entre el parche y el observador; que está dado por la ecuación:

$$Q(\lambda, X) = I(\lambda) R(\lambda) T(\lambda, X) + V(\lambda)$$

Donde $Q(\lambda, X)$ es el espectro de radianza llegando a la superficie del ojo del observador del parche a una distancia X , $I(\lambda)$ es el espectro de irradianza (luz ambiental) que ilumina el parche, $R(\lambda)$ es el espectro de reflectancia del parche en la luz incidente y en los ángulos de observación, $T(\lambda, X)$ es el espectro de transmisión para una distancia X entre el parche y el observador y $V(\lambda)$ es el manto de luz (Endler, 1990; Endler & Mielke, 2005).

Para obtener los espectros de reflectancia, se utilizó un espectrómetro USB2000+1 727-723-2447 de OceanOptics (Dunedin, FL) con una lámpara de halógeno OceanOptics (1 727-723-2447) de 400um, los datos

fueron recabados a través del programa SpectraSuite® (OceanOptics) en un formato de texto (*txt*). OceanOptics ha sido pionero en el uso de diodos miniatura en los sistemas de espectro radiometría (Hill & McGraw, 2006).

Las medidas fueron tomadas colocando la lámpara en un ángulo de 90° respecto a la superficie de cada parche medido. La lámpara se mantuvo dentro de una base de aluminio para evitar la incidencia de luz ambiental en la medición. Dichas medidas fueron relativas a un blanco estándar de un *Spectralon* proveído por OceanOptics. Se tomó una función “*Scans to Average*” con valor de 15, esta función determina el número de adquisiciones espectrales que el “*driver*” del espectrómetro va a coleccionar antes de promediar los resultados y enviarlos al programa SpectraSuite®. Se tomó un tiempo de integración de 70 milisegundos(ms), que determina el periodo de tiempo sobre el cual la luz detectada por el Dispositivo de Carga Acoplada (CCD) es sumado, mientras más grande es el tiempo de integración, más luz será absorbida y mayores serán los picos detectados por el programa. Se utilizó un “*BoxcarWidth*” de 5, esta función se encargará de promediar los conjuntos de datos espectrales, es decir, los puntos adyacentes múltiples del CCD serán promediados, lo que resulta en un gráfico más suavizado. Por último, se tomó un retraso continuo de la luz electroboscópica (*Continuous Strobe Delay*) de 140, esta característica se utiliza en aplicaciones de alta velocidad donde la luz es capaz de “congelar” una imagen. El espectrómetro generó 2048 puntos de reflectancia en un intervalo de 178-884 nanómetros (nm), por parche por individuo y se consideraron 400 puntos ubicados en el intervalo de 300-700nm, dado que en este intervalo es donde se encuentra el campo visual de las aves (320-700nm; Hill & McGraw, 2006).

Categorización de los datos

En base a los datos geográficos de cada uno de los ejemplares se realizó el agrupamiento previo de acuerdo a cada una de las hipótesis a probar. Para la propuesta de Ramírez-Barrera (2016) se dividió en cuatro grupos: 1) Pacífico norte (PN) con un total de 13 individuos; cinco hembras y ocho machos que abarcan los estados de Nayarit, Colima y Jalisco, 2) Pacífico sur (PS) con un total de 30 individuos; 15 hembras y 15 machos de los estados de Michoacán, Guerrero y suroeste de Oaxaca, 3) Golfo de México (GM) con 55 individuos; 27 hembras y 28 machos que abarcan los estados de Tabasco, Veracruz, Hidalgo y noreste de Oaxaca, 4) Sureste (SE) con 29 individuos; nueve hembras y 20 machos que abarcan los estados de Campeche, Chiapas y Quintana Roo. Para la propuesta de Howell & Webb (1995) los 127 ejemplares se dividieron de acuerdo a la correspondencia geográfica de las subespecies descritas, al este un total de 84 individuos; 36 hembras y 48 machos que representan la subespecie *H. r. rubicoides* y al oeste un total de 43 individuos; 20 hembras y 23 machos que representan la subespecie *H. r. rosea*.

Modelos visuales y Curvas de reflectancia.

Todos los datos obtenidos fueron visualizados y procesados utilizando el programa R v.3.4.1 (R Core Team, 2017), mediante la paquetería “*pavo*” desarrollada específicamente para llevar a cabo la exploración y análisis de datos espectrales (Maia *et al.*, 2013; Endler & Mielke, 2005; Stoddard & Prum, 2008). La exploración preliminar de los datos incluyó la corrección de valores negativos presentes en los datos, esta corrección se realizó ajustando dichos valores a cero con la función *procspec*. Posteriormente, se agruparon los datos de cada individuo aplicando los siguientes tres criterios: 1) sexo, “hembras” y “machos”; 2) parches medidos, corona, espalda alta (1), espalda baja (2), rabadilla, cola, garganta, pecho, vientre alto (1), vientre bajo (2) y 3) respetando la categorización por región geográfica; este y oeste según las subespecies descritas por Howell & Webb (1995) y Pacífico norte (PN), Pacífico sur (PS), Golfo de México (GM) y Sureste de México (SE) según los filogrupos descritos por Ramírez-Barrera (2016) anteriormente descritos. Posteriormente, se obtuvieron los valores promedio de cada agrupamiento diseñado con la función *aggSpec*, con base en este se generó un gráfico con la función *aggplot* que compara el valor de reflectancia (eje y) en función de la longitud de onda (eje x) tomando en cuenta la desviación estándar del espectro evaluado. Se calcularon las coordenadas y variables colorimétricas que representan los espectros de reflectancia en el espacio tetraédrico de color. Este análisis requiere de la obtención de captura cuántica de datos de color, resultado de la aplicación de un modelo visual (Vorobyev *et al.*, 1998). En este caso se utilizó el sistema visual creado para la especie *Sturnus vulgaris* ya que es el único sistema implementado para aves paseriformes dentro de la paquetería *pavo* de análisis de datos espectrales. A través de este modelo es posible analizar los espectros utilizando conos sensibles al violeta (v) o al ultravioleta (UV).

Espacio tetraédrico y Volúmenes de color.

Con la función *tcsplot* se creó un modelo gráfico tetraédrico de los análisis anteriormente descritos. Esta geometría fue definida por Endler & Mielke (2005), como aquella en donde el punto acromático de igual estimulación de conos (*e.g.* blanco, negro y gris) se encuentra en el origen de un sistema de coordenadas cartesianas y el vértice UVS se encuentra sobre el eje Z. Los valores de estimulación relativa (u , s , m , l) para cualquier color pueden ser convertidos a un punto en el espacio de color tetraédrico con las coordenadas cartesianas X, Y, Z a través de las ecuaciones utilizadas por estos autores. Así mismo fueron graficados dentro del espacio tetraédrico los volúmenes de color (función *tcsvol*) que representan el espacio total que ocupan los espectros medidos, esto con el fin de obtener un valor cuantitativo de la superposición entre los espectros de cada región a comparar (función *voloverlap*).

Para analizar el color se utilizó el modelo HSB por lo que de los datos arrojados se extrajeron los valores de *hue* (H1), saturación o *chroma* (S3) y brillo (B1) de cada uno de los espectros de reflectancia ya que son propiedades que pueden marcar una diferencia en los espectros de color (Hill & McGraw, 2006). Se obtuvieron diagramas de caja y bigotes para comparar cada una de las variables de acuerdo con la clasificación geográfica previamente descrita (Hill & McGraw, 2006). Finalmente, como complemento, los datos *HSB* se sometieron por separado a una prueba ANOVA para determinar si los agrupamientos diseñados en este trabajo (filogrupos y subespecies) presentan diferencias significativas entre los distintos parches corporales considerados. De manera que sea posible concluir si la variación del color dentro de la especie *Habia rubica*, puede ser explicada a partir de la variación encontrada en la variación morfológica y de distribución geográfica (subespecies) o mediante un arreglo que considera la estructura genética de las poblaciones (filogrupos).

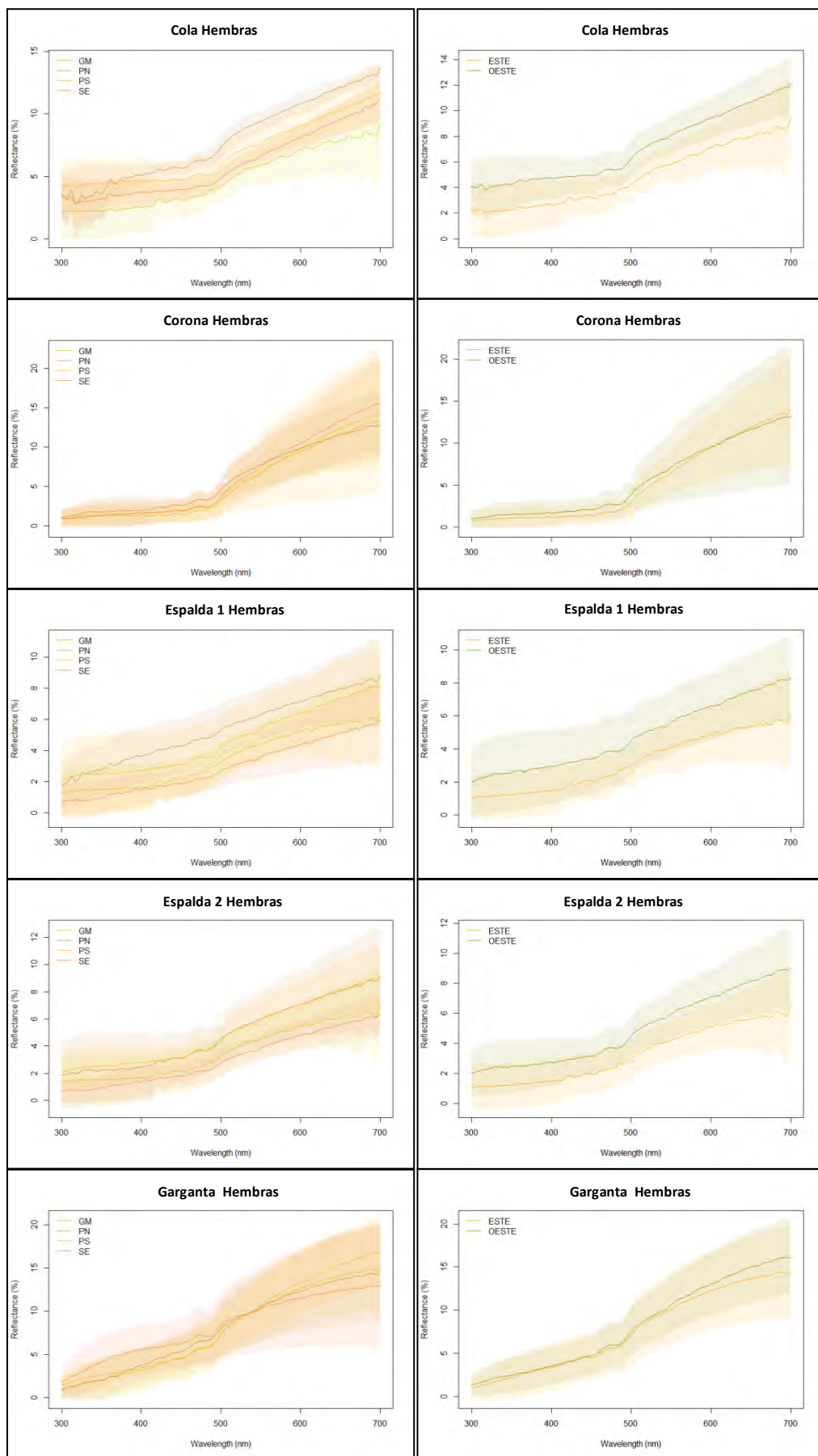
RESULTADOS

Curvas de reflectancia

En los gráficos de reflectancia obtenidos a partir de los agrupamientos por filogrupos se puede observar diferenciación de patrones espectrales entre las distintas medidas tomadas para ambos sexos. Esta diferencia no solo se refleja en el patrón espectral, sino también en el porcentaje de reflectancia de cada parche. En las hembras los parches con mayor porcentaje de reflectancia son ambas medidas de vientre (alto y bajo) con un valor del 35%, mientras que para machos la corona alcanza un porcentaje del 50%, la espalda alta (1) para ambos sexos es el parche con menor porcentaje de reflectancia con el 10%. En cuanto a las medidas que presentan mayor variación entre filogrupos, para el caso de las hembras es el porcentaje de reflectancia de la cola y la espalda alta (1), mientras que en machos no existe una medida que refleje una variación espectral marcada entre la curva de los parches (Figs. 6-7).

En la comparación de las subespecies de leste y oeste las gráficas muestran un menor solapamiento entre las curvas. En este caso para hembras la cola, espalda alta y espalda baja son las medidas más relevantes. En machos el pecho, vientre alto y vientre bajo lo son. (Figs. 8-9).

De manera general, se observa una baja espectral en el porcentaje de reflectancia cercano a los 500nm en ambos análisis tanto en hembras como en machos.



