



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

TESIS

Variación morfológica y vocal en el saltaparedes feliz
Pheugopedius felix (Aves: Troglodytidae).

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

Biólogo

PRESENTA

SAHID MARTÍN ROBLES BELLO



DIRECTOR DE TESIS:
Biól. Alejandro Gordillo Martínez

MÉXICO, D. F. 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Agradecimientos.

Esta tesis fue realizada como parte del Taller “Biodiversidad de Vertebrados Terrestres de México”, a cargo del Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza e impartido por el personal del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM. El trabajo de investigación se llevó a cabo con los recursos obtenidos del proyecto PAPIIT IN-217212 y con financiamiento del proyecto CONACyT 152060. También recibí apoyo financiero por parte del Occidental College para realizar una estancia de investigación en el Moore Laboratory of Zoology, California, EUA.

Resumen

La variación geográfica es un primer paso en el proceso de especiación, y por lo tanto su estudio es importante para entender el proceso evolutivo. En este trabajo se estudió la variación en la morfología y el canto de *Pheugopedius felix* a lo largo de su área de distribución. *P. felix* es un ave pequeña (13 cm) endémica a México que se distribuye desde Sonora hasta Oaxaca, con una población en el archipiélago Tres Marías, Nayarit. Con la finalidad de evaluar si existen diferencias entre poblaciones tanto en la morfología como en el canto se aplicó un análisis multivariado de varianza (MANOVA) seguido por un análisis de funciones discriminantes (DFA), y se utilizó el algoritmo de máxima diferencia de Monomier implementado en el software *Barrier* con la finalidad de detectar discontinuidades en la estructura y características acústicas del canto. Finalmente, se aplicó un análisis de regresión lineal para examinar si existe correlación entre las diferentes variables morfológicas y la frecuencia del canto. Los resultados obtenidos muestran poca variación morfológica en las poblaciones continentales de esta especie; sin embargo los ejemplares insulares presentan un pico considerablemente más largo y delgado. El canto presenta dos variantes principales, una con un trino al final y otra sin este trino. La variante sin trino es mucho más común en las poblaciones sureñas en Guerrero y Oaxaca. También se encontró que la frecuencia del canto está correlacionada con la mayoría de las variables morfológicas, pero solo dos de estas correlaciones fueron significativas (entre longitud del culmen y frecuencia mínima y entre cuerda alar y frecuencia central). Los datos genéticos para esta especie sugieren que la variación en el tamaño del pico de las poblaciones isleñas es debida a presiones de selección reciente pero intensa, mientras que la variación en el canto probablemente se mantenga por aprendizaje. Es posible que la historia evolutiva reciente de esta especie haya estado fuertemente influenciada por las oscilaciones climáticas del Pleistoceno.

Palabras clave: Variación geográfica, Oeste de México, Evolución, Morfometría, Canto, *Pheugopedius felix*.

Abstract.

Geographic variation is a starting point during speciation, and thus its study is important for the understanding of the evolutionary process. In this work we studied the geographic variation in *Pheugopedius felix* along its distribution area. *P. felix* is a small songbird (13cm) which is endemic to Mexico, distributed in the mainland from Sonora to Oaxaca, with populations in the Tres Marias Archipelago. To assess if there's significant differences between populations in morphology and song, multivariate analysis of variance (MANOVA) was carried out, followed by discriminant function analysis to further analyze the structure of this variation. To locate discontinuities in song characteristics and structure, Monmonier's algorithm as implemented in the Barrier software was used. Finally we carried out lineal regression analysis to assess if there's a correlation between morphological variables and song frequency. Results indicate there's little morphological variation in mainland populations; however, island birds show a beak that is significantly longer and more slender. Song shows two main variants, one with a final trill segment and one without. The variant that lacks a trill is much more common in the southern populations in the states of Guerrero and Oaxaca. With these results it was also found that the frequency (pitch) of song was correlated with most of the morphological variables, but this correlation was only significant for two pairs of variables (culmen length and minimum frequency, and wing chord and central frequency). Genetic data for this species suggest that the variation in beak size in island populations is due to recent but intense selection pressure, while song variation might be maintained by song learning. It's likely that the recent evolution of this species was influenced by the climatic oscillations during the Pleistocene.

Keywords: Geographic variation, Western Mexico, Evolution, Morphometrics, Birdsong, *Pheugopedius felix*.

Índice

1.	Introducción	6
2.	Antecedentes	7
2.1	Diagnosis del Taxón	8
2.2	Distribución	9
2.3	Situación taxonómica	10
2.4	Canto	10
3.	Objetivos	12
3.1	Objetivo general	
3.2	Objetivos particulares	12
4.	Método	14
4.1	Colecta de datos	14
4.2	Morfometría	15
4.3	Canto	16
4.4	Análisis Estadístico	17
5.	Resultados	18
5.1	Morfometría	18
5.2	Canto	20
5.3	Correlación canto-morfología	25
6.	Discusión	26
6.1	Morfometría	26
6.2	Canto	28
6.3	Correlación canto-morfología	29
7.	Conclusiones	31
8.	Literatura Citada	32

1. Introducción

Los estudios de variación geográfica son de gran interés para los biólogos evolutivos, ya que estos estudios permiten conocer de manera indirecta los procesos evolutivos que han dado origen a dicha diversidad (Barrowclough 1982, Zink 1986, 1989, 1991, Zink y Remsen 1986, Benítez-Díaz 1993, Podos 2004, Arbeláez-Cortés *et al.* 2013, Lopes y Gonzaga 2014, Potvin y Clegg 2014). Darwin (1859) hizo observaciones sobre las variantes geográficas en las especies y señala que éstas eran el primer paso en el proceso de especiación.

La variación en caracteres morfológicos puede ser el resultado de adaptaciones a las condiciones locales, plasticidad fenotípica o a los cambios en el proceso de desarrollo ontogenético (Zink 1989). Otros factores que pueden originar variación tanto en morfología como en canto son la selección natural, selección ecológica, deriva génica y, en el caso del canto, la llamada evolución cultural (Wilkins 2013, Potvin y Clegg 2015, Ortiz-Ramírez *et al.* 2016).

En aves oscinas, la variación en la vocalización contiene tanto un componente genético como uno memético o cultural (Conrads y Conrads 1971, Lynch 1996, Podos 2001, Podos 2007). A pesar de que los caracteres vocales que se transmiten por aprendizaje pueden ser relativamente lábiles (Singh y Price, 2015), su papel en el reconocimiento intraespecífico (Lynch 1996, Slabbekoorn y Smith 2002, Catchpole y Sclater 2008, Price 2008) los hacen particularmente importantes en el proceso de especiación y por tanto útiles para la sistemática (Gómez de Silva 1997, Alström y Ranft 2003, Sosa-López 2013, Sosa-López y Menill 2014, Wei *et al.* 2015).

El canto de las aves es un importante medio de comunicación intra e interespecífico. La deriva génica y la selección natural pueden afectar de manera indirecta el canto en las aves, ya que las vocalizaciones están directamente relacionadas con la forma y el tamaño del pico, la estructura de la siringe y la tráquea, y el tamaño y peso del ave (Shy 1989, Podos 2001, Podos *et al.* 2004, Ballentine 2006, Hoese *et al.* 2010). Además, la selección ecológica también puede actuar directamente sobre el canto, adecuando las características de la señal acústica a las características físicas del ambiente con el fin de optimizar su transmisión (Morton 1975, Forrest 1994, Slabekoorn y Smith 2002, Mann *et al.* 2009). Otro elemento importante que se debe considerar es la deriva cultural, es decir, los cambios que ocurren en el canto debido al aprendizaje imperfecto de una generación a otra, que puede resultar en que las nuevas generaciones emitan vocalizaciones que difieran levemente de las de generaciones anteriores; esta acumulación de errores da origen a nuevas vocalizaciones, y a divergencia en condiciones de aislamiento (Lynch 1996, Singh y Price 2015, Ortiz-Ramírez *et al.* 2016).

En este trabajo se analizó la variación morfológica y variación en el canto que presenta *Pheugopedius felix*, un ave endémica a México que pertenece al grupo de las matraquitas o saltaparedes (Troglodytidae). A pesar de ser un ave común dentro de su

área de distribución en el oeste de México, los estudios realizados con esa especie son pocos, enfocados en aspectos etológicos y primariamente circunscritos al área de Chamela en la costa de Jalisco (Grant 1965, Grant 1966, Brown y Lemon 1979, Mann *et al.* 2009, Templeton *et al.* 2011, Templeton *et al.* 2013a, Templeton *et al.* 2013b). La taxonomía de esta especie ha permanecido prácticamente sin alteraciones desde inicios del siglo XX por la poca atención de los taxónomos, y en muchos casos la taxonomía aceptada tiende a subestimar la diversidad existente en el Neotrópico (Zink 1987) por lo que éste tipo de estudios se hacen ~~son importantes este tipo de estudios~~. La falta de investigaciones con *P. felix* en aspectos morfológicos y sobre su canto limita el tener un conocimiento más amplio sobre la variación geográfica, y los pocos estudios con este taxón están basados en pocos caracteres tanto morfológicos como de coloración del plumaje (Miller *et al.*, 1957). Con este estudio se pretende generar información nueva sobre la morfología y el canto de *P. felix*, con el propósito de conocer más sobre su historia evolutiva reciente, destacando que el oeste de México, donde se distribuye esta especie, es un centro importante de biodiversidad, así como un centro activo de especiación (García-Trejo y Navarro-Sigüenza 2004, Arbeláez-Cortes *et al.* 2013), y el conocimiento de las especies endémicas a este, resulta prioritario para informar sobre las decisiones de conservación.

Esta especie resulta ser un modelo biológico idóneo para estudiar la variación geográfica debido a su amplia área de distribución, la relativa homogeneidad del hábitat que ocupa, su poca vagilidad y el número de subespecies descritas. Cabe esperar que en *P. felix* exista variación vocal que no esté reportada en la literatura y que esta posiblemente se encuentre relacionada con la latitud (Ver en particular las hipótesis de Transmisión, i.e. mayor complejidad en el canto a mayor latitud debido a menos interferencia de otras especies y del ambiente, en Singh y Price 2015). Debido a que el tamaño de los órganos encargados de producir sonido puede estar correlacionado a las frecuencias que puede producir (Wallschläger 1979, Shy 1982, Gillooly y Ophir 2010, Martin *et al.* 2011, Wilkins *et al.* 2013), es de esperar que si existe variación en el tamaño corporal en este taxón, esta se correlacione de forma negativa con la frecuencia de las vocalizaciones.

2. Antecedentes

Hasta hace poco, las relaciones filogenéticas dentro de la Familia Troglodytidae habían sido poco estudiadas (Barker 2004). De las 76 especies de la familia Troglodytidae, más de un tercio (27 especies) se encontraban agrupadas en el género *Thryothorus* (Howell y Webb 1996, Brewer y McCay 2001, Mann 2006). Este género ha estado sujeto a reconsideraciones taxonómicas con base en la variación genética y las diferencias en la estructura del canto (Barker 2004, Mann *et al.* 2009). La sugerencia de separar a los miembros del género *Thryothorus* en cuatro géneros, (*Thryothorus*, *Thryophilus*, *Pheugopedius* y *Cantorhillus*) fue aceptada por la AOU en 2012 (Chesser *et al.* 2012).

