

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"VARIACIÓN GEOGRÁFICA DEL CANTO DEL CLARÍN JILGUERO (MYADESTES OCCIDENTALIS)"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGO

PRESENTA

MARCO FABIO ORTIZ RAMÍREZ

DIRECTOR DE TESIS: M. en C. JOSÉ ROBERTO SOSA LÓPEZ



2009





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.



FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

Act. Mauricio Aguilar González
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Variación geográfica del canto del clarín jilguero (Myadestes occidentalis)

realizado por Ortiz Ramírez Marco Fabio con número de cuenta 3-0000116-1 quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en Biología. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario

Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

Propietario

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

Propietario

M. en C. José Roberto Sosa López

Tutor

Suplente

M. en C. Fernando González García

Suplente

Biól. Alejandro Gordillo Martínez

FACULTAD DE CIENCIAS

Atentamente,

"Por Mi Raza Hablará El Espíritu"

Ciudad Universitaria, D. F., a 09 de noviembre de 2009

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍ

Dr. Pedro García Barrera

UNIDAD DE ENSEÑANZA DE BIOLOGIA

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo. 'nlm.

El Jilguero

Desde una jaula brota un cantar, es un jilguero quiere volar. Ese pajarillo no es para adornar, a ninguna cas sino va a volar.

De que le acusan díganselo, pues culpa alguna nunca existió. Ese pajarillo pide libertad, escuchen su canto no lo hagan llorar.

Alfredo Domínguez



Agradecimientos

Agradezco a mis padres y hermanos por su apoyo, comprensión y amor. A ellos y a toda mi familia (Abuelos, tíos y primos) les dedico éste trabajo en el cual se refleja toda la confianza que han depositado en mí.

Gracias a Laila quién ha estado a mi lado en todo momento y ha sufrido y disfrutado conmigo a lo largo de la realización de mi tesis. Gracias por tu paciencia y sobre todo por tu amor. Gracias a Julio, Viki y Arlette por todo su apoyo.

Muchas Gracias al Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza por todo el apoyo que me ha otorgado así como su confianza y amistad. Además gracias por brindarme tan maravillosas oportunidades que me han formado académicamente de una manera sin igual.

Gracias a José Roberto por permitirme ser su alumno y por adentrarme en el maravilloso mundo de la bioacústica.

A César Ríos por todo su apoyo y abrirme las puertas a la fraternidad del museo y además a quién junto con Luis Antonio (Howell) considero mis ejemplos a seguir. Gracias a Gala, Daniela y Claudia (las pollitas rositas), por enseñarme tanto y por ser tan buenas personas conmigo, gracias por sus comentarios y sobretodo por su cariño.

Muchísimas gracias a todos los compañeros del museo: Gordillo, Enrique, Susette, Anahí, Erik, Samuel, Gaby, Loquito, Cirene, Laura, Darcy, Rubén, Luis Felipe, Polo, las Gemelas (Martha y Mónica), las larvas (Pablo y Giré), Ferchi, Elsa, Nanda, Anuar, Maggy, Alfredo, Luz, Mauricio, Ricardo, Jaime, Víctor, Tania, Jesús, Fanny, Blanca, Livia, Güicho, Isrra, Itzel, Marysol, Uri, Champu, Roxana, Mari, Chente, Hernán, Perla, Joshi, Christofer, Momo y todos los que me faltaron por nombrar. Gracias a todos ellos que de distintas maneras han compartido y convivido conmigo.

A La Familia Rohwer (Sievert, Vanya y Brigitte) por toda su ayuda y por preocuparse por mí. Les agradezco por todo lo que aprendí de ustedes no solo como ornitólogo sino también como persona y del mismo modo a Rob Faucett, Chris Wood y Jessy.

Al Dr. Peterson, Mark Robbins, Pete, Mike y Mariela por su amistad y los buenos momentos en las expediciones de Perú y Sierra Leona.

A Mike Braun y Sarah Kingston por la oportunidad de acompañarlos a lo largo de le eje volcánico y darme la oportunidad de obtener mis grabaciones.

Gracias a toda la banda de la generación que hicieron inolvidable la estancia durante la carrera y son compañeros de buenas anécdotas en el campo y en la facultad (Pelón, Mich, Kika, Choro, Choni, Meeeeeemoooo, Stephanie, Abraham, Heavy, Chava, Fabián, Miguelín, Chabe, Maira, Javier, El modelo, Sonia, Hugo, Juanito, Letitota, Isis, Paty y Cata... en fin, gracias a todos)

Gracias a Rosa María y a Ernesto por haberme dado la oportunidad de convivir y aprender de ustedes.

Muchas gracias a la Dra. Judith Márquez por su cariño y sus clases tan apasionantes. Un agradecimiento especial a Fernando González por su apoyo y ayuda en la realización de mi tesis.

Y finalmente gracias a todos los compañeros de natación de quienes aprendí que nunca hay que darse por vencido y seguir hasta el final haciendo el mejor esfuerzo.

Este trabajo fue realizado como parte del Taller: "Faunística, Sistemática y Biogeografía de los Vertebrados Terrestres de México", dirigido por el Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza e impartido por los integrantes del museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, UNAM. Parte del mismo se llevó a cabo con ayuda de los proyectos PAPIIT IN-208906 en el 2007, IN 216408-2 en el 2009 y el Proyecto de CONACyT 55718 en el 2008.

Contenido

1. Resumen	1
2. Introducción	2
2.1 Antecedentes.	3
2.2 Factores que generan diferencias en los cantos de aves	4
2.3 Descripción del Taxón	7
2.4 Situación taxonómica	8
3. Objetivos	10
4. Métodos	11
4.1 Grabaciones	11
4.2 Unidades Geográficas Operacionales (OGUs)	12
4.3 Análisis de las vocalizaciones	13
4.4 Terminología	14
4.5 Variables medidas	15
4.6 Descripción de la variación en los cantos	16
4.7 Aislamiento geográfico	17
4.8 Diferencias por hábitat	18
4.9 Tamaño corporal	19
5. Resultados	20
6. Discusión.	33
7. Conclusiones	40
8. Literatura Citada	41
Q Anevo 1	52

Resumen

El Clarín jilguero (Myadestes occidentalis) es un ave canora que habita en las zonas montanas desde México hasta El Salvador incluyendo las Islas Tres Marías. Debido a las características topográficas de México y Centroamérica, su distribución se encuentra altamente fragmentada. En este estudio se cuantificó y analizó la variación geográfica de caracteres vocales del clarín jilguero a lo largo de su distribución. Además se evaluó la relación entre la variación vocal y la distancia geográfica, el tipo de vegetación y el tamaño corporal. Los resultados muestran que la variación vocal en esta especie es "escalonada" y que existen diferencias significativas de los cantos entre las poblaciones de las Islas Marías, parte de México continental, Lagunas de Montebello y El Salvador. El tipo de vegetación y el tamaño corporal no están relacionados con el patrón de variación vocal descrito. Es probable que el aprendizaje pudiera estar creando un flujo cultural entre poblaciones generando la variación escalonada y además que entre las poblaciones del este y oeste del Istmo de Tehuantepec, éste podría ser una barrera geográfica. También se encontró que los cantos de la población de las Islas Marías son menos complejos, lo cual podría deberse aun efecto fundador, el cual tiende a reducir los tipos de sílabas que emiten las poblaciones insulares.

Abstract

The Brown-backed Solitaire (*Myadestes occidentalis*) is an oscine bird that inhabits the mountains from Mexico to El Salvador including the Tres Marías Islands. However these mountains are separated due to the topographic characteristics of the continent and so the populations of this bird. In this study, we described the geographic variation of their songs. We measure frequencies and time characters and analyzed if there is a relation with the geographical distance of the populations, the vegetation type and the effect of body size. We found that the variation type in this bird is a "step cline" variation. There are at least 4 song types: Marias islands, mainland Mexico, Lagunas de Montebello and El Salvador. We found that the body size and the vegetation type are not related with the song variation, though cultural drift may cause this "step cline" variation among populations, especially between the populations at east and west of the Isthmus of Tehuantepc which could be a geographic barrier. We found that the songs of the Tres Marías Island population are less complex than mainland songs and this could be due to founder effect that reduces de types of syllables of insular populations.

INTRODUCCIÓN

México es considerado como uno de los países con mayor diversidad en el mundo (Ramamoorthy *et al.* 1998, Ehrlich 2003, Ceballos *et al.* 2005) ya que en él convergen dos regiones, la Neártica y la Neotropical (Morrone 2001). Su topografía unida a las diferencias determinadas por la latitud y la altitud, originan un mosaico climático con un gran número de variantes (Rzedowski 2006) y diversidad climática que se refleja en las características de las comunidades vegetales (Trejo 2004), las cuales albergan una gran diversidad de fauna y definen la distribución de muchas especies (Begon *et al.* 2006). Para algunas especies que habitan zonas montanas, la distancia entre las montañas puede llegar a ser una barrera que separa las poblaciones de una misma especie causando diferencias entre las poblaciones y con el tiempo podrían llegar a formar nuevas especies (Chaverri-Polini 1998) y aumentar la biodiversidad del país.

Los estudios sobre las diferencias que existen entre las poblaciones espacialmente segregadas de una misma especie son conocidos como variación geográfica (Mayr 1963). Tradicionalmente se han basado en caracteres morfológicos y de coloración (Zink y Remsen 1986). Sin embargo, éste tipo de caracteres no siempre son suficientes para documentar dichas diferencias, por lo que se ha propuesto el uso de otros caracteres como los genéticos, los fisiológicos y los conductuales (Zink y Remsen 1986). Particularmente, el empleo de las vocalizaciones ha sido una herramienta recientemente utilizada para descubrir y confirmar las diferencias entre poblaciones que posteriormente fueron consideradas como especies (Tubaro 1999). En las últimas décadas varios trabajos han documentado este fenómeno. Por ejemplo, la especie Empidonax occidentalis y E. difficilis morfológicamente son muy similares, aunque sus vocalizaciones son claramente distintas (Johnson 1980); Robbins y Howell (1995) confirmaron una nueva especie de Glaucidium en Sudamérica mediante el uso de vocalizaciones. Nyári (2007) encontró diferencias genéticas en Schiffornis turdina y reforzó la diferenciación de algunas poblaciones mediante el uso de las vocalizaciones. Sosa-López (2007) y Vázquez-Miranda et al. (2009) estudiaron la variación en cantos y genética de Campylorhynchus rufinucha ambos trabajos sugieren la existencia de al menos tres especies dentro del complejo. Por esta razón, son cruciales los análisis de las diferencias geográficas entre poblaciones de una especie para así delimitar y entender sus procesos evolutivos (Zink y Remsen 1986). Dichas diferencias, tanto fenotípicas como genéticas,

pueden ser originadas por barreras geográficas, fisiológicas, ecológicas y conductuales, provocando aislamiento reproductivo y eventualmente caracterizando a las especies (Zink y Remsen 1986, Espinosa-Organista *et al.* 2002).

Este trabajo describe la variación vocal a gran escala del Clarín Jilguero (Myadestes occidentalis) a lo largo de toda su distribución. Adicionalmente se analizó si el aislamiento histórico de las poblaciones explica la variación presente en los cantos de esta especie. Si el aislamiento está provocando variación en los cantos, se esperaría que hubiera diferencias significativas entre las poblaciones de distintas zonas montañosas. Por el contrario, si la variación vocal es efecto de la distancia geográfica pero no de un evento vicariante, entonces se esperaría una correlación entre la disimilitud vocal y la distancia geográfica entre las poblaciones de una misma zona montana. También se investigó si el tipo de hábitat está influenciando las diferencias de sus cantos, por lo que esperaríamos encontrar diferencias entre los cantos de las poblaciones de diferentes hábitat y una convergencia en los cantos de las poblaciones con hábitat similares, sin importar la distancia entre ellas. Finalmente, debido a la variación de tamaños que presenta esta especie (Collar 2005) y que se ha demostrado que las frecuencias de las vocalizaciones varían de acuerdo al tamaño corporal (Ryan y Brenowitz 1985), también se investigó el efecto del tamaño corporal y las frecuencias de sus cantos para conocer el o los factores que afectan los cantos del Myadestes occidentalis.

ANTECEDENTES

Aun cuando las vocalizaciones se han usado principalmente para responder preguntas sobre el estatus taxonómico de las especies, algunos autores las han usado para describir relaciones entre especies, y en algunos casos las características espectrotemporales de los cantos y llamados se han usado como caracteres para inferir relaciones filogenéticas (Alström 2001). Los patrones de variación geográfica en cantos son muy diversos y pueden clasificarse de acuerdo a su estructura en variación al azar, variación gradual o clinal y finalmente variación en pasos o lineal por pasos (Podos y Warren 2007). La variación al azar no tiene un patrón de orden entre las poblaciones. Es decir, que los caracteres vocales varían entre las poblaciones sin que exista una relación con respecto a las localidades. Por el contrario, la variación clinal representa un cambio gradual entre las vocalizaciones y las poblaciones. Finalmente, la variación escalonada o en pasos presenta cambios abruptos de una población a otra. Sin embargo, se puede representar de manera gradual (Figura 1).

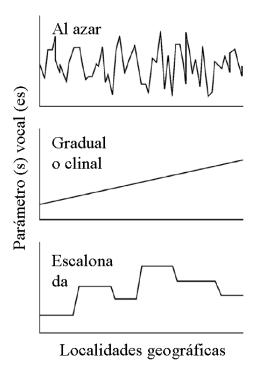


Figura 1. Esquema de los distintos tipos de variación geográfica vocal en aves. Modificado de Podos y Warren (2007).

