



Perfil genético de la paloma doméstica *Columba livia* utilizando genes asociados al color del plumaje en Cotorra-Córdoba, Colombia

Genetic profile of the domestic pigeon *Columba livia* using genes associated with plumage color in Cotorra-Córdoba, Colombia

Adrian E. Rodríguez de la Barrera ^a; Luis Causil Vargas ^b

^a Escuela Normal Superior Santa Teresita, Colombia

^b Universidad de Córdoba, Colombia

Correspondencia: adrian.norssate@gmail.com

Recibido: Septiembre 01, 2022. Aceptado: Septiembre 30, 2022. Publicado: Octubre 27, 2022

Resumen

El objetivo de la investigación fue analizar el perfil genético de la paloma doméstica *Columba livia* utilizando genes asociados al color del plumaje en Cotorra-Córdoba, Colombia. Se muestrearon cinco subpoblaciones, los muestreos aleatorios se desarrollaron entre enero y febrero del 2019, mediante excursiones urbanas, observación directa y con ayuda de registros fotográficos. Se utilizaron los marcadores autosómicos que codifican la coloración y diseño del plumaje: *Grizzle (G)*; *Spread (S)*; *Checker (C)* y *Ash-Red (B)* ligado al sexo. Los perfiles genéticos se calcularon con los siguientes índices genético-poblacionales: frecuencias alélicas, diversidad genética, heterocigocidad esperada, heterocigocidad esperada de la población total, coeficiente de diferenciación genética, flujo génico, distancias genéticas entre las subpoblaciones muestreadas, los anteriores parámetros se estimaron utilizando el programa PopGene 1.31. El número de alelos por locus e índice de Shannon se calculó mediante el programa FSTAT v 2.9.3.2. Se dibujó un dendrograma empleando el programa MEGA 5.2. Los locus *Spread* y *Checker* fueron los de frecuencias más altas, por el contrario, *Ash-red* arrojó los valores bajos, la diferenciación genética fue insuficiente entre las subpoblaciones y un elevado flujo genético, configurando un mismo perfil genético para esta población de palomas domésticas. Se sugiere posibles ventajas de la selección natural asociadas a rendimiento reproductivo y mejorías fisiológicas

Abstract

The objective of the research was to analyze the genetic profile of the domestic pigeon *Columba livia* using genes associated with plumage color in Cotorra-Córdoba, Colombia. Five subpopulations were sampled, the random samples were developed between January and February 2019, through urban excursions, direct observation and with the help of photographic records. Autosomal markers that encode plumage coloration and pattern were used: *Grizzle (G)*; *Spread (S)*; *Checker (C)* and *Ash-Red (B)* linked to sex. Genetic profiles were calculated with the following genetic-population indices: allelic frequencies, genetic diversity, expected heterozygosity, expected heterozygosity of the total population, genetic differentiation coefficient, gene flow, genetic distances between subpopulations, were estimated using the PopGene program. 1.31. The number of alleles per locus and Shannon's index was calculated using the FSTAT v 2.9.3.2 program. A dendrogram was drawn using the MEGA 5.2 program. The *Spread* and *Checker* loci were the ones with the highest frequencies, on the contrary *Ash-red* showed the lowest values, the genetic differentiation was insufficient between the subpopulations and a high gene flow, configuring the same genetic profile for this population of domestic pigeons. Possible advantages of natural selection associated with reproductive performance and physiological improvements are suggested.

Palabras clave: perfil genético; frecuencias alélicas; flujo génico

Keywords: genetic profile; allelic frequencies; gene flow.

1. Introducción

El proceso de Domesticación de las palomas *Columba livia* (Columbidae) se efectuó en el medio Oriente seguramente en el periodo Neolítico donde paralelamente se establecieron más de 350 razas domésticas [1]. Los marcadores fenotípicos en palomas domésticas son utilizados

en genética de poblaciones para extraer información de frecuencias alélicas y aprender acerca de factores como el apareamiento aleatorio y relación entre poblaciones [2], por lo tanto esta especie puede aportar valiosa información sobre los patrones genéticos del color especialmente en ejemplares con fenotipo diverso [3].