2.1. *Diagnosis del taxón*

El cucarachero feliz, *Pheugopedius felix* es un ave que mide entre 12.5 y 14 cm de longitud. La corona es café rojizo, volviéndose más pálido hacia el dorso y la cola. Las primarias y secundarias son café rufo. Las rectrices son café grisáceo con 9 a 11 barras. Los lores son oscuros, presentan una cinta malar negra y delgada. Presentan un patrón facial moteado en negro y blanco que los distingue de otros trogloditas simpátricos, aunque es menos definido en juveniles. El iris es café oscuro, la maxila es negra y la mandíbula es gris oscuro. La garganta es casi blanca, volviéndose café rojizo hacia el pecho y el vientre (Fig. 1). En algunas subespecies el pecho es más pálido (Brewer y MacKay, 2001). Los adultos de esta especie no presentan dimorfismo sexual en el plumaje; los juveniles presentan colores más apagados que los adultos, así como un patrón facial más difuso.



Fig. 1. Imagen de *Pheugopedius felix* en donde se encuentran ilustradas *P. felix felix* (arriba izquierda) y *P. felix pallidus* (abajo izquierda), *P. felix lawrenceii* (derecha). Imágenes de la izquierda tomadas de Brewer y MacCay (2001), imagen de la derecha original.

La especie *Pheugopedius felix* se encuentra asociada al bosque tropical subcaducifolio, aunque es tolerante a la perturbación del hábitat y puede encontrarse comúnmente en zonas de crecimiento secundario, en los estratos bajos e intermedios del bosque (Howell y Webb 1996, Brewer y McCay 2001, Brewer y Kroodsma 2005, Obs.

pers.). Construyen sus nidos en forma de retorta sobre una rama, de modo que la cavidad del nido queda suspendida en un lado y la entrada del otro. El tamaño de la nidada en promedio es de 5 huevos, los cuales son de color blanco azulado, sin patrones. En las aves continentales la temporada de anidación es de finales de mayo a junio, ocasionalmente extendiéndose a julio. En las islas, la temporada de anidación puede retrasarse hasta 7 semanas (Grant, 1966).

2.2 Distribución

El cucarachero feliz (*Pheugopedius felix*) es un taxón endémico a México, distribuyéndose en el oeste de México, a lo largo de la costa del Pacífico y la Cuenca del Balsas (Fig. 2).



Fig. 2. Distribución de *Pheugopedius felix* y sus subespecies (Miller *et al.* 1957). Mapa adaptado de NatureServe (2015).

Se distribuye desde el sur de Sonora hasta Oaxaca, siendo el Istmo de Tehuantepec el límite sureste de su distribución. Este taxón incluye además una población en el archipiélago de Tres Marías (Friedmann y Moore 1957, Peters 1962, Howell y Webb 1996, Brewer y McCay 2001).

2.3. Situación taxonómica

El género *Pheugopedius* incluye a 12 especies de aves pequeñas (12-14cm) y de coloración parda. Todas ellas son nativas al Neotrópico, desde el norte de México hasta Brasil (Brewer y MacCay 2003, Chesser *et al.* 2012).

La variación morfológica que presenta este taxón ha llevado al reconocimiento de varias subespecies (Figura 2) a lo largo de su distribución, aunque diversos autores difieren en el número de subespecies reconocidas. Ridgway (1904) describe cinco subespecies de *P. felix* basándose tanto en caracteres de coloración como en el promedio de algunos caracteres morfométricos: *P. f. felix* Sclater, 1860 que se distribuye en Guerrero, Oaxaca, Colima y Jalisco, *P. f. grandis* Nelson, 1900 que se distribuye en la cuenca del Balsas, *P. f. pallidus* (Nelson, 1899) que se distribuye en Jalisco, Nayarit y Sinaloa, *P. f. magdalenae* Nelson, 1899 y *P. f. lawrencii* Ridgway, 1887, ambas del archipiélago Tres Mariás. Brewer y MacKay (2001) y Dickinson (2003) reconocen una subespecie más, *P. f. sonora* (van Rossem, 1930), que se distribuye en Sonora y la parte norte de Sinaloa. En general las subespecies del norte del país (*sonora* y *pallidus*) presentan una coloración dorsal más grisácea, mientras que las poblaciones del sur (*felix* y *grandis*) son más rojizas.

2.4. Canto

El canto de los miembros de la Familia Troglodytidae es sumamente diverso; incluye silbidos, trinos y zumbidos (Howell y Webb 1996, Brewer y MacCay 2003, Mann *et al.* 2009). Tan solo el repertorio de una especie puede incluir desde 10 a más de 40 frases diferentes (Brown y Lemon 1979, Templeton *et al.* 2013). Los cantos del género *Pheugopedius* presentan principalmente notas silbadas (Mann *et al.* 2009), y varios miembros del género presentan duetos, es decir despliegues cooperativos entre un machos y una hembra donde ambos individuos cantan de forma simultánea (Brown y Lemon 1979, Templeton *et al.* 2013).

En particular, el canto de *P. felix* consiste de frases cortas, cada una de 1-2 segundos de duración. Cada frase contiene de 5 a 10 notas. La frase más común consiste en dos sílabas; la primera consiste en 3-5 silbidos con frecuencia ascendente y descendente, seguidos por un trino de 3-7 notas usualmente descendentes. El rango de frecuencia usualmente va de los 1000 a los 7000 Hz, estando la frecuencia más alta en la primera sílaba y la frecuencia más baja en la segunda (Fig. 3). Los machos en esta especie defienden su territorio a lo largo de todo el año, y cantan con más frecuencia durante la temporada reproductiva (Brown y Lemon 1979, Templeton *et al.* 2013, Obs. Pers).

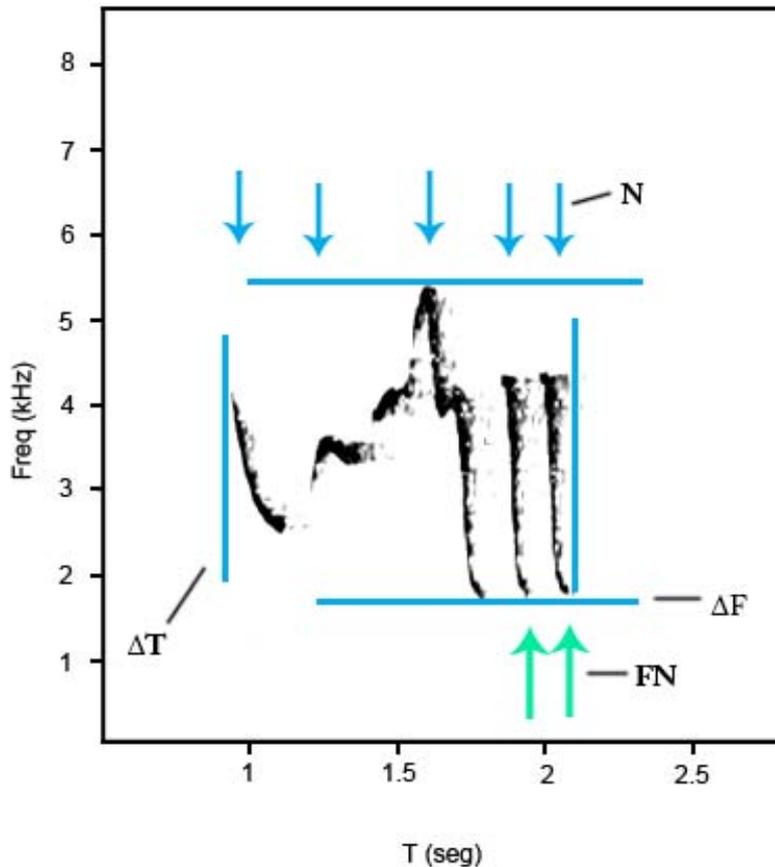


Fig. 3. Espectrograma de una de las frases que compone el canto de *Pheugopedius felix* mostrando algunas de las variables que se usaron en este estudio. Las líneas azules horizontales representan los límites de frecuencia, y el espacio entre ellas es el rango de frecuencias. La distancia entre las líneas verticales azules representa la duración del canto. Las flechas azules indican cada una de las notas que componen el canto, las flechas verdes indican cada nota de la sección final del canto, normalmente un trino. Para una explicación completa de las variables, ver Cuadro 1.

3.- Objetivos

3.1 Objetivo general

Analizar los patrones de variación geográfica en la morfología y en las vocalizaciones del cucarachero feliz *Pheugopedius felix*, así como su posible correlación.

3.2. Objetivos particulares

- Describir la variación morfológica que presentan las poblaciones de *P. felix* a lo largo de su distribución.
- Describir y comparar los caracteres espectrales en las vocalizaciones de *P. felix* entre las distintas poblaciones con base en los caracteres cuantitativos.
- Explorar la correlación entre la variación en el tamaño corporal y la variación en la frecuencia del canto en *P. felix*.

4.- Método

4.1 *Colecta de datos*

Para obtener los datos morfológicos se revisaron y examinaron 272 pieles de las siguientes colecciones ornitológicas: la colección de Aves del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC), la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología de la UNAM (CNAV), de la colección de aves del Moore Laboratory of Zoology (MLZ), la Western Foundation of Zoology (WFZ), la colección de aves del Museum of Natural History de Los Angeles (MNH) y la colección de aves de la University of California Los Angeles (UCLA).

Respecto a los datos acústicos, se obtuvieron en total 35 grabaciones de cantos (para fines de este estudio no se utilizaron los llamados de la especie, debido al muy reducido número de grabaciones de llamados disponibles) de *P. felix* de diferentes colecciones digitales: Macaulay Library of Natural Sounds (MLNS, <http://www.macaulaylibrary.org>) de la Universidad de Cornell, Florida Museum of Natural History (FMNH), y al Biblioteca de Sonidos de Aves del MZFC (BSAMZFC, <http://biologia.fciencias.unam.mx/BSAMZFC/BSAMZFC.htm>), tratando de cubrir toda el área de distribución de la especie

Adicionalmente, se realizaron grabaciones en campo y se agregaron 16 nuevas grabaciones de los estados de Jalisco, Guerrero y Oaxaca entre 2013 y 2015 durante todo el año. Las grabaciones se obtuvieron con dos equipos diferentes: un micrófono Telinga Twin Science y una grabadora Fostex FR2-LE o un micrófono Sennheiser ME67 y una grabadora TASCAM DR100 mk2. Se grabaron cantos espontáneos de los individuos (es decir, sin utilizar *playback*) a una distancia media de 10 m, alrededor del amanecer y hasta las 10:30 am. Cada individuo se grabó aproximadamente durante 10 minutos o hasta que el individuo dejó de cantar. Todas las grabaciones con ambos equipos se realizaron en formato .WAV con una tasa de muestreo de 48 kHz y una calidad de 24 bits, y se almacenaron en tarjetas de memoria SD o CF dependiendo del equipo. Las aves grabadas no fueron marcadas individualmente, por lo que se procuró que cada grabación fuera de un individuo diferente, para lo cual se hicieron caminatas en direcciones diferentes cada día dentro de cada sitio de muestreo. Las grabaciones resultantes fueron depositadas en la Biblioteca de Sonidos de Aves de la Facultad de Ciencias.

