



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Filogeografía del Atlapetes Gorgiamarillo (*Atlapetes
albinucha*; Aves, Emberizidae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

Alberto Rocha Méndez



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Rocha

Méndez

Alberto

55 38 17 67

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

309227287

2. Datos del asesor

Dr.

Adolfo Gerardo

Navarro

Sigüenza

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Enrique

Arbeláez

Cortés

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Luis Antonio

Sánchez

González

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Leticia Margarita

Ochoa

Ochoa

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Laura Margarita

Márquez

Valdemar

7. Datos de la tesis

Filogeografía del Atlapetes Gorgiamarillo (*Atlapetes albinucha*; Aves, Emberizidae)

44 p

2017

A mis padres

Josefina Méndez Vázquez

Alberto Rocha Legorreta

A mis abuelos

Josefina Vázquez

Mario Méndez

Teresa Legorreta

Fernando Rocha

Entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem

AGRADECIMIENTOS

A mi asesor, el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, por permitirme participar en el proyecto “Análisis integrativos sobre los patrones de diversificación de aves en Mesoamérica” y así realizar esta tesis. Por haber confiado en mí y darme la oportunidad de desarrollarme profesional y académicamente.

Al Dr. Luis Antonio Sánchez González por sus valiosos comentarios y aportaciones en lo referente al escrito.

Al Dr. Enrique Arbeláez Cortés por proveer las secuencias de los especímenes pertenecientes a Colombia.

Al Dr. Jano Núñez Zapata, Biol. Ernesto Espinosa y Biol. Germán Alonso por su valiosa ayuda en la logística de laboratorio o bien de manejo de software imprescindibles para el desarrollo de este trabajo.

Este trabajo recibió apoyo financiero y logístico de los proyectos PAPIIT – UNAM (IN 215515) y CONACyT 152060, así como del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (Cali, Colombia).

A las siguientes colecciones y su respectivo personal: Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias “Alfonso L. Herrera”- Universidad Nacional Autónoma de México. Colección de Tejidos del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt”. Natural History Museum-University of Kansas.

A mis sinodales, por todas las correcciones, comentarios y sugerencias realizadas.

A todas aquellas personas que de manera indirecta contribuyeron a la realización de este trabajo, gracias por sus trabajos de colecta en campo.

Este trabajo se elaboró dentro de las actividades del taller: “Biodiversidad de vertebrados terrestres de México”, dirigido por el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza e impartido por personal académico y curatorial del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi madre, Josefina Méndez Vázquez, por todo el cariño, cuidado y ayuda brindados a lo largo de la vida y mi trayectoria escolar.

A mis abuelos, por el cariño, cuidado y consejos.

A Tania Orozco, por ser una fuente constante de apoyo incondicional y una parte importante de mi vida.

A mi familia en general, quienes me han mostrado el valor del trabajo y la responsabilidad.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN	1
<i>ABSTRACT</i>	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	7
MATERIALES Y MÉTODOS	8
RESULTADOS	19
Análisis Filogenéticos	19
Análisis Filogeográficos	22
Modelos de Nicho Ecológico	27
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIONES	32
REFERENCIAS	33

RESUMEN

La especie *Atlapetes albinucha* (Atlapetes Gorgiamarillo) comprende ocho subespecies separadas principalmente por el patrón de coloración (vientre gris vs amarillo) y su distribución geográfica disyunta. Las formas grises y las amarillas han sido algunas veces consideradas dos especies distintas (*A. albinucha* y *A. gutturalis*). Estudios previos en *Atlapetes*, han demostrado que la filogenia usualmente no es congruente con caracteres como la coloración, ecología y patrones de distribución. En este trabajo se llevó a cabo un análisis de las relaciones filogenéticas y filogeográficas en *A. albinucha*, a través de dos marcadores mitocondriales con base en muestras de tejido que incluyen 28 localidades únicas desde las montañas al Este de México hasta Colombia, las cuales fueron divididas en cuatro poblaciones de acuerdo a su distribución geográfica. Las topologías recuperadas a través de la inferencia Bayesiana así como lo obtenido por medio de los análisis de máxima verosimilitud no revelaron estructura geográfica. Los índices de diversidad molecular en ambos marcadores mitocondriales fueron analizados y mostraron baja diversidad entre poblaciones geográficamente distantes. Los resultados obtenidos sugieren un proceso reciente de expansión poblacional. Se realizó un modelado de nicho ecológico (MNE) para la especie proyectado al pasado durante el último máximo glacial (*LGM*) y el óptimo climático del Holoceno (*MHCO*), los cuales revelaron un proceso de expansión y contracción de las poblaciones en conjunto con los bosques húmedos de montaña.

ABSTRACT

The White-naped Brushfinch (*Atlapetes albinucha*) comprises eight subspecies identified based mainly in the color of the underparts (gray vs. yellow belly) and disjunct geographic distribution. Yellow and gray bellied forms were long considered two different species (*A. albinucha* and *A. gutturalis*). Previous studies in *Atlapetes* have shown that the phylogeny is usually not congruent with characters like coloration, ecology, and distributional patterns. Herein, we analyzed the phylogeography and phylogenetic relationships in *A. albinucha* using two mitochondrial markers from samples including 28 different localities from the mountains in eastern Mexico to Colombia, that were divided for the analyses into four populations according to their geographical distribution. Bayesian inference and maximum likelihood analyses revealed no geographic structure. Molecular diversity showed low diversity levels between geographically distant populations. These results suggested a recent process of expansion. Ecological Niche Models (ENM) constructed for the species and projected into the past during the Last Glacial Maximum (LGM) and the Mid-Holocene Climatic Optimum (MHCO) revealed a process of expansion and contraction of populations following the montane humid forest distribution.

INTRODUCCIÓN

Desde que se introdujo al campo de la biología evolutiva, la filogeografía, se ha usado principalmente para entender la estructura geográfica de linajes de genes entre especies haciendo énfasis en eventos geológicos y ecológicos (Arbogast & Kenagy, 2001). El término filogeografía significa el análisis filogenético de datos orgánicos en su contexto de distribución geográfica (Hickerson *et al.*, 2010), el cual, tiene el fin de caracterizar e identificar, entre otras cosas, eventos de hibridación, introgresión, aislamiento, o deriva génica, y probar hipótesis de eventos de especiación. La filogeografía se ha convertido en una herramienta poderosa para dilucidar los patrones de división evolutiva dentro y entre especies, así mismo ha ayudado a revelar patrones biogeográficos previamente no reconocidos (crípticos) que sugieren que la vicarianza ha tenido un papel muy importante en el desarrollo histórico del ensamblaje biótico moderno (Arbogast & Kenagy, 2001). La filogeografía se ha convertido en uno de los campos más integrativos en la biología al poder complementarse con estudios ecológicos, geológicos, climatológicos, entre otros. Actualmente es un reto estudiar las relaciones entre las variaciones genéticas compartidas, el tiempo de divergencia y el contexto geográfico de divergencia junto con otros procesos como el flujo génico (Won & Hey, 2005) y entre los retos más desafiantes está el desarrollo de herramientas que permitan evaluar la congruencia temporal y espacial entre patrones de distintas especies (Hickerson *et al.*, 2010; Bagley & Johnson, 2014).

Bosque Húmedo de Montaña. –El término Bosque Húmedo de Montaña (Miranda, 1947) se acuñó para describir una comunidad vegetal de la Cuenca del Balsas donde predominan elementos tropicales de montaña con otros boreales, lo cual resulta en una alta riqueza vegetal y animal. Posteriormente el término se formalizó para describir comunidades semejantes en el territorio nacional (Rzedowski, 1978). Este tipo de bosques se extiende por medio de parches en las regiones montañosas de México hasta el Noroeste de Argentina, en las vertientes donde inciden vientos de mar, donde por lo general entre los 600 y 3000 msnm se observan zonas de alta concentración de humedad (Rzedowski, 1978; Sánchez-González & Navarro-Sigüenza, 2009; Villaseñor, 2010). Resultante de estas condiciones de humedad, temperatura y altitud, es la convergencia de especies de distribución de zonas cálido-húmedas con aquellas pertenecientes a los bosques templados. El Bosque Húmedo de Montaña (Rincón, 2007; Sánchez-González *et al.*, 2008, omitiendo “neotropical” y “tropical” respectivamente, debido a que puede encontrarse al

Norte del Trópico de C ncer) es un ecosistema fragmentado y es considerado uno de los que se encuentran en mayor peligro. Se estima que este ecosistema alberga a las comunidades m s ricas de ornitofauna a nivel especie con m s de 1700 especies (*spp*) en el Neotr pico, adem s de que cuenta con dos o tres veces m s el n mero de especies end micas en comparaci n con ambientes no forestales (Stotz *et al.*, 1996; S nchez-Gonz lez & Navarro-Sig enza, 2009).

En M xico puede encontrarse al este y sur del Pa s, est  presente en 20 de las 32 entidades federativas com nmente en altitudes entre los 1000 y los 2500 msnm (Villase or, 2010). Este ecosistema concentra el mayor n mero de especies animales y vegetales en la menor superficie del territorio nacional (0.6%) y alberga una amplia diversidad avifaun stica de la cual se registra entre un 17% y 28% de endemismos (Rzedowski, 1978; Villase or, 2010; S nchez-Gonz lez & Navarro-Sig enza, 2009; Hern ndez-Ba os *et al.*, 1995; Gual-D az & Rend n-Correa, 2014). En Am rica Central (especialmente la regi n Sur), se encuentra una gran proporci n de especies que no habitan bosques montanos, es decir, es la  nica regi n geogr fica en el Neotr pico que cuenta con una alta diversidad avifaun stica, donde dominan las especies que se encuentran en tierras bajas, sin embargo, la regi n del Chiriqu -Dari n es una de las regiones m s ricas y cuenta con 38% de endemismos para 224 especies montanas encontradas (Hern ndez-Ba os *et al.*, 1995; Stotz *et al.*, 1996). En el caso de Sudam rica, la regi n continua m s extensa de bosque se puede encontrar desde los Andes en Colombia hasta Bolivia y esto se refleja en la riqueza de especies encontradas particularmente en los Andes septentrionales (*northern Andes*) y los Andes centrales con 640 y 546 especies montanas respectivamente (Stotz *et al.*, 1996; Veblen *et al.*, 2015). S lo en Colombia, es posible encontrar 1758 *spp*, lo cual representa el 19% del total avifaun stico mundial (Stattersfield *et al.*, 1998). Sumada a la riqueza, se encuentra que la cantidad de endemismos en estas regiones se eleva a un 40% del total de especies encontradas (Stotz *et al.*, 1996).

Los bosques montanos se encuentran naturalmente fragmentados, lo cual resulta en comunidades avifaun sticas caracterizadas por poseer una composici n muy diversa, adem s de que se pueden encontrar gran n mero de especies "raras" que ocupan una peque a fracci n del paisaje ecol gico; la alta diversidad encontrada en este tipo de ambientes tambi n puede ser explicada gracias a los l mites de distribuci n altitudinal que, en muchos casos, suelen ser abruptos incluso cuando hay ambientes continuos (Stotz *et al.*, 1996; Jankowski & Rabenold, 2007).

El g nero *Atlapetes* comprende un grupo de gorriones Neotropicales que habitan los bosques h medos montanos desde M xico hasta el Norte de Argentina (Paynter, 1972, 1978) y ha

sido considerado uno de los grupos más ricos en número de especies dentro de los gorriones del Nuevo Mundo (Sánchez-González et al., 2015), así mismo provee uno de los casos más intrigantes y complejos de diferenciación geográfica de coloración del plumaje (Paynter, 1972, 1978) que sigue un patrón “*leapfrog*” (es decir, existen poblaciones de una misma especie que fenotípicamente son muy similares entre sí, pero se encuentran separadas por otras poblaciones de la misma especie que son distintas a ellas) en algunas especies Andinas (Remsen, 1984). Se ha sugerido, a través de análisis biogeográficos que el género *Atlapetes* tiene un origen mesomontano en Mesoamérica y posteriormente se dispersó hacia el Sur de los Andes (2.8-4.6 Ma) a través del Istmo de Panamá (3.8-6.6 Ma; Sánchez-González et al., 2015). La mayoría de las especies de *Atlapetes* poseen coloraciones grises o amarillas en el vientre, lo que ha llevado al reconocimiento de ambos patrones de coloración de plumaje como los principales dentro del grupo. Paynter (1972, 1978) incluyó los taxa amarillos y grises en dos grupos filogenéticos diferentes, junto con un grupo adicional (*A. albinucha*, *A. gutturalis* y *A. pallidinucha*), que incluía especies de plumajes amarillos con coronas bicolor, y por tanto propuso que especies con plumajes similares pudieron haber tenido un ancestro común. Remsen & Graves (1995) sugirieron que los taxa grises y amarillos pueden ser representantes de la misma especie, a lo que posteriormente se sugirió que los colores pálidos se encuentran generalmente en regiones más secas y con mayor elevación, mientras que aquellos con plumajes amarillos se encuentran generalmente en regiones con mayor humedad y menor altitud (García-Moreno & Fjeldså, 1999; Sánchez-González et al., 2015). Análisis moleculares han apoyado la idea de que los distintos patrones de coloración del plumaje deben ser adaptativos, ya que los taxa grises y amarillos se encuentran dentro del mismo grupo monofilético, así mismo sugieren que las diferencias genéticas y del patrón de coloración de plumaje a lo largo de los Andes es resultado de la fragmentación ocurrida durante el Pleistoceno (García-Moreno & Fjeldså, 1999; Sánchez-González et al., 2015)