En aves se ha encontrado que el rasgo de pigmentación responde a una variación de la secuencia de codificación en el gen del receptor de Melanocortina (*Mc 1r*) estas variantes activas o nulas eliminan los patrones de color producidos por cambios de pigmentos aumelaninas-feomelaninas [4], los colores del plumaje se expresan como una combinación de estructura y colores químicos, el color estructural es producido por la reflexión de la luz que depende de la estructura física de la pluma; el color químico es el resultado de pigmentos [5]. La codificación de la pigmentación de la melanina tiene incidencias pleiotrópicas y adaptativas en la paloma doméstica, de modo que se cree que individuos con diferentes colores están adaptados a entornos variados [6], además, estas variaciones fenotípicas del plumaje presentan un apreciable interés científico debido a que en términos evolutivos estos rasgos genéticos permiten determinar procesos de camuflaje, atracción de parejas sexuales y para los criadores posibles ventajas de selección artificial [7]

La paloma doméstica (*C. livia*) es un ejemplo clásico de variación fenotípica formada por selección natural, con multitud de colores y patrones de color, estas aves revelan una oportunidad excepcional para comprender las bases genéticas de los atributos de la pigmentación e historia natural de la especie [8]. En este estudio se usaron los colores del plumaje y patrones de las alas producidos por cuatro sistemas de alelos primarios: *Checker*, *Ash-Red*, *Grizzle* y *Spread* [9].

En Colombia se han reportado tres estudios atinentes a la estructura genética poblacional de la paloma doméstica, el primero realizado en Bogotá con 3384 individuos distribuidos en 28 colonias, encontrando como resultados alto intercambio genético entre estas subpoblaciones [9]; En Lorica, se utilizaron 6 colonias y una muestra poblacional de 336 palomas, se localizó posible selección natural para los marcadores melanóticos [10] y en San Antero se estudió la diversidad genética usando genes polimórficos asociados al color del plumaje obteniendo que los marcadores más oscuros tienen ventajas selectivas y reproductivas [6]

Existe poca información en esta zona del país, que indiquen los sucesos adaptativos que puedan estar relacionados con la selección natural de los marcadores melanóticos del plumaje y la historia natural de la especie. El objetivo de la investigación fue analizar el perfil genético de la paloma doméstica *Columba livia* utilizando genes asociados al color del plumaje en Cotorra-Córdoba, Colombia

2. Materiales y Métodos

2.1. Área de Estudio

El estudio se realizó en Cotorra, el municipio está ubicado en la Costa Norte de Colombia a $9^{\circ} 3' 41.539''$ N y $75^{\circ} 45'$

$40.164''$ W y tiene una temperatura promedio de 28°C . Se muestrearon cinco subpoblaciones ubicadas en los sitios de Iglesia Central, El Carmen, San Roque, Zarabanda y las Arepas (Figura 1)



Figura 1. Subpoblaciones de palomas domésticas muestreadas en Cotorra-Córdoba, Colombia [Tomadas de Google -Map]

2.2. Obtención de datos

Los muestreos aleatorios se desarrollaron entre Enero y Febrero del 2019, se escogieron cinco subpoblaciones del Municipio de Cotorra, mediante excursiones urbanas, con observación directa y con ayuda de registros fotográficos, en horas de la mañana (6:00am a 9:00am) se hizo una clasificación fenotípica de cada uno de los individuos adultos encontrados ($n=321$), atendiendo a la presencia o ausencia de los marcadores autosómicos (Tabla 1): Grizzle (G); Spread (S); Checker (C) y Ash-Red (B) ligado al sexo; se eliminaron todos aquellos registros de individuos de los cuales no había seguridad de que no habían sido observados primeramente;

se construyó una base de datos y los resultados fueron analizados con diferentes estadísticos.