FACTORES QUE PUEDEN GENERAR DIFERENCIAS EN LOS CANTOS DE LAS AVES

Las vocalizaciones tienen un papel fundamental en la vida de las aves, ya que cumplen distintas funciones. Por ejemplo, defensa del territorio, reconocimiento individual, alarma, petición de alimento y atracción de pareja (Collins 2004, Marler 2004, Catchpole y Slater 2008). En general los machos de muchas especies utilizan los cantos para defender sus territorios y atraer pareja durante la temporada reproductiva (Levin 1996, Lynch, 1996), donde la selección sexual por parte de la hembra podría generar variación en los cantos de los machos (Collins 2004).

Otro factor es el aprendizaje. De acuerdo a la complejidad y al número de músculos de la siringe, las aves paseriformes se pueden dividir en dos grupos: las oscines y no oscines (Catchpole y Slater 2008). Se sabe que las aves oscines tienden a aprender sus cantos (Baptista, 1993, Podos y Nowicki 2004, Catchpole y Slater 2008) y debido a este aprendizaje, existe una variación regional en las vocalizaciones llamada dialecto, la cual es el resultado de errores al aprender el canto o de improvisaciones, así como el aislamiento de la población y el tiempo que esté aislada (Mundinger 1982). Sin embargo, aún cuando el canto sea aprendido, puede reflejar las características genéticas de la especie (Payne 1986) o contribuir al aislamiento reproductivo y especiación

(MacDougall-Shackleton y MacDougall-Shackleton 2001). Por ejemplo, Price y Lanyon (2002) encontraron que en las oropéndolas existe una relación entre las vocalizaciones y su filogenia, mostrando que el estudio de las vocalizaciones puede ser tan útil e informativo como el uso de marcadores genéticos para conocer las relaciones filogenéticas entre las especies.

Además del aprendizaje existen otros factores en la variación de señales acústicas. Por ejemplo, el aislamiento por barreras geográficas es un factor que puede impedir el flujo genético y cultural entre las poblaciones y consecuentemente podría ocasionar variación geográfica (Grant 1971, Wiley 1981, Morrone 2003). El flujo cultural en los cantos de las aves, se refiere a los errores que pueden ocurrir durante el aprendizaje de los cantos de una generación a otra, reduciendo o incrementando las diferencias entre las poblaciones (Lynch 1996, Podos y Warren 2007). Por otra parte, el flujo genético, puede afectar genes relacionados con la anatomía, como la siringe, o los mecanismos neuronales que se encargan de producir los cantos, provocando así variación entre las poblaciones (Lynch 1996).

Los factores climáticos y geográficos también influyen en la variación de los cantos, dado que cuando las condiciones climáticas son favorables, los organismos expanden su área de distribución de acuerdo a sus capacidades de dispersión (Morrone 2004) y cuando surge una barrera geográfica como puede ser el mar, las poblaciones podrían quedar aisladas interrumpiendo el flujo génico y cultural entre ellas. Es de gran importancia para organismos que habitan únicamente en zonas montanas y que tienen una capacidad de dispersión baja, ya que la distancia entre las montañas puede llegar a ser una barrera que separa sus poblaciones (Graves 1985, Chaverri-Polini 1998) y con el tiempo se podrían generar diferencias entre ellas o causar especiación (Grant 1971, Wiley 1981).

Otro factor es que los distintos hábitat difieren con respecto a la densidad y el tipo de vegetación que presentan uno del otro, resultando en distintas presiones de selección sobre las señales acústicas (Slabbekoorn y Smith 2002a). El hábitat puede afectar el tipo de frases y notas que utilizan las aves así como las frecuencias en que emiten sus cantos y llamados (Wiley y Richards 1982, Slabbekoorn y Smith 2002b). En los lugares donde la vegetación es densa, las frecuencias de los cantos pueden ser afectadas por la presencia de un mayor número de obstáculos que impiden la transmisión de las ondas sonoras (Catchpole y Slater 2008), por ejemplo, Slabbekoorrn y Smith (2002b) encontraron que las vocalizaciones de *Andropadus virens* se ven

afectadas de distinta manera en las poblaciones que habitan en ecotonos abiertos contra las de bosques cerrados. Quizás las aves evitan la reverberación de sus vocalizaciones, que son producidas al rebotar las ondas sonoras contra las hojas, ramas y troncos de árboles, mediante la emisión de elementos de menor frecuencia y mayor tiempo entre notas haciendo más lentas las sílabas (Wiley y Richards 1982, Catchpole y Slater 2008). Es probable que este fenómeno ocurra en las poblaciones de M. occidentalis ya que es una especie que se encuentra en distintos hábitat, los cuales no solo presentan diferentes tipos de vegetación (Figura 3), sino que también tienen distintas densidades de follaje (Rzedowski 2006). También se ha demostrado que los factores ambientales como la temperatura, el viento y la humedad, afectan la frecuencia y transmisión de los cantos (Wiley y Richards 1978, Larom et al. 1997, Slabbekoorn 2004, Catchpole y Slater 2008). Por ejemplo, la alta humedad aumenta la transmisión del sonido (Evans y Bazley, 1956) y de igual forma el aire caliente (Catchpole y Slater 2008). Además, existe una atenuación en el sonido debida a la absorción por la atmósfera, especialmente en lugares cálidos y húmedos (Cathepole y Slater 2008). Los sonidos de frecuencias altas se modifican fácilmente con la turbulencia de la atmósfera. Por el contrario, los sonidos de bajas frecuencias son menos afectados por las condiciones atmosféricas (Catchpole y Slater 2008).

Otro factor es el tamaño corporal. Éste puede afectar las frecuencias de las vocalizaciones de los organismos, donde los más grandes en general emiten sonidos de frecuencias más bajas y viceversa, en donde lo común es que los individuos de menor tamaño emitan sonidos en frecuencias altas (Ryan y Brenowitz 1985). Podos (2001) encontró que existe una correlación negativa entre el tamaño del cuerpo y las frecuencias de las vocalizaciones en los pinzones de las Galápagos. Sin embargo, Cardoso *et al.* (2008) encontraron que no hay diferencias entre los cantos y el tamaño corporal de los machos en dos especies de aves oscines (*Junco hyemalis* y *Serinus serinus*), lo cual muestra que dentro de una misma especie no siempre los individuos de mayor tamaño emiten sonidos de menor frecuencia (Collins 2004). En general la diferencia en las frecuencias de acuerdo al tamaño es más común entre distintas especies que dentro de una misma especie.

DESCRIPCIÓN DEL TAXÓN

El Clarín Jilguero (*Myadestes occidentalis*) es un ave canora que mide de 20.5 a 21.5 cm de longitud y pesa de 38 a 44 g (Collar 2005). La cabeza y las partes inferiores del cuerpo son de color gris con lores negros y anillo ocular casi completo y de color blanco, el dorso es café olivo, alas obscuras con bordes café. Las rectrices centrales grises y el resto de la cola negruzca con las rectrices exteriores casi blancas en su totalidad, pico negro y tarsos gris-rosado. El juvenil es similar al adulto pero el plumaje es moteado. Se distribuye desde el norte México hasta el norte de El Salvador y centro de Honduras y en las Islas Marías (Figura 2). Habita en los bosques húmedos y semiáridos perennifolios, bosques de pino-encino y bosque mesófilo de montaña a alturas de entre los 600 y 3500 msnm. En las poblaciones del oeste de México (Sonora) desciende durante el invierno hasta los 300 m. Es residente y comúnmente se encuentra a lo largo de los arroyos especialmente cuando la vegetación de alrededor es más seca (Collar 2005).

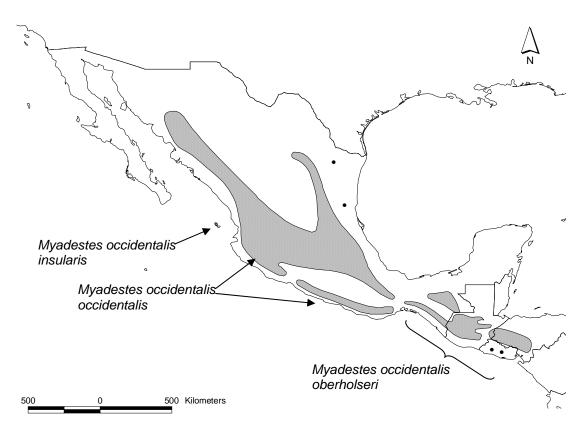


Figura 2. Distribución de *Myadestes occidentalis*. Modificado de Ridgely *et al.* (2007) y CONABIO, basado en Dickinson (2003).

Se alimenta de principalmente de frutos y forrajea con mayor frecuencia e los niveles bajos y medios del bosque así como en los claros (Collar 2005). Se reproducen de febrero a julio y probablemente se extiende hasta septiembre, anida en tierras altas con la llegada de las lluvias de verano (Collar 2005).

El nido tiene forma de copa y lo elaboran con hojas secas de pino, musgo y líquenes o hecho totalmente de hojas de pino y lo construyen en el suelo o muy cerca del suelo, en taludes al borde de caminos, en cañadas o bajo las raíces expuestas. Ponen de 2 a 3 huevos color café claro a crema con rayas y puntos café-rojizos. Cantan todo el año generalmente desde una percha o en ocasiones haciendo despliegues en el aire haciendo una serie de notas metálicas tintineantes que se aceleran (Howell y Webb 1995). Las notas introductorias pueden repetirse varias veces antes de realizar el resto del canto, el llamado de alarma es un chillido metálico *wheeu* o *yeeh* (Howell y Webb 1995).

SITUACIÓN TAXONÓMICA

Anteriormente, *M. occidentalis* se consideraba como *M. obscurus* (AOU 1998). Sin embargo, desde la fusión de algunas especies del género *Phaeornis* al género *Myadestes*, se le cambió el nombre de *Myadestes obsucrus* a *Myadestes occidentalis* (Pratt 1982, AOU 1998) y la especie que antes se llamaba *Muscicapa obscura* ahora es *Myadestes obscurus* (Pratt 1982, AOU 1998).

Análisis morfológicos y de coloración, sugieren la existencia de al menos tres subespecies de *Myadestes occidentalis* (Collar 2005): *Myadestes occidentalis* occidentalis (Stejneger 1882), la cual se distribuye en el noroeste de México; *Myadestes occidentalis insularis* (Stejneger 1882), se encuentra restringida a las Islas Marías; y finalmente *Myadestes occidentalis oberholseri* (Dickey y vanRossem 1925) en el centro y sur de México hasta Honduras y El Salvador (Dickinson 2003, Collar 2005, Figura 2). Phillips (1991) menciona la posible existencia de otra subespecie *M. o. deignani* para el centro y sur de Oaxaca. Además, propone que la subespecie *M. o. oberholseri* no debería ser tratada como tal ya que la diferencia con las otras poblaciones no es significativa e incluso en Ridgway (1907) se menciona una subespecie más, la *M. o. cinereus* para el norte del país en el estado de Sonora. Actualmente *M. occidentalis* es considerada como una sola especie (AOU 1998).

La especie *Myadestes occidentalis* es un ave oscina que puede aprender cantos, por lo cual, es probable que presente varios dialectos (Kroodsma 2004). Además, se

distribuye en zonas montanas de México y parte de Centroamérica sin ser un ave migratoria, lo cual podría permitir que la distancia geográfica que existe entre las montañas impida el flujo génico y conllevar a su especiación (Graves 1985, Chaverri-Polini 1998, Sánchez-González 2007). Asimismo, la existencia de una población en las Islas Marías en la cual no sólo la distancia geográfica al continente puede actuar como barrera geográfica y ocasionar aislamiento reproductivo, haciendo que esta especie sea muy interesante para este tipo de estudios. En general si la distancia geográfica es la que está aislando a las distintas poblaciones, se esperaría que las más cercanas tuvieran cantos similares. Por el contrario, si el tipo de hábitat es el que tiene mayor influencia sobre la variación de los cantos de *M. occidentalis* entonces se esperaría que poblaciones cercanas pero con distintos tipos de hábitat fueran más diferentes entre sí que aquellas poblaciones distantes pero con hábitat semejantes y finalmente, si el tamaño corporal influye en las frecuencias de sus cantos, entonces se esperaría que las frecuencias de las poblaciones que en promedio son más grandes fueran más bajas y viceversa.

OBJETIVOS

Objetivos generales

• Describir la variación geográfica del canto de Myadestes occidentalis.

Objetivos particulares

- Obtener las vocalizaciones de *M. occidentalis*, mediante grabaciones en campo y del uso de las bibliotecas digitales de cantos.
- Describir la variación geográfica del canto de *M. occidentalis* en sus distintas poblaciones con base en atributos acústicos.
- Analizar la relación entre la distancia geográfica de las poblaciones y la variación en los cantos de *M. occidentalis*.
- Examinar las diferencias en los cantos de *M. occidentalis* con respecto al tipo de vegetación.
- Analizar la variación geográfica de los cantos de *M. occidentalis* con respecto a su tamaño corporal.

MATERIAL Y MÉTODO

Grabaciones

Los cantos fueron obtenidos mediante dos métodos; grabaciones hechas directamente en el campo y grabaciones almacenadas en colecciones científicas. Las grabaciones hechas en el campo se efectuaron en los meses de mayo y junio del 2008 en diversas localidades a lo largo del área de distribución de la especie (Cuadro 1). Se grabó a lo largo de transectos que no fueron repetidos para evitar que se grabara al mismo individuo y maximizar la independencia de la muestra (Price y Lanyon 2002).