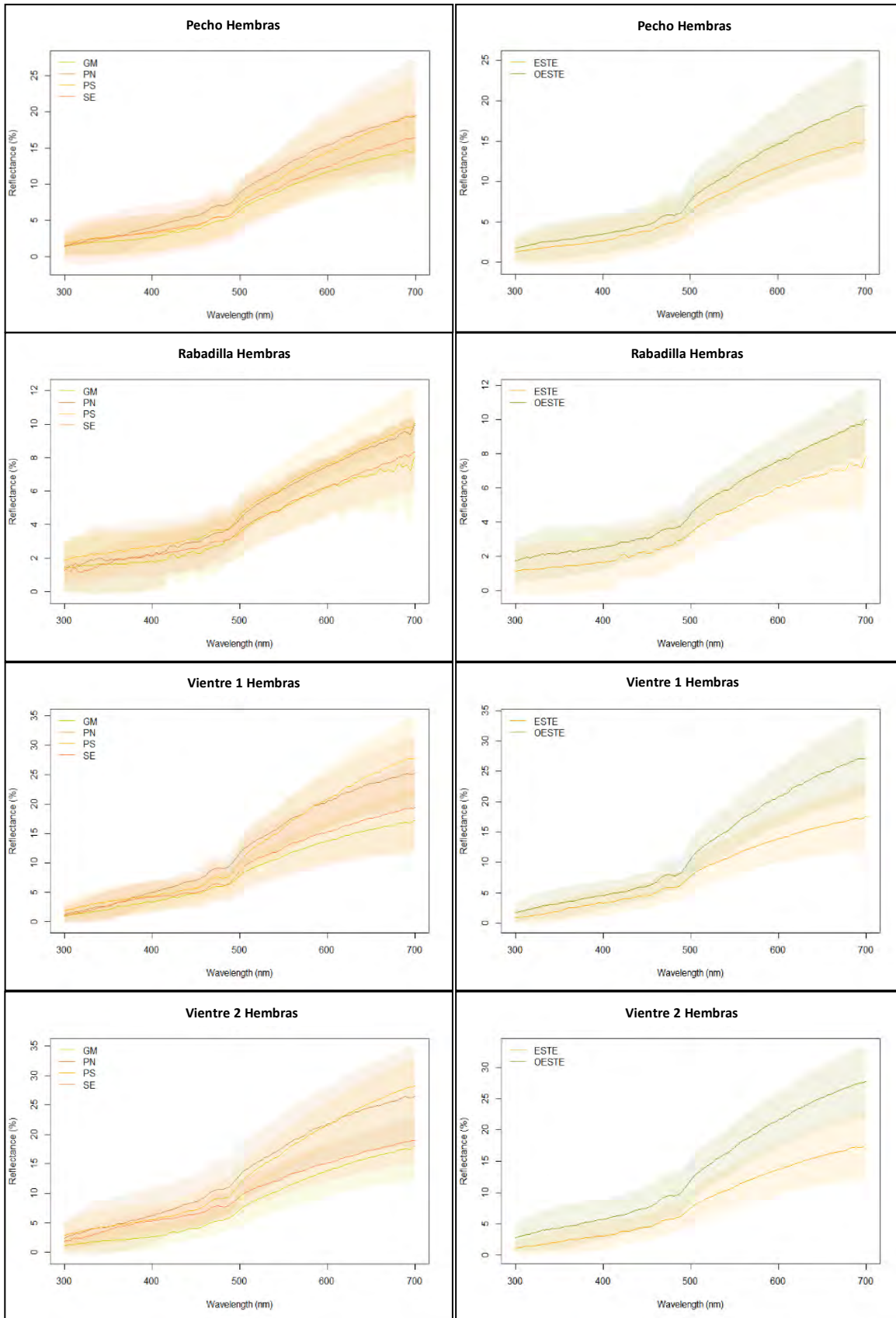


Fig.6. Curvas de reflectancia para cada parche del plumaje en hembras de la especie *Habiarubica*, a la izquierda los filogrupos propuestos por Ramírez-Barrera (2016). Y a la derecha las subespecies propuestas por

Howell & Webb (1995) Donde en el eje y se encuentra el porcentaje de reflectancia y en el eje x la longitud de onda (nm).

Fig. 7. Curvas de reflectancia para cada parche del plumaje en machos de la especie *Habia rubica*, a la izquierda las subespecies propuestas por Howell & Webb (1995) y a la derecha los filogrupos propuestos por Ramírez-Barrera (2016). Donde en el eje y se encuentra el porcentaje de reflectancia y en el eje x la longitud de onda (nm).

Espacio tetraédrico del color

Los gráficos tetraédricos nos permiten visualizar claramente el espacio de color promedio que ocupa cada categoría establecida, ya sean filogrupos o subespecies geográficas. En el caso de los agrupamientos por filogrupos, la espalda alta (1) de las hembras parece ocupar un espacio de color diferente entre cada filogrupo (Fig.8), mientras que el filogrupo del sureste (SE) se separa del resto, en las medidas de espalda baja (2) y garganta. En machos, la separación del filogrupo “SE” se repite en los parches de cola, espalda alta (1) y garganta; en esta última medida es donde encontramos mayor diferencia en machos (Fig.9).

En las gráficas tetraédricas obtenidas para la comparación entre subespecies este y oeste, se obtienen nuevamente que los parches anteriormente mencionados son los que presentan mayor diferencia, en los tetraedros de cola, corona y espalda alta (1) de hembras presentan una mayor variación. El tetraedro correspondiente al parche de la garganta presenta variación sólo en machos (Fig.10). No existe un parche en el que tanto hembras como machos presenten una variación similar.

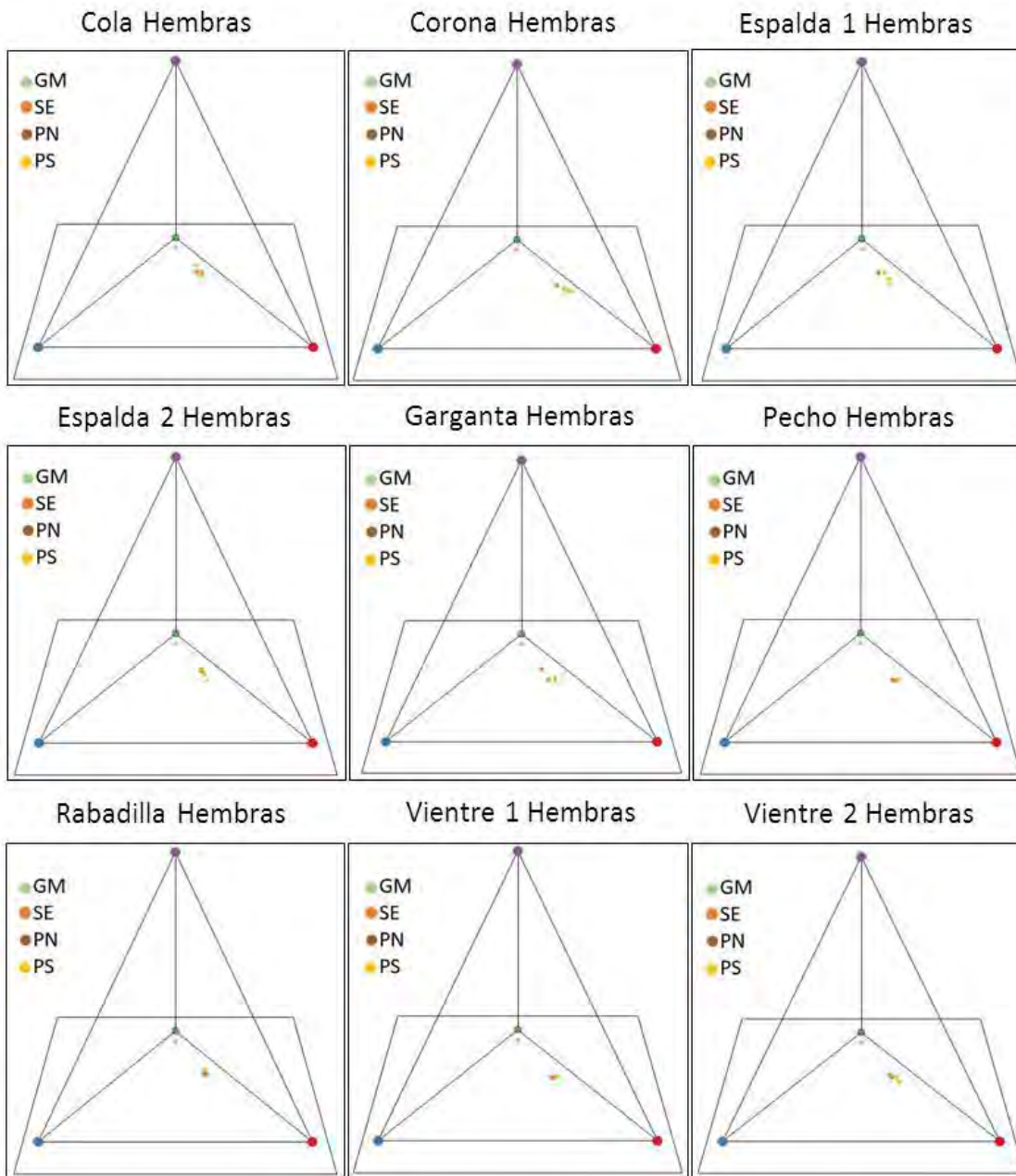


Fig. 8. Gráficos del espacio de color tetraédrico para cada uno de los nueve parches del plumaje medidos para las hembras de *Habia rubica* basados en los cuatro filogrupos propuestos por Ramírez Barrera (2016). Cada punto representa el promedio espectral del total de datos para cada filogrupa.

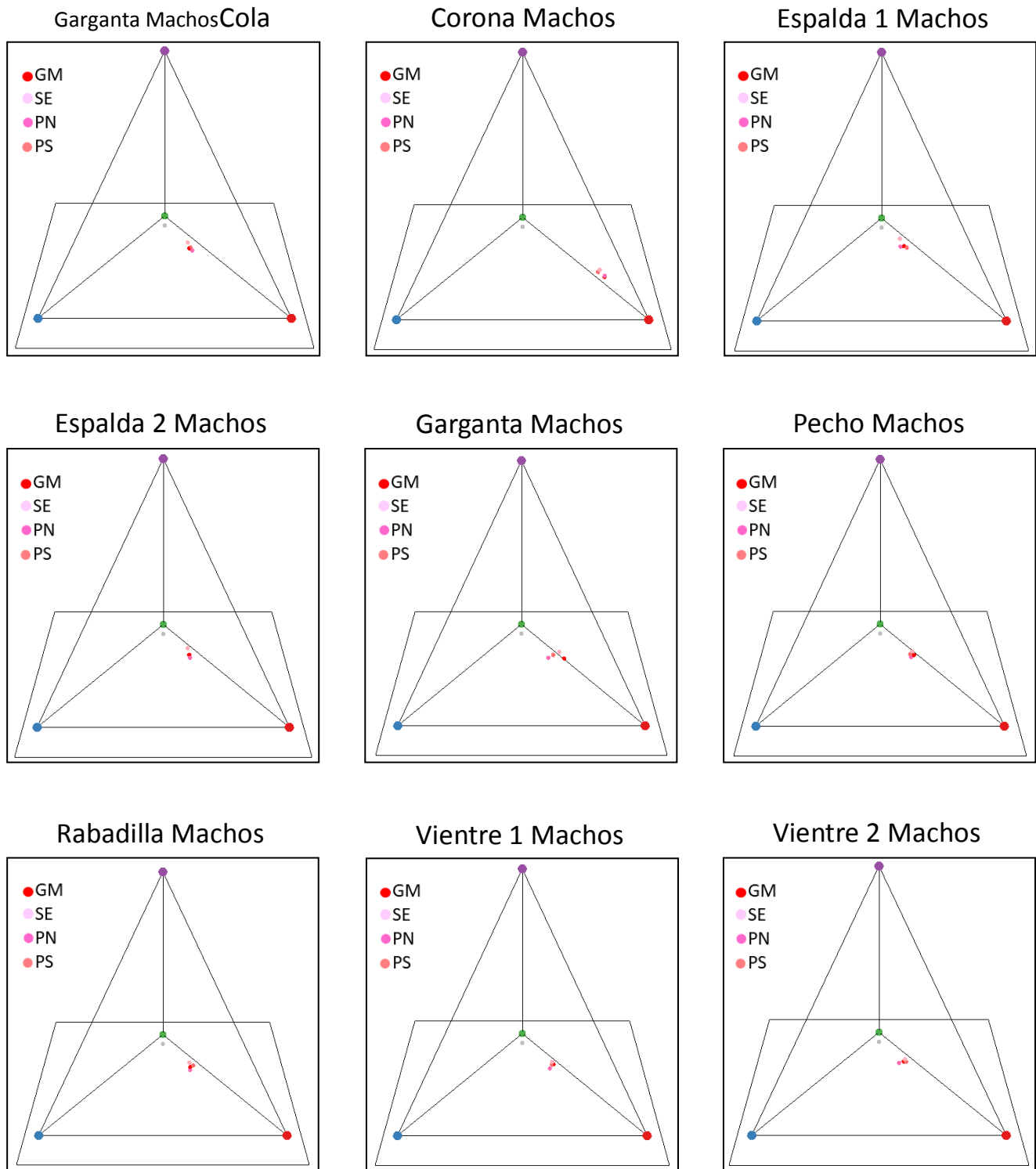


Fig.9. Gráficos del espacio de color tetraédrico para cada uno de los nueve parches del plumaje medidos para los machos de *Habia rubica* basados en los cuatro filogrupos propuestos por Ramírez Barrera (2016). Cada punto representa el promedio espectral del total de datos para cada filogrupo.