2.3. Diseño estadístico

Los perfiles genéticos de la población de Palomas doméstica se calcularon con los siguientes índices genético-poblacionales: frecuencias alélicas de cada marcador a nivel poblacional y global, así mismo las medidas de diversidad genética [11]; correspondiente a la heterocigocidad esperada (H_e), heterocigocidad esperada de la población total (H_T), coeficiente de diferenciación genética (G_{ST}), flujo génico (N_m), distancias genéticas entre las subpoblaciones, se estimaron utilizando el programas PopGene 1.31 [12]. El número de alelos por locus e índice de Shannon (I) se calculó mediante el programa FSTAT v 2.9.3.2 [13]. Además, a partir de los cálculos de PopGene se dibujó un dendrograma con la distancia genética de Nei (1972) y el método de agrupación de pares por media aritmética no ponderada, UPGMA, con el programa MEGA 5.2 [14]

3. Resultados

Se muestrearon un total de 321 individuos distribuidos en cinco subpoblaciones, Iglesia Central (n=91), El Carmen (n=53), San Roque (n=69), Zarabanda (n=45) y Las Arepas (n=63)

3.1. Frecuencias alélicas

Las frecuencias alélicas para cada subpoblación (Tabla 2), evidencia que el marcador *Spread* ($p=0.4070$) fue el más frecuente, seguido de *Checker* ($p=0.3842$); mientras que *Ash-Red* evidenció los valores más bajos ($p=0.1241$)

Tabla 1. Descripción de los 4 genes estudiados.

Locus	Alelos	característica
<i>Grizzle</i> (gen autosómico)	G	Mutante, produce machas blancas extendidas alrededor de la cabeza o el cuerpo de la paloma.
	g	Silvestre, sin machas blancas.
<i>Spread</i> (gen autosómico)	S	Mutante, origina palomas negras.
	s	Silvestre, palomas no negras.
<i>Checker</i> (gen autosómico)	C	Mutante, produce un patrón de manchas triangulares gris claro o azul, sobre fondo oscuro en el dorso de las alas.
	c	Silvestre, sin machas triangulares.
<i>Ash-Red</i> (gen ligado al sexo)	B	Mutante, produce palomas rojas.
	b	Silvestre, origina palomas no rojas

Grizzle (G); *Spread* (S); *Checker* (C) y *Ash-Red* (B)

3.2. Diversidad genética

La heterocigocidad esperada más alta se encontró en el marcador *Spread* con un valor de 0.4933 y la más baja para el marcador *Ash-Red* con un valor de 0.1262 (Tabla 3). Los valores de heterocigocidad observada fueron bajos, oscilaron entre un máximo de 0.2558 para el marcador *Spread* y un mínimo de 0.0159 para los marcadores *Grizzle*. En cada marcador el nivel medio de variabilidad genética fue relativamente bajo

3.3. Coeficiente de diferenciación genética.

El nivel de diferenciación genética entre las distintas subpoblaciones de palomas domésticas (*Columba livia*) en las subpoblaciones de Cotorra fue relativamente bajo, $G_{ST}=0.041$, (Tabla 4) lo que indica que aproximadamente el 4,1% de la variación revelada se debe a diferencia entre las poblaciones, por tanto, las cinco subpoblaciones no fueron significativamente diferentes para los marcadores estudiados.

Tabla 2. Frecuencias alélicas de cada marcador en las poblaciones estudiadas.

Poblaciones	Locus			
	G	S	C	B
Iglesia Central	0.3516	0.4000	0.3710	0.1290
El Carmen	0.3333	0.4211	0.5263	0.0877
San Roque	0.1932	0.3667	0.4773	0.0568
Zarabanda	0.2596	0.5673	0.3269	0.0673
Las arepas	0.2799	0.2799	0.2799	0.2799
Total	0.2835	0.4070	0.3842	0.1241

G: *Grizzle*; S: *Spread*; C: *Checker*; B: *Ash-Red*.

El valor de flujo génico ($N_m=3.158$), evidencia que las subpoblaciones mantienen un grado significativo de intercambio genético, asumiéndose un total aproximado de 3 migrantes por generación, el valor obtenido está por encima de 1, lo que demuestra que las subpoblaciones se comportan como una sola, de modo que propone que para su mejor análisis y comprensión dinámica espacio-temporal no se debería realizar una subestructura de la población debido a que todas ellas se comportan como una sola población

Tabla 3. Índice de diversidad genética de Nei (1973) en cada marcador a través de la Heterocigosis esperada (He) heterocigosidad observada (Ho) y p-value para cada marcador.

