



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LAS VOCALIZACIONES DEL COMPLEJO *Campylorhynchus rufinucha* (AVES: TROGLODYTIDAE) DE MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(S I S T E M A T I C A)
P R E S E N T A
JOSÉ ROBERTO SOSA LÓPEZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2007.



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.

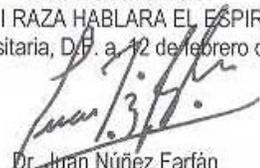
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 04 de diciembre del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno **Sosa López José Roberto** con número de cuenta 99590356 con la tesis titulada: "**Variación geográfica en las vocalizaciones del complejo *Campylorhynchus rufinucha* (Aves: Troglodytidae)**" bajo la dirección del Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza.

Presidente:	Dra. Katherine Renton
Vocal:	Dr. Alejandro Ariel Ríos Chelén
Secretario:	Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza
Suplente:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Suplente:	Dra. María del Carmen Bazúa Durán

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 12 de febrero del 2007


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

La realización de este trabajo fue posible gracias a las becas de Posgrado de Excelencia otorgadas por CONACYT y DGEP, así como el apoyo otorgado por el fondo sectorial SEMARNAT-CONACyT CO1-0265 y PAPIIT (IN-208906).

A los miembros del comité tutorial que participaron con valiosas observaciones y correcciones al trabajo. Dra. Katherine Renton, Dra, María del Carmen Bazúa Durán y Dr. Adolfo Navarro Sigüenza (director de tesis).

A las bibliotecas de sonidos y a las personas que proveyeron de los cantos necesarios para este trabajo: Macaulay Library of Natural Sounds (MLNS), Bior Laboratory of Bioacoustics (BLB), Florida Museum on Natural History (FMNH) y A. Sermeño (El Salvador).

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer y dedicar este trabajo a mis padres, Conchita y Federico, y a mis hermanas, Clau y Pagüi, por su apoyo incondicional, por todo el cariño que me han dado, por que me han enseñado el significado de lo que es una familia y por que ellos representan mucho para mí.

Agradezco a mis abuelos (Olguita, Audi y Felipe), a mis tíos (Charito, Beto, Lalo, Loli, Noemí, Lulú, Paqui, Elsy y Felipe), a mis primos y toda mi familia (que para nada es chiquita) con quienes he aprendido y compartido muchos momentos agradables y felices.

Quiero agradecer a Adolfo por su amistad, su paciencia, su enseñanza, su apoyo y por motivarme a tratar de ser mejor, no sólo como investigador sino como persona.

A mis amigos del museo, a quienes les debo muchas risas y buenos momentos, Chente, Octavio Rojas (Mamprofe), Hernis, Cesar, Luis (Howellona-Mampona), Hectorin (Loco), Ñerick, Shamuelin, Gaby, Nanditasea, Itzelito, Uri, Beto, Champu, Magali, Marilú, Perla y Gordillo.

Quiero agradecer también a Gallito, Tony, Jill (fiyate!!!) y M. en C. Fernando González por sus comentarios a mi trabajo, por permitirme trabajar con ellos y por su valiosa amistad.

A los únicos e inigualables Panchos: Cherry-lin, Franquety, Borgi-boy, El capi Kikin, mama Raquel, Carluno, Mili-liper, Itzelito, Nuti, Parch, Pitch, Ceci, Firi-liper, Marco, Miguel y Edgar.

A todos los Miaus, Betsa, Elisa, Agueda, Carlos, El Chiquis, Karina, Carolina, Gabriela, Dadiela, Guille, Cheche, Martí, Iran, Anidia, Smith, Moisés y sobre todo a Sandra y Maura a quienes quiero y estimo mucho.

A la Dra. Katherine Renton, Dra. Carmen Bazúa, Dra. María del Coro Arizmendi, Dr. Alejandro Rios y Dr. Adolfo Navarro por sus comentarios y por todo el tiempo que invirtieron en leer el trabajo.

Al Biol. Alejandro Gordillo y Gerardo Rubio por sus comentarios y ayuda en la parte de los análisis estadísticos.

A todos ustedes y a las personas que por descuido he olvidado mencionar, gracias.

*The earth has music
for those who listen.*

-WILLIAM SHAKESPEARE

*Somewhere, always, the sun is rising, and
somewhere, always, the birds are singing.*

-DONALD KROODSMA
The singing life of birds

CONTENIDO

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	4
OBJETIVOS	12
MÉTODOS	13
RESULTADOS	21
DISCUSIÓN	39
LITERATURA CITADA	48
ANEXO A: FORMATO DE CATÁLOGO	56
ANEXO B: GRABACIONES UTILIZADAS PARA EL ANÁLISIS	58



RESUMEN

La Chancuaca (*Campylorhynchus rufinucha*) es un ave que presenta una notable variación geográfica en su morfología y que se encuentra restringida a las selvas bajas desde México hasta el noroeste de Costa Rica. Su distribución abarca tres áreas casi disyuntas incluyendo una posible zona de contacto secundario en la costa noroeste de Chiapas. El objetivo del presente estudio fue determinar los patrones de variación geográfica en las vocalizaciones de las poblaciones del complejo *C. rufinucha* y sus implicaciones evolutivas. Se obtuvieron grabaciones de diferentes localidades de México y Centroamérica, se analizaron 162 vocalizaciones que representan la distribución total del taxón incluyendo la zona de hibridación mediante el uso de 13 medidas de tiempo, frecuencia y estructura del canto. El análisis realizado reveló la presencia de al menos tres grupos dentro del complejo *C. rufinucha* de México. Los caracteres con mayor variación son los relacionados con el tiempo o con la estructura del canto sugiriendo que las diferencias dentro del complejo tienen implicaciones evolutivas. Estos análisis concuerdan con los patrones morfológicos y genéticos encontrados anteriormente, reforzando la hipótesis de la existencia de al menos tres unidades evolutivas (especies) dentro del complejo y la posible ausencia actual de la zona de contacto entre las subespecies *C. r. humilis* y *C. r. nigricaudatus*.

An analysis of vocalizations in the rufous-naped wren complex (*Campylorhynchus rufinucha*).

The rufous-naped wren (*Campylorhynchus rufinucha*) is a morphologically variable taxon confined to three partially disjunct tropical dry forest areas from Mexico to northwestern Costa Rica, that include a putative secondary-contact zone along coastal western Chiapas. The purpose of this study was to analyze the patterns of geographic variation in the vocalizations of the populations in the complex and its evolutionary implications. I gathered recordings from different localities in Mexico and Central America and analyzed 162 individual vocalizations that represent most of the currently accepted taxonomic diversity and the hybrid zone, using thirteen variables related with time, frequency, and song structure. The analyses, performed revealed the existence of at least three clearly differentiated vocal groups inside the complex, that correspond with morphological and genetic patterns previously found, enhancing the hypothesis of the existence of several evolutionary units (species) inside the complex, and the possible absence of an actual contact zone between *C. r. humilis* and *C. r. nigricaudatus* in Chiapas.

INTRODUCCIÓN

¿Por qué estudiar comunicación animal? La comunicación es un conducto, quizás el más importante, mediante el cual las sociedades animales se mantienen unidas. En todos los animales con reproducción sexual, la reproducción no sería posible sin la presencia de comunicación (Bradbury y Vehrencamp 1998).

La comunicación animal puede ser usada por los investigadores para obtener soluciones parciales a varios problemas prácticos (Tubaro 1999). Las señales son utilizadas para realizar censos y manejo de especies amenazadas, para determinar biodiversidad, control de plagas e incluso para inducir la reproducción de especies en peligro presentes en zoológicos y parques nacionales (Bradbury y Vehrencamp 1998). De todas las señales existentes en el reino animal, la más estudiada por los investigadores es la comunicación vocal (Baptista y Gaunt 1997). Sin embargo, paralelo a los caracteres morfológicos, conductuales y genéticos, las vocalizaciones también pueden ser usadas como herramienta para dilucidar patrones evolutivos (McCracken y Sheldon 1997, Price y Lanyon 2002). Las señales son un componente de adaptación animal a su medio ambiente, que se encuentra regido por el proceso de selección natural (Halliday y Slater 1983, Bradbury y Vehrencamp 1998).

CANTOS Y SISTEMÁTICA DE AVES

La sistemática es la disciplina encargada del estudio de las relaciones de parentesco entre las especies y como tal no sólo provee de una descripción del patrón de relaciones evolutivas, sino también brinda información sobre los procesos responsables de dicho patrón. Esta tarea, que por sí misma es de gran importancia, en años recientes ha recibido mayor interés en función de los problemas de conservación de gran parte de las especies del planeta (Baptista y Gaunt 1997, Tubaro 1999, Alström 2001). La tarea de diagnosticar a las especies y establecer sus relaciones de parentesco es necesaria para estimar la biodiversidad e identificar las áreas donde ésta es más elevada, con el fin de establecer prioridades de conservación (Brooks et al. 1992, Moritz 1994).

Alström (2001) documenta que el número de especies conocidas de aves en el mundo se ha incrementado de ca. 8600 en 1946 a ca. 9000 en 1980 y ca. 9700 en 1990. Gran parte de este incremento ha sido provocado por la actual tendencia a reconocer taxones alopátricos como especies y no como subespecies con cantos distintivos (Isler et al. 1998, Peterson 1998, Alström 2001). Tal es el caso de *Pachyptila* sp. (Bretagnolle et al. 1990), *Pluvialis dominica* y *P. fulva* (Connors et al.

1993), varios taxa dentro de la familia *Thamnophilidae* (Isler et al. 1998 y 1999, Whitney et al. 2000, Isler e Isler 2001) y *Attila spadiceus* (Leger y Mountjoy 2003).

En años recientes, el uso de las vocalizaciones en la sistemática ha tenido un amplio desarrollo (Payne 1986, Alström 2001). El análisis de las vocalizaciones, en conjunto con los caracteres morfológicos, moleculares y patrones de distribución, ha sido utilizado en el ascenso de los rangos taxonómicos (e.g., *Myrmotherula surinamensis*, Isler et al. 1999; *Thamnophilus punctatus*, Isler e Isler 2001, Helbig et al. 2002; *Attila spadiceus*, Leger y Mountjoy 2003), en el descubrimiento de nuevas especies (e.g., *Cercomacra manu*, Fitzpatrick y Willard 1990; *Grallaria ridgelyi*, Krabbe et al. 1999) y para determinar relaciones filogenéticas (McCracken y Sheldon 1997, Price y Lanyon 2002), aportando así nuevas perspectivas para resolver problemas taxonómicos (Baptista 1993, Baptista y Gaunt 1997, Tubaro 1999, Alström 2001, Helbig et al. 2002).

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LOS CANTOS

Las diferencias geográficas entre poblaciones representan adaptaciones locales como parte del proceso de especiación (Zink 1989). Al igual que los caracteres morfológicos y genéticos, el análisis de las vocalizaciones en muchas especies de aves muestra la presencia de variación geográfica (Shy 1985, Tubaro et al. 1993, Lindell 1998, Nelson 1998, Bay 1999, Miyasato y Baker 1999, Tracy y Baker 1999, Irwin 2000, Latruffe et al. 2000, Leader et al. 2000, Peters et al. 2000, Sedgwick 2001, Chilton et al. 2002, Warren 2002, Westcott y Kroon 2002, Leger y Mountjoy 2003, Navarro y Peterson 2004). Muchos autores concuerdan en que la variación geográfica ocurre en dos diferentes niveles, sin embargo las diferencias y los procesos que las causan no están bien definidas.

El primer nivel de variación es el microgeográfico (Baptista 1993, Chilton et al. 2002) y se da dentro de grupos continuos, los cuales pueden interactuar o cruzarse entre ellos. El segundo es el macro-geográfico (Baptista 1993), el cual se refiere a las diferencias que son encontradas entre poblaciones separadas por varios kilómetros de distancia cuyos individuos es poco probable que interactúen (Krebs y Kroodsma 1980, Catchpole y Slater 1995, Nelson 1998).

A nivel micro-geográfico, también conocido como variación regional o dialectos, el cambio puede producirse en forma de una clina gradual, con un cambio rápido sobre una zona de contacto restringida (Leader et al. 2000) en la cual las vocalizaciones son intermedias (Miyasoto y Baker 1999) o con un repentino cambio con un límite definido separando a las dos poblaciones. El patrón de variación a este

nivel depende, en algunas especies, de la exactitud y el tiempo del aprendizaje, de la distancia de dispersión de los sitios de adquisición del canto al sitio de anidamiento y posiblemente del número de cantos tipo aprendidos o tamaños del repertorio (Krebs y Kroodsma 1980). Sin embargo muchos autores no diferencian entre variación regional y dialectos y otros dejan poco claras las diferencias.

Por otra parte, la imitación, dispersión y tamaño del repertorio probablemente tengan menos influencia sobre las diferencias entre los cantos de poblaciones que se encuentran parcialmente separadas. Así, la variación macrogeográfica quizás se encuentre ligada a factores ecológicos relacionados con la propagación del sonido o con la atenuación en diferentes hábitats, con la composición acústica de la avifauna, con el tamaño del cuerpo del ave (Krebs y Kroodsma 1980) o a patrones relacionados con aspectos evolutivos (Payne 1986, McCracken y Sheldon 1997, Price y Lanyon 2002).

De esta manera, la distribución espacial y la variación en la estructura de los cantos refleja la interacción entre dónde y cuándo son aprendidos los cantos (Nelson et al. 2001), permitiendo comparar las similitudes y diferencias que existen entre ellos, aportando información sobre las relaciones evolutivas entre las poblaciones (Payne 1986, McCracken y Sheldon 1997, Price y Lanyon 2002).

PROBLEMAS TAXONÓMICOS EN LA AVIFAUNA MEXICANA

En México, muchas especies de aves presentan gran variación geográfica en los caracteres morfológicos o genéticos. Así lo demuestran, por ejemplo, algunos estudios recientes realizados por personal del Museo de Zoología de la UNAM para los complejos *Toxostoma curvirostre* (Rojas-Soto 2003), *Momotus momota* (Ibáñez 2000) y *Chlorospingus ophthalmicus* (Sánchez-González 2002, García-Moreno et al. 2004, Sosa López 2004), los cuales sugieren la existencia de más de una unidad evolutiva dentro de una misma especie. Sin embargo, la situación taxonómica de muchas aves mexicanas aún no es clara.

Navarro y Peterson (2004) sugieren que existe una fuerte subestimación del número real de especies de aves presentes en México. Ellos argumentan que los patrones de diversidad y endemismo de la avifauna mexicana están muy lejanos de poder ser explicados mediante el concepto de especie biológica. También discuten la importancia de analizar la avifauna mexicana desde el punto de vista del concepto evolutivo de la especie, el cual produciría patrones geográficos similares a los del concepto de especie biológica, sólo que con mayor detalle. Sin embargo, bajo el punto de vista de especie evolutiva los patrones geográficos en áreas de endemismo

cambian notablemente, reflejando zonas de aislamiento y separación histórica. Finalmente, ellos sugieren que es necesaria una evaluación de las bases sistemáticas que componen la lista taxonómica utilizada para describir la biodiversidad. Navarro y Peterson (2004) consideran la importancia de las características vocales para dividir doce especies biológicas con base en las diferencias de sus vocalizaciones, de las cuales sólo tres podrían ser identificables sin utilizar sus sonidos y dos de ellas son nocturnas. Éste, como otros trabajos antes mencionados, revela que las características vocales quizás jueguen un papel importante en el reconocimiento de límites de especies de taxa con problemas taxonómicos (Peterson 1998).

LA FAMILIA TROGLODYTIDAE

La familia Troglodytidae (matracas) se distribuye primordialmente en el Nuevo Mundo, es más diversa en Centroamérica y el noroeste de Sudamérica, con sólo una especie (*Troglodytes troglodytes*) en el Viejo Mundo. Las aves de esta familia son pequeñas, insectívoras y altamente activas física y vocalmente (Howell y Webb 1995, Kroodsma y Brewer 2005). Según Barker et al. (2002) el grupo hermano de las matracas es *Polioptila* y ambas son el grupo hermano de la familia Certhiidae. Más allá, todos estos grupos aparecen juntos como el grupo hermano del clado que incluye a las familias Cinclidae, Sturnidae, Mimidae, el género *Turdus* y los mosqueros *Muscicapa* del Viejo Mundo.

Muchas especies del grupo de las matracas presentan una variación marcada en su plumaje, así como numerosas poblaciones alopátricas, por lo que varios autores concuerdan que las relaciones taxonómicas de muchas especies siguen siendo problemáticas (Howell y Webb 1995, Kroodsma y Brewer 2005). Investigaciones sobre las vocalizaciones han sugerido que el reconocimiento de nuevas especies dentro del grupo de las matracas ha sido bien argumentado. El complejo *Cistothorus palustris*, por ejemplo, está formado por dos poblaciones bien diferenciadas en Norteamérica (Kroodsma y Verner 1987). Kroodsma et al. (2001) demostraron que el complejo *C. platensis* exhibe variación en el plumaje, en la selección del hábitat y en la conducta vocal, así como en el desarrollo del canto a lo largo de toda su distribución desde Norteamérica hasta Sudamérica. También existen otros trabajos realizados con *Thryothorus ludovicianus* (Borrer 1956), *Salpinctes obsoletus* (Kroodsma 1975), *Troglodytes troglodytes* (Kroodsma y Momose 1991), *Hylorchilus navai* e *H. sumichrasti* (Gómez de Silva 1997), *Thryothorus pleurostictus* (Molles y Vehrencamp 1999) y *Cistothorus meridae* (Kroodsma et al. 2001) que indican la presencia de

variación geográfica vocal muy marcada a nivel local e intrapoblacional y sugieren la posibilidad de la existencia de más de una especie dentro de los complejos.

Por otra parte, las vocalizaciones de las matracas del género *Campylorhynchus* han sido poco estudiadas. Existen trabajos como el de Skutch (1940) con *C. chiapensis* y Skutch (1960) con *C. zonatus*, Wiley y Wiley (1977) con duetos en *C. nuchalis* y Howell y Webb (1995) que describen las vocalizaciones a partir de observaciones, sin presentar análisis finos con base en espectrogramas. Pocos estudios presentan espectrogramas con análisis más detallados, como lo son los trabajos de Kroodsma (1977) con matracas de Norteamérica y Price (1998 y 2003) con llamados de *C. nuchalis*. Brewer y MacKay (2001) describen las vocalizaciones de las trece especies del género *Campylorhynchus* con base en grabaciones disponibles en las bibliotecas de sonidos. Mencionan que la variación en las vocalizaciones dentro del género *Campylorhynchus* es asombrosa y afirman que *C. rufinucha* es una de las especies que muestra mayor variación en sus vocalizaciones dentro del género (Brewer y MacKay 2001). No obstante, la información disponible acerca de las vocalizaciones de este género es todavía escasa.

GENERALIDADES DEL COMPLEJO *C. RUFINUCHA*

La matraca rufinucha (*Campylorhynchus rufinucha*) es residente de tierras bajas de las costas de México, desde Colima y Veracruz hasta el norte de Costa Rica con poblaciones aisladas en la vertiente del Caribe (Howell y Webb 1995, Brewer y Mackay 2001). *C. r. rufinucha* es un ave con corona negruzca que contrasta con el café-castaño de su nuca. En la cabeza presenta una línea superciliar blanca muy marcada desde el pico hasta las cobertoras del oído. En su rostro existe una línea ocular y loras de color negro, su iris es de color café-rojizo y el pico es negruzco. La barbilla y garganta son blancas, mientras que el pecho es blanco y moteado con pequeños puntos negros-parduscos. El color de su espalda es café claro, que se va degradando hacia la parte baja del dorso presentando barras longitudinales blancas y negras muy marcadas en la parte superior. Las cobertoras del ala son barradas con un color grisáceo-negro y rojizo. Las rectrices laterales son de color café-negruzco con puntas blancas prominentes, mientras que las rectrices centrales son de color café-grisáceo con seis o siete barras oscuras y difusas sin puntas blancas. Las plumas cobertoras inferiores de la cola presentan barras negras y blancas.