Atlapetes albinucha (Atlapetes Gorgiamarillo) es una especie ampliamente distribuida, que se encuentra en las regiones montañas desde el Este de México hasta Colombia (AOU, 1998; del Hoyo et al., 2011; Remsen et al., 2015; Gill & Donsker, 2015), que habita principalmente los bosques húmedos y templados (900 a 3000 msnm), así como zonas tropicales altas y bordes de claros de bosques nubosos (Dwight & Griscom, 1921; Howell & Webb, 1995; Paynter, 1978; del Hoyo et al., 2011). Este taxón ha sido considerado como dos especies distintas (Dwight & Griscom, 1921; Howell & Webb, 1995; Navarro-Sigüenza & Peterson, 2004) o una especie politípica

(Paynter, 1978; Remsen & Graves, 1995; AOU, 1998; García-Moreno & Fjeldså, 1999; del Hoyo *et al.*, 2011; Gill & Donsker, 2015; Remsen *et al.*, 2015). Actualmente se reconocen ocho subespecies que muestran dos patrones de coloración en el plumaje con una clara estructuración geográfica (del Hoyo *et al.*, 2011; Remsen *et al.*, 2015; Gill & Donsker, 2015): *A. a. albinucha*, que posee una coloración completamente amarilla en el vientre y la garganta, se encuentra desde San Luis Potosí y el Norte de Veracruz hasta el Norte de Chiapas en México, el resto de las subespecies poseen coloraciones del vientre grisáceas: *A. a. griseipectus*, desde el Sur de Chiapas (México) hasta El Salvador; *A. a. fuscipygius* se encuentra en Honduras y Nicaragua; *A. a. parvirostris* en Costa Rica; *A. a. coloratus*, *A. a. azuerensis* y *A. a. brunnescens* se distribuyen en Panamá y *A. a. gutturalis* en Colombia. Las diferencias entre subespecies con coloraciones grises en el vientre son principalmente clinales y se basan en ligeras variaciones de tamaño e intensidad de color (Paynter, 1978), sin embargo las poblaciones con vientre amarillo y gris son alopátricas, estando separadas por el valle del Río Grijalva (1000 msnm) en Chiapas a una distancia no mayor a 100 km una de la otra (Paynter, 1978; Fig. 1). Paynter (1972, 1978) revisó ampliamente la taxonomía y la variación geográfica del complejo y sugirió que la diferenciación en el plumaje en estas poblaciones alopátricas no era un indicativo de una alta diferenciación genética ni producto de exclusión ecológica, sino que era resultado de una barrera ribereña de baja altitud, lo que implica que los principales causantes de la diferenciación fenotípica de estas aves son factores ambientales. Los esquemas taxonómicos actuales han mantenido la propuesta de que *A. albinucha* sea considerada como una sola especie politípica (Paynter, 1978; Remsen & Graves, 1995; AOU, 1998; del Hoyo *et al.*, 2011; Gill & Donsker, 2015; Remsen *et al.*, 2015); sin embargo, evidencia distinta a la morfológica es escasa. Un análisis reciente a nivel del ADN mitocondrial (*mtDNA*) a nivel de género (Sánchez-González *et al.*, 2015) mostró una topología en la que ambos morfos de coloración (vientre gris y amarillo) de la especie *A. albinucha* pertenecían a un grupo monofilético, sin embargo, las relaciones encontradas en el clado sugerían un sorteo de linajes incompleto, apoyando parcialmente lo sugerido por Paynter (1978).

OBJETIVOS

Objetivo General

Realizar un estudio enfocado a la variación genética y filogeografía de las poblaciones que comprenden la especie *A. albinucha* con base en secuencias de ADN mitocondrial (*mtDNA*), con el fin de caracterizar la estructura geográfica de esta variación y dilucidar si la variación en la morfología se ve reflejada en la variación genética.

Objetivos Particulares

Analizar la filogeografía de las poblaciones que comprenden la especie *A. albinucha* con base en secuencias de ADN mitocondrial (*mtDNA*).

Estimar el grado de variación y diferenciación genética entre grupos poblacionales que comprenden la especie.

Realizar modelos de nicho ecológico proyectados al pasado durante el último máximo glacial y el óptimo climático del Holoceno, con el fin de identificar cambios en la distribución potencial de la especie bajo cambios climáticos y de vegetación que puedan explicar los patrones históricos de la variación genética encontrada.

HIPÓTESIS

Debido a que la especie *A. albinucha* se distribuye de manera fragmentada en bosques húmedos montanos y posee un estilo de vida relativamente sedentario además de que no cuenta con movimientos migratorios altitudinales o latitudinales reportados (del Hoyo *et al.*, 2011), se espera que presenten una estructura genética geográficamente coherente con la fragmentación de las áreas de distribución y que ésta corresponda a las variaciones en la coloración del plumaje.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se obtuvieron muestras de tejido y de sangre de *A. albinucha* de diferentes colecciones en México, USA y Colombia (Tabla 1). Así mismo se complementó el estudio utilizando secuencias publicadas para las especies *A. pileatus*, *A. schistaceus* y *Buarremon brunneinucha*, obtenidas a través de *GenBank*, con el fin de ser usadas como grupos externos. Las muestras de *A. albinucha* representaron 28 localidades distintas y cuatro de las 8 subespecies (Fig. 1, Tabla 1).

Procedimiento de Laboratorio. —La extracción de *mtDNA* de las muestras pertenecientes a las colecciones del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC) y del *Natural History Museum (KU)*, se llevó a cabo utilizando el kit de extracción *DNeasy Blood & Tissue Kit* (Qiagen Inc., Valencia, CA, USA) siguiendo los protocolos del proveedor. Las muestras pertenecientes al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt” (IAvH) fueron amplificadas de manera independiente (ver agradecimientos) y sólo se trabajó con las secuencias obtenidas. Se amplificaron fragmentos correspondientes a la segunda subunidad de la NADH deshidrogenasa (ND2) y al Citocromo b (*Cyt b*), los cuales han sido reportados como buenos rastreadores de las relaciones filogenéticas debido a su alta probabilidad de rastrear eventos recientes de diversificación (Ball & Avise, 1992; Avise, 2000). Se utilizaron los oligonucleótidos (*primers*) L5215 (Hackett, 1996) y H1664 (Drovetsky *et al.*, 2004) para el gen ND2, mientras que para el gen *Cyt b* se usaron los *primers* L14990 (Kocher *et al.*, 1989) y H15646 (Sorenson *et al.*, 1999, Tabla 2). La amplificación se realizó a través de la reacción en cadena de la polimerasa (*PCR*) en una mezcla de reacción de 12 μ l que contenía 2 μ l de cada *primer* a una concentración de 5mM, 2 μ l (~10 ng) de *DNA* extraído y 6 μ l *Readymix Redtaq* (Sigma-Aldrich).

Colección	Número de Catálogo	Ejemplares voucher	AOU 1998	Estado/ Departamento	Localidad	Latitud	Longitud	Grupo Geográfico
Museo de Zoología Facultad de Ciencias "Alfonso L. Herrera" UNAM	BONA 33	BONA 33	<i>Atlapetes albinucha albinucha</i>	Chiapas	Carretera estatal Coapilla-Ocotepec km 29 a 5.4 km N de Coapilla	17.31388	-93.2	NC
	BONA 39	BONA 39	<i>Atlapetes albinucha griseipectus</i>	Chiapas	Volcán Tacaná ladera, vereda a Tapalapa, Rancho Chiquihuite	15.0666	-92.08333	SC
	BONA 52	BONA 52	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Volcán Tacaná ladera, vereda a Tapalapa, Rancho Chiquihuite	15.0666	-92.08333	SC
	BONA 89	BONA 89	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Volcán Tacaná ladera, vereda a Tapalapa, Rancho Chiquihuite	15.0666	-92.08333	SC
	BONA 94	BONA 94	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Volcán Tacaná ladera, vereda a Tapalapa, Rancho Chiquihuite	15.0666	-92.08333	SC
	BMM 577	BMM 577	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	6 km NE de Pueblo Nuevo; camino a Aurora-Ermita	17.18333	-92.08333	NC
	BMM 582	BMM 582	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	6 km NE de Pueblo Nuevo; camino a Aurora-Ermita	17.18333	-92.08333	NC
	BMM 834	BMM 834	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Volcán Tacaná ladera, vereda a Tapalapa, Rancho Chiquihuite	15.0666	-92.08333	SC
	MOL 13001	MOL 13001	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	San Nicolás Buenavista, Cerro Huitepec	16.73805	-92.68805	NC
	MOL 13061	MOL 13061	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	San Nicolás Buenavista, Cerro Huitepec	16.73805	-92.68805	NC
	MOL 13130	MOL 13130	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	San Nicolás Buenavista, Cerro Huitepec	16.73805	-92.68805	NC
	SIT 105	SIT 105	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	Carretera Copainalá-Ocotepec km 38 a 95.5 km N de Coapilla	17.16891	-93.14533	NC

	SIT 146	SIT 146	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	Coapilla a 6.5 km N	17.17413	-93.14636	NC
	SIT 147	SIT 147	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	Coapilla a 6.5 km N	17.17413	-93.14636	NC
	SIT 157	SIT 157	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	Coapilla a 6.5 km N	17.17413	-93.14636	NC
	SIT 158	SIT 158	<i>A. a. albinucha</i>	Chiapas	Coapilla a 6.5 km N	17.17413	-93.14636	NC
	EAGT 806	EAGT 806	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Cerro Mozotal, en la cima	15.4294	-92.3411	SC
	EAGT 817	EAGT 817	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Cerro Mozotal, en la cima	15.4294	-92.3411	SC
	EAGT 844	EAGT 844	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Cerro Boqueron, en la cima	15.23541	-92.30463	SC
	ZRH 407	ZRH 407	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Cerro Mozotal, en la cima	15.4294	-92.3411	SC
	130332	130332	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Reserva Ecológica el Triunfo	14.81278	-92.40594	SC
	130345	130345	<i>A. a. griseipectus</i>	Chiapas	Reserva Ecológica el Triunfo	14.81278	-92.40594	SC
	MT 072	MT 072	<i>A. a. albinucha</i>	Oaxaca	La Esperanza, Santiago Comaltepec	17.515	-96.505	NC
	QRO 272	QRO 272	<i>A. pileatus</i>	Querétaro	El Pemoche	21.2263	-99.10969	
	RFC 2790	RFC 2790	<i>A. pileatus</i>	Sinaloa	Reserva Chara Pinta a 85 km de Mazatlán	23.59	-105.87	
Natural History Museum	EAGT 21	KU 4907	<i>Atlapetes a. griseipectus</i>	San Miguel	San Miguel	13.48138	-88.1775	Sal
	EAGT 74	KU 5017	<i>A. a. griseipectus</i>	Chalatenango	Concepción Quezaltepec	14.08333	-88.95	Sal
	OK 56	KU 4961	<i>A. a. griseipectus</i>	Morazan	Chilanga	13.71666	-88.11666	Sal
	CMZF 120	KU 6448	<i>A. a. griseipectus</i>	San Vicente	Nuevo Tepetitán	13.64527	-88.78416	Sal
	LR 58	KU 7704	<i>A. a. griseipectus</i>	Chalatenango	La Laguna	14.0666	-88.8666	Sal
	SLA 165	KU 7775	<i>A. a. griseipectus</i>	San Vicente	Nuevo Tepetitán	13.64527	-88.78416	Sal
	MBR 6584	KU 9400	<i>A. a. griseipectus</i>	Santa Ana	Metapán	13.98333	-89.5333	Sal
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos	IAvH-CT-01158	IAvH-11694	<i>Atlapetes a. gutturalis</i>	Pereira	Parque regional Ucumarí Entre Peña Bonita y Peñas Blancas	4.709233	-75.4907	Col
	IAvH-CT-	IAvH-	<i>A. a.</i>	Aranzazu	Vereda El Laurel,	5.230944	-75.48841	Col

"Alexander von Humboldt"	01726	11946	<i>gutturalis</i>		Cuenca Alta del Río Hacienda Termopilas			
	IAvH-CT-02391	IAvH-12363	<i>A. a. gutturalis</i>	Yotoco	Yotoco	3.87975	-76.443	Col
	IAvH-CT-04519	IAvH-13101	<i>A. a. gutturalis</i>	Santa Rosa de Cabal	Vereda La Linda, Parque Municipal de Campoalegre	4.8675	-75.54666	Col
	IAvH-CT-04835	IAvH-CT-04835	<i>A. a. gutturalis</i>	Anorí	Vereda Santa Gertrudis, Finca La Estrella margen derecha de la Quebrada Santa Gertrudis	7.135444	-75.15527	Col
	IAvH-CT-07844	IAvH-CT-07844	<i>A. a. gutturalis</i>	Amalfi	Vereda Cajamarca, Finca Canales Cuenca de la quebrada Cajamarca	6.8235	-75.15527	Col
	IAvH-CT-09344	ICN 34591	<i>Buarremon brunneinucha</i>	Amalfi	Vereda El Encanto, La Secreta	6.909167	-75.0766	
	IAvH-CT-09695	IAvH-CT-09695	<i>A. a. gutturalis</i>	Pereira	P. Ucumarí, La Pastora	4.814278	-75.69455	Col
	ICN 18248	ICN 38086	<i>A. a. gutturalis</i>	Santander	Serranía de los Yariquies, Carmen de Chucurí	6.68333	-73.4333	Col

Tabla 1. Muestras de tejido y sangre utilizadas en el estudio con sus datos de georreferenciación correspondiente. Las muestras de la especie *A. albinucha* se agruparon en cuatro grupos geográficos: Chiapas Norte (NC, n=12), Chiapas Sur (SC, n=11), El Salvador (Sal, n=7) y Colombia (Col, n=8).