Locus	He	Ho	P- value
<i>Grizzle</i>	0.3863	0.0159	0.1132
<i>Spread</i>	0.4933	0.2558	0.1624
<i>Checker</i>	0.4422	0.1164	0.1541
<i>Ash-Red</i>	0.1262	0.0178	0.1530
Promedio	0.3620	0.1014	0.1481

3.4. Índice de diversidad.

El índice de diversidad de Shannon, que cuantifica la biodiversidad específica, presento un promedio de 0,5512; su valor más alto se localizó en el marcador *Spread* con un valor de 0.6904, ya que es el marcador con mayor numero alelos (entendiendo que cada marcador representa un locus distinto); y el valor más bajo del índice fue para el marcador *Ash-Red* con un número de 0.2644 (Tabla 5).

Tabla 4. Coeficiente de diferenciación genética (G_{ST}) y flujo génico (Nm) en Cotorra.

G_{ST}	Nm
0.041	3.158

3.5. Distancias Genética

La distancia genética entre las subpoblaciones fue baja, siendo Iglesia Central y el Carmen las subpoblaciones más cercanas, mientras que las subpoblaciones Iglesia Central y las Arepas resultaron ser las de mayor diferencia génica (Tabla 6)

Tabla 5. número de alelos e índice de Shannon por cada locus

Locus	Número de alelos	Índice de Shannon
<i>Ash-Red</i>	1.1593	0.2644
<i>Grizle</i>	1.6206	0.5710
<i>Spread</i>	1.9891	0.6904
<i>Checker</i>	1.9453	0.6790
Promedio	1.6785	0,5512

El dendrograma (*figura 2*) evidencia la similitud genética entre las subpoblaciones Iglesia Central y el Carmen a las cuales se asocia la subpoblación San Roque, luego Zarabanda y las Arepas; por otro lado, la subpoblación de las Arepas se mantuvo alejada de las demás, pero con un valor poco significativo de distancia que nos permite inferir que las poblaciones en conjunto están muy relacionadas

Tabla 6. Matriz de distancia genética (Nei, 1972) entre las poblaciones.

	1	2	3	4	5	6
1	--					
2	.0195	--				
3	.0389	.0139	--			
4	.0183	.0181	.0218	--		
5	.0583	.0487	.0420	.011	--	
6						--

1: Iglesia Central; 2: El Carmen.; 3: San Roque.; 4: Zarabanda; 5: Las arepas

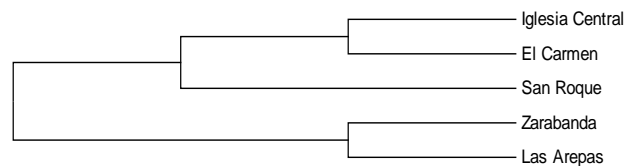


Figura 2. Dendrograma de neighbor-joining elaborado para las subpoblaciones de Cotorra usando cuatro marcadores genéticos y la distancia genética D de Nei (1972)