Los datos tanto de morfometría como de los cantos de cada ejemplar fueron asignados a una OGU, (*Operational geographic unit* por sus siglas en inglés, Crovello 1981). Estas unidades fueron trazadas a mano alzada tomando en cuenta la proximidad geográfica, regiones biogeográficas terrestres (CONABIO 2007) y la topografía (Fig. 4).

El tamaño de la muestra (*n*) fue de 251 ejemplares para morfometría y de 55 para cantos quedando distribuidos de la siguiente manera: OGU 1 = 71, 2 = 41, 3 = 14,

4 = 40, 5 = 29, 6 = 18, 7 = 39; para la parte de morfometría, y para la parte de cantos, OGU 1 = 7, 2 = 9, 3 = 8, 4 = 13, 5 = 7, 6 = 11, 7 = 0 ; la n total es 55.

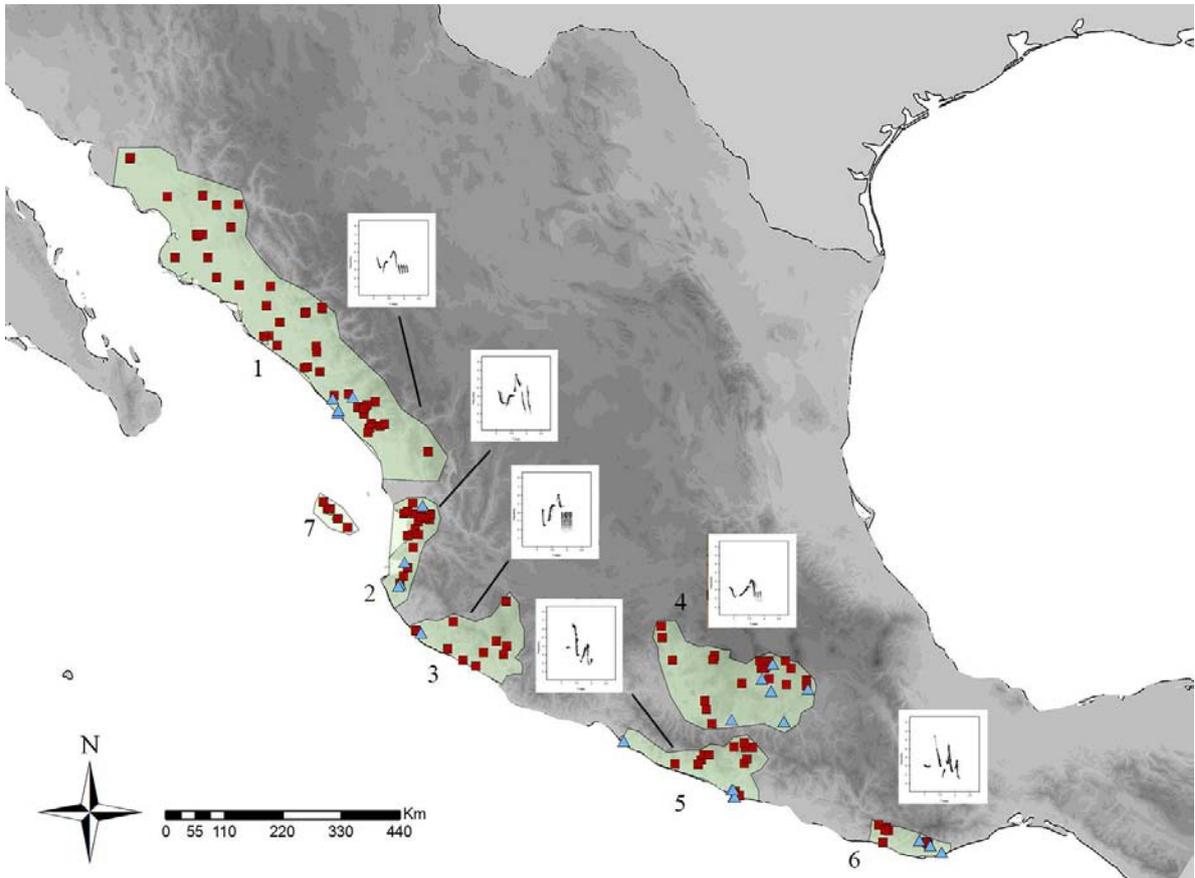


Fig. 4. En verde, OGU a las cuales se asignaron cada uno de los ejemplares de *P. felix* en este estudio. Los cuadros representan los sitios de los ejemplares colectados y medidos en piel alojados en las diferentes colecciones visitadas, los triángulos representan sitios de grabaciones obtenidas. Junto a cada OGU se representa un ejemplo del espectrograma del canto.

4.2. Morfometría

Se tomaron mediciones lineales de seis caracteres morfológicos: longitud del culmen desde el borde anterior del nostrilo a la punta del pico (CUL), ancho del pico a la altura del borde anterior del nostrilo (ANC), la profundidad del pico con las mandíbulas cerradas (PRO), longitud del tarso (TAR), la longitud de la cuerda (CUE) alar y la longitud de la cola (COL). Estas medidas son las utilizadas de forma convencional en estudios de morfología en aves, lo que permite comparabilidad entre estudios (Winker 1998, Rojas-Soto 2003, Illera *et al.* 2014). Las mediciones se hicieron utilizando un vernier digital Mitutoyo ($\pm 0.01\text{mm}$) (Winker 1998).

En el análisis se incluyeron solo individuos adultos, determinados con base en el plumaje como se describe en la literatura (Howell y Webb 1996, Brewer y MacCay 2003). En caso de resultar ambiguos, los datos de plumaje se complementaron con información de la osificación craneal y del tamaño de las gónadas (solo se tomaron en cuenta ejemplares con osificación craneal completa, gónadas en estado reproductivo o ambas).

4.3. Canto

Los espectrogramas de cada grabación fueron generados en el software Raven Pro 1.5 (Charif *et al.* 2010) utilizando una ventana tipo Hann, con tamaño de FFT de 1024 y 50% de *overlap*. Este mismo software se utilizó para realizar las mediciones de las variables acústicas (Tabla 1). De cada grabación se seleccionó un solo canto para su análisis, escogiendo el que presentara mejor calidad es decir, una mejor relación entre la potencia de la señal y el ruido de fondo. En caso de estar presentes más de un tipo de canto por grabación, se seleccionó el canto más frecuente dentro del repertorio grabado.

Debido a que el canto en *P. felix* es corto y discontinuo (Catchpole y Sclater 1985, Briefer 2009), la unidad de estudio utilizada fue definida como un conjunto de notas que se emiten como unidad, de forma repetida durante la vocalización del individuo, cada canto separado del siguiente por un espacio de silencio mayor a 2 segundos (Ver fig. 3).

Cuadro 1.- Variables vocales utilizadas en este estudio.

Variable	Abreviatura	Descripción	Unidades
Frecuencia mínima	LF	Frecuencia más baja encontrada en el canto. Límite inferior del rango de frecuencia.	Hertz
Frecuencia máxima	HF	Frecuencia más alta encontrada en el canto. Límite superior del rango de frecuencia.	Hertz
Entropía acumulada	AE	Estimación de la información (<i>sensu</i> Shannon 1948) contenida en el canto. Medición de la distribución de la energía en el rango de frecuencias ocupadas por el canto (Charif <i>et al.</i> 2010).	Bits
Frecuencia central	CF	Frecuencia que divide el canto en dos secciones, cada una conteniendo el 50% de la energía total del canto (Charif <i>et al.</i> 2010)	Hertz
Duración del canto	DT	El tiempo entre el inicio de la primera nota y el final de la última.	Segundos
Numero de notas	N	Número total de notas (trazos continuos en el espectrograma, Palmero <i>et al.</i> 2014) en el canto.	-
Notas finales	FN	Número de notas en la sección final del canto (ver fig. 3).	-

4.4.- Análisis estadístico

Con el fin de eliminar variables redundantes en el análisis, se calculó la correlación entre cada variable morfológica y cada variable de canto. Se eliminó del análisis final la longitud de la cola (COL) por estar altamente correlacionado con la longitud de la cuerda alar (CUE) (Pearson: $r = 0.64$, $p = 0.001$) y por ser poco confiable debido al desgaste terminal en las plumas (Riordan y Johnston 2013). Igualmente, se eliminó del análisis la tasa de emisión de notas por estar altamente correlacionado con la duración total del canto (Pearson: $r = 0.97$, $p < 0.001$). También se eliminó el rango de frecuencia por estar altamente correlacionado con la frecuencia máxima (Pearson: $r=0.96$, $p<0.001$).

Se probó la normalidad de los datos para cada variable, tanto morfológica como de canto, por OGU por medio de pruebas de Shapiro-Wilk (Royston 1982). Estas pruebas se llevaron a cabo en R con el paquete stats (R Core Team, 2015).

Con el fin de determinar si existe dimorfismo sexual en los caracteres morfológicos, se realizaron pruebas de *t* de Student entre sexos en R, con el paquete stats (R Core Team, 2015). Debido a que la variación geográfica podría opacar la variación por sexo, estas pruebas se realizaron por OGU y se aplicó una corrección de Bonferroni.

Para explorar si existen diferencias significativas entre OGU, se hicieron dos MANOVAs (*Multivariate Analysis of Variance*) seguidas de Análisis de Funciones Discriminantes (DFA, *Discriminant function analysis*), para ambos conjuntos de caracteres (morfológicos y vocales). En ambos análisis se usó la OGU como factor de agrupación *a priori*. La clasificación resultante de cada DFA fue validada con el método *jackknife* (Lance *et al.* 2000)

Para validar si en este taxón se cumple la relación entre talla corporal y frecuencia del canto (Shy 1982, Gillooly y Ophir 2010, Wilkins *et al.* 2013), se realizó una regresión lineal entre cada variable morfológica y tres variables de frecuencia (frecuencia mínima, frecuencia máxima y frecuencia central). Debido a que no existe una correspondencia uno a uno entre las matrices de datos morfológicos y vocales, este análisis se realizó usando los promedios de cada variable para cada OGU.

Con el fin de localizar posibles discontinuidades geográficas en el patrón de vocalización de la especie, se utilizó el software *Barrier 2.2* (Manni *et al.* 2004). Este software utiliza el algoritmo de Máxima Diferencia de Monmonier, el cual utiliza el método de triangulación de Delaunay y una matriz de distancias para asignar un valor de disimilitud al eje que separa muestras geográficamente adyacentes, esto con el fin de ubicar en un mapa donde se localizan los valores de mayor disimilitud (ver Manni *et al.* 2004, Patten y Smith-Patten 2008). Para este análisis se utilizó una matriz de distancia euclidiana calculada en R a partir de los datos vocales con el paquete *stats* (R Core Team 2015).