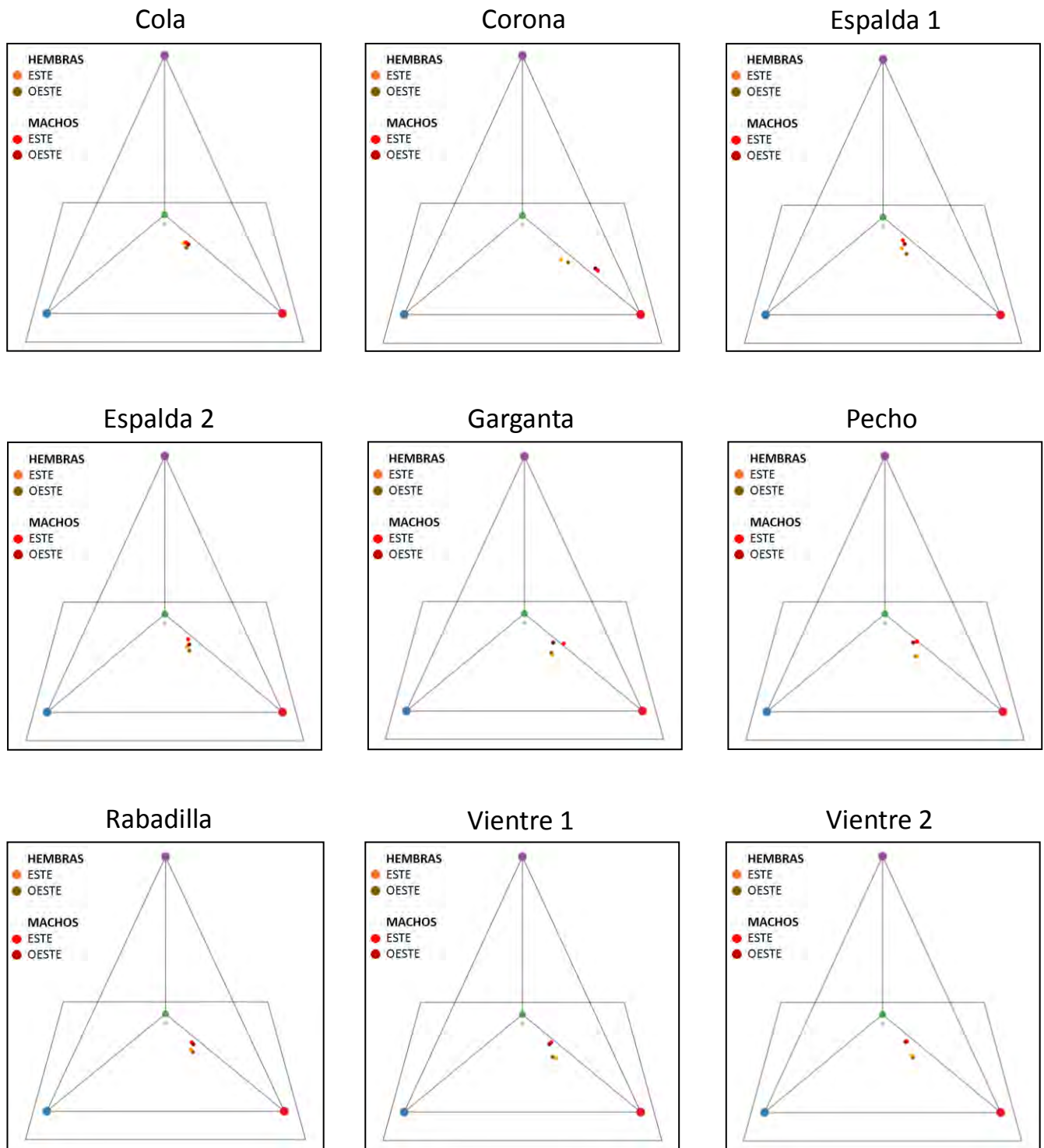
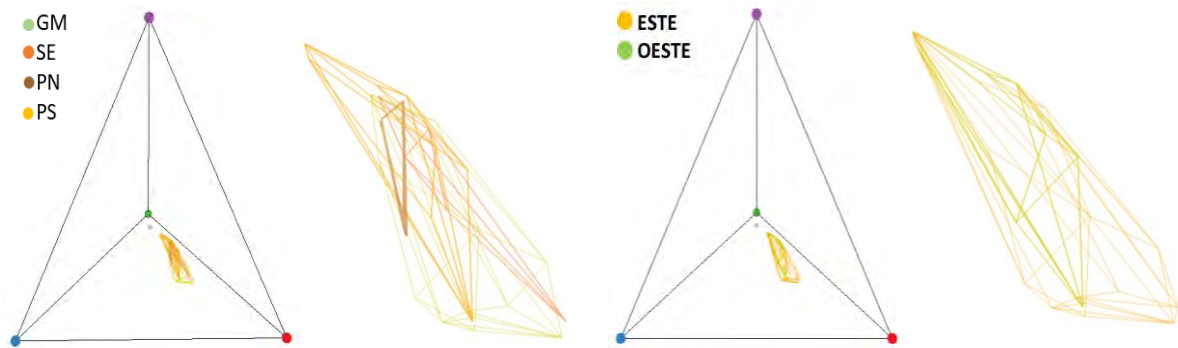


Fig.10. Gráficos del espacio de color tetraédrico para cada uno de los nueve parches del plumaje medidos para hembras y machos de *Habia rubica* basados en las dos subespecies propuestas por Howell & Webb (1995). Cada punto representa el promedio espectral del total de datos para cada sexo y subespecie.

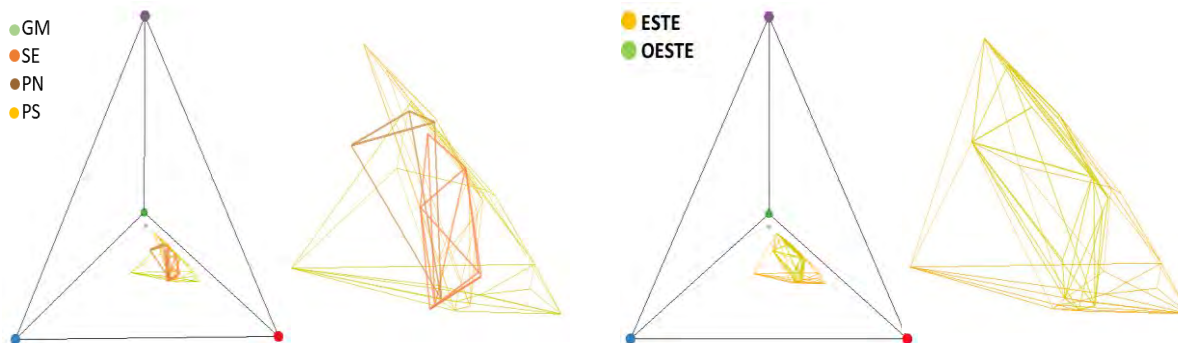
Volúmenes de color en el espacio tetraédrico

Como complemento de los puntos en el espacio tetraédrico, se graficaron los volúmenes que delimitan todo el espacio ocupado por los puntos de cada grupo. Así mismo se obtuvo la comparación entre la superposición pareada de los volúmenes, tanto para los filogrupos de Ramírez-Barrera (2016) y las subespecies de Howell & Webb (1995). Los valores de superposición para la comparación entre filogrupos oscilan en un rango de 6.05×10^{-7} a 1.74×10^{-4} para hembras y 6.88×10^{-5} a 7.4×10^{-4} en machos. En el caso de la comparación este y oeste, los valores de superposición para hembras y machos van de 3.77×10^{-5} a 5.28×10^{-4} y 2.57×10^{-4} a 1.43×10^{-3} respectivamente (Fig.11). Para esta prueba el sureste de México contiene los valores de menor superposición, resaltando de entre todas las demás una baja relación colorimétrica con el Pacífico Norte, mientras que el Pacífico Sur y Golfo de México refieren una mayor relación en el espacio de color.

Cola Hembras



Espalda 1 Hembras



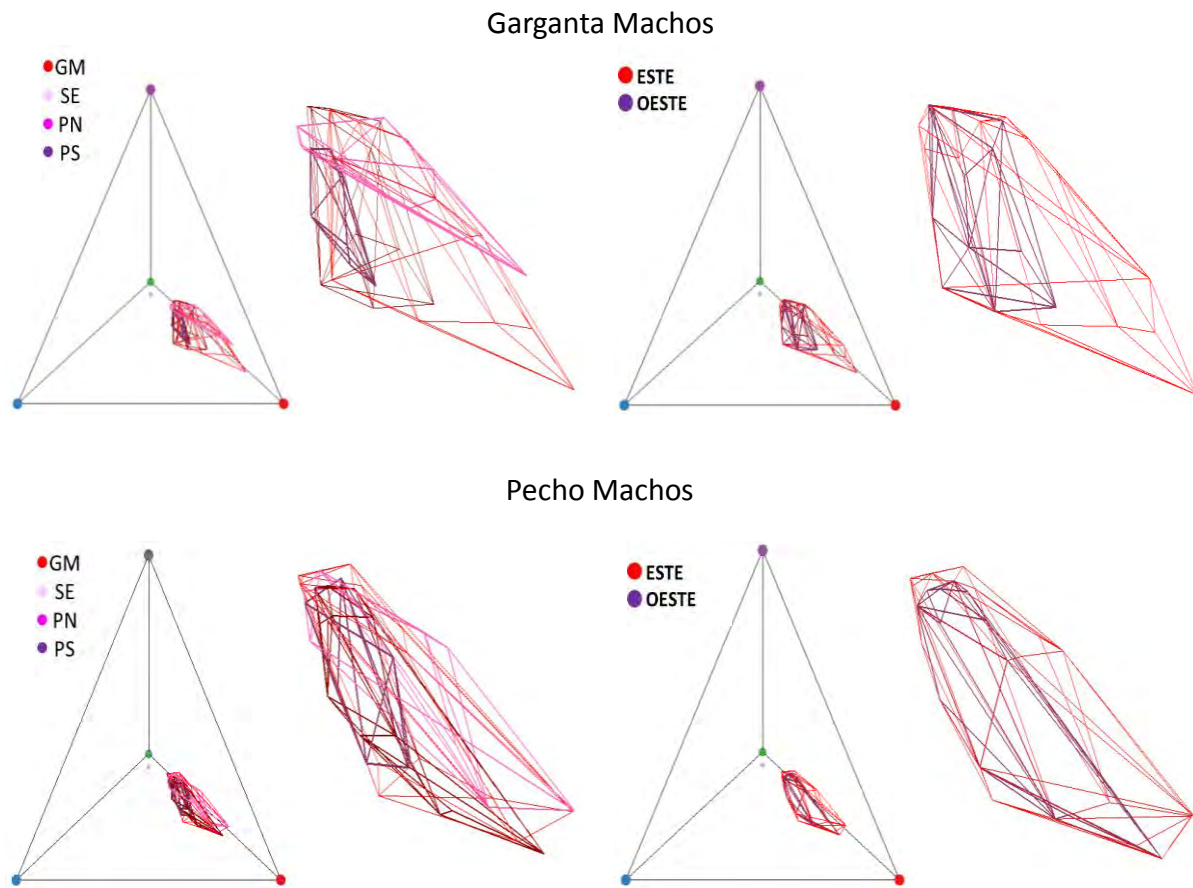


Fig.11. Volúmenes de color para las medidas con menor superposición entre poblaciones donde se muestra en volumen a detalle y su posición en el espacio tetraédrico de color. A la izquierda la propuesta filogenética de Ramírez-Barrera (2016) y a la derecha la propuesta de Howell & Webb (1995).

Gráficas de caja y bigotes (*boxplots*) para las variables *Hue*, Saturación y Brillo (HSB)

Hue

Dentro de los filogrupos las medianas del *hue* se distribuyen en un rango de 690-700nm. Los datos de los machos del grupo Golfo de México (GM) tienen una distribución más amplia (550-700nm) con respecto a los grupos restantes. Las medidas que tienen mayor variación son: el vientre bajo (2) en hembras (Fig.12), mientras que en machos la variación se encuentra en la garganta y el pecho (Fig.13).

Los distribución del *hue* para las poblaciones del este y oeste tienen una distribución nanométrica de entre 640 y 700nm aproximadamente. Los parches con mayor variación en el *hue* para ambas regiones son: el

pecho y vientre bajo (2) en hembras (Fig.12), mientras que para machos la corona, espalda alta (1) y garganta (Fig.13).