4. Discusión

Los resultados adquiridos en esta investigación son concordantes con otros estudios (Čanádý & Mošanský, 2013; Pardo et al., 2015; Rodríguez et al., 2019) y corresponden con la elevada frecuencia de los genes *Spread* y *Checker*. El predominio de los genes oscuros en las subpoblaciones de palomas domesticas se puede explicar por el hecho de que el municipio de Cotorra es una población relativamente pequeña y esto podría favorecer el efecto selectivo de la población de palomas domesticas en esta zona conservando con esto sus frecuencias alélicas, probablemente por la resistencia a la intromisión de alelos extranjeros, es decir es posible que estos genes melanóticos consiguieran fijar su presencia poblacional en localidad de forma aleatoria y generar con esto frecuencias altas [2], en ese sentido existen estudios que reportan que la paloma doméstica no tiene grandes movimiento diarios de modo que estos ejemplares tendrían seguramente poca posibilidad de experimentar cambios severos en sus frecuencias alélicas [15], otras hipótesis señalan que existe relación entre la fijación de estos genes fenotípicos y el éxito rendimiento reproductivo, ya que se cree que los individuos más oscuros tienen temporadas más largas de reproducción, lo que garantiza un mayor número de crías de estos fenotipos en la población [16], por otro lado, investigaciones enfocadas en determinar la relación huésped-parasito y la exposición de metales traza y en el plumaje de la coloración reportan que posiblemente exista ventajas adaptativas de las palomas con coloración oscura con respecto a aquellas con coloraciones más claras esto podría estar aconteciendo en estas aves debido a que la individuos más oscuros exhiben una cantidad considerable de células T como mecanismo de respuesta cutánea ante los ataques de los parásitos haciéndolos más resistente y con mayor probabilidad de sobrevivencia; caso contrario para el caso de las palomas con colores más pálidos [17], lo anterior entonces es probable que constituya los factores pleiotrópicos por los cuales las frecuencias alélicas de estos marcadores más oscuros se están fijando en esta Localidad. Previamente en estudios recientes se reportaron que estas consideraciones de inmunidad a parásitos y la gran producción de huevos en largas temporadas al año, fueran generalmente consecuente con la zona donde se realizó el estudio, lo que puede explicar los eventos selectivos de estos genes polimórficos [6]. Algunos estudios genéticos aseveran que seguramente los patrones de colores melanóticos del plumaje (regulados por docena de variantes *Mc1r*) podrían estar induciendo una activación oscurecedora del gen del receptor de Melanocortina en las poblaciones de palomas domésticas, aunque no se podría considerar lo anterior como un aspecto de apoyo, ya que es posible que *Mc1r* no genere cambios de feomelanina-eumelanina en el plumaje como acontece en otros taxones [4], los efectos fisiológicos de este receptor en aves aún no está del todo develado, debido a que se sabe poco acerca de su origen evolutivo [18].

El alto grado de flujo genético permite apoyar la explicación acerca de un grado de asilamiento de esta población de

palomas domésticas dado que geográficamente el municipio dispone de una separación en tramos de distancias relativas con los centros urbanos más contiguos, lo cual ha causado posiblemente eventos de agrupamiento poblacional y las barreras entre las subpoblaciones de estas aves en la zona se han mantenido fuertes, figurando con esto, el mismo acervo genético generación tras generaciones [19]

El grado de diferenciación genética fue bajo ($G_{ST}= 0.041$), investigaciones han reportado que la distancia de dispersión de palomas juveniles es de 93 m, más concretamente estos ejemplares mantienen un grado de relación con otros individuos en un radio de 25km; por fuera de este rango la relación disminuye, con todo es posible que el impacto de la urbanización en el municipio pueda depender de las estrategias específicas de supervivencia y de la historia natural de la especie [20], en tal sentido es posible que estas cercanías hayan originado procesos de endogamia local, del mismo modo estudios han reportado que en las poblaciones de palomas los individuos seleccionan sexualmente compañeras con genotipos parecidos, generando caso raros en donde al momento de la elección los machos hacen reconocimiento individual de parejas basado en olores [21]. Es probable que, en poblaciones pequeñas históricamente consanguíneas, los alelos puedan purgarse más rápido después de su primera aparición, cercandando así, la cantidad de fusión mutacional lo que podría configurar un perfil genético en la localidad [22]

El índice de Shannon para los cuatro marcadores presento valores pequeños, probablemente estos valores indiquen que la población contiene solo una pequeña fracción de la diversidad genética de la especie [23], lo que se manifiesta por la elevada proporción de alelos raros y privados, lo anterior posiblemente puede estar asociado a un proceso de erosión genética que ha ocasionado la pérdida de alelos en esta población [24].

Las distancias genéticas entre las cinco subpoblaciones, primordialmente la cercanía geográfica entre la subpoblación Iglesia Central y El Carmen se explicarían por el movimiento significativo de estos marcadores entre colonias, consiguiendo obtener con esto un alto flujo genético en la población de palomas, consecuentemente se cree que los individuos de estas poblaciones presentan mayor riesgo de vuelo de una población cercana a otra, lo que genera mayor grado de confianza, de modo que posiblemente repercutió en su adaptación en localidad [6], esta dinámica poblacional es invariable debido a que geográficamente en el municipio de Cotorra existen parches no ideales-habitables lo cual revela que seguramente el tipo de población de palomas domesticas de esta zona presenta un mosaico, por tanto la población de palomas evidencia posiblemente un mismo perfil genético. El dendrograma demostró la semejanza genética entre las subpoblaciones de Iglesia central y El Carmen, en consecuencia, es posible que se estén presentando eventos de intercambio de genes y esto estaría estrechando las relaciones

genéticas entre estas dos poblaciones [25], lo cual podría deberse a la cercanía geográfica ya que Cotorra es una Localidad relativamente pequeña.