Diferentes autores reconocen entre tres y nueve subespecies (Skutch 1960, Selander 1964, Howell y Webb 1995, AOU 1998, Brewer y Mackay 2001, Dickinson

2003, Kroodsmas y Brewer 2005) basándose en los caracteres morfológicos y en la distribución geográfica (Fig. 1):

- ***C. r. rufinucha*** se encuentra aislada en el centro de Veracruz y el extremo norte de Oaxaca.
- ***C. r. rufum*** se distribuye en el oeste de la parte central de México.
- ***C. r. humilis*** se distribuye desde Colima y suroeste de Jalisco hasta el noroeste de Chiapas. Es un ave pequeña. A diferencia de *rufinucha*, las líneas en la parte superior son reemplazadas por un color café castaño uniforme con la corona de color café y línea malar negra. La espalda es de color blancuzco a canela pálido, con rayas y manchas café oscuro. La cola es barrada de color café-negruzco y gris claro. No presenta manchas en el pecho, sólo en los lados que se convierten en pequeñas barras en los flancos.
- ***C. r. nigricaudatus*** se distribuye desde el noroeste de Chiapas hasta el noroeste de Guatemala. Es más grande que *humilis*. La parte superior de su espalda es de color café-castaño que se extiende más que en *rufinucha*, llegando hasta la parte baja de la espalda. La corona y la línea ocular son casi negras. Las rectrices centrales son negras, mientras que las rectrices laterales son barradas de color gris pálido con bandas anchas blancas en la parte terminal. No presenta manchas en el pecho, ni línea malar.
- ***C. r. capistratus*** se encuentra desde el noroeste de Guatemala hasta el noroeste de Costa Rica, incluyendo la costa del Océano Pacífico en Honduras y El Salvador. Su espalda es más pálida en comparación con *nigricaudatus*, además de que las rectrices centrales son más claras y las barras son de color café-grisáceo.
- ***C. r. xerophilum*** se encuentra en el Valle de Motagua, en el interior de Guatemala. Es similar a *rufinucha*, pero en muy pocas ocasiones presenta línea malar, no presenta manchas en el pecho y tampoco presenta barras o manchas en las cobertoras inferiores de la cola.
- ***C. r. nicarague*** se encuentra en el oeste del interior de Nicaragua. Similar a *xerophilum* pero con las marcas de la espalda menos visibles.
- ***C. r. castaneus*** es una población aislada en el Valle de Sula, en la parte centro-oeste de Honduras. Es similar a *capistratus*, pero con color castaño-rojizo constante en la espalda.
- ***C. r. nicoyae*** se encuentra en la Península de Nicoya, en el noroeste de Costa Rica. Es pequeña con la línea anterior superciliar y los lados del pecho de color café descolorido.

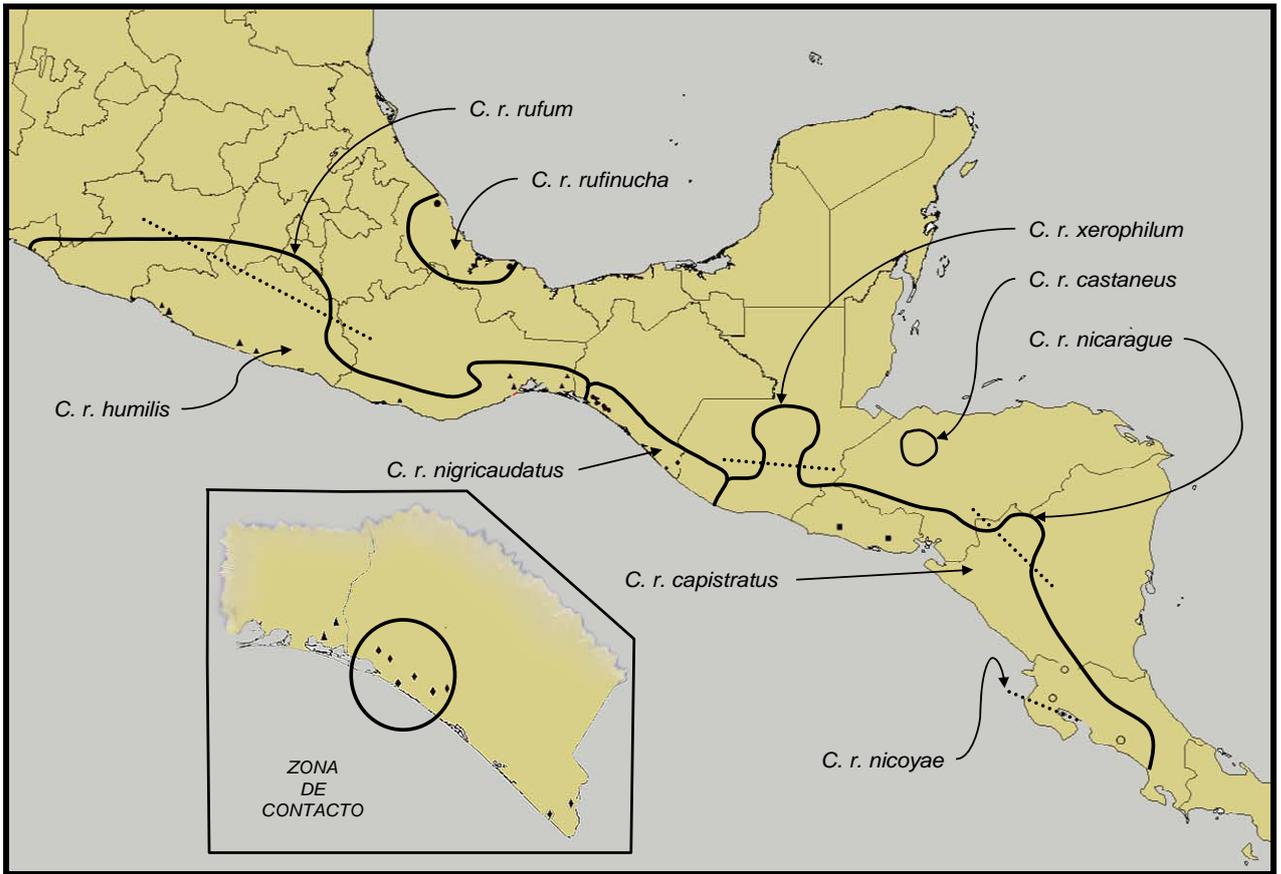


Figura 1. Distribución del complejo *Campylorhynchus rufinucha*.

HIBRIDACIÓN

La hibridación en aves es muy frecuente; se sabe que aproximadamente el 10% de las especies de aves hibridizan (Grant y Grant 1992). Algunos autores opinan que esto quizás se debe a una pérdida lenta del potencial de hibridación (Prager y Wilson 1975). Esto podría ser explicado debido a que las distancias genéticas entre especies de aves son usualmente pequeñas en comparación con otros vertebrados (Grant y Grant 1997). Esto se refleja en algunos grupos de aves mediante la prevalencia de hibridación entre diferentes géneros (Banks y Johnson 1961), así como en la hibridación en taxa no hermanos dentro de un género (Freeman y Zink 1995, Barrowclough et al. 2005).

Selander (1964 y 1965) describió una zona de contacto entre *C. r. nigricaudatus* y *C. r. humilis* a través de una zona delimitada de hibridación en el noroeste de Chiapas (Fig. 2). Los valores de hibridación que él muestra revelan formas morfológicamente intermedias entre ambas subespecies (Selander 1965). Sin embargo, a pesar de la reciente filogenia molecular de la familia Troglodytidae (Barker 2004) y del género *Camphylorhynchus* (Barker 1999), no se ha podido evaluar genéticamente la totalidad de la distribución de esta especie ni la zona de hibridación.

En especial, falta determinar si dicha área representa una zona de hibridación secundaria de dos formas que han evolucionado independientemente o si se trata de un continuo con formas graduales intermedias.

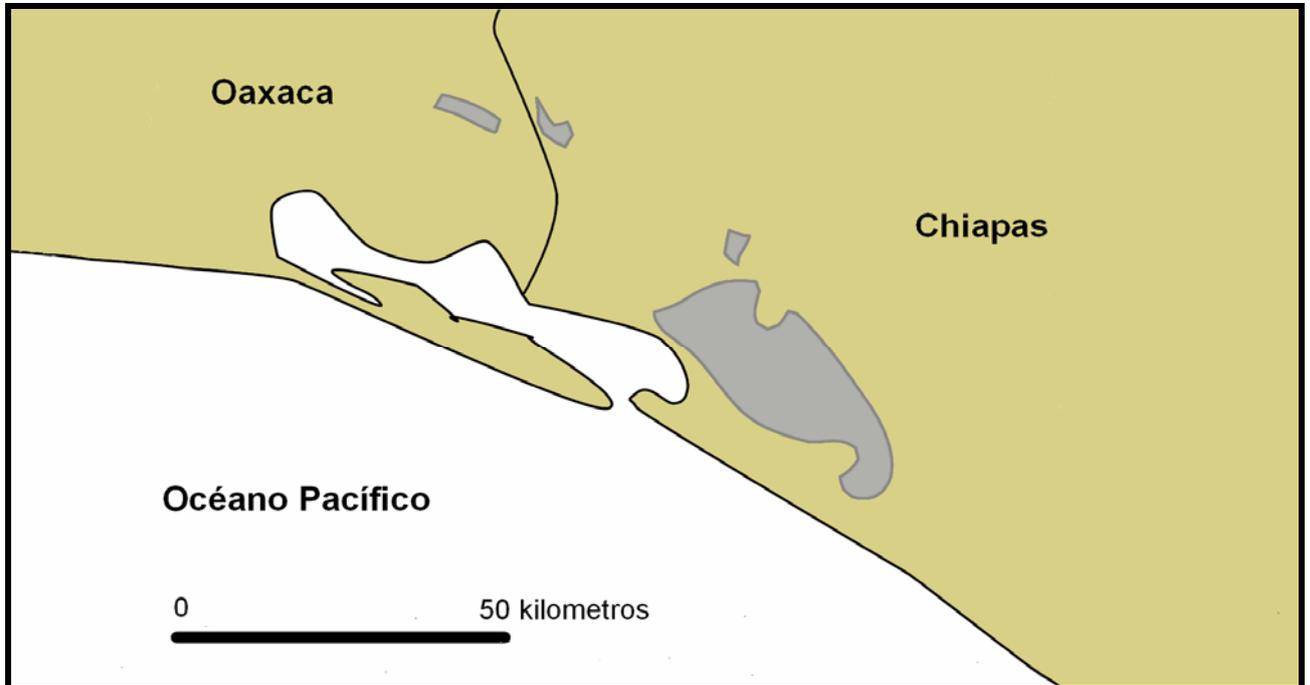


Figura 2. Zona de hibridación. El área en gris muestra la zona de contacto entre *C. r. humilis* y *C. r. nigricaudatus* modelada con BIOCLIM (Vázquez et al. *en prep.*) a partir de registros del Atlas de Aves de México (Navarro et al. 2003).

SISTEMÁTICA

Los patrones morfológicos presentados por *C. rufinucha* han llevado a varios investigadores a estudiar las relaciones sistemáticas dentro de este complejo. Selander (1964) propuso la primer hipótesis filogenética de las relaciones entre las especies del género con base en la morfología, comportamiento y la división ecológica encontrando diferencias entre las subespecies *C. r. rufinucha*, *C. r. humilis* y la división de *C. r. capistratus* (la cual dividió en *C. r. nigricaudatus* y *C. r. capistratus*). Por otro lado Barker (1999) encontró, con caracteres genéticos, una divergencia genética mínima entre las subespecies *C. r. humilis* y *C. r. capistratus*, dejando fuera del análisis a la subespecie *C. r. rufinucha* por representar posiblemente una especie filogenética distinta, basándose en los datos morfológicos de Selander (1965), así como en la discontinuidad geográfica observada. Otra hipótesis sobre este complejo es la propuesta por Navarro y Peterson (2004), en la cual, utilizando el concepto de especie evolutiva, se separa a el complejo *rufinucha* en tres diferentes especies: *C. rufinucha*, *C. humilis* y *C. nigricaudatus*.

Los patrones descritos de distribución, morfología y genética, nos indican que el diagnóstico de las unidades evolutivas dentro de este taxón sigue siendo confuso. Así, el estudio de las vocalizaciones puede ser una herramienta adecuada para descubrir y confirmar las diferencias entre especies (Tubaro 1999). De esta manera, si analizamos las vocalizaciones del complejo *C. rufinucha* bajo el supuesto de que la distribución espacial y la variación en la estructura de las vocalizaciones refleja la interacción entre dónde y cuándo los cantos son aprendidos (Nelson et al. 2001), entonces, al comparar las similitudes existentes entre las vocalizaciones, será posible obtener información sobre la identidad evolutiva de las diferentes poblaciones.

El propósito de este trabajo es analizar los patrones de variación geográfica en las vocalizaciones de las poblaciones de *C. rufinucha* utilizando a los cantos como la fuente de caracteres por medio de la cual se evaluará la diferenciación de las poblaciones. Finalmente, se discutirán los procesos responsables de dicho patrón y sus implicaciones evolutivas y taxonómicas.

OBJETIVOS

Determinar los patrones de variación geográfica en las vocalizaciones de las poblaciones del complejo de la matraca *Campylorhynchus rufinucha*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir la estructura de los cantos encontrados dentro del complejo *C. rufinucha*.
- Analizar la variación de las vocalizaciones con base en caracteres cualitativos y cuantitativos, considerando el contexto geográfico.
- Describir cómo se modifican los elementos vocales a través de la zona de hibridación de las formas *C. r. humilis* y *C. r. capistratus*.

MÉTODOS

OBTENCIÓN DE VOCALIZACIONES

Se realizó el trabajo de campo en nueve localidades entre marzo y septiembre de 2005 cubriendo la distribución total conocida para *C. r. rufinucha* en México. Como resultado, se obtuvieron 300 cortes, de los cuales se extrajeron cantos. Un corte es una grabación continua de longitud de tiempo variable, cada corte es un espécimen acústico. Además, se obtuvieron cantos de tres bibliotecas de sonidos, Macaulay Library of Natural Sounds (MLNS), Bior Laboratory of Bioacoustics (BLB) y Florida Museum on Natural History (FMNH), y de A. Sermeño de El Salvador.

Las vocalizaciones en el campo fueron grabadas con micrófonos Audiotechnica AT835a o Telinga Pro5 TwinScience y una grabadora digital Hi-MD Walkman Sony modelo MZ-NH700 en discos MD Golden Premium Sony de 80 minutos. Las grabaciones se realizaron con una tasa de muestreo de 44.1 kHz y con un intervalo dinámico de 16 bits y se almacenaron en formato PCM con extensión *oma*.

La información de cada uno de los cortes se vertió en un catálogo (ver anexo A) y se dividió en dos partes. La primera hace referencia a datos de la localidad y datos técnicos relacionados con el equipo (e. g., localidad, coordenadas geográficas, altitud, tipo de vegetación, nombre del colector, marca y modelo de la grabadora y micrófono, entre otros). La segunda parte incluye información relacionada con cada uno de los cortes (e. g., nombre científico de la especie grabada, número de catálogo, número de corte, número de cinta o disco, hora y fecha de grabación, sexo del individuo, tipo de identificación de la presencia del individuo, categoría de los sonidos grabados, contexto de comportamiento animal, tipo de estímulo de sonido, tipo de fuente de sonido, entre otros). Dicho catálogo se llenó en el campo y al término de cada día de trabajo para evitar pérdidas de información. Una vez terminado el trabajo de campo se volvió a revisar el catálogo con el fin de detectar errores, principalmente en el número de catálogo.

DIGITALIZACIÓN Y OBTENCIÓN DE ESPECTROGRAMAS

Todas las grabaciones se transfirieron de la grabadora digital Hi-MD a una computadora mediante un puerto USB y con ayuda del programa SonicStage 2.1 (<http://www.sonicstage.uptodown.com>). Cada uno de los cortes fue archivado con su respectivo número de catálogo. Como el programa usado para el análisis no reconoce archivos con extensiones *oma*, fue necesario convertirlos a formato *wav* mediante el programa "WAV Converter Tool" (http://www.soft29.com/convert_atrac_to_mp3.html). Esta herramienta es sólo para archivos de audio con formato OpenMG (e.g., como los archivos con extensión *oma*, entre

otros) que han sido grabados por medio de la entrada MIC o LINE-IN de las grabadoras Hi-MD de marca Sony (<http://sonyelectronics.sonymstyle.com/walkmanmc/wav.html>).

Finalmente, se obtuvieron los espectrogramas de cada una de las vocalizaciones con el programa RAVEN 1.2.1 (Bioacoustics Research Program, Cornell Lab of Ornithology) para realizar mediciones y obtener datos descriptivos de ellas. Debido a que obtener un espectrograma con buena resolución en tiempo y frecuencia en el mismo análisis es imposible (Charif et al. 2004), los parámetros utilizados para la elaboración de los espectrogramas se eligieron con base en el apéndice B del manual de usuarios de RAVEN (Charif et al. 2004). Los espectrogramas se realizaron en una ventana Hanning, con una resolución de 64 ms, traslape del 80% y una DFT de 512 muestras.

ANÁLISIS DE LAS VOCALIZACIONES

El diagrama de flujo de figura 3 muestra los pasos que se siguieron en el análisis de las vocalizaciones de la matraca rufinuca.

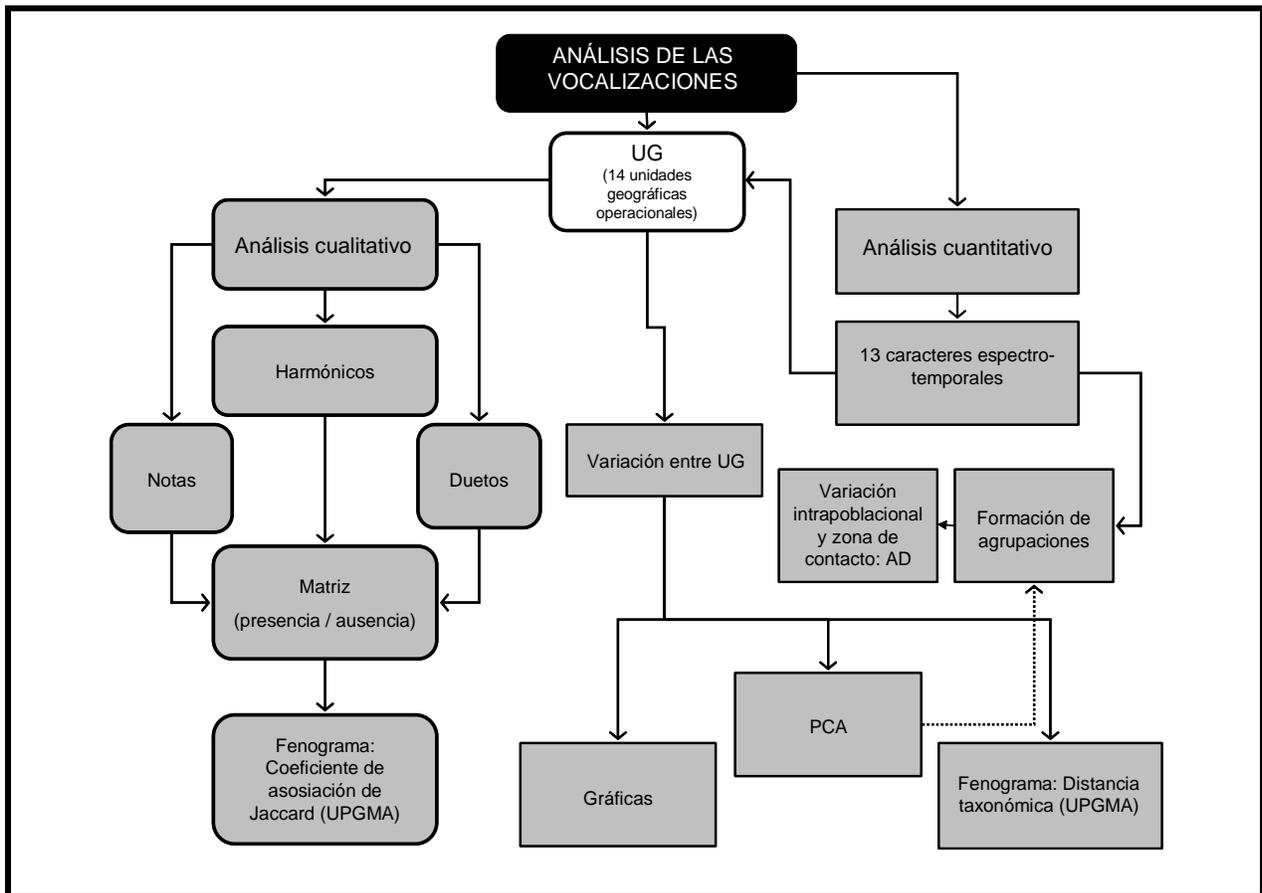


Figura 3. Diagrama de flujo del análisis que se realizó de las vocalizaciones de la matraca rufinuca.

UNIDADES GEOGRÁFICAS OPERACIONALES

Cada una de las localidades donde se realizaron las grabaciones fueron tratadas como unidades independientes llamadas unidades geográficas operacionales (UG). Las grabaciones obtenidas de las bibliotecas mediante préstamo se adjuntaron a la UG más cercana con base en el criterio de cercanía geográfica y considerando la continuidad en la topografía (Sánchez González 2002). Para las grabaciones que no cumplieron con estos requisitos se crearon nuevas UG (figura 4).