Las grabaciones fueron realizadas de las 0700 a 1000 y 1600 a 1830 horas, empleando una parábola Telinga y micrófono TwinScience conectados a una grabadora Sony Hi-MD modelo MZ-NH700, utilizando como medio de grabación discos MD Memorex de 80 minutos. La tasa de grabación fue de 44.1 KHz con un intervalo dinámico de 16 bits en formato de no compresión PCM (pulse code modulation). Posteriormente se convirtieron y almacenaron en formato WAV (waveform) con ayuda del programa SonicStage 4.3 (Sony Corp. 2007).

Todas las grabaciones fueron catalogadas registrando la información de la especie, la fecha, la hora, la localidad, etc. (Anexo 1) y se almacenaron en la biblioteca digital de sonidos naturales del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. Para complementar las grabaciones de individuos del Clarín Jilguero se solicitaron cantos a bibliotecas de sonido digitales. En México a la Biblioteca de Sonidos de Aves de México del Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, y en Estados Unidos de América a la Biblioteca Macaulay del Laboratorio de Ornitología de la Universidad de Cornell, así como de grabaciones previas realizadas por personal del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias y depositadas en la biblioteca digital de sonidos naturales del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, (Gordillo-Martínez y Sosa-López 2009; Cuadro 1).

Debido a que no se conoce si las hembras de *M. occidentalis* también cantan y que es difícil reconocer entre machos y hembras (Ridgway 1907, Howell y Webb 1995, Collar 2005), se decidió analizar todas las grabaciones de una misma localidad como un mismo grupo.

Cuadro 1. Cantos empleados en cada unidad geográfica operacional (OGU) con las localidades y colecciones a las que corresponde cada grabación utilizada. (MZFC): Biblioteca digital de sonidos naturales del Museo de Zoología, Facultad de ciencias, UNAM (Gordillo-Martínez y Sosa-López 2009). (ML): Biblioteca Macaulay del Laboratorio Cornell de ornitología y (BISAM): Biblioteca de sonidos de aves de México del Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz. Las localidades en las que se grabó directamente en campo están marcadas con un asterisco.

OGU	#cantos	Colección	País	Estados	Localidades	Vegetación	
1	2	MZFC	México	Nayarit	Islas Tres Marías	Selva seca	
2	4	ML	México	Sonora	Yecora	Bosque de Pino Encino	
3	8	ML	México	Sinaloa	Barranca Rancho Liebre	Selva seca	
4	3	ML	México	Nayarit	Cerro San Juan	Selva seca	
5	10	MZFC	México	Jalisco	La Bufa	Pino Encino	
6	7	MZFC	México	Jalisco	Sierra de Cacoma, Autlán*	Pino Encino	
7	4	ML	México	Jalisco	Volcán Nieve	Pino Encino	
					Volcán de Fuego		
					El Floripondio		
				Colima	La María	Pino Encino	
8	15	MZFC	México	Michoacán	Ichaqueo*	Pino Encino	
9	2	MZFC	México	Michoacán	Contepec*	Pino Encino	
10	4	MZFC	México	Hidalgo	Cocoyol	Bosque Mesófilo de	
						Montaña	
11	9	MZFC	México	Distrito Federal	San Lorenzo Acopilco*	Pino Encino	
12	14	MZFC	México	Guerrero	El Asoleadero	Pino Encino	
		ML			Filo de Caballos		
13	8	MZFC	México	Guerrero	Nueva Deli	Pino Encino	
14	5	MZFC	México	Oaxaca	San Juan del Estado*	Pino Encino	
		BISAM			Ixtlán de Juárez		
		ML					
15	11	MZFC	México	Chiapas	Coapilla	Bosque Mesófilo de	
						Montaña	
16	3	ML	México	Chiapas	Lagunas de Montebello	Pino Encino	
17	15	BISAM	México	Chiapas	Reserva de la Biosfera, El	Bosque Mesófilo de	
					Triunfo	Montaña	
18	2	ML	El Salvador	Sonsonate	Sonsonate	Bosque Mesófilo de	
						Montaña	

Unidades geográficas operacionales

Cada una de las localidades de donde provienen las grabaciones fue considerada como una unidad geográfica operacional (OGU por sus siglas en inglés). Las localidades que se encontraban a menos de 30 km de distancia entre ellas, fueron agrupadas tomando en cuenta el criterio de cercanía geográfica y a la continuidad topográfica (Sánchez-González 2002; Figura 3).

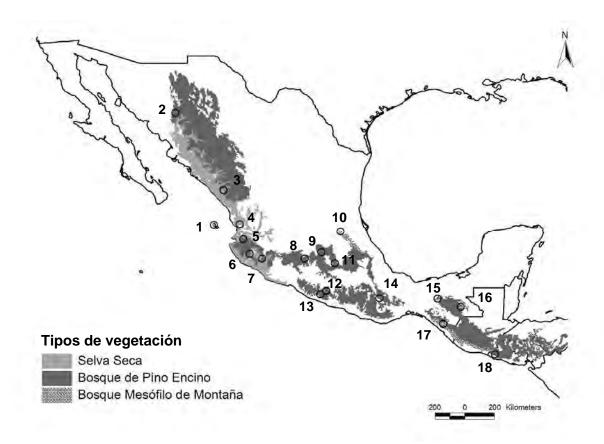


Figura 3. Unidades geográficas operacionales (OGUs). 1) Islas Marías, 2) Yecora, 3) Rancho Liebre, 4) Cerro San Juan, 5) La Bufa, 6)Sierra Cacoma, 7) La María, Volcán de Fuego y Volcán de Nieve, 8) Ichaqueo, 9) Contepec, 10) Cocoyol, 11) San Lorernzo Acopilco, 12) El Asoleadero y Filo de Caballos, 13) Nueva Deli, 14) Ixtlán de Juárez y San Juan del Estado, 15) Coapilla, 16) Lagunas de Montebello, 17) El Triunfo y 18) Sonsonate. Los diferentes tipos de vegetación que presentan las distintas poblaciones de *Myadestes occidentalis* basado en Rzedowski (1978) y Olson *et al.* (2001).

Análisis de las vocalizaciones

Se realizó una inspección visual y auditiva de las grabaciones con el programa Adobe Audition 2.0 (Adobe Systems Incorporated 2005) con el fin de seleccionar las grabaciones con el menor ruido de fondo y donde las características espectrotemporales fueran más notorias, logrando así una mejor identificación de las características de los cantos.

Cuando no se tenía certeza de que las grabaciones pertenecían a diferentes individuos, se tomó únicamente el primer canto y no se eligieron cantos de grabaciones realizadas en los siguientes 60 minutos de ese día (Sosa-López *et al.* En prep.).

Se empleó el software Raven Pro 1.3 (www.birds.cornell.edu/raven) para generar y analizar los espectrogramas. En un espectrograma la relación entre la resolución de la frecuencia y el tiempo es inversamente proporcional. Por lo tanto, los

valores del mismo dependen de qué tan rápido cambia la frecuencia de la señal y del interés personal en lo que se quiere notar (Charif *et al.* 2008). En este estudio se utilizaron los parámetros preestablecidos del programa, los cuales son una ventana Hanning, con resolución de 11.6ms, una DFT de 512 muestras y se aumentó el traslape a un 90%. Los parámetros anteriores proveen un balance razonable de calidad entre tiempo y frecuencia (Charif *et al.* 2008). Con la finalidad de ver la afinidad entre los cantos y las zonas geográficas, se imprimieron los espectrogramas y se acomodaron por localidad de norte a sur.

Terminología

La terminología que se utilizó para describir los cantos de M. occidentalis es la utilizada comúnmente en estudios de cantos de aves, definiéndolas de la siguiente manera: Canto es una vocalización larga y compleja compuesta por una variedad de notas y sílabas producidas principalmente por los machos durante la temporada reproductiva (Baptista 1993, Baptista y Kroodsma 2001, Marler 2004, Catchpole y Slater 2008).Sin embargo, en estudios realizados en los trópicos tanto los machos como las hembras tienden a cantar durante todo el año (Langmore, 1998, Catchpole y Slater 2008); un llamado es una vocalización simple y corta, generalmente está compuesta por una sílaba y son producidos por ambos sexos a lo largo del año, ocurren principalmente bajo un contexto que puede ser relacionado a funciones específicas como una alarma, amenaza o en el vuelo (Baptista 1993, Langmore 1998, Marler 2004, Catchpole y Slater 2008); las sílabas pueden ser simples o complejas y están formadas por elementos o notas (Catchpole y Slater 2008, Figura 4); una nota o elemento refiere a un trazo continuo en el espectrograma y es la unidad más pequeña en un llamado o canto (Marler y Slabbekoorn 2004, Catchpole y Slater 2008); Frase es una serie de notas iguales o diferentes y que forman un patrón (Marler y Slabbekoorn 2004, Catchpole y Slater 2008); un espectrograma o sonograma es una gráfica de tres dimensiones que tiene como ejes a la frecuencia (eje y), el tiempo (eje x) y la energía relativa o amplitud relativa (eje z) (Marler y Slabbekoorn 2004, Catchpole y Slater 2008, Charif et al. 2008); el ancho de banda es el intervalo de frecuencia entre la más alta y la más baja de un canto, frase, sílaba o nota (Marler y Slabbekoorn 2004, Valderrama et al. 2008); la frecuencia fundamental en este estudio se refiere a la frecuencia a la cual el canto tiene la mayor energía (Marler y Slabbekoorn 2004); el remate se definió como una sucesión rápida de la misma nota corta la cual en el sonograma se ve como varias líneas

verticales muy juntas y de igual tamaño y finalmente, el *ritmo* es el número de notas de una frase o canto entre el tiempo del mismo (Isler *et al.* 1998, Sosa-López 2007). Las líneas horizontales segmentadas formadas por las notas de frecuencias semejantes se nombraron *componentes* y se numeraron iniciando desde la frecuencia más baja hacia la más alta (Figura 4).

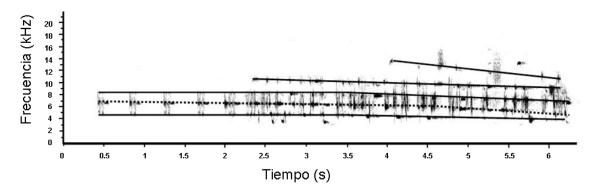


Figura. 4 Espectrograma en donde se muestran las líneas horizontales (componentes) formadas por las notas del canto, la pendiente fue medida para el elemento intermedio que inicia desde la introducción (línea punteada).

Variables Medidas

Con el fin de analizar mejor la estructura de los cantos, éstos se dividieron en dos secciones: la introducción y el cuerpo del canto. Se consideró como introducción a la primera frase del canto en la que el tiempo entre sílaba y sílaba no fue mayor a 0.1 segundos y el resto del canto después de la introducción como el cuerpo del canto (Figura 5). Los caracteres medidos fueron: Tiempo total del canto: total de segundos desde la primera hasta la última nota del canto; El tiempo de la introducción: total de segundos desde la primera sílaba hasta la última de la introducción; frecuencia máxima de la introducción: el valor más alto en frecuencia medida en kHz de la introducción; frecuencia mínima de la introducción: es la frecuencia más baja en kHz de la introducción; número de notas de la introducción; ritmo de la frase introductoria: es el número de sílabas entre el tiempo de la introducción; Ancho de banda de la introducción: es la frecuencia más alta de la introducción menos la frecuencia más baja de la misma; Tiempo del cuerpo del canto: es el tiempo desde la primera nota después de la introducción hasta la última nota del canto; frecuencia máxima del canto: es la frecuencia más alta en kHz del cuerpo del canto; frecuencia mínima del canto: es la frecuencia más baja en kHz del cuerpo del canto; Ancho de banda del canto: es la frecuencia más alta del cuerpo del canto menos la frecuencia más baja del cuerpo del canto (Figura 5); número de componentes: es el número de líneas horizontales formadas por una serie de notas de frecuencias semejantes (Figura 4); pendiente de los componentes: es el aumento o disminución en las frecuencias de los "componentes" del cuerpo del canto. Para medir la pendiente se tomó únicamente al "componente" de en medio de la frase introductoria y hasta el final de la cadena de notas que lo forman en el cuerpo del canto. A la frecuencia de la primera y última nota del componente se le aplicó la fórmula de la pendiente entre dos puntos (Wooton *et al.* 1976):

 $m = (y_2-y_1)/(x_2-x_1).$

Donde:

y₂= Frecuencia de la primera nota del componente.

y₁= Frecuencia de la última nota del componente.

 x_2 = El tiempo en que se encuentra la primera nota del componente en el espectrograma.

 x_1 = El tiempo en que se encuentra la última nota del componente en el espectrograma.

y por último la frecuencia fundamental del canto: se refiere a la frecuencia de mayor energía del canto.

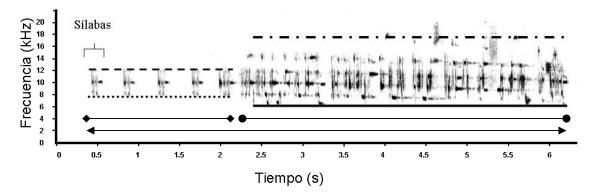


Figura 5. Espectrograma en donde se observan las dos secciones del canto de *M. occidentalis* analizadas en este estudio. Frecuencia mínima de la introducción (······), Frecuencia máxima de la introducción (······), Frecuencia máxima del canto (······). También se muestran las sílabas de la introducción las cuales en este canto son 5. El tiempo de la introducción → , Tiempo del cuerpo del canto ······ y Tiempo total del canto ······.