El programa utilizado en la PCR fue:

ND2: 94°C x 2:30 minutos; 30 ciclos de 94°C x 30 segundos, 54°C x 45 segundos y 72°C x 2 minutos y una extensión final a 72°C x 10 minutos.

Cyt b: 90°C x 15 segundos; 40 ciclos de 90°C x 15 segundos, 45°C x 15 segundos y 72°C x 1 minuto y una extensión final a 72°C x 5 minutos.

Los productos del PCR fueron observados en un gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio (EtBr). La secuenciación de las muestras de *DNA* se realizó en *High Throughput Genomics Center* de la Universidad de Washington y algunas de Colombia en el *SSiGMol* del Instituto de

Genética de la Universidad Nacional. Las secuencias fueron alineadas y editadas en Seqman® Version 7.0.0 (DNASTAR, Madison, WI) y CodonCode Aligner v. 6. 0. 2 (www.codoncode.com).

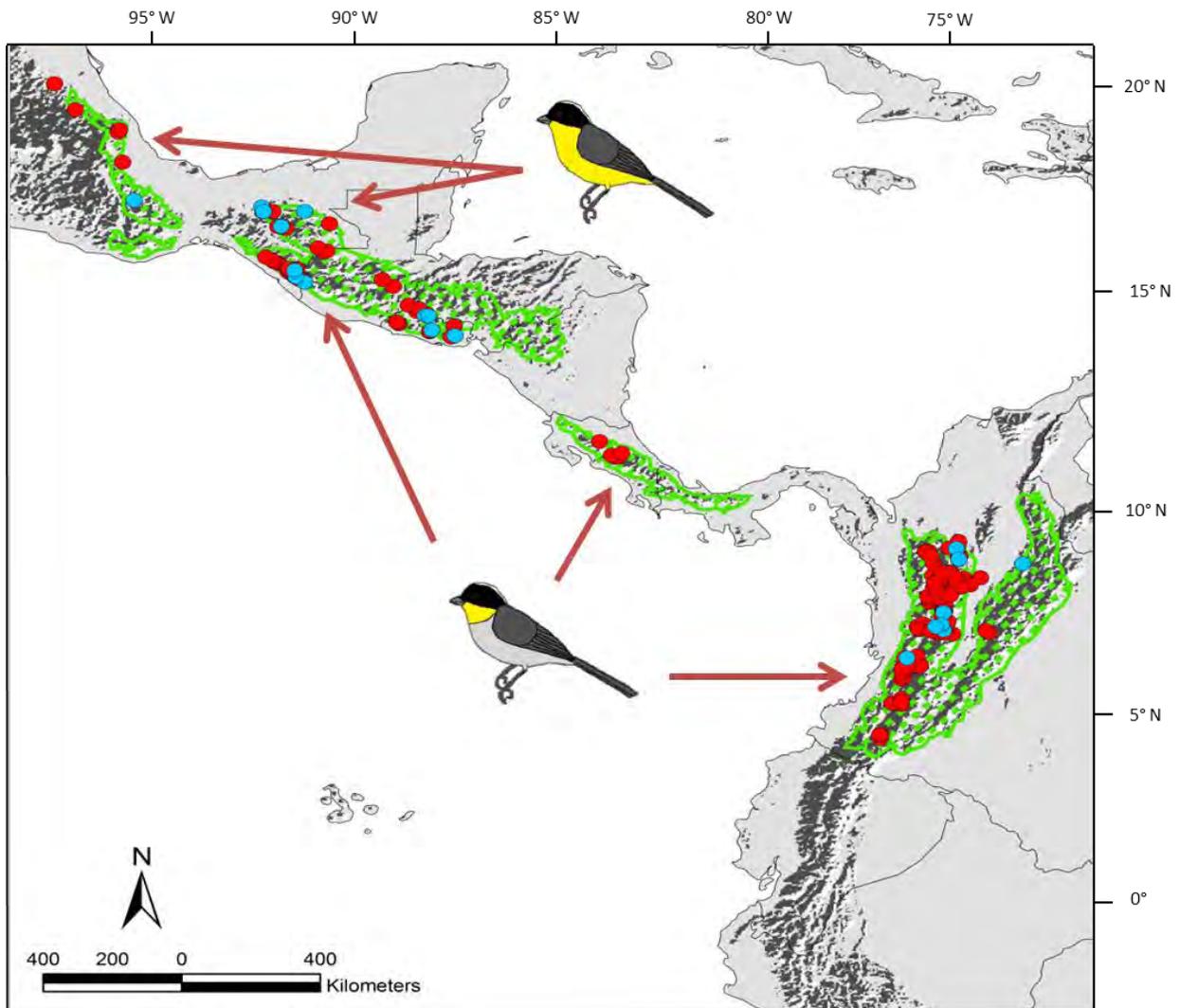


Figura 1. Mapa de distribución de la especie *A. albinucha* mostrado en verde. Los puntos azules corresponden a las muestras de tejido o sangre utilizadas en el estudio genético. Los puntos rojos son de registros de la especie encontrados en la *GBIF*, los cuales fueron utilizados para la construcción de los modelos de nicho ecológico. Las aves y las respectivas flechas indican las regiones geográficas en dónde se encuentran los distintos morfos de color.

El origen mitocondrial de las secuencias fue corroborado a través de *BLAST* en el servidor de la *NCBI* (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Posteriormente se alinearon las secuencias utilizando ClustalX 2.1 (Thompson *et al.*, 1997).

<i>Primers</i>	<i>Gen</i>	<i>Secuencia</i>	<i>Referencia</i>
L5215	ND2	TAT CGG GCC CAT ACC CCG AAA AT	Hackett, 1996
H1064	ND2	CTT TGA AGG CCT TCG GTT TA	Drovetsky <i>et al.</i> , 2004
L14990	<i>Cyt b</i>	CCA TCC AAC ATC TCM GCA TGA TGA AA	Kocher <i>et al.</i> , 1989
H15646	<i>Cyt b</i>	GGN GTR AAG TTT TCT GGG TCN CC	Sorenson <i>et al.</i> , 1999

Tabla 2. Código y secuencia de los oligonucleótidos (*primers*) utilizados para amplificar regiones específicas del *mtDNA* para este estudio.

Análisis Filogenéticos. —Se realizaron los análisis para cada gen así como concatenando ambas secuencias, con el fin de validar el soporte de relaciones aportado por diferentes caracteres. Los modelos de sustitución nucleotídica se estimaron a través de PartitionFinder (Lanfear *et al.*, 2012), utilizando el criterio de información Bayesiano (*BIC*). Para los análisis, se utilizó la inferencia Bayesiana (*BI*), implementada en Mr. Bayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2011). El modelo de sustitución escogido por PartitionFinder (Lanfear *et al.*, 2012) para el gen ND2 fue *GTR*, para *Cyt b* K80+G y para la matriz concatenada *GTR+I* para el gen ND2 y K80+G para *Cyt b*. Se realizaron dos búsquedas independientes para cada set de datos, con cuatro cadenas de Markov Montecarlo (*MCMC*), con una temperatura de 0.2 durante 10 millones de generaciones y muestreando cada 1000. La convergencia se evaluó a través de dos métodos: examinando que los valores de la desviación estándar de las frecuencias de separación (*split frequencies*) fuesen <0.01, y por medio de la verificación de los estimadores de parámetros en Tracer v1.6 (Rambaut *et al.*,

2014) basado en tamaños efectivos aceptables (>200). Después de revisar la convergencia, el primer 25% de los árboles generados fue descartado como *burn-in* y el resto se utilizó para calcular probabilidades posteriores.

Así mismo se realizaron análisis filogenéticos de las secuencias de ambos genes y de la matriz concatenada a través del método de máxima verosimilitud (*ML*) implementado en PAUP* 4.0a147 (Swofford, 2003). Todos los análisis se realizaron bajo un criterio de búsqueda heurístico a través de la opción de reconexión de ramas *TBR* (*Tree Bisection and Reconnection*), con todas las posiciones desordenadas y con el mismo peso; los árboles iniciales se obtuvieron a través del algoritmo aditivo escalonado (*step-wise*). El soporte de nodos se obtuvo a través de 1000 bootstrap no paramétricos con adición aleatoria de réplicas (*random addition sequence replicates*; Carson & Spicer, 2003; Burns & Naoki, 2004; McCracken & Sorenson, 2005; Grosso *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2007; Cadena *et al.*, 2007; Flórez-Rodríguez *et al.*, 2011). Se consideró que los nodos estaban bien sustentados cuando los valores del *bootstrap* eran >70% o cuando las probabilidades posteriores eran >90% (Burns & Naoki, 2004; Kimball *et al.*, 1999; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2008; Carr & Marshall, 2008; Rheindt *et al.*, 2011; Barker *et al.*, 2012; Machado *et al.*, 2013; Álvarez-Varas *et al.*, 2015).

Utilizando únicamente la matriz de secuencias concatenadas, se estimaron los tiempos de divergencia a través de la realización de un árbol de máxima credibilidad de clados (*MCCT*) utilizando un proceso de especiación de Yule (Yule, 1925; Gernhard, 2008). Con el fin de evaluar si este set de datos evolucionaba según un modelo de reloj molecular estricto o relajado, se realizó un análisis de comparación a través del método *stepping-stone* (Xie *et al.*, 2011) en Mr. Bayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2011). La media marginal de verosimilitud del reloj relajado actuó mejor (-Ln 28217.01) que el reloj estricto (-Ln 30652.95). Con esto, se corrió el modelo con un reloj relajado y con una distribución gamma (Drummond *et al.*, 2006) durante 10 millones de generaciones, se descartó el primer 25% como *burn-in*. La estacionalidad de las cadenas se evaluó a través de Tracer v1.6 (Rambaut *et al.*, 2014). Se estimaron las alturas medias y el 95% de valores de credibilidad (*HDP*) para los nodos en el programa TreeAnnotator v1.8.3 (Drummond *et al.*, 2012) con un límite de probabilidad posterior de 0.6 (Abad-Franch *et al.*, 2013)

Análisis Filogeográficos.—Dado que los árboles filogenéticos no mostraron una clara estructuración geográfica, los análisis filogeográficos se llevaron a cabo con las poblaciones caracterizadas de acuerdo a la distribución geográfica de las muestras, reflejando entonces su

membresía poblacional, dado que se espera que los especímenes de la misma población sean más similares en caracteres morfológicos y genéticos que individuos de poblaciones diferentes. Para esto, se confió en la información taxonómica y geográfica de los ejemplares de museos y de sus respectivos tejidos. Este tipo de caracterización de las poblaciones también refleja el objetivo de caracterizar la diferenciación genética entre poblaciones con diferentes características del plumaje. Se agruparon las muestras de *A. albinucha* en cuatro grupos geográficos (Tabla 1): (I) Chiapas Norte (NC, n=12), (II) Chiapas Sur (SC, n=11), (III) El Salvador (Sal, n=7) y (IV) Colombia (Col, n=8). Para estos análisis se omitió la única secuencia perteneciente a Costa Rica de *GenBank*, así como aquellas que no poseían georreferenciación. Se estimaron medidas para caracterizar la diversidad de cada gen, la matriz concatenada y de cada grupo geográfico a través de la diversidad haplotípica (H_d), que se describe como la probabilidad de que dos haplotipos seleccionados al azar sean distintos (Nei, 1987) y la diversidad nucleotídica (π) que es el número promedio de diferencias pareadas entre dos secuencias seleccionadas al azar (Nei & Li, 1979). Se estimó la posible fluctuación demográfica de la especie a través del cálculo de las pruebas de neutralidad, F_s de Fu (Fu, 1997) y D de Tajima (Tajima, 1989) en el programa DNAsp 5.10.1 (Librado & Rozas, 2009), basando la significancia de los valores en límites de confianza (<0.02 en el caso de la F_s de Fu) generados a través de un modelo de coalescencia con 1000 réplicas utilizando el número de sitios segregantes sin asumir recombinación (Rozas *et al.*, 2003). Se buscó evidencia de fluctuaciones históricas del tamaño poblacional a través del análisis de un modelo gráfico Bayesiano skyline (*BSP*) por medio de BEAST v1.8.3 (Drummond *et al.*, 2012) que se basa en una estimación coalescente del cambio en el tamaño poblacional en el tiempo con un muestreo *MCMC* (Ho & Shapiro, 2011; Houston *et al.*, 2014)

La estructura genética de las poblaciones se estimó a través de los índices, F_{st} de fijación que es utilizado para calcular el grado de diversidad dentro de las poblaciones basándose en la media de las diferencias pareadas (Wright, 1931, 1978; Parsons *et al.* 2013) así como el número de migrantes por generación (Nm), que indica la media generacional estimada del número absoluto de migrantes intercambiado entre poblaciones (Ray *et al.*, 2003; Montaña-Rendón *et al.*, 2015), en DNAsp 5.10.1 (Librado & Rozas, 2009) con el fin de evaluar la cantidad de diferenciación génica y posible flujo génico entre poblaciones. La interpretación de éstos parámetros estuvo basada en Hartl & Clark (1997).