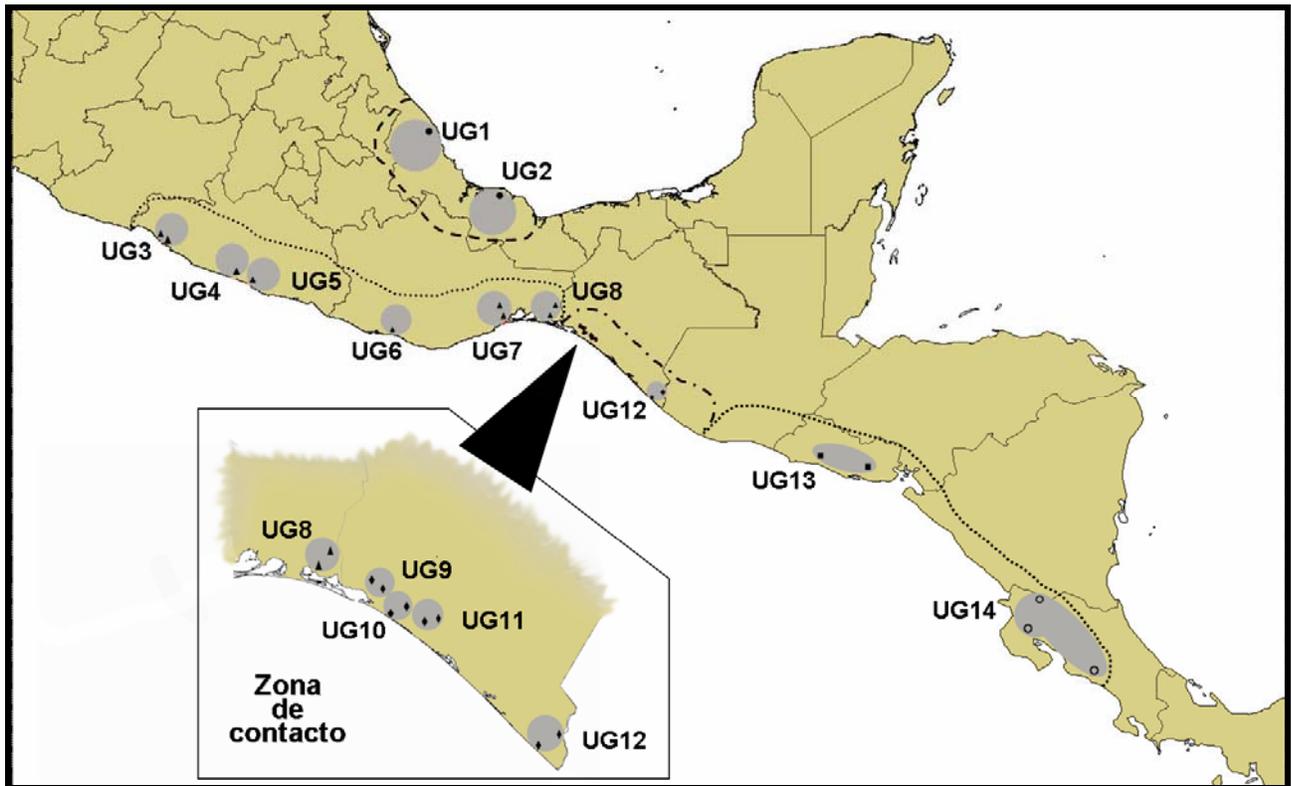


Figura 4. Unidades geográficas operacionales (UG) utilizadas en este estudio. Las líneas punteadas corresponden a la distribución de las subespecies retomada de la figura 1.

ANÁLISIS CUALITATIVO

Extracción de caracteres cualitativos

Se analizaron los *notas* y *duetos* de cada uno de los cantos para determinar el tipo de duetos, notas, armónicos y frases presentes en los cantos. Una nota se define como un trazo continuo en el espectrograma, incluyendo sus armónicos (Isler et al. 1998). En el dueto uno de los individuos implicados comienza con una serie de dos a cuatro llamados, mientras su

compañero responde ubicándose a su lado, cantando al mismo tiempo creando una composición acústica.

Para el análisis de las notas individuales se analizó la presencia o ausencia de múltiplos de la frecuencia fundamental que se observan como trazos simultáneos separado en el espectrograma, uno arriba del otro, conocido como *armónico*. También se analizaron cambios súbitos en las frecuencias que se observaron como trazos en el espectrograma a manera de “zig-zag” conocidos como *frecuencia modulada*. Sólo se clasificaron aquellas notas que se repitieran al menos en dos cantos. A cada tipo de nota se le asignó una letra entre para su fácil identificación (cuadro 3).

Para determinar el tipo de frase se contaron el número de notas por frase al identificar las frases dentro de cada canto, a cada tipo de frase se le asigno un número romano (cuadro 3). Con estos resultados se formó una matriz de ausencia y presencia con base en las unidades geográficas operacionales (UG, cuadro 4).

Análisis de agrupamiento de caracteres cualitativos

Mediante un análisis de agrupamiento de los caracteres cualitativos se generó un fenograma para investigar el grado de similitud en la estructura de los cantos entre las UG (Crisci y López 1983). Para llevar a cabo este análisis se utilizó el programa NTSyS (Rholff 1998). El primer paso fue generar una matriz de similitud mediante con la matriz de ausencia/presencia y un coeficiente de asociación conocido como el Coeficiente de Asociación de Jaccard (CAJ). Este coeficiente le da valor a las similitudes, sin considerar las ausencias (Crisci y López 1983). El fenograma se obtuvo con el método de aglomeración basado en el promedio aritmético entre parejas sin coeficientes (UPGMA, por sus siglas en inglés; Sneath y Sokal 1973).

ANÁLISIS CUANTITATIVO

Extracción de caracteres cuantitativos

Para el análisis cuantitativo se eligieron un total de 13 caracteres espectro-temporales (cuadro 1 y figura 5). Para realizar las medidas correspondientes a las frases (caracteres: NF, TF, RIF, NNF, ABMF, ABIF y ABF, cuadro 1), se eligió la tercera frase del canto debido al tenue inicio del canto, por lo que las primeras frases generalmente no se distinguían con mucha claridad en el espectrograma. Además, si las primeras frases del canto no eran adecuadas para una buena

toma de datos, se eligieron la cuarta o quinta frase en el canto. De este modo fue posible obtener mediciones más precisas y completas. Con los datos de los trece caracteres medidos de cada canto se realizaron análisis estadísticos para determinar diferencias entre las unidades geográficas operacionales (UG).

Cuadro 1. Los 13 caracteres cuantitativos medidos a cada canto, unidad y definición. Los caracteres marcados (*) fueron utilizados para obtener los valores de ritmo total y ritmo de la frase.

Caracteres	Unidad	Definición
NN	<i>nota</i>	<i>Número total de notas:</i> Una nota es un sonido de frecuencia modulada que contiene energía de manera continua y se observa en el espectrograma como un trazo continuo en el espectrograma e incluye sus armónicos (Isler et al. 1998). El número total de notas es la suma de las notas consecutivas en un canto. Sin embargo, para este trabajo también tomamos como una nota única a aquellas notas que se encontraban traslapadas en tiempo.
TT	<i>s</i>	<i>Duración total:</i> La duración total del canto se midió desde el comienzo de la primera nota hasta el fin de la última nota.
MAXF y MINF	<i>Hz</i>	<i>Frecuencia máxima y mínima:</i> Valor máximo y mínimo de la frecuencia de todas las notas de un canto.
AB	<i>Hz</i>	<i>Ancho de banda total:</i> Diferencia entre las frecuencias máxima (MAXF) y mínima (MINF) de todas las notas de un canto.
RIT	<i>número notas /s</i>	<i>Ritmo total:</i> Número de notas en todo el canto dividido entre TP (NN/TP).
NF	<i>frase</i>	<i>Número de frases:</i> Secciones dentro del canto compuestas de una serie de notas las cuales ocurren juntas en patrones particulares (Catchpole y Slater 1995). Solo se tomó como una frase completa si presentaba todas las notas.
TF	<i>s</i>	<i>Tiempo de la frase:</i> Duración de la frase desde el comienzo de la primera nota hasta el final de la última nota de la frase.
RIF	<i>Número notas /s</i>	<i>Ritmo de la frase:</i> Número de notas en cada frase dividido entre TPF (NNF/TPF).
NNF	<i>nota</i>	<i>Número de notas dentro de la frase:</i> Número de notas separadas o traslapados que hay en una frase.
ABMF	<i>Hz</i>	<i>Ancho de banda de la nota con mayor frecuencia:</i> Diferencia entre las frecuencias máxima y mínima de la nota con mayor frecuencia dentro del canto.
ABIF	<i>Hz</i>	<i>Ancho de banda de la nota con frecuencia intermedia:</i> Diferencia entre las frecuencia máxima y mínima de la primera nota que no presente ni la mayor ni la menor frecuencia dentro del canto.
ABF	<i>Hz</i>	<i>Ancho de banda de la nota con menor frecuencia:</i> Diferencia entre la frecuencia máxima y mínima de la nota con menor frecuencia dentro del canto.
TP*	<i>s</i>	<i>Duración parcial:</i> la duración parcial del canto medida desde el comienzo de la primera nota hasta el comienzo de la última nota.
TPF*	<i>s</i>	<i>Duración parcial de la frase:</i> la duración parcial del canto medida desde el comienzo de la primera nota hasta el comienzo de la última nota.

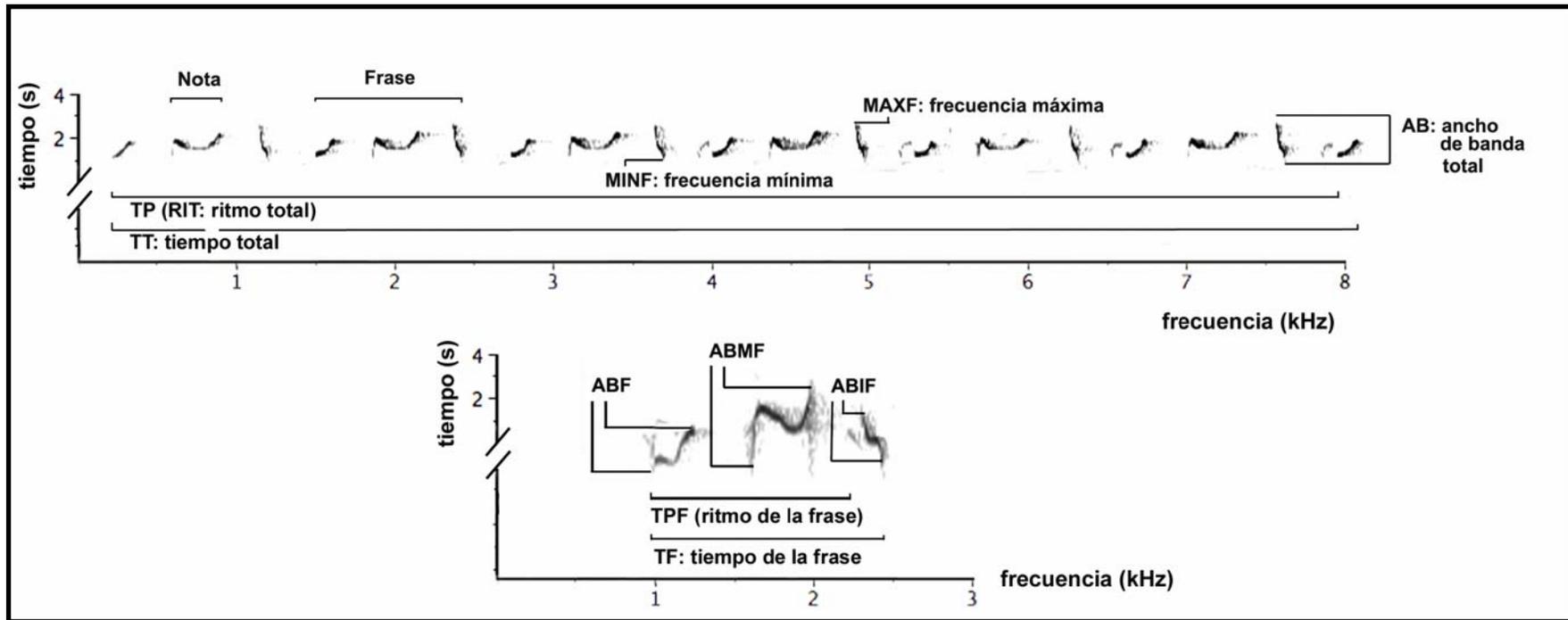


Figura 5. Espectrograma de un canto de *C. rufinucha* dónde se describen las notas y frases del canto. Se muestran los caracteres totales que se incluyeron en este análisis: nota, frase, duración total, frecuencias totales máximas y mínimas, ancho de banda total, ancho de banda de la nota con mayor frecuencia (ABMF), ancho de banda de la nota con frecuencia intermedia (ABIF) y ancho de banda de la nota con menor frecuencia (ABF).

Análisis entre unidades geográficas operacionales

Para cada uno de los análisis entre las unidades geográficas operacionales (UG), debido a que dentro de cada población existe variabilidad (sexo y edad), se obtuvieron valores promedio para cada una de las variables por unidad geográfica operacional (UG) bajo estudio (Sánchez González 2002). Con el fin de observar los patrones geográficos presentados en las diferentes variables a nivel de las unidades geográficas operacionales (UG) primero se realizaron gráficos de cada una de las variables ordenando las unidades geográficas operacionales (UG) de norte a sur y de oeste a este.

En segundo término, se realizó un análisis de ordenamiento o componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) con los promedios calculados para cada unidad geográfica operacional (UG). Este análisis, mediante un procedimiento matemático, transforma al conjunto de variables correlacionadas en un conjunto menor de variables no correlacionadas llamadas componentes principales (Johnson 2000). El análisis de componentes principales es quizás el más útil para conjuntar datos multivariados. Según Johnson (2000), es recomendable el PCA como un primer análisis, antes de realizar cualquier otra clase de análisis multivariado. A diferencia del análisis de agrupamiento, los análisis de ordenamiento no trazan límites en el espacio que separen a los grupos de datos. Así, las relaciones entre las unidades geográficas operacionales (UG) se reflejan en la posición en que se disponen en ese espacio de los componentes principales (PCA). Cuanto más cerca se encuentren entre sí dos unidades geográficas operacionales (UG) más estrechamente relacionadas están (Crisci y López 1983).

En tercer término, se generó un fenograma de similitud para investigar el grado de similitud entre las unidades geográficas operacionales (UG) de los 13 caracteres espectro-temporales (Crisci y López 1983). Para llevar a cabo el análisis se utilizó el programa SPSS 12.0, obteniéndose datos cualitativos estandarizados (valores Z) y el coeficiente de distancia conocido como distancia euclidiana cuadrada (SEUCLID, por sus siglas en inglés). Posteriormente, se generó una matriz de proximidad con los valores z y el SEUCLID para obtener el fenograma utilizando el método de aglomeración dentro de los grupos. Este método de agrupamiento es semejante al promedio aritmético entre parejas sin coeficientes (UPGMA, Sneath y Sokal 1973). La diferencia radica en que en el SEUCLID los grupos son fusionados, haciendo que la variación dentro del grupo se minimice (Johnson 2000).

Análisis de las unidades geográficas operacionales y Zona de hibridación

Con el fin de analizar variación a nivel individual y determinar cómo se comportan los cantos a través de la zona de contacto se aplicó un análisis discriminante. Este análisis discriminante es útil en situaciones donde la muestra total puede ser dividida en clases con base en variables independientes. El objetivo principal del análisis discriminante es explicar las diferencias entre clases y predecir la probabilidad de que un dato pertenezca a una clase en particular con base en las variables métricas independientes (Sparling y Williams 1978, Hair et al. 1995). Este tipo de análisis es la técnica estadística apropiada: 1) cuando la variable dependiente es categórica (nominal o no-métrica) y las variables independientes son métricas, y 2) para corroborar la hipótesis de que el promedio de un conjunto de variables independientes para dos o más clases es el mismo (Hair et al. 1995).

El análisis multiplica cada variable independiente por la proporción que representa y añade todas las multiplicaciones. El resultado es una clasificación discriminante compuesto para cada dato que se utiliza en el análisis. Al promediar los valores discriminantes para todos los datos dentro de una clase en particular se obtiene el centroide de la clase. El número de centroides en el análisis depende del número de grupos que se analizan. Los centroides indican la ubicación más representativa de cualquier individuo de un dato en particular, por lo que la comparación del grupo de centroides muestra que tan lejos se encuentran los grupos en el número de dimensiones en los análisis (Hair et al. 1995).

Posteriormente, para conocer el grado de aportación de variabilidad de los 13 caracteres cuantitativos se hicieron otros dos análisis discriminantes, uno con los caracteres relacionados con el tiempo y el otro con los caracteres relacionados con la frecuencia.

Finalmente, se compararon los resultados obtenidos con este trabajo las evidencias morfológicas (Selander 1964) y genéticas (Vázquez Miranda 2007) que se encuentran en la literatura para así obtener información sobre la evolución y taxonomía de las diferentes poblaciones de la matraca rufinucha.

RESULTADOS

OBTENCIÓN DE LAS VOCALIZACIONES

Se obtuvieron 300 cortes del trabajo de campo de los cuales se extrajeron 142 cantos para el análisis. Además, se obtuvieron 25 cantos de las bibliotecas de sonidos (Cuadro 2). En total se obtuvieron 167 cantos de 26 localidades diferentes (Fig. 4).

Cuadro 2. Número de cantos de diferentes individuos para cada localidad y unidad geográfica operacional (UG). MZFC: Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (grabadas durante la realización de este trabajo), MLNS: Macaulay Library of Natural Sounds, BLB: Bior Laboratory of Bioacoustics, FMNH: Florida Museum on Natural History y Sermeño: A. Sermeño. Las UG marcadas con asteriscos (*) se encuentran en la zona de hibridación.

Localidad	País	Estado	Subespecie	Colección	Número de cantos por localidad	UG	Número de cantos por UG		
La Mancha, Actopan	México	Veracruz	<i>rufinucha</i>	MZFC	21	1	21		
La Piedra				MLNS	3	2	3		
Zihuatanejo, 5 Mi. Se	México	Guerrero	<i>humilis</i>	FMNH	1	3	20		
Ixtapa				BLB	2				
Rancho Los Cirios, Petatlan				MZFC	17				
13 Km N de Pie De La Cuesta				FMNH	2	4		3	
Acapulco, 10 Mi. N, El Zapote				FMNH	1				
Tecomate, San Marcos				MZFC	13	5		13	
San Pedro, Manialtepec		MZFC		16	6	16			
Salina Cruz		Oaxaca		MLNS	2	7	4		
Tehuantepec				MLNS	2				
Tepantepec [Tapanatepec?]				MLNS	2	8	20		
Rancho las Minas, Tapanatepec				MZFC	18				
Rancho La Industria, Tonalá				México	Chiapas	<i>capistratus</i>	MZFC	8	9*
Tonalá		MLNS					1		
La Polka, Tonalá	MZFC	13	10*				13		
Tres Picos	MLNS	1	11*				23		
Los Patos	MLNS	1							
El Llano, Tres Picos, Tonalá	MZFC	21							
Puerto Madero	MLNS	1	12				14		
Rancho el Porvenir, Tuxtla Chico	MZFC	13							
Finca tres Hermanos	El Salvador	Auachapan	<i>nigricaudatus</i>				MLNS	1	13
San Salvador		San Salvador		MLNS	1				
Parque nacional Nancuchiname				Sermeño	2				
Tempisque Ferry	Costa Rica	Provincias de Puntarenas y San José		BLB	1	14	3		
Frontera con Nicaragua				MLNS	1				
Cerca de Quepos, Parque Nacional Santa Rosa				FMNH	1				

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LAS VOCALIZACIONES

La matraca rufinuca emitió tres tipos de vocalizaciones: llamados, duetos y cantos. Los llamados constaron de una o dos notas cortas, las cuales presentaron armónicos (figura 6). Este tipo de vocalización fue la más común y la emitieron a lo largo de todo el día.

Durante el análisis se identificaron tres tipos de duetos: dueto simultáneo (**DS**), dueto con canto sencillo (**DE**) y dueto antifonal (**DA**) (figura 6). El dueto simultáneo (DS) se encuentra conformado por os cantos iguales con un pequeño desfase de tiempo entre ellos. El dueto con canto sencillo (DE) esta formado por dos cantos diferentes, mientras uno emite un canto compuesto por frases, su compañero emite un canto que consiste en la repetición de un solo tipo de nota, generalmente sencilla y de mayor frecuencia. El dueto antifonal (DA) consta de dos cantos diferentes. A diferencia de DE, ambos cantos se encuentran conformados por frases. Al principio de los duetos uno de los individuos comienza con una serie de dos o cuatro llamados pausados entre ellos, a los que su compañero responde ubicándose a su lado. Una vez que ambos se encuentran a costado comenzaba el dueto.

También se identificaron *armónicos* para las cuales se usaron tres connotaciones.: frases con dos o más armónicos (**S1**), frases con solo un armónico (**S2**) y frases con armónicos presentes con frecuencias por arriba y por de bajo de la nota fundamental (**S3**) (cuadro 3).