Descripción de la variación en los cantos

Los datos obtenidos fueron sometidos a un análisis de correlación de Pearson para conocer la magnitud de la redundancia entre las variables (Sokal y Rohlf 1969). Cuando el índice obtenido fue mayor al 80% se eliminó una de las variables, dejando únicamente la que tuvo menor probabilidad de errores al ser medida. Sin embargo, los números de individuos obtenidos para cada OGU fueron bajos así que no fue posible

evaluar la normalidad de los datos y se decidió utilizar pruebas estadísticas no paramétricas.

Con el fin de reducir el número de dimensiones obtenido por el número de variables, se utilizó el método de escalamiento multidimensional no métrico, el cual, es una técnica multivariada que representa en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre un conjunto de objetos o estímulos (Borg y Groenen 2005). Estas dimensiones engloban al resto de las variables y se forman a partir de una matriz de disimilitud (Linares 2001). El escalamiento multidimensional no métrico es una técnica de ordenación que asigna un número de clasificación (ranking) para cada valor de distancias o disimilitud. Obteniendo al final una lista (ranking) en la que se ordenan las distancias de menor a mayor (Borg y Groenen 2005). Existen varios tipos de distancia. Sin embargo, la distancia euclidiana es la más utilizada porque está relacionada a las correlaciones de Pearson (Borg y Groenen 2005). También se obtiene un valor de Stress el cual es la proporción de la varianza de las disparidades de la disimilitud calculada contra la observada y ayuda a evaluar el número de dimensiones apropiadas para cada modelo (Hair *et al.* 2009). Mientras más cercano a cero es el valor del Stress mejor es la interpretación del modelo (Linares 2001).

Utilizando los valores de las dos dimensiones, los cuales fueron obtenidos con un Stress de Kruskal de 0.12 y ordenando las OGUs latitudinalmente (sur-norte), para describir posibles patrones de variación se aplicó la prueba de MANOVA que es una técnica estadística que puede explorar simultáneamente las diferencias estadísticas de dos o más variables para los distintos grupos (Hair *et al.* 2009). Posteriormente se realizó la prueba post hoc de Tukey para averiguar si las diferencias encontradas fueron significativas (Hair *et al.* 2009) y finalmente se realizó una prueba de correlación de Pearson para ver si las diferencias están relacionadas con la latitud a la que se encuentran las OGUs.

Aislamiento geográfico

Para analizar si la distancia geográfica entre las OGUs pudiera estar influyendo en las diferencias de las vocalizaciones de *M. occidentalis*, se realizó una prueba de Mantel, la cual compara matrices de distancia obteniendo un valor de correlación entre ambas matrices (Legendre y Legendre 1998).

Para realizar la prueba de Mantel se crearon dos matrices, una matriz de disimilitud vocal y otra con la distancia geográfica en kilómetros entre cada OGU. Las

distancias geográficas fueron medidas con el programa ArcView 3.2 (ESRI 1999). Cuando se tuvieron dos o más localidades dentro de una misma OGU se utilizó como referencia el punto medio entre la distancia de las dos localidades o el punto medio de las localidades implicadas. Una vez obtenidas ambas matrices se aplicó la prueba de Mantel con 10 000 permutaciones y correlación de Pearson (Legendre y Legendre 1998).

Las poblaciones de *M. occidentalis* fueron divididas en 3 grupos, considerando como posibles barreras geográficas al mar, para el caso de las Islas Marías y el Istmo de Tehuantepec, mismo que se ha demostrado que sirve como barrera a varios grupos taxonómicos (Halffter 1987, Del Castillo *et al.* 2004), para las poblaciones continentales del este y oeste del Istmo de Tehuantepec.

Si la relación entre la distancia geográfica y las diferencias vocales es significativa usando todas las localidades, pero no entre las localidades de una misma zona, significaría que el aislamiento geográfico, podría estar influenciando la diferenciación. Para averiguarlo, se realizaron pruebas de Mantel para los grupos de las islas y el oeste del Istmo de Tehuantepec y otra entre las zonas este y oeste del Istmo de Tehuantepec. Si la diferencia vocal se debe a eventos de vicarianza entre las zonas, entonces se esperaría que no hubiera diferencias significativas entre las poblaciones de una misma zona. Por el contrario, si no hay relación entre las diferencias vocales y la distancia geográfica de las poblaciones de una misma zona, entonces, dichas diferencias no se explicarían por aislamiento geográfico.

Diferencias por hábitat

El hábitat puede favorecer ciertas características del canto, lo cual podría ocasionar que existieran similitudes acústicas entre las poblaciones que viven en los mismos tipos de hábitat y a su vez, puede ocasionar diferencias entre poblaciones de diferentes hábitat independientemente de la distancia geográfica (Slabbekoorn y Smith 2002a). Para determinar si la variación en cantos está siendo determinada por el tipo de vegetación en e que habitan, se aplicó un análisis de varianza a los valores promedio de las dos dimensiones obtenidas mediante el escalamiento multidimensional no métrico. Los tipos de vegetación se tomaron de acuerdo los propuestos por Olson *et al.* (2001) con una modificación en la nomenclatura basada en Rzedowski (1978; Cuadro 1, Figura 3). Se empleó el mapa de las ecorregiones del mundo para sistemas de información geográfica (Olson *et al.* 2001) y el mapa de las localidades generado con las

coordenadas geográficas de cada localidad. Los tipos de vegetación de cada OGU fueron asignados tomando como referencia las coordenadas geográficas de las localidades y anotando el tipo de vegetación de cada localidad.

Finalmente se realizó una prueba de MANOVA a cada una de las dimensiones contra el tipo de vegetación para detectar si la variación en los cantos tiene alguna relación con la vegetación (Koetz *et al.* 2007).

Tamaño corporal

En muchos casos, las frecuencias de los cantos se ven afectadas por el tamaño corporal, donde los organismos de mayor tamaño generalmente producen sonidos de menor frecuencia (Ryan y Brenowitz 1985). El peso de un organismo está relacionado con su tamaño, de tal modo que los individuos más grandes son más pesados (Cepeda-Pizarro *et al.* 1996, Godoy *et al.* 2001). Para evaluar si las frecuencias varían de acuerdo al peso de los individuos, se correlacionaron los pesos promedio de cada OGU con las medidas de frecuencias. Los pesos fueron obtenidos de los ejemplares de *Myadestes occidentalis* de la colección del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, UNAM, tratando de cubrir las mismas localidades de las grabaciones o a una distancia no mayor de 30Km.

Con el fin de eliminar la variación intrapoblacional de cada OGU, se utilizaron los valores promedios de los pesos (Zink y Remsen 1986) y el promedio de las dimensiones obtenidas con el escalamiento multidimensional no métrico.

Todos los análisis estadísticos se realizaron empleando los programas JMP 7 (The SAS Institute Inc. 2007), SPSS 15 para Windows (SPSS Inc. 2006) y XLSTAT 2009 (Addinsoft Inc. 2009) con un nivel de significancia de p= 0.05 ó el 95% de confiabilidad.

RESULTADOS

Se obtuvieron un total de 126 cantos que cumplieron con la calidad necesaria para ser analizados, entre las grabaciones de campo y las bibliotecas digitales de sonidos. Las grabaciones se agruparon de acuerdo a su localidad, formando 18 OGUs (Figura 3, Cuadro 1).

Los resultados de las pruebas de correlación, muestran que solo en tres variables el valor fue superior a 80%, por lo cual se eliminaron las medidas del *tiempo de la introducción* con un valor de r= 0.88, p=0.05 con el *número de notas de la introducción*. También se eliminó el *ancho de banda de la introducción* que con la *frecuencia máxima de la introducción* tuvieron una r= 0.80, p=0.05 y finalmente se eliminó el *ancho de banda del cuerpo del canto* que tuvo una r= 0.98, p=0.05 con la *frecuencia máxima del canto* (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valores obtenidos de la correlación entre las variables. En negritas se marcan los valores de r superiores a 0.8 (p= 0.05).

	Tiempo total (s)	FminC (kHz)	FmaxC (kHz)	FminI (kHz)	Fmaxl (kHz)	Nint	Ritmo int	Tcc (s)	Ffund (kHz)	Compo- nentes	mC	Abc (kHz)	Tint (s)	Abint (kHz)
Tiempo total (s)	1.000	-0.170	0.139	-0.077	0.019	0.495	-0.247	0.721	-0.110	-0.096	-0.065	0.164	0.511	0.062
FminC (kHz)	1.000	1.000	-0.162	0.249	-0.074	0.026	-0.087	-0.243	-0.089	0.158	-0.069	-0.337	0.062	-0.208
FmaxC (kHz)			1.000	0.015	0.176	0.003	0.119	0.218	0.087	0.176	0.049	0.984	-0.075	0.133
FminI (kHz)				1.000	0.008	-0.045	-0.002	-0.068	-0.139	-0.033	0.144	-0.031	-0.024	-0.589
Fmaxl (kHz)					1.000	0.004	0.027	0.057	0.146	0.101	0.180	0.181	-0.044	0.804
Nint						1.000	-0.311	-0.154	0.013	0.259	-0.241	-0.002	0.886	0.030
Ritmo int							1.000	0.264	-0.102	0.085	0.158	0.129	-0.674	0.023
Tcc (s)								1.000	-0.157	-0.226	0.134	0.253	-0.227	0.087
Ffund (kHz)									1.000	0.092	-0.145	0.099	0.040	0.201
Componentes										1.000	-0.125	0.139	0.145	0.101
mC											1.000	0.060	-0.258	0.060
Abc (kHz)												1.000	-0.083	0.165
Tint (s)													1.000	-0.021
Abint (kHz)														1.000

El análisis visual permitió identificar diferencias importantes entre las poblaciones de las Islas Marías y las continentales, ya que presentan una estructura del canto muy distinta. Además, tienen un menor número de sílabas en la introducción y el tipo de sílabas son distintas a las que presentan las continentales (Figuras 6 y 7).

Otra diferencia muy clara es la estructura del cuerpo del canto en la cual no solo las notas son diferentes sino que la estructura general es diferente entre las de las Islas Marías y las poblaciones continentales. También el número de componentes es muy

diferente, puesto que solo presentan uno mientras que las continentales en general presentan cuatro componentes (Figura 7).

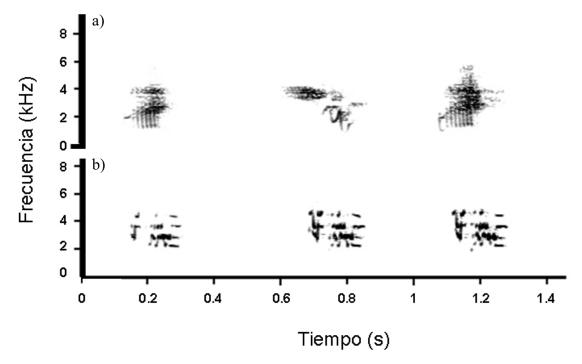


Figura 6. Espectrograma de las sílabas de la introducción de las poblaciones de las Islas Marías (a) y las poblaciones continentales (b).

Los cantos de *M. occidentalis* difírieron en el número de *sílabas de la introducción*. En promedio emiten once sílabas (N=126, SD= 2.37), siendo los de las Islas Marías los que presentan el menor número de sílabas con cuatro (N= 2, SD= 0), mientras que los cantos de las Lagunas de Montebello en Chiapas, son los que presentan el mayor número de sílabas con dieciséis (N=3, SD= 0).

La *duración total* de los cantos fue de entre 6 y 10 segundos (N= 126, SD= 0.77), siendo los cantos de El Salvador los que tuvieron los más cortos (6.3s; N=2, SD= 0.56) y los de las Lagunas de Montebello los más largos (10 segundos; N=3, SD=1.26). El *tiempo del cuerpo del canto* en promedio duró 5.5 segundos (N=126, SD=0.79). Sin embargo, la población de las Islas Marías presentó los cuerpos del canto más largo que el resto de las poblaciones con una duración de 7.9 segundos (N=2, SD= 1.04), mientras que los de El Salvador presentaron los más cortos con una duración de 3.9 segundos (N=2, SD= 0.24; Figura 7).

La frecuencia mínima del canto fue de 1.3 kHz en los de las Islas Marías (N=2, SD= 0.13), hasta los 2.2 kHz para los de El Salvador (N=2, SD= 0.39) y la frecuencia

máxima del canto fue de los 6.2 kHz de las poblaciones de El Salvador (N=2, SD= 0.01) y de Cerro San Juan en Nayarit (N= 3, SD= 0.32), hasta los 8.3 kHz de la población de Sierra de Cacoma en Jalisco (N=7, SD=2.06).

Para la *frecuencia mínima de la introducción* los valores fueron de 1.7 kHz tanto para los de las Islas Marías (N=2, SD= 0.99) como para los de Yecora en Sonora (N=4, SD=0.15) y hasta los 2.8 kHz de las poblaciones de la Sierra de Cacoma, Jalisco (N=7, SD= 0.23) y la población de Contepec, Michoacán (N=2, SD=0.15). La *frecuencia máxima de la introducción* estuvo entre los 4.1 kHz de los de las Islas Marías (N=2, SD=0.17) y hasta los 5.4 kHz de las poblaciones de Jalisco de El Volcán de Fuego, El Volcán de Nieve y El Floripondio así como para La María en Colima e Ichaqueo en Michoacán (N=15, SD=0.41).

El *ritmo de la introducción* fue desde las 3.7 notas/segundos hasta las 5.9 notas/segundo para El Salvador (N=2, SD= 0.09) y para Yecora respectivamente (N= 4, SD=0.64), lo cual indica que las poblaciones de *M. occidentalis* de El Salvador, Las Islas Marías, Las Lagunas de Montebello y El Salvador son los que cantan las notas de la introducción de una manera más lenta, mientras que los de Yecora y Sierra de Cacoma son los que las cantan en el menor tiempo.

