



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Desplazamiento de caracteres en dos especies de zorzales en
simpatria: *Catharus frantzii* y *Catharus occidentalis* en México
(Passeriformes: Turdidae).**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGA

P R E S E N T A

VIOLETA MONSERRATH ANDRADE GONZÁLEZ

DIRECTOR DE TESIS:
BIÓL. ALEJANDRO GORDILLO MARTÍNEZ

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX. 2019





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.

1. Datos del alumno
Apellido paterno
Apellido materno
Nombre (s)
Teléfono
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera
Número de cuenta

2. Datos del tutor
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

7. Datos del trabajo escrito.
Título
Número de páginas
Año

1. Datos del alumno
Andrade
González
Violeta Monserrath
58217164
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
310087346

2. Datos del tutor
Biól.
Alejandro
Gordillo
Martínez

3. Datos del sinodal 1
Dr.
Alejandro
Salinas
Melgoza

4. Datos del sinodal 2
Dr.
Hernán
Vázquez
Miranda

5. Datos del sinodal 3
M. en C.
Marisol
Ocampo
Sandoval

6. Datos del sinodal 4
M. en C.
Marco Fabio
Ortiz
Ramírez

7. Datos del trabajo escrito.
Desplazamiento de caracteres en dos especies de zorzales en simpatria: *Catharus frantzii* y *Catharus occidentalis* en México (Passeriformes: Turdidae).
91 pág.
2019



Gerardo Aguilar Anzures

Agradecimientos

A Dios por cumplir parte de su propósito en mí. Por permitirme vivir este momento y enseñarme que el camino no es fácil, pero teniendo fé todo es posible.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por brindarme una formación académica y ser mi segunda casa durante todo este tiempo.

Al Dr. Adolfo Navarro Sigüenza, por permitirme formar parte del laboratorio de Ornitología y por todo su apoyo.

A mis sinodales Marisol Ocampo Sandoval, Alejandro Salinas Melgoza, Marco Fabio Ortiz Ramírez y Hernán Vázquez Miranda por todos sus comentarios, los cuales enriquecieron mucho mi trabajo.

A mi asesor Alejandro Gordillo Martínez por ser mi guía durante todo este tiempo y siempre estar dispuesto a enseñarme algo nuevo, por todo tu apoyo, por creer en mí, por siempre alentarme para seguir adelante y permitir que trabajara con la biblioteca de cantos y en Cantera. Siempre estaré agradecida contigo y quiero decirte que eres una de las personas que más quiero y admiro.

A Fanny Rebón por siempre tener para mí un consejo, un abrazo y recibirme siempre con una sonrisa. Por enseñarme a trabajar con los ejemplares en la colección y siempre alentarme para nunca darme por vencida. Te quiero muchísimo Fanny.

A Marco Fabio Ortiz Ramírez por enseñarme muchas cosas sobre bioacústica, desde el uso del equipo y programas hasta el análisis de resultados, por todo tu apoyo y consejos gracias.

A Esaú Toaki por siempre resolver mis interminables dudas, enseñarme muchas otras cosas y por tu amistad.

A todos mis amigos de la pajarera: Donají, Pau, Fernando, Orlando, Quique, José Zazueta, Alexander, Ale, Jezreel, Vicente, Anita, Aura, Marisol, Polo, Luis Antonio, David, Jorge, Israel, Anuar y Neto por todos los buenos momentos y siempre estar dispuestos para ayudarme y enseñarme.

A Raúl Caballero y Gerardo Aguilar por enseñarme tantas cosas cuando iniciaba en la observación de aves, por llevarme a lugares hermosos y por momentos tan divertidos.

A Carolina Ricárdez, Verónica Ruíz y Arturo Arellano por enseñarme que la amistad existe, por tantas risas, bromas, buenos y malos momentos, por todo su apoyo y consejos. Los quiero mucho.

A mis padres por enseñarme que por las metas se trabaja, por su apoyo que siempre ha sido incondicional, por creer en mí y por todo su amor, por todo el esfuerzo que hicieron para que pudiera llegar a ser bióloga, les prometo que siempre daré lo mejor de mí al ejercer mi carrera,

ustedes son la razón por la que siempre trabajo en ser una mejor persona. A mi papá Raúl Andrade por enseñarme a ser fuerte y enseñarme que las cosas se hacen con dedicación. A mi mamá Hortensia González por soportarme y enseñarme a nunca rendirme. Este logro y los que vienen son para ustedes, las personas que más amo en el mundo.

A mi tía Eulalia Andrade, mi tío Dionisio Tenorio y mi prima Ofe por todo su apoyo tanto económico como moral, por enseñarme a que la familia es primero, a que siempre debo dar lo mejor de mí.

A mi prima Carolina Andrade por siempre escucharme y tener un consejo para mí, por todo tu cariño y apoyo, por todas las risas y buenos momentos, pero muy en especial por hacerme tía de Sara y Mateo dos niños a los que amo inmensamente y por los que busco ser un buen ejemplo. A mi tía Ivonne Andrade y mi primo Jorge Díaz por su cariño y haberme permitido vivir en su casa algunos años.

A mi tío Cristóbal, mi tío Victor y mi tía Natalia por siempre apoyarme y alentarme para terminar mi carrera.

A mis tíos Leo González, Alfredo González, Francisco González, Flor García y a mi abuelita Cruz por el apoyo y el cariño que siempre nos han brindado a mis padres y a mí y por siempre motivarme a lo largo de estos años.

Contenido

1. Resumen.....	6
2. Introducción	7
3. Antecedentes	10
4. Descripción de los taxones.....	12
4.1 Distribución y Hábitat	13
4.2 Conducta vocal.....	14
4.3 Estatus taxonómico	17
5. Objetivos	19
5.1 Objetivo general	19
5.2 Objetivos particulares.....	19
6. Métodos.....	20
6.1 Obtención de caracteres morfométricos.....	24
6.2 Obtención de las grabaciones.....	25
6.2.1 Descripción del repertorio.....	25
6.2.2 Cantos agudos y graves de <i>C. frantzii</i> y <i>C. occidentalis</i> en localidades de alopatria y simpatria.....	26
6.3 Análisis estadísticos	28
7. Resultados	30
7.1 Desplazamiento de caracteres ecológicos en la morfología de <i>Catharus frantzii</i> y <i>C. occidentalis</i>	30
7.2 Desplazamiento de caracteres reproductivos en los cantos de <i>Catharus frantzii</i> y <i>C. occidentalis</i>	48
8. Discusión.....	71
8.1 Desplazamiento de caracteres ecológicos en la morfología de <i>Catharus frantzii</i> y <i>C. occidentalis</i>	71
8.2 Desplazamiento de caracteres reproductivos en los cantos de <i>Catharus frantzii</i> y <i>C. occidentalis</i>	74
9. Conclusiones	78
10. Literatura citada.	79
11. Anexos.....	90

1. Resumen

El desplazamiento de caracteres es un proceso biológico, por el cual, un estado de carácter cambia bajo la selección natural, para evitar la competencia entre especies que se encuentran en un mismo entorno y son similares ecológica o reproductivamente. Su estudio ha permitido explicar eventos de aislamiento reproductivo y cómo se facilita la coexistencia de especies en ambientes naturales. Investigamos si en dos especies: *Catharus frantzii* y *C. occidentalis* que se distribuyen en México, existe el desplazamiento de caracteres en sus atributos morfológicos y del canto, comparando a los individuos de las especies en localidades simpátridas en los estados de Jalisco, Hidalgo, Veracruz y Oaxaca y localidades alopátridas en los estados de Chihuahua, Sinaloa, Querétaro, Tlaxcala, Michoacán y Chiapas. Para ello se midieron caracteres representativos de la morfología en pieles alojadas en las colecciones biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y también se utilizaron caracteres de cantos de ambas especies, obtenidos de bibliotecas de sonidos naturales.

Para comparar los caracteres morfológicos y acústicos, entre las poblaciones simpátridas y alopátridas de las especies, se emplearon pruebas de Kruskal-Wallis y pruebas *post hoc* de U de Mann-Whitney. En los caracteres morfológicos, se observaron diferencias en las poblaciones simpátridas de las especies, siendo *C. frantzii* más grande que *C. occidentalis* y no se observaron diferencias en las poblaciones alopátridas. En los caracteres del canto, se observó que los cantos graves convergen y los cantos agudos divergen al comparar las poblaciones simpátridas. Por el contrario, cuando las poblaciones están en alopatría hay divergencia en los cantos graves y agudos. Esto sugiere que existe el desplazamiento de caracteres de tipo ecológico en los caracteres morfológicos, mientras que en el canto podría existir una función diferencial que favorece el reconocimiento heteroespecífico y la defensa de territorio.

2. Introducción

Uno de los temas centrales en la biología evolutiva, es comprender los procesos que permiten a especies potencialmente competidoras coexistir en un mismo hábitat. Argumentos teóricos indican que la selección natural, minimiza los intentos de hibridación y de competencia por recursos entre las especies a través de procesos como el desplazamiento de caracteres o el reforzamiento (Brown y Wilson 1956, Grant 1972, Pfennig 2009). Estos procesos actúan sobre caracteres morfológicos, ecológicos, conductuales y fisiológicos con el fin de impedir que exista un error de identidad entre las especies y para evitar que una especie elimine a la otra por la competencia de recursos (Brown y Wilson 1956, Grant 1972, Hoskin y Higgie 2010, Stuart y Losos 2016).

El desplazamiento de caracteres es un proceso biológico, por el cual un carácter cambia bajo la selección natural, debido a la presencia en el mismo entorno de una o más especies similares (Brown y Wilson 1956, Grant 1972, Butlin 1987, Hoskin y Higgie 2010, Pfennig 2010). En particular se espera que cuando dos especies potencialmente competidoras, se encuentran en simpatria, sus caracteres diverjan, mientras que en las áreas de alopatria al comparar los caracteres de las especies estos sean más similares (Brown y Wilson 1956, Grant y Grant 1972, Wijesundara *et al.* 2018).

En un principio se planteó que el desplazamiento de caracteres únicamente se presenta en especies hermanas filogenéticamente, pues al tener similitud en alguna característica, son más competitivas por lo que los caracteres tienden a divergir (Brown y Wilson 1956, Grant 1972 y Pfennig y Ryan 2006). Sin embargo, también se ha reportado este proceso biológico en especies que no son hermanas (Tobias 2009, Beans 2014, Bassar *et al.* 2016) pues basta con que compartan alguna estructura, constitución o hábitat para que se pueda generar una competencia severa que pueda llevar a la divergencia de caracteres (Pfennig y Pfennig 2006).

El desplazamiento de caracteres, ha sido utilizado para explicar procesos de especiación, ya que puede iniciar la divergencia en caracteres que provoquen un aislamiento reproductivo entre poblaciones que difieren en su interacción con heteroespecíficos (Howard 1993, Hoskin *et al.* 2005, Pfennig y Ryan 2006, Pfennig y Rice 2007, Lemon 2009). Por otro lado, también explica eventos de selección sexual ya que cuando el desplazamiento de

caracteres altera los rasgos utilizados en las señales sexuales, necesariamente impacta la elección de las hembras hacia los machos (Boughman 2001, Pfennig y Ryan 2007). Finalmente, otro evento explicado por este proceso es la extinción, aunque el desplazamiento de caracteres promueve la coexistencia, se obtiene como parte de este proceso una supervivencia reducida y una baja tasa de reproducción, por lo tanto, hay un riesgo de extinción (Pfennig y Pfennig 2005).

Las causas que favorecen el desplazamiento de caracteres se dividen en dos factores: los evolutivos y los próximos. En el caso de los factores evolutivos, se encuentran: la oportunidad ecológica, que se explica como la disponibilidad de diferentes tipos de recursos subutilizados por otras especies (Schluter 2000), con el desplazamiento de caracteres se genera un nuevo uso de recursos o rasgos reproductivos en simpatría, que difieren de rasgos previos al desplazamiento en alopatría (Schluter 2000, Coyne y Orr 2004, Pfennig 2009). Otro factor evolutivo es la fuerte selección que no favorece la interacción con heteroespecíficos, esta indica que cuando una especie sufre mayores costos en la interacción, alguno de sus rasgos experimenta una mayor divergencia que la otra especie (Schluter 2000). Dentro de los factores próximos, se encuentra la variación, pues aumenta las posibilidades de que el desplazamiento de caracteres pueda actuar a través del filtrado selectivo de fenotipos divergentes en simpatría, que ya estaban presentes en alopatría (Pfennig y Rice 2007, Pfennig 2009).

Existen dos tipos de desplazamiento de caracteres: el ecológico y el reproductivo (Brown y Wilson 1956). En el caso del desplazamiento de caracteres ecológicos se hace énfasis en el principio de exclusión competitiva de Gauss y retoma la cuestión de cómo especies similares pueden coexistir en un mismo ambiente sin eliminar una a la otra (Grant 1972, Stuart y Losos 2016).