Cuadro 3. Caracteres cualitativos, abreviación y definición. Los tipos de notas se muestran en la figura 6.

	Caracteres cualitativos	Abreviación	Definición
Dueto	dueto simultáneo	DS	Se encuentra conformado por dos cantos iguales con un pequeño desfase de tiempo entre ellos
	dueto con canto sencillo	DE	Está formado por dos cantos diferentes, mientras uno emite un canto compuesto por frases, su compañero emite un canto que consiste en la repetición de un solo tipo de nota, generalmente sencilla y de mayor frecuencia
	dueto antifonal	DA	Consta de dos cantos diferentes. A diferencia de DE, ambos cantos se encuentran conformados por frases.
Tipos de frase	frase con dos notas	F2	Número de notas por frase
	frase con tres notas	F3	
	frase con cuatro notas	F4	
	frase con cinco notas	F5	
	frase con seis notas	F6	
	frase con siete notas	F7	
Armónico	Dos o más armónicos arriba de la nota fundamental	S1	Múltiplo de la frecuencia fundamental
	Solo un armónico arriba de la nota fundamental	S2	
	armónicos presentes arriba y bajo de la nota fundamental	S3	

La figura 7 muestra los espectrogramas que indican las características de las notas y frases utilizadas en este estudio. La letra indica el tipo de nota y número romano indica el tipo de frase.

Los cantos de la matraca rufinuca duraron entre 2 y 11 segundos, con una frecuencia entre 2200 a 6500 Hz. Presentaron entre 9 y 36 notas organizadas en frases. La organización de notas en frases es una de las características principales de los cantos de la matraca rufinuca. Cada frase estuvo compuesta por entre 2 y hasta 7 notas, observándose armónicos en las notas.

En la figura 8 se muestran los de los cantos que mejor representan a las unidades geográficas de acuerdo a los valores promedio de cada uno de los caracteres cualitativos. Los cantos de los individuos de Chiapas (UG9, UG10, UG11 y UG12) presentaron notas de mayor duración que las presentes en el resto la distribución (Fig. 8).

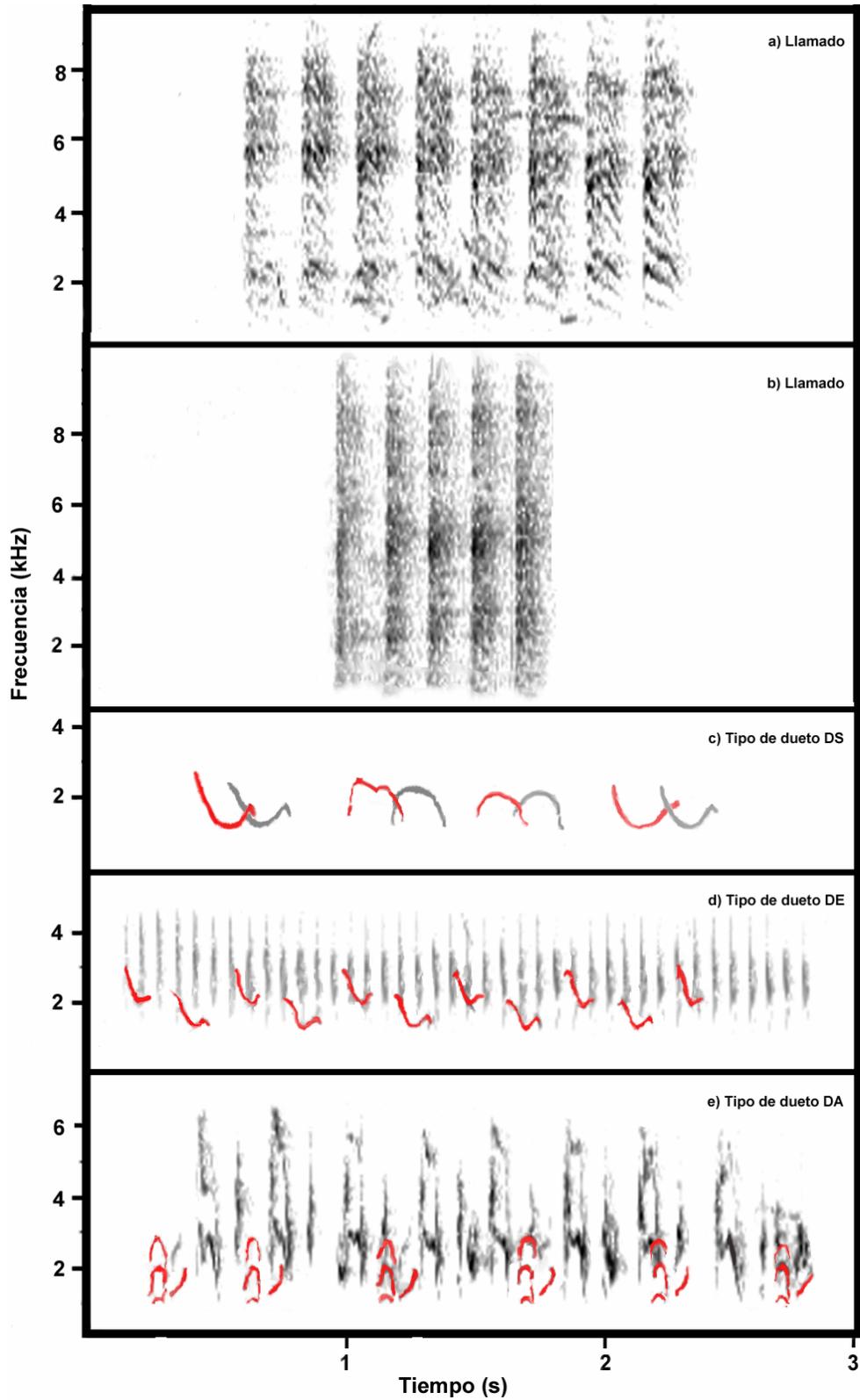


Figura 6. Espectrogramas donde se muestra sólo una parte de los diferentes tipos de llamados y duetos identificados en el análisis: a y b) Dos tipos de llamados, c) dueto simultáneo (DS), d) dueto con canto sencillo (DE) y e) dueto antifonal (DA). Las notas en rojo de los espectrogramas c, d y e indican uno de los dos cantos realizados durante el dueto.

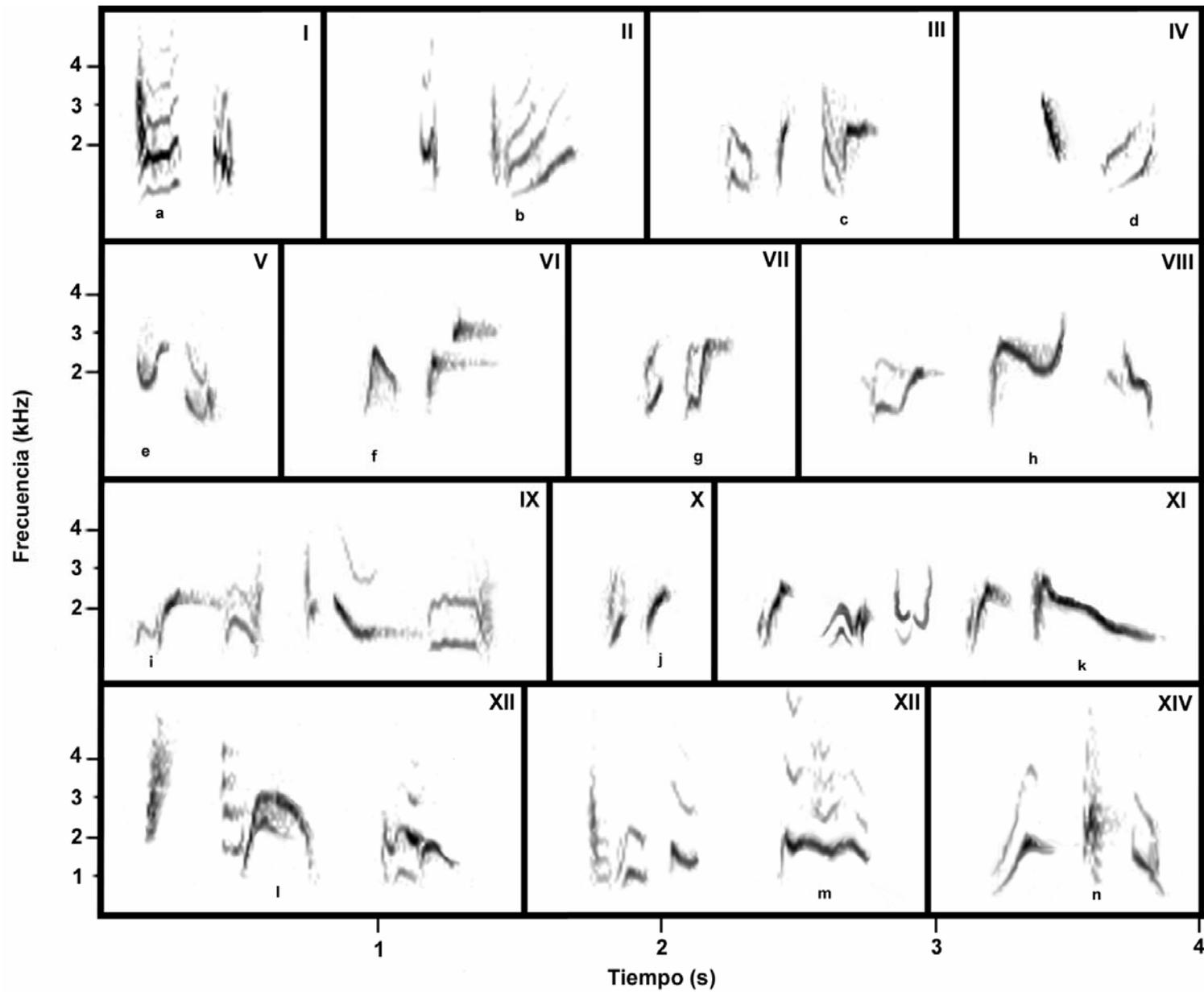


Figura 7. Espectrogramas que indican las características de las notas y frases utilizadas en este estudio. La letra indica el tipo de nota. El número romano indica el tipo de frase.

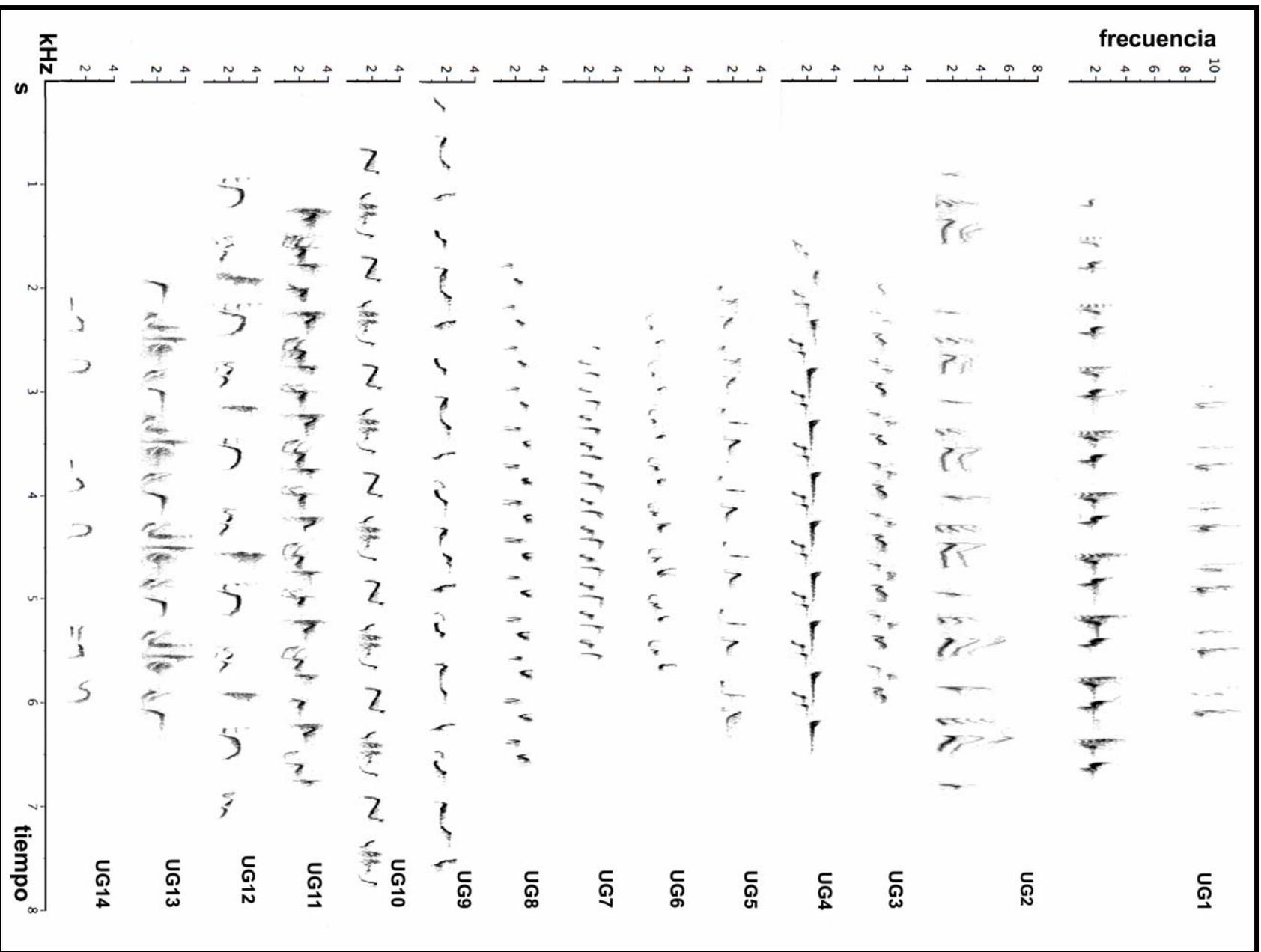


Figura 8. Espectrogramas de los cantos para cada unidad geográfica operacional (figura 4).

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LA ESTRUCTURA DEL CANTO (ANÁLISIS CUALITATIVO)

El Cuadro 4 muestra la matriz de ausencia/presencia de caracteres obtenidos para cada una de las unidades geográficas. El número de notas por frase, el tipo de dueto, los tipos de armónicos y los tipos de nota mostraron congruencia geográfica en su distribución a lo largo de las unidades geográficas (Cuadro 4). Los cantos presentaron un aumento en el número de notas por frase de norte a sur, con mayor número de notas (frases con 5, 6 y 7 notas) sólo en las poblaciones de Chiapas y Centroamérica (UG9 a UG14; Cuadro 4). El tipo de dueto y los tipos de armónicos parecen corresponder con las subespecies descritas. Las poblaciones de la subespecie *humilis* en Guerrero a Oaxaca (UG3 al UG8) presentaron el tipo de dueto con canto sencillo (DE), mientras las poblaciones de la subespecie *nigricaudatus* en Chiapas (UG9 a UG12) presentaron el dueto simultáneo (DS) (Cuadro 4). Por otro lado, las poblaciones de la subespecie *rufinucha* en Veracruz (UG1) presentaron el dueto antifonal (DA) (Cuadro 4). De igual manera, los tipos de notas o sílabas se van compartiendo gradualmente de norte a sur (Cuadro 4), indicando una diferenciación de las tres subespecies.

Las poblaciones de la subespecie *rufinucha* en Veracruz (UG1 y UG2) presentan dos tipos de nota (a y b) que no comparten las otras subespecies en otras unidades geográficas. Los tipos de notas c, f y g que caracterizan a las poblaciones de *humilis* en Guerrero y Oaxaca (UG3 a UG8), están presentados también por las poblaciones en la zona de contacto (UG9 a UG11). Sin embargo, los tipos de notas h, i, k, l, m y n, que caracterizan a las poblaciones de *nigricaudatus* en Chiapas y Centroamérica (UG9 a UG14), no se encuentran en las poblaciones de Guerrero y Oaxaca (Cuadro 4).

De las unidades geográficas que se encuentran en la zona de hibridación (UG9, UG10 y UG11) sólo UG11 presenta una frase con 7 notas que no comparte con las otras subespecies en otras unidades geográficas. El tipo de dueto simultáneo (DS) caracteriza a las unidades geográficas presentes en la zona de hibridación y la comparten sólo con la unidad geográfica UG12 que pertenece a la subespecie *capistratus* en Chiapas. Los tipos de notas c y f sólo las comparten con las unidades geográficas de la subespecie *humilis* (UG3 a UG8), mientras que el tipo de nota g la comparte con las unidades geográficas de la subespecie *humilis* (UG3 a UG8) y la unidad geográfica UG1 que pertenece subespecie *rufinucha*. Los tipos de notas h, k, m y n sólo las comparte con la unidad geográfica UG12 de la subespecie *capistratus* de Chiapas. El tipo de nota k esta presente también en las unidades geográficas UG12 e la subespecie *capistratus* de Chiapas y en las unidades geográficas de la subespecie *nigricaudatus* (UG13 y UG14).

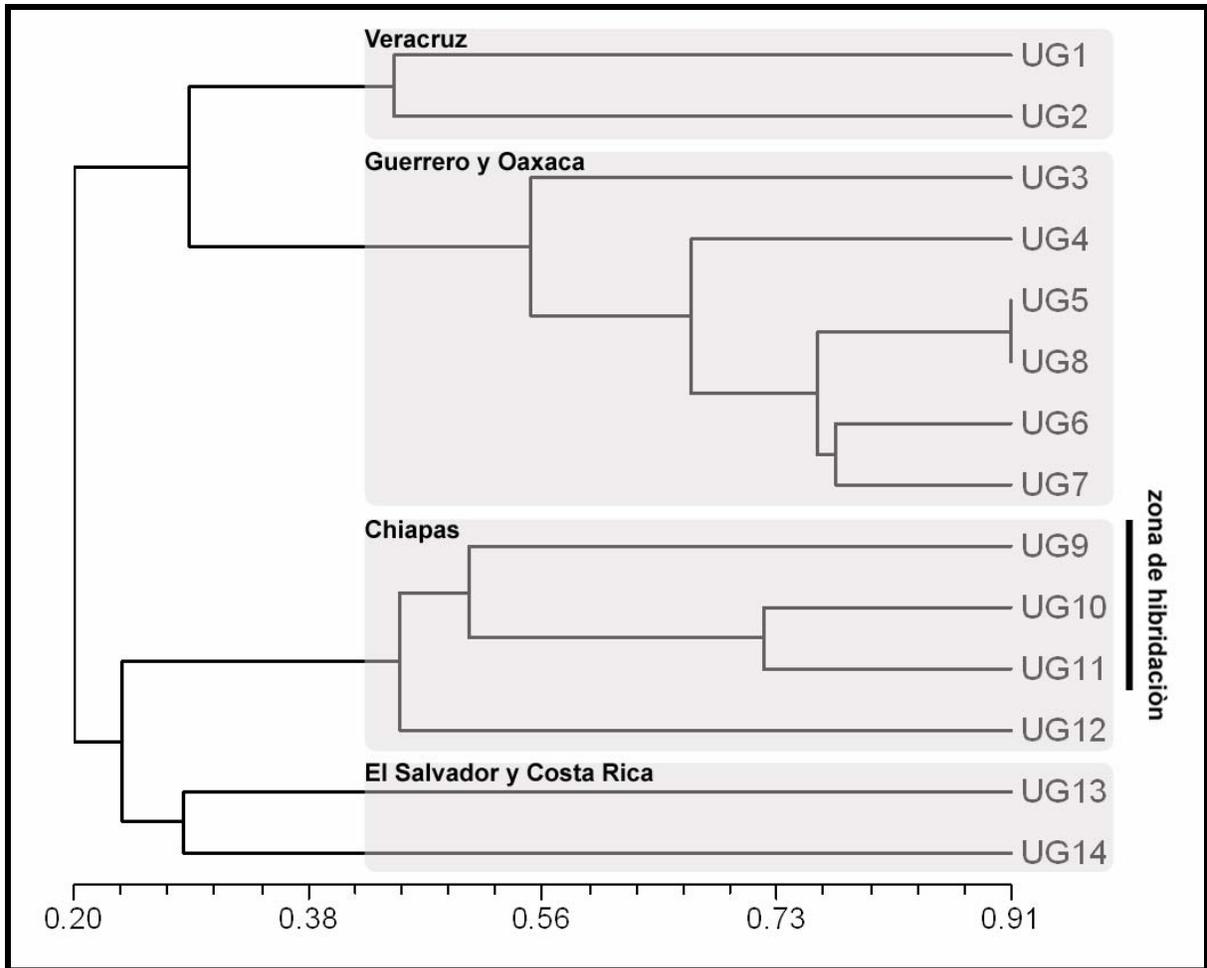


Figura 9. Fenograma que muestra la relación como grado de similitud entre las unidades geográficas operacionales (UG) en función de los 26 caracteres cualitativos medidos. Coeficiente de asociación: Jaccard. Método de agrupación: UPGMA. UG = unidad geográfica operacional (las siglas se refieren a las regiones de la figura 4).