5. Conclusión

El marcador fenotípico *Spread* probablemente debido a las ventajas de la selección natural podría estar asociado a rendimiento reproductivo y ciertas ventajas fisiológicas. A nivel de las subpoblaciones la diferenciación genética demuestra que entre estas colonias existe intercambio genético, revelando las semejanzas en patrones genéticos en la población de palomas en este municipio. La diversidad genética revela que la población mantiene flujo genético significativo razón que se explica por la geografía de la zona. El dendrograma demostró que existe semejanza genética entre las subpoblaciones de Iglesia central y El Carmen, en consecuencia, eventos de intercambio de genes están estrechando las relaciones genéticas entre estas subpoblaciones.

Reconocimientos

Los Autores hacen agradecimiento especial a la estudiante Julieth Doria, alumna de la Escuela Normal Superior Santa Teresita de Lorica por facilitar el proceso de muestreo.

Referencias

- [1] Ma et al., «Análisis de ARN largos no codificantes y ARNm asociados con la lactancia en la cosecha de palomas (*Columba livia*)», *Genes*, pp. 11 (2), 201. <https://doi.org/10.3390/genes11020201>, 2020.
- [2] M. R. F. G. R. y. C. H. Peñuela, «Inferencia genética transcontinental de poblaciones de palomas urbanas utilizando marcadores fenotípicos», *Avian Biology Research*, pp. 12 (4), 152-162. <https://doi.org/10.1177%2F1758155919866550>, 2019.
- [3] R. V. H. H. O. E. J. K. Z. M. E. Y. M. & S. M. D. Bruders, «A copy number variant is associated with a spectrum of pigmentation patterns in the rock pigeon (*Columba livia*)», *PLoS genetics*, pp. 16(5), e1008274. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008274>. <https://doi.org/10.1101/792945>, 2020.
- [4] S. & C. R. L. Krishnan, «Effects of mutations in pigeon Mc1r implicate an expanded plumage color patterning regulatory network», *bioRxiv*, p. 792945., 2019.
- [5] L. Soletto, «Estudios de estructura-actividad de la interacción entre el receptor de melanocortinas tipo 4 (MC4R) y las proteínas accesorias de los receptores de melanocortinas (MRAPs) e implicación de las melanocortinas en la regulación de los ritmos circadianos de a.» ([Tesis de Doctorado, Universidad Católica]. Repositorio Institucional – Universidad Católica, 2020.
- [6] A. C. L. y. C. O. Rodríguez, «Determinación de la diversidad genética de la paloma doméstica *Columba livia* (Columbidae) a partir de genes polimórficos asociados con el color del plumaje en San Antero, Córdoba, Colombia», *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, pp. 43(166), 78-83. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.794>, 2019.
- [7] E. H. J. W. T. F. C. D. J. K. J. ... & H. J. Domyan, «SOX10 regula múltiples genes para dirigir la producción de eumelanina versus feomelanina en la paloma doméstica», *Investigación de células pigmentarias y melanoma*, pp. 32 (5), 634-642. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12778>, 2019.
- [8] A. y. L. G. Linderholm, «El papel de los humanos en facilitar y mantener la variación del color del pelaje en animales domésticos.» *En Seminarios en biología celular y del desarrollo*, pp. (Vol. 24, No. 6-7, pp. 587-593). Prensa Académica, 2013.
- [9] E. C. T. & A. G. Pardo, «Análisis de la diversidad genética de la paloma doméstica (*Columba livia*) en Bogotá, Colombia utilizando genes que codifican la coloración y diseño del plumaje.» *BISTUA REVISTA DE LA FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS*, pp. 13(1), 35-45. http://revistas.unipamplona.edu.co/ojs_viceinves/index.php/BISTUA/article/view/1666/677, 2015.