La frecuencia de mayor energía en todo el canto fue en promedio de 3.4 kHz (N=126, SD= 0.26) y en general todas las poblaciones son muy parecidas, las únicas poblaciones sobresalientes son las de Contepec, Michoacán al estar en 2.9 kHz (N= 2, SD= 0.3), que en relación a los demás resulta un poco bajo y la población de Cocoyol en Hidalgo que con 3.9 kHz (N= 4, SD=0.54) fue la más alta.

El *número de componentes* del canto fue muy uniforme. Casi en todas las poblaciones se contaron cuatro componentes (N= 126, SD= 0.73) y la única población diferente fue la de Las Islas Marías que presentó únicamente un componente (N=2, SD= 0), mostrando una clara diferencia con las poblaciones continentales.

La *pendiente de los componentes* que muestra como fue aumentando o disminuyendo la frecuencia de los cantos fue en su mayoría de mayor a menor (11 de las 18 poblaciones). Únicamente la población de las Islas Marías mantiene más o menos constante la frecuencia de su componente a lo largo del canto. Mientras que el resto de las poblaciones (6 poblaciones) si fue aumentando la frecuencia de sus componentes a lo largo del canto.

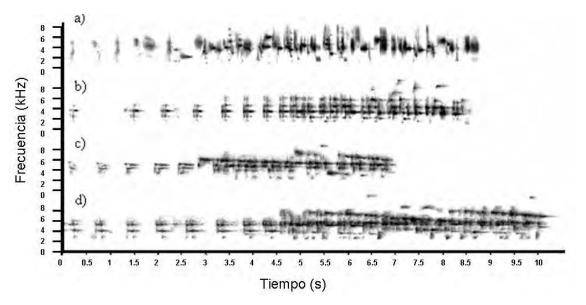


Figura 7. Espectrograma donde se muestran los distintos cantos de las poblaciones de *Myadestes occidentalis*. a) Islas Marías, b) Parte continental de México excepto Lagunas de Montebello, c) El Salvador y d) Lagunas de Montebello.

Análisis latitudinal

Se ordenaron las poblaciones de M. occidentalis de sur a norte con base en la latitud y se graficaron contra las dos dimensiones obtenidas por el escalamiento multidimensional no métrico (Figura 8). Se aplicó una correlación de Pearson y se encontró que no hubo relación entre la latitud y la dimensión 1 ($r^2 = 0.019$, p = 0.12). Ni tampoco entre la dimensión 2 y la latitud ($r^2 = 0.027$, p = 0.06).

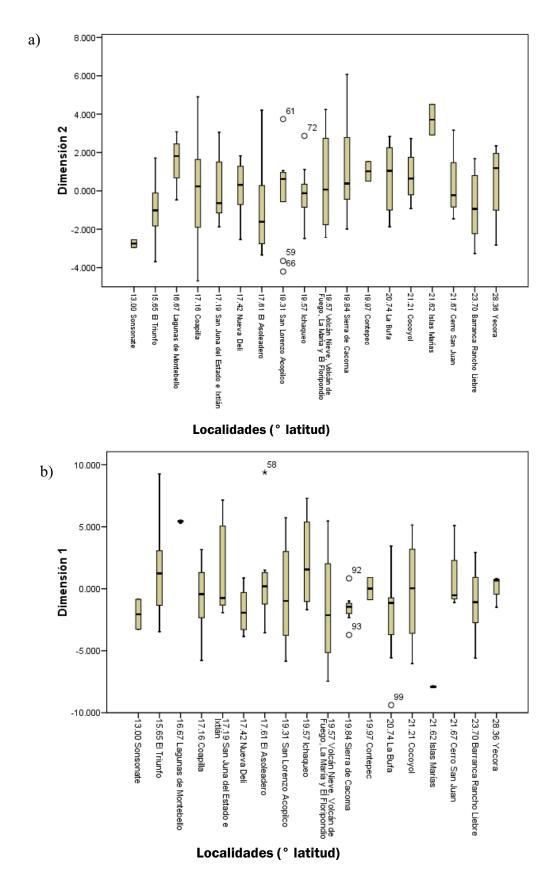
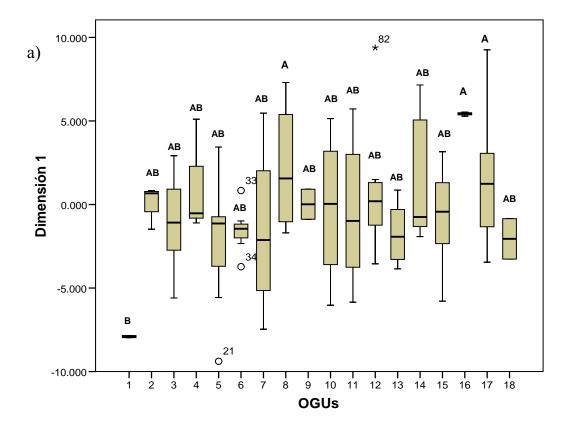


Figura 8. Gráfica donde se muestran las variaciones en las dimensiones 1 (a) y 2 (b) para cada una de las poblaciones de *Myadestes occidentalis* acomodadas de sur a norte de su distribución. Cada localidad tiene asociado el valor de la latitud en la que se encuentra seguido del nombre de la localidad.

Se obtuvo que la diferencia entre las localidades y las dimensiones es significativa (F= 1.99, gl= 34, p=0.002) y además, la prueba de Tukey muestra que para la dimensión 1, se observa una similitud entre las OGUs 8, 16 y 17 (Figura 9a, letra A), las OGUs 2-7, 9-15 y 18 (Figura 9a, letras AB) y finalmente la OGU 1 que es la de las Islas Marías es distinta de todas las demás (Figura 9a, letra B). Para la dimensión 2, la prueba de Tukey no mostró diferencias significativas entre los grupos (Figura 9b, letra A).

Las dimensiones fueron sometidas a un análisis de correlación de Pearson contra el resto de las variables, para conocer cual es la relación entre las variables y las dimensiones. Se encontró que la dimensión 1 es altamente influenciada por el número de notas (r = 0.99, p=0.05) y la dimensión 2 por la duración del cuerpo del canto (r = 0.94, p=0.05).



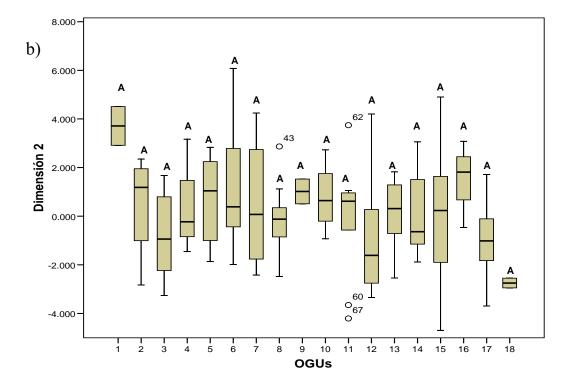


Figura 9.Representación de las diferencias en las dimensiones 1 (a) y 2 (b) entre las unidades geográficas operacionales. En el eje de las *y* se muestran las dimensiones y en el eje de las *x* el número de cada unidad geográfica operacional. Las letras representan las unidades geográficas operacionales en donde hubo diferencias significativas con la prueba de Tukey.

Al graficar las dimensiones se observa una separación de las poblaciones, donde la población de las Islas Marías presenta un menor número de notas en la introducción y una duración del cuerpo del canto superior al resto de las poblaciones. Por otro lado la población de las Lagunas de Montebello tiene el mayor número de notas en la introducción. Sin embargo, la duración del cuerpo del canto es muy parecida a la del resto de México continental. Otra población que se separa notoriamente es la de El Salvador, la cual, presenta un número de notas en la introducción similar a las de México continental, excepto por la de las Lagunas de Montebello y además, es la población que presenta la menor duración del cuerpo del canto. El resto de las poblaciones se ubican muy cercanas unas de las otras ya que las diferencias entre sus cantos no son tan marcadas (Figura 10).

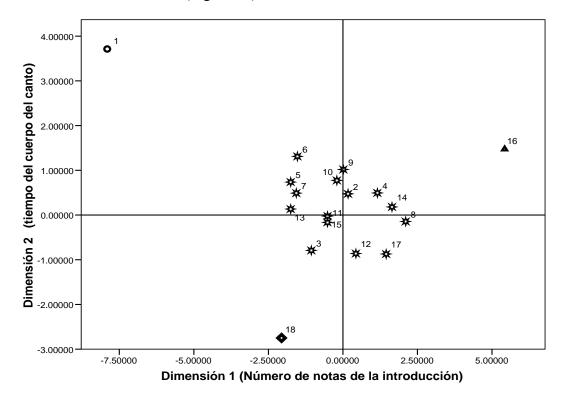


Figura 10. Representación de las dos dimensiones obtenidas mediante el escalamiento multidimensional no métrico. Círculo: Islas Marías; Triángulo: Lagunas de Montebello; Rombo: El Salvador, Asterisco: las poblaciones continentales de México excepto la de las Lagunas de Montebello.

Análisis geográfico

Con la prueba de Mantel, se obtuvo que la relación entre las matrices de distancia geográfica y las disimilitudes vocales entre todas las OGUs es significativa (r^2 =0.038, p=0.017), por lo que la distancia geográfica influye en la variación de los cantos de *Myadestes occidentalis* (Figura 13a). Sin embargo, no hubo relación entre la distancia geográfica y la diferencia vocal entre las poblaciones de las Islas Marías y las del oeste del Istmo de Tehuantepec (r^2 =0.0024, p=0.635; Figura 13b), Por el contrario, sí hay una relación entre las poblaciones del este y oeste del Istmo (r^2 =0.065, p=0.003; Figura 13c). Entre las poblaciones al oeste del Istmo de Tehuantepec, la prueba no arrojó diferencias significativa (r^2 =0.0009, p=0.797; Figura 13d) y para las poblaciones que se encuentran al este del Istmo tampoco (r^2 =0.00002, p=0.968; Figura 13e).

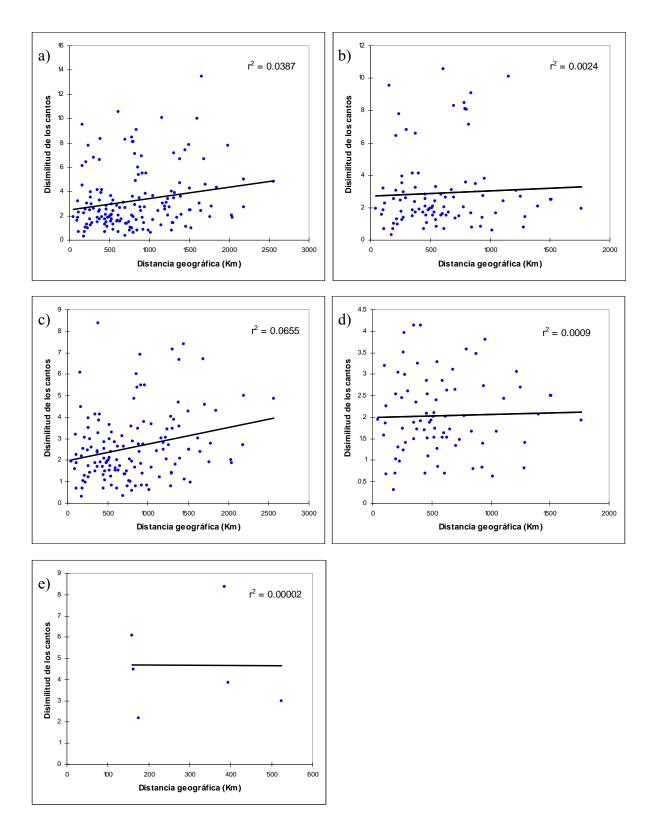


Figura 13. Representación gráfica de los valores de las matrices de distancia geográfica y disimilitud vocal. a) Todas las poblaciones, b) Islas Marías y poblaciones al este del Istmo de Tehuantepec, c) Poblaciones al este y oeste del Istmo de Tehuantepec, d) Poblaciones continentales al este del Istmo de Tehuantepec, e) Poblaciones al este del Istmo de Tehuantepec.

Análisis por tipo de vegetación

A cada una de las OGUs le correspondió solamente un tipo de vegetación siguiendo las propuestas por Olson *et al.* (2001). En total se obtuvieron 3 tipos de vegetación: Bosque de Pino-Encino, Bosque mesófilo de montaña y Selva seca tropical (Cuadro 3). Éste último no quiere decir que la especie habite en selvas secas, sino que se encuentra en las zonas de transición entre selva seca y bosques de encino, bosques de pino o pino-encino. Sin embargo, se consideró como selva seca para denotar que el hábitat es diferente.

Cuadro 3. Tipos de vegetación modificado de Olson *et al.* (2001) para cada unidad geográfica operacional.

Tipo de vegetación	OGU	
Bosque de Pino-Encino	2, 5-9, 11-16	
Bosque Mesófilo de Montaña	10, 17 y 18	
Selva Seca Tropical	1, 3 y 4	

Se utilizaron los datos de las dimensiones del escalamiento multidimensional no métrico para cada OGU y se analizó la variación con una prueba de MANOVA. Los valores de esta prueba descartan la posibilidad de encontrar diferencias significativas entre los tipos de vegetación y las dimensiones (F= 1.374, p= 0.243, gl= 4, Wilk's λ = 0.956). Por lo que se concluye que el tipo de vegetación no influye en los cantos de *Myadestes occidentalis* (Figura 12).