Finalmente, con el objetivo de visualizar la diversidad genética y evaluar si haplotipos particulares mostraban distribuciones geográficas restringidas o asociaciones geográficas a lo largo del área de distribución de la especie, se construyeron redes de haplotipos en el programa Network 4.6.1.1 por el método *median-joining* que está basado en la máxima parsimonia y que estima de mejor manera las relaciones evolutivas entre secuencias cuando las divergencias son recientes (Crandall & Templeton, 1996; Bandelt *et al.*, 1999).

Modelos de Nicho Ecológico.— Con el fin de generar hipótesis sobre el escenario geográfico en el cual se desarrollaron los patrones de divergencia genética, se utilizaron modelos de nicho ecológico proyectados a escenarios del pasado. Con éstos se modelaron áreas en las que las condiciones climáticas eran igualmente adecuadas para la distribución histórica de la especie *A. albinucha*, e igualmente se evaluó la existencia de condiciones adecuadas para que sucedieran expansiones o contracciones poblacionales. Los modelos de nicho ecológico (MNE) utilizan asociaciones entre variables ambientales y registros de ocurrencia de especies y pueden proveer una fuerte evidencia de alopatría entre poblaciones, respuestas al cambio climático y pueden también ayudar en la detección de divergencia entre posibles especies (Raxworthy *et al.*, 2007). Este estudio se enfocó en el concepto de nicho Grinnelliano, en donde se enfatizan los requisitos de una especie y no su papel ecológico (Grinnell, 1917; Soberón, 2007, Peterson *et al.*, 2011). Se obtuvieron los registros geográficos de la especie a través del *Global Biodiversity Information Facility (GBIF)*, (<http://www.gbif.org>) y de ejemplares de museo (Tabla 1). Los registros de la *GBIF* fueron filtrados para la eliminación de duplicados y aquellos que no poseían registros de latitud, longitud, localidad o elevación. Se recopiló un total de 1039 registros que representan 107 localidades únicas. Para generar los modelos durante el último máximo glacial (*LGM*, 22000 ka) y el óptimo climático del holoceno (*MHCO*, 6000 ka) se utilizaron 19 variables bioclimáticas (Tabla 3) generadas por el *Community Climate System Model*, el cual es un modelo acoplado que simula el sistema climático terrestre, dividiendo el mundo en cuadrantes rectangulares. Para cada uno se utilizan ecuaciones que resuelven los procesos físicos como la formación de nubes y el movimiento de calor o de humedad. Las variables fueron obtenidas a través de *WorldClim* (<http://www.worldclim.org/bioclim>) y se modelaron en el programa Maxent 3.3.3 (Phillips *et al.*, 2006) cuyos algoritmos han sido utilizados para transferir el espacio de nicho a escenarios del pasado en diferentes grupos de especies neotropicales (Arbeláez-Cortés *et al.*, 2014; Jezkova *et al.*, 2009, 2015; Cadena *et al.*, 2016). Las 19 variables bioclimáticas tienen una resolución espacial de celda aproximada de 4.5 km². Previo a la realización del modelo se definió una extensión del área

de distribución (*M sensu* Peterson *et al.*, 2011; Barve *et al.*, 2011) en los bosques húmedos montanos a partir de la frontera Norte del estado de Veracruz (México) hasta las Sierras Pampeanas en Argentina, en donde se buscó generar una hipótesis en donde las especies montanas normalmente ven su distribución ser estructurada por la presencia de valles que pueden funcionar como barreras geográficas; de este modo se abarcó un área en donde las condiciones de vegetación y altitud son teóricamente accesibles para la especie. El programa Maxent encuentra la probabilidad distribucional de máxima entropía sujeta a las restricciones impuestas por la ocurrencia observada de la especie y las condiciones ambientales del área de estudio (Phillips *et al.*, 2006). Para generar los MNE (50), los parámetros utilizados en el programa fueron: porcentaje de prueba aleatorio de 25, con un límite de prueba presencial de 10% y un valor máximo de iteración de 5000, el resto de los parámetros utilizados fueron los establecidos en el programa (Phillips *et al.*, 2006; Warren & Seifert, 2011; Baldwin, 2009). El límite de prueba presencial de 10% elimina ese porcentaje de los datos generados en un modelo previo con el fin de proveer un balance entre la omisión y comisión (*commission*), esto significa que, se minimizan errores en cada uno de los modelos; el 25% de prueba aleatorio elimina ese porcentaje de los datos de presencia provistos al modelo para construir las predicciones ya que no se puede confiar en el 100% de los datos, esto ayuda a generar las curvas de omisión y comisión (Warren & Seifert, 2011; Baldwin, 2009) que finalmente servirán para evaluar el modelo generado. De los modelos generados, se escogió aquel con el valor más alto del estadístico del área bajo la curva (*AUC*). Los resultados de Maxent se obtuvieron en un formato logístico *ASCII*, que se entiende como la probabilidad de presencia condicionada a las variables ambientales, para proyectarlo en un sistema *GIS* a través del programa ArcGis (ESRI, 2010).

Variables Ambientales

1. Temperatura media anual	10. Temperatura media del cuarto de año más cálido
2. Rango medio diario (media mensual (max. temp. – min. temp.))	11. Temperatura media del cuarto de año más frío
3. Isothermalidad (Variable 2/ Variable 5) (*100)	12. Precipitación anual
4. Temperatura estacional (desviación estándar *100)	13. Precipitación del mes más húmedo
5. Máxima temperatura del mes más cálido	14. Precipitación del mes más seco
1. 6. Temperatura mínima del mes más frío	15. Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
1. 7. Rango de temperatura anual (Variable 5- Variable 6)	16. Precipitación del cuarto de año más húmedo
8. Temperatura media del cuarto de año más húmedo	17. Precipitación del cuarto de año más seco
9. Temperatura media del cuarto de año más seco	18. Precipitación del cuarto de año más cálido
19. Precipitación del cuarto de año más frío	

Tabla 3. Lista de las variables bioclimáticas generadas por el *Community Climate System Model*, utilizadas para hacer la proyección del modelado de nicho de la especie *A. albinucha* hacia el pasado.

RESULTADOS

Análisis Filogenéticos

Para llevar a cabo los análisis del gen ND2 se lograron amplificar 30 muestras pertenecientes a la especie *A. albinucha*, con una longitud de 1015 pares de bases (pb). Para esta matriz de datos, la proporción de sitios invariables (I) del gen fue 0.389, 313 sitios fueron variables en alguna posición y 307 fueron parsimoniosamente informativos. En general, se observaron 13 haplotipos distintos (Tabla 4). Para analizar el gen *Cyt b* se obtuvieron 36 secuencias de 1064 pb de longitud, de las cuales I=0.263, en donde 399 sitios fueron variables en alguna posición y 352 fueron parsimoniosamente informativos. Para este gen se observaron 22 haplotipos distintos (Tabla 4).

Gen	N	Hd (D.S.)	π (D.S.)	S	Sitios Informativos	Haplotipos únicos	D de Tajima	F _s de Fu	Composición nucleotídica			
									A	C	G	T
ND2	43	0.857 (0.033)	0.327 (0.012)	313	307	13	-1.72**	-6.854**	0.272	0.250	0.213	0.263
Cyt b	36	0.916 (0.012)	0.350 (0.037)	399	352	22	-1.7564*	-3.91**	0.259	0.287	0.200	0.252
Conc.	34	0.897 (0.034)	0.324 (0.024)	393	344	15	-1.7**	-4.6**	0.257	0.238	0.241	0.261

Tabla 4. Composición de las secuencias de las tres matrices utilizadas en este estudio. Así mismo, se muestran medidas de diversidad y estimadores demográficos a nivel de especie para cada gen. *P<0.05, **P<0.02.

Los análisis de *BI* y *ML* de ambos genes recuperaron topologías similares con re-arreglos en las puntas. Al analizar el gen ND2 se observó un sustento moderado de un grupo no

monofilético que contenía muestras de los grupos geográficos mexicano y colombiano (89% *BI*, 0.83 *ML*), donde se observó una falta de estructura acorde a la estructura geográfica de las poblaciones en todo el árbol. Las topologías obtenidas para el gen *Cyt b* reflejaron un grupo no monofilético pobremente soportado (61% *BI*, 0.54 *ML*) que contenía a la mayoría de las muestras pertenecientes al grupo geográfico de Chiapas Norte junto con muestras de otros grupos geográficos. En general, no se encontró soporte para la diferenciación entre poblaciones y/o subespecies dado que los patrones de ramificación entre grupos eran inestables y estaban poco resueltos y nunca hubo una estructura geográfica de las poblaciones de la especie. Para la matriz concatenada, se encontraron buenos soportes (>98% *BI*, >97 *ML*), sin embargo, las topologías recuperadas con la información molecular no fueron congruentes con los patrones de coloración de plumaje. Así como en los análisis previos, que consideraban los genes independientemente, no se observó ninguna estructura geográfica en las ramas, en donde los morfos de coloración gris sud- y mesoamericanos se agrupaban en un mismo clado, incluso cuando existen barreras geográficas o altitudinales significativas entre estas poblaciones alopátricas. No se recuperó en un grupo monofilético la subespecie mexicana de coloración amarilla *albinucha* ya que siempre se encontraron agrupadas con muestras representantes de las subespecies con coloraciones grises, *griseipectus* (Chiapas, El Salvador) y *gutturalis* (Colombia). Este tipo de agrupación no reveló ninguna diferenciación a nivel genético incluso considerando la variación morfológica subespecífica. La divergencia entre las especies *A. albinucha* y *A. pileatus* ocurrió hace aproximadamente 3 Ma (rango *HDP* 1.9-4.9 Ma) durante el Plioceno tardío-Pleistoceno temprano; mientras que la diferenciación dentro de la especie *A. albinucha* aparentemente ocurrió hace 2 Ma (rango *HDP* 1.8-3.2 Ma) también durante el Plioceno tardío-Pleistoceno temprano. Dado que todas las topologías recuperaron una estructura similar, aquí sólo se presenta el árbol de máxima credibilidad de clados (*MCCT*; Fig. 2).

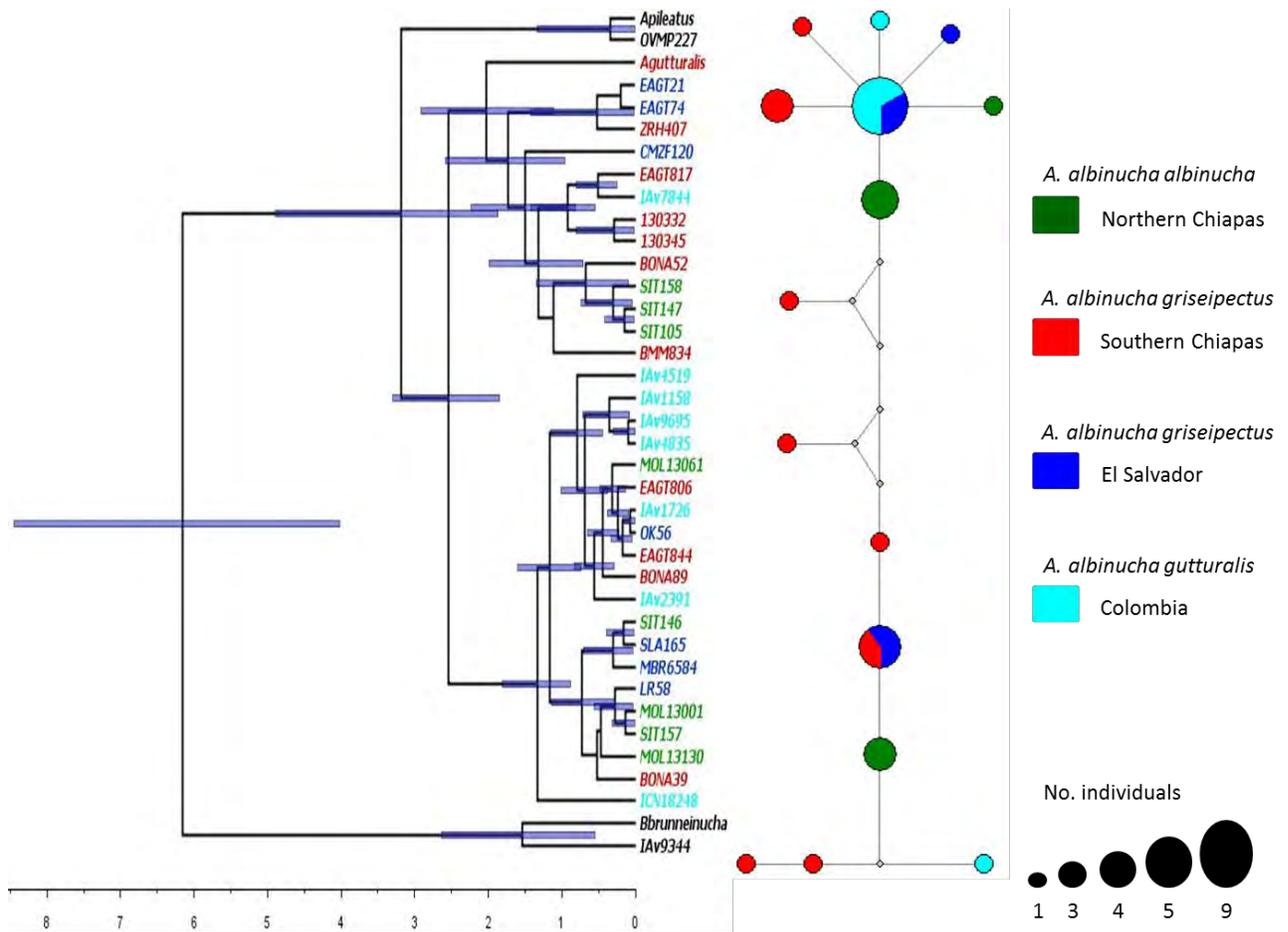


Figura 2. Árbol de máxima credibilidad de clados (izquierda) obtenido por la matriz de genes concatenados obtenido por un modelo de especiación Yule. Las barras de los nodos muestran el intervalo de 95% *HPD*, la escala es en millones de años. Frente a las ramas se observa la red de haplotipos obtenida por el método de *median-joining*, que refleja las relaciones entre haplotipos de localidades separadas. Cada color refleja el origen geográfico de las muestras. Los puntos grises indican vectores inferidos.