El desplazamiento de caracteres ecológico actúa sobre atributos morfológicos o aquellos relacionados con el uso de recursos dentro del hábitat y por lo tanto son producto de interacciones competitivas (Schluter *et al.* 2000, Prince 2008). Por ejemplo, en las aves, un desplazamiento de los caracteres se observa frecuentemente en el tamaño corporal y la morfología del pico (Grant 1968, Fjeldså 1983, Grant y Grant 2006, Kirschel *et al.* 2009). Contrario a esto, en alopatría las diferencias en los rasgos que presentan las especies, se

debilitan o se pierden (Brown y Wilson 1956, Grant 1972, Butlin 1987, Hoskin y Higgie 2010, Pfennig 2010).

El desplazamiento de caracteres reproductivos, se basa en la diferenciación exagerada de las señales de apareamiento cuando las especies coexisten, debido a una presión de selección contra la hibridación o intento de hibridación (Hoskin y Higgie 2010). Este tipo de desplazamiento, actúa como un mecanismo de las barreras de aislamiento reproductivo precigóticas que intervienen antes de la formación del cigoto (Coyne y Orr 2004). El desplazamiento de caracteres reproductivos se ha estudiado principalmente en las vocalizaciones ya que estos son importantes durante la reproducción (Slabbekoorn 2004, Wilkins 2013), haciendo que las vocalizaciones de especies que se encuentran en simpatria alteren su rango de frecuencia a fin de evitar una respuesta heteroespecífica que pueda conducir a la formación de híbridos (Haavie 2004, Benites 2012, Rodríguez 2014, Hamao 2015, Gorissen *et al.* 2006).

Ambos tipos de desplazamiento de caracteres pueden estar relacionados cuando especies que compiten por recursos, también interactúan durante el apareamiento (Schluter 2000, Grant 2008). En las aves, un cambio en el uso de recursos puede conducir a una diferencia en la forma del pico y esta transformación a su vez puede causar una alteración en el canto, el cual está directamente involucrado en el reconocimiento de especies (Podós y Nowicki 2004, Grant 2008, Pfennig 2009). Por ejemplo, en *Geospiza fortis* existen dos tipos de poblaciones: una conformada por individuos que tienen picos grandes y otra que posee individuos con picos pequeños, dicha diferencia de tamaño se relaciona con el tipo de semilla de la cual se alimentan y cada población emite diferentes tipos de cantos según el tamaño del pico. Las hembras pueden discriminar entre los cantos de cada población y tienen preferencias por los machos que comparten su tipo de pico (Huber *et al.* 2007). Así el desplazamiento de caracteres ecológico también puede alterar las señales sexuales de manera que afecta la selección de pareja y puede llevar a un aislamiento reproductivo (Podós y Nowicki 2004, Huber *et al.* 2007, Grant 2008, Pfennig 2009).

Las aves son el taxon mayormente estudiado en el desplazamiento de caracteres (Wallin 1986, Alatao *et al.* 1994, Grant y Grant 2006, Kirschel 2008, Tobias 2009, Benites 2012, Hamao *et al.* 2015). Sin embargo, pocas son las investigaciones que conjunten el

estudio del desplazamiento de caracteres ecológico y reproductivo en especies de aves que tienen una morfología similar pero que no son especies hermanas (Kirschel 2008, Tobias 2009) y ninguno de estos procesos ha sido estudiado en la avifauna mexicana.

Dentro del grupo de las aves mexicanas, existen taxones con especies muy parecidas entre sí, como ejemplo la Familia Turdidae, donde dos especies de zorzales con distribución en México son idóneas para estudiar el desplazamiento de caracteres. Una de las principales problemáticas de estas especies es que hasta 1970 fueron consideradas como una sola especie debido a su gran similitud morfológica (Phillips 1969) *Catharus frantzii* y *C. occidentalis*. Se presentan poblaciones simpátridas y alopátridas en los bosques mesófilos de montaña de México (Collar 2005), se superponen en su temporada reproductiva (Howell y Webb 1995, AOU 1998, Collar 2005) y además tienen cantos similares, aunque son fácilmente distinguibles entre especies (Raitt y Hardy 1970). Dado este caso, el objetivo de este estudio es demostrar que el desplazamiento de caracteres actúa en caracteres morfológicos y del canto en las poblaciones simpátridas y alopátridas de *C. frantzii* y *C. occidentalis*. Se espera que haya divergencia en los caracteres morfológicos y del canto cuando las poblaciones de *C. frantzii* y *C. occidentalis* se encuentran en simpatría y la convergencia de caracteres cuando se comparan las poblaciones de ambas especies en alopatría.

3. Antecedentes

Con respecto al estudio del desplazamiento de caracteres en vocalizaciones, Wallin (1986) realizó un estudio en una zona de simpatría, con *Ficedula albicollis* y *F. hypoleuca*, que se sobrelapan parcialmente a lo largo de su distribución en Europa central y comparten sitios de anidación y de alimentación. El autor, demostró que existe una divergencia en la frecuencia del canto cuando las poblaciones de ambos papamoscas coexisten puesto que *F. albicollis* emite vocalizaciones en una frecuencia más alta y en mayor duración en comparación con *F. hypoleuca*, lo que podría favorecer el reconocimiento macho-hembra de cada especie. Sin embargo, un estudio más reciente elaborado por Haavie *et al.* (2004), indica que en la isla Öland, una zona reciente de contacto entre estas aves, hay una convergencia en las canciones emitidas por los machos de las especies de *Ficedula*.

Estudios posteriores realizados por Wheatcroft *et al.* (2017), empleando experimentos de playback, se enfocaron a medir la respuesta de los machos y hembras ante los cantos de los machos de su misma especie y los machos heteroespecíficos, en las poblaciones de la isla Öland como la zona de simpatría y otras poblaciones alopátridas de Europa. Se observó que los machos en alopatría responden a los cantos de los machos heteroespecíficos y las hembras tienen una baja discriminación hacia los cantos de los machos de la otra especie. Por otro lado, en simpatría los machos tienen una mayor respuesta a los cantos de los machos heteroespecíficos y las hembras tienen una fuerte discriminación hacia los cantos de los machos de la especie contraria. Estos resultados sugieren que en simpatría hay un desplazamiento de caracteres convergente en los cantos de los machos que puede favorecer sus interacciones en la defensa de territorio y también existe un desplazamiento de caracteres divergente en el reconocimiento de las hembras hacia los cantos de los machos, logrando reducir la respuesta de las hembras hacia los machos heteroespecíficos a pesar de la convergencia de los cantos.

Un estudio más reciente sobre la divergencia del canto en especies similares y que coexisten en una misma área fue elaborado por Hamao *et al.* (2015), utilizando como modelo de estudio a *Poecile varia* y *Parus minor*. Ellos observaron que en los puntos de simpatría donde *P. varia* es más abundante, *P. minor* emite canciones de frecuencia dominante baja y con menor número de notas. Al comparar a estas especies en alopatría no se observaron diferencias en el número de notas que emiten y tampoco se encontraron diferencias en la frecuencia a la que emiten los cantos. Este estudio demostró que existe el desplazamiento de caracteres cuando las especies coexisten y sugieren que hay una dominancia de *P. varia* sobre *P. minor*.

Demko *et al.* (2019), estudiaron las respuestas en las vocalizaciones de dos subespecies: *Basileuterus rufifrons rufifrons* y *B. r. delatirii*, en poblaciones simpátridas y alopátridas que se encuentran en Chiapas, México. Los autores observaron que en simpatría ambas especies tuvieron una mayor respuesta al escuchar los cantos de su propia especie que a las canciones de la otra subespecie, mientras que en alopatría *B. r. delatirii* respondió a las vocalizaciones de ambas subespecies. Los autores concluyen que el desplazamiento de caracteres actúa de manera divergente, permitiendo que haya una discriminación entre las

canciones de cada una de las subespecies y favoreciendo que las canciones operen como una barrera de aislamiento reproductivo.

En cuanto a morfología, uno de los estudios que más relevancia tiene en el análisis de desplazamiento de caracteres es el de Grant y Grant (2006) con *Geospiza magnirostris* y *G. fortis*, este estudio es soportado por datos obtenidos durante 33 años y encontraron que *G. magnirostris* causa un cambio selectivo en el tamaño del pico de *G. fortis* como respuesta al control del suministro de la semilla de *Tribulus*.

4. Descripción de los taxones

Catharus frantzii y *C. occidentalis*, por muchos años fueron considerados una sola especie debido a su gran similitud morfológica (Phillips 1969; Figura 1). A partir de comparaciones hechas con ejemplares de Omitelmi, Guerrero en México, Ridgway (1907), propuso que estos dos zorzales pertenecían a especies diferentes basándose en el color del pico. *C. frantzii* tiene la mandíbula completamente anaranjada, mientras que la mitad distal de la mandíbula es negra en *C. occidentalis*. Además *C. occidentalis* tiene en las plumas del interior del ala un parche beige y *C. frantzii* tiene un color grisáceo al interior de las mismas (Phillips 1969, Howell y Webb 1995, Collar 2005).



Figura.1. Fotografía de a) *Catharus frantzii* y b) *Catharus occidentalis*. Imágenes obtenidas del banco de imágenes de CONABIO.

C. frantzii mide entre 15.5 y 18 cm y pesa entre 28 y 32 gramos (Collar 2005). En el caso de los adultos (Figura 1a), en la cara y vientre la coloración es grisácea; la garganta es blanquecina y se distinguen algunas líneas (Howell y Webb 1995). En etapa juvenil es similar a *C. occidentalis*, pero presenta una coloración rojiza en la corona. *C. occidentalis*, mide entre 15.5 y 18 cm tiene un peso de 26 gramos (Collar 2005). En los adultos (Figura 1b), la corona, nuca y dorso son color café grisáceo o verde olivo en el noroeste de México; la cara es grisácea, la garganta y el vientre son gris pálido, se distinguen líneas en la garganta y motas en las mejillas y flancos. En la etapa juvenil la garganta, el pecho y los flancos están moteados de color café oscuro (Howell y Webb 1995).

Ambas especies se alimentan de insectos y otros invertebrados (Collar 2005), pero se tiene registro de que en Costa Rica *C. frantzii* es depredador de *Craugastor podiciferus*, una especie de anfibio que es endémico de la zona, siendo el primer vertebrado del que se tiene registro dentro de la dieta de este zorzal, por lo que se considera puede ser un depredador oportunista de pequeños anfibios (Acosta y Morún 2014).

4.1 Distribución y Hábitat

Ambas especies habitan en bosques de coníferas húmedos a semi-húmedos, en pino- encino, bosques mesófilos y matorrales adyacentes en elevaciones de 1500 a 3500 msnm. Collar (2005) reporta que cuando *C. frantzii* se encuentra en simpatria con *C. occidentalis* su hábitat se limita a bosques densos y cañones profundos. La distribución de *C. frantzii* en México (Figura 2a) corresponde a las montañas del oeste de Jalisco, centro de México y Morelos, Hidalgo, noroeste de Puebla, Veracruz, suroeste de Guerrero hasta Oaxaca y centro de Chiapas (Collar 2005). La distribución en *C. occidentalis* es mayor en México (Figura 2b), pues corresponde a las zonas montañosas del interior y partes adyacentes del estado de Chihuahua, sur de Coahuila, sur de Durango, noroeste de Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y noroeste de Puebla suroeste de Tamaulipas y Veracruz (Collar 2005).

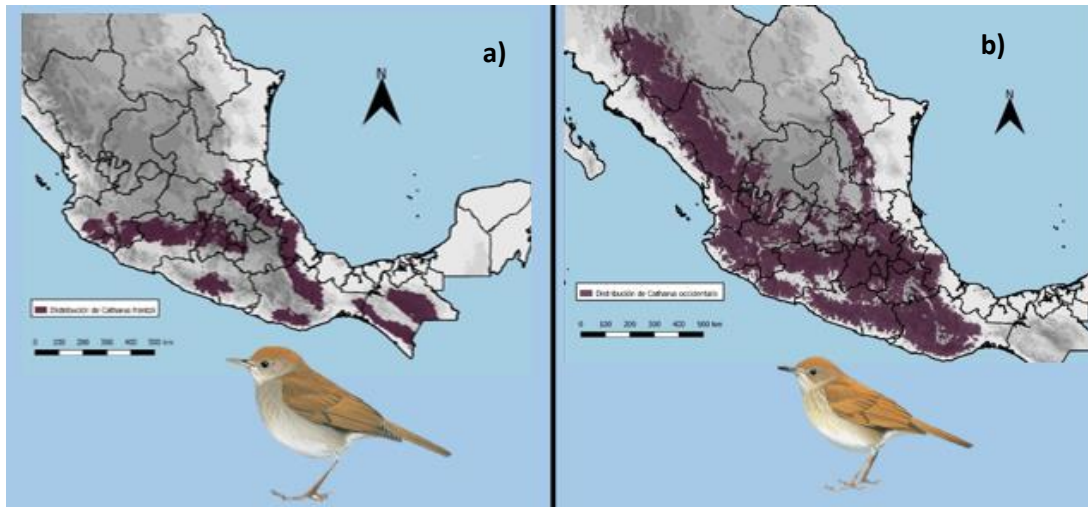


Figura.2. Distribución potencial de a) *Catharus frantzii* y b) *Catharus occidentalis*. El color gris representa la elevación. Los mapas fueron obtenidos de la base de datos de Geoinformación de CONABIO y modificados a partir de lo elaborado por Navarro y Peterson (2007).