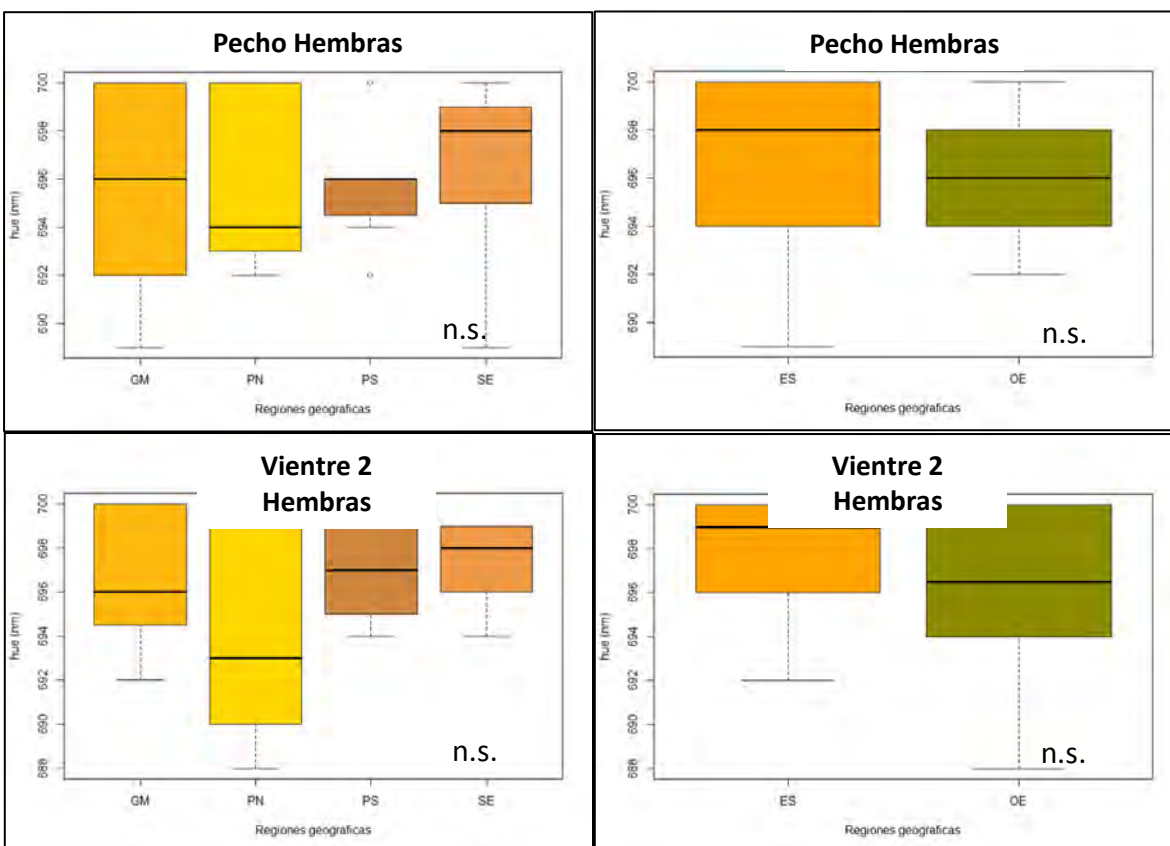


Fig.12. Gráficas de cajas y bigotes para el *hue* de los parches más variables para las hembras de la especie *Habia rubica*, a la izquierda la prueba de hipótesis para los filogrupos propuestos por Ramírez-Barrera (2016) y a la derecha la propuesta de Howell & Webb (1995). La prueba estadística arrojo valores no significativos (n.s.) para cada gráfica en hembras (Anexo)

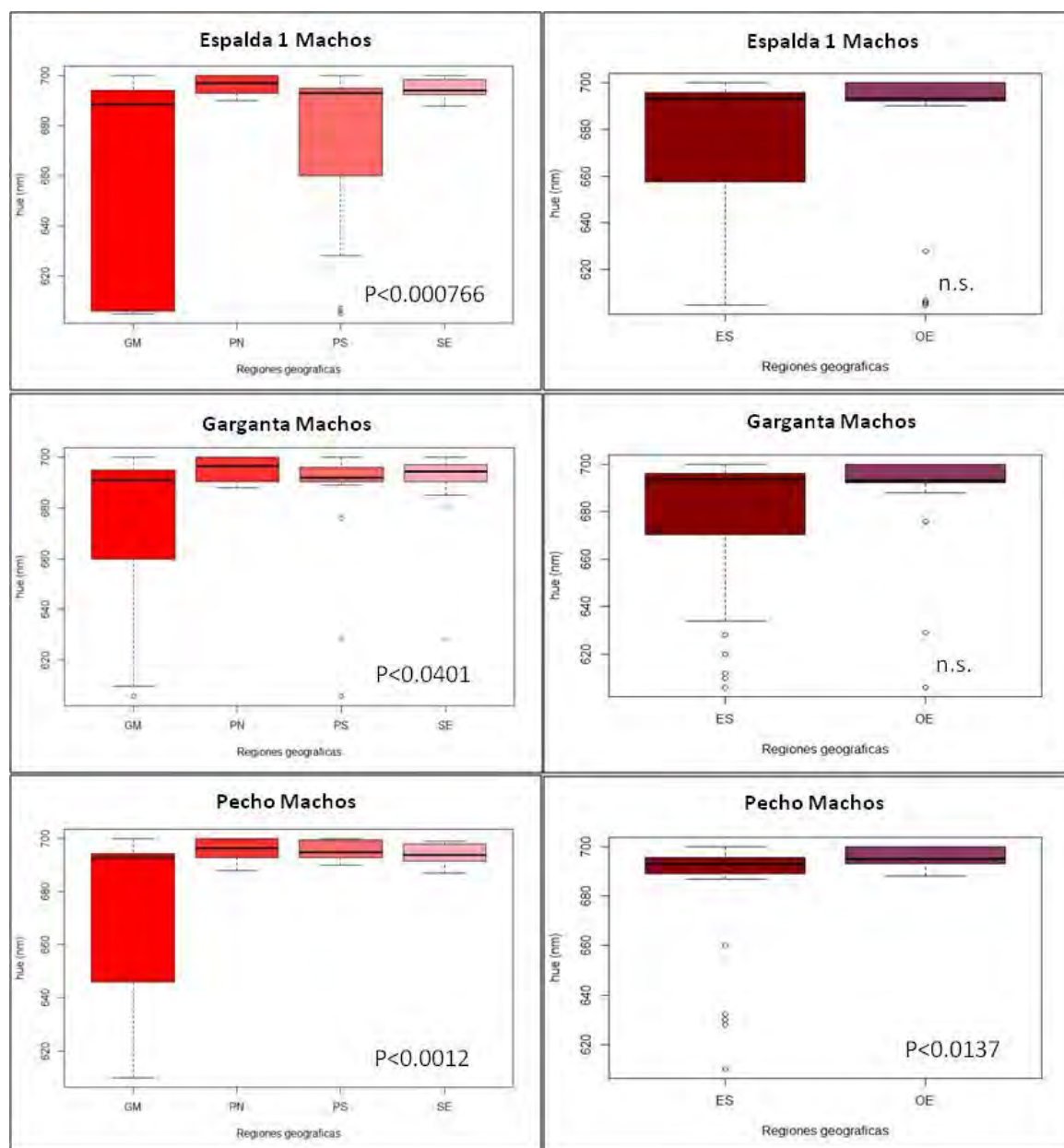
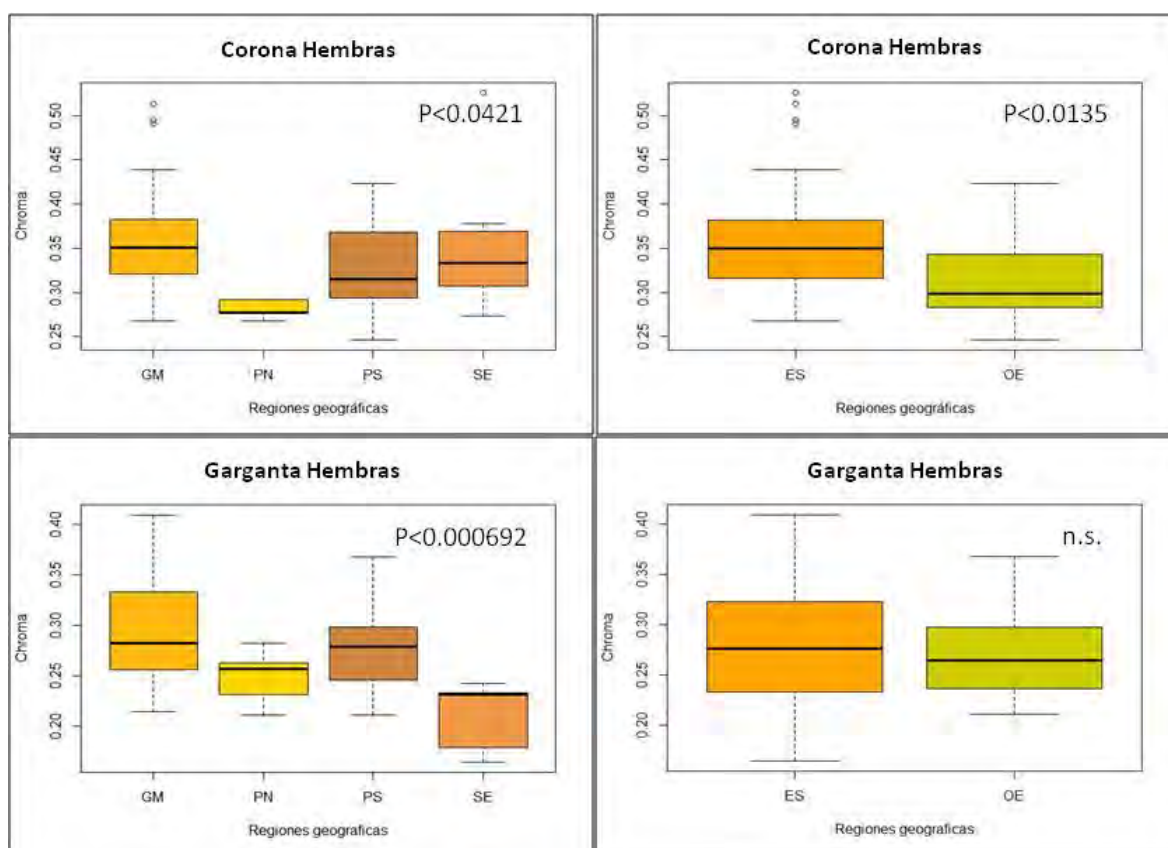


Fig.13. Gráficas de cajas y bigotes para el *hue* de los parches más variables para los machos de la especie *Habia rubica*, a la izquierda la prueba de hipótesis para los filogrupos propuestos por Ramírez-Barrera (2016) y a la derecha la propuesta de Howell & Webb(1995). La prueba estadística arrojo valores no significativos (n.s.) para algunos parches de ambas comparaciones (Anexo).

Saturación (*chroma*)

La distribución de los datos del *chroma* en el grupo GM de machos tiene un rango amplio con respecto a los tres filogrupos restantes. En hembras se observa que la corona, garganta, pecho y vientre alto (1) son las más variables (Fig.14). Las medidas de ambas espaldas, la garganta y el pecho son más variables en los cuatro filogrupos de machos (Fig.15).

Para la propuesta del este y oeste, para ambos sexos el grupo del este presenta una mayor variación en los datos con respecto al oeste. Las medidas de corona, y el vientre alto (1) son más variables en hembras (Fig.14). Sin embargo en machos no se nota una diferencia significativa.



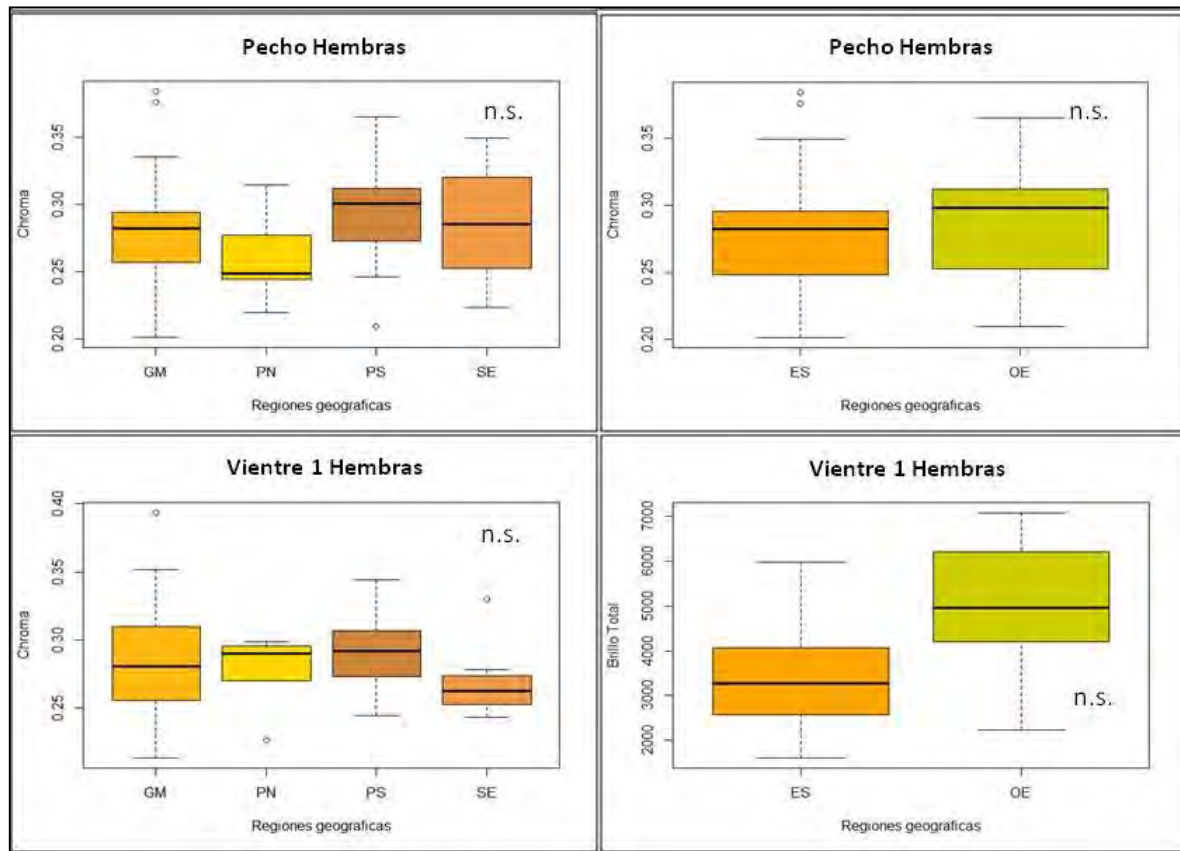


Fig.14. Gráficas de cajas y bigotes para el *chroma* de los parches más variables para las hembras de la especie *Habia rubica*, a la izquierda la prueba de hipótesis para los filogrupos propuestos por Ramírez-Barrera (2016) y ala derecha la propuesta de Howell & Webb (1995). La prueba estadística arrojo valores no significativos (n.s.) para algunos parches de ambas comparaciones (Anexo III).