Análisis Filogeográficos

En general, los parámetros de diversidad genética fueron homogéneos en ambos marcadores mitocondriales y para las poblaciones designadas. Se observa un patrón de baja diversidad nucleotídica (π) y alta diversidad haplotípica (Hd), este tipo de valores son consistentes con poblaciones que atraviesan cuellos de botella, que son seguidos de un crecimiento poblacional rápido (Grant & Bowen, 1998). Al analizar las matrices de los genes ND2 y *Cyt b*, los valores de Hd aumentan a nivel población (Tablas 5 y 6). Así mismo, la diversidad nucleotídica observada en la población colombiana fue menor que en el resto de las poblaciones (Tabla 7).

	NC	SC	Sal	Col	Media	D. S.	Set completo
Muestra	10	11	8	7	9	1.825	43
Pi	0.35027	0.354	0.186	0.315	0.315	0.075	0.327
Hd	0.836	0.891	0.524	0.759	0.759	0.140	0.857
S	313	371	658	449	447.75	150.836	313
D de Tajima	1.72***	-1.72*	-1.66**	-1.5226***	-1.655	0.080	-1.72**
Fs de Fu	-0.07775**	13.008°	20.222°	16.979°	12.532	7.715	-6.854**

Tabla 5. Medidas de diversidad génica y de fluctuación demográfica para cada uno de los grupos geográficos analizados en la matriz del gen ND2. *P<0.001, **P<0.02, ***P<0.05, °P>0.1. Los cuatro grupos geográficos son: Chiapas Norte (NC), Chiapas Sur (SC), El Salvador (Sal) y Colombia (Col).

	NC	SC	Sal	Col	Media	D. S.	Set completo
Muestra	12	11	7	6	9	2.943	36
Pi	0.248	0.431	0.211	0.350	0.310	0.086	0.350
Hd	1	0.945	1	1	0.986	0.023	0.987
S	402	499	432	668	500.25	118.957	399
D de Tajima	-1.729*	-1.665*	-1.674**	-1.321*	-1.597	0.161	-1.756*
Fs de Fu	0.184**	0.91*	1.816*	2.965*	1.469	1.039	-3.91**

Tabla 6. Medidas de diversidad génica y de fluctuación demográfica para cada uno de los grupos geográficos analizados en la matriz del gen Cyt b. *P<0.05, **P<0.02. Los cuatro grupos geográficos son: Chiapas Norte (NC), Chiapas Sur (SC), El Salvador (Sal) y Colombia (Col).

La demografía histórica de *A. albinucha* estimada a través de la D de Tajima y la F_s de Fu indicó un exceso de variantes raras de nucleótidos (polimorfismos de baja frecuencia) y haplotipos raros respectivamente, sobre lo que se esperaría bajo un modelo de evolución neutral, ya que todos los valores recuperados fueron significativamente negativos (Tabla 4), lo que sugiere un proceso reciente de expansión demográfica. Sin embargo, a nivel poblacional los resultados de los cambios demográficos históricos obtienen apoyo mixto. Los valores de la D de Tajima son todos negativos y significativos para las poblaciones designadas, lo que sugiere expansión; mientras que los valores de F_s de Fu en las tres matrices analizadas, en general, no fueron significativos para una desviación de neutralidad ($p>0.02$; Tablas 5, 6 y 7).

La demografía histórica estimada a través del BSP detectó un patrón general de estabilidad poblacional a lo largo del Pleistoceno tardío, sin embargo, se observa una fluctuación poblacional cercana al presente (0-50000 ka), lo que sugiere un cuello de botella seguido de una recuperación poblacional rápida (expansión poblacional, Fig. 3), lo cual respalda los resultados de los análisis de diversidad genética y D de Tajima.

	NC	SC	Sal	Col	Media	D. S.	Set completo
Muestra	8	11	7	8	8.5	1.732	34
Pi	0.346	0.354	0.361	0.158	0.305	0.085	0.324
Hd	0.678	0.927	0.714	0.464	0.696	0.164	0.897
S	350	387	343	341	355.25	18.632	393
D de Tajima	-1.6**	-1.72**	-1.5*	-1.6*	-1.605	0.077	-1.7**
Fs de Fu	2.52*	-2.378°	-3.336°	-1.2°	-1.098	2.221	-4.6**

Tabla 7. Medidas de diversidad génica y de fluctuación demográfica para cada uno de los grupos geográficos analizados en la matriz de genes concatenados. * $P < 0.05$, ** $P < 0.02$, ° $P > 0.1$. Los cuatro grupos geográficos son: Chiapas Norte (NC), Chiapas Sur (SC), El Salvador (Sal) y Colombia (Col).

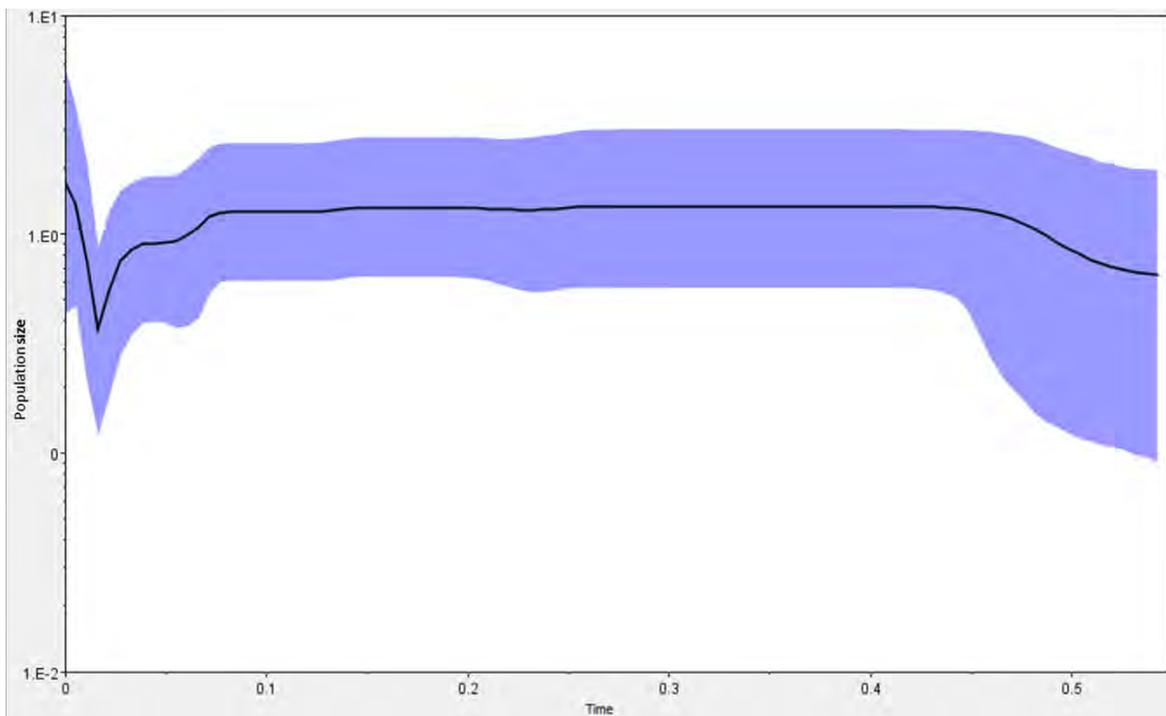


Figura 3. Modelo Bayesiano *skyline* derivado de la matriz de datos concatenada. El tiempo se midió en millones de años. El eje Y refleja el cambio en el tamaño poblacional (medido en millones de individuos). La media poblacional estimada se observa como una línea negra delgada rodeada del 95% HDP, mostrado en color morado rodeando el estimador medio.

No se encontró evidencia de estructura poblacional entre las poblaciones de la especie, dado que el índice de fijación F_{st} calculado para ambos genes y la matriz concatenada, poseía valores cercanos a cero, incluso cuando las poblaciones están geográficamente aisladas, lo que sugiere una diferenciación que es baja a moderada. Uno de los valores más altos para el índice de fijación, se obtuvo al considerar el gen ND2 el cual mostró una diferenciación alta cuando la población colombiana se comparó a la población del Norte de Chiapas (Tabla 8).

	1	2	3	4
1-NC		0.096	0.121	0.164
2-SC	0.015		0.11395	0.222
3-Sal	0.073	0.049		0.146
4-Col	0.394	0.181	0.452	

Tabla 8. Comparación de poblaciones utilizando los genes ND2 y *Cyt b*. Arriba de la diagonal se observan los valores del índice F_{st} para el gen ND2. Debajo de la diagonal el valor del índice F_{st} para el gen *Cyt b*. Las muestras de la especie *A. albinucha* se agruparon en cuatro grupos geográficos: (1) Chiapas Norte (NC), (2) Chiapas Sur (SC), (3) El Salvador (Sal) y (4) Colombia (Col).

Cuando se analizó la matriz concatenada, un valor similar de diferenciación alta se obtuvo al comparar la población colombiana con la del Sur de Chiapas (Tabla 9); esto implica que el >60% de la variación genética de la especie en general se encuentra distribuida dentro de las poblaciones. El valor Nm reveló alto flujo génico entre poblaciones ($Nm > 2$), principalmente entre poblaciones geográficamente cercanas como lo son las de Chiapas y entre las poblaciones del Norte de Chiapas y El Salvador (Tabla 9). Esta evidencia sugiere alto flujo génico entre las poblaciones designadas, lo que explica parcialmente la falta de estructura geográfica en las poblaciones que actualmente se encuentran aisladas.

	1	2	3	4
1-NC		37.71	28.56	9.56
2-SC	0.013		11.78	1.02
3-Sal	0.115	0.032		5.3
4-Col	0.049	0.329	0.086	

Tabla 9. Comparación de poblaciones utilizando la matriz de datos concatenados. Arriba de la diagonal se encuentra el estimado de flujo génico (valor Nm). Debajo de la diagonal se observa el valor del índice F_{st} . Las muestras de la especie *A. albinucha* se agruparon en cuatro grupos geográficos: (1) Chiapas Norte (NC), (2) Chiapas Sur (SC), (3) El Salvador (Sal) y (4) Colombia (Col).

Las redes de haplotipos de ambos genes y de la matriz concatenada (Fig. 2), no reflejaron divisiones entre poblaciones, donde haplotipos de alta frecuencia (Colombia y El Salvador) mostraron un patrón en forma de estrella y se encuentran rodeados por haplotipos únicos no compartidos entre poblaciones. Esto implica que aún se comparte un número significativo de nucleótidos entre secuencias, en general, las redes de haplotipos recuperan una estructura similar a lo obtenido en los árboles de *BI* o *ML*, que no apoyaban ningún esquema de subespecies, esto es, los haplotipos no formaban ningún grupo exclusivo conforme a las subespecies reconocidas o a las poblaciones geográficamente aisladas. Esta evidencia apoya un escenario de expansión poblacional.

Modelos de Nicho Ecológico

Los modelos se desempeñaron mejor que un modelo aleatorio no predictivo ($AUC=0.5$) y revelaron una distribución relativamente estable restringida a áreas montañas por lo menos durante los últimos 20000 años junto con un escenario de conectividad histórica poblacional durante el *LGM* en el Pleistoceno tardío ($AUC=0.93$) y una posterior fragmentación durante el óptimo climático del Holoceno ($AUC=0.88$).