4.2 Conducta vocal

En general las aves de la familia Turdidae son altamente vocales, utilizan los llamados y cantos durante largos periodos, además en muchos de ellos se ha reportado variación geográfica en las vocalizaciones (Bjerke y Bjerke 1981, Espmark *et al.* 1989, Ruegg *et al.* 2006, Clement y Hathway 2010). Varios de los turdidos que viven en bosques utilizan los llamados principalmente para mantener contacto a poca distancia mientras que algunas especies tienden a modular su canto (Clement y Hathway 2010).

El canto de *C. frantzii* (Figura 3a) tiene un amplio repertorio de frases, las cuales son muy melódicas y con gran variación en la duración y frecuencia (Raitt y Hardy 1970, Ortiz-Ramírez *et al.* 2016). Sus cantos están compuestos por una serie de frases con duración entre los 9.0 y 1.6 segundos (Raitt y Hardy 1970). Los individuos de *C. frantzii* pueden llegar a emitir 16 cantos sin que estos se repitan, posteriormente van alternando los cantos ya emitidos y nuevos hasta que gradualmente presentan una disminución en la invención de nuevos cantos a partir del canto 26 (Raitt y Hardy 1970). Los cantos se caracterizan por una frecuencia media entre los 2 y 4 Hz, con una frecuencia principal que muestra cambios abruptos con efectos de intermodulación (Raitt y Hardy 1970, Collar 2005). Algunos cantos son exclusivos de algunas poblaciones y presentan un patrón de alternancia entre cantos graves y agudos (Ortiz-Ramírez *et al.* 2016). Además, presentan variación intraespecífica, lo

cual apoya que la selección sexual y el aprendizaje son responsables de la variación en los cantos de *C. frantzii* más que las diferencias genéticas (Ortiz-Ramírez *et al.* 2016).

El canto de *C. occidentalis* (Figura 3b) tiene repertorios monótonos y los tipos de frases son comúnmente compartidas entre los machos (Collar 2005). Hasta el momento se han registrado 9 tipos diferentes de frases en el Cerro de San Felipe, Oaxaca y durante el canto los machos emiten de 5 a 100 frases (Raitt y Hardy 1970).

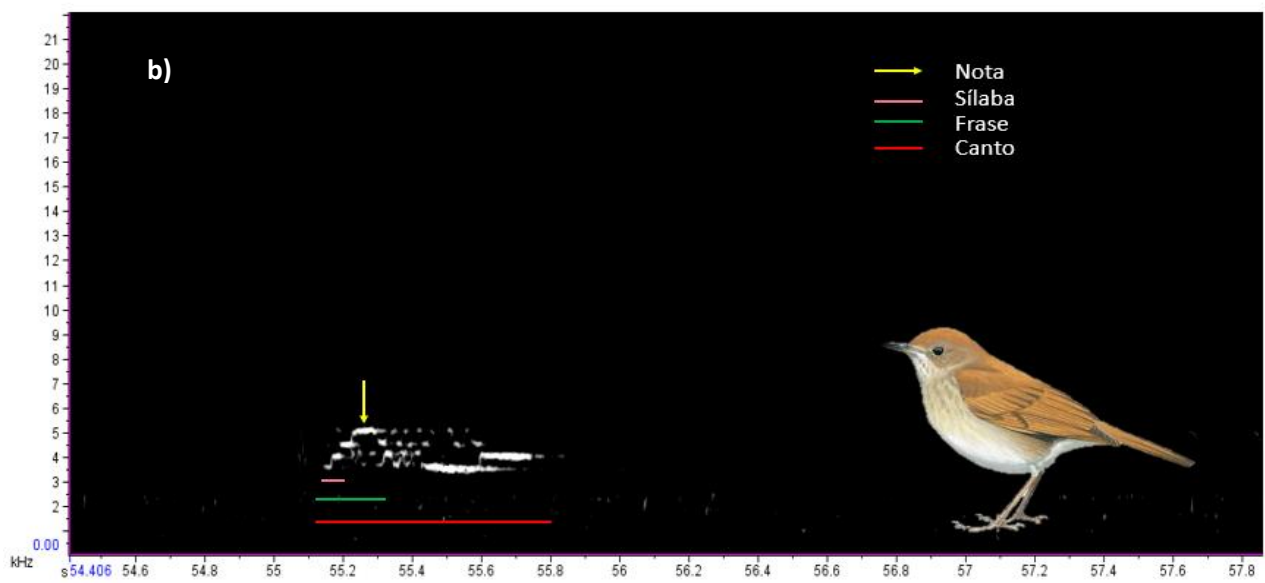
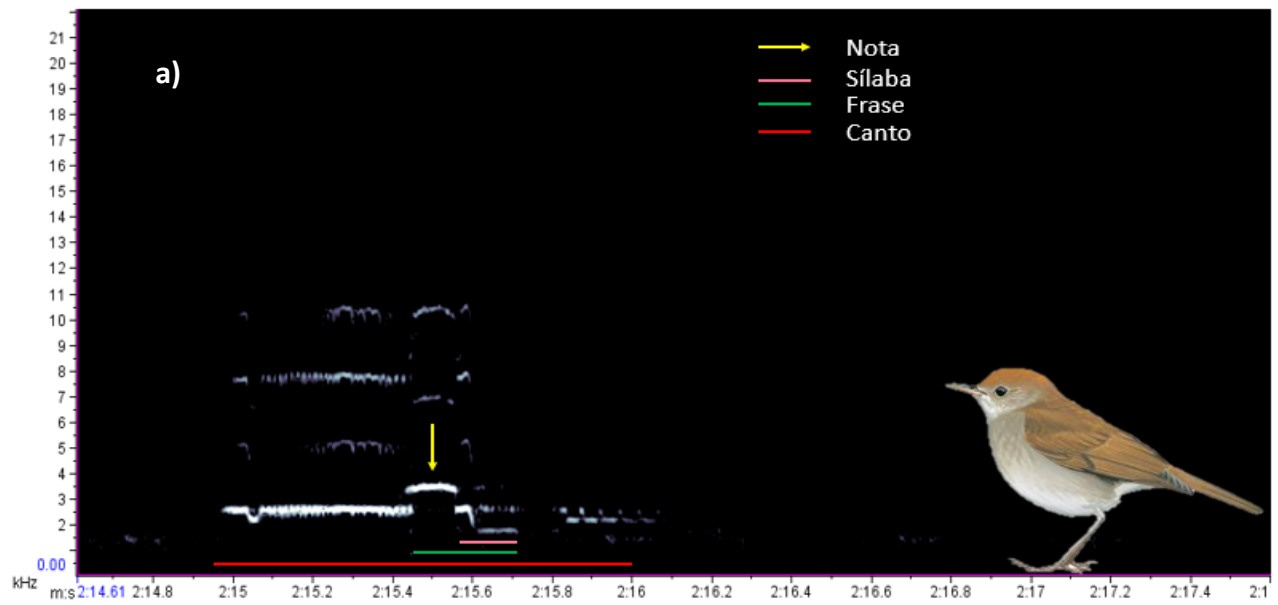


Figura.3. Espectrograma del canto de a) *Catharus franzii*, obtenida de la colección Florida Museum of Natural History (FMNH) y grabada por J.W.Hardy en Chiapas en 1967 y b) *Catharus occidentalis*, obtenida de la colección FMNH y grabada en Oaxaca en 1966 por J.W.Hardy.

4.3 Estatus taxonómico

Antes de que Phillips (1969) hizo notar que había errores en la identificación de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis*, se pensaba que eran especies hermanas y que habían divergido a partir de un ancestro común debido a un proceso alopátrido ocurrido por la sumersión del Istmo de Tehuantepec. Otro evento de especiación podría haberse dado por la incapacidad como especies montanas para atravesar las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec (Raitt y Hardy 1970).

Sin embargo, las hipótesis anteriores fueron refutadas por estudios filogenéticos que emplearon genes mitocondriales como Citocromo b (MT-CYB) y Nicotinamida adenina deshidrogenasa subunidad 2 (MT-ND2) indicando que *C. frantzii* y *C. occidentalis* no son especies hermanas y que divergieron hace 3.3 millones de años (Figura. 4). *C. frantzii* es la especie hermana del grupo formado por *C. bicknelli*, *C. minimus* y *C. fuscescens*, mientras que *C. occidentalis* está más relacionado con *C. guttatus* (Outlaw *et al* 2003, Winker *et al.* 2006).

Por otro lado, un estudio filogenético realizado por Santiago-García (2016), utilizando el gen mitocondrial MT-ND2 y los genes nucleares, intrón 9 del gen Aconitasa (ACOI-19) y el intrón 6 del gen Ornitina Descarboxilasa (ODC) de *Catharus occidentalis*, postula que dentro de la especie existen dos linajes evolutivamente independientes que podrían considerarse como especies diferentes, uno de ellos compuesto por las subespecies *C. o. lambi* y *C. o. fulvescens* y la segunda compuesta por la subespecie *C. o. occidentalis*, dicha divergencia sucedió hace 1.8 millones de años durante el pleistoceno temprano, tiempo en el cual la Depresión del Balsas pudo haber contribuido a la formación de dichas especies.

En el caso de *C. frantzii*, Ortíz-Ramírez *et al.* (2016) estudiaron la variación vocal y genética a partir de los genes mitocondriales MT-ND2 y MT-CYB, encontrando cuatro linajes: Centroamérica Sur, Centroamérica Norte, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre Oriental. Los datos sugieren que la divergencia ocurrió a finales del Plioceno y principios del Pleistoceno muy probablemente a causa de los cambios climáticos durante las glaciaciones; sin embargo, las diferencias encontradas vocalmente no parecen deberse ni al aislamiento

geográfico ni al ambiente, lo cual sugiere que las diferencias se deben a la selección sexual o a la deriva cultural.