5.- Resultados

Las pruebas de Shapiro-Wilks (Royston 1982) indican que todas las variables, tanto morfológicas como vocales presentan una distribución que no se desvía significativamente de la distribución normal (todas las $p > 0.05$). Por lo tanto, se utilizó estadística paramétrica tanto para los datos morfológicos como para los de canto.

Con respecto al análisis de dimorfismo sexual, con los resultados obtenidos no se puede afirmar que exista una diferencia significativa para ninguna de las variables morfológicas (Pruebas de t de Student; todas las $p > 0.007$, ajustado con corrección de Bonferroni), por lo que todos los análisis se llevaron a cabo con los sexos juntos.

5.1.- Morfometría

Las medias para cada variable morfológica por OGU se presentan en el Cuadro 2. Las medias muestran que las OGUs son muy similares entre sí en casi todas las variables, con excepción de la OGU 7 (Islas Tres Marías), que presenta una longitud del culmen (CUL) casi 2mm mayor al resto. La longitud de la cuerda alar (CUE) es mayor en las OGU 4 y 7.

Cuadro 2.- Valores de la Media \pm SD (Desviación estándar) de cada variable morfológica por OGU. Valores en mm.

OGU Var	1	2	3	4	5	6	7
CUL	10.66 \pm 0.5	10.55 \pm 0.55	10.82 \pm 0.59	10.88 \pm 0.59	10.75 \pm 0.7	10.87 \pm 0.63	12.24 \pm 0.82
PRO	3.72 \pm 0.19	3.78 \pm 0.19	3.7 \pm 0.19	3.86 \pm 0.22	3.77 \pm 0.19	3.75 \pm 0.27	3.64 \pm 0.21
ANC	3.27 \pm 0.19	3.39 \pm 0.22	3.44 \pm 0.19	3.22 \pm 0.28	3.36 \pm 0.17	3.46 \pm 0.19	3.15 \pm 0.2
CUE	53.77 \pm 2.32	54.22 \pm 2.28	53.74 \pm 3.21	57.67 \pm 2.86	54.92 \pm 3.11	55.4 \pm 2.66	57.47 \pm 2.63
TAR	20.88 \pm 0.97	21.33 \pm 0.81	21.1 \pm 1.4	21.45 \pm 0.95	21.17 \pm 1	21.14 \pm 0.76	21.85 \pm 1.11

Los valores resultantes de la MANOVA utilizando los datos morfológicos y usando la OGU como factor indican que existe una diferencia significativa entre OGUs (Lamba de Wilks's; $\Lambda = 0.255$, $F = 13.04$, $p < 0.0001$). El DFA generó cinco funciones discriminantes (DF), pero en las dos primeras se explica el 94% de la variación total del grupo (DF1 con 73.9% y DF2 con 20.1%, respectivamente).

La primera función (DF1) presenta una carga negativa de la longitud del culmen (-1.61) y positiva del ancho del pico (2.10) y la profundidad del pico (3.01). Los individuos con un valor de DF1 más alto presentan por tanto un pico más corto y más robusto. Por su parte, la segunda función discriminante (DF2) segundo canónico presenta una carga positiva de la profundidad del pico (1.54) y la longitud del ala (0.38), así como una carga negativa con el ancho del pico (-1.89) y el culmen (-0.78). La carga de cada variable (Coeficientes canónicos) sobre las cinco DFs para los datos morfológicos se presenta en el Cuadro 3.

Cuadro 3.- Coeficientes canónicos no estandarizados, representando la contribución de cada variable morfológica a las DFs. Un número mayor indica mayor carga; valor de carga más alto por DF en negritas.

Var DF	CUL	ANC	PRO	CUE	TAR
DF1	-1.612	2.102	3.014	-0.083	0.030
DF2	-0.788	-1.895	1.544	0.384	-0.183
DF3	0.022	3.904	-1.055	0.119	0.396
DF4	-0.123	-1.270	1.424	-0.191	0.989
DF5	0.749	-0.018	4.347	-0.149	0.347

Los valores de DF1 y DF2 obtenidos con datos morfológicos se muestran en la Figura 5, donde se puede apreciar que DF1 segrega a la OGU 7, correspondiente a la población de las Islas Tres Marías, del resto. DF2 segrega a la OGU 4, correspondiente a la Cuenca del Balsas, de todas las demás. El resto de las OGUs (1, 2, 3, 5 y 6) no son distinguibles por medio de DFA en sus caracteres morfológicos.

El esquema de agrupación generado con estas funciones y validado por *jackknife* se presenta en el Cuadro 4. Se puede observar que los porcentajes de clasificación correcta (diagonal del cuadro) son muy bajos para todas las OGUs continentales (con excepción de la 4, correspondiente a la Cuenca del Balsas), llegando a ser de 0% en las OGUs 3 y 5. Sin embargo, la OGU 7 resulta clasificarse de forma robusta. Una gran proporción de los errores de clasificación corresponde a ejemplares de las OGUs 5 y 6 (Guerrero y Oaxaca) siendo clasificados en la OGU 1 y 2 (Sonora y Sinaloa).

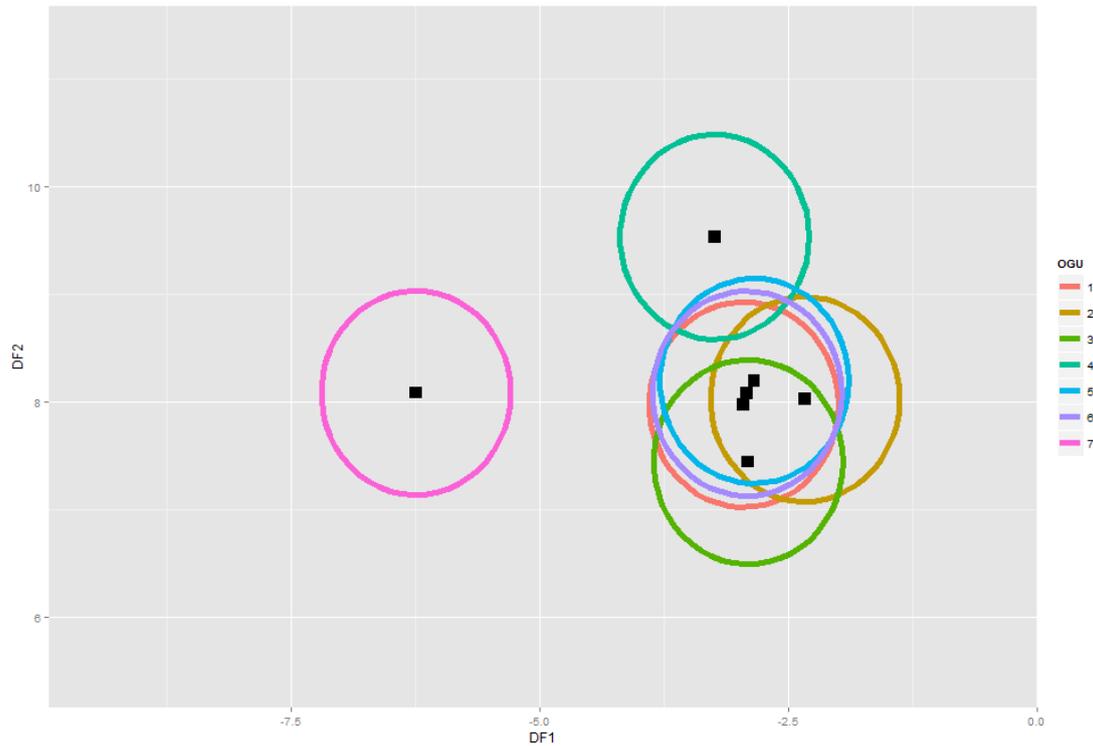


Fig. 5. Valores de DF1 contra DF2, usando datos morfológicos. Valores mayores de DF1 indican un pico más corto y robusto. Valores mayores de DF2 sugieren una talla corporal mayor (Ver Cuadro 3). Los cuadros negros representan los centroides por OGU.

Cuadro 4.- Matriz de clasificación generada por DFA y validada por *jackknife*, utilizando datos morfológicos.

	OGU pronosticada (%)						
	1	2	3	4	5	6	7
1	71.8	16.9	0.0	7.0	0.0	0.0	4.2
2	43.9	34.1	2.4	12.2	0.0	4.9	2.4
3	64.3	14.3	0.0	7.1	0.0	7.1	7.1
4	21.1	10.5	0.0	57.9	0.0	2.6	7.9
5	62.1	6.9	6.9	24.1	0.0	0.0	0.0
6	55.6	1.6	5.6	16.7	0.0	5.6	0.0
7	5.0	0.0	0.0	2.5	0.0	0.0	92.5

5. 2. Canto

En el cuadro 5 se muestran los valores de la media + SD (Desviación estándar) de cada variable vocal usada en el análisis. Se observa que el rango de frecuencias (diferencia entre LF y HF) varía entre OGU, siendo particularmente amplio en la OGU 2 que presenta valores muy altos de HF. El número de notas finales (FN) presenta gran variación también, siendo particularmente alto en la OGU 4 y muy bajo en las OGUs 5 y 6.

Cuadro 5.- Valores de la Media \pm SD de cada variable vocal usada en el análisis. Valores en sus respectivas unidades (Ver Cuadro 1).

OGU \ Var	LF	HF	CF	AE	DT	F95	N	FN
1	1401.1 \pm 182.1	5585.3 \pm 339.4	3909.4 \pm 489.9	5.4 \pm 0.4	1.16 \pm 0.08	4934.3 \pm 237.1	6 \pm 0	2.5 \pm 0.7
2	1972.7 \pm 272	7211.3 \pm 659.7	3600.6 \pm 440.3	5.5 \pm 0.2	1.13 \pm 0.14	5085.5 \pm 647.3	5.6 \pm 0.7	2.1 \pm 0.3
3	1424.3 \pm 233.9	6065.1 \pm 822.6	3730.6 \pm 268.52	5.7 \pm 0.2	1.04 \pm 0.09	4635 \pm 902.4	7.2 \pm 1.8	4.3 \pm 1.6
4	1281.8 \pm 110	5959.3 \pm 792.7	3264.6 \pm 449.9	5.3 \pm 0.3	1.16 \pm 0.08	4388.7 \pm 481.6	6.6 \pm 1.6	3 \pm 1.6
5	1520.4 \pm 145.4	6792.6 \pm 551.3	3712.7 \pm 267.3	5.4 \pm 0.3	1.09 \pm 0.17	5038.3 \pm 625.4	5.4 \pm 0.5	1 \pm 0
6	1361.1 \pm 144.9	6250.4 \pm 987.1	3365.3 \pm 253.3	5.4 \pm 0.2	1.12 \pm 0.1	4620.9 \pm 409.6	5.1 \pm 0.3	1 \pm 0

Los valores obtenidos de la MANOVA para las variables del canto sugieren que existen diferencias significativas entre los grupos (Lambda de Wilks; $\Lambda=0.05$, $F= 5.54$, $p < 0.0001$). Al igual que para el análisis morfológico, se generaron cinco DF, de las cuales las dos primeras explican el 85.3% de la variación total (DF1 = 55.2% y DF2 = 30.1% respectivamente). Ver cuadro 5.