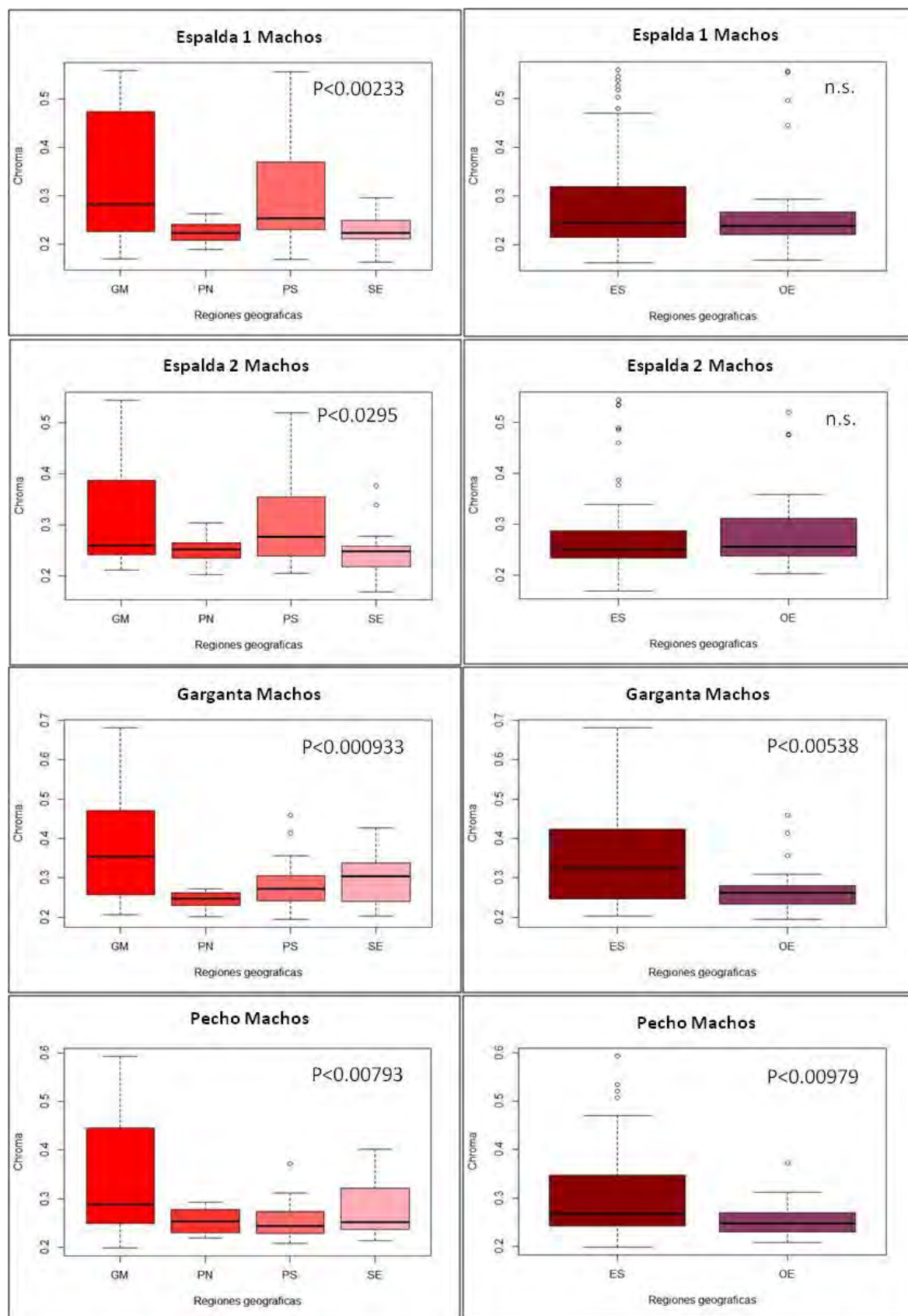


Fig.15. Gráficas de cajas y bigotes para el *chroma* de los parches más variables para las hembras de la especie *Habia rubica*, a la izquierda la prueba de hipótesis para los filogrupos propuestos por Ramírez-Barrera (2016) y ala derecha la propuesta de Howell & Webb (1995). La prueba estadística arrojo valores no significativos (n.s.) para algunos parches de ambas comparaciones (Anexo III).

Brillo

En el caso del brillo en los filogrupos, tanto hembras como machos presentan un amplio rango de variación en las nueve medidas de manera distinta para cada sexo, sin embargo gran parte de la distribución de los datos se sobrelapan entre sí (Figs.16 y 17) por lo que en ningún caso parece existir un parche con variación relevante. Para las subespecies de manera general el oeste tiene valores de brillo más altos con respecto al este. A pesar de que la distribución de los datos es muy similar para ambas regiones, en hembras la cola y espalda alta (1) muestran una distribución distinta con respecto a los otros parches (Fig.16). En machos los parches más relevantes son el pecho y ambas medidas de vientre (Fig.17).

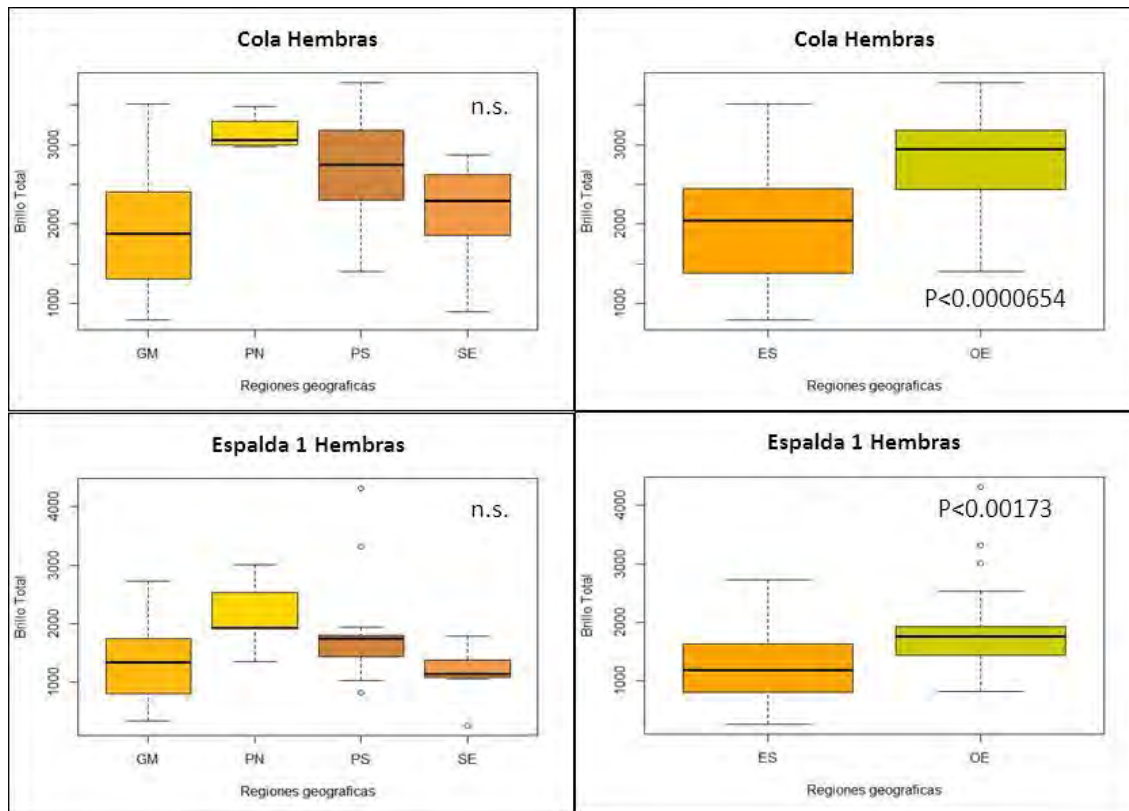


Fig.16. Gráficas de caja y bigotes para el brillo total en hembras de la especie *Habia rubica*, a la izquierda la propuesta de Ramírez-Barrera (2016) donde la estadística sugiere valores no significativos (n.s.). A la derecha la propuesta de Howell & Webb (1995) con su valor estadístico de p (Anexo III).

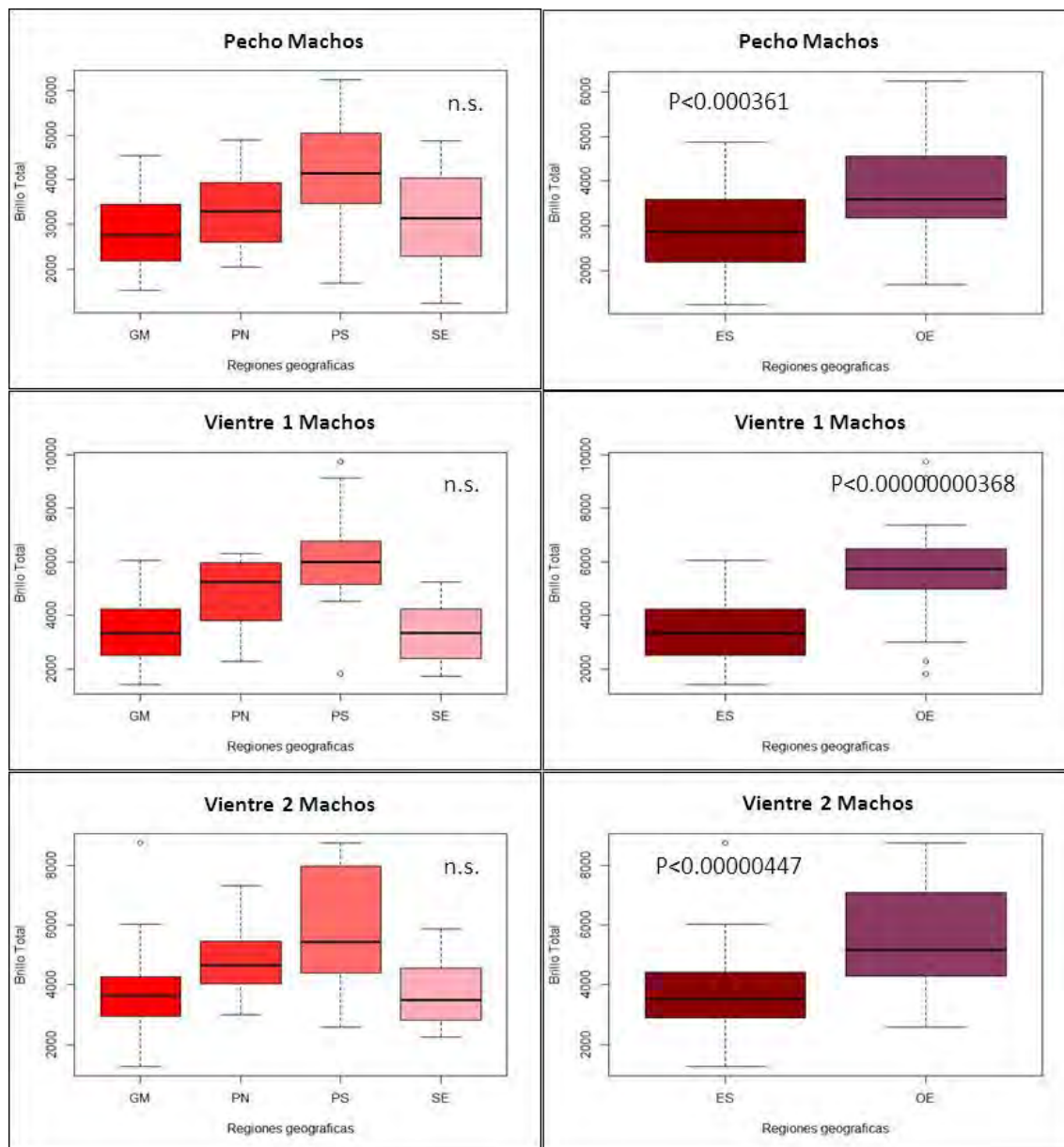


Fig.17. Gráficas de caja y bigotes para el brillo total en machos de la especie *Habia rubica*, a la izquierda la propuesta de Ramírez-Barrera (2016) donde la estadística sugiere valores no significativos (n.s.). A la derecha la propuesta de Howell & Webb (1995) con su valor estadístico de p (Anexo III).