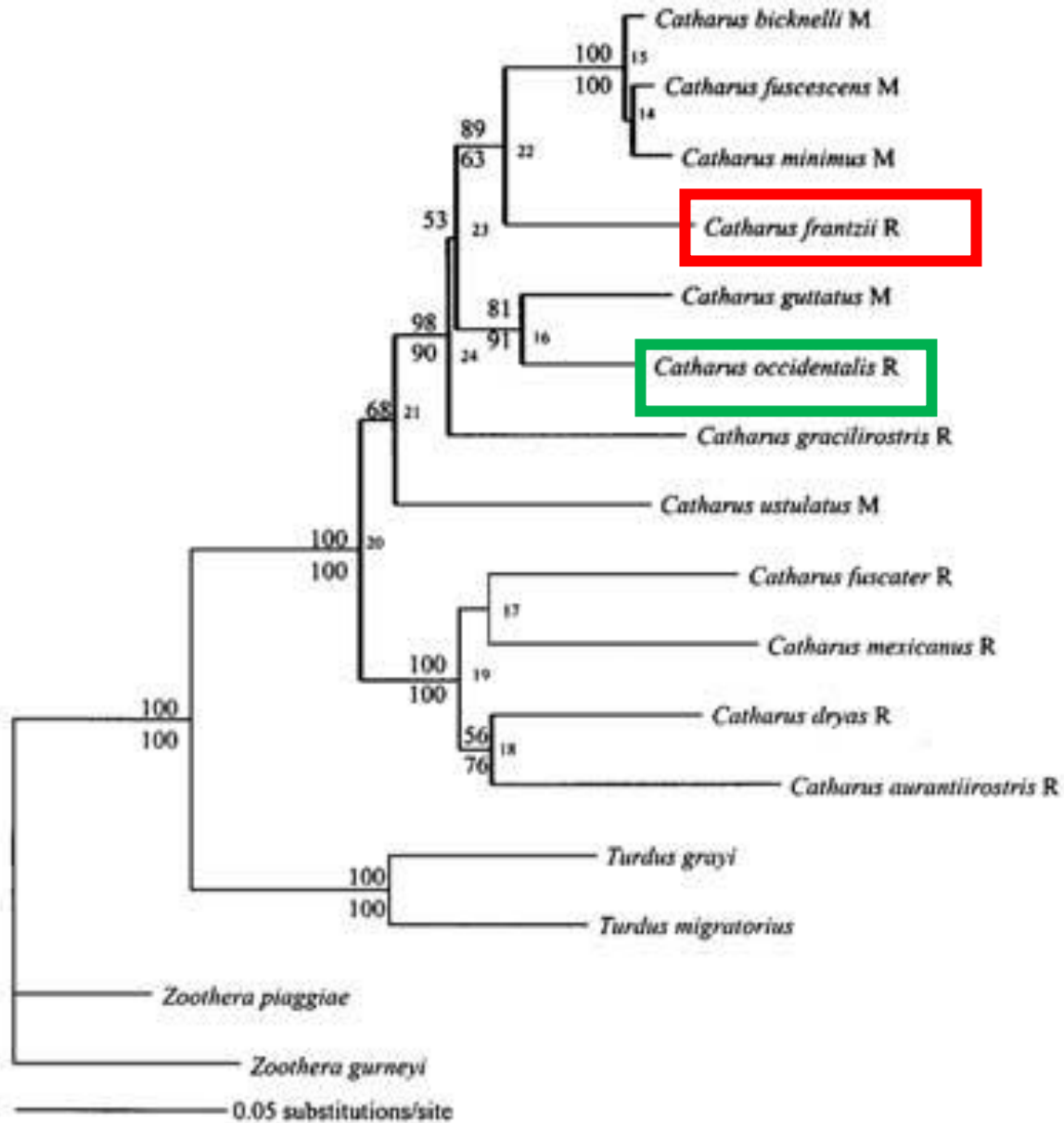


Figura.4. Árbol filogenético de las especies del género *Catharus*, obtenido mediante Máxima Verosimilitud y realizado por Outlaw *et al.* 2003. Se designa la letra R para las especies residentes y M para las especies migratorias. Se indican por encima de los nodos los valores bootstrap de la Máxima Verosimilitud. Por debajo de los nodos, se indican los valores bootstrap de Máxima Parsimonia. Se resalta en un recuadro color rojo a la especie *C. frantzi* y en un recuadro color verde la especie *C. occidentalis*, mostrando que no son especies hermanas filogenéticamente.

5. Objetivos

5.1 Objetivo general:

- ❖ Demostrar si existe desplazamiento de caracteres ecológico y reproductivo, sobre atributos morfológicos y de canto en las poblaciones simpátricas de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis*.

5.2 Objetivos particulares:

- ❖ Comparar los atributos morfológicos y de canto en las poblaciones simpátricas de *C. frantzii* y *C. occidentalis*.
- ❖ Comparar los atributos morfológicos y de canto en las poblaciones alopátricas de *C. frantzii* y *C. occidentalis*.



6. Métodos

Para seleccionar la zona de estudio, se utilizaron los mapas de distribución potencial de *C. frantzii* y *C. occidentalis* (Navarro y Peterson 2007) obtenidos de la base de datos de Geoinformación de CONABIO (geoportal.conabio.gob.mx). Se importaron como archivos vectorizados en el programa QGIS 2.18 Las Palmas (QGIS Development Team.2009). A partir de estos mapas se obtuvo la zona de intersección como un nuevo archivo vectorizado para representar las zonas de simpatria de las especies. Para corroborar que las especies se distribuyen dentro del área trazada, se utilizaron los puntos de observación de las especies, obtenidos de Global Biodiversity Information Facility (www.gbif.es).

Una vez corroborada la presencia de las especies en el área trazada, se definieron las zonas alopatridas y simpátridas para este estudio (Tabla 1, Figura 4 y 5). Una zona simpátrida fue considerada como el área en donde las especies coexisten en una misma área geográfica. Se tiene conocimiento previo de que *C. frantzii* y *C. occidentalis* ocurren en simpatria en los ambientes transicionales entre las zonas riparias y los cañones dentro del bosque del Cerro de San Felipe en Oaxaca (Raitt y Hardy 1970). Una zona alopatrida se consideró como aquella en donde las especies no coexisten (Espinosa *et al.* 2002). De modo que, para este estudio se definieron 4 zonas de alopatría para *C. occidentalis* y 2 para *C. frantzii* (Figura 4), mientras que las zonas de simpatria fueron 5 (Figura 5). Se consideró que para las zonas alopatridas y simpátridas hubiera datos suficientes, tanto de ejemplares colectados en piel en la Colección Nacional de Aves y en el Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias de la UNAM, como grabaciones de los cantos en Macaulay Library of Natural Sounds (www.macaulaylibrary.org) de la universidad de Cornell; Florida Museum of Natural History (www.floridamuseum.ufl.edu); La Biblioteca de Sonidos de Aves del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias UNAM (<http://biología.fciencias.unam.mx/BSAMZFC/BSAMZFC.htm>) y la Biblioteca de Sonidos de Aves de México de INECOL (www1.inecol.edu.mx).

Las zonas de estudio corresponden a bosque mesófilo de montaña, el cual en México tiene un gran porcentaje de especies endémicas (Navarro *et al.* 2007), y su distribución se limita a zonas montañosas con topografía de pendientes pronunciadas, en particular cañadas

y zonas protegidas de radiación solar y vientos fuertes (Ruíz-Jiménez *et al.* 2012). Las zonas donde se distribuye presentan variaciones altitudinales, edáficas y climáticas, que interactúan con características locales, como la orientación, la pendiente, la altitud, la latitud, la nubosidad, la humedad del aire y del suelo. Tales factores actúan sobre la vegetación provocando la variabilidad florística, fisionómica y estructural, de modo que la información obtenida de esta comunidad es difícil de interpretar y someter a generalizaciones (Ruiz-Jiménez *et al.* 2012).

Tabla 1 . Zonas de estudio para *C. frantzii* y *C. occidentalis* en alopatría y simpatria. Con * se representan los estados en los que hay grabaciones de los cantos utilizados en este estudio.

	Estado	Localidad	Coordenadas	Tipo de vegetación
Zonas de alopatría	Chihuahua	Municipio de Madera	19.151 N, 99.27 O	Bosque mesófilo
	Sinaloa	El Palmito, Municipio. Concordia	23.591 N, 105.87 O	Bosque mesófilo
	Michoacán*	Nuevo San Juan	18.806 N, 102.95 O	Bosque mesófilo
	Querétaro	El Zamorano, Municipio Colón	20.931 N, 100.18 O	Bosque mesófilo
	Chiapas Norte*	San Cristóbal de las Casas	16.791 N, 92.75 O	Bosque mesófilo
	Chiapas Sur*	Cerro Boquerón, Municipio Motozintla	15.235 N, 98.30 O	Bosque mesófilo
Zonas de simpatria	Jalisco	Sierra de Bolaños	19.821 N, 104.38 O	Bosque mesófilo
	Hidalgo	Tenango de Doria	20.317 N, 98.22 O	Bosque mesófilo
	Veracruz	Ixhuacán	19.479 N, 96.99 O	Bosque mesófilo
	Guerrero	Carrizal de Bravo	17.574 N, 99.69 O	Bosque mesófilo
	Oaxaca Norte*	Ixtlán	17.133 N, 96.01 O	Bosque mesófilo
	Oaxaca Sur*	El aguacate	16.089 N, 96.479 O	Bosque mesófilo

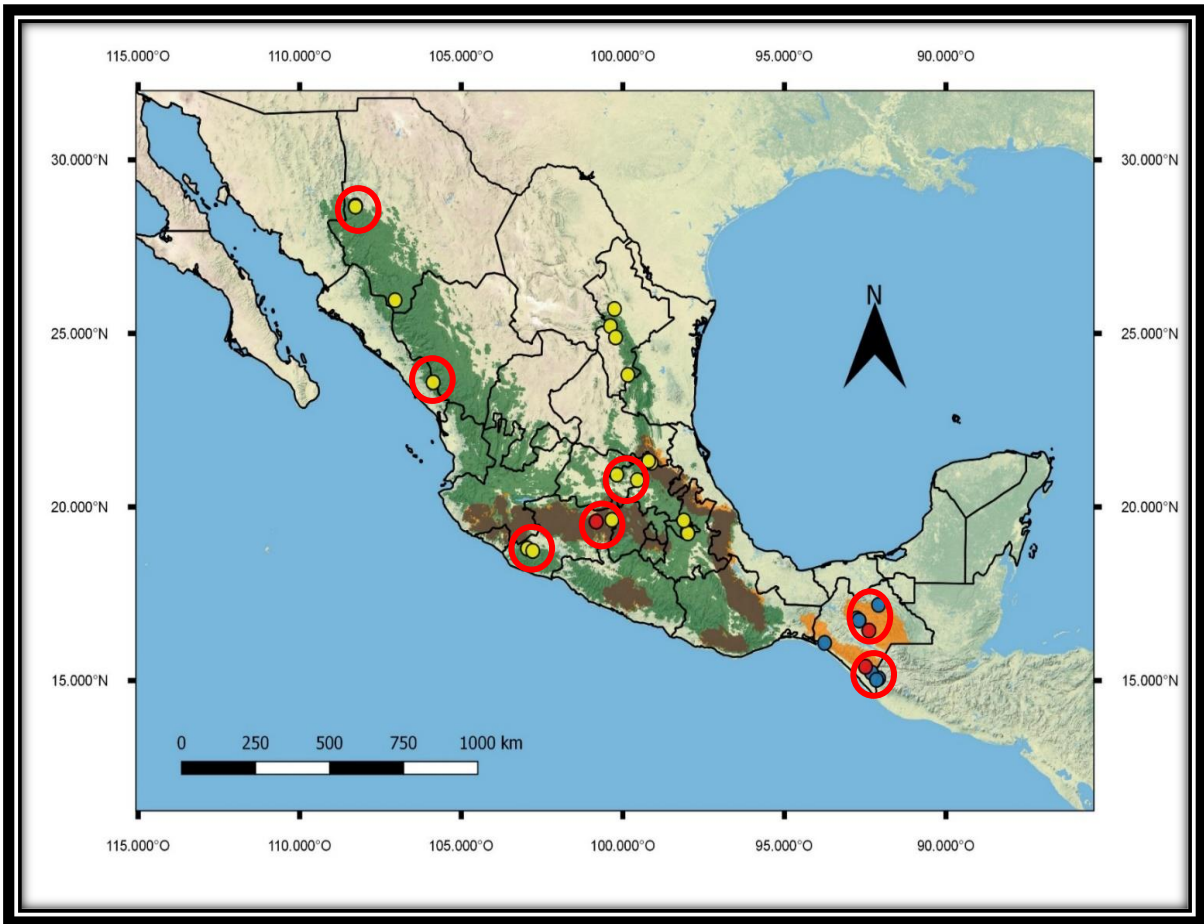


Figura. 4. Zonas de alopatría de los zorzales en donde los puntos amarillos representan los ejemplares en piel de *C. occidentalis*. Los puntos azules son los ejemplares en piel de *C. frantzii*. Los puntos rojos indican los cantos obtenidos de las especies. Los círculos rojos indican las zonas alopatridas utilizadas en este estudio. En color verde se muestra la distribución potencial de *C. occidentalis*. En color anaranjado se representa la distribución potencial de *C. frantzii*. En color gris, se muestra el área trazada para las zonas de simpatría. Las distribuciones potenciales fueron obtenidas de la base de Geoinformación de CONABIO y modificadas a partir de lo elaborado por Navarro y Peterson (2007). Se utilizó un mapa físico de la tierra (ESRI, U.S. National Park Service)