En general, es posible observar que no sólo el área de distribución cambia en tamaño y continuidad a lo largo del tiempo sino que también se observan zonas donde la idoneidad de condiciones cambia y por tanto es posible observar parches que reflejarían la presencia de la especie, aun cuando en el presente hay regiones que son climática y geográficamente inhabitables. De acuerdo al modelo del *LGM*, *A. albinucha* pudo haber expandido su distribución a lo largo de los Andes desde Colombia hasta Bolivia (Fig. 4). Se observa la posible existencia de corredores de baja elevación conectando la Cordillera de Talamanca con las montañas de baja elevación que rodean los lagos Managua y Nicaragua, continuando, de una manera menos fragmentada, en las tierras altas de Honduras, El Salvador, Guatemala y México. Así mismo se observa un corredor en áreas de Panamá, posiblemente las tierras bajas que rodean el Cerro Tacarcuna e inclusive las montañas de baja altitud de la región que actualmente carecen de la vegetación apropiada para que la especie se encuentre en esas regiones; este tipo de cambios en la vegetación pudieron haber facilitado el intercambio entre poblaciones de Centro América y Colombia. Posterior a este periodo, durante el *MHCO* pudo haber ocurrido aislamiento poblacional, donde los cambios en el clima y la vegetación cortaron estos corredores de baja elevación, lo cual, restringió a las poblaciones a elevaciones altas. Durante el *MHCO* se observa que el modelo de nicho de la especie es semejante a su distribución actual, sin embargo, una pequeña porción aislada de área idónea se modeló en las zonas montañosas de los Andes Ecuatorianos así como en las tierras altas de los departamentos colombianos de La Guajira y Magdalena. Se observa también un área idónea de menor tamaño en la región Sur de Chiapas, a comparación con lo que se observa de la distribución actual de la especie.

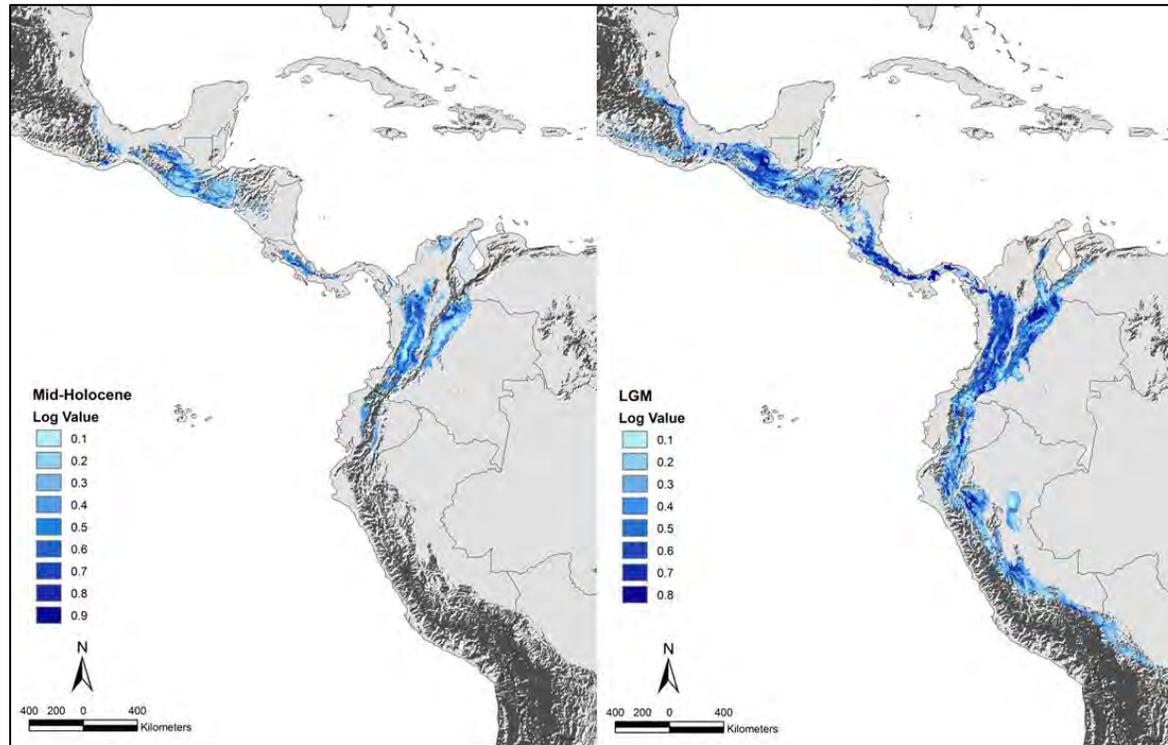


Figura 4. Modelos de nicho ecológico para la especie *A. albinucha* proyectados a escenarios del pasado. Como resultado del modelado se genera una imagen *raster* con un valor logístico, que representa una distribución potencial, este valor va de 0 a 1, donde 1 implica que las áreas muestran la mayor idoneidad para que una especie se encuentre ahí. Las áreas en azul más oscuras representan valores logísticos más altos. De lado izquierdo, se observa el modelo durante el óptimo climático del Holoceno (*MHCO*), mientras que del lado derecho se observa la proyección del modelo durante el último máximo glacial (*LGM*).

DISCUSIÓN

En general, cuatro subespecies reconocidas dentro de la especie se encontraron muy cercanamente relacionadas y no mostraron diferencias obvias a nivel de *mtDNA* que fuesen consistentes con la expectativa de diferenciación y divergencia en aislamiento observadas en otras especies de aves en ambientes similares (García-Moreno *et al.*, 2004; Cadena *et al.*, 2007; Weir *et al.*, 2008; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2008; Pérez-Emán *et al.*, 2010). Los análisis filogenéticos revelaron que muestras de la misma localidad no están más cercanamente emparentadas, lo cual puede representar un estado de parafilia (Avice, 2000). Las redes de haplotipos indicaron gran similitud genética entre poblaciones geográficamente aisladas, lo cual corroboró las topologías obtenidas, esto puede deberse al efecto homogeneizador del flujo génico en la diversidad de la especie, tal y como es sugerido por el índice de fijación y la estimación del número de migrantes por generación. La alta diversidad haplotípica y baja diversidad nucleotídica a nivel de especie fue acompañada de una estructura genética homogénea en todas las poblaciones, también revelado por el gran número de haplotipos compartidos y la falta de monofilia de los morfos de color.

La falta de estructura genética a nivel del *mtDNA* en la especie puede deberse a un proceso reciente de expansión, tal como lo muestran los resultados significativamente negativos a nivel de especie de los estadísticos F_s , F_u y D de Tajima. La amplia distribución de los haplotipos combinados entre poblaciones alopátricas refleja, así mismo, una expansión poblacional, que puede producir una clasificación de linajes incompleta (*incomplete lineage sorting*), dado que el flujo génico facilitado por la dispersión, en esta especie morfológicamente diferenciada, parece inexistente ya que no se reportan movimientos migratorios altitudinales o latitudinales (Dwight & Griscom, 1921; Paynter, 1972, 1978; Hewitt, 2000; de Thoisy *et al.*, 2010; del Hoyo *et al.*, 2011). Sin embargo, el sorteo incompleto de linajes también puede ser resultado de una población ancestral con un tamaño efectivo grande, lo cual puede llevar a conclusiones incorrectas sobre la historia evolutiva de los linajes (Moritz *et al.*, 1998, 2000; Pérez-Emán *et al.*, 2010; Jacobsen & Omland, 2012; Cortés-Rodríguez *et al.*, 2013).

Se espera que las expansiones poblacionales resulten en poblaciones homogéneas con las respectivas filogenias mostrando internodos cortos, altos valores de H_d y bajos niveles de diversidad nucleotídica en zonas recientemente colonizadas (Zink *et al.*, 2000; Cadena *et al.*, 2007;

Pérez-Emán *et al.*, 2010). Las expansiones poblacionales recientes derivadas de una población con un tamaño efectivo alto explicarían las diversidades haplotípicas y nucleotídicas observadas, así como la falta de estructura geográfica en la red de haplotipos o las topologías inferidas por *BI* o *ML* (Harpending *et al.*, 1998; Ray *et al.*, 2003; Ng *et al.*, 2013; Jezkova *et al.*, 2015). La gráfica *BSP* sugiere que la especie *A. albinucha* pasó por un periodo de contracción poblacional en un tiempo reciente (ca. 50000 ka), a lo que siguió un crecimiento de la población que puede considerarse como expansión. Este patrón es coincidente con lo encontrado en los análisis genéticos poblacionales en ambos genes y la matriz concatenada. El tiempo de la expansión parece coincidir con los periodo glaciales durante el *LGM* del Pleistoceno (~21000 ka), mientras que las condiciones más frías y secas permitieron la expansión de los bosques (Hooghiemstra *et al.*, 2006) y por tanto la formación de corredores entre parches aislados de vegetación montana. Las señales de expansión permanecen incluso cuando las condiciones climáticas y vegetales cambiaron durante el Holoceno, sin embargo, la contracción en la distribución de los bosques afectó la distribución de la especie *A. albinucha* ocasionando su fragmentación (Fig. 4).

Los resultados de los MNE respaldan lo obtenido a través de la estimación de flujo génico entre las poblaciones designadas de la especie *A. albinucha*. Los altos valores de *Nm* observados, probablemente se encuentran asociados a una expansión en un gradiente altitudinal de los bosques montanos que pudieron provocar el flujo génico entre poblaciones previamente aisladas (Hewitt, 2000; Zink & Blackwell-Rago, 2000; Weir, 2006; Pérez-Emán *et al.*, 2010; Barber & Klicka, 2010; Wachowiak *et al.*, 2013; Bagley & Johnson, 2014). Para *A. albinucha* los corredores temporales de bosque en América Central pudieron ayudar a la expansión poblacional; estos resultados apoyan la hipótesis de Paynter (1978), en donde se explica que la presencia de esta especie en los Andes Colombianos se debe a un puente montano discontinuo que conectaba los Andes Occidentales con las montañas del Darién cruzando el Valle del Río Atrato.

Las diferencias en la expresión genética también pueden deberse a las condiciones ambientales, lo cual desencadenaría la plasticidad fenotípica en caracteres como lo es el patrón de coloración. La diferenciación en la saturación de pigmentos puede ser resultado de ambientes cambiantes en gradientes altitudinales durante el Pleistoceno aun cuando la divergencia de la especie no se encuentre asociada al *LGM*. De acuerdo con Diamond (1970, 1973) los nichos de las especies pueden adaptarse a diferentes zonas de elevación, lo cual llevaría a su fijación como atributos poblacionales, representando así caracteres evolutivos funcionales que les permiten

sobrevivir. Con este antecedente, la diferenciación morfológica pudo haber ocurrido en aislamiento por distancia, ya que los bosques regresaron a mayores altitudes durante el Holoceno (v. g. *Bicyclus anynana*, *Setophaga dominica*, de Jong *et al.*, 2011; McKay, 2009). En el género *Atlapetes*, los patrones de coloración de plumaje gris y amarillo, aparentemente se encuentran ecológicamente segregados uno del otro por gradientes altitudinales, donde la tendencia refleja que los taxa con plumajes grises habitan zonas más secas y altas, mientras aquellos que poseen coloraciones amarillas-blancas, habitan áreas de menor elevación y mayor humedad (Remsen & Graves, 1995; Sánchez-González *et al.*, 2015). Cambios en los patrones de coloración de plumajes y su correlación con variables ambientales han sido documentadas para otros grupos de aves en el mundo (v. g. Bowers, 1960; Hall *et al.*, 1960; Galeotti & Cesaris, 1996; Wunderle, 1981). A nivel genético, los cambios en la coloración del plumaje pueden estar asociados a la concentración de luteína en las plumas (Johnson & Brush, 1972; Brush & Johnson, 1976), sin embargo los mecanismos específicos que actúan en *Atlapetes* permanecen desconocidos.

Consistente con otros estudios moleculares, este estudio también demostró que para la especie *A. albincha*, el *mtDNA* no corresponde al patrón de diferenciación en el plumaje (Sánchez-González *et al.*, 2015), lo que sugiere que la coloración en esta especie puede ser taxonómicamente engañosa. Adicionalmente, se ha observado que los repertorios vocales son muy similares y los llamados entre los morfos de color no pueden ser diferenciados e incluso se desconocen repertorios específicos de llamadas (Sánchez-González *et al.*, 2015).

Desde una perspectiva filogeográfica, la falta de estructura genética observada en esta especie es inusual dado que en México y América Central, los bosques que esta especie habita, han sufrido eventos de fragmentación y reconexión durante los cambios climáticos cíclicos del Pleistoceno (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2011; Rojas-Soto *et al.*, 2012; Ornelas *et al.*, 2010, 2013) y normalmente este tipo de estructuración del paisaje conlleva a la evolución de una gran diversidad biológica que se refleja en diferenciación a nivel morfológico y genético (v. g. *Chlorospingus flavopectus*, *Basileuterus rufifrons*, *Buarremon brunneinucha*, y *Myioborus miniatus*, García-Moreno *et al.*, 2004; Cadena *et al.*, 2007; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2008; Weir *et al.*, 2008; Pérez-Emán *et al.*, 2010; Hernández-Baños *et al.*, 1995; Sánchez-González *et al.*, 2008; Ornelas *et al.*, 2013).