DISCUSIÓN

Habia rubica es una especie polítipica con 17 subespecies de las cuales cinco se distribuyen en México. Estas subespecies tienen diferencias de coloración evidentes en el fuerte dimorfismo sexual que existe, debido a esto, éste trabajo generó patrones de coloración, que pusieron a prueba dos hipótesis sobre la diferenciación en la coloración de las poblaciones mexicanas. Con base en los resultados obtenidos se puede determinar que hay una relación clara entre las poblaciones que se distribuyen en el norte y sur que del Pacífico mexicano y la población del Golfo de México las cuales se separan de la población más sureña al este dentro del territorio mexicano, por lo que este trabajo no corrobora lo encontrado en Ramírez-Barrera (2016) ni lo planteado por Howell & Webb (1995). En este estudio se establece que para las hembras las medidas de coloración más importantes son ambas medidas de espalda y la cola, mientras que la garganta y el pecho lo son en machos lo cual podría respaldar lo encontrado en otros estudios (e.g. Friedman & Remes, 2017). El brillo, aparentemente, en este grupo tiene un valor marginal, mientras que el *hue* y *chroma* nos dan información valiosa acerca del papel de la coloración; por un lado el *hue*, en específico, nos da la ubicación espectral cuyos valores oscilan entre 550 y 700nm para ambos sexos, lo que sugiere una gama de color de verde-marrones, mientras que el *chroma* nos muestra que dentro de una gama de color como el rojo en machos muestra un gradiente dentro de las poblaciones.

Curvas de Reflectancia

Para poder llevar a cabo un análisis de variación en la coloración es necesario elegir una especie que presente variación geográfica en la coloración del plumaje, y además cuente con una filogenia robusta que nos permita entender el papel de un carácter sexualmente seleccionado como el color en el proceso de diversificación de las poblaciones. Los resultados cuantitativos no son generalizables, pero pueden reflejar una historia filogenética de la evolución del color (Stoddard & Prum, 2008).

En este estudio, se puede observar que el análisis de las curvas de reflectancia, la mayor variación se encuentra en la parte dorsal de las hembras (cola y ambas medidas de espalda, Fig.6), mientras que en machos la variación es ventral (pecho y garganta, Fig.7). Existen dos valores importantes, uno que se da en la curva entre los 300 y 500 nanómetros y otra que está entre los 550 y 700nm. En este último punto es donde se encuentra la variación descrita entre grupos. Esto parece constante en las curvas espectrales amarillas (570-590nm) y rojas (645-700nm) de cada uno de los parches, ya que estos colores tienden a absorber en un primer plano la onda corta produciendo espectros que van incrementando en la onda media y llegan a una asíntota en la onda larga (Hofmann, 2006). En base a las curvas de reflectancia obtenidas se sugiere que los colores

están producidos por una variedad de mecanismos físicos que incluyen melanina y síntesis de pigmentos (Hill & McGraw, 2006; Ornelas *et al.*, 2016). En el caso de *Habia rubica* los pigmentos carotenoides son el principal mecanismo de la coloración, sustentado en el consumo de bayas del género *Miconia* (Howell & Webb, 1995; del Hoyo *et al.*, 2011). Se puede inferir que las hembras y machos tienen una misma dieta la están sintetizando de distinta manera desencadenando una coloración dimórfica. La coloración basada en carotenoides depende de la habilidad fisiológica del individuo para obtener, absorber, modificar metabólicamente, concentrar y depositar los pigmentos en la pluma y que estos se vean reflejados (Brush, 1990; Hofmann, 2006).

Espacio tetraédrico del color

Los espacios tetraédricos de color representan de manera cuantitativa las relaciones entre los atributos espectrales de un objeto con respecto a otro dentro del mismo plano espectral en un modo heurístico y pragmático. Estos modelos están basados en atributos psicofísicos para describir la conexión que existe entre estímulos y experiencias sensoriales (Kuehni, 2003; Stoddard & Prum, 2008). Las poblaciones se distribuyen en el espacio tetraédrico de manera diferencial y otorgan distinta y mayor información a las curvas de reflectancia, si bien nos confirma la variación del parche “espalda alta (1)” en hembras (Fig.8), en machos nos refleja una mayor variación en garganta (Fig.9) y no en el pecho. Aunado a lo anterior los tetraedros muestran una clara diferencia en la población del sureste (SE) con respecto a las demás, lo cual puede deberse a la relación parental que existe en esta población y las poblaciones centro americanas, tal como se sustenta en la filogenia propuesta por Ramírez-Barrera (2016). El espacio tetraédrico de color propuesto por Goldsmith (1990), al ser un mapa de la percepción del color de las aves es fácil de calcular con valores cuantitativos precisos, por lo que las relaciones y diferencias que muestra pueden ser consideradas altamente confiables (Hill & McGraw, 2006).

Volúmenes de color en el espacio tetraédrico

Para observar el espacio tetraédrico total que ocupa cada población se estimaron los volúmenes de color para cada parche medido. Esto permite observar el espacio y la similitud que tienen entre sí los diferentes agrupamientos formados (superposición de volúmenes). Los valores de superposición entre los volúmenes (Anexo II), nos sugieren nuevamente que la población del sureste es diferente al resto de las poblaciones para ambos sexos, mientras que los valores del Golfo de México y el Pacífico sur sugieren una mayor similitud con respecto a las demás, aunque es posible que el Pacífico norte no se asocie debido al bajo número de muestras

existentes en esta población (13 individuos). Los valores además sugieren que la cola en hembras y ambas medidas de espalda, presentan poca superposición entre volúmenes (mayor variación), para el caso de los machos se sugiere que es la garganta el parche más variable.

En el caso de la comparación entre subespecies del este y oeste, los valores de superposición son bajos, por lo que es importante preguntar si los valores son realmente significativos para considerarlo distantes o cercanas que son las poblaciones en color, ya que no existe un valor de referencia para este análisis que pueda decirlo. Para este caso el parche de la corona muestra los valores más altos en superposición de volúmenes, es decir, el parche que guarda mayor similitud en ambas poblaciones, tanto en hembras como en machos, en contraste con lo anterior, los valores de superposición sugieren que el vientre bajo es el parche con menor superposición entre volúmenes y por ende el parche más variable.

Es probable que la inconsistencia entre los parches variables que sugiere cada una de las propuestas se deba a la diferencia en el soporte muestral que tiene cada una de las poblaciones.

Gráficas de caja y bigotes para el Hue, Saturación (*chroma*) y Brillo (HSB)

El rango de longitud de onda en el que la variable *hue*(550-700nm) confirma que el color de la especie *Habia rubica* está asociado a la gama de los amarillos(570-590nm) y rojos (620-750nm). La distribución de la variable *hue* para el parche de la corona muestra semejanza tanto en la comparación de los cuatro filogrupos, como en la de las subespecies del este y oeste. Por tanto, se podría pensar en descartar a la corona como un parche distintivo para la selección sexual, pues a pesar de ser el parche más llamativo, parece no tener función de diferenciación entre poblaciones. Descartar a la corona como el parche más variable permite aumentar la probabilidad de los parches restantes y así encontrar el que otorga mayor variación. Ya que no hay un consenso en las tres propiedades colorimétricas para los cuatro filogrupos, el *hue* en machos nos sugiere la garganta como parche más variable (Fig.13), el *chroma* sugiere al pecho (Fig.15) y el brillo no brinda información relevante. (Fig.17). En el caso de la comparación entre las subespecies del este y oeste, la garganta parece ser el parche más variable en machos tomando en cuenta las tres variables evaluadas(*hue*, *chroma*, *brillo*, Fig.13, 15 y 17, respectivamente).

A pesar de que estudios del comportamiento describen que las hembras prefieren a machos con coloraciones más brillantes o saturadas para la elección de pareja y por ende se esperaría que ellas no requieran variación, este trabajo muestra que presenta una clara variación al igual que los machos. La propiedad del *hue* para los cuatro filogrupos sugiere en hembras al pecho y vientre bajo (2) como los más variables (Fig.12), el *chroma* sugiere la corona y la garganta (Fig. 14), y el brillo se mantiene como una medida

de poco interés (Fig.16). Para la comparación entre subespecies del este y oeste ambas medidas de espalda son las que reflejan variación colorimétrica en hembras (*hue*, *chroma*, *brillo*, Fig.12, 14 y 16, respectivamente).

CONCLUSIONES

Este trabajo buscó poner a prueba las hipótesis de agrupamiento generadas por análisis moleculares (Ramírez-Barrera, 2016) y descripción morfológica (Howell & Webb, 1995) desde una perspectiva alterna poco común. A lo largo de los años se ha sugerido que la coloración de las aves juega un papel importante en términos de selección natural y sexual, los resultados aquí obtenidos han demostrado que tanto machos como hembras poseen características diferenciales en términos del color entre poblaciones, lo que sugiere mecanismos de reconocimiento y competencia sexual en ambos sexos. La garganta y el pecho son los parches con mayor variación en machos, mientras que en hembras los parches de cola y espalda alta lo son. Estudios recientes sugieren que los parches ventrales a diferencia de los dorsales tienen una mayor carga en la señalización sexual ya que son más fáciles de esconder ante los depredadores (Friedman & Remes, 2017).

La filogenia propuesta por Ramírez-Barrera (2016) no es respaldada concretamente por los análisis de color que se encuentran en este trabajo. Los cuatro filogrupos geográficos sí muestran diferencias colorimétricas contundentes que sugieren la existencia de dos morfotipos en el plumaje para México (tal como sugiere Howell & Webb, 1995), sin embargo la distribución geográfica no corresponde a una separación exclusiva del este y el oeste. La manera en que los dos grupos basados en el color del plumaje se distribuyen sugiere un primer morfotipo en el que se encuentran las poblaciones del Pacífico mexicano (norte y sur) y la población del Golfo de México, mientras que el segundo morfotipo solamente incluye la población del sureste de México (SE) el cual parece estar más relacionado con las poblaciones centroamericanas como muestra la filogenia de Ramírez-Barrera (2016). Así mismo la distribución de estos morfotipos colorimétricos concuerda con un cambio en las regiones biogeográficas (Neártica y Neotropical).

Las condiciones climáticas podrían estar ejerciendo una presión diferencial en los caracteres colorimétricos para las poblaciones de la especie, por lo que un mejor muestreo geográfico de plumajes y datos climáticos como temperatura y precipitación anual podrían esclarecer las diferencias de color.

ANEXO I. Lista de ejemplares utilizados para el análisis de coloración de la especie *Habia rubica* para las poblaciones de México. “MZF” corresponde a la colección del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera en la Facultad de Ciencias, UNAM; “CNA” a la Colección Nacional de Aves (CNAV) en la Ciudad de México y “ECO-SUR” a la Colección Ornitológica del Colegio de la Frontera Sur en Chetumal, Quintana Roo.

ESTADO	COLECCIÓN	CATALOGO	SUBESPECIE	LATITUD	LONGITUD	LOCALIDAD	SEXO
CAMPECHE	MZF	Y408176	H. rubica nelsoni	18.020	-90.320	Ejido El Pañuelo, El Mirador	M
		MBR4473b	H. rubica nelsoni	18.593	-90.256	El Arroyo, 6 km S Silvituc	M
		MOL1121	H. rubica nelsoni	18.599	-89.278	Nuevo Becal 4 km al N	M
		MOL1122	H. rubica nelsoni	18.591	-89.258	Nuevo Becal "El Chorro" 7 km al N	M
CHIAPAS	MZF	YACH330	H. rubica rubicoides	16.906	-90.983	Campamento Arqueológico INAH de Yaxchilán	M
		YACH378	H. rubica rubicoides	16.084	-90.977	Zona Arquelógica de Yaxchilán	M
		YACH528	H. rubica rubicoides	16.906	-90.983	Campamento Arqueológico INAH de Yaxchilán	F
		PGD038	H. rubica rubicoides	15.485	-93.036	13.5 km W de Plan de la Tierra, predio El recuerdo	F
	CNA	P15743	H. rubica rubicoides	16.945	-93.445	Carrizal a 4 km al N de Ocosocuaútl por la carretera 63	M
		P15756	H. rubica rubicoides	16.945	-93.445	Carrizal a 4 km al N de Ocosocuaútl por la carretera 64	M
		P15763	H. rubica rubicoides	16.895	-93.297	A 19.5 km del NW de San Fernando	M
		P15766	H. rubica rubicoides	16.945	-93.445	Carrizal a 4 km al N de Ocosocuaútl por la carretera 64	M
		P22387	H. rubica rubicoides	16.253	-92.019	1° de Mayo, La Independencia a 2.8 km al NW de Quistajito	F
		P22395	H. rubica rubicoides	16.483	-92.233	A 8 km al N de la carretera Internacional (190) Comitán de Domínguez	F
		P22396	H. rubica rubicoides	16.493	-92.135	A 11.8 km al N de Bajucú	F
		P22397	H. rubica rubicoides	15.509	-92.886	10 km SW de El Parque Natural El Triunfo	M
		P22399	H. rubica rubicoides	15.685	-92.142	A 2.5 km al W de La Frontera Comalapa	F
		P22400	H. rubica rubicoides	15.702	-93.158	A 5.5 km al NW del Naranjal, Pijijiapan	F
COLIMA	MZF	CONACYT799	H. rubica rosea	19.457	-103.706	Laguna La María	F
	CNA	P22393	H. rubica rosea	19.168	-103.935	Vicente Guerrero, San Juan	M
GERRERO	MZF	AGNS404	H. rubica rosea	17.250	-100.300	Río Santiago, 14 km SW Paraíso	M
		AGNS405	H. rubica rosea	17.250	-100.300	Río Santiago, 14 km SW Paraíso	F
		AZAR09	H. rubica rosea	18.192	-100.162	Campo Morado	M
		SRSC024	H. rubica rosea	17.230	-99.856	Santa Rosa de Lima 1.5 km al NE	M
		MOLGRO438	H. rubica rosea	17.530	-100.557	Zihuatanejo, Ixtapa ciclopista	M
		MOLGRO440	H. rubica rosea	17.530	-100.557	Zihuatanejo, Ixtapa ciclopista	F
		MOLGRO455	H. rubica rosea	17.178	-99.494	Zihuatanejo, Ixtapa ciclopista	F
		MOLGRO591	H. rubica rosea	17.357	-99.537	Municipio Chilpancingo, Acahuizotla a 6 km camino a San Roque	F
		MOLGRO40	H. rubica rosea	17.358	-99.462	Municipio Chilpancingo, Acahuizotla a 1 km camino a San Roque	M
		MOLGRO41	H. rubica rosea	17.358	-99.462	Municipio Chilpancingo, Acahuizotla a 1 km camino a San Roque	F
		MOLGRO42	H. rubica rosea	17.358	-99.462	Municipio Chilpancingo, Acahuizotla a 1 km camino a San Roque	F
		MOLGRO43	H. rubica rosea	17.358	-99.462	Municipio Chilpancingo, Acahuizotla a 1 km camino a San Roque	F
		MOLGRO261	H. rubica rosea	17.587	-99.837	Zona Arqueológica Tehuacalco, Finca La Juntita	M
		MOLGRO262	H. rubica rosea	17.587	-99.837	Zona Arqueológica Tehuacalco, Finca La Juntita	F