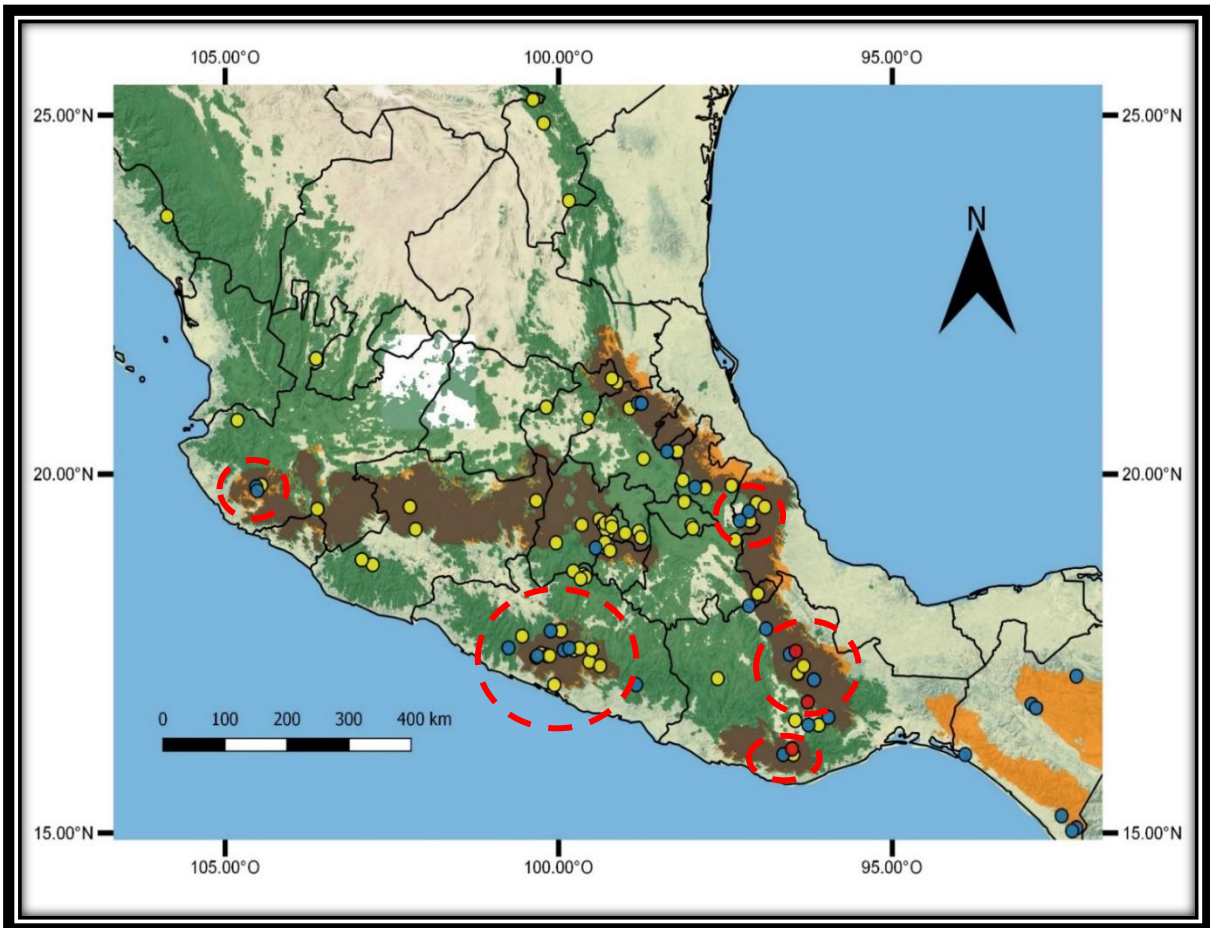


Figura. 5. Zonas de simpatría de los zorzales en donde los puntos amarillos representan los ejemplares en piel de *C. occidentalis*. Los puntos azules son los ejemplares en piel de *C. frantzii*. Los puntos rojos indican los cantos obtenidos de las especies. Los círculos rojos punteados indican las zonas simpátridas utilizadas en este estudio. En color verde se muestra la distribución potencial de *C. occidentalis*. En color anaranjado se representa la distribución potencial de *C. frantzii*. En color gris, se muestra el área trazada para las zonas de simpatría. Las distribuciones potenciales fueron obtenidas de la base de Geoinformación de CONABIO y modificadas a partir de lo elaborado por Navarro y Peterson (2007). Se utilizó un mapa físico de la tierra (ESRI, U.S. National Park Service) .

6.1 Obtención de caracteres morfométricos.

Se analizaron y midieron ejemplares de *C. frantzii* y *C. occidentalis*, depositados en los acervos ornitológicos de la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología y el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias. Ambas colecciones pertenecen a la Universidad Nacional Autónoma de México.

Para este estudio, se consideraron únicamente individuos adultos, evitando así los posibles sesgos en el tamaño producidos por la edad (Zink y Remsen 1986, Yezerinac *et al.* 1992). Los individuos juveniles de ambas especies se diferencian de los adultos por el plumaje manchado en el cuerpo, con excepción de la garganta, la parte abdominal y el crisum (Phillips 1969). Para corroborar la identificación de los especímenes en las distintas colecciones, se observaron características diagnósticas como la mandíbula y el color café o grisáceo en interior del ala correspondiente a cada especie. Se consideraron 4 caracteres morfológicos: largo del pico (LP), alto del pico (AP), longitud del tarso (LT) y diámetro del tarso (DT). Estos caracteres se eligieron porque están relacionadas con adaptaciones al uso de hábitat, forrajeo y comunicación (Miles y Ricklefs 1984, Payne 1997, Jonson *et al.* 2015), además de ser consideradas como buenos indicadores del tamaño corporal y menos susceptibles a deformaciones del proceso de taxidermia (Zink y Remsen 1986).

Las mediciones se llevaron a cabo con vernier MITUTOYO con una precisión de 0.01 mm, siguiendo los criterios de Baldwin *et al.* (1931). Se elaboró una base de datos con los siguientes campos: Número de colecta, especie, sexo del individuo, localidad de colecta, coordenadas geográficas, distribución (si es simpátrida o alopátrida), colección a la que pertenece, largo y alto del pico, longitud y diámetro del tarso. Para minimizar el error, asociado al investigador durante la medición, se entrenó con una serie de 100 ejemplares, durante tres sesiones en días consecutivos y se calculó una correlación producto momento de Pearson entre las sesiones; el proceso fue repetido hasta que las correlaciones de todas las variables obtuvieron valores positivos significativos (Benítez- Díaz 1993).

6.2 Obtención de las grabaciones.

Debido a que las grabaciones fueron obtenidas de diferentes bibliotecas de sonidos naturales y poseen distintas tasas de muestreo y número de canales, se procedió a homogenizar los archivos de audio, utilizando el programa Adobe Audition 3 (Adobe System Incorporated 2007). Primero en el caso de que las grabaciones tuvieran dos canales, se eligió el que tuviera la mejor condición de señal-ruido (bajo ruido de fondo y energía alta de las señales de interés). Una vez que todas las grabaciones tuvieron un canal se transformaron a la misma tasa de muestreo 44.1 kHz/ 16 bits.

6.2.1 Descripción del repertorio

Con las grabaciones homogenizadas, se procedió a elaborar un catálogo de cantos para cada especie. Para ello se obtuvieron espectrogramas, que son una gráfica de tres dimensiones y poseen como eje y a la frecuencia, el eje x que indica el tiempo y el eje z que representa la amplitud o energía relativa (Charif *et al.* 2008, de Winter 2019). Los espectrogramas se realizaron con el programa Raven Pro 1.5 (<http://www.birds.cornell.edu>) , usando una ventana tipo Hanning, con resolución 11.6 ms, un traslape de 80% y una Transformada Discreta de Fourier (DFT) de 512 muestras.

Una vez obtenidos los espectrogramas se realizaron selecciones del canto en cada grabación con el programa Raven Pro 1.5, se consideró como canto una vocalización de larga duración compuesto con notas de frecuencia modulada y estructura compleja (Catchpole y Sclater 1995); cada canto, se separó del siguiente por un espacio de silencio mayor a dos segundos. Finalmente, para elaborar el catálogo se utilizó el programa R-3.6.1 (Core Team 2018). Por medio de la función “*imp_raven*”, disponible en la paquetería Rraven (Araya-Salas 2017), se importaron las tablas de selección realizadas anteriormente en el programa Raven Pro 1.5 al área de trabajo del programa R. Una vez importados, con la función “*catalog*” disponible en la paquetería warbleR (Araya-Salas 2017), se realizó el catálogo de cantos para *C. frantzii* (Anexos) y *C. occidentalis* (Anexos).

Para obtener el repertorio de los cantos de cada especie, se consideró como repertorio al número de cantos diferentes encontrados para cada especie (Catchpole y Sclater 1995).

Con los catálogos obtenidos, se hizo una clasificación visual y se asignó una letra para cada canto según sus características estructurales, para todos los cantos de cada individuo de ambas especies; aunque una clasificación visual puede ser subjetiva (Lynch 1996, Moller *et al.* 2005), no crea más errores que otras estimaciones técnicas (Botero *et al.* 2008). Una vez asignada una letra para cada canto, se estimó el repertorio general de las especies y de los individuos en zonas de alopatria y simpatria realizando curvas de acumulación, ya que es uno de los métodos utilizados para estimar el repertorio de especies (Wildenthal 1965, Verheyen *et al.* 1991, Rasmussen *et al.* 2002, Catchpole y Sclater 2008). Se consideró completo un repertorio si la curva obtenida llegaba a una asíntota (Jiménez-Valverde 2000, Moreno 2001, Sosa-López 2013). Para la obtención de las curvas se utilizó la función “*specaccum*” disponible en la paquetería *vegan* en el programa R.

6.2.2 Cantos agudos y graves de *C. frantzii* y *C. occidentalis* en localidades de alopatria y simpatria

Debido a que en ambas especies se ha reportado la alternancia de cantos graves (frecuencias bajas) y agudos (frecuencias altas) a lo largo de su repertorio, se consideró analizar por separado los cantos graves y agudos para los análisis posteriores. En *C. frantzii* se consideró un canto agudo a todos aquellos que se encontraran en un rango de entre los 2 hasta 5.85 kHz y un canto de frecuencia grave a los que se encontraran entre 2 hasta 4.43 kHz (Raitt y Hardy 1970, Ortiz-Ramírez *et al.* 2016). En el caso de *C. occidentalis* los cantos graves se consideraron como los que tienen una frecuencia de 2 hasta 5 kHz y los cantos agudos con una frecuencia de 3.5 hasta 6 kHz (Raitt y Hardy 1970).

Se analizaron las características de los cantos graves y agudos de ambas especies, tanto temporales como estructurales, mismas que se han utilizado en el estudio del desplazamiento de caracteres (Benites 2012, Haoma y Norisma 2016, Robles 2016). Para ello, primero se estimó el valor del umbral (umbral de amplitud, para la detección de frecuencia fundamental y dominante) más adecuado para las vocalizaciones de ambas especies con la función “*trackfreqs*” disponible en la paquetería *warbleR*.

Debido a que existen varios métodos para medir la estructura de una señal acústica, se eligió el mejor método utilizando la paquetería *warbleR* (Araya-Salas 2017) y la función

“*compare.methods*” el cual toma aleatoriamente una muestra de las selecciones y realiza medidas con cuatro métodos *SP* (Parámetros espectrales), *XCORR* (Correlación cruzada), *dfDTW* (Disimilitud acústica basándose en la frecuencia dominante) y *ffDTW* (Disimilitud acústica basándose en la frecuencia fundamental) brindando imágenes en las cuales se pueden ver los valores de una selección contra otra y elegir el método que mida la estructura de la señal de una manera más adecuada . Se eligió el modelo de parámetros espectrales (*SP*) como el más adecuado para la cuantificación de los parámetros del canto pues fue el que mejor discriminó entre cantos. Una vez elegido el método se utilizó la función “*specan*” disponible en la misma librería para cuantificar 10 parámetros del canto (Tabla 2, Figura6), que aportan información sobre la influencia de aspectos morfológicos, ecológicos y de selección sexual que influyen en la modificación de señales acústicas (Podos 2001, García y Tubaro 2018).

Tabla.2. Descripción de los parámetros espectro-temporales medidas en los cantos graves y agudos de cada especie.

Variable	Descripción
Duración	Longitud de la señal (en s)
Meanfreq	Frecuencia media. Promedio ponderado de frecuencia por amplitud (en kHz)
Míndom	Frecuencia dominante mínima, medida a través de la señal acústica.
Maxdom	Frecuencia dominante máxima, medida a través de la señal acústica.
Minfun	Frecuencia fundamental mínima, medida a través de la señal acústica.
Maxfum	Frecuencia fundamental máxima, medida a través de la señal acústica.
Modindx	Índice de modulación. Calculado como la diferencia absoluta acumulativa entre mediciones adyacentes de frecuencias dominantes dividida por el rango de frecuencia dominante. 1 significa que la señal no está modulada
Stardom	Frecuencia dominante medida al inicio de la señal
Enddom	Frecuencia dominante medida al final de la señal
Sd	Desviación estándar de la frecuencia.