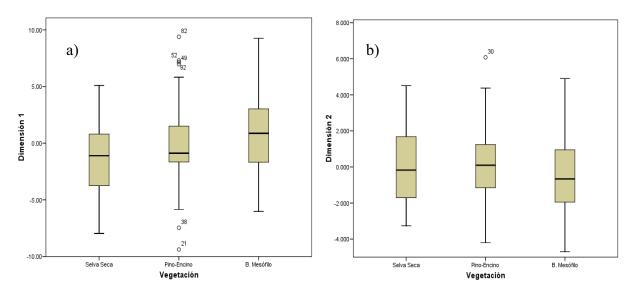


Figura 12. Variación de los cantos de *M. occidentalis* por tipo de vegetación en el que habitan. Dimensión 1 (a), Dimensión 2 (b).

Análisis de pesos y frecuencias

Se obtuvo el peso de 72 individuos de *Myadestes occidentalis* adultos tanto machos como hembras, eliminando a los individuos juveniles para evitar errores en los pesos de acuerdo a la edad de los individuos (Zink y Remsen 1986). Sin embargo, debido a que en los cantos no se pudo discriminar entre machos y hembras, para los pesos de los individuos también se optó por tomar el de ambos sexos y obtener el valor promedio de los pesos para cada OGU.

Los promedios de los pesos de cada OGU fueron sometidos a un análisis de correlación de Pearson para cada una de las medidas de frecuencia (frecuencia máxima y mínima del canto, frecuencia máxima y mínima de la introducción y frecuencia fundamental del canto).

No se encontró ninguna relación entre el peso y las frecuencias de los cantos. Ni para el cuerpo del canto (frecuencia máxima: r^2 = 0.024, F=0.198, p= 0.668; y frecuencia mínima: r^2 = 0.023, F= 0.185, p= 0.679). Ni para la introducción del canto (frecuencia máxima: r^2 = 0.091, F= 0.799 p= 0.397; y frecuencia mínima: r^2 = 0.025, F= 0.207, p= 0.662). La relación entre el peso y la frecuencia fundamental del canto tampoco fue significativa (r^2 = 0.009, F= 0.072 y p= 0.796; Figura 11).

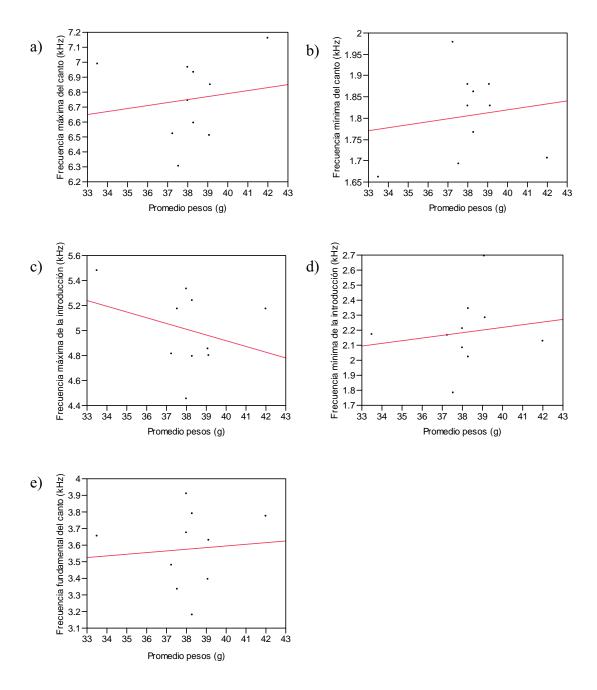


Figura 11. Gráficas de los promedios de los pesos en gramos contra las frecuencias de los cantos en kHz de *Myadestes occidentalis*. a) Frecuencia máxima del canto, b) frecuencia mínima del canto, c) frecuencia máxima de la introducción, d) frecuencia mínima de la introducción, e) frecuencia fundamental del canto.

DISCUSIÓN

Variación en la estructura del canto de M. occidentales

La diferencia en el tipo de sílabas de la frase introductoria entre las poblaciones continentales y la de las Islas Marías es notoria (Figura 6). Además, la frase introductoria de la población de las Islas Marías está compuesta por un menor número de sílabas. El cuerpo del canto de la población de las Islas Marías es diferente de las poblaciones continentales en el número de componentes, formando solo uno el cual se compone de una cadena de sílabas en un arreglo mucho más disparejo que en las poblaciones continentales. Este patrón es muy común en especies que tienen poblaciones continentales e insulares, siendo las poblaciones insulares los que presentan cantos menos elaborados y con menor variedad de notas y sílabas (e. g. Baptista y Jonson 1982, Baker et al. 2001), este patrón puede deberse a un efecto fundador y posteriormente la deriva cultural pudo haber modelado las diferencias en la estructura de sus cantos, puesto que entre las poblaciones de la parte continental las diferencias estructurales no son tan notorias entre las poblaciones y el tipo y número de sílabas es muy parecido, aunque también es probable que la deriva cultural esté actuando sobre sus cantos. Al parecer los errores al aprender los cantos de una generación a otra pudieron haber ocasionado que la población de Las lagunas de Montebello ahora presente más sílabas en la introducción. Sin embargo, aunque las poblaciones continentales presentan diferencias significativas entre sí en la duración del cuerpo del canto, no se observa una perdida en el tipo de sílabas y más bien se mantiene una estructura más o menos uniforme. Los resultados obtenidos son congruentes con los encontrados para otras especies con poblaciones insulares como en Certhia familiaris (Baptista y Johnson 1982), Geospiza fortis y G. scandens (Grant y Grant 1996), Meliphaga virescens (Baker et al. 2001) y Zonotrichia leucophrys (Slabbekoorn et al. 2003) entre otras, en las cuales las poblaciones de las islas tiene cantos distintos a los de las poblaciones continentales y con una menor variación en el tipo de sílabas.

Patrones geográficos

De acuerdo a Podos y Warren (2007), el patrón observado el canto de *M. occidentalis* es escalonado. Siendo la población de las Islas Marías la que presenta la mayor diferencia en el tipo de canto. Patrones similares a éste, han sido encontrados en diferentes especies. Por ejemplo, en *Pipilo maculatus* (Borror 1975), *Carpodacus mexicanus* (Mundinger 1975) y *Zonotrichia leucophrys* entre otros (Nelson *et al.* 2004).

Los resultados también sugieren que hay una ligera relación entre la distancia geográfica y la disimilitud de los cantos entre las poblaciones que están al oeste y al este del Istmo de Tehuantepec. Sin embargo, no se encontró que la distancia geográfica influya en las diferencias vocales entre las poblaciones a cada lado del Istmo de Tehuantepec, por lo cual, es probable que el Istmo esté actuando como barrera entre estas dos zonas. Otros trabajos han encontrado que el Istmo de Tehuantepec, por ser una zona de tierras bajas entre las montañas de Oaxaca y Chiapas, representa una barrera geográfica para varios grupos taxonómicos, como por ejemplo, algunas especies de plantas coníferas, así como para aves e insectos (Halffter 1987, Watson y Peterson 1999, Pérez-García et al. 2001, Márquez y Morrone 2003, Del Castillo et al. 2004). La diferencia entre las poblaciones que están al oeste del Istmo de Tehuantepec contra las que se encuentran al este también puede deberse al aprendizaje. Se sabe que los jóvenes de muchas aves canoras aprenden los cantos de los padres o de los vecinos (Payne 1981), haciendo probable que se den ligeros cambios con el tiempo y que las nuevas generaciones aprendan los cantos modificados y a su vez los modifiquen (Marler y Tamura 1964). Al estar separadas las poblaciones por distancias considerables o barreras geográficas, es altamente probable que los pequeños cambios que ocurran en una población no ocurran en otra y que dichos cambios se vayan diluyendo a lo largo de las poblaciones en las cuales no hay barreras. Por el contrario encontramos que la distancia entre las poblaciones de Chiapas y El Salvador es menor que la distancia que existe entre las poblaciones de Chiapas y Sonora o Sinaloa y que sin embargo, estas últimas tiene cantos más parecidos entre sí, lo cual supone que la diferencia con los cantos de la población de El Salvador no se debe únicamente a la distancia geográfica, lo cual apoya la hipótesis de que el aprendizaje podría estar influyendo aunque también puede deberse a otros factores como la selección sexual.

La población de las Islas Marías difiere del resto de las poblaciones en sus cantos. Nuestros resultados indican que el mar está actuando como una barrera geográfica impidiendo el contacto con las poblaciones continentales y las de las Islas Marías o al menos haciendo que la tasa de migración disminuya, provocando que las diferencias entre sus cantos sean mayores. Resulta interesante que la población de Las Lagunas de Montebello y la de Coapilla, ambas en Chiapas, que son dos de las más cercanas (159Km de distancia en línea recta entre ellas), presentan cantos significativamente diferentes. Los análisis separan éstas poblaciones en distintos grupos (Figura 10). Sin embargo, no hay una barrera geográfica aparente y ambas poblaciones

pertenecen a la provincia biogeográfica de los Altos de Chiapas (CONABIO 1997). Esto sugiere que probablemente el intercambio cultural entre estas dos poblaciones puede ser bajo o nulo. Sosa-López (2004) también encontró que entre las poblaciones de *Chlorospingus ophthalmicus* de Coapilla y las Lagunas de Montebello tienen cantos que son más distintos entre sí que con otras poblaciones más lejanas, lo cual sugiere que el aprendizaje podría estar influyendo en las diferencias que existen entre estas dos poblaciones (Podos *et al.* 2004).

Efecto de la vegetación

El hábitat puede influir en las características y transmisión de los cantos (Wiley y Richards 1982, Slabbekoorn y Smith 2002a, Slabbekoorn et al. 2002). Los bosques tropicales caducifolios que se encuentran en las Islas Marías, presentan una comunidad densa cuando están en estado natural o de escasa perturbación (Rzedowski 2006). La densidad de los bosques de pino-encino es muy variable, algunos llegan a formar cerradas y sombrías espesuras pero lo más común es que sean moderadamente abiertos (Rzedowski 2006). El bosque mesófilo de montaña es denso y con árboles de 15-30 m de altura con troncos de distintos grosores que pueden llegar hasta los 2 metros de diámetro (Rzedowski 2006). De acuerdo a lo anterior, las poblaciones de M. occidentalis de los bosques mesófilos de montaña y el bosque tropical caducifolio deberían tener el ritmo de la introducción muy similar debido a que la densidad de la vegetación en que habitan es alta. Sin embargo, esto no ocurre así, y encontramos que las poblaciones que habitan en bosques mesófilos de montañas se parecen más a las de los bosques de pino-encino que son menos densos, lo cual nos indica que el ritmo de la frase introductoria no se ve afectado por la densidad de la vegetación. En cuanto al ritmo de la introducción, la degradación del sonido por parte del hábitat podría ser un factor importante, que hace que las distintas poblaciones ajusten los ritmos de sus cantos de acuerdo al hábitat en que se encuentran (Baptista y Morton 1982). Esto se ve especialmente en zonas con vegetación densa como los bosques, donde la reflección del sonido en los troncos de los árboles, ramas, hojas, el dosel o el suelo, hacen que sea difícil distinguir los elementos sucesivos causando reverberaciones (Catchpole y Slater 2008). Si las sílabas introductorias de los cantos de Myadestes occidentalis se ven afectadas por las reverberaciones, uno esperaría que emitieran las sílabas de una manera más rápida en las poblaciones que habitan en lugares con vegetaciones menos densas y

viceversa (Catchpole y Slater 2008). Sin embargo, en el presente estudio no se midió la densidad de la vegetación.

La estructura del canto fue muy uniforme casi en todas las poblaciones, excepto en la población de las Islas Marías que difiere del resto de las poblaciones, formando cantos más simples. Se ha sugerido que la estructura de los cantos puede variar debido al hábitat (Hansen 1979). Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que el tipo de hábitat no está relacionado con los cantos de esta especie. Por otra parte, existen dos teorías sobre la complejidad y simplicidad de los cantos de aves insulares las cuales podrían explicar las diferencias encontradas en la población de las Islas Marías. La primera supone que los cantos de las aves insulares son más complejos debido a la baja presión selectiva especie-específica que tienen en comparación con las aves continentales (Miller 1982). Esta hipótesis sugiere que en algunos casos la ausencia de depredadores y la selección sexual pueden hacer que los cantos y otros caracteres se vuelvan más elaborados. La segunda teoría tiene que ver con el efecto fundador (Baker 1996, Begon et al. 2006), un cuello de botella en la población podría estar ocasionando una pérdida en la variación de los cantos porque los individuos jóvenes son expuestos a un menor tipo de cantos y elementos (Baker y Jenkins 1987). Estas teorías no son mutuamente excluyentes ya que una población puede tener cantos complejos pero altamente estereotipados y variar poco entre individuos (Naugler y Smith 1991). En otras palabras, los cantos tienden a volverse más simples en cuanto a estructura, pero más variables entre individuos (Marler 1960, Baker y Jenkins 1987, Lynch 1996). Éstas dos hipótesis se engloban en la teoría de la deriva cultural (Cultural drift), la cual, se refiere a las diferencias en los cantos debidas a los errores al aprender los cantos y que además se puede ver acentuado por el efecto fundador, sobre todo en poblaciones que habitan en islas (Podos et al. 2004). Estas hipótesis podrían explicar la simplicidad de los cantos en la población de las Islas Marías y concuerda con lo encontrado por Baker (1996) en Meliphaga virescens. Grant y Grant (1996) en Geospiza fortis y G. scandens para las cuales reportan que las poblaciones de islas más grandes tienen mayor repertorio de cantos y más tipos de sílabas en sus cantos. Por lo tanto, es probable que la población de las Islas Marías haya llegado ahí proveniente del continente dándose un efecto fundador por algún o algunos individuos jóvenes, ya que éstos abandonan el nido a las pocas semanas de nacidos y se dispersan hacia nuevos territorios (Kroodsma 2004). Por ejemplo, Baker (1996) encontró que en Meliphaga virescens, las diferencias de sus cantos con los del continente, así como la falta de respuesta al "play back" entre

las poblaciones, podrían deberse a un efecto fundador. Además, se tienen registros de que en la década de 1930 en los censos anuales de aves en las Islas Marías, *Myadestes occidentalis* era una especie común en las islas. Sin embargo, a partir de 1938 no fue registrado en estas islas (Stager 1957, Grant y Cowan 1964), aunque actualmente, existe una población residente allí, sugiriendo un posible efecto fundador reciente en estas islas.