ESTADO	COLECCIÓN	CATALOGO	SUBESPECIE	LATITUD	LONGITUD	LOCALIDAD	SEXO
HIDALGO	MZF	AMT169	H. rubica holobrunnea	21.0666667	-98.98733333	El Coyol, 1 Km al E	F
		HGO-SLP143	H. rubica holobrunnea	21.075	-98.955	El Coyol, 1 Km al E	F
JALISCO	MZF	URRA55	H. rubica rosea	20.46576	-105.29386	Los Jardines Botánicos de Vallarta	F
		URRA60	H. rubica rosea	20.46576	-105.29386	Los Jardines Botánicos de Vallarta	F
		URRA67	H. rubica rosea	20.46576	-105.29386	Los Jardines Botánicos de Vallarta	M
	CNA	P22392	H. rubica rosea	20.612	-105.232	El Malecon Puerto Vallarta	M
MICHOACAN	CNA	P9775	H. rubica rosea	18.753	-102.368	Apatzingán a 8 km N de Cupuán del Río	M
		P9776	H. rubica rosea	18.753	-102.368	Apatzingán a 8 km N de Cupuán del Río	F
		P28151	H. rubica rosea	18.28	-102.579	Municipio de Arteaga	F
NAYARIT	MZF	PEP459	H. rubica rosea	20.753821	-105.383241	Cruz de Huacanaxtle a 1 km NW del pueblo	M
		FRG76	H. rubica rosea	21.43833333	-104.995	La Yerba, 11 km SW Tepic	M
		FRG116	H. rubica rosea	21.57666667	-105.225	Singayta, 10 km N San Blas	M
	CNA	P9771	H. rubica rosea	21.152	-105.117	Compostela a 4 km al S de Las Varas	F
		P9772	H. rubica rosea	21.152	-105.117	Compostela a 4 km al S de Las Varas	M
		P9773	H. rubica rosea	21.303	-105.095	Compostela a 7 km de Ixtapa de la Concepción	F
		P22391	H. rubica rosea	22.388	-105.267	A 3 km al SW de Motaje	M
OAXACA	MZF	AMT382	H. rubica affinis	15.925	-96.42	Finca Soconusco a 3 km de Pluma Hidalgo, Dto. Pochutla	F
		CHIMA86	H. rubica holobrunnea	17.066819	-94.11833333	San Isidro La Gringa, a 1 km SE de San Francisco La Paz	F
		CHIMA162	H. rubica holobrunnea	17.06666667	-94.58333333	Chalchijapa, a 20 km NE del pueblo	F
		CHIMA164	H. rubica holobrunnea	17.06666667	-94.58333333	Chalchijapa, a 20 km NE del pueblo	M
		CHIMA416	H. rubica holobrunnea	17.066819	-94.05	La Cabaña, a 6.2 km NO San Francisco La Paz	F
		CHIMA516	H. rubica holobrunnea	17.00666667	-94.68944444	Chalchijapa, a 15 km NE del pueblo	M
		CHIMA526	H. rubica holobrunnea	17.00666667	-94.68944444	Chalchijapa, a 15 km NE del pueblo	M
		CHIMAS112	H. rubica holobrunnea	17.066819	-94.11833333	El Tigre, San Francisco	M
		OMVP161	H. rubica affinis	16.96333333	-97.90666667	1 km N de Amate	F
		OMVP545	H. rubica holobrunnea	17.06666667	-94.58333333	Chalchijapa, a 20 km NE del pueblo	F
		OMVP546	H. rubica holobrunnea	17.06666667	-94.58333333	Chalchijapa, a 20 km NE del pueblo	F
		OMVP563	H. rubica holobrunnea	17.02	-94.65861111	Chalchijapa, Camino a la Sierra de Tres Picos	M
		OMVP574	H. rubica holobrunnea	17.02	-94.65861111	Chalchijapa, Camino a la Sierra de Tres Picos	M
		OMVP672	H. rubica affinis	16.82833333	-97.88	Yucunino, cerca de Santa Ana del Progreso, Putla	F
		OMVP682	H. rubica affinis	16.82	-97.88	Cerca de Santa Maria del Progreso	M
		OMVP1008	H. rubica affinis	16.23666667	-97.28666667	Distrito de Juquila, 4 km E Peñas Negras	M
		PLU17	H. rubica affinis	15.89416944	-96.39656111	Pluma Hidalgo, El Carmen	M
		PLU18	H. rubica affinis	15.89416944	-96.39656111	Pluma Hidalgo, El Carmen	F
		PLU23	H. rubica affinis	15.89416944	-96.39656111	Pluma Hidalgo, El Carmen	M
		AGNS1004	H. rubica holobrunnea	17.705	-96.41166667	San Juan Bautista Valle Nacional a 22 km W del pueblo	M
		AGNS1007	H. rubica holobrunnea	17.705	-96.41166667	San Juan Bautista Valle Nacional a 22 km W del pueblo	F
		AGNS1010	H. rubica holobrunnea	17.705	-96.41166667	San Juan Bautista Valle Nacional a 22 km W del pueblo	M

ESTADO	COLECCIÓN	CATALOGO	SUBESPECIE	LATITUD	LONGITUD	LOCALIDAD	SEXO
OAXACA	CNA	P9777	H. rubica affinis	16.165	-97.103	San Juan Lachao a 4 km E del pueblo	M
		P9778	H. rubica affinis	16.165	-97.103	San Juan Lachao a 4 km E del pueblo	F
		P9779	H. rubica affinis	16.158	-97.127	Naranjos, El carnén, San Juan Lachao	M
		P9780	H. rubica affinis	16.158	-97.127	Naranjos, El carnén, San Juan Lachao	M
		P13206	H. rubica affinis	16.221	-97.232	Santiago, Yaitepec a 5 km E del pueblo	M
		P13207	H. rubica affinis	16.221	-97.232	Santiago, Yaitepec a 5 km E del pueblo	F
		P15699	H. rubica holobrunnea	17.108	-95.033	Matias Romerp a 5 km SE de Las Palmitas	M
		P15734	H. rubica holobrunnea	17.174	-95.033	Matias Romerp a 5 km SE de Las Palmitas	F
		P15736	H. rubica holobrunnea	17.174	-95.033	Matias Romerp a 5 km SE de Las Palmitas	F
		P15737	H. rubica holobrunnea	17.174	-95.033	Matias Romerp a 5 km SE de Las Palmitas	F
		P27809	H. rubica holobrunnea	17.174	-95.033	Matias Romerp a 5 km SE de Las Palmitas	M
QUINTANAROO	ECO-SUR	A-0075	H. rubica nelsoni	18.534583	-88.298954	El Naranjal, Lazaro Cárdenas, Chetumal	M
		EMFE389	H. rubica nelsoni	18.534583	-88.298954	El Naranjal, Lazaro Cárdenas, Chetumal	M
		ADAB055	H. rubica nelsoni	18.534583	-88.298954	El Naranjal, Lazaro Cárdenas, Chetumal	M
		EMFE403	H. rubica nelsoni	18.534583	-88.298954	El Naranjal, Lazaro Cárdenas, Chetumal	M
		ADAB163	H. rubica nelsoni	18.534583	-88.298954	El Naranjal, Lazaro Cárdenas, Chetumal	F
		EMFE080	H. rubica nelsoni	18.534583	-88.298954	El Naranjal, Lazaro Cárdenas, Chetumal	M
		ADAB164	H. rubica nelsoni	18.534583	-88.298954	El Naranjal, Lazaro Cárdenas, Chetumal	F
		ADAB95099	H. rubica nelsoni	19.3916667	-88.0761733	Felipe Carrillo Puerto a 2 Km S de la carretera Chetumal-Cancun	F
	MZF	HBD053	H. rubica nelsoni	17.96666667	-88.885	Ucum-Unión	M
		MOL1149	H. rubica nelsoni	18.59923333	-89.27811667	Tres Garantías 3 km al Este	M
		QROO017	H. rubica nelsoni	21.21033	-87.19352	A 10 km aproximadamente del Área de Protección de Flora y Fauna Yum Balam	M
TABASCO	CNA	P25054	H. rubica rubicoides	x	x	x	M
VERACRUZ	MZF	11095	H. rubica holobrunnea	18.58333333	-95.06666667	San Andrés Tuxtla a 9 km S de Montepio	M
		AMT241	H. rubica holobrunnea	20.73	-98.16333333	El Naranjal, 2 km SE	M
		AV328	H. rubica holobrunnea	x	x	x	M
		TUXFPO37	H. rubica holobrunnea	18.58875833	-95.09799444	Cerca de la Estación Biológica Tropical Los Tuxtlas	M
		MEX035	H. rubica holobrunnea	18.32111111	-94.83194444	Sierra de Santa Martha, --km ---El Bastonal	F
		MEX056	H. rubica holobrunnea	18.32111111	-94.83194444	Sierra de Santa Martha, --km ---El Bastonal	F
		MEX123	H. rubica holobrunnea	18.32111111	-94.83194444	Sierra de Santa Martha, --km ---El Bastonal	M
		MEX133	H. rubica holobrunnea	18.32111111	-94.83194444	Sierra de Santa Martha, --km ---El Bastonal	F
		MEX134	H. rubica holobrunnea	18.32111111	-94.83194444	Sierra de Santa Martha, --km ---El Bastonal	F
		TXT58	H. rubica holobrunnea	18.30983333	-94.88069444	Los Tuxtlas	M
		TXT62	H. rubica holobrunnea	18.30983333	-94.88069444	Los Tuxtlas	F
		TXT63	H. rubica holobrunnea	18.30983333	-94.88069444	Los Tuxtlas	M
		TXT64	H. rubica holobrunnea	18.30983333	-94.88069444	Los Tuxtlas	M
	CNA	P15730	H. rubica holobrunnea	18.972	-97.07	Atzacan	F
		P15735	H. rubica holobrunnea	17.5	-94.917	Jesús Carranza	F
		P15739	H. rubica holobrunnea	17.367	-95.05	Sayula de Aleman-Matias Romero	M
		P15742	H. rubica holobrunnea	17.833	-95.817	Sayula de Aleman-Matias Romero	F
		P15745	H. rubica holobrunnea	17.367	-95.05	Sayula de Aleman-Matias Romero	M
		P15711	H. rubica holobrunnea	18.417	-95.067	Catemaco	F
		29301	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	M
		29491	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	M
		29494	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	M
		29507	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	M
		29530	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	F
		29535	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	M
		29542	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	M
		29543	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	M
		P15712	H. rubica holobrunnea	18.467	-95.35	Santiago Tuxtla	F
		P9782	H. rubica holobrunnea	18.6	-95.067	Catemaco	F
		P9783	H. rubica holobrunnea	18.583	-95.067	Catemaco a 8 km N de Montepio	M
		P24436	H. rubica holobrunnea	18.429	-94.905	Catemaco	F

ANEXO II. Matriz pareada de superposición de volúmenes de color en el espacio tetraédrico para grupos propuestos por Ramírez-Barrera (2016) y Howell & Webb, (1995) para ambos sexos de la especie *Habia rubica* en México.