- [10] Causil et al., «Diversidad genética de palomas domesticas (*Columba livia*) en Lorica, Colombia,utilizando genes que codifican la coloración del plumaje.» *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, pp. 27(3), 448-457. <http://biociencias.unach.mx/ibciencias/doc/volumen2articulo1>, 2016.
- [11] M. Nei, «Genetic distance between populations», *Amer Natur*, pp. 106: 283-292., 1972.
- [12] F. Y. R. & B. T. Yeh, «Microsoft Windows-based free ware for population genetic analysis (Release 1.31)», *University of Alberta, Edmonton*, pp. p. 1-3., 1999.
- [13] J. Goudet, «FSTAT 2.9. 3: A program to estimate and test», *Lausanne: Switzerland*, pp. p. 485-486., 2002.
- [14] Tamura et al., «MEGA 5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance and maximum parsimony methods», *Mol Biol Evol*, pp. 28: 2731-2739., 2011.
- [15] E. N. P. & H.-W. D. Rose, «Spatio-temporal use of the urban habitat by feral pigeons (*Columba livia*)», *Behavioral Ecology and Sociobiology*, pp. 60(2), 242-254. <https://doi.org/10.1007/>, 2006.
- [16] Vickrey et al., «La introgresión de alelos reguladores y una mutación codificadora sin sentido impulsan la diversidad del patrón de plumaje en la paloma bravía», *Elife*, pp. 7 , e34803., 2018.
- [17] Chatelain et al., «Los metales traza, la pigmentación a base de melanina y su interacción influyen en los parámetros inmunológicos de las palomas salvajes (*Columba livia*)», *Ecotoxicología*, pp. 25 (3), 521-529. <https://sci-hub.se/10.1007/s10646-016-1610-5>, 2016.
- [18] Makarova et al., «Molecular-genetic bases of plumage coloring in chicken.» *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, pp. 23(3), 343-354. <http://dx.doi.org/10.18699/VJ19.499>, 2019.
- [19] Biała et al., «Diversidad genética en ocho razas puras y forma urbana de paloma doméstica (*Columba livia* var. *Domestica*) basada en siete loci de microsatélites», *J. Anim. Planta. Sci.*, pp. 25 , 1741-1745. https://www.researchgate.net/profile/Andrzej-Dybus/publication/289325753_Genetic_diversity_in_eight_pure_breeds_and_urban_form_of_domestic_pigeon_Columba_livia_var_domestica_based_on_seven_microsatellite_loci/links/568b833108ae1e63f1fd01f2, 2015.
- [20] E. Carlen y S. Munshi, «Conectividad genética generalizada de palomas salvajes en la megaciudad del noreste.» *Aplicaciones evolutivas*, p. <https://doi.org/10.1111/eva.12972>, 2020.
- [21] Zhang et al., «Do major roads reduce gene flow in urban bird populations?», *PLoS ONE*, pp. 8(10), 1-7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077026>, 2013.
- [22] Cobo et al., «Comprender el carácter distintivo morfológico y genético de las palomas pouter españolas: el Pouter Marchenero como caso de estudio.» *Ibis*, pp. 162 (3), 766-777. <https://doi.org/10.1111/ibi.12797>, 2020.
- [23] Parraguirre et al., «Estructura de la diversidad Genética en poblaciones naturales de *pinus greggii* Engelm.» *Revista Fitotecnia Mexicana*, pp. 25(3), 279-287. <https://www.redalyc.org/pdf/610/61025308.pdf>, 2002.
- [24] Matur et al., «Evidencia de erosión genética en una población periférica de un ave de caza de América del Norte: la codorniz

Montezuma (*Cyrtonyx montezumae*),» *Genética de la conservación*, pp. 20 (6), 1369-1381.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10592-019-01218-9>, 2019.

- [25] Causil et al., «Evaluación de la estructura genético poblacional del caballo criollo colombiano (*Equus caballus*) mediante genes del pelaje en el Bajo Sinú-Colombia,» *IBCIENCIA*, pp. 2 (1): 1-6, 2019.
- [26] A. & M. L. Čanády, «Population size and plumage polymorphism of feral pigeon (*Columba livia forma urbana*) from urban environment of Košice city (Slovakia),» *Zoology and Ecology*, pp. 23(2), 104-110., 2013.