CONCLUSIONES

Como se mostró aquí, incluso linajes que han sido clasificados tradicionalmente como especies distintas con pronunciada diferenciación fenotípica no siempre se pueden diferenciar a través de estudios genéticos. Incluso cuando diferentes subespecies de *A. albinucha* parecen representar diferentes linajes evolutivos (por ejemplo las subespecies *gutturalis* de Colombia y *albinucha* del Este de México), no pudieron ser resueltas por medio de un análisis del *mtDNA*. La falta de una asignación clara de clados a una región geográfica específica o una subespecie en particular en la perspectiva del *mtDNA*, sugiere una historia evolutiva común.

Las poblaciones que han sufrido expansiones demográficas desplegarán homogeneidad genética que puede confundir la identificación de unidades evolutivas, por tanto, cualquier cambio adaptativo ocurrido en un intervalo de tiempo corto, puede provocar la falta de concordancia entre caracteres fenotípicos sujetos a presiones de selección (Moritz *et al.*, 1998, 2000; Pérez-Emán *et al.*, 2010).

Ya que los datos genéticos de este estudio no corroboraron la divergencia genética que apoyara una distinción taxonómica entre las subespecies reconocidas, los factores ambientales, como la elevación, debieron de tener un papel muy importante en la evolución de los caracteres morfológicos que han sido considerados taxonómicamente relevantes (Ball & Avise, 1992), como lo es el patrón de coloración observado en el linaje (Paynter, 1972, 1978; Remsen & Graves, 1995; Sánchez-González *et al.*, 2015). Los resultados muestran que este tipo de caracteres pueden ser engañosos en la especie, además esto parece concordar con otros estudios morfológicos (*v. g.* Remsen & Graves, 1995) y moleculares (Sánchez-González *et al.*, 2015).

REFERENCIAS

Abad-Franch, F.; Pavan, M. G.; Jaramillo-O, N.; Palomeque, F. S.; Dale, C.; Chaverra, D. & Monteiro, F. A. (2013). *Rhodnius barretti*, a new species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) from western Amazonia. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 108 (Suppl. 1): 92-99. doi: 10.1590/0074-0276130434

Álvarez-Varas, R.; González-Acuña, D. & Vianna, J. A. (2015). Comparative phylogeography of co-distributed *Phrygilus* species (Aves, Thraupidae) from the Central Andes. Mol. Phylogenet. Evol. 90: 150-163. doi: 10.1016/j.ympev.2015.04.009

AOU. (1998). Check-List of North American Birds, seventh ed. American Ornithologist's Union. Washington, DC.

Arbeláez-Cortés, E.; Milá, B. & Navarro-Sigüenza, A. G. (2014). Multilocus analysis of intraspecific differentiation in three endemic bird species from the northern Neotropical dry forest. Mol. Phylogenet. Evol. 70: 236-377. doi: 10.1016/j.mpev.2013.10.006

Arbogast, B. S. & Kenagy, G. J. (2001). Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. J. Biogeogr. 28 (7): 819-825.

Avice, J. C. (2000). Phylogeography. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. USA. pp. 447.

Bagley, J. C. & Johnson, J. B. (2014). Phylogeography and biogeography of the Lower Central American Neotropics: diversification between two continents and between two seas. Biol. Rev. 89: 767-790. doi: 10.1111/brv.12076

Baldwin, R. A. (2009). Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. Entropy 11. 854-866.

Ball, R. M. & Avice, J. C. (1992). Mitochondrial DNA phylogeographic differentiation among avian populations and the evolutionary significance of subspecies. Auk 109 (3): 626-636.

Bandelt, H. J.; Forster, P. & Röhl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Mol. Biol. Evol. 16 (1): 37-48.

Barber, B. R. & Klicka, J. (2010). Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proc. R. Soc. B* 277 (1694): 2675-2681. doi: 10.1098/rspb.2010.0343

Barker, F. K.; Benesh, M. K.; Vandergon, A. J. & Lanyon, S. M. (2012). Contrasting Evolutionary Dynamics and Information Content of the Avian Mitochondrial Control Region and ND2 Gene. *PLoS ONE* 7 (10): e46403. doi: 10.1371/journal.pone.0046403

Barve, N.; Barve, V.; Jiménez-Valverde, A.; Lira-Noriega, A.; Maher, S. P.; Peterson, A. P.; Soberón, J. & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol. Model.* 222: 1810-1819.

Basic Local Alignment Search Tool (BLAST)-NCBI. Fecha de acceso: 2016-05-19, a través de <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>

Brush, A. H. & Johnson, N. K. (1976). The evolution of colour differences between Nashville and Virginia's warblers. *Condor* 78: 412-414.

Bowers, D. E. (1960). Correlation of variation in the wrenit with environmental gradients. *Condor* 62: 91-120.

Burns, K. J. & Naoki, K. (2004). Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical tanagers in the genus *Tangara*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32: 838-854.

Cadena, C. D.; Klicka, J. & Ricklefs, R. E. (2007). Evolutionary differentiation in the Neotropical montane region: molecular phylogenetics and phylogeography of *Buarremon* brush-finches (Aves, Emberizidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 44: 993-1016. doi: 10.1016/j.ympev.2006.12.012

Cadena, C. D.; Pedraza, C. A. & Brumfield, R. T. (2016). Climate, habitat associations and the potential distributions of Neotropical birds: Implications for diversification across the Andes. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 40 (155): 275-287. doi: 10.18257/raccefyn.280

Carr, S. M. & Marshall, H. D. (2008). Intraspecific Phylogeographic Genomics From Multiple Complete mtDNA Genomes in Atlantic Cod (*Gadus morhua*): Origins of the "Codmother", Transatlantic Vicariance and Midglacial Population Expansion. *Genetics* 180: 381-389.

Carson, R. J. & Spicer, G. S. (2003). A phylogenetic analysis of the emberizid sparrows based on three mitochondrial genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 29: 43-57.

CodonCode Corporation. Fecha de acceso: 2016-05-01, a través de <http://codoncode.com>

Cortés-Rodríguez, N.; Jacobsen, F.; Hernández-Baños, B. E.; Navarro-Sigüenza, A. G.; Peters, J. L. & Omland, K. E. (2013). Coalescent analyses show isolation without migration in two closely related tropical orioles: the case of *Icterus graducauda* and *Icterus chrysater*. *Ecol. Evol.* Open Access. doi: 10.1002/ece3.768

Crandall, K. A. & Templeton, A. R. (1996). Applications of intraspecific phylogenetics. pp. 81-99 in *New uses for new phylogenies* (P. H. Harvey, A. J. Leigh Brown, J. Maynard Smith & S. Nee (eds.)). Oxford University Press, Oxford. UK.

de Jong, M. A.; Wahlber, N.; van Eijk, M. M.; Brakefield, P. M. & Zwann, B. J. (2011). Mitochondrial DNA signature for Range-Wide populations of *Bicyclus anynana* suggests a rapid expansion from recent refugia. *PLoS ONE* 6 (6): e21385. doi: 10.1371/journal.pone.0021385

del Hoyo, J.; Elliott, A. & Christie, D. A. (eds.). (2011). *Handbook of the Birds of the World, Volume 16: Tanagers to New World Blackbirds*. Lynx Editions. Barcelona.

de Thoisy, B.; Gonçalves da Silva, A.; Ruiz-García, M.; Tapia, A.; Ramirez, O.; Arana, M.; Quse, V.; Paz-y-Miño, C.; Tobler, M.; Pedraza, C. & Lavergne, A. (2010). Population history, phylogeography, and conservation genetics of the last Neotropical mega-herbivore, the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *BMC Evol. Biol.* 10 (278): 1-16. doi: 10.1186/1471-2148-10-278

Diamond, J. M. (1970). Ecological consequences of island colonization by Southwest Pacific birds. I. Types of Niche Shifts. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 67 (2): 529-536.

Diamond, J. M. (1973). Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* 179 (4075):759-769.

DNASTAR. Madison, WI. <https://www.dnastar.com/>

Drovetsky, S. V.; Zink, R. M.; Fadeev, I. V.; Nesterov, E. V.; Koblik, E. A.; Red'kin, Y. A. & Rohwer, S. (2004). Mitochondrial phylogeny of *Locustella* and related genera. *J. Avian Biol.* 35 (2): 105-110.

Drummond, A. J.; Ho, S. Y. W.; Phillips, M. J. & Rambaut, A. (2006). Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol* 4 (5): e88. doi: 10.1371/journal.pbio.0040088

Drummond, A. J.; Suchard, M. A.; Xie, D. & Rambaut, A. (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUTi and the BEAST 1.7. *Mol. Biol. Evol.* 29: 1969-1973.

Dwight, J. & Griscom, L. (1921). A Revision of *Atlapetes gutturalis* with descriptions of three new races. *Am. Mus. Novit.* 16: 1-4.

ESRI 2010. ArcGIS Desktop. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Flórez-Rodríguez, A.; Carling, M. D. & Cadena, D. (2011). Reconstructing the phylogeny of “*Buarremon*” brush-finches and near relatives (Aves, Emberizidae) from individual gene trees. *Mol. Phylogenet. Evol.* 58: 297-303. doi: 10.1016/j.ympev.2010.11.012

Fu, Y. X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147: 915-925.

Galeotti, P. & Cesaris, C. (1996). Rufous and gray colour morphs in the Italian Tawny Owl: Geographical and environmental influences. *J. Avian Biol.* 27: 15-20.

García-Moreno, J. & Fjeldså, J. (1999). A re-evaluation of species limits in the genus *Atlapetes* based on mtDNA sequence data. *Ibis* 141: 199-207.

García-Moreno, J.; Navarro-Sigüenza A. G.; Townsend-Peterson, A. & Sánchez-González, L. A. (2004). Genetic variation coincides with geographic structure in the common Bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Mol. Phylogenet. Evol.* 33: 186-196.

GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. doi: 10.15468/39omei. Fecha de acceso: 2015-07-10, a través de <http://www.gbif.org/species/2491453>

Gernhard, T. (2008). The conditioned reconstructed process. *J. Theor. Biol.* 253: 769-778. doi: 10.1016/j.jtbi.2008.04.005

Gill, F. & Donsker, D. (eds.). (2015). IOC Bird World List. Versión 5.2, actualizado el día 23-apr-2015.

Grant, W. S. & Bowen, B. W. (1998). Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity* 89 (5): 415-426. doi: 10.1093/jhered/89.5.415

Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433. doi: 10.2307/4072271

Grosso, A. R.; Bastos-Silveira, C.; Coelho, M. M. & Dias, D. (2006). *Columba palumbus* Cyt b-like Numt sequence: comparison with functional homologue and the use of universal primers. *Folia Zool.* 55 (2): 131-144.

Gual-Díaz, M. & Rendón-Correa, A. (comps.). (2014). Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 352.

Gutiérrez-Rodríguez, C.; Ornelas, J. F. & Rodríguez-Gómez, F. (2011). Chloroplast DNA phylogeography of a distylous shrub (*Palicourea padifolia*, Rubiaceae) reveals past fragmentation and demographic expansion in Mexican cloud forests. *Mol. Phylogenet. Evol.* 61: 603-615. doi: 10.1016/j.ympev.2011.08.023

Hackett, S. J. (1996). Molecular phylogenetics and biogeography of tanagers in the genus *Ramphocelus* (Aves). *Mol. Phylogenet. Evol.* 5 (2): 368-382. doi: 10.1006/mpev.1996.0032

Hall, B.P.; Moreau, R. E. & Galbraith, C. J. (1966). Polymorphism and parallelism in the african bush-shrikes of the genus *Malaconotus* (including *Chlorophoneus*). *Ibis* 108: 161-162.

Harpending, H. C.; Batzer, M. A.; Gurven, M.; Jorde, L. B.; Rogers, A. R. & Sherry, S. T. (1998). Genetic traces of ancient demography. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95 (4): 1961-1967.

Hartl, D. L. & Clark, A. G. (1997). Principles of population genetics (Vol. 116). Sunderland: Sinauer associates. pp. 542.

Hernández-Baños, B. E.; Peterson, A. T.; Navarro-Sigüenza, A. G. & Escalante-Pliego, P. (1995). Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica. Biogeographic patterns and priorities for conservation. *Bird Conserv. Int.* 5: 251-277.

Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary Ice Ages. *Nature* 405 (6789): 907-913. doi: 10.1038/35016000

Hickerson, M. J.; Carstens, B. C.; Cavender-Bares, J.; Crandall, K. A.; Graham, C. H.; Johnson, J. B.; Rissler, L.; Victoriano, P. F. & Yoder, A. D. (2010). Phylogeography's past, present and future: 10 years after Avise, 2000. *Mol. Phylogenet. Evol.* 54: 291-301.

Ho, S. Y. & Shapiro, B. (2011). Skyline-plot methods for estimating demographic history from nucleotide sequences. *Mol. Ecol. Res.* 11 (3): 423-434. doi: 10.1111/j.1755-0998.2011.02988.x

Hooghiemstra, H.; Wijninga, V. M. & Cleef, A. M. (2006). The paleobotanical record of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93 (2): 297-325.

Houston, D. D.; Shiozawa, D. K.; Tilston Smith, B. & Riddle, B. R. (2014). Investigating the effects of Plesitocene events on genetic divergence within *Richardsonius balteatus*, a widely distributed western North American minnow. *BMC Evol. Biol.* 14: 111. doi: 10.1186/1471-2148-14-111

Howell, S. N. G. & Webb, S. (1995). A guide to the Birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press. pp. 1010.