La DF1 se correlaciona principalmente con el número de notas (-1.67) y con el número de notas finales (2.27). La DF2 se correlaciona de manera positiva con la frecuencia mínima (0.89) y máxima (0.611), así como el numero de notas finales (0.309). Estos valores se presentan en el Cuadro 7. En la Figura 6 se observan los valores de DFA donde la DF1 segrega a las poblaciones del sur del país (OGUs 5 y 6) del resto, mientras que DF2 segrega a la OGU 2 de las demás.

Los resultados de la clasificación de la prueba de funciones discriminantes, validada por *jackknife*, se presentan en el Cuadro 6. Es posible observar que los porcentajes de clasificación correcta son relativamente altos, con excepción de las OGUs 1 y 4. En general la clasificación con datos vocales es más robusta que la generada con datos morfológicos

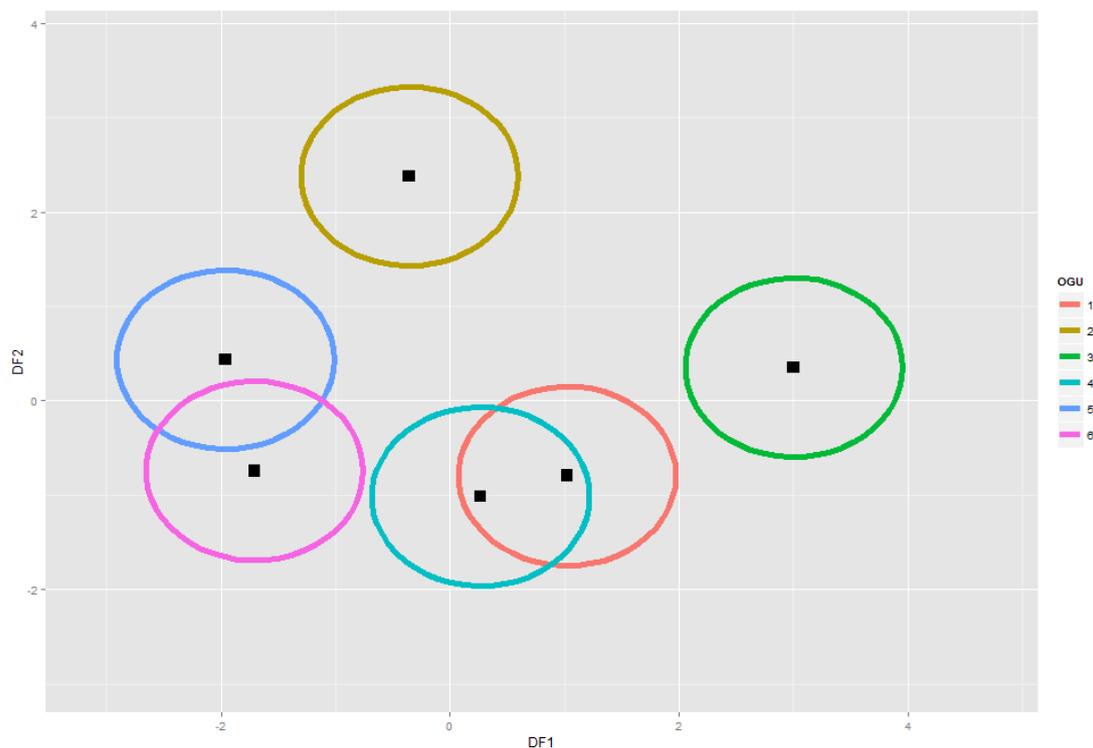


Fig. 6. Valores de DF1 contra DF2 usando datos vocales. Valores mayores de DF1 indican un canto con más notas y un trino final con más notas. Valores mayores de DF2 indican una frecuencia máxima y mínima más alta. (Ver cuadro 7) Los cuadros negros representan el centroide por OGU.

Cuadro 6.- Matriz de clasificación generada por DFA y validada por *jackknife*, utilizando datos vocales.

	OGU pronosticada (%)					
	1	2	3	4	5	6
1	42.9	14.3	14.3	28.6	0.0	0.0
2	0.0	88.9	0.0	0.0	0.0	11.1
3	37.5	12.5	50.0	0.0	0.0	0.0
4	23.1	0.0	7.7	46.2	0.0	23.1
5	0.0	0.0	0.0	0.0	71.4	28.6
6	0.0	0.0	0.0	0.0	18.2	81.8

Cuadro 7.- Coeficientes canónicos no estandarizados, representando la contribución de cada variable vocal a las DFs.

DF \ Var	FN	LF	HF	CF	DT	N	AE
DF1	2.278	-0.091	-0.236	0.501	-0.054	-1.676	0.142
DF2	0.309	0.892	0.611	0.011	-0.096	-0.070	0.108
DF3	.0.759	-0.186	-0.251	0.665	-0.657	0.671	0.604
DF4	0.196	0.191	-0.263	0.579	0.728	-0.453	-0.428
DF5	-0.915	0.082	0.109	0.224	-0.113	1.750	-0.454

Con los resultados obtenidos con el software Barrier se encontró una barrera ubicada en el estado de Jalisco, aproximadamente a la altura de Bahía de Banderas. Esta barrera separa a la OGU 1 y las muestras de la parte norte de la OGU 2 del resto (Ver figura 7). Esto corresponde aproximadamente al recambio entre la estructura del canto con trino al norte y sin trino más al sur.

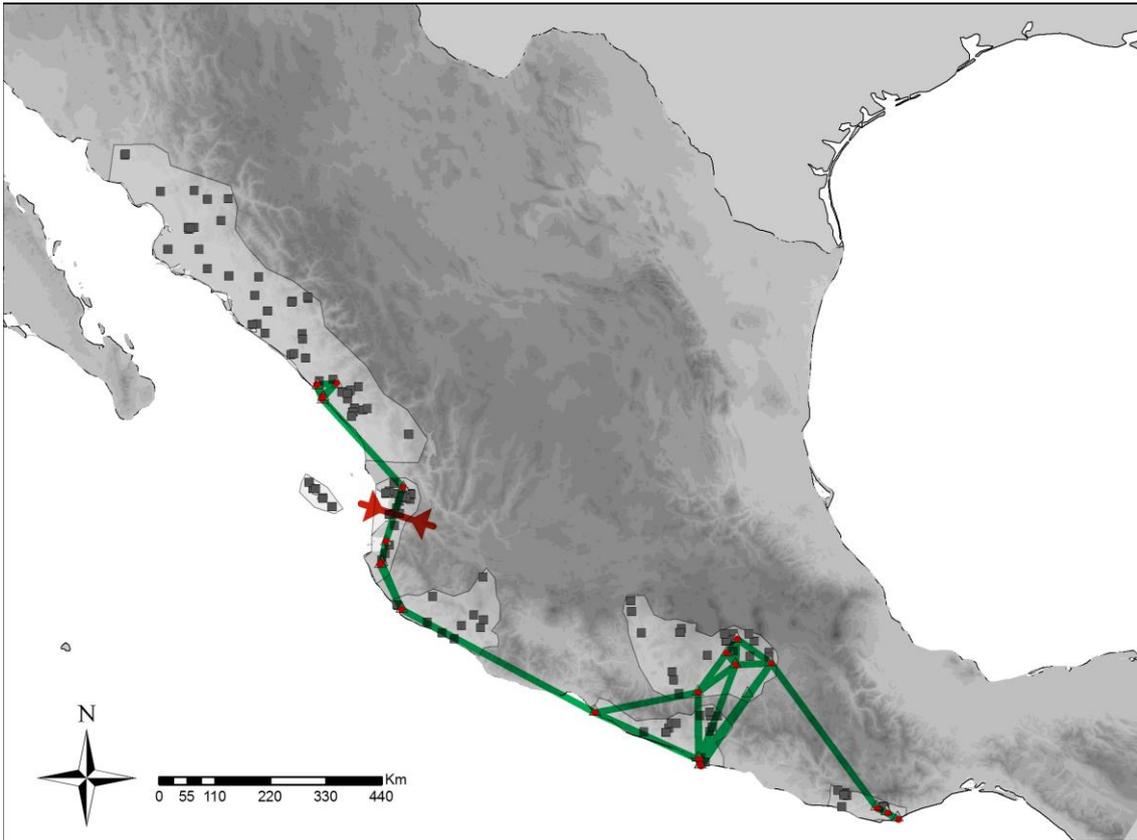


Fig. 7. Discontinuidad (flechas rojas) en caracteres vocales encontrada con el algoritmo de Monmonier implementado en Barrier 2.2. Los puntos rojos representan los sitios de colecta de grabaciones, las líneas verdes representan los ejes de la triangulación de Delaunay (Manni *et al.* 2004). La discontinuidad corresponde geográficamente a la Bahía de Banderas.

5.3. Correlación Canto-Morfometría

Con la excepción de la longitud del tarso (TAR) y el ancho del pico (ANC) todas las variables morfológicas mostraron una correlación negativa con las variables de frecuencia. Sin embargo, solo dos pruebas de regresión resultaron significativas (*Ordinary Least Squares*; CUE-CF; $r^2 = 0.74$ $p = 0.027$ y CUL-LF $r^2 = 0.72$ $p = 0.031$). Los resultados de estas dos pruebas se muestran en la figura 8.