SUPERPOSICIÓN DE VOLUMENES											
Mcor	PS	PN	GM	SE	OE	Hcor	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00003039 0.000132490.000001670 0.000052400.0000005550.00017386 0.001427					PS	0.00003039 0.000132490.000001670 0.000052400.0000005550.00017386 0.001427				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					
Mcol	PS	PN	GM	SE	OE	Hcol	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00001176 0.000311060.000001238 0.000112680.0000009510.00010692 0.000631					PS	0.00000008 0.000025300.000000932 0.000002680.000.000001790 6.55E-05				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					
Mesp1	PS	PN	GM	SE	OE	Hesp1	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00001944 0.000419190.000002728 0.000036720.0000012480.000004440 0.000567					PS	0.00000542 0.000088300.000000020 0.000026200.0000001530.000005407 0.000144				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					
Mesp2	PS	PN	GM	SE	OE	Hesp2	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00002525 0.000567640.000002728 0.000112140.0000012480.000004440 0.000567					PS	0.00002200 0.000084230.000002640 0.000021130.0000011700.000005772 0.000118				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					
Mgar	PS	PN	GM	SE	OE	Hgar	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00002288 0.000325300.000002140 0.000063730.0000000690.00011313 0.000514					PS	0.00000915 0.000047800.000001937 0.000004250.0000005020.000005450 0.000098				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					
Mpec	PS	PN	GM	SE	OE	Hpec	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00004822 0.000310120.000003951 0.000089500.0000035610.00015721 0.000586					PS	0.00000142 0.000030600.000001880 0.000001660.0000004970.000003420 0.000157				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					
Mrab	PS	PN	GM	SE	OE	Hrab	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00000194 0.000229550.000000746 0.000085700.0000006120.000008936 0.000411					PS	0.00000584 0.000040800.000001120 0.000012000.0000005910.000005100 9.53E-05				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					
Mvie1	PS	PN	GM	SE	OE	Hvie1	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00000589 0.000200050.000000759 0.000094220.0000002330.00012789 0.00045					PS	0.00000048 0.000030300.000001150 0.000009810.0000000610.000002190 7.13E-05				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					
Mvie2	PS	PN	GM	SE	OE	Hvie2	PS	PN	GM	SE	OE
PS	0.00000486 0.000074220.000000508 0.000063460.0000008680.000006423 0.000257					PS	0.00000516 0.000018900.000000803 0.000009290.0000005730.000002160 3.77E-05				
PN						PN					
GM						GM					
SE						SE					
ES						ES					

ANEXO III. Valores de $P < 0.05$ para cada las nueve medidas en las tres propiedades colorimétricas de ambas propuestas para la especie *Habia rubica*.

Parche	Filogrupos				Este vs Oeste			
	Machos		Hembras		Machos		Hembras	
Hue								
	Valor de F	Pr(>F)	Valor de F	Pr(>F)	Valor de F	Pr(>F)	Valor de F	Pr(>F)
Corona	1.2	0.3	1.2	0.3	0.3	0.6	0.7	0.4
Espalda1	6.3	0.000766***	1.5	0.2	0.5	0.5	3.0	0.1
Espalda2	4.3	0.00782**	2.4	0.1	0.1	0.8	5.6	0.0212*
Cola	4.5	0.00574**	0.8	0.5	0.7	0.4	0.4	0.5
Garganta	2.9	0.0401*	0.8	0.5	1.8	0.2	1.0	0.3
Pecho	5.9	0.0012**	0.2	0.9	6.4	0.0137*	2.4	0.6
Ventre1	2.7	0.1	0.5	0.7	1.4	0.2	0.6	0.4
Ventre2	0.7	0.6	7.8	1.7	0.0	0.9	1.1	0.3
Rabadilla	2.7	0.1	0.9	0.4	0.7	0.4	1.4	0.2
Chroma								
Corona	2.2	0.1	2.9	0.0421*	0.8	0.4	6.5	0.0135*
Espalda1	5.3	0.00233**	2.3	0.1	0.0	0.9	5.2	0.0263*
Espalda2	3.2	0.0295*	3.4	0.0249*	0.1	0.8	10.0	0.00265**
Cola	3.5	0.0196*	1.4	0.2	0.1	0.8	2.2	0.1
Garganta	6.1	0.000933***	6.7	0.000692***	8.2	0.00538**	0.3	0.6
Pecho	4.3	0.00793**	0.9	0.5	7.1	0.00979**	0.2	0.7
Ventre1	1.9	0.1	0.8	0.5	1.2	0.3	0.5	0.5
Ventre2	1.1	0.3	2.8	0.049*	0.0	1.0	0.1	0.8
Rabadilla	1.3	0.3	1.6	0.2	0.0	0.9	3.2	0.1
Brillo								
Corona	0.1	1.0	0.1	1.0	0.0	1.0	0.2	0.7
Espalda1	1.7	0.2	3.9	0.0	1.3	0.3	10.9	0.00173**
Espalda2	2.4	0.1	4.7	0.0	5.0	0.0282*	14.2	0.000419***
Cola	2.4	0.1	7.0	0.0	3.1	0.1	19.2	0.0000654***
Garganta	2.6	0.1	0.2	0.9	6.8	0.011*	0.5	0.5
Pecho	6.1	0.0	2.2	0.1	14.1	0.000361***	5.7	0.0206*
Ventre1	16.6	0.0	7.9	0.0	45.3	0.0000000368*	24.2	0.00000904***
Ventre2	9.4	0.0	11.7	0.0	24.7	0.00000447***	35.5	0.000000227***
Rabadilla	1.5	0.2	3.2	0.0	1.8	0.2	9.5	0.00324***
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1								

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

REFERENCIAS

- American Ornithological Society (2017) Check list of north and middle American birds. Consultado el 22 de enero 2017.
- Barker FK, Burns KJ, Klicka J, Lanyon SM, Lovette IJ (2015) New insights into New World biogeography: an integrated view from the phylogenetic of black birds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and allies. *The Auk* 132: 333-348.
- Bennett ATD, Cuthill IC, Partridge JC, Lunau K (1997) Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 8618-8621.
- BirdLifeInternational (2016) *Habia rubica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22722409A94765434. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22722409A94765434.en>. Downloaded on **25 July 2017**.
- Blackwell BF (2002) Understanding avian vision: The key to using light in bird management. USDA National Wildlife Research Center. 146-152.
- Brush AH (1990) Metabolism of carotenoid pigments in bird. *FASEB J.* 4:2969-2977.
- Chesser RT, Banks RC, Barker FK, Cicero C, Dunn JL, Kratter AW, Lovette IJ, Rasmussen PC, Remsen JV, Rising JD, Stotz DF, Winker K (2009) Fiftieth supplement to the American Ornithologist's Union Check-list of North American birds. *The Auk* 126: 705-714.
- Dale J, Delhey K, Kempenaers B, Valcu M (2015) The effects of life history and sexual selection on male and female plumage colouration. *Nature* 527 (7578): 367-370. DOI: 10.1038/nature15509
- delHoyo J, Elliott A, Christie DA (2011) Handbook of the birds of the world. Vol. 16. Tanagers to New World Blackbirds. Lynx Edicions, Barcelona.
- Eaton MD (2005) Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(31): 10942-10946. DOI: 10.1073/pnas.0501891102
- Eaton MD (2006) A phylogenetic perspective of the evolution of chromatic ultraviolet plumage coloration in grackles and allies (Icteridae). *The Auk* 123(1): 211-234.
- Endler JA (1990) On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal the Linnean Society* 41: 315-352.
- Endler JA, Mielke PW (2005) Comparing entire colour patterns as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 405-431.

- ESRI (2014) ArcGIS Desktop: Release 10.2.2. Redlands CA: Environmental Systems Research Institute.
- Figuerola J, Carles Senar J (2004) ¿Qué nos indica el color de la plumas? *Quercus*:45-47.
- Friedman NR, Remes V (2017) Ecogeographical gradients in plumage coloration among Australasian songbird clades. *Global Ecology and Biogeography* 26: 261-274. DOI 10.1111/geb.12522
- Griscom L (1930) Studies from the Dwight collection of Guatemala birds.II.American Museum Novitates 414.
- Goldsmith TH (1990) Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Quarterly Review of Biology* 65: 281-322.
- Hamilton WD, Zuk M (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218 (4570): 384-387. DOI: 10.1126/science.7123238
- Hart NS (2001) Visual ecology of avian photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* 20: 675-703.
- Heesen R (2015) The Young–(Helmholtz)–Maxwell theory of color vision.
- Hill GE (1990) Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behavior* 5: 64-73.
- Hill GE, McGraw KJ (eds.) (2006) *Bird Coloration. Volume 1: Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 589 p.
- Hofmann CM, Cronin TW, Omlan KE (2006) Using spectral data to reconstruct evolutionary changes in coloration: carotenoid color evolution in new world orioles. *The Society for the Study, Department of Biological Sciences, University of Maryland Baltimore County* 60(8): 1680-1691.
- Howell SNG, Webb S (1995) *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, Oxford, UK. 671 p.
- Jones MP, Pierce KE, Ward D (2007) Avian Vision: A review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of Exotic Pet Medicine* 16 (2): 69-87. doi: 10.1053/j.jepm.2007.03.012
- Kelber A, Vorobyev M, Osorio D (2003) Animal colour vision-behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews* 78: 81-118. DOI: 10.1017/S1464793102005985
- Kemp DJ (2007) Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 1043-1047.
- Kuehni RG (2003) *Color space and its divisions*. Wiley, Hoboken, NJ.
- Kinoshita S (2008) *Structural Colors in the Realm of Nature*. World Scientific. 352 p.
- Klicka J, Burns K, Spellman GM (2007) Defining a monophyletic Cardinalini: a molecular perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22: 1014-1032.
- Lafresnaye MF (1844) Oiseaux nouveaux du Mexique. *Revue Zoologique* 7: 41-42.

- Lubbock J (1888) On the senses, instincts and intelligence of animals with special reference to insects. London, Kegan Paul.
- Maia R, Eliason CM, Bitton P-P, Doucet SM, Shawkey MD (2013) pavo: an R Package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution* 4 (10): 609-613. Doi: 10.1111/2041-210X.12069
- Munsell AH (1905) A color notation. Boston: G. H. Ellis Co.
- Munsell AH (1912) A pigment color system and notation. *The American Journal of Psychology*. University of Illinois Press 23 (2): 236-244. DOI: 10.2307/1412843.
- Nelson EW (1897) Preliminary descriptions of new birds from Mexico and Guatemala in the collections of the United States Department of Agriculture. *The Auk* 14: 42-76.
- Ocean Optics, Inc. World Headquarters. Dunedin, Florida, USA.
- Olson VA, Owens IPF (1998) Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 510-514.
- Ornelas JF, González C, Hernández-Baños BE, García-Moreno J (2016) Molecular and iridescent feather reflectance data reveal recent genetic diversification and phenotypic differentiation in a cloud forest hummingbird. *Ecology and Evolution* 6 (4): 1104-1127. Doi: 10.1002/ece3.1950
- Osorio D, Vorobyev M (2008) A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision research* 48 (20): 2042-2051. DOI: 10.1016/j.visres.2008.06.018
- Owens IPF, Short RV (1995) Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. *Trends in Ecology&Evolution* 10(1): 44-47. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)88967-3
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Barrera SM (2016) Variación genética de las poblaciones mexicanas de *Habia rubica* (Aves: Cardinalidae). Tesis para obtener el grado de Maestría en Ciencias Biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. 63 p.
- Ridgway R (1902) The birds of North and Middle America. Part II. United States National Museum Bulletin 50 part 2.
- Sillman A (1973) Avian vision: 349-387 en: Farner DS, King JR, Parkes KC (eds.) *Avian Biology Volume III*. Academic Press, New York, NY and London, UK.
- Stotz DW, Fitzpatrick JW, Parker TA III, Moscovits DK (1996) *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. pp. 478.

- Stoddard MC, Prum RO (2008) Evolution of avian plumage color in a tetrahedral color space: a phylogenetic analysis of New World buntings. *The American Naturalist* 171(6). DOI: 10.1086/587526
- Stoddard MC, Prum RO (2011) How colorful are birds? Evolution of the avian plumage color gamut. *Behavioral Ecology* 22 (5): 1042-1052. Doi: 10.1093/beheco/arr088
- Tamáskai I, Kertész K, Vértessy Z, Bálint Z, Kun A, Yen SH, Biró LP (2013) Color changes upon cooling of Lepidoptera scales containing photonic nanoarchitectures, and a method for identifying the changes. *Journal of Insect Science* 13(1): 87- DOI:10.1673/031.013.8701
- Trigo S, Mota PG (2015) What is the value of a yellow patch? Assessing the signal of yellow colouration in the European serin. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69: 481-490. DOI: 10.1007/s00265-014-1860-2
- Vieillot LJP (1817) *Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle, appliquée aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine, etc.* Par une société de naturalistes et d'agriculteurs. Avec des figures tirées des trois règnes de la nature. Déterville, Paris. Tome 14. 627 p.
- von Frisch K (1914) Der farbensinn und formensinn der biene. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 35: 1-188.
- Vorobyev M, Osorio D (1998) Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 351-358.
- Vorobyev M, Osorio D, Bennett ATD, Marshall NJ, Cuthill IC (1998) Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A* 183: 621-633.
- Walls GL (1942) *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. Hafner Publishing Co., New York, NY and London, UK.