VARIACIÓN GEOGRÁFICA DE LOS CARACTERES ESPECTRO-TEMPORALES (ANÁLISIS CUANTITATIVO)

Análisis entre UG

Las figuras 10 y 11 presentan gráficas con los valores promedio, desviación estándar y error estándar por unidad geográfica de cada uno de los 13 caracteres espectro-temporales medidos a los cantos. En general, las unidades geográficas mostraron un patrón similar entre gráficas de los caracteres relacionados con la frecuencia: ancho de banda (Fig 10a), frecuencia máxima (Fig 10b), frecuencia mínima (Fig 10c), además del ancho de banda de la nota con mayor frecuencia (Fig 11k), con frecuencia intermedia (Fig 11l) y con menor frecuencia (Fig 11m). Los cantos de las poblaciones localizadas en Veracruz (UG 1 y UG2) presentaron las frecuencias más altas dentro del complejo en México (Figs 10 a, b, c; y 11 k, l, m). Así mismo, se demostró

un pico de frecuencia en la unidad geográfica 13 de El Salvador (Figs 10 a, b; y 11 k, l, m). Las frecuencias de los cantos en las unidades geográficas de Guerrero y Oaxaca mostraron una clina ascendente de oeste a este (Figs 10 a, b, c; y 11 k, m). Mientras que las unidades geográficas de Chiapas y Centroamérica (UG9 a UG14) mostraron una clina descendente (Figs 10 a, b; y 11 k, l, m). Los valores más altos de la frecuencia máxima total (FMAX) y mínima total (FMIN) para las unidades geográficas de la costa del Océano Pacífico se presentaron en las unidades geográficas UG9 y UG10 presentes en la zona e hibridación.

Por el contrario, las gráficas presentaron un patrón de discontinuidad entre las unidades geográficas para los caracteres relacionados con el tiempo y el número de notas: ritmo total (Fig. 10e), duración total (Fig. 10f), número de frases (Fig. 11g), duración de la frase (Fig. 11h), ritmo de la frase (Fig. 11i), y número de notas dentro de la frase (Fig. 11j). Todos los caracteres presentaron una discontinuidad en sus valores entre las unidades geográficas del oeste (UG1 a la UG8) y las unidades geográficas del este (UG9 a la UG14). En los caracteres ritmo total (Fig. 10e), número de frases (Fig. 11g), y ritmo de la frase (Fig. 11i), existe un aumento en los valores de norte a sur entre el grupo de unidades geográficas del oeste, mientras que en el grupo de unidades geográficas del este los valores disminuyen de norte a sur.

El Cuadro 5 representa los eigen-valores del análisis de componentes principales realizado con los promedios de los 13 caracteres cuantitativos por unidad geográfica. La columna de eigen-valores indica el valor de la varianza para cada factor. La columna de porcentaje total indica el porcentaje respectivo de contribución a la varianza de cada factor. Los primeros tres factores explican el 89.16% de la varianza total.

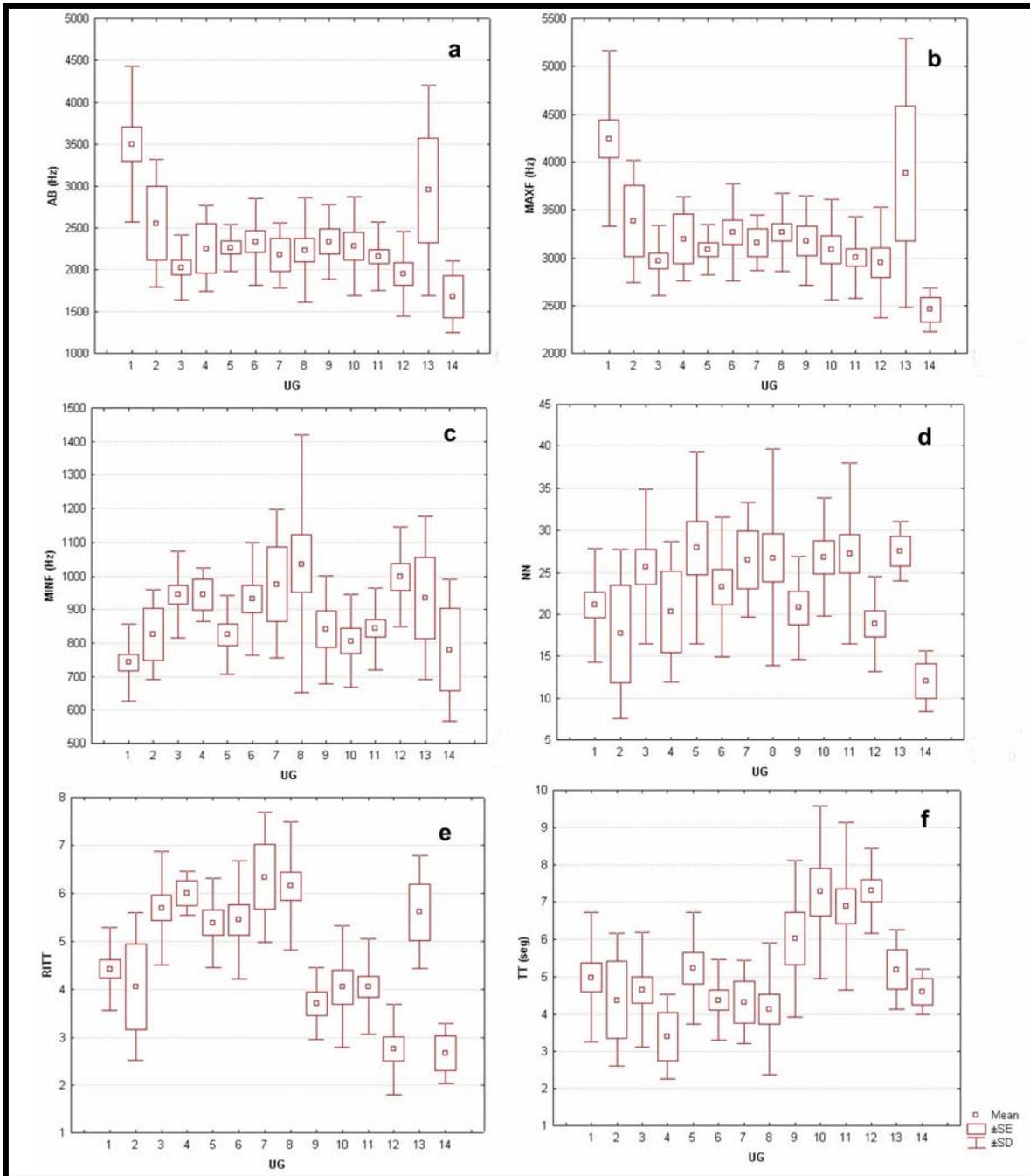


Figura 10. Gráficas de los valores promedio, desviación estándar (SD) y error estándar (SE), por unidad geográfica operacional (UG) de 6 de los 13 caracteres cuantitativos medidos: a) ancho de banda (AB), b) frecuencia máxima (MAXF), c) frecuencia mínima (MINF), d) número de notas (NN), e) ritmo total (RITT) y f) duración total (TT).

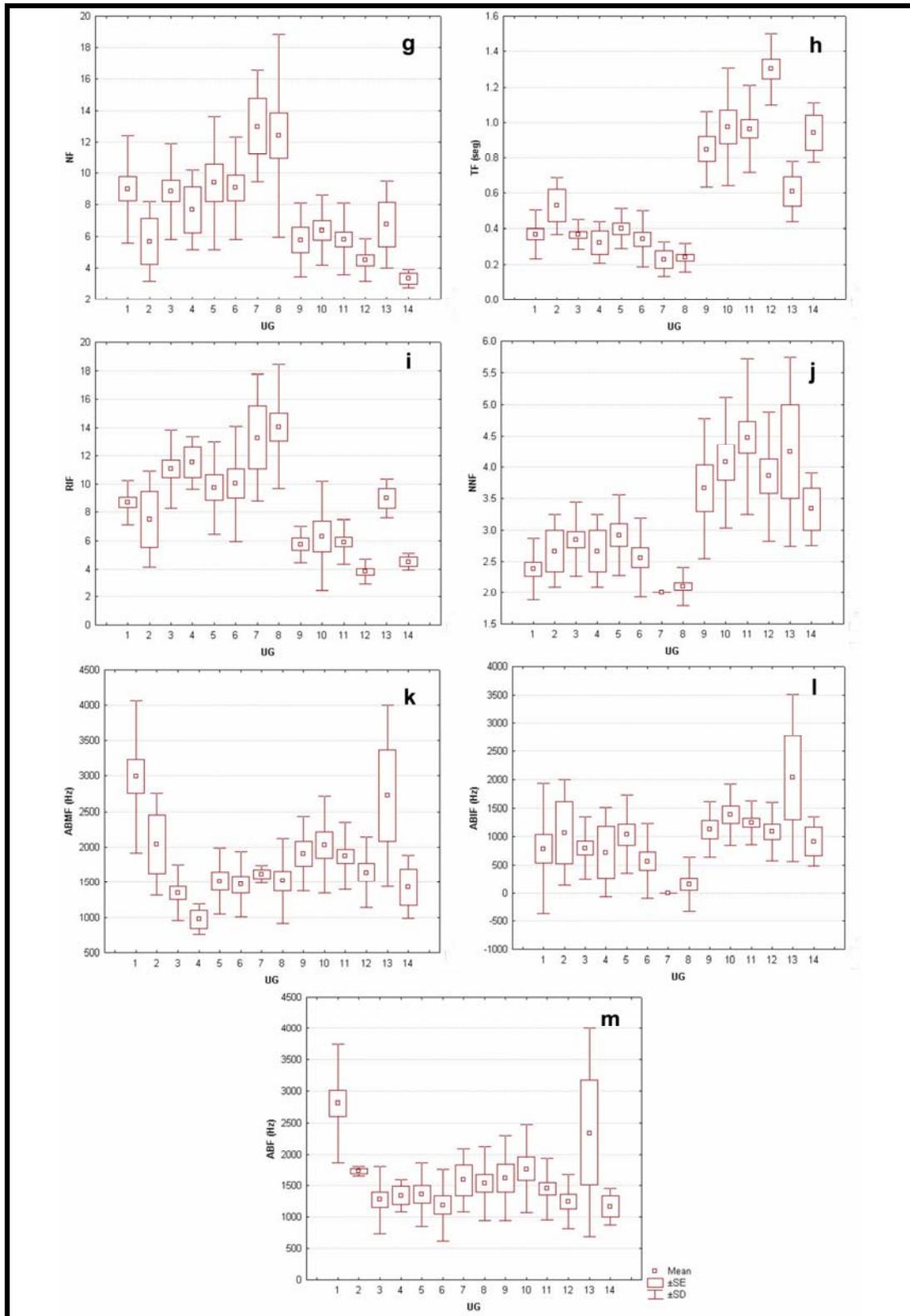


Figura 11. Gráficas de los valores promedio, desviación estándar (SD) y error estándar (SE) por unidad geográfica operacional (UG) de 7 de los 13 caracteres medidos a las frases: g) número de frases (NF), h) duración de la frase (TF), i) ritmo de la frase (RIF), j) número de notas dentro de la frase (NNF), k) ancho de banda de la nota con mayor frecuencia (ABMF), l) ancho de banda de la nota con frecuencia intermedia (ABIF), y m) ancho de banda de la nota con menor frecuencia (ABF).

Cuadro 5. Eigen-valores de la matriz de los primeros tres factores o componentes principales del PCA con los trece caracteres cuantitativos correlacionados. Los tres primeros factores explican el 89.16% e la variación en el complejo de la matraca rufinuca.

Factor (componentes principales)	Eigen-valor	% Total	Valor acumulativo	% acumulativo
1	5,897131	45,36255	5,89713	45,3625
2	4,034707	31,03621	9,93184	76,3988
3	1,659717	12,76705	11,59156	89,1658

En el cuadro 6 se muestran los primeros 3 eigen-vectores. Las variables que tienden a tener fuertes relaciones con el primer componente principal (factor) son: tiempo total (TT), número de frases (NF), duración de la frase (TF), número de notas por frase (NNF) y ritmo de la frase (RIF). Las variables que tienden a tener fuertes relaciones con el segundo componente principal son: frecuencia máxima (MAXF), ancho de banda (AB), ancho de banda de la nota con mayor frecuencia (ABMF), ancho de banda de la nota con menor frecuencia (ABF) y ritmo total (RITT). La variable que tiende a tener fuertes relaciones con el tercer componente principal es el número de notas (NN) y frecuencia mínima total (MINF).

Cuadro 6. Eigen-vectores de la matriz correlacionada de los primeros cinco componentes principales. Las variables con mayor peso para cada componente principal en cursivas.

Variables	FACTORES		
	1	2	3
MAXF	-0,124299	<i>-0,456990</i>	-0,034147
TT	<i>0,311843</i>	-0,055117	0,378930
AB	-0,078625	<i>-0,476968</i>	-0,104094
NN	-0,170175	-0,125607	<i>0,643721</i>
NF	<i>-0,382008</i>	-0,034270	0,156120
NNF	<i>0,343185</i>	-0,054123	0,371661
TF	<i>0,390149</i>	0,070255	0,120111
ABMF	0,093840	<i>-0,466900</i>	-0,011916
ABIF	0,287571	-0,211203	0,230474
ABF	-0,021572	<i>-0,482126</i>	-0,074001
RIF	<i>-0,404724</i>	0,003391	0,101067
MINF	-0,198916	0,198123	<i>0,353404</i>
RITT	-0,124299	<i>-0,456990</i>	-0,034147

La figura 12 presenta gráficamente los valores de los 3 primeros factores o componentes principales del análisis de componentes principales. El factor 1, que explica el 45.36% de la variación, separa a las unidades geográficas del oeste (UG1 y de la UG3 a la UG8) y las del este (UG 9 a la UG14). Dentro del grupo el oeste existe una diferenciación entre las unidades

geográficas 7 y 8 que pertenecen al Istmo de Tehuantepec. Por el contrario, la unidad geográfica 2 (Veracruz) no se congrega con ninguna de las agrupaciones dependientes del factor 1.

El factor 2, que explica el 31.03% de la variación, separa a la unidad geográfica 1 (Veracruz) del resto de las unidades geográficas. Por el contrario, la unidad geográfica 13 (El Salvador) no se congrega con ninguna de los grupos dependientes del factor 2.

El factor 3, que explica el 12.76% de la variación, congrega a las unidades geográficas en dos grupos. El primero contiene a las unidades geográficas 1, 2 (Veracruz) y 14 (Costa Rica). El segundo contiene a las unidades geográficas 3, 4, 5 (Guerrero), 6, 7, 8 (Oaxaca), 9, 10, 11, 12 (Chiapas) y 13 (El Salvador).

En general la gráfica de los 3 primeros factores ordena las unidades geográficas de manera que es posible observar 3 grandes grupos. El primero conformado por la unidad geográfica 1 (Veracruz), el segundo conformado por las unidades geográficas 3 a la 8 (Guerrero y Oaxaca) y el tercero formado por las unidades 9 a la 11 (Chiapas). Las unidades geográficas 2 (Veracruz), 13 (El Salvador) y 14 (Costa Rica) aparentemente se encuentran sin formar agrupaciones.

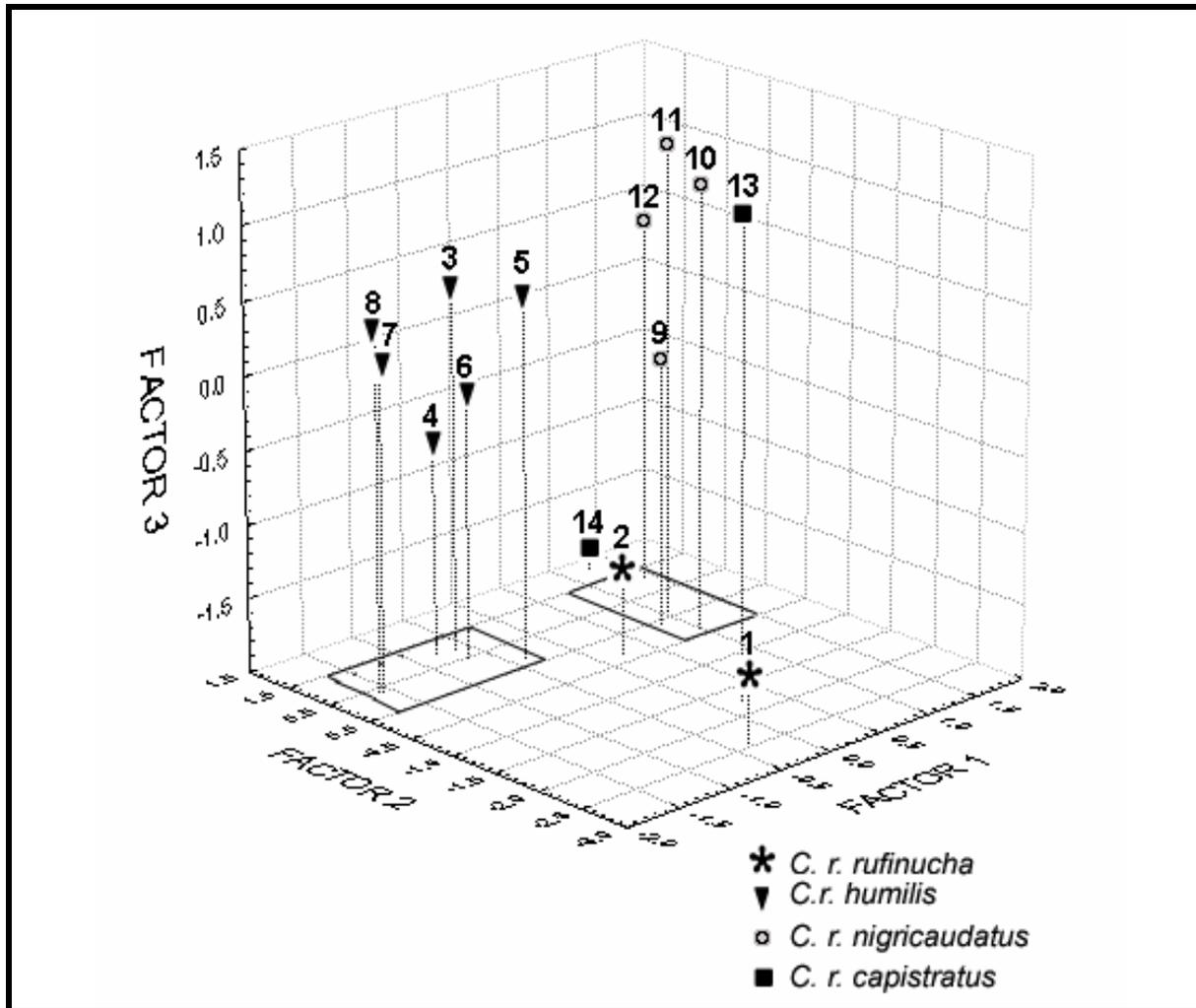


Figura 12. Gráfica de los factores que explican mayor variabilidad en el análisis de componentes principales realizado con los promedios de cada carácter por unidad geográfica. Factor 1:45.36%, factor 2: 31.03% y factor 3:12.76%. Los números indican la unidad geográfica (UG).

El fenograma de la figura 13 muestra la relación entre las unidades geográficas en función de los 13 caracteres cuantitativos de los cantos como grado de similitud. Las unidades geográficas se separan principalmente en dos grupos. Esta división coincide con la distribución de las unidades geográficas al oeste y este del Istmo de Tehuantepec. Dentro de la rama del oeste, se separa primero una de las unidades geográficas que pertenecen a Veracruz (UG1). Después se separan, consecutivamente, la unidad geográfica de El Salvador (UG13) y la segunda de Veracruz (UG2), quedando en una misma rama las unidades geográficas de Guerrero y Oaxaca. Esta última rama se divide en dos, las unidades geográficas de Guerrero y el noroeste de Oaxaca (UG3 a la UG6) y las del Istmo de Tehuantepec (UG7 y UG8).

En la rama del este, la primera unidad geográfica en separarse es la perteneciente a Costa Rica (UG14), dejando en otra rama a las unidades geográficas de Chiapas (UG9 al UG12). En esta rama se separan las unidades geográficas en la zona de contacto (UG9, UG10 y UG11).