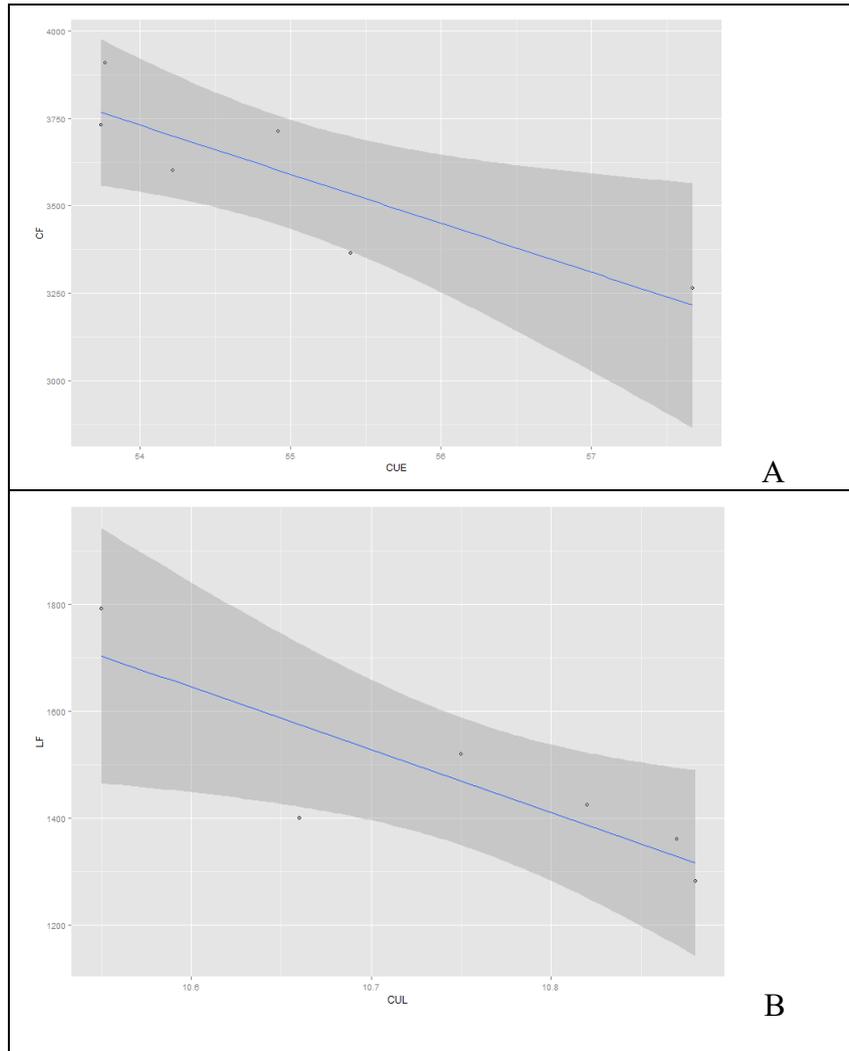


Fig. 8. **A:** regresión lineal de la longitud de la cuerda alar (CUE, en mm) contra frecuencia central del canto (CF, en Hz.). **B:** regresión lineal de la longitud del culmen (CUL, en mm) contra la frecuencia mínima del canto (LF, en Hz.). En ambos casos se usó el promedio por OGU. La zona gris oscuro representa el intervalo de confianza (95%).

6. Discusión

El análisis de caracteres morfológicos y vocales, en conjunto con estudios genéticos permite tener datos de diversas líneas de evidencia, lo que permite llegar a una hipótesis taxonómica más robusta (Dayrat 2005, Payne y Sorenson 2006, De Queiroz 2007 Ortiz-Ramírez *et al.* 2016). Estudios del análisis del canto han mostrado la existencia de taxones crípticos (Gómez de Silva 1997). En *P. felix*, donde los caracteres morfológicos parecen no discriminar entre poblaciones, las características del canto pueden ayudar a resolver el problema de la variación intraespecífica en este taxón (Alström y Ranft 2003, Payne y Sorenson 2007, Rheindt *et al.* 2008, Feo *et al.* 2014, Xia *et al.* 2015)

6.1. Morfometría

Los resultados obtenidos con caracteres morfológicos indican que la población de las Islas Tres Marías (OGU 7), se separa de las poblaciones del continente (resto de las OGU) y no son estadísticamente distinguibles. Presentan un pico considerablemente más largo, menos profundo y más delgado.

Podemos suponer que la divergencia en la morfología del pico encontrada en las poblaciones insulares sugiere la existencia de variación genética subyacente (Ballentine 2009, Renssen 2010). Grant (1965) sugiere que las diferencias entre las poblaciones continentales e insulares, tanto en *P. felix* como en otros taxones son debidas principalmente a las diferencias ambientales, es decir son adaptaciones locales (Dudaniec *et al.* 2010, Renssen 2010). Sin embargo, las conclusiones a las que llegaron Arbeláez-Cortés *et al.* (2014) indican que las poblaciones insulares son genéticamente muy similares a sus contrapartes en la costa de Jalisco y Nayarit, probablemente representando un evento de colonización muy reciente. Esto coincide además con la historia geológica del Archipiélago, el cual se presume se encontraba bajo el agua durante el Pleistoceno tardío (McCloy *et al.* 1988). Esto puede sugerir que esta diferenciación morfológica es más bien producto de la selección natural en una escala temporal relativamente corta. Este patrón coincide con lo encontrado para *Vireo hypochryseus* (Arbeláez-Cortés *et al.* 2014), otra especie endémica al oeste de México, donde la selección natural y la competencia intraespecífica intensa parecen haber favorecido a individuos de mayor talla corporal en las Islas Tres Marías. Si las presiones selectivas son suficientemente fuertes, es posible que una población geográficamente separada muestre variación morfológica incluso en presencia de flujo génico (Dudaniec *et al.* 2011). Ya que el pico es de suma importancia para la obtención de alimento, es probable que la morfología de este se encuentre bajo una fuerte presión de selección, relacionada a la forma, tamaño y disponibilidad del alimento en el hábitat (Schoener 1965).

A pesar de que se desconocen las capacidades de dispersión de *P. felix*, la morfología y plumaje distintivos de las poblaciones insulares, así como la ausencia de

otros miembros de la familia en las islas Tres Marías (Howell y Webb 1996, Brewer y MacCay 2003) sugieren que el evento de dispersión que dio origen a estas poblaciones fue un evento relativamente raro. Se ha reportado que poblaciones insulares de diversos grupos de aves muestran una aversión conductual a volar sobre agua abierta, incluso si están anatómicamente y fisiológicamente equipadas para hacerlo (Moyle 2009). Diversos grupos de aves paseriformes que presentan poblaciones insulares tienden a presentar un pico de mayor talla en estas últimas (Grant 1965 y 1968, Lack 1971, Clegg y Owens 2002, Scott *et al.* 2003). Una hipótesis para explicar este fenómeno es que un pico de mayor tamaño permite explotar una mayor diversidad de ítems alimenticios (Lack 1971, Scott *et al.* 2003), lo que es ventajoso en condiciones de recursos limitados y poblaciones densas como sucede en condiciones insulares (Grant 1968, Lack 1969). Sin embargo, es posible que la diferencia en la longitud del culmen carezca de valor adaptativo, porque la variación es debida a plasticidad fenotípica o que esta sea resultado de deriva génica o un evento fundador (Zink 1989, Renssen 2010).

Por otra parte, es importante recalcar que el patrón descrito para la variación en la talla corporal, agrupa poblaciones que geográficamente son muy distantes; Sonora, Guerrero, Oaxaca y Tres Marías, y donde las poblaciones de Sonora y Oaxaca representan los extremos norte y sur de la distribución de esta especie, separándose de estas las poblaciones geográficamente intermedias. Este patrón (poblaciones ‘terminales’ muy similares en algún carácter, separadas por poblaciones intermedias con fenotipos divergentes) recibe el nombre de *leapfrog* (Renssen 1984, Maijer y Fjeldå 1997, Quintero-Rivero 2011, Rheindt *et al.* 2011), y no existe un consenso acerca de cómo se origina (Cadena y Cuervo 2009, Rheindt *et al.* 2011). Este patrón se ha reportado principalmente en diversas especies Andinas, que presentan áreas de distribución discontinuas que cubren una gran distancia geográfica (Renssen 1984, Cadena y Cuervo 2009, Quintero-Rivero 2011, Rheindt *et al.* 2011).

Si bien la distribución actual de *P. felix* coincide con la distribución actual del bosque tropical caducifolio en el oeste de México, esta última ha cambiado de manera histórica. Los datos paleoclimáticos y paleopalinoológicos (Caballero *et al.* 2010) indican que durante el último periodo glacial hubo un descenso altitudinal de la vegetación alpina en el eje Neovolcánico, áreas que actualmente son ocupadas por bosque tropical seco eran durante el pleistoceno dominadas por bosques de *Pinus* y *Abies*, que son inhóspitos para la especie estudiada. Estas condiciones pueden haber propiciado la aparición de variación a nivel local.

En términos generales, tanto la morfología del pico como el tamaño corporal muestran poca variación en las poblaciones continentales de *Pheugopedius felix*. Esta escasa diversificación puede deberse a que, a pesar de cubrir un rango de distribución relativamente extenso, las condiciones climáticas y de la vegetación a lo largo de este son bastante homogéneas. Exceptuando las poblaciones insulares de esta especie, la evidencia parece indicar que las presiones de selección son similares a lo largo de su distribución, lo que resulta por tanto en una falta de diversificación en su morfología.

Cabe mencionar que en este estudio no se encontraron diferencias significativas en la morfología de las dos subespecies insulares descritas (*magdalenae* y *lawrenceii*). La poca distancia entre islas, así como la presencia de esta especie en algunos islotes del archipiélago hace pensar que posiblemente exista actualmente o haya existido en el pasado reciente flujo génico entre estas poblaciones (Arbeláez-Cortez 2013).

6.2. Canto

Los resultados obtenidos con los caracteres vocales sugieren un patrón con diversas variantes locales; las poblaciones del sur (OGU 5 y 6) presentan un canto con menos notas y usualmente sin trino al final (valores menores de DF1), mientras que la OGU 2 presenta un canto más agudo que el resto (valores mayores de DF2), y por lo tanto, la variación no concuerda de manera clara con la distribución geográfica de las OGU.

La discontinuidad en el canto encontrada por medio del algoritmo de Monmonier se localiza en un área que corresponde a las estibaciones del Eje Neovolcánico Transversal. En esta zona existen áreas montañosas de considerable altitud. Esta barrera coincide con los resultados obtenidos por Arbeláez-Cortez (2014) donde sugiere que existe un límite filogeográfico en esta especie, distinguiéndose una estructura norte-sur tanto en caracteres vocales como genéticos. Ya que la evidencia geológica (Ferrari *et al.* 1999, Mateos *et al.* 2002) indica que la aparición del Eje Neovolcánico precede por mucho el tiempo de divergencia estimado para las poblaciones de esta especie (ca. 500.000 años, Arbeláez-Cortez 2014), no es posible sugerir que un evento de orogénesis haya sido un factor importante en el origen de esta estructura. La diferencia en el rango de frecuencias que presentan los cantos de *P. felix* ha sido observada en otras aves oscinas. La utilización de un rango de frecuencias más amplio está asociado a los ambientes más secos con una estructura florística más abierta (Hunters y Krebs 1979, Shy 1983). El uso, entonces de un rango de frecuencia estrecho en ambientes de vegetación cerrada puede sugerir que esto represente una adaptación que maximice la transmisión acústica en función del ambiente (Forrest 1954, Hunter y Krebs 1979, Boncoraglio y Saino 2007). Por esto es posible sugerir que el rango de frecuencias tan amplio encontrado en la población de la cuenca del Balsas y el Eje Neovolcánico (OGU 3) corresponda a un recambio entre el bosque tropical caducifolio y el encinar seco, más abierto, a una altitud mayor. Esto puede ser debido a que las características físicas de la vegetación estén afectando la transmisión y degradación de la señal acústica, o a que esto permita evitar la existencia de una competencia con otras especies en el mismo rango de frecuencias (Wilkins *et al.* 2013).