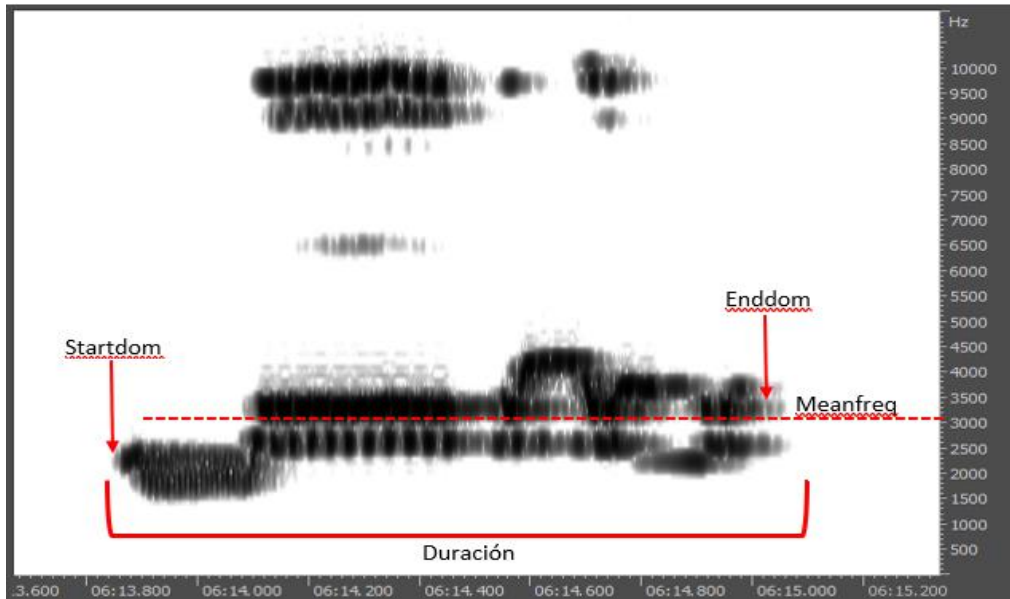


Figura.6. Espectrograma ilustrativo de algunas de las variables temporales (Duración) y de frecuencia (meanfreq, startdom y enddom) medidas sobre los cantos de ambos zorzales. El espectrograma se realizó en el programa Ocenaudio con una ventana Hanning, sobrelape del 80% y un valor de la Transformada Discreta de Fourier (DFT) de 512 muestras.

6.3 Análisis estadísticos

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa R-3.6.1 (Core Team 2018). Se hizo una prueba de normalidad, para cada variable tanto morfométrica como acústica de ambas especies, en las localidades simpátridas y alopátridas, usando la prueba Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk 1965), recomendado para muestras pequeñas ($n < 50$). Se utilizó la función “*shapiro.test*” de la paquetería stats.

Para identificar y descartar las variables morfométricas y acústicas que proporcionaban información redundante, se hicieron pruebas de correlación de Spearman (Zink y Remsen 1986, Rising y Somers 1989, Alin 2010). La prueba de correlación de Spearman mide el grado de asociación entre dos o más variables (Martínez 2009 y García 2011). Este coeficiente de correlación oscila entre -1 y 1, el valor 0 indica que no hay relación entre las variables, por lo tanto, se eliminó una de las variables cuando la correlación fuera positiva o negativamente fuerte (> -0.7 , > 0.7); (Martínez 2009).

En el caso de los datos morfométricos, con la finalidad de eliminar la variación que puede ser ocasionada por la diferencia de tamaño entre machos y hembras de las especies, los datos

de ambos sexos fueron sometidos a una prueba de Kruskal-Wallis ya que no se encontró normalidad en los datos. Esta prueba es utilizada para determinar si hay diferencias en la comparación de dos grupos (Mc MacFarland y Yates 2016). La prueba se llevó a cabo con la función “*kruskal.test*” disponible en la paquetería stats. En caso de encontrar diferencias significativas entre hembras y machos los análisis posteriores se realizarían para cada sexo (Zink y Remsen 1986).

En el caso de las variables acústicas, a pesar de que se tiene conocimiento que las hembras de algunas especies cantan (Slater 2004, Gill *et al.* 2007, Price *et al.* 2008), se desconoce si las hembras de *C. frantzii* y *C. occidentalis* también cantan (Raitt y Hardy 1970, Collar 2005), por lo que se consideraron todas las grabaciones como un mismo grupo.

Se realizó un análisis de función discriminante (DFA por sus siglas en inglés), para explicar la pertenencia de los individuos a cada especie según su localidad de alopatria o de simpatria y también para evaluar el peso que tienen de las diferentes variables acústicas y morfométricas en definir los grupos (Johnsos y Wichern 2007). Para realizar el DFA se utilizó la función “*lda*”, disponible en la paquetería MASS (Venables y Ripley 2002).

Se realizó una prueba de homocedasticidad en las funciones discriminantes obtenidas de las variables acústicas y morfométricas para evaluar la distribución de la varianza entre las localidades de alopatria y simpatria de cada especie. Para ello se utilizó la prueba de Levene, que permite comparar entre dos o más grupos y no es sensible a la falta de normalidad (Alin 2010). Esta prueba se realizó utilizando la función “*leveneTest*” disponible en la paquetería car (Fox *et al.* 2016). Posteriormente para determinar si hay diferencias significativas entre las poblaciones simpátridas y alopatridas de *C. frantzii* y *C. occidentalis* se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis, empleando las funciones discriminantes y considerando las localidades de alopatria y simpatria de cada especie, una comparación resulta significativa cuando $H < 0.05$ (García 2011). Finalmente se realizó una prueba *post hoc* de U de Mann-Whitney para saber entre qué pares de grupos se presentaron diferencias (Fay y Proschan 2010), esta prueba se realizó con la función “*pairwise.wilcox.test*”, disponible en la paquetería stats y se aplicó un ajuste de Bonferroni para controlar la tasa error ocasionada por comparaciones múltiples (Alin 2010).

7. Resultados

7.1 Desplazamiento de caracteres ecológico en la morfología de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis*.



Catharus frantzii, Autor de la fotografía: Greg Lasley, Fecha: 25/noviembre/2012, Estado: Chiapas,

Obtenida en: <https://www.naturalista.mx>

Se midieron un total de 126 ejemplares de *C. frantzii*, de los cuales 36 corresponden a los sitios de alopatría y 90 a los de simpatría. Por otro lado, para *C. occidentalis* se midieron un total de 291 ejemplares, de estos 82 se encuentran en las localidades de alopatría y 209 en las de simpatría.

Los resultados de la prueba de correlación Spearman (Sokal y Rohlf 1969), aplicados a los datos morfométricos para *C. occidentalis* y *C. frantzii*, no muestran correlaciones altas, por lo que se consideraron todas las variables para los posteriores análisis estadísticos en este estudio (Tabla 3). Con respecto al análisis de dimorfismo sexual, se midieron 43 hembras y 83 machos de *C. frantzii* y para *C. occidentalis* se midieron 118 hembras y 172 machos. La prueba de Kruskal-Wallis, indican que no hay diferencias significativas para ninguna de las variables morfométricas en los sexos de ambas especies, por lo cual todos los análisis se llevaron a cabo con los sexos juntos (Tabla 4).

Tabla 3. Correlación entre las variables morfométricas de *C. frantzii* y *C. occidentalis*.

<i>C. frantzii</i>				
	Largo del pico	Alto del pico	Largo del tarso	Diámetro del tarso
Largo del pico	1			
Alto del pico	0.340024296	1		
Largo del tarso	0.272574692	0.098374896	1	
Diámetro del tarso	0.285515804	0.158881049	0.239081125	1
<i>C. occidentalis</i>				
	Largo del pico	Alto del pico	Largo del tarso	Diámetro del tarso
Largo del pico	1			
Alto del pico	0.170673394	1		
Largo del tarso	0.152900225	0.096584779	1	
Diámetro del tarso	0.145389971	0.364239856	0.075538746	1

Tabla 4 Análisis de dimorfismo sexual de las variables morfométricas en *C. frantzii* y *C. occidentalis*. LP=Largo del pico, AP=Alto del pico, LT=Largo del tarso y DT=Diámetro del tarso.

Variable	Grupo	Media Hembras	Media Machos	Valor de X^2	GL	Valor de H
LP	<i>C. frantzii</i>	17.73	17.85	92.63	99	0.66
AP		4.27	4.32	81.23	80	0.44
LT		33.36	34.19	120.59	112	0.27
DT		2.38	2.45	56.084	58	0.54
LP	<i>C. occidentalis</i>	16.89	17.05	171.88	168	0.40
AP		4.06	4.07	89.248	100	0.77
LT		31.13	32.00	238.12	217	0.155
DT		2.26	2.30	88.36	70	0.068

El análisis individual de las variables morfológicas mediante gráficas de caja, indican que en las localidades alopátridas de Cerro Boquerón y San Cristóbal de las Casas, el largo del pico (LP) de los individuos de *C. frantzii* es de 17.73 ± 0.63 y 17.28 ± 0.23 respectivamente y en los individuos de *C. occidentalis* en las localidades el tamaño del pico es de 17.25 ± 0.53 en El Zamorano, San Juan (16.86 ± 0.67), El Palmito (17.23 ± 0.77), La Malinche (17.25 ± 0.92) y Madero (17.61 ± 0.50); (Figura 7a). En el alto del pico (AP) los individuos de ambas especies en las localidades alopátridas son similares (Figura 7b). Por otro lado, el largo del tarso (LT) de los individuos de *C. frantzii* en Cerro Boquerón (34.65 ± 1.19) y San Cristóbal de las Casas (32.76 ± 1.88) es más largo en comparación al tarso de los individuos de *C. occidentalis* en las localidades de alopatría (Figura 7c). En la variable diámetro del tarso (DT), los individuos de *C. frantzii* de San Cristóbal de las Casas tienen un tarso más ancho (2.53 ± 0.14) en comparación a los individuos de Cerro Boquerón (2.23 ± 0.06) y los individuos de *C. occidentalis* de las localidades alopátridas poseen un tarso más angosto (Figura 7d).

En las localidades simpátridas, los individuos de *C. frantzii* tienen un pico más largo (17.77 ± 0.48) en comparación con los individuos de *C. occidentalis* (16.78 ± 0.30); (Figura 8a). En la variable alto del pico (Figura 8b), las gráficas de cajas muestran que los individuos de *C. frantzii* tienen el pico más alto en las localidades de Ixtlán (4.32 ± 0.36), El Aguacate (4.39 ± 0.31), Sierra de Bolaños (4.66 ± 0.34) y Tenango de Doria (4.44 ± 0.40); mientras que los individuos de *C. occidentalis* tienen una menor altura en el pico, Ixtlán (3.95 ± 0.17), El Aguacate (4.00 ± 0.22), Sierra de Bolaños (4.21 ± 0.17) y Tenango de Doria (4.11 ± 0.14); por otro lado no se observa esta tendencia en las localidades de Carrizal de Bravo e Ixhuacán. En las localidades simpátridas, los individuos de *C. frantzii* tienen el tarso más largo (33.49 ± 0.52), mientras que los individuos de *C. occidentalis* tienen un tarso más corto (31.22 ± 0.82); (Figura 8c). Al comparar la variable de diámetro del tarso en las localidades de El Aguacate, Ixtlán, Sierra de Bolaños y Tenango de Doria, *C. frantzii* posee un tarso más ancho que *C. occidentalis* (Figura 8d).

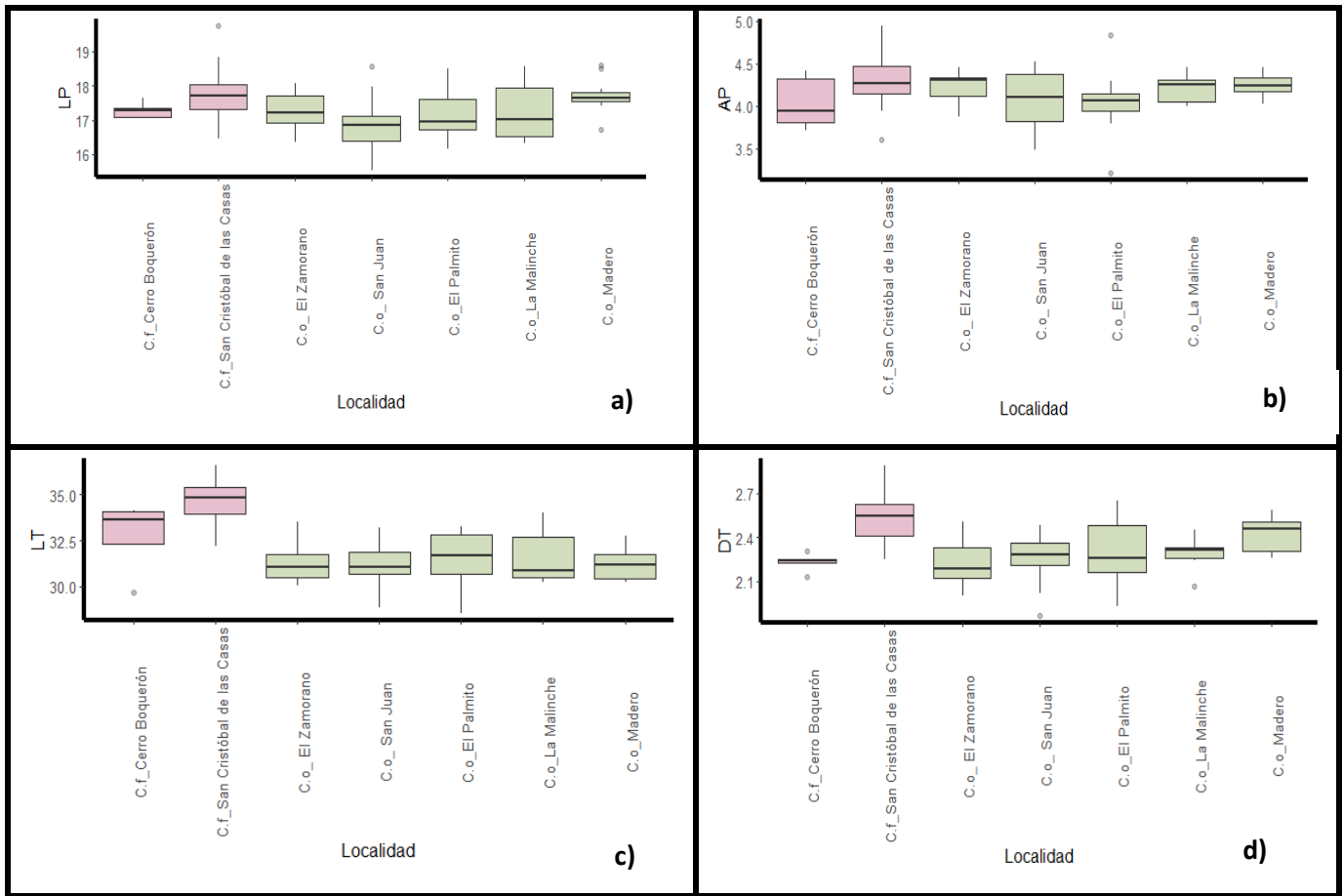


Figura.7. Comparación de las variables morfológicas de *C. frantzii* (C.f) y *C. occidentalis* (C.o) en las localidades alopatridas. **a)** LP=Largo del pico, **b)** AP=Alto del pico, **c)** LT=Largo del tarso, **d)** DT=Diámetro del tarso. Se muestra la mediana (línea horizontal dentro de la caja), los percentiles (líneas superiores e inferiores de la caja) y los valores extremos (puntos grises superiores e inferiores fuera de la caja).