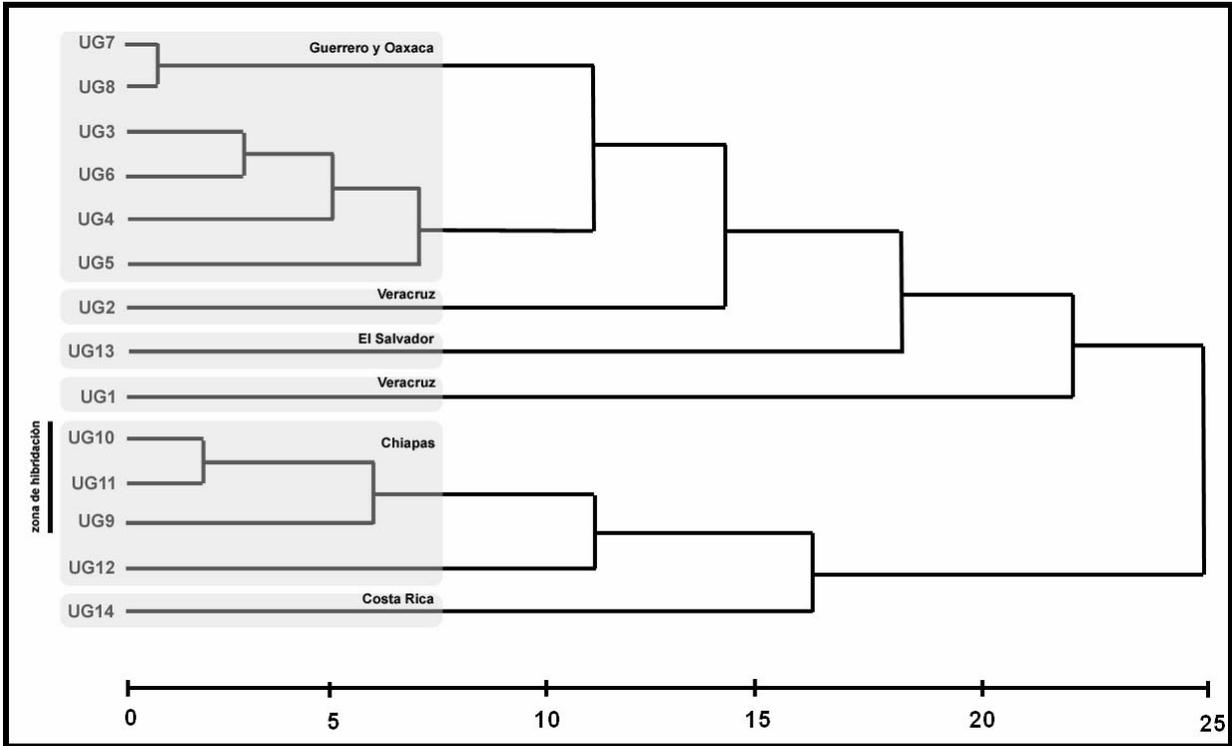


Figura 13. Fenograma que muestra la relación entre las unidades geográficas (UG) en función de los caracteres cuantitativos en grado de similitud. Coeficiente de distancia: Distancia euclidiana cuadrada. Método de agrupación: Agrupamiento dentro de grupos.

Análisis intrapoblacional y zona de hibridación

En el cuadro 7 se muestra la matriz de clasificación que se obtuvo como resultado del primer análisis discriminante a partir de los caracteres cuantitativos de los cantos. En la tabla se muestra el número de cantos utilizados por cada unidad geográfica, la clasificación que el análisis discriminante arrojó para cada una de las unidades geográficas, el porcentaje correcto de clasificación para cada unidad geográfica y el porcentaje correcto de clasificación para cada unidad geográfica con respecto a la subespecie a la que pertenece. Los datos con asteriscos (*) indican el número de cantos correctamente clasificados por unidad geográfica, mientras que los datos en las celdas sombreadas indican el número de cantos correctamente clasificados por subespecie.

Los resultados del análisis discriminante indican que ninguno de los cantos presentados en las unidades geográficas ubicadas al oeste del Istmo de Tehuantepec (Veracruz: UG1 y UG2,

Guerrero: UG3 a la UG5 y Oaxaca: UG6 a la UG8) comparten características con las unidades geográficas presentes en el este del Istmo de Tehuantepec (Chiapas: UG9 a la UG12, El Salvador: UG13 y Costa Rica: UG14). Sin embargo, los cantos de las unidades geográficas del este del Istmo de Tehuantepec presentan características de los cantos de las unidades geográficas del oeste. Los cantos del este al Istmo de Tehuantepec que comparten características pertenecen a la zona de hibridación (UG9, UG10 y UG11) y a El Salvador (UG13).

De los cantos de las unidades geográficas presentes al oeste del Istmo de Tehuantepec (UG1 a la UG8), el 83.33% de los cantos de la forma *rufinucha* (UG1 y UG2) fueron correctamente clasificados, el resto (4 de 24 cantos) fueron clasificados dentro de las unidades geográficas correspondientes a la forma *humilis* (UG3 a la UG8). Mientras que el 96.20% de los cantos de las unidades geográficas correspondientes a la forma *humilis* (UG3 a la UG8) fueron correctamente clasificados, el resto (3 de 79 cantos) fueron clasificados dentro de la unidad geográfica 1 (Veracruz).

De los cantos de las unidades geográficas presentes al este del Istmo de Tehuantepec (UG9 a la UG14), el 89.85% de los cantos de la forma *nigricaudatus* (UG9 a la UG12) fueron correctamente clasificados, el resto (7 de 59 cantos) fueron clasificado dentro de las unidades geográficas correspondientes a *humilus* (UG3 y UG8) y *capistratus* (UG13 y UG14). Mientras que el 57.14% de los cantos de las unidades geográficas correspondientes a la forma *capistratus* (UG13 y UG14) fueron correctamente clasificados, el resto (4 de 7 cantos) fueron clasificados dentro de las unidades geográficas correspondientes a la forma *humilis* (UG3 y UG8) y *nigricaudatus* (UG9 a la UG12).

El según análisis discriminante presenta un porcentaje correcto de agrupación mayor que le anterior: 85.53%. Básicamente la clasificación entre grupos fue la misma que el análisis por UG, no obstante, las nuevas agrupaciones permiten observar mejor la variación a nivel interpoblacional.

Cuadro 7. Matriz de clasificación del análisis discriminante. Los datos de las filas indican los valores observados, mientras que columnas indican los datos esperados.

Unidad Geográfica ^a	Número de cantos por UG	<i>rufinucha</i>		<i>humilis</i>					<i>nigricaudatus</i>				<i>capistratus</i>		Porcentaje correcto por UG	Porcentaje correcto por subespecie	
		UG1	UG2	UG3	UG4	UG5	UG6	UG7	UG8	UG9	UG10	UG11	UG12	UG13			UG14
		X=.126 51	X=.018 07	X=.120 48	X=.018 07	X=.078 31	X=.096 39	X=.024 10	X=.120 48	X=.054 22	X=.078 31	X=.138 55	X=.084 34	X=.024 10			X=.018 07
UG1	21	17*	1			2	1								80.95	83.33	
UG2	3		2*			1									66.66	<i>C. r. rufinucha</i>	
UG3	20	1		12*		2	3								60.00	96.20 <i>C. r. humilis</i>	
UG4	3			1	1*										33.33		
UG5	13			1	1	8*	2								61.53		
UG6	16	1		2	1	3	7*								43.75		
UG7	4						1	1*							25.00		
UG8	20	1		2	1		3	3	10*						50.00		
UG9	9						1			2*	3	3			22.22	89.85 <i>C. r. nigricaudatus</i>	
UG10	13					3				1	7*	1	1		53.84		
UG11	23			2						3	4	12*	1		52.17		
UG12	14									0	1		13*		92.85		
UG13	4					1						1		2*	50.00	57.14	
UG14	3											1	1		33.33	<i>C. r. capistratus</i>	

DISCUSIÓN

VARIACIÓN GEOGRÁFICA

Uno de las principales actividades en el estudio de la biodiversidad mundial es el diagnosticar correctamente a las especies y establecer sus relaciones de parentesco (Brooks et al. 1992, Moritz 1994). En los últimos años, el estudio de las vocalizaciones ha aportado nuevas herramientas para resolver estos problemas (Payne 1986, Tubaro 1999, Alström 2001). Así, aunque la mayor parte de los estudios realizados con vocalizaciones pertenecen al campo de la sistemática (Tubaro 1999), sigue siendo necesario realizar más trabajos en esta área (Alström 2001). Como el trabajo aquí presentado existen muchos otros trabajos (Morton 1975, Wiley y Richard 1978, Hunter y Krebs 1979, Ryan y Brenowitz 1985, Shy 1985, Wiley 1991, Tubaro et al. 1993, McCracken y Sheldon 1997, Lindell 1998, Nelson 1998, Bay 1999, Miyasato y Baker 1999, Tracy y Baker 1999, Irwin 2000, Latruffe et al. 2000, Leader et al. 2000, Peters et al. 2000, Menill 2001, Sedgwick 2001, Warren 2002, Westcott y Kroon 2002, Chilton et al. 2002, Leger y Mountjoy 2003) que describen y analizan los patrones de variación geográfica dentro de las especies de aves con el fin de entender los procesos de especiación, hibridación, adaptación y diversificación de linajes. Los análisis genéticos y morfológicos nos brindan información sobre los procesos responsables de dicho patrón. Sin embargo, es necesaria la integración de análisis de caracteres vocales para reconocer especies así como entender la historia evolutiva de cada una de ellas (Omland et al. 2000, Mennill 2001, Navarro-Sigüenza y Peterson 2004).

Los resultados de este estudio muestran la existencia de una relación entre la ubicación geográfica y la estructura de los cantos, que revelan diferencias esenciales en el comportamiento de la especie estudiada. Los caracteres cualitativos e los cantos que explicaron la mayor variación fueron el tipo de dueto y el tipo de armónico, mientras que los caracteres cuantitativos que explicaron mayor variación fueron aquellos relacionados con el tiempo. Estos últimos sugieren que ocurrió una separación hace muchos años de las poblaciones al oeste y este del Istmo de Tehuantepec. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Selander (1964), quien utilizando datos morfológicos y de coloración. El grupo del oeste, la población de Veracruz y las presentes en el sureste de Oaxaca presentaron los valores más altos de los caracteres relacionados con las notas y el tiempo de los cantos, así como los valores más altos y bajos en frecuencia. En el caso de Veracruz, los valores encontrados se pueden explicar con la distribución alopátrica de la especie, pues probablemente esos caracteres estén reflejando una historia evolutiva de aislamiento

prolongado de esta población. No obstante, los valores de los valores cuantitativos de los cantos de las poblaciones del Istmo de Tehuantepec no fueron los esperados, pues presentaron una distribución continua con las poblaciones del resto de Oaxaca y Guerrero.

Según Selander (1964), la diferenciación evolutiva del complejo de la matraca rufinuca se debe principalmente al tipo de vegetación en que habitan. El mapa esquemático de la vegetación de México propuesto por Rzedowski (1978) muestra, a grandes rasgos, dos tipos de vegetación en las zonas de distribución de *C. r. rufinucha*: bosque tropical subcaducifolio y bosque tropical caducifolio. La distribución de la forma *rufinucha* concuerda con la presencia de el bosque tropical caducifolio. De igual manera, la distribución de la forma *nigricaudatus* se ajusta con la del bosque tropical subcaducifolio para la costa de Chiapas. Sin embargo, la distribución de la forma *humilis* se ubica donde hay ambos tipos de vegetación, presentándose en la parte oeste (Colima y noroeste de Guerrero) y en el Istmo de Tehuantepec donde hay bosque tropical caducifolio y en la parte sureste de Guerrero y noroeste de Oaxaca donde hay está en el bosque tropical subcaducifolio.

Es posible que esta variación en la distribución de la matraca rufinuca refleje la variación morfológica de la especie, como lo es el tamaño del cuerpo, el cual, aparentemente, restringe ciertos caracteres del canto, específicamente la frecuencia. No obstante, los valores de los caracteres cuantitativos de frecuencia de los cantos parecen no estar siendo afectado de la misma manera en todas las poblaciones de la especie. Los valores de frecuencia para las poblaciones de la vertiente del Océano Pacífico posiblemente estén relacionados con el tamaño del ave, ya que Ryan y Brenowitz (1985) encontraron que el tamaño del cuerpo de las aves explica una cantidad significativa de la variación en la frecuencia enfatizada de los cantos; encontraron una relación inversamente proporcional entre el tamaño del cuerpo del ave y el valor de la frecuencia del canto. Selander (1964), basándose en el tamaño del ala, pico, tarso y dedo medio, sugiere que los individuos más grandes pertenecen a *C. r. capistratus*, después *C. r. nigricaudatus*, *C. r. rufinucha* y finalmente *C. r. humilis*, siendo estos últimos los más pequeños dentro el complejo e la matraca rufinuca. Los resultados de este trabajo sugieren que una posible explicación al comportamiento del valor de las frecuencias de los cantos se debe al tamaño del cuerpo del ave y no al tipo de vegetación. De cualquier forma, es necesario un análisis más detallado para respaldar esta hipótesis.

Por otro lado, la forma *rufinucha* presenta los valores más altos en las variables relacionadas con frecuencia, en especial el ancho de banda y la frecuencia máxima; también presenta el valor más bajo en la frecuencia mínima. Es posible que la relación

entre el valor de la frecuencia del canto y el tamaño del cuerpo no aplique para ciertas especies o para ciertos valores de frecuencia de los cantos (Tubaro y Segura 1995). Hanford y Loughheed (1991) encontraron que el tamaño de la siringe no está relacionada con el tamaño del cuerpo, sugiriendo la ausencia de una restricción física en los valores de frecuencia de los cantos. Además, en *Geospiza difficilis* (Bowman 1979, 1983) y *Piranga rubra* (Bowman 1983) individuos de gran tamaño presentan vocalizaciones con frecuencias altas. Sin embargo, esto podría explicarse con base en los resultados de Vázquez-Miranda et al. (en prep.), que indican que la forma *rufinucha* habita áreas con humedad relativa más alta, en comparación con las otras formas del complejo de la matraca rufinucha. Con respecto a esto, Evans y Bass (1972) encontraron que la absorción del sonido, a la cual las frecuencias altas son particularmente susceptibles, se reduce significativamente a humedades relativas altas. En contraparte, Morton (1975) investigó el valor de la frecuencia de los cantos en tres diferentes tipos de hábitat en Panamá, encontró diferencias en las frecuencias enfatizadas (frecuencias con la mayor cantidad de energía, Ryan y Brenowitz 1985) de los cantos en diferentes hábitat y sugirió que estas están relacionadas con las diferencias en la transmisión del sonido entre los hábitats. Además, Hunter y Krebs (1979) para *Parus major* y Shy (1983) con *Piranga rubra* reportaron frecuencias máximas altas y ancho de banda amplios en los cantos de aves que habitan áreas abiertas en comparación con las aves de áreas densas, debido a que las frecuencias altas son atenuadas con mayor rapidez en bosques cerrados que en espacios abiertos (Wiley y Richards 1982). Independientemente de los factores ambientales, la variación en los valores de frecuencia de los cantos que presenta la forma *rufinucha* quizás refleje una adaptación acústica, por lo que es necesario realizar experimentos de transmisión en los diferentes tipos de hábitat para sustentar esta hipótesis.

Otros factores ambientales, como la latitud, posiblemente también tengan influencia en los resultados obtenidos. En particular, los cantos de las aves de zonas más templadas tienen un ancho de banda más amplio, con frecuencias máximas y mínimas de mayor valor, con frases más cortas y menos repetitivas y notas más sencillas que aquellos cantos de aves de zonas más ecuatoriales. Este patrón es similar al encontrado por Sosa López (2004) en *Chlorospingus ophthalmicus*. Por otro lado Tubaro y Segura (1995) encontraron que los cantos de *Cyclarhis gujanensis* de zonas ecuatoriales tienen el ancho de banda más amplio, con la frecuencias máximas de mayor valor, con menor duración y menos repetitivas que en zonas templadas. Es improbable que la variación en el tamaño del cuerpo puedan explicar las diferencias en la complejidad del canto. Esta variación probablemente es el resultado de fenómenos filogenéticos, históricos, aprendizaje y fenómenos ecológicos (Tubaro y Segura 1995).

El hecho que los cantos de la forma *rufinucha* no se comporten de la misma manera que las de las poblaciones de la vertiente del Océano Pacífico no implica que las conclusiones sean contradictorias. Simplemente muestran que para explicar la variación geográfica en los valores de frecuencia de los cantos se deben considerar las restricciones del tamaño del cuerpo (Ryan y Brenowitz 1985), la conducta del ave en estudio (Sorjonen 1986a y 1986b, Sosa López 2004) y los tipos de hábitat asociados (Morton 1975).

DUETOS

Los resultados aquí presentados demuestran que la forma de los duetos entre las poblaciones presenta variación geográfica muy marcada y congruente con la geografía, lo que ofrece un sinfín de posibilidades en el análisis de los duetos. Existe gran diversidad en la forma de los duetos y en términos taxonómicos de las aves que emiten duetos (Hall 2004). En segunda, la evolución independiente de los duetos en grupos filogenéticamente distintos sugiere que la selección en los duetos es fuerte (von Helversen 1980). Además, la forma de los duetos varía considerablemente entre especies, pero pocas veces ha sido cuantificada con detalle (Langmore 2002). Varios autores concuerdan en que se desconoce cuál la función de los duetos debido a la falta de hipótesis bien establecidas y a la carencia de información sobre la forma de los duetos en muchas especies (Hall 2004, Langmore 2002). En consecuencia el significado de los duetos sigue siendo controversial (Langmore 2002).

Se han sugerido diferentes funciones de los duetos en aves, que no son mutuamente excluyentes (Hall 2004), pues probablemente tienen varias funciones que varían con la especie (Harcus 1977, Todt et al. 1981, Sonnenschein y Reyer 1983). Mennill (2006), por ejemplo, sugiere que la función de los duetos en *Thryothorus rufalbus* es la defensa del territorio contra rivales específicos, y para los machos los duetos probablemente juega un papel adicional en la protección de la pareja y la paternidad. Wiley y Wiley (1977) sugieren que la función de los duetos en *Campylorhynchus nuchalis* probablemente sea la defensa del territorio. La falta de información sobre la función de los duetos en el género *Campylorhynchus* es evidente, en especial en la matraca rufinuca. Sin embargo los resultados de este trabajo indican que la forma de los duetos entre las poblaciones de la matraca rufinuca presentan una variación geográfica muy marcada y congruente con la distancia geográfica, lo que ofrece un sinfín de posibilidades para el subsecuente análisis de los duetos en cuanto a investigar su posible función. Además, es posible obtener información adicional

sobre patrones evolutivos a partir de las variaciones geográficas si entendemos como los duetos funcionan a través de la zona de contacto mediante la prueba de algunas hipótesis relacionada con la existencia del aislamiento reproductivo (Diamond y Terborgh 1968).

ZONA DE HIBRIDACIÓN

Para entender como se están comportando los cantos a través de la zona de hibridación hay que considerar tanto la estructura del canto como los patrones de variación geográfica presentes en las formas *humilis* y *nigricaudatus*. Si consideramos los caracteres del canto relacionados con la frecuencia, es posible identificar un continuo en los valores de las unidades geográficas del vertiente del Océano Pacífico con un valor máximo entre las unidades geográficas 9 y 10 (que corresponden a la zona de hibridación). Considerando los caracteres del canto relacionados con el tiempo y el número de notas, es posible identificar un cambio abrupto de los valores exactamente la zona de hibridación.

Como se mencionó anteriormente, la forma *nigricaudatus* es más grande que la forma *humilis* (Selander 1964). Los datos de Selander (1964) sugieren que a través de la zona de hibridación el cambio es de manera abrupta. Sin embargo, el análisis fue hecho con base en los promedios de las medidas (Selander 1964), por lo que no se representa adecuadamente la variabilidad en el tamaño del ave. Durante la realización de este trabajo se colectaron ejemplares que indican que existe variación en el tamaño de las aves en la zona de hibridación. Además, los valores de la frecuencia encontrados en los cantos grabados en esta zona también muestran gran variación. Los resultados de este trabajo sugieren que los valores de la frecuencia de los cantos en las formas de la costa del Océano Pacífico (UG3 a la UG12) probablemente estén siendo restringidos por el tamaño del ave. De esta manera, el análisis de los valores de las frecuencias es una manera indirecta de probar la existencia de hibridación entre ambas formas.

Selander (1965), utilizando datos morfológicos y de coloración, también encontró un cambio abrupto en los caracteres morfológicos. Además, Vázquez Miranda (2007) utilizando información genética sugiere que el grupo hermano de la forma *humilis* es *rufinucha*. Estas evidencias sugieren que ambas poblaciones han evolucionado independientemente y que esta área, por lo tanto, representa una zona de contacto secundario. La diferencia encontrada en la variabilidad de los cantos de ambas formas permite deducir una relación entre ambas. Mayr (1963) advierte que un

cambio abrupto en los caracteres de los cantos es evidencia de que dos poblaciones continuas divergieron en alopatria y están, por lo tanto, en contacto secundario.