Ya que no existe una correspondencia geográfica entre la variación en el canto y la morfología, es necesario explicar el origen de esta última. Una posible hipótesis es que la variación en las vocalizaciones de *P. felix* sean debidas en su mayoría a un proceso de evolución cultural, en el cual las variantes regionales se mantienen debido a la poca movilidad del taxón; los adultos jóvenes se dispersan poco y mantienen un canto similar al de sus padres y vecinos cercanos (Kroodsma 1974, Kroodsma 2005, Catchpole y Sclater 2008). Otra hipótesis es que estas diferencias sean dirigidas por

presiones de selección, y que estén estas relacionadas con la transmisión del sonido en un ambiente dado o con la competencia por espacio acústico con otros taxones simpátricos (Weir *et al.* 2010, Wilkins *et al.* 2013). Probar de manera empírica cualquiera de estas hipótesis no resulta sencillo, y es probable que múltiples factores afecten la evolución del canto. Esta hipótesis de una evolución cultural puede apoyarse en la explicación en términos del modelo de zonas climáticamente estables durante el Pleistoceno, propuesto para *P. felix* por Arbeláez-Cortés *et al.* (2013) con base en la evidencia paleoclimática. Bajo esta idea, las variantes en el canto pudieron haber evolucionado de manera aislada en cada una de estas zonas o refugios, manteniéndose hasta la actualidad debido a la poca movilidad que tienden a presentar los miembros de esta familia (entre 0.1 y 3.2km, Kroodsma 1974). La falta de congruencia entre la información filogeográfica y vocal puede ser debida a una tasa diferente en la acumulación de cambios entre el canto y las secuencias de DNA.

Es de esperar que el canto de esta especie en el archipiélago sea más sencillo estructuralmente debido al efecto fundador (Thielcke 1973) y con menos elementos trinados (Morinay *et al.* 2013), acompañado esto de una pérdida en la sintaxis (es decir, la secuencia con la que aparecen ordenadas las notas dentro del canto, Lachlan *et al.* 2013). Por otro lado, también cabe esperar que el repertorio tanto individual como de la población en general sea más reducido que en las poblaciones continentales (Thielcke 1973, Baker 1996).

6.3. Correlación Canto-Morfometría

Tres de las cinco variables morfológicas se correlacionaron de manera negativa con las tres variables de frecuencia, pero solo dos pares (CUE-CF y CUL-LF) mostraron una correlación estadísticamente significativa.

Las pruebas de regresión lineal indican que en este taxón se cumple, al menos de manera general, la tendencia de organismos de menor tamaño a producir vocalizaciones de frecuencia más alta. Esto se debe en parte a que un órgano productor de sonido con menor masa está limitado a producir sonidos agudos de forma eficiente (Ryan y Brenowitz 1985, Bradbury y Vehrencamp 2011, Hall *et al.* 2013, Podos y Patek, 2015) Si bien no se puede probar de manera explícita la hipótesis que correlaciona el peso del ave con la frecuencia de su canto, propuesta por Podos y Nowicki (2010) al no contar con datos de peso corporal para la mayoría de los ejemplares estudiados, es razonable suponer que un ejemplar que presente un tamaño corporal mayor será también más pesado.

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que las frecuencias más bajas en el canto de esta especie pueden estar limitadas por el tamaño corporal, como sugieren otros estudios con aves (Ryan y Brenowitz 1985, Laiolo y Rolando 2003, Mason y Burns 2015, Podos y Patek 2015). A pesar de que correlación encontrada en este

estudio no es muy fuerte, esto es consistente con lo reportado en otros estudios intraespecíficos (Logue *et al.* 2007, Cardoso *et al.* 2008).

Si bien la evidencia que relaciona la morfología con la producción y características del canto es muy convincente, muchos de estos estudios típicamente se han enfocado en el desempeño en taxa de aves cuyos cantos contienen frases trinadas (Hoesse *et al.* 2000, Podos 2001, Podos *et al.* 2004, Ballentine 2006, Podos y Patek 2015).

7. Conclusiones

En *P. felix* existe muy poca variación morfológica en el conjunto de caracteres usados en este estudio. Sin embargo, la morfología del pico resultó ser diferente en las poblaciones insulares, donde se encuentra que los individuos de *P. felix* presentan un pico más largo y delgado que sus contrapartes continentales.

El canto de esta especie, a su vez, presenta diferencias significativas a lo largo de su distribución, cambiando tanto la estructura de las frases como el rango de las frecuencias que se utilizan. El patrón de variación sugiere la presencia de diversas variantes locales del canto, lo que puede explicarse en términos de deriva cultural.

Parece cumplirse de forma general la hipótesis de que individuos de talla mayor producen vocalizaciones con una frecuencia menor, aunque la evidencia no es concluyente con los caracteres utilizados.

Si bien los datos presentados en este estudio no son suficientes para formular una nueva propuesta taxonómica respecto al estatus de las subespecies de este taxón, el presente estudio pretende ser el punto de partida desde el cual se pueda hacer un análisis más detallado y profundo que incluya más datos y nuevas líneas de evidencia, como caracteres de coloración.

Es necesario aplicar pruebas de selección y posiblemente diseñar pruebas experimentales con el fin de determinar cuál es el papel de las diversas fuerzas evolutivas sobre este carácter. Sería meritorio realizar un análisis detallado para evaluar si el estatus subespecífico de estas poblaciones refleja los linajes existentes en la naturaleza. Un estudio de las capacidades dispersoras en esta especie por medio de anillamiento y recaptura podría aclarar el efecto del aprendizaje en el mantenimiento de la variación vocal.

Si bien es cierto que las diferentes líneas de evidencia presentadas tanto en este trabajo como en estudios anteriores parecen no ser congruentes, esto parece ser la norma más que la excepción: la evolución es un proceso sumamente complejo que desafía las explicaciones simplistas. Para generar una hipótesis siquiera moderadamente completa acerca de la historia de un taxón, es necesario incorporar información acerca de diversas expresiones fenotípicas, fisiología, ecología, distribución geográfica e historia de vida, en adición a la información genética que se pueda tener para el grupo.

8. Literatura citada

Alström P. y R. Ranft 2003. The use of sounds in avian systematics and the importance of bird sound archives. *Bulletin of the British Ornithological Club* 2003 123^a.

Arbeláez-Cortés E. 2013. Patrones y procesos de diversificación en aves endémicas del oeste de México. Tesis, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Arbeláez-Cortés E., B. Milá y A. G. Navarro-Sigüenza. 2013. Multilocus analysis of intraspecific differentiation in three endemic bird species from the northern Neotropical dry forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 70: 362-377.

Arbeláez-Cortés E., D. Roldan-Piña y A. G. Navarro-Sigüenza. 2014. Multilocus phylogeography and morphology give insight into the recent evolution of a Mexican endemic songbird: *Vireo hypochryseus*. *Journal of Avian Biology* 45 (3): 253-263.

Ballentine B. 2006. Morphological adaptation influences the evolution of a mating signal. *Evolution* 60: 1936-1944.

Baker M. C. 1996. Depauperate meme pool of vocal signals in an island population of singing Honeyeaters. *Animal Behavior* 51: 853-858.

Barrowglough G. F. 1982. Geographic variation, predictiveness and subspecies. *Auk* 99: 601-603.

Barker F. K. 2004. Monophyly and relationships of wrens (Aves: Troglodytidae): a congruence analysis of heterogeneous mitochondrial and nuclear DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 486-504.

Benítez-Díaz H. 1993. Geographic variation in coloration and morphology of the Acorn Woodpecker. *Condor* 95: 63-71.

Boncoraglio G. y N. Saino 2007. Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21: 134-142.

Bradbury J. W. y S. L. Vehrencamp. 2011. Principles of animal communication, 2da Edición. Sinauer Associates, EUA.

Brewer D. y B. K. MacKay. 2001. Wrens, dippers and thrashers, Helm Identification Guides, Reino Unido.

- Brewer D. y D. Kroodsma. 2005. Family Troglodytidae en Handbook of the Birds of the World. Vol. 10. Editado por del Hoyo J., A. Eliott y D.A. Christie. Lynx Ediciones, España.
- Briefer E., T. S. Osiejuk, F. Rybak y T. Aubin. 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *Journal of Theoretical Biology* 262: 151-164.
- Brown R. y R. E. Lemon. 1979 Structure and evolution of song form in the wrens *Thryothorus sinaloa* and *T. felix*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5: 111-131.
- Caballero M., S. Lozano-García, L. Vázquez-Selem y B. Ortega. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62 (3): 359-377.
- Cabanis J. L. 1850. Museum Heineanum; Verzeichniss der ornithologischen Sammlung des Oberamtmann Ferdinand Heine, auf Gut St. Burchard vor Halberstadt. B. Frantz, Halberstadt.
- 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 oscine species. *Ethology* 114 (11): 1084-1093.
- Catchpole C .K. y P. J. B. Sclater 2008. Bird song: Biological themes and variations, Cambridge University Press.
- Charif R. A., A. M. Waack y L. M. Strickman. 2010. Raven Pro 1.4 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- Conrads, K. y Conrads, W. (1971) Regionaldialekte des Ortolans (*Emberiza hortulana*) in Deutschland. *Vogelwelt* 92:81-100.
- Clegg, S. M. y I. P. F. Owens. 2002. The 'island rule' in birds: medium body size and its ecological explanation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 1359-1365.
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85 (3): 407-415.
- Dickinson E. C. 2003. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3ra edición, Princeton University Press, Estados Unidos.
- De Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56 (6): 879-886.

Dudaniec R. Y., B. E. Schlotfeld, T. Bertozzi, S. C. Donnellan y S. Kleindorfer. 2011. Genetic and morphological divergence in island and mainland birds: Informing conservation priorities. *Biological Conservation* 144 (12): 2902-2912.

Feo T. J., J. M. Musser, J. Berv y C. J. Clark. 2014. Divergence in morphology, calls, song, mechanical sounds, and genetics supports species status for the Inaguan hummingbird (Trochilidae: *Calliphlox "evelynae" lyrura*). *Auk* 132: 248-264.

Ferrari L., López-Martíne, M., Aguirre-Díaz G. y Carrasco-Núñez G. 1999. Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico: from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology* 27: 303-306.

Forrest T. G. 1994. From sender to receiver: Propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist* 34: 644-654.

García-Trejo E. A. y A. G. Navarro Sigüenza. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20 (2): 167-185.

Gómez de Silva G. H. 1997. Comparative analysis of the vocalizations of *Hylorchilus* wrens. *Condor* 99 (4): 981-984.

Grant P. R. 1965. The adaptive significance of some size trends in island birds, *Evolution* 19:3: 355-367.

Grant P. R. 1966. The coexistence of two wren species of the genus *Thryothorus*. *Wilson Bulletin*. 78: 266-278.

Grant. P. R. 1966. Late breeding on the Tres Marias Islands, *Condor* 68: 249-252.

Grant P. R. 1968. Bill size, body size and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Zoology* 17: 319-333.

Hall M. L., S. A. Kingma y A. Peters. 2013. Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS ONE* 8(2): e56717.

Hoese J. W., J. Podos, Boetticher N. C. y Nowicki S. 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. *Journal of Experimental Biology* 203: 1845-1855.

Hunter M. L. y J. R. Krebs 1979. Geographical variation in the song of the Great Tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. *Journal of Animal Ecology* 48(3): 759-785.