Lynch y Baker (1994) encontraron que otro factor importante para la colonización es la migración. Sin embargo, M. occidentalis es una especie no migratoria, lo cual, reduce la probabilidad del flujo de individuos entre poblaciones. Se sabe que hacen pequeñas migraciones pero éstas son altitudinales y ocurren durante el invierno (Howell y Webb 1995). Quizás un análisis de tamaño de repertorio, en el cual se realice un catálogo del tipo y número de sílabas, podría ayudar a conocer si la población de las Islas Marías tiene un menor número de sílabas. Además se podría saber si sus cantos son estereotipados en comparación a los del continente. Otra forma sería analizando si la estructura del hábitat afecta la transmisión de sus señales acústicas y que sus cantos se adapten al hábitat para evitar la distorsión (Hansen 1979, Slabbekoorn y Smith 2002a). Si el hábitat estuviera influyendo en los cantos de M. occidentalis se esperaría que los que habitan en tipos de vegetación similares también tuvieran cantos muy parecidos y los de diferentes tipos de vegetación tuvieran cantos diferentes (Slabbekoorn y Smith 2002a) Nuestros resultados muestran que el tipo de vegetación no está modelando los cantos de esta especie, por ello, es posible encontrar poblaciones que habitan en distintos hábitat con cantos similares por ejemplo, la población de las Islas Marías que habita en el mismo tipo de vegetación que las poblaciones de Sinaloa y Nayarit tiene cantos significativamente diferentes a los de las demás poblaciones y sin embargo, los cantos de éstas dos últimas poblaciones son más parecidos a los del resto del continente.

Relación entre el peso y las frecuencias de los cantos

El tamaño de los individuos influye en las frecuencias en que emiten sus cantos (Ryan y Brenowitz 1985, Podos 2001, Brumm 2009). Sin embargo, en *M. occidentalis* el tamaño corporal no parece afectar. Este patrón también fue encontrado en *Junco hyemalis* y *Serinus serinus* (Cardoso *et al.* 2008) y en *Orthonyx spaldingii* (Koetz *et al.* 2007), donde las frecuencias de los cantos no se ven afectadas por los tamaños corporales de las aves. Brumm (2009) encontró que en general la amplitud de los cantos de *Lusciana*

megarhynchos y Taeniopygia guttata no se modifica por el tamaño corporal. Es importante tener en consideración que las aves pueden aprender e imitar cantos y especialmente en las aves oscines o canoras (Hultsch y Todt 2004, Kroodsma 2004, Catchpole y Slater 2008), la frecuencia es una característica flexible, por lo tanto es probable que las vocalizaciones no reflejen de manera honesta el tamaño corporal de las aves (Brumm 2009). Además, las aves pueden modificar las frecuencias a las que emiten sus cantos dependiendo del ruido del hábitat en el que se encuentran (Brumm y Todt 2002, Halfwerk y Slabbekoorn 2009, Ríos-Chelén 2009). Por lo tanto, no sorprende el no encontrar una relación entre el tamaño corporal y los cantos de M. occidentalis.

Aunque, para éste trabajo no se contó con datos de los pesos de varias poblaciones, entre ellas las de las Islas Marías y El Salvador, lo cual podría estar sesgando el resultado. Si tomamos en cuenta que la población de El Salvador pertenece a la subespecie de tamaño más pequeño (Dickey y Van Rossem 1938) y si el tamaño corporal estuviera afectando los cantos de esta especie, se esperaría que ésta población fuera la que presentara una frecuencia mínima por arriba de las demás poblaciones y por el contrario la población de las Islas Marías presentaría las frecuencias más bajas ya que al menos en cuanto al tamaño de sus tarsos son los de mayor tamaño (Stejneger 1882, Phillips 1991). Sin embargo, es probable que este fenómeno ocurra principalmente a nivel interespecífico y no a nivel intraespecífico.

Implicaciones taxonómicas

Se pueden distinguir cuatro grupos en la especie *M. occidentalis* con base en las características temporales y espectrales de sus cantos. El primer grupo corresponde a la población de las Islas Marías; el segundo, es el de las poblaciones de las Lagunas de Montebello; el tercero para la población de El Salvador y finalmente el más grande está conformado casi por todas las poblaciones de México excepto por las Islas Marías y Las Lagunas de Montebello (Figura 10). Estos resultados se parecen mucho a los grupos encontrados con base en su morfología, mediante la cual se propusieron tres subespecies (Stajneger 1882, Dickey y Van Rossem 1925, Collar 2005). Sin embargo, al contrario de estos autores, nuestros datos sugieren que las poblaciones de Chiapas se parecen más a las de la parte continental de México que a las de Centroamérica. Por ejemplo, la población de las Lagunas de Montebello no se agrupa con la población de El Salvador, como se esperaría de acuerdo a las subespecies actualmente propuestas. Sin embargo,

los análisis de aislamiento geográfico, sugieren que el Istmo de Tehuantepec podría ser una barrera geográfica que a futuro talvez ocasione procesos de especiación. Actualmente los resultados muestran que las poblaciones de Chiapas (Coapilla y El Triunfo), se agrupan con las del centro y norte de México, a excepción de ello, se podría decir que los cantos de *Myadestes occidentalis* casi reflejan los resultados obtenidos anteriormente mediante su anatomía (Figura 2).

Conclusiones.

Los cantos de *Myadestes occidentalis* varían en su estructura y duración, principalmente en las poblaciones de las Islas Marías, Las Lagunas de Montebello y la de El Salvador. Además, se pueden distinguir cuatro tipos de canto que corresponden a las Islas Marías, El Salvador, Lagunas de Montebello y a casi toda la parte continental de México.

Existe una ligera relación entre la distancia y la disimilitud de los cantos y es probable que el Istmo de Tehuantepec actúe como barrera geográfica para las poblaciones que habitan al este y oeste del mismo.

No hay relación entre la variación del canto y los tipos de vegetación. Además, el tamaño corporal no afecta las frecuencias de los cantos de *M. occidentalis*.

Los resultados sugieren que el modelo de aprendizaje y la presencia de una barrera geográfica como el Istmo de Tehuantepec, podrían explicar la variación en los cantos de *M. occidentalis*.

Sugerencias a futuro

Es necesario seguir investigando diversos aspectos de la conducta de esta especie y en particular los cantos. A la fecha no se sabe si la hembras cantan o no y de hacerlo, abriría una nueva serie de preguntas, tales como ¿si las hembras cantan, su canto es igual de elaborado que el de los machos?, ¿los emiten para marcar territorio?, ¿cantan en las mismas frecuencias que los machos?, ¿tienen el mismo repertorio que los machos?

Otro aspecto importante es el estudio del repertorio de cantos de *M. occidentalis*. El cual ayudaría a comprender mejor la variación de sus cantos.

Un aspecto fundamental sería analizar el tipo de sílabas de los cantos de los juveniles y ver que tanto se parecen a los cantos de la población de las Islas Marías y finalmente sería interesante conocer si los cantos de un mismo individuo varían de un año a otro. Así como la preferencia de las hembras a algunas características del canto de los machos.

LITERATURA CITADA

Alström, P. 2001. The use of sounds in bird systematics. Introductory Research Essay No. 2. Department of Systematyc 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. 7^a edición. American Ornithologist's Union, Washington, D.C.

Baker, M. C. 1996. Depauperate meme pool of vocal signals in island population of singing honeyeaters. *Animal Behaviour* 51: 853-858

Baker, M. C., E. M. Baker y M. S. A. Baker. 2001. Island and island-like effects on vocal repertoire of singing honeyeaters. *Animal Behaviour* 62:767-774

Baker, A. J., y P. F. Jenkins. 1987. Founder effect and cultural evolution of songs in an isolated population of Chaffinches, *Fringilla coelebs*, in the Chatham Islands. *Animal Behaviour* 35:1793-1803.

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.) Curación moderna de colecciones ornitológicas. American Ornithologist's Union, Washington, D.C.

Baptista, L. F. y R. B. Johnson. 1982. Song variation in insular and mainland California Brown Creeper (*Certhia familiaris*). *Journal of Ornithology* 123: 131-144

Baptista, L. F. y M. L. Morton. 1982. Song learning and mate selection in montane white-crowned sparrows. *Auk* 99:537-547

Baptista, L. F., y D. E. Kroodsma. 2001. Avian bioacoustics: a tribute to Luis Baptista. pp. 11–52 En: J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal, (eds.) Handbook of the birds of the world. Vol. 6. Lynx Edicions, Barcelona, España.

Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4^a edición, Blackwell Publishing Ltd. Reino Unido.

Borg, I. y P. J. F. Groenen. 2005. Modern multidimensional scaling: Theory and applications. 2^a edición. Springer Science Business Media, Inc. New York

Borror, D. J. 1975. Songs of the Rufous-Sided towhee. Condor 77: 183-195

Brumm, H. 2009. Song amplitude and body size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1157-1165

Brumm, H. y D. Todt. 2002. Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Animal Behaviour* 63:891-897

Cardoso, G. C., A. T Mamede, J. W. Atwell, P. G. Mota, E. D. Ketterson y T. D. Price. 2008. Song frequency does not reflect differences in body size among males in two oscines species. *Ethology* 114:1084-1093

Catchpole, C. K. y P. J. B. Slater. 2008. Bird song: biological themes and variations. 2^a edición. Cambridge University Press. Reino Unido. pp. 335

Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R. A. Medellín y Y. Domínguez-Castellanos. 2005. Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 9:21-71

Cepeda-Pizarro, J. G., H. Vasquez, H. Veas y G. O. Colon. 1996. Relaciones entre tamaño corporal y biomasa en adultos de Tenebrionidae (Coleoptera) de la estepa costera del margen meridional del desierto chileno. *Revista Chilena de Historia Natural.* 69: 67-76.

Charif, R.A., A.M. Waack, y L.M. Strickman. 2008. Raven Pro 1.3 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, Nueva York. pp. 313

Chaverri-Polini, A. 1998. Las montañas, la diversidad biológica y su conservación. *Unasylva* 195 (http://www.fao.org/DOCREP/W9300S/w9300s09.htm)

Collar, N. J. 2005. Family Turdidae (Thrushes). pp. 514-807 En: J. del Hoyo, A. Elliott, y D. A. Christie. (eds.) Hand Book of the birds of the world. Vol. 10. Lynx Edicions, Barcelona, España.

Collins, S. 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. pp. 39-79. En: P. Marler y H. Slabbekoorn (eds.) Nature's music the science of birdsong. Elsevier Academic Press. San Diego, California.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.

Del Castillo, R. F., J. A. Pérez de la Rosa, G. Vargas Amado y R. Rivera García. 2004. Coníferas. pp. 141-158. En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-Wolrd Wildlife Fund, México.

Dickinson, E. C. (ed.) 2003. The Howard y Moore complete checklist of the birds of the world. 3er Edición. Princeton University Press, Nueva Jersey. pp. 1039.

Dickey, D. R. y A. J. Van Rossem. 1925. Four new birds from El Salvador. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 33:133-136

Dickey, D. R. y A. J. Van Rossem. 1938. The Birds of El Salvador. *Zoological Series, Field Museum of Natural History* Vol. 23, Chigago, USA.

Ehrlich, P. R. 2003. Las aves de México en peligro de extinción. Ciencias 69:76-77

Espinosa-Organista, D., J. J. Morrone, J. Llorente-Bousquets y O. Flores-Villela. 2002. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. La Prensa de Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. pp. 133

ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1999. ArcView GIS Ver. 3.2. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, USA.

Evans, E. J. y E. N. Bazley. 1956. The absorption of sound in air at audio frequencies. *Acustica* 6:238-245

Godoy, S., G. Muñoz, T. Quijada, R. D'Aubeterre y G. Gómez. 2001. El peso corporal y su relación con la talla en caprinos. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología* Volumen especial: 146-149

Gordillo-Marínez, A. y Sosa-López, J. R. 2009. Digitalización de la biblioteca de sonidos naturales del museo de zoología, Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F.

Grant, V. 1971. Plant speciation. Columbia University Press, New York.

Grant, B. R. y P. R. Grant. 1996. Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution* 50: 2471-2487

Grant, P. R. e I. M. Cowan. 1964. A review of the avifauna of the Tres Marias islands, Nayarit, Mexico. *Condor* 66:221-228

Graves, G. R. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in andean forest birds. *Auk* 102: 556-579

Halffter, G., 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114

Hair, J., W. C. Black, B. J. Babin, R. E. Anderson. 2009. Multivariate data analysis. 7^a Edición. Prentice Hall. Reino Unido. pp. 816

Halfwerk, W. y H. Slabbekoorn. 2009. A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Animal Behaviour (En prensa)*

Hansen, P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structure to long-distance propagation and hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* 27: 1270-1271

Howell, S. N. G., y S. Webb. 1995. A Guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press. Nueva York. pp. 851

Hultsch, H. y D. Todt. 2004. Learning to sing. pp. 80-107. En: P., Marler y H. Slabbekoorn, (eds.) Nature's music the science of birdsong. Elsevier Academic Press. San Diego, California.