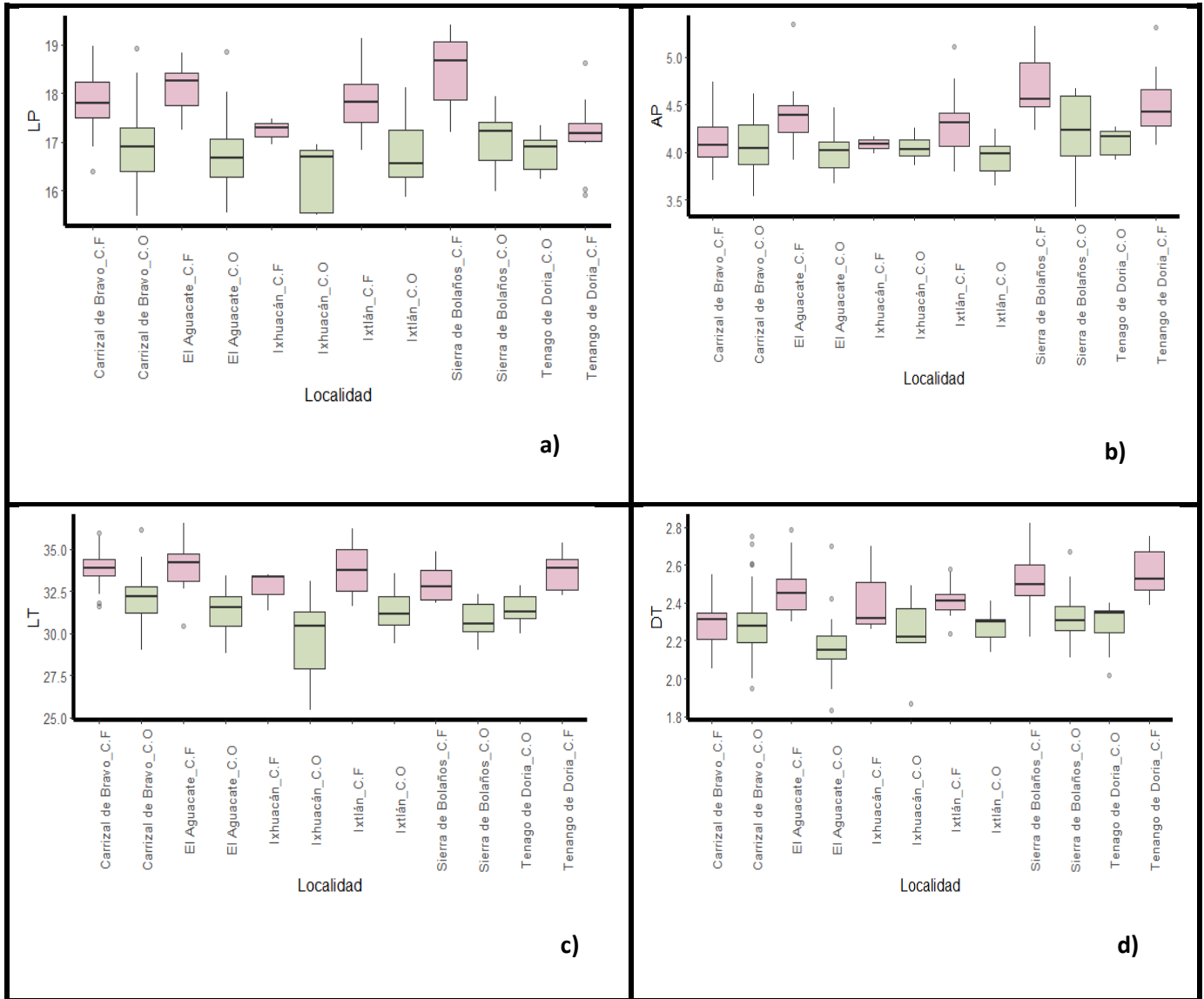


Figura.8. Comparación de las variables morfológicas de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades simpátricas. **a)** LP=Largo del pico, **b)** AP=Alto del pico, **c)** LT=Largo del tarso, **d)** DT=Diámetro del tarso. Se muestra la mediana (línea horizontal dentro de la caja), los percentiles (líneas superiores e inferiores de la caja) y los valores extremos (puntos grises superiores e inferiores fuera de la caja).

En el análisis de funciones discriminantes de las localidades alopátridas de las especies, la variación explicada por las cuatro funciones obtenidas fue de 99.99%, distribuidas como 84%, 12.6%, 2.1% y 1.0%, respectivamente. Con la función discriminante 1, las variables con alta correlación (correlación mayor a 0.3, Tabachnick y Fidel 2001) fueron alto del pico, largo del tarso y diámetro del tarso, mientras que el largo del pico, el alto del pico y el diámetro del tarso fueron las variables de mayor contribución en el componente 2 (Tabla 5)

Tabla 5. Correlación de las variables con las funciones discriminantes obtenidas, para las localidades alopátridas de las especies. Un valor de correlación entre una variable predictora y una función dada mayor a 0.3 es considerada alta, y se considera que esa variable tiene un peso grande en la separación de los grupos (Tabachnick y Fidel 2001). Con un * se indican las variables correlacionadas con cada función discriminante. LP= largo del pico, AP= Alto del pico, LT= largo del tarso y DT= Diámetro del tarso.

	Discriminante 1 (84%)	Discriminante 2 (12.6%)	Discriminante 3 (2.1%)	Discriminante 4 (1.0%)
LP	-0.095	1.052*	-1.183*	0.506*
AP	0.632*	1.336*	0.083	-3.217*
LT	0.673*	0.546*	-0.112	-0.002
DT	2.787*	3.876*	4.472*	1.560*

La distribución de los distintos individuos de *C. frantzii* y *C. occidentalis*, en el espacio delimitado por los valores en la función discriminante 1 y la función discriminante 2, que son las funciones que acumulan mayor porcentaje de la variación no se observa una clara separación de los grupos (Figura 9). Al realizar la prueba de Kruskal-Wallis en la función discriminante 1, no se encontraron diferencias entre las localidades alopátridas de *C. frantzii* y *C. occidentalis* ($X^2 = 94$, $df = 94$, $H = 0.480$). Sin embargo, la prueba de U de Mann-Whitney, sugiere que al comparar a los individuos de San Cristóbal de las Casas correspondientes a *C. frantzii* con los individuos de las localidades alopátridas de *C. occidentalis*, se encontraron diferencias significativas y al comparar a los individuos de Cerro Boquerón de *C. frantzii* con los individuos de las localidades alopátridas de *C. occidentalis*,

no se encontraron diferencias (Tabla 6; Figura10a). Por otro lado, para la función discriminante 2, la prueba de Kruskal-Wallis indica que no existen diferencias significativas entre las localidades alopátricas de ambas especies ($X^2= 94$, $df= 94$, $H=0.480$), lo que es corroborado con la prueba *post hoc* de U de Mann-Whitney (Tabla 6; Figura10b), con la excepción al comparar a los individuos de Madero de *C. occidentalis* contra los individuos de San Cristóbal de las Casas de *C. frantzii* ($W=50$, $p=0.003$) y también al comparar a los individuos de Madero de *C. occidentalis* y Cerro Boquerón de *C. frantzii* ($W=4$, $p=0.017$).

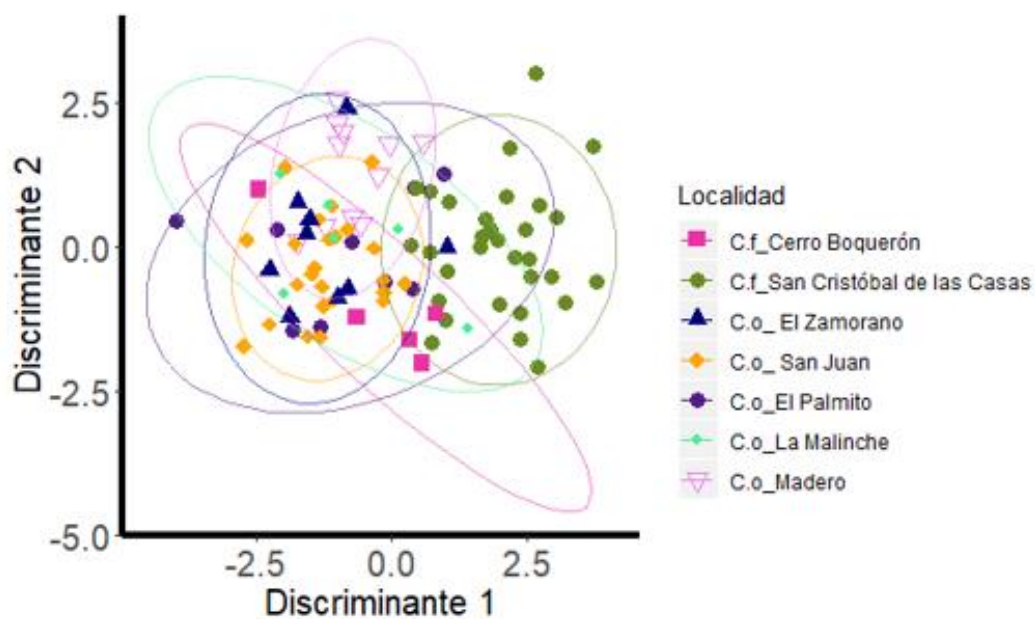


Figura9. Distribución de los individuos de *C. frantzii* (C.f) y *C. occidentalis* (C.o) en las localidades alopátricas. El espacio está comprendido por el Discriminante 1 y el Discriminante 2 para las variables morfológicas. Se muestran las elipses de confianza con un valor de 95%.

Tabla 6. Comparaciones *post hoc* de U de Mann-Whintney para las localidades alopatridas de *C. occidentalis* y *C. frantzii* para las funciones discriminantes 1 y 2. Se resalta con un (*) las comparaciones que resultaron con una diferencia significativa $\alpha=0.05$.

Comparaciones	Discriminante 1	Discriminante 2
Madero vs San Cristóbal de las Casas	$W=7, p=0.002^*$	$W=50, p= 0.003^*$
El Palmito vs San Cristóbal de las Casas	$W=8, p=0.000^*$	$W=112, p=0.792$
El Zamorano vs Cristóbal de las Casas	$W=8, p=0.000^*$	$W=111, p=0.765$
La Malinche vs Cristóbal de las Casas	$W=9, p=0.000^*$	$W=841, p=0.801$
San Juan vs Cristóbal de las Casas	$W=0, p=0.000^*$	$W=425, p=0.154$
Madero vs Cerro Boquerón	$W=17, p=0.267$	$W=4, p= 0.017^*$
El Palmito vs Cerro Boquerón	$W=17, p=0.518$	$W= 7, p=0.153$
El Zamorano vs Cerro Boquerón	$W=13, p=0.239$	$W=7, p=0.153$
La Malinche vs Cerro Boquerón	$W=11, p=0.536$	$W=6, p=0.412$
San Juan vs Cerro Boquerón	$W=28, p= 0.679$	$W=27, p=0.215$

En la clasificación de los individuos de ambas especies en las zonas de alopatría, se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación de 50.53 %, presentando mayores errores en la clasificación a 3 individuos de *C. occidentalis* en la localidad de El Palmito, siendo asignados a la especie *C. frantzii* (2 en la localidad de San Cristóbal de las Casas y 1 en Cerro Boquerón) y 3 individuos de *C. occidentalis* en la localidad de San Juan que fueron asignados a San Cristóbal de las Casas. Por otra parte, en los individuos *C. frantzii*, en la localidad de Cerro Boquerón 3 individuos fueron asignados a los individuos de *C. occidentalis* 2 en Madero y 1 en El Palmito y 1 individuo en la localidad de San Cristóbal de las Casas, fue asignado a los individuos de El Zamorano de *C. occidentalis* (Tabla 7).