Jacobsen, F. & Omland, K. E. (2012). Extensive introgressive hybridization within the northern oriole group (Genus *Icterus*) revealed by three-species isolation with migration analysis. *Ecol. Evol.* 2: 2413-2429.

Jankowski, J. E. & Rabenold, K. N. (2007). Endemism and local rarity in birds of neotropical montane rainforest. *Biol. Cons.* 138: 453-463. doi: 10.1016/j.biocon.2007.05.015

Jezkova, T.; Jaeger, J. R.; Marshall, Z. L. & Riddle, B. R. (2009). Pleistocene impacts on the phylogeography of the desert pocket mouse (*Chaetodipus penicillatus*). *J. Mammal.* 90 (2): 306-320.

Jezkova, T.; Riddle, B. R.; Card, D. C.; Schield, D. R.; Eckstut, M. E. & Castoe, T. A. (2015). Genetic consequences of postglacial range expansion in two codistributed rodents (genus *Dipodomys*) depend on ecology and genetic locus. *Mol. Ecol.* 24: 83-97. doi: 10.1111/mec.13012

Johnson, N. K. & Brush, A. H. (1972). Analysis of polymorphism in the Sooty-capped Bush-tanager. *Systematic Zoology* 21: 245-26.

Kimball, R. T.; Braun, E. L.; Zwartjes, P. W.; Crowe, T. M. & Ligon, J. D. (1999). A molecular phylogeny of the pheasants and partridges suggest that these lineages are not monophyletic. *Mol. Phylogenet. Evol.* 11: 38-54. doi: 10.1006/mpev.1998.0562

Kocher, T. D.; Thomas, W. K.; Meyer, A.; Edwards, S. V.; Paabo, S.; Villablanca, F. X. & Wilson, A. C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 86: 6196-6200.

Lanfear, R.; Calcott, B.; Ho, S. Y. W. & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Mol. Biol. Evol.* 29 (6): 1695-1701.

Librado, P. & Rozas, J. (2009). DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1542.

Machado, T.; Silva, V. X. & Silva, M. J. (2013). Phylogenetic relationships within *Bothrops neuwiedi* group (Serpentes, Squamata): Geographically highly-structured lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. *Mol. Phylogenet. Evol.* 71: 1-14. doi: 10.1016/j.mpev.2013.10.003

McCracken, K. G. & Sorenson, M. D. (2005). Is homoplasy or lineage sorting the source of incongruent mtDNA and nuclear gene trees in the Stiff-Tailed Ducks (*Nomonyx-Oxyura*). *Syst. Biol.* 54 (1): 35-55.

McKay, B. D. (2009). Evolutionary history suggest rapid differentiation in the yellow throated warbler *Dendroica dominica*. *J. Avian Biol.* 40 (2): 181-190. doi: 10.1111/j.1600-048X.2009.04503.x

Miranda, F. (1947). Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *R. Soc. Mex. Hist. Nat.* 8: 95-113.

Montaño-Rendón, M.; Sánchez-González, L. A.; Hernández-Alonso, G. & Navarro-Sigüenza, A. G. (2015). Genetic differentiation in the Mexican endemic Rufous-backed Robin, *Turdus*

*rufopalliatu*s (Passeriformes: Turdidae). Zootaxa 4034 (3): 495-514. doi: 10.11646/zootaxa.4034.3.4

Moritz, C. & Faith, D. (1998). Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. Mol. Ecol. 7: 419-429.

Moritz, C.; Patton, J. L.; Schneider, C. J. & Smith, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. Annu. Rev. Ecol. Syst. 31: 533-563.

Navarro-Sigüenza, A. G. & Peterson, A. T. (2004). An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. Biota Neotrop. 4 (2). pp. 32.

Navarro-Sigüenza, A. G.; Townsend Peterson, A.; Nyari, A.; García-Deras, G. M. & García-Moreno, J. (2008). Phylogeography of the *Buarremon* brush-finch complex (Aves, Emberizidae) in Mesoamerica. Mol. Phylogenet. Evol. 47: 21-35.

Nei, M. (1987). Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press. New York. pp. 512.

Nei, M. & Li, W. H. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. Proc. Natl. Acad. Sci. 76: 5269-5273.

Ng, K. W.; Pointing, S. B. & Dvornyk, V. (2013). Patterns of nucleotide diversity of the *IdpA* circadian gene in closely related species of cyanobacteria from extreme cold deserts. Appl. Environ. Microbiol. 79 (5): 1516-1522. doi: 10.1128/AEM.03439-12

Ornelas, J. F.; Ruiz-Sánchez, E. & Sosa, V. (2010). Phylogeography of *Podocarpus matudae* (Podocarpaceae): pre-quaternaly relicts in northern Mesoamerican cloud forests. J. Biogeogr. 37: 2384-2396. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02372.x

Ornelas, J. F.; Sosa, V.; Soltis, D. E.; Daza, J. M.; González, C.; Soltis P. S.; Gutiérrez-Rodríguez, C.; Espinosa de los Monteros, A.; Castoe, T. A.; Bell, C. & Ruiz-Sánchez, E. (2013). Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forests of northern Mesoamerica. PLoS ONE 8: e56283

Parsons, K. M.; Durban, J. W.; Burdin, A. M.; Burkanov, V. N.; Pitman, R. L.; Barlow, J.; Barret-Lennard, L. G.; LeDuc, R. G.; Robertson, K. M.; Matkin, C. O. & Wade, R. G. (2013).

Geographic patterns of genetic differentiation among killer whales in the Northern North Pacific. *J. Hered.* 104 (6): 737-754.

Paynter, R. A. (1972). Biology and evolution of the *Atlapetes schistaceus* species-group (Aves: Emberizinae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 148: 297-320.

Paynter, R. A. (1978). Biology and evolution of the avian genus *Atlapetes* (Emberizinae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 148: 323-369.

Pérez-Emán, J. L.; Mumme, R. L. & Jabłoński, P. G. (2010). Phylogeography and adaptive plumage evolution in Central American subspecies of the slate-throated Redstart (*Myioborus miniatus*). *Ornithol. Monogr.* 67: 90-102.

Peterson, A. T.; Soberón, J.; Pearson, R. G.; Anderson, R.P.; Martínez-Meyer, E.; Nakamura, M.; Araújo, M. B. (2011). Ecological niches and geographic distributions. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. *Monographs in Population Biology* 49. pp. 316.

Phillips, S. J.; Anderson, R. P. & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190: 231-259.

Qiagen Inc., Valencia, CA. <https://www.qiagen.com/mx/>

Rambaut, A.; Suchard, M. A.; Xie, D. & Drummond, A. J. (2014). Tracer v1.6, available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>

Raxworthy, C. J.; Ingram, C. M.; Rabibisoa, N. & Pearson, R. G. (2007). Applications of Ecological niche modeling for species delimitation: A review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Syst. Biol.* 56 (6): 907-923. doi: 10.1080/10635150701775111

Ray, N.; Currat, M. & Excoffier, L. (2003). Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations. *Mol. Biol. Evol.* 20 (1): 76-86. doi: 10.1093/molber/msg009

Remsen, J. V. (1984). High incidence of "leapfrog" pattern of geographic variation in Andean birds: implications for the speciation process. *Science* 224 (4645): 171-173.

Remsen, J. V. & Graves, W. S. (1995). Distribution patterns and zoogeography of *Atlapetes* brush-finches (Emberizinae) of the Andes. *Auk* 112: 210-224.

Remsen, J. V.; Areta, J. I. Jr.; Cadena, C. D.; Jaramillo, A.; Nores, M.; Pacheco, J. F.; Robbins, M. B.; Stiles, F. G.; Stotz, D. F. & Zimmer, K. J. Version: 1 march (2015). A classification of the Bird Species of South America. American Ornithologist's Union. <http://museum.lsu.edu/-Remsen/SACCBaseline.html>

Rheindt, F. E.; Székely, T.; Edwards, S. V.; Lee, P. L. M.; Burke, T. et al. (2011). Conflict between genetic and phenotypic differentiation: the evolutionary history of a "Lost and Rediscovered" Shorebird. PLoS ONE 6 (11): e26995. doi: 10.1371./journal.pone.0026995

Rincón, G. (2007). Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México. pp. 105.

Rojas-Soto, O.; Sosa, V. & Ornelas, J. F. (2012). Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. Biodivers. Conserv. 21: 2671-2690. doi: 10.1007/s10531-012-0327-x

Ronquist, F.; Huelsenbeck, J. & Teslenko, M. (2011). MrBayes 3.2: efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Syst. Biol. 61 (3): 539-542. doi: 10.1093/sysbio/sys029

Rozas, J.; Sánchez-del-Barrio, J. C.; Messeguer, X. & Rozas, R. (2003). DNaSP, DNA polymorphism analysis by the coalescent and other methods. Bioinformatics 19: 2496-2497.

Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. Limusa. México, D. F., México. pp. 432.

Sánchez-González, L. A.; Morrone, J. J. & Navarro-Sigüenza, A. G. (2008). Distributional patterns of the Neotropical humid montane forest avifaunas. Biol. J. Linnean Soc. 94: 175-194.

Sánchez-González, L. & Navarro-Sigüenza, A. G. (2009). History meets ecology: a geographical analysis of ecological restriction in the Neotropical humid montane forests avifaunas. Divers. Distrib. 15: 1-11.

Sánchez-González, L. A.; Navarro-Sigüenza, A. G.; Krabbe, N. K.; Fjeldså, J. & García-Moreno, J. (2015). Diversification in the Andes: the *Atlapetes* brush-finches. Zool. Scr. 44 (2): 135-152. doi: 10.1111/zsc.12088

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10: 1115-1123. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x

Sorenson, M. D.; Ast, J. C.; Dimcheff, D. E.; Yuri, T. & Mindell, D. P. (1999). Primers for a PCR-based approach to mitochondrial genome sequencing in birds and other vertebrates. *Mol. Phylogenet. Evol.* 12: 105-114.

Stattersfield, A. J.; Crosby, M. J.; Long, A. J. & Wege, D. C. (1998). *Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation*. BirdLife International, Cambridge.

Stotz, D. W.; Fitzpatrick, J. W.; Parker, T. A. III & Moscovits, D. K. (1996). *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. pp. 478.

Swofford, D. L. (2003). PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *genetics* 123: 585-595.

Thompson, J. D.; Gibson, T. J.; Plewniak, F.; Jeanmougin, F. & Higgins, D. G. (1997). The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res.* 25: 4876-4882.

Veblen, T. T.; Young, K. R. & Orme, A. R. (2015). *The Physical Geography of South America*. Oxford University Press. pp. 448.

Villaseñor, J. L. (2010). *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp. 40. México, D. F.

Wachowiak, N.; Boratynska, K. & Cavers, S. (2013). Geographic patterns of nucleotide diversity and population differentiation in three closely related European pine species from the *Pinus mugo* complex. *Bot. J. Linn. Soc.* 172 (2): 225-238. doi: 10.1111/boj.12049

Warren, D. L. & Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. Appl.* 21 (2): 335-342.

Weir, J. T. (2006). Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland neotropical birds. *Evolution* 60: 842-855.

Weir, J. T.; Bermingham, E.; Miller, M. J.; Klicka, J. & González, M. A. (2008). Phylogeography of a morphologically diverse Neotropical montane species, the Common Bush-Tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 47: 650-664. doi: 10.1016/j.ympev.2008.02.004

Won, Y. J. & Hey, J. (2005). Divergence population genetics of Chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 22: 297-307.

WorldClim Version 1. Fecha de acceso: 2016-05-26, a través de <http://www.worldclim.org/bioclim>

Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16 (2): 97-159.

Wright, S. (1978). *Evolution and Genetics of Populations. Vol. 4. Variability Within and Among Natural Populations.* Univ. of Chicago Press, Chicago.

Wunderle, J. (1981). An analysis of morph ratio cline in the bananaquit (*Coereba flaveola*) on St. Vincent, West Indies. *Evolution* 35: 333-344.

Xie, W. G.; Lewis, P. O.; Fan, Y.; Kuo, L. & Chen, M. H. (2011). Improving marginal likelihood estimation for bayesian phylogenetic model selection. *Syst. Biol.* 60: 150-160.

Yule, G. U. (1925). A Mathematical theory of evolution based on the conclusions of Dr. J C Willis. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 213: 21-87. doi: 10.1098/rstb.1925.0002

Zhang, W.; Lei, Fu-Min; Liang, G.; Yin, Zuo-Ha; Zhao, Hong-Feng; Wang, Hong-Jian & Kristin, A. (2007). Taxonomic status of eight Asian shrike species (*Lanius*): phylogenetic analysis based on Cyt b and Col gene sequences. *Acta Ornithol.* 42 (2): 173-180.

Zink, R. M. & Blackwell-Rago R. C. (2000). Species limits and recent population history in the curve-billed thrasher. *Condor* 102: 881-886.

Zink, R. M.; Barrowclough, G. F.; Atwood, J. L. & Blackwell-Rago, R. C. (2000). Genetics, Taxonomy, and conservation of the Threatened California Gnatcatcher. *Conserv. Biol.* 14 (5): 1394-1405.