Johnson, N. K. 1980. Character variation and evolution of sibling in the *Empidonax difficilis-flavescens* complex. *University of California Publication in Zoology* 112: 1-151

Langmore, N. E. 1998. Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 136-140

Koetz, A. H., D. A. Westcott y B. C. Congdon. 2007. Geographical variation in song frequency and structure: the effects of vicariant isolation, habitat type and body size. *Animal Behaviour* 74: 1573-1587

Kroodsma, D. 2004. The diversity and plasticity of bird song. pp. 108-131. En: P., Marler y H. Slabbekoorn, (eds.) Nature's music the science of birdsong. Elsevier Academic Press. San Diego, California.

Larom, D., M. Garstang, K. Payne, R. Raspet y M. Lindeque. 1997. The influence of surface atmospheric conditions on the range and area reached by animal vocalizations. *The journal of Experimental Biology* 200: 421-431

Legendre, P. y L. Legendre. 1998. Numerical ecology. 2^a Edición. Elsevier. Amsterdam. pp. 853

Levin, R. N. 1996. Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: I. Removal experiment. *Animal behaviour* 52:1093-1106

Linares, G. 2001. Escalamiento multidimensional: conceptos y enfoques. *Revista Investigación Operacional* 22: 173-183

Lynch, A. 1996. The population memetics of bird song. En: D.E., Kroodsma y E. H. Miller, (eds.) Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca.

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., y M. Tamura. 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* 146:1483–1486

Marler, P. 1960. Bird song and mate selection. En: W. E., Lanyon y W. N. Tavolga (eds.) Animal sounds and communication. Washington D. C., American Institute of Biological Science. pp. 348-367

Marler, P. 2004. Bird calls: a cornucopia for communication. pp. 132-177. En: P., Marler y H. Slabbekoorn, (eds.) Nature's music the science of birdsong. Elsevier Academic Press. San Diego, California

Marler, P. y H. Slabbekoorn, (eds.), 2004. Nature's music the science of birdsong. Elsevier Academic Press. San Diego, California. pp. 513.

Márquez, J. y J. J. Morrone. 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 90: 15-25

Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Hardvard University Press. Cambridge. pp. 797

Miller, E. H. 1982. Character and variance shift in acoustic signals. pp. 253-295. En: D. E. Kroodsma y E. H. Miller (eds.) Acoustic communication in birds, Vol. 1. Academic Press, New York.

Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América latina y el Caribe. M&T-Manuales & Tesis SEA, Vol. 3. Zaragoza. pp. 148

Morrone, J. J. 2003. El lenguaje de la cladística. 2ª edición. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.

Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, Componentes bióticos y zonas de transición. Revista Brasileira de Entomología 48:149-162

Mundinger, P. C. 1975. Song dialects and colonization in the house finch, *Carpodacus mexicanus*, on the east coast. *Condor* 77:407-422

Mundinger, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in aquired vocalizations in birds. pp. 142-208. En: D. E. Kroodsma y E. H. Miller (eds.) Acoustic communication in birds. Vol. 2. Academic Press. Nueva York.

Naugler, C. T. y P. C. Smith. 1991. Song similarity in an isolated population of Fox Sparrows (Passerella iliaca). *Condor* 93: 1001-1003

Nelson, D. A., Halberg, K. I. y Soha, J. A. 2004. Cultural evolution of Puget sound White Crowned Sparrow song dialects. *Ethology* 110:879-908

Nyári, A. S. 2007. Phylogeographic patterns, molecular and vocal differentiation, and species limits in *Schiffornis turdina* (Aves). *Molecular Phuylogenetics and Evolution* 44: 154-164

Olson, D. M, E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V.N. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W.Wettengel, P. Hedao, & K.R.

Kassem. 2001. Terrestrial Ecorregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51:933-938

Payne, R. B. 1981. Song learning and social interaction in Indigo buntings. *Animal Behavior* 29:688-697

Payne, R. B. 1986. Bird songs and avian systematics. pp. 87-114. En: Johnston, R. F. (eds.) Current Ornithology. Vol. 3. Plenum Press. Nueva York.

Pérez-García, E. A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana* 56: 19-88

Phillips, A. R. 1991. The known birds of north and middle America: distribution and variation, migrations, changes, hybrids, etc. Part II. Published by Allan R. Phillips. Denver, Colorado. USA.

Podos, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409:185-188

Podos, J., S. K. Huber y B. Taft. 2004. Bird song: the interface of evolution and mechanism. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 35:55-87

Podos, J. y S. Nowicki. 2004. Performance limits on birdsong. pp. 318-342. En: Marler, P. y H. Slabbekoorn (eds.) Nature's music the science of birdsong. Elsevier Academic Press. San Diego, California.

Podos, J. y P. S. Warren. 2007. The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study of Behavior* 37: 403-458

Pratt, H. D. 1982. Relationships and speciation of the Hawaiian thrushes. Living Bird 19: 73-90

Price, J. J., y S. M. Lanyon. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the Oropendolas. *Evolution* 56: 1514-1529

Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), 1998. Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press.

Ridgely, R. S., T. F. Allnutt, T. Brooks, D. K. McNicol, D. W. Mehlman, B. E. Young, y J. R. Zook. 2007. Digital Distribution Maps of the Birds of the Western Hemisphere, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA

Ridway, R. 1907. The birds of north and middle America. Part 4. Government Printing Office. Washington. USA.

Ríos-Chelén, A. A. 2009. Bird song: The interplay between urban noise and sexual selection. *Oecología Brasiliensis* 13: 153-164

Robbins, M. y S. N. G. Howell. 1995. A new species of Pygmy-Owl (Strigidae: *Galaucidium*) from the eastern Andes. *Auk* 107:1-6

Ryan, M. y E. Brenowitz. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 127: 87-100

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México. pp. 431

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ª. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. pp. 504

Sánchez-Gonzáles, 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, UNAM. México, D. F.

Sánchez-González, L. A. 2007. Patrones biogeográficos de la diversidad de las aves en los bosques montanos húmedos del Neotrópico. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.

Slabbekoorn, H. 2004. Singing in the wild: the ecology of birdsong. pp. 178-205. En: P. Marler y H. Slabbekoorn, (eds.) Nature's music the science of birdsong. Elsevier Academic Press. San Diego, California.

Slabbekoorn, H., J. Ellers y T. B. Smith. 2002. Birdsong and sound transmission: the benefits of reverberations. *Condor* 104: 564-573

Slabbekoorn, H., A. Jesse y D. A. Bell. 2003. Microgeographic song variation in island populations of the White-Crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys nutalli*): innovation through recombination. *Behaviour* 140: 947-963

Slabbekoorn, H. y T. B. Smith. 2002a. Bird song, ecology and speciation. *The Royal Society*, Serie B 357: 493-503

Slabbekoorn, H. y T. B. Smith. 2002b. Habitat-dependent song divergence in the Little Greenbul: an analysis of environmental selection pressure on acoustical signals. *Evolution* 56(9):1849-1858

Sokal, R. R. y R. J. Rohlf. 1969. Introduction to biostatistics. Dover Publications. Inc. Nueva York.

Sosa-López, J. R. 2007. Variación geográfica en las vocalizaciones del complejo *Campylorhynchus rufinucha* (Aves: Troglodytidae) de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.

Stager, K. E. 1957. The avifauna of the Tres Marias islands, Mexico. Auk 74: 413-432

Stejneger, L. 1882. Description of two new races of *Myadestes obscurus* Lafr. Proceedings of the United States National Museum. pp. 371-374

Trejo, I. 2004. Clima. pp. 67-85 En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.

Tubaro, P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología* 7: 19-32

Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro y K. E. Omland. 2009. Phyylogeny of the Roufus-Naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation and hybridization in Mesoamerica. *Auk* 126: 765-778

Valderrama, S., J. Parra, N. Dávila y D. Mennill. 2008. Vocal Behavior of the critically endangered Niceforo's Wren (*Thryothorus nicefori*). *Auk* 125: 395-401

Watson, D. M. y A. T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography* 22: 528-589

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, Inc. USA. pp. 439

Wiley, R. H. y D. G. Richards. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3: 69-94

Wiley, R. H. y D. G. Richards. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: Sound transmission and signal detection. pp. 131-181 En: D. E., Kroodsma y E. H. Miller (eds.) Acoustic communication in birds. Vol. 1 Academic Press, Nueva York.

Wooton, W., E. F. Beckenbach y F. J. Fleming. 1976. Geometría analítica moderna. Publicaciones Cutural. Mexico Distrito Federal.

Zink, R.M. & Remsen, J. V., Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. pp.1–69. En: R. F. Johnston (ed.) Current ornithology. Vol. 4, Plenum Press, New York.

Anexo 1. Hoja de captura de datos de las grabaciones

	Latitud Longitud Altitud	dmsni	
Tipo de vegetación:	Autov	Insti	
Colector: Grabadora: Micrófono: Formato: Track completo mono Mitad track mono Marca cinta (medio de grabación):	Direc. Colector: Parábola (si) (no) Filtro: Modelo y marca parábola: Mono con 2 diferentes señales Info. Adicional	ero otro	
No. Catálogo: Cinta: Corte:	Distancia cercana Distancia lejana	Fecha: Hora:	
	: (si) (no) Duración (s):	为是是特殊的。 1000年第一日本的社会的概念。	
Especies fondo:	Calidad: (*) 1 2 3 4 (*)	0 25 50 75 100 Luna: (4) 1 2 3 (4) NA NI	
# individuos: prenatal nido volantón juveni	il () inmaduro () adulto ()	desconocido ()	
Sexo: Macho () Hembra () Desconocido ()	Abundancia: (-)	Abundancia: (-) 1 2 3 4 5 (+)	
Estimulo: (Natural) (Imitación humana) (PB misma sp.) (PB propio canto) (PB artificial) (NA) (ND) Otro:	Canto especial: (Dueto) (Des (Susurro) (Vuelo) (ND) (N	Canto especial: (Dueto) (Despliegue visual) (Mímica) (Susurro) (Vuelo) (ND) (NA) Otro:	
Conducta: (Perchado) (Cuidando crias) (Forrajeo) (Leck) (Llegado (Regaño) (Vuelo) (Vuelo repentino) (NA) (ND) Otro:	a) (Partida) (Pelea) (Peligro) (Perch	nado) (Pidiendo alimento)	
Respuesta a PB: (NA) (Acercamiento) (Ataque) (C. normal) (C. diferente) (Orientación) (Ninguna) (ND) Otra:	Categoría: (Canto) (Llamado (NA) (ND) Otro:) (Mecánico) (Subcanto)	
Fuente del sonido: (alas) (cola) (cuernos) (laringe) (patas) (pic	co) (saco aéreo) (siringe) (tamboreo)	(ND) (NA)	
Cond. Climática:Temperatura:	Hábitat:		
Observaciones:	Canales	AnalizadoCapturado	
	Distancia cercana Distancia lejana Distancia lejana	Hora:	
Especie: Visto Especies fondo:	Calidad: (*) 1 2 3 4 (*)	The state of the s	
		Luna: (-) 1 2 3 (+) NA N	
	il () inmaduro () adulto ()		
	il () inmaduro () adulto () Abundancia: ()	desconocido ()	
# individuos: prenatal () nido () volantón () juveni Sexo: Macho () Hembra () Desconocido () Estimulo: (Natural) (Imitación humana) (PB misma sp.)		desconocido () 1 2 3 4 5 ⁽⁺⁾ spliegue visual) (Mímica)	
# individuos: prenatal () nido () volantón () juveni Sexo: Macho () Hembra () Desconocido () Estimulo: (Natural) (Imitación humana) (PB misma sp.)	Abundancia: (*) Canto especial: (Dueto) (Des (Susurro) (Vuelo) (ND) (N	desconocido () 1 2 3 4 5 (*) spliegue visual) (Mimica) (A) Otro:	
# individuos: prenatal (nido (volantón (juveni Sexo: Macho (Hembra (Desconocido () Estimulo: (Natural) (Imitación humana) (PB misma sp.) (PB propio canto) (PB artificial) (NA) (ND) Otro: Conducta: (Perchado) (Cuidando crías) (Forrajeo) (Leck) (Llegado	Abundancia: (*) Canto especial: (Dueto) (Des (Susurro) (Vuelo) (ND) (N	desconocido () 1 2 3 4 5 ⁽⁺⁾ spliegue visual) (Mímica) (A) Otro: nado) (Pidiendo alimento)	
# individuos: prenatal nido volantón juveni Sexo: Macho Hembra Desconocido Estimulo: (Natural) (Imitación humana) (PB misma sp.) (PB propio canto) (PB artificial) (NA) (ND) Otro: Conducta: (Perchado) (Cuidando crías) (Forrajeo) (Leck) (Llegado (Regaño) (Vuelo) (Vuelo repentino) (NA) (ND) Otro: Respuesta a PB: (NA) (Acercamiento) (Ataque) (C. normal)	Abundancia: (*) Canto especial: (Dueto) (Des (Susurro) (Vuelo) (ND) (N (A) (Partida) (Pelea) (Peligro) (Perch Categoría: (Canto) (Llamado (NA) (ND) Otro:	nado) (Pidiendo alimento) (Mecánico) (Subcanto)	