- Illera J. C., A. M. Palmero, P. Laiolo, F. Rodríguez, A. C. Moreno y M. Navascúes 2014. Genetic, morphological, and acoustic evidence reveals lack of diversification in the colonization process in an island bird. *Evolution* 68 (8): 2259-2274.
- Kroodsma D. E. 1974. Song learning, dialects, and dispersal in the Bewick's Wren. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 35 (4): 352-380.
- Lachlan R. F. y M. Servedio. 2004. Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution* 58 (9): 2049-2063.
- Lachlan R. F., M. N. Verzijden, C. S. Bernard, P. P. Jonker, B. Koese, S. Jaarsma, W. Spoor, J. B. Slater y C. T. Cate. 2013. The progressive loss of syntactical structure in bird song along an island colonization chain. *Current Biology* 23(19): 1896-1901.
- Lack D. 1969. The numbers of bird species on islands. *Bird Study* 16: 193-209.
- Lack D. 1971. Ecological isolation in birds. Blackwell Scientific, Oxford, U.K.
- Laiolo P. y A. Rolando. 2003. Comparative analysis of the rattle calls in *Corvus* and *Nucifraga*: The effect of body size, bill size, and phylogeny. *Condor* 105 (1): 139-144.
- Logue D. M., E. E. Droessler, D. W. Roscoe, J. R. Vokey, D. Randall y R. M. Kunimoto. 2007. Sexually antithetical song structure in a duet singing wren. *Behaviour* 144 (3): 331-350.
- Lopes L. E y L. P. Gonzaga. 2014. Morphological variation in the Cinnamon Tanager *Schystochlamys ruficapillus* (Aves: Thraupidae). *Zootaxa* 3875 (5): 477-494.
- Maijer S. y J. Fjeldå. 1997. Description of a new *Cranioleuca* spinetail from Bolivia and a "leapfrog pattern" of geographic variation in the genus. *Ibis* 139 (4): 606-616.
- Mann N. I., F. K. Barker, J. A. Graves, K. A. Dingess-Mann y P. J. B. Slater. 2006. Molecular data delineate four genera of *Thryothorus* wrens. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 750-759.
- Mann N. I., K. A. Dingess, F. K. Barker, J. A. Graves y P. J. B. Slater. 2009. A comparative study of song form and duetting in Neotropical *Thryothorus* wrens. *Behaviour* 146: 1-43.
- Mason N. A. y K. J. Burns. 2015. The effect of habitat and body size on the evolution of vocal displays in Thraupidae (tanagers), the largest family of songbirds. *Biological Journal of the Linnean Society* 114 (3): 538-551.
- Mateos M., O. I. Sanjur, y R. C. Vrijenhoek. 2002. Historical biogeography of the livebearing fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Evolution* 56: 972-98.

- McCloy C., J. C. Ingle y J. A. Barron. 1988. Neogene stratigraphy, foraminifera, diatoms, and depositional history of Maria Madre Island, Mexico: Evidence of early Neogene marine conditions in the southern Gulf of California. *Marine Micropaleontology* 13: 193–212.
- Miller A. H., H. Friedmann y R.T. Moore, 1957. Distribution Checklist of the birds of Mexico part 2: Pacific Coast, Cooper Ornithological Society, EUA.
- Morinay J., G. C. Cardoso, C. Doutrelant y Covas R. 2013. The Evolution of Birdsong on Islands. *Ecology and Evolution* 3 (16): 5127-5140.
- NatureServe 2015. NatureServe Web Service. Arlington, VA. U.S.A. Available <http://services.natureserve.org> (Accessed: 15/ 09/ 14).
- Nelson, 1899. Proc. Biol. Soc. Wash., xiii, 29 (Chacala, Durango; coll. U.S. Nat. Mus.)
- Nelson 1900. Auk, xvii (Yautepec, Morelos; coll. U.S. Nat. Mus.).
- Oksanen J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R., Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens y H. Wagner 2015. vegan: Community Ecology Package. R package versión 2.2-1.
- Ortiz-Ramírez M. F., M. J. Andersen, A. Zaldívar-Riverón, J. F. Ornelas y A. G. Navarro-Sigüenza. 2016. Geographic isolation drives divergence of uncorrelated genetic and song variation in the Ruddy-capped Nightingale-Thrush (*Catharus frantzii*; Aves: Turdidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94: 74-86.
- Palmero A. M., J. Espelosín, P. Laiolo y J. C. Illera. 2014. Information theory reveals that individual birds do not alter song complexity when varying song length. *Animal Behaviour* 87: 153-163.
- Payne R. B. y M. D. Sorenson. 2007. Integrative systematics at the species level: plumage, songs and molecular phylogeny of quailfinches *Ortygospiza*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 127 (1): 4-26.
- Peters J. L. 1962. Checklist of Birds of the World IX:404. Museum of Comparative Zoology, EUA.
- 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 Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35:55–87.

Podos J. y S. N. Patek. 2015. Acoustic Signal Evolution: Biomechanics, Size and Performance en Animal Signaling and Function: An Integrative Approach. Editado por Irschick D. J., M. Briffa y J. Podos. Wiley Publishing, EUA.

Potvin D. A. y S. M. Clegg. 2015. The relative roles of cultural drift and acoustic adaptation in shaping syllable repertoires of island bird populations change with time since colonization, *Evolution* 69(2): 368-380.

Price, T. 2008. Speciation in birds. Roberts and Company, Greenwood Village, Colorado, USA.

Quintero-Rivero, M.E. 2011. Avian Diversification in the Andes: Understanding Endemism Patterns and Historical Biogeography. Tesis, Graduate School of Arts and Sciences, Columbia University.

R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

RStudio Team 2012. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA.

Renssen J.V. 1984. High incidence of 'leapfrog' pattern of geographic variation in Andean birds: Implications for the speciation process. *Science* 224, 171-173.

Renssen J.V. 2010. Subspecies as a meaningful taxonomic rank in avian classification. *Ornithological Monographs* 67: 62-78.

Revelle, W. 2015 psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, <http://CRAN.R-project.org/package=psych> Version = 1.5.6.

Rheindt F. E., J. A. Norman y L. Christidis. 2008. DNA evidence shows vocalizations to be a better indicator of taxonomic limits than plumage patterns in *Zimmerius* tyrant-flycatchers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48 (1): 150-156.

Rheindt F. E., J. A. Eaton y F. Verbelen. 2011. Vocal Trait Evolution in a Geographic Leapfrog Pattern: Speciation in the Maroon-Chinned Fruit Dove (*Ptilinopus subgularis*) Complex from Wallacea. *Wilson Journal of Ornithology* 123 (3): 429-440.

Ridgway R. 1887 A Manual of North American birds, J.B. Lippincott Company, Estados Unidos. .

Ridgway R. 1904 The birds of North and Middle America vol. 3, Bulletin of the United States National Museum 50.

Ryan, M. J. y E. A. Brenowitz. 1985. The Role of Body Size, Phylogeny, and Ambient Noise in the Evolution of Bird Song. *American Naturalist* 126: 87–100.

Schoener, T.W. 1965 The Evolution of Bill Size Differences Among Sympatric Congeneric Species of Birds. *Evolution* 19 (2): 189-213.

Slater P.L. 1859. Proceedings of the Zoological Society of London, 371. (Juquila, Oaxaca, coll. P.L. Slater).

Scott S.N., S.M. Clegg, S.P. Blomberg, J. Kikkawa e I.P.F. Owens 2003. Morphological shifts in island-dwelling birds: The roles of generalist foraging and niche expansion. *Evolution* 57 (9): 2147-2156.

Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27: 625-656.

Shy E. 1983. The relation of geographical variation in song to habitat characteristics and body size in North American Tanagers (Thraupinae: *Piranga*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 71-76

Singh P. y T.D. Price. 2015. Causes of the latitudinal gradient in birdsong complexity assessed from geographical variation within two Himalayan warbler species. *Ibis* 157: 511-527.

Slabbekoorn H. y T.B. Smith 2002. Habitat dependent song divergence in the Little Greenbul: An analysis of environmental selection pressures on acoustic signals, *Evolution* 56: 1849-1858.

Slabbekoorn H. 2004. Singing in the wild: the ecology of bird song en Nature's music: The science of bird song, Elsevier Academic Press, Reino Unido, 178- 205.

Sosa-López J.R., D.J. Mennill y A.G. Navarro-Sigüenza. 2013. Geographic variation and the evolution of song in Mesoamerican rufous-naped wrens *Campylorhynchus rufinucha*. *Journal of Avian Biology* 44: 027–038.

Sosa-López J.R. y D.J. Mennill. 2014. Continent-wide patterns of divergence in acoustic and morphological traits in the House Wren species complex. *Auk* 131: 41-54.

Templeton C. N. , K. D. Rivera-Cáceres, N. I. Mann, P. J. B. Slater 2011. Song duets function primarily as cooperative displays in pairs of happy wrens. *Animal Behaviour* 82:6, 1399–1407.

Templeton C. N., A. A. Ríos-Chelén, E. Quirós-Guerrero, N. I. Mann, P. J. B. Slater 2013. Female happy wrens select songs to cooperate with their mates rather than confront intruders. *Biol. Lett.* 2013 9Thompson N.S., K. LeDoux y K. Moody. 1994. A

system for describing bird song units. *International Journal of Animal Sound and its Recording* 5: 267-279.

Thielcke G. 1973. On the Origin of Divergence of Learned Signals (Songs) in Isolated Populations. *Ibis* 115 (4): 511-516.

Townend J. 2002. Practical Statistics for Environmental and Biological scientists. Wiley Publishing, Estados Unidos.

Venables, W. N. y B. D. Ripley 2002. Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York.

Wei C., C. Jia, L. Dong, D. Wang, C. Xia, Y. Zhang y W. Liang. 2015. Geographic variation in the calls of the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*): isolation by distance and divergence among subspecies. *Journal of Ornithology* 156: 533-542.

Wickham H. 2009. ggplot2: elegant graphics for data analysis. Springer New York.

Wilkins M. R., N. Seddon y R. J. Safran 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 28(3): 156-166.

Winker K. 1998. Suggestions for measuring external characters of birds. *Ornitología Neotropical* 9: 23-30.

Xia C., W. Liang, G. J. Carey y Y. Zhang. 2015. Song characteristics of Oriental Cuckoo *Cuculus optatus* and Himalayan Cuckoo *Cuculus saturatus* and implications for taxonomy and distribution. *PeerJ PrePrints* 3:e1509.

Zink R. M. y J. V. Remsen 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. *Current Ornithology* 4: 1-69.

Zink R. M. 1986. Patterns and evolutionary significance of geographic variation in the *schistacea* group of the Fox Sparrow (*Passerella iliaca*). *Ornithological Monographs* 40: 1-119.

Zink R. M. 1989. The study of geographic variation. *Auk* 106, 157-160.

Zink R. M. 1991. The geography of mitochondrial DNA variation in two species of sympatric sparrows. *Evolution* 45: 329-339.

Zink R. M. 2004. The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 561-564.