Por otro lado, el análisis discriminante realizado por este trabajo con los caracteres cualitativos de los cantos sugiere introgresión poblacional de *humilis* a *nigricaudatus*. Esta hipótesis fue sugerida por Selander (1965) con base en datos morfológicos. Congruentemente, la distribución geográfica que presentaron las características de los cantos de la forma *nigricaudatus* corresponden con el modelo de distribución que se obtuvo con BIOCLIM (Vázquez-Miranda en prep.). Además, este modelo sugiere que la forma *humilis* habita en condiciones ambientales más diversas que *rufinucha*, *nigricaudatus* y *capistratus*, las cuales habitan zonas con condiciones climáticas menos variables. El mapa esquemático de la vegetación de México propuesto por Rendozski (1978) sugiere que la forma *humilis* habita bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios, mientras que la forma *nigricaudatus* sólo se encuentra en bosques tropicales subcaducifolios. Según Seehausen (2004), este tipo de hibridación es común cuando ciertas poblaciones invaden nuevos ambientes, observándose con mayor frecuencia en zonas de contacto geográfico con taxon alopátridas.

Pero, ¿por qué si ambas formas están en contacto físico no cantan igual? Los individuos del género *Campylorhynchus* aprenden a vocalizar de sus padres (Kroodsma y Brewer 2005). Sin embargo, los resultados de este trabajo indican que los cantos presentes de la zona de hibridación son de la forma *nigricaudatus*. Además, el análisis discriminante de los caracteres cuantitativos de los cantos indica que algunos de los cantos de la zona de hibridación son más similares en los valores de frecuencia a los de la forma *humilis*, pero no en la forma de las notas. Aun falta establecer los valores de los tipos de cantos que se presentan en la zona de hibridación los cuales posiblemente se deban al 1) poco de individuos a través de la zona de hibridación (Vázquez Miranda 2007), 2) al aprendizaje lineal parental (Baker y Thompson 1985, Price 1998, Nelson 2000) y/o 3) a que el canto esté actuando como barrera entre ambas formas (MacDougall-Shackleton y MacDougall-Shackleton 2001).

VARIACIÓN REGIONAL VS DIALECTOS

Para analizar la variación geográfica en los cantos es muy importante determinar si las diferencias entre poblaciones son graduales y continuas o si el cambio se da de manera abrupta (Baker y Cunningham 1985). Los cantos de las aves varían de lugar a lugar. Cuando hablamos de diferencias en los cantos entre poblaciones distantes nos referimos a variaciones macro-geográficas (Mundinger

1982). No obstante, el problema ocurre cuando se trata de explicar las diferencias dentro de la variación micro-geográfica, cuando se trata de diferenciar entre variación regional y dialectos. A esta escala algunos autores (Mundinger 1982, Baker y Cunningham 1985, Catchpole y Slater 1995, Kroodsma 2005) no diferencian entre ambos tipos de variación, mientras otros, como Björklund (1989) mencionan, en general, la existencia de tres tipos de variación, aunque no diferencian entre los factores que pudieran explicar dichos patrones.

Según Marler y Tumara (1962), los dialectos ocurren cuando un grupo de machos territoriales de una especie comparte características de sus vocalizaciones y estas características difieren discretamente de las características vocales de otras aves. Sin embargo, el término dialecto es a menudo utilizado para la variación vocal a distancias geográficas pequeñas, a decenas de kilómetros donde los individuos de dialectos diferentes tienen el potencial de reproducirse (Baker y Cunningham 1985).

En este trabajo se propone que los patrones de variación geográfica con cambios de forma clinal, en donde los vecinos tienen más similitud en sus cantos que aquellos situados a mayor distancia, sean reconocidas como *variación regional*. Los factores que podrían estar explicando este tipo de variación son el tamaño del cuerpo del ave, cambios latitudinales en la vegetación, la composición de la avifauna y las adaptaciones acústicas al tipo de hábitat (Marler 1952, Thielcke 1973, Wiley y Richards 1978, Richards y Wiley 1980, Anderson y Conner 1985, Nelson 1988 y 1989, Handford y Loughheed 1991, Wiley 1991, Tubaro y Segura 1995, Doutrelant y Lambrechts 2001). Por otro lado, se definió como *dialectos* a los patrones de variación geográfica con cambios abruptos, donde grupos locales con un número pequeño de individuos comparten uno o varios tipos de cantos. Los factores que podrían explicar este tipo de variación son los accidentes históricos (por ejemplo efectos culturales, Thielcke 1969, 1973, King 1972, Baker 1975, Baptista 1975, 1977, Mundinger 1980, Payne 1981), las diferencias genéticas entre poblaciones (Nottebohm 1972, Baker y Cunningham 1985), el aprendizaje (Baker y Thompson 1985, Björklund 1989) y la conducta social (por ejemplo interacción entre machos vecinos, Payne 1981, Rothstein y Fleischer 1987, Payne et al. 1988).

La única subespecie que se pudo analizar a menor escala fue la forma *humilis* (UG3 a la UG8). Desafortunadamente, la falta de datos para algunas áreas geográficas de las formas *rufinucha*, *nigicaudatus* y *capistratus* no permitieron hacer un análisis más detallado. Así, los resultados de este estudio sugieren la presencia de variación regional dentro de la forma *humilis*. En primera instancia, se encontró una clina en los caracteres cualitativos relacionados con la frecuencia de los cantos, aumento en el número de frases de norte a sur, así como una disminución de la

duración de las frases. Esta clina se mantiene a lo largo de toda la distribución de la forma *humilis*. Además, Selander (1964) sugiere que un aumento en el tamaño del ave de norte a sur podría explicar el comportamiento de los valores de frecuencia de los cantos. Es poco probable que un cambio en la vegetación explique esta variación, aunque algunos autores (Morton 1975, Catchpole y Slater 1996) coinciden en que si una especie ocurre en una variedad de hábitat la variación geográfica de los cantos se puede deber a simples procesos de adaptación. Entonces, esperaríamos que los límites de los dialectos coincidieran con los cambios del hábitat, aún si estos se encontraran separados por grandes distancias. Sin embargo, si analizamos el trabajo de Rzedowski (1978), encontramos que las poblaciones de Guerrero y del suroeste de Oaxaca habitan sólo un tipo de vegetación: bosque tropical subcaducifolio. Esto sugiere que la variación del canto no está probablemente en función de las características de transmisión del hábitat y, por lo tanto, la variación en los cantos no corresponde a adaptaciones locales.

Por otro lado, los caracteres cuantitativos relacionados con el tiempo y el número de notas, sugieren la presencia de un dialecto en el Istmo de Tehuantepec. Es muy probable que esta variación esté relacionada con diferencias genéticas dentro de la población. MacDougall-Shackleton y MacDougall-Shackleton (2001) encontraron una relación entre la estructura genética de la población de *Zonotrichia leucophrys oriantha* y sus dialectos. Además, sugirieron que los dialectos aparentan estar asociados con la reducción del flujo genético, pero sin ser una barrera estricta, entre las regiones correspondientes a los dialectos. Baker y colaboradores (1982) también reportaron una relación entre la estructura de la población de *Z. l. nuttalli* y sus dialectos.

Finalmente, el trabajo de Vázquez Miranda (2007) indica que existe una gran diferenciación genética entre los individuos del Istmo de Tehuantepec y los del Guerrero y el suroeste de Oaxaca. Asimismo, Ríos-Muñoz (2007) encontró que el Istmo de Tehuantepec y los valles centrales de Oaxaca y Veracruz representan un área de endemismo, sugiriendo la presencia de una unidad evolutiva en el Istmo de Tehuantepec.

IMPLICACIONES TAXONÓMICAS

Varios autores están de acuerdo en que el origen de la variación geográfica en los cantos de las aves es variable entre taxa (MacDougall-Shackleton y MacDougall-Shackleton 2001, Westcott y Kroon 2002). Existen muchas hipótesis que deben ser tomadas en cuenta: 1) la selección sexual (ver Howard 1974), 2) la propagación del sonido y tamaño del territorio en diferentes hábitats (Wiley y Richardas 1978), 3) la coevolución de las conductas vocales entre especies simpátridas (Brown 1977), 4) el cambio de las vocalizaciones a través de las estaciones anuales y duración de la residencia en los territorios (Mulligan 1966), 5) el efecto fundador y/o la edad de la población (Bitterbaum y Baptista 1979), 6) el efecto del aprendizaje (Nelson et al. 2001) y 7) los procesos de especiación (Zink 1989).

Se sabe que en especies con variación genética mínima (e.g., *Amazona auropalliata*), existen dialectos en las vocalizaciones que no están reflejados en las diferencias genotípicas, por lo que se entiende que la relación entre estos aspectos y los procesos que dan origen a la variación vocal son mucho más complejos, especialmente cuando la adquisición de las variaciones involucra aprendizaje (Wright 1996, Wright y Wilkinson 2002). Sin embargo, con base en los resultados de este trabajo y los datos moleculares para *C. rufinucha* obtenidos por Vázquez Miranda (2007), es claro que el origen de la variación geográfica en los cantos de la matraca rufinucha tiene razones evolutivas. Westcott y Kroon (2002) analizando la variación en los cantos de *Prionodura newtonia*, llegaron a la misma conclusión. Price y Lanyon (2002) encontraron que los cantos de las oropéndolas incluyen muchos caracteres que se han conservado a través de la evolución. La mayoría de estos caracteres están relacionados con el tiempo o la estructura del canto. En contraste, muchos caracteres relacionados con el valor de la frecuencia de los cantos fueron autapomórficos para taxa terminales, lo que indica la existencia cambios rápidos de estos caracteres en linajes recientes. McCracken y Sheldon (1997) sugieren que los caracteres sujetos a convergencias ecológicas, y de esta manera con menor valor filogenético, son los valores de la frecuencia del canto cuando se tiene el mayor pico de energía y el rango de frecuencia. Por el contrario, los caracteres de los cantos con mayor información filogenético son el número de sílabas, la estructura de la sílaba y la frecuencia fundamental, debido a que estos caracteres reflejan mejor la conducta y la estructura de la siringe. Los resultados de estos trabajos son consistentes con propuestas anteriores, las cuales indican que los valores de las frecuencias de los sonidos tienden a evolucionar más rápido que otros caracteres de los cantos debido a que estos caracteres son particularmente vulnerables a los efectos de atenuación y degradación

durante la transmisión en diferentes hábitat (Morton 1975, Wiley y Richard 1978, Hunter y Krebs 1979, Ryan y Brenowitz 1985, Wiley 1991, McCracken y Sheldon 1997).

Es evidente que los caracteres morfométricos, coloración de las plumas (Selander 1964) y caracteres genéticos (Vázquez Miranda 2007) se encuentran relacionados con la distribución de las poblaciones de la matraca rufinuca. Este trabajo también encontró una diferenciación en los cantos, identificando poblaciones que poseen cantos particulares, lo que sugiere diferentes historias evolutivas dentro del complejo de la matraca rufinuca. Este trabajo apoya la hipótesis propuesta por Navarro-Sigüenza y Peterson (2004) que sostiene que el uso del concepto biológico de especie para este complejo es poco claro y que deben de reconocerse al menos tres especies para México. Sin embargo, los resultados vocales y genéticos también sugieren la posible presencia de una unidad evolutiva en el Istmo de Tehuantepec.

Las implicaciones de estos resultados pueden afectar la forma de entender la diversificación y especiación dentro del género *Campylorhynchus*. Además, este resultado podría cambiar dramáticamente la visión geográfica de la diversidad avifaunística en México (Navarro-Sigüenza y Peterson 2004) debido a que los patrones de endemismo, reflejando zonas de aislamiento y separaciones históricas.

LITERATURA CITADA

- ALSTRÖM, P. 2001. The use of sounds in bird systematics. Introductory Research Essay No. 2. Department of Systematic Zoology, Evolutionary Biology Centre, Uppsala University (<http://www.ebc.uu.se/systzoo/staff/alstrom.html>).
- AMERICAN ORNITHOLOGIST'S UNION (AOU). 1998. Check-list of North American birds, 7th ed. Washington. American Ornithologists Union.
- ANDERSON, M. E. Y R. N. CONNER. 1985. Northern Cardinal song in three forest habitats in eastern Texas. *Wilson Bulletin* 97:436-449.
- BAKER, M. C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys*. *Evolution* 29:226-241.
- BAKER, M. C. Y M. A. CUNNINGHAM. 1985. The biology of bird-song dialects. *Behavioral and Brain Sciences* 8:85-133.
- BAKER, M. C. Y D. B. THOMPSON. 1985. Song dialects of White-crowned sparrows: historical processes inferred from patterns of geographic variation. *Condor* 87:127-141.
- BAKER, M. C., D. B. THOMPSON, G. L. SHERMAN, M. A. CUNNINGHAM Y D. F. TOMBACK. 1982. Allozyme frequencies in a linear series of song dialect populations. *Evolution* 36:1020-1029.
- BANKS, R. C. Y N. K. JOHNSON. 1961. A review of North American hybrid hummingbirds. *Condor* 63:3-28.
- BAPTISTA, L. F. 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttall*) Univ. of Calif. Publ. Zool. 105:1-52.
- BAPTISTA, L. F. 1977. Geographical variation in song and song dialects of the migratory White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys pugetensi*. *Condor* 79:356-370.
- BAPTISTA, L. F. 1993. El estudio de la variación geográfica usando vocalizaciones y las bibliotecas de sonidos de aves neotropicales. Pp. 15-30. En: (P. Escalante-Pliego ed.) Proceedings of IV International Congress of Neotropical Birds (Quito, Ecuador, 1991). Curación moderna de colecciones ornitológicas. American Ornithologists' Union, Washington, DC.
- BAPTISTA L. F. Y S. L. L. GAUNT. 1997. Bioacoustics as a tool in conservation studies. Pp 209-211. En: Behavioural Approaches to Conservation in the Wild, (Clemmens J. R. y Buchholz R. ed.) Cambridge: Cambridge University Press.
- BARKER, F. K. 1999. A species-level phylogeny of the *Campylorhynchus* wrens: Implications for behavioral evolutions and historical biogeography. Ph. D. Dissertation. University of Chicago.
- BARKER, F. K. 2004. Monophyly and relationship of wrens (Aves: Troglodytidae): a congruence analysis of heterogeneous mitochondrial and nuclear DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 486-504.
- BARKER, F. K. A. CIBOIS, G. C. BARROWCLOUGH Y J. G. GROTH. 2002. Phylogenetic relationships within the Passerida based on nuclear DNA sequence data. Pp. 32-33 en: Anon.

Proceedings of the XXIII international Ornithological Congress, Beijing, China. Abstract volume. Beijing.

- BARROWCLOUGH, G. F., J. G. GROTH, L. A. MERTZ Y R. J. GUTIÉRREZ. 2005. Genetic structure, introgression, and a narrow hybrid zone between northern and California spotted owls (*Strix occidentalis*). *Molecular Ecology* 14:1109-1120.
- BAY, M. D. 1999. The type B song of the northern parula: structure and geographic variation along proposed sub-species boundaries. *Wilson Bulletin* 111:505-514.
- BITTERBAUM, E. Y L. F. BAPTISTA. 1979. Geographical variation in songs of California house finches (*Carpodacus mexicanus*) *Auk* 96:462-474.
- BJÖRKLUND, M. 1989. Microgeographic variation in the song of the Scarlet Rosefinch *Carpodacus erythrinus*. *Ornis Scandinavica* 20: 255-264.
- BORROR D. J. 1956. Variation in Carolina Wren songs. *Auk* 73: 211-229.
- BOWMAN R. I. 1979. Adaptive morphology of song dialects in Darwin's finches. *Journal of Ornithologie* 12:353-389.
- BOWMAN, R. I. 1983. The evolution of song in Darwin's finches. Pp. 237–537 En: *Patterns of Evolution in Galapagos Organisms*. (Bowman, R. I., Berson, M. y Leviton, A. E. eds.). American Association for the Advancement of Science, San Francisco.
- BRADBURY J. W. Y S. L. VEHRENCAMP. 1998. Principles of animal communication. Sunderland, Sinauer Associates. 882 pp.
- BRETAGNOLLE, V., R. ZOTIER Y P. JOUVENTIN. 1990. Comparative population biology of four prions (genus *Pachyptila*) from the Indian Ocean and consequences for their taxonomic status. *Auk* 107:305-316.
- BREWER, D. Y B. K. MACKAY. 2001. Wrens, dippers and thrashers. Yale University Press. 272 pp.
- BROOKS, D. R., MAYDEN, R. L. Y MCLENNAN, D. A., 1992. Phylogeny and biodiversity: Conserving our evolutionary legacy. *Trends in Ecology and Evolution* 7:55-59.
- BROWN, R. N. 1977. Character convergence in bird song. *Can. J. Zool.* 55:1523-1529.
- CATCHPOLE, C. K. Y P. J. B. SLATER. 1995. Bird song: biological themes and variations. Cambridge University Press. UK. 256 pp.
- CHARIF, R. A, C. W. CLARK Y K. M. FRISTRUP. 2004. Raven 1.2 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY. 191 pp.
- CHILTON, G., M. O. WIEBE Y P. HANDFORD. 2002. Large-scale geographic variation in songs of Gambel's White-crowned Sparrows. *Condor* 104: 378-386.
- CONNERS, X. G., MCCAFFERY, B. J., Y MARON, J. L. 1993. Speciation in Golden-plovers, *Pluvialis dominica* and *P. fulva*: evidence from the breeding grounds. *Auk* 110:9-20.
- CRISCI, J. V. Y M. F. LÓPEZ. 1983. Introducción a la teoría y practica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington. 133 pp.
- DIAMOND, J. M. Y T. J. TERBORGH. 1968. Dual singing by New Guinea birds. *Auk* 85:62–82.
- DICKINSON, E. C. (Editor) 2003. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world. 3rd. Edition. Princenton University Press, Princenton.

- DOUTRELANT, C. Y M. LAMBRECHTS. 2001. Macrogeographical variation in song: a test of competition and habitat effects in Blue Tits. *Ethology* 107:533-544.
- EVANS, J. B. Y H. E. BASS. 1972. Tables of absorption and velocity of sound in still air at 68°F (20°C). Research Report WR 72-2. Wyle Laboratories, Huntsville, AL.
- FITZPATRICK, J. W. Y D. E. WILLARD. 1990. *Cercomacra manu*, a new species of antbird from southwestern Amazonia. *Auk* 107:239-245.
- FREEMAN S. Y ZINK R. M. 1995. A phylogenetic study of the blackbirds based on variation in mitochondrial DNA restriction sites. *Syst. Biol.* 44: 409-420.
- GARCÍA-MORENO, J., A. G. NAVARRO-SIGÜENZA, A. T. PETERSON Y L. A. SÁNCHEZ-GONZÁLEZ. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33:186-196.
- GÓMEZ DE SILVA, H. 1997. Comparative analysis of the vocalizations of *Hylorchilus* wrens. *Condor* 99:911-984.
- GRANT, P. R. Y B. R. GRANT. 1992. Hybridization of bird species. *Science* 256:193-197.
- GRANT, P. R. Y B. R. GRANT. 1997. Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94:7768-7775.
- HAIR, J. F. JR., R. E. ANDERSON, R. L. TATHAM Y W. C. BLACK. 1995. *Multivariate data analysis with readings*. Prentice Hall, New Jersey.
- HALL, M. L. 2004. A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:415-430.
- HALLIDAY, T. R. Y P. J. B. SLATER. 1983. *Animal behaviour*, vol. 2: Communication. Freeman.
- HANDFORD, P. Y S. C. LOUGHEED. 1991. Variation in duration and frequency characteristics in the song of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialect and body size. *Condor* 93:644-658.
- HARCUS J. L. 1977. The functions of vocal duetting in some African birds. *Z Tierpsychol* 43:23-45.
- HELBIG, A. J., A. G. KNOX, D. T. PARKIN, G. SANGSTER Y M. COLLINSON. 2002. Guidelines for assigning species rank. *Ibis* 144:518-525.
- HELVERSEN, D VON. 1980. Structure and function of antiphonal duets. *Proc. Int. Ornithol. Congr. Berl.* 17:682-688.
- HOWARD, R. D. 1974. The influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*Mimus polyglottos*). *Evolution* 28:428-483.
- HOWELL, S. N. G. Y S. WEBB. 1995. *A guide to the birds of México and northern Central America*. Oxford University Press. New York. 856 pp.
- HUNTER, M. L. Y J. R. KREBS. 1979. Geographical variation in the song of the Great Tit, *Parus major*, in relation to ecological factors. *Journal of Animal Ecology* 48:759-785.
- IBAÑEZ, X. G. 2000. Variación geográfica de las poblaciones del Turco Real (*Momotus momota*) Momotidae, aves. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 74 pp.
- IRWIN, D. E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution* 54:998-1010.

- ISLER, M. L. Y P. R. ISLER. 2001. Species limits in Antbirds: the *Thamnophilus punctatus* complex continued. *Condor* 103:278-286.
- ISLER, M. L., P. R. ISLER Y B. M. WHITNEY. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *Auk* 115:577-590.
- ISLER, M. L., P. R. ISLER, Y B. M. WHITNEY, 1999. Species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae): the *Myrmotherula surinamensis* complex. *Auk* 116:83-96.
- JOHNSON, D. E. 2000. Métodos multivariados aplicados al análisis de los datos. International Thomson Publishing. México.
- KING, J. R. 1972. Variation in the songs of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Z. Tierpsychol.* 30:344-373.
- KRABBE, N., D. J. AGRO, N. H. RICE, M. JACOME, L. NAVARRETE Y F. SORNOZA, 1999. A new species of Antpitta (Formicariidae: *Grallaria*) from the southern Ecuadorian Andes. *Auk* 166:882-890.
- KREBS, J. R. Y D. E. KROODSMA, 1980. Repertoires and geographical variation in bird song. Pp. 143-177 en *Advances in the study of behavior* Vol. II. Academic Press.
- KROODSMA, D. E. 1975. Song patterning in the rock wren. *Condor* 77: 294-30
- KROODSMA, D. E. 1977. Correlates of song organization among North America wrens. *American Naturalist* 111:995-1008.
- KROODSMA, D. E. 2005. *The Singing Life of Birds: The Art and Science of Listening to Birdsong*. Houghton Mifflin Co.
- KROODSMA, D. E. Y D. BREWER. 2005. Family Troglodytidae (wrens). Pp 356-447. En: *Handbook of the birds of the world. Volume 10 cuckoo-shrikes to trushes* 356-447 (J. del Hoyo. A. Elliott y D. Christie ed.). Lynx Editions. Barcelona.
- KROODSMA, D. E. Y H. MOMOSE. 1991. Songs of the Japanese population of the Winter Wren (*Troglodytes troglodytes*). *Condor* 93:424-432.
- KROODSMA, D. E. Y J. VERNER. 1987. Use of song repertoires among Marsh Wren populations. *Auk* 104:63-72.
- KROODSMA, D. E., K. WILDA, V. SALAS Y R. MURADIAN. 2001. Song variation among *Cisthorus* wrens, with a focus on the Mérida wren. *Condor* 103:855-861.
- LANGMORE N. E. 2002. Vocal duetting: definitions, discoveries and directions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:451-452.
- LATRUFFE C., K. MCGREGOR, J. TAVARES Y G. MOTA. 2000. Microgeographic variation in Corn Bunting (*Miliaria calandra*) song: quantitative and discrimination aspects. *Behaviour* 137:1241-1255.
- LEADER, N. J. WRIGHT Y Y. YOM-TOV. 2000. Microgeographic song dialects in the Orange-tufted Sunbird (*Nectarinia osea*). *Behaviour* 137:1613-1627.
- LEGER, D. W. Y D. J. MOUNTJOY. 2003. Geographic variation in song of the Bright-rumped Attila (Tyrannidae: *Attila spadiceus*): implications for species status. *Auk* 120:69-74.
- LINDELL, C. 1998. Limited geographic variation in the vocalizations of a neotropical furnariid, *Sinallaxis albescens*. *Wilson Bulletin* 110:368-374.

- MACDOUGALL-SHACKLETON, E. A. Y S. A. MACDOUGALL-SHACKLETON. 2001. Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution* 55:2568-2575.
- MARLER, P. 1952. Variation in the song of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ibis* 94:458-472.
- MARLER, P. Y M. TAMURA. 1962. Song "dialects" in three populations of White-crowned sparrows. *Condor* 64:368-377.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- MCCRACKEN, K. G. Y F. H. SHELDON. 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94:3833-3836.
- MENNILL, D. J. 2001. Song characteristics and singing behaviour of the mangrove warbler (*Dendroica petechia bryanti*). *Journal of Field Ornithology* 72:327-337.
- MENNILL, D. J. 2006. Aggressive responses of male and female rufous-and-white wrens to stereo duet playback. *Animal Behaviour*. 71:219-226.
- MIYASATO, L. E. Y M. C. BAKER. 1999. Black-capped Chickadee call dialects along a continuous habitat corridor. *Animal behaviour* 57:1311-1318.
- MOLLES, L. E., Y S. L. VEHRENCAMP. 1999. Repertoire size, repertoire overlap, and singing modes in the Banded Wren (*Thryothorus pleurostictus*). *Auk* 116:677-689.
- MORITZ, C. 1994. Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 9:373-375.
- MORTON, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109:17-34.
- MULLINGAN, J. A. 1966. Singing behavior and its development in the Song Sparrow, *Melospiza melodia*. *Univ. Calif. Publ.* 81:1-76.
- MUNDINGER, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. Pp. 147-208 En: *Acoustic communication in birds*, vol. 2 (ed. D. E. Kroodsma. E. H. Miller y D. Ouellet) Academic Press.
- Muños Rios, C. A. 2007. Patrones biogeográficos de la avifauna de las selvas secas de mesoamerica. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 73 pp.
- NAVARRO, A. G., A. T. PETERSON, Y. NAKAZAWA-UEJI Y I. LIEBIG-FOSSAS. 2003. Museum working together: the atlas of the birds of Mexico. Pp. 207-225. En: Collar, N., C. Fisher y C. Feare (eds.) *Why museums matter: avian archives in an age of extinction*. Bulletin British Ornithologists' Club Supplement 123A.
- NAVARRO, A. G. Y A. T. PETERSON. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* v4 (n2)-<http://www.biotaneotropica.org.br/v4n2/pt/abstract?taxonomic-review+BN03504022004>.
- NELSON, D. A. 1988. Feature weighting in species song recognition by the Field Sparrow (*Spizella pusilla*). *Behaviour* 106: 158-182.
- NELSON, D. A. 1989. The importance of invariant and distinctive features in species recognition of bird song. *Condor* 91:120-130.

- NELSON, D. A. 1998. Geographic variation in song of Gambel's White-crowned Sparrow. *Behaviour* 135:321-342.
- NELSON, D. A. 2000. A preference for own-subspecies song guides vocal learning in a song bird. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97:13349-13353.
- NELSON, D. A., H. KHANNA, Y X. MARLER. 2001. Learning by instruction or selection: implications for patterns of geographic variation in bird song. *Behaviour* 138:1137-1160.
- NOTTEBOHM, F. 1972. The origins of vocal learning. *American Naturalist* 106: 116-140.
- OMLAND, K. E., C. L. TARR, W. I. BOARMAN, J. M. MARZLUFF Y R. C. FLEISCHER. 2000. Cryptic genetic variation and paraphyly in ravens. *Proceedings Royal Society London B.* 267:2475-2482.
- PAYNE, R. B. 1981. Population structure and social behavior: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. Pp. 108-120 En: *Natural selection and social behavior* (R. D. Alexander and D. W. Tinkle, Eds.), New York, Chiron Press.
- PAYNE, R.B. 1986. Bird song and avian systematics. Pp 87-126 En: *Current Ornithology Vol. 3.* (R. J. Johnston, Ed.). New York: Plenum Publishing Corporation.
- PAYNE, R. B., PAYNE, L. L. Y DOEHLERT, S. M. 1988: Biological and cultural success of song memes in Indigo Buntings. *Ecology* 69: 104-117.
- PETERS, S., W. A. SEARCY, M. D. BEECHER Y S. NOWICKI. 2000. Geographic variation in the organization of song sparrow repertoires. *Auk* 117:936-942.
- PETERSON, A. T. 1998. New species and new species limits in birds. *Auk* 115:555-558.
- PRAGER, E. M. Y A. C. WILSON 1975. Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds: a manifestation of slow regulatory evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 72:200-204.
- PRICE, J. J. 1998. Family and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proceedings of the Royal Society of London* 256:497-502.
- PRICE, J. J. 2003. Communication with shared call repertoires in the cooperatively breeding Stripe-backed Wren. *Journal of Field Ornithology* 74:166-171.
- PRICE, J. J. Y S. M. LANYON. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the Oropendolas. *Evolution* 56:1514-1529.
- RICHARDSD, G. y R. H. WILEY. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *American Naturalist* 115:381-393.
- ROHLF, F. J. 1998. Guia para el uso del programa NTSyS-Pc. Tree Gardener y Winclada. (<http://www.fcnym.unlp.edu.ar/catedras/taxonomia/progNTSYS.pdf>).
- ROJAS-SOTO, O. R. 2003. Geographic variation of the Curve-billed Thrasher (*Toxostoma curvirostre*) Complex. *Auk* 120:211-322.
- ROTHSTEIN, S. I. Y R. C. FLEISCHER. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the Brown-headed Cowbird. *Condor* 89:1-23.
- RYAN, M. J., Y E. A. BRENOWITZ. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126:87-100.

- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México.
- SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, L. A. 2002. Variación geográfica y límites de especies en las poblaciones de *Chlorospingus ophthalmicus* (Aves: Thraupidae) de Mesoamérica. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 55 pp.
- SEDGWICK, J. A. 2001. Geographic variation in the song of the Willow Flycatchers: Differentiation between *Empidonax traillii adustus* and *E. t. extimus*. *Auk* 118:366-379.
- SEEHAUSEN, O. 2004. Response to Schilthuizen et al.: Hybridization, rare alleles and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 19:405.
- SELANDER, R. K. 1964. Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. University of California Publications in Zoology. Volume 74. Berkeley. University of California Press.
- SELANDER, R. K. 1965. Hybridization of Rufous-naped Wrens in Chiapas, México. *Auk* 82:206-214.
- SHY, E. 1983. The relation of geographic variation in song to habitat characteristics and body size in North American tanagers (Thraupidae: *Piranga*). *Behaviour Ecology and Sociobiology* 12:71-76.
- SHY, E. 1985. Songs of summer tanagers (*Piranga rubra*): structure and geographical variation. *American Midland Naturalist* 114:112-124.
- SKUTCH A. F. 1940. Social and sleeping habits of Central American wrens. *Auk* 57: 293-312.
- SKUTCH A. F. 1960. Life histories of Central American birds II. *Pacific Coast Avifauna* No. 34. Berkeley: Cooper Ornithological Society.
- SNEATH, P. Y R. SOKAL. 1973. Taxonomía numérica. San Francisco. W. H. Freeman y Co.
- SONNENSCHNEIN E Y H. U. REYER. 1983. Mate-guarding and other functions of antiphonal duets in the Slate-coloured Boubou (*Laniarius funebris*). *Z Tierpsychol* 63:112-140.
- SORJENEN, J. 1986a. Song structure and singing strategies in the genus *Luscinia* in different habitats and geographical areas. *Behaviour* 98:274-285.
- SORJENEN, J. 1986b. Factors affecting the structure of song and the singing behaviour of some northern European passerine birds. *Behaviour* 98:286-304.
- SOSA LÓPEZ, J. R. 2004. Variación geográfica en las vocalizaciones de las poblaciones de *Chlorospingus ophthalmicus* de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 60 pp.
- SPARLING, D. W. Y J. D. WILLIAMS. 1978. Multivariate analysis of avian vocalizations. *Journal of Theoretical Biology* 74:83-107.
- THIELCKE, G. 1969. Geographic variation in bird vocalizations. Pp 311-339 En: *Bird Vocalizations* (Hinde, R.A. ed.). Cambridge University Press.
- THIELCKE, G. 1973. On the origin and divergence of learned signals (songs) in isolated populations. *Ibis* 115:511-516.
- TODT, D., H. HULTCH Y F. P. DUVALL. 1981. Behavioural significance and social function of vocal and non-vocal displays in the monogamous duet-singer *Cossypha heuglini*. *Zool Beitr* 27:421-448.

- TUBARO, P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales. *Etología* 7:19-32.
- TUBARO, P. L. Y E. T. SEGURA. 1995. Geographic, ecological and subspecific variation in the song of the Rufous-browed Peppershrike (*Cyclarhis gujanensis*). *Condor* 97:792-803.
- TUBARO, P. L., E. T. SEGURA Y P. HANDFORD. 1993. Geographic variation in the song of the Rufous-collared Sparrow in eastern Argentina. *Condor* 95:588-595.
- TRACY T. T. Y M. C. BAKER. 1999. Geographic variation in syllables of House Finch songs. *Auk* 116:666-676.
- VÁZQUEZ MIRANDA, H. 2007. Filogeografía de las poblaciones de *Campylorhynchus rufinucha* (Aves: Troglodytidae). Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 55 pp.
- WARREN, S. 2002. Geographic variation and dialects in songs of the Bronzed Cowbird (*Molothrus aeneus*). *Auk* 119:349-361.
- WESTCOTT, D. A. Y F. J. KROON. 2002. Geographic song variation and its consequences in the Golden Bowerbird. *Condor* 104:750-760.
- WHITNEY, B. M., J. F. PACHECO, D. R. C. BUZZETTI Y R. PARRINI. 2000. Systematic revision and biogeography of the *Herpsilochmus pileatus* complex, with description of a new species from northeastern Brazil. *Auk* 117:869-891.
- WRIGHT, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263:867-872.
- WRIGHT, T. F. Y G. S. WILKINSON 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an Amazon parrot. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268:609-616.
- WRIGHT, T. F., A. M. RODRÍGUEZ Y R. C. FLEISCHER. 2005. Vocal dialect, sex-biased dispersal and microsatellite population structure in the parrot *Amazona auropalliata*. *Molecular Ecology* 14:1197-1205.
- WILEY, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist* 138:973-993.
- WILEY, R. H. Y D. G. RICHARDS. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behaviour, Ecology and Sociobiology* 3:69-94.
- WILEY, R. H. Y D. G. RICHARDS. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound propagation and signal detection. Pp. 131-181 En: *Acoustic Communication in Birds* (D. E. Kroodsma and E. H. Miller eds.), Vol. 1. Academic Press, New York..
- WILEY, R. H., Y M. S. WILEY. 1977. Recognition of neighbors' duets by Stripe-backed Wrens *Campylorhynchus nuchalis*. *Behaviour* 62:10-34.
- ZINK, R. M. 1989. The study of geographic variation. *Auk* 106:157-160.

ANEXO A: FORMATO DE CATÁLOGO

LOCALIDAD _____
 COORDENADAS GEOGRÁFICAS _____
 VEGETACIÓN _____ ALTITUD _____

COLECTOR _____
 DIRECCIÓN DEL COLECTOR _____
 GRABADORA: _____ MICRÓFONO: _____
 MARCA DE MD: _____ OBSERVACIONES: _____

N Catalogo						
N Catalogo Campo						
Fecha						
Hora Grabación						
N Cinta						
N Corte						
Nombre Científico						
Sexo	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda
N Individuos						
Identificación	Vista Sonido	Vista Sonido	Vista Sonido	Vista Sonido	Vista Sonido	Vista Sonido
Confidencia	25% 50% 75% 100%					
Distancia Fuente de Sonido						
Categoría Sonido	Can Lla Sub Mec					
Comportamiento						
Despliegue Visual	Si No Nd					
Estimulo sonido						
Fuente del sonido						
Respuesta Playback						
Duración						
Calidad	MB B R M					
Condiciones Ambientales						
Cantos Fondo						
Observaciones						

MZFC BIBLIOTECA DE SONIDOS DE NATURALES DEL MUSEO DE ZOOLOGÍA

N Catalogo						
N Catalogo Campo						
Fecha						
Hora Grabación						
N Cinta						
N Corte						
Nombre Científico						
Sexo	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda	Macho Hembra Duda
N Individuos						
Identificación	Vista Sonido	Vista Sonido	Vista Sonido	Vista Sonido	Vista Sonido	Vista Sonido
Confidencia	25% 50% 75% 100%					
Distancia Fuente de Sonido						
Categoría Sonido	Can Lla Sub Mec					
Comportamiento						
Despliegue Visual	Si No Nd					
Estimulo sonido						
Fuente del sonido						
Respuesta Playback						
Duración						
Calidad	MB B R M					
Condiciones Ambientales						
Cantos Fondo						
Observaciones						

COMPORTAMIENTO				ESTIMULO		FUENTE	
PERCHADO PER	FORRAJEO FOR	PELEA PEL	PIDIENDO ALIMENTO PALI	NATURAL N	SIRINGE SIR	LARINGE LAR	
VUELO VUE	CONTACTO CON	REGAÑO REG	ACICALAMIENTO AMIE	RECLAMO R	PICO PIC	ALAS ALA	
LLEGADA LLE	BANDADA CBAN	PELIGRO PEL	CONSTRUYENDO NIDO NID	IMITACIÓN HUMANA H	PATAS PAT	COLA COL	
PARTIDA PAR	ALERTA ALE	CORTEJO COR	COPULA COP	PB PROPIO CANTO PBC	GOLPETEO GOP		
VUELO REPENTINO	AMENAZA AME	LEK LEK	CONTACTO PAREJA CPAR	PB MISMA ESPECIE PBE			
VREP	AGRESIÓN AGRE	CUIDADO CRIAS CCRI	DESCONOCIDO DES	PB ARTIFICIAL PBA			
RESPUESTA AL PLAYBACK: NINGUNA NIN, ACERCAMIENTO ACE, CANTO NORMAL NOR, CANTO DIFERENTE DIF, ATAQUE ATA							

ANEXO B: GRABACIONES UTILIZADAS PARA EL ANÁLISIS

Grabaciones utilizadas en el análisis de variación geográfica de vocalizaciones de *Campylorhynchus rufinucha*. Acrónimos para las bibliotecas acústicas: UNAM: Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias; BLB: Biorr Laboratory of Bioacoustics, Ohio State University; FMNH: Florida Museum of Natural History, University of Florida; MLNS: Maculay Library of Natural Sounds, University of Cornell.

México

La Mancha, Actopan, Veracruz (Biblioteca: UNAM, números de catálogo: CAM-502, 544, 538, 516, 486, 522, 488, 490, 495, 497, 559, 505, 506, 507, 508, 514, 515, 530, 527, 550 y 562). La Piedra, Veracruz (Biblioteca: LMNS, números de catálogo: 8829, 8829 (2) y 8823. Rancho Los Cirios, Petatlan, Guerrero (Biblioteca: UNAM, número de catálogo: CAM-378, CAM-361, 362, 363, 368, 370, 366, 377, 373, 379, 380, 384, 376, 395, 386, 396 y 399). Ixtapa, Zihuatanejo, Guerrero (Biblioteca: BLB, número de catálogo: BLB-17015). Zihuatanejo, 5 Mi. Se, Guerrero (Biblioteca: FMNH, número de catálogo: FMNH-133-18-4). 13 Km N On Pia De La Cuesta, Guerrero (Biblioteca: FMNH, número de catálogo: FMNH-120-70-3). Acapulco, 10 Mi. N, El Zapote, Guerrero (Biblioteca: FMNH, número de catálogo: FMNH-21-31-3). Tecomate, San Marcos, Guerrero (Biblioteca: UNAM, número de catálogo: CAM-341, 340, 344, 345, 339, 348, 336, 349, 355, 347, 357 y 338). Manialtepec, San Pedro, Manialtepec, Oaxaca (Biblioteca: UNAM, número de catálogo: CAM-322, 324, 329, 333, 309, 332, 317, 318, 316, 312, 323, 314, 331, 320, 315 y 325). Salina Cruz, Oaxaca (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8827). Tehuantepec, Oaxaca (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8834 y 8835). Rancho las Minas, Tapanatepec, Oaxaca (Biblioteca: UNAM, número de catálogo: CAM-278, 276, 279, 285, 289, 277, 280, 301, 307, 304, 294, 300, 295, 293, 290, 273, 274 y 292). Tapanatepec, Oaxaca (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8847). Rancho La Industria, Tonala, Chiapas (Biblioteca: UNAM, número de catálogo: CAM-250, 262, 263, 245, 269, 251, 254 y 256). Tonala, Chiapas (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8825). La Polka, Tonala, Chiapas (Biblioteca: UNAM, número de catálogo: CAM-188, 192, 239, 197, 193, 179, 184, 182, 198, 204, 209, 213 y 240). El Llano, Tres Picos, Tonala, Chiapas (Biblioteca: UNAM, número de catálogo: CAM-172, 122, 092, 096, 100, 107, 118, 167, 170, 171, 121, 169, 168, 133, 150, 123, 149, 144 y 139). Los Patos, Chiapas (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8832). Tres Picos, Tonala, Chiapas (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8828). Rancho el Porvenir, Tuxtla Chico, Chiapas (Biblioteca:

UNAM, número de catálogo: CAM-081, 020, 080, 075, 028, 030, 037, 076, 077, 080, 040, 079 y 038). Puerto Madero, Chiapas (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8830).

El Salvador

Finca Tres Hermanos (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 106022). San Salvador (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8845). Parque Nacional Nancuchiname (Biblioteca: Sermeño (UNAM), número de catálogo: CAM-563 y 568).

Costa Rica

Tempisque Ferry (camino hacia) (Biblioteca: BLB, número de catálogo: 20343). Frontera Nicaragua (Biblioteca: MLNS, número de catálogo: 8840). Parque Nacional Santa Rosa (Biblioteca: FMNH, número de catálogo: 1240-56-11).