Tabla .7. Resultados de la clasificación, obtenida a partir del análisis de función discriminante (DFA) para las variables morfológicas de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades de alopatría. Se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación de 50.53 %.

	Madero Chihuahua (C.O)	El Palmito Sinaloa (C.O)	San Juan Michoacán (C.O)	El Zamorano Querétaro (C.O)	La Malinche Tlaxcala (C.O)	San Cristóbal de las Casas Chiapas Norte (C.F)	Cerro Boquerón Chiapas Sur (C.F)	Total
Madero Chihuahua (C.O)	7	0	1	1	2	0	0	11
El Palmito Sinaloa (C.O)	0	1	3	1	1	2	1	9
San Juan Michoacán (C.O)	2	4	9	5	1	3	0	24
El Zamorano Querétaro (C.O)	1	1	2	3	0	1	1	9
La Malinche Tlaxcala (C.O)	1	0	1	2	0	1	1	6
San Cristóbal de las Casas Chiapas Norte (C.F)	0	0	0	1	0	4	0	5
Cerro Boquerón Chiapas Sur (C.F)	2	1	0	0	0	4	24	31

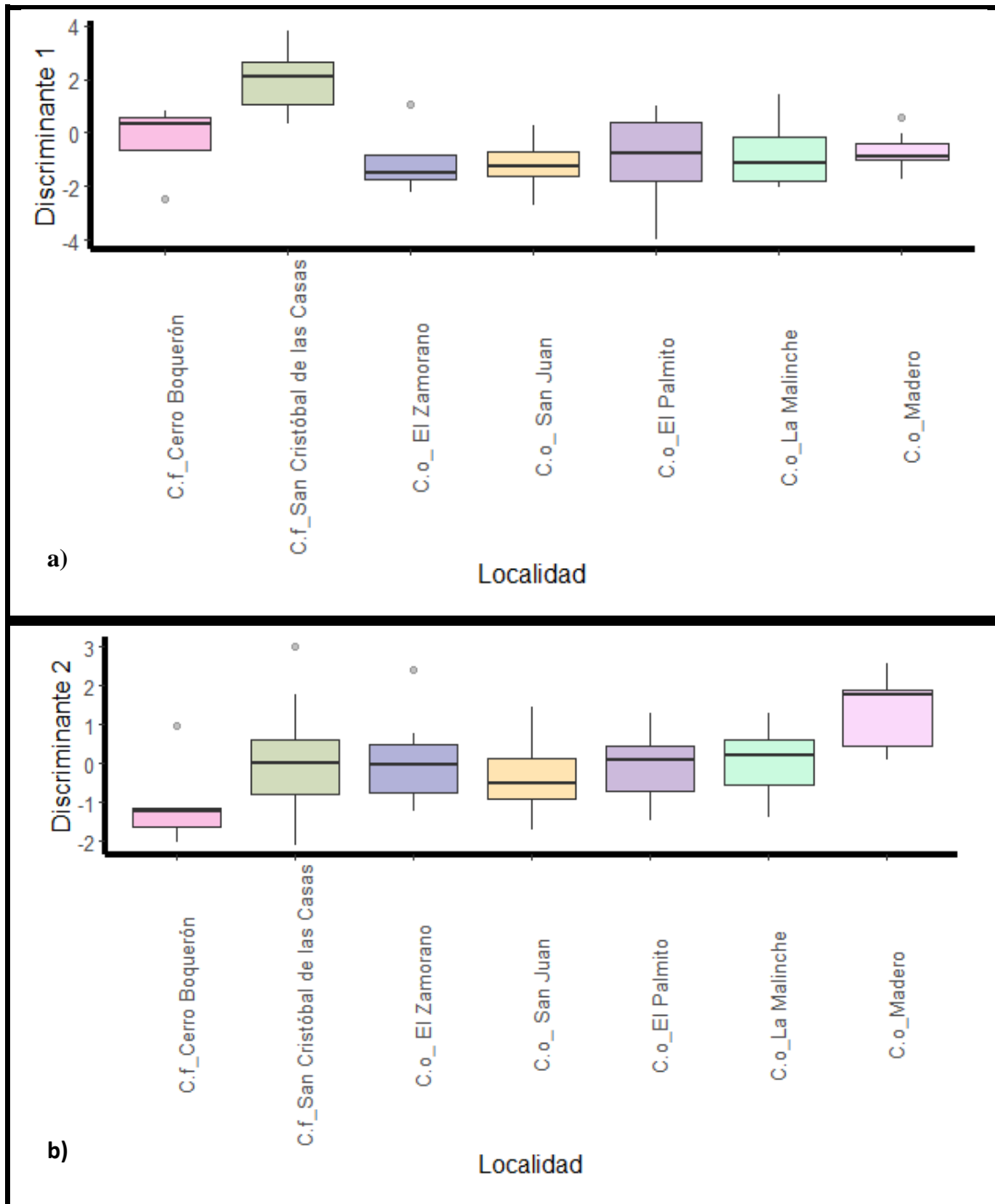


Figura.10. Diagramas de cajas de **a)** la Función Discriminante 1 y **b)** la Función Discriminante 2, de las variables morfológicas de *C. frantzi* (C.f) y *C. occidentalis* (C.o) en las localidades alopatridas. Se muestra la mediana (línea horizontal dentro de la caja), los percentiles (líneas superiores e inferiores de la caja) y los valores extremos (puntos grises superiores e inferiores fuera de la caja).

En el análisis DFA en las localidades simpátridas de las especies, se obtuvieron cuatro funciones discriminantes, que en conjunto explican el 99.99% de la variación (66.4%, 22.9%, 9.2% y 1% respectivamente). La función discriminante 1, esta correlacionada con las variables largo del pico, alto del pico, largo del tarso y diámetro del tarso (correlación mayor a 0.3, Tabachnick y Fidel 2001), mientras que la función discriminante 2 tiene una mayor correlación con todas las variables (Tabla 8).

Tabla 8. Correlación de las variables con las funciones discriminantes obtenidas, para las localidades simpátridas de las especies. Un valor de correlación entre una variable predictora y una función dada mayor a 0.3 es considerada alta, y se considera que esa variable tiene un peso grande en la separación de los grupos (Tabachnick y Fidel 2001). Con un * se indican las variables correlacionadas con cada función discriminante. LP= largo del pico, AP= Alto del pico, LT= largo del tarso y DT= Diámetro del tarso

	Discriminante 1 (66.4%)	Discriminante 2 (22.9%)	Discriminante 3 (9.2%)	Discriminante 4 (1%)
LP	-0.808*	0.561*	1.251*	0.535*
AP	-0.884*	-2.124*	0.692*	-2.875*
LT	-0.414*	0.383*	-0.529*	-0.207
DT	-1.548*	-4.932*	-2.818*	4.925*

Al graficar la función discriminante 1 contra la función discriminante 2, para mostrar la distribución de los individuos de *C. frantzii* y *C. occidentalis* en las localidades de simpatria, no se puede observar una clara separación de los grupos (Figura 11). En las comparaciones heteroespecíficas con el análisis de Kruskal- Wallis no se mostraron diferencias significativas entre las localidades de las especies ($X^2 = 235$, $df=235$, $p=0.4877$). Sin embargo el análisis *post hoc* de U de Mann-Whitney indicó que con la función discriminante 1, al comparar a los individuos de *C. frantzii* y *C. occidentalis* que se encuentran en la localidad de Carrizal de Bravo hay diferencias entre ellos ($W=2435$, $p=0.0000$), el mismo caso se encuentra al comparar a los individuos de ambas especies en Tenango de Doria ($W=1$, $p= 0.0002$), Sierra de Bolaños ($W=1$, $p= 0.0000$), Ixtlán ($W=3$, $p= 0.0000$), pero al comparar a los individuos de ambas especies en la localidad de Ixhuacán no

se encontraron diferencias ($W=11, p=0.536$). Al realizar las comparaciones heteroespecíficas, con la función discriminante 2 (Tabla 9) solo se encontraron diferencias al comparar a los individuos de las dos especies en Carrizal de Bravo ($W= 625, p=0.0000$) y Tenango de Doria ($W= 14, p=0.043$). Los diagramas de caja para para las localidades de simpatría de cada especie en la función discriminante 1 (Figura 12a) y en la función discriminante 2 (Figura 12b) muestran la separación entre grupos en estas funciones.

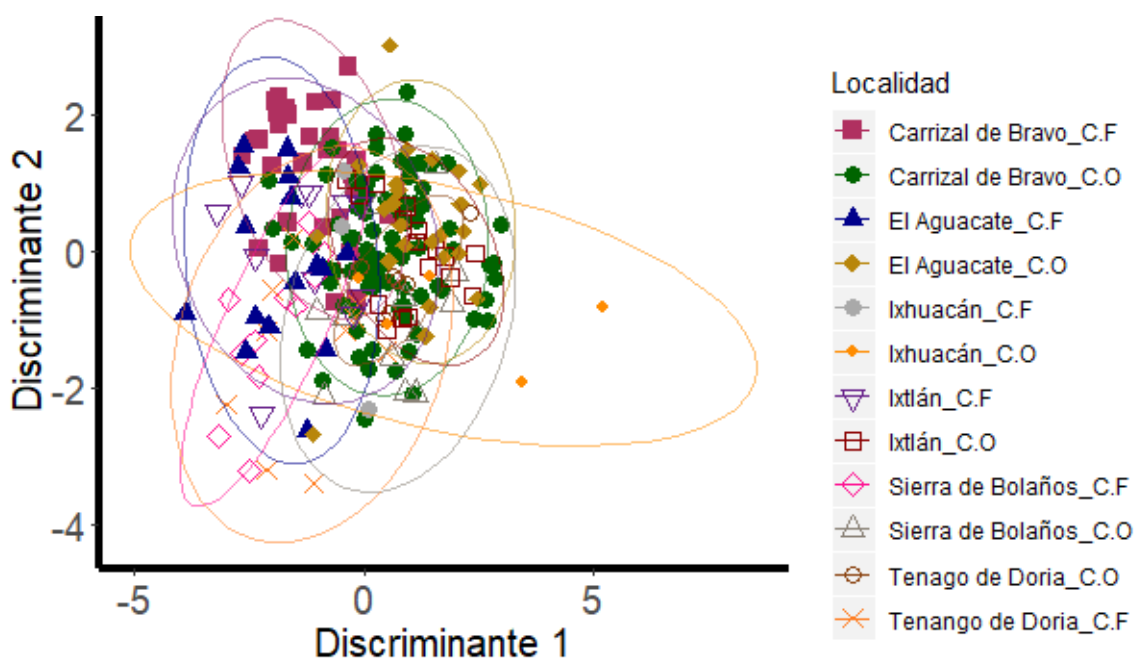


Figura.11. Distribución de los individuos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades simpátricas. El espacio está comprendido por el Discriminante 1 y el Discriminante 2 para las variables morfológicas. Se muestran las elipses de confianza con un valor de 95%.

Tabla 9. Comparaciones *post hoc* de U de Mann-Whitney para las localidades simpátricas de *C. occidentalis* y *C. frantzii* para las funciones discriminantes 1 y 2. Se resalta con un (*) las comparaciones que resultaron con una diferencia significativa $\alpha=0.05$.

Comparaciones	Discriminante 1	Discriminante 2
Carrizal de Bravo <i>C. frantzii</i> vs <i>C. occidentalis</i>	$W=2435, p=0.0000^*$	$W=625, p=0.0000^*$
Tenango de Doria <i>C. frantzii</i> vs <i>C. occidentalis</i>	$W=1, p=0.0000^*$	$W=14, p=0.043^*$
Sierra de Bolaños <i>C. frantzii</i> vs <i>C. occidentalis</i>	$W=1, p= 0.0000^*$	$W=45, p=0.511$
Ixtlán <i>C. frantzii</i> vs <i>C. occidentalis</i>	$W=3, p=0.0000^*$	$W=91, p=0.586$
El Aguacate <i>C. frantzii</i> vs <i>C. occidentalis</i>	$W=5, p=0.000^*$	$W=136, p=0.286$
Ixhuacán <i>C. frantzii</i> vs <i>C. occidentalis</i>	$W=11, p=0.536$	$W=6, p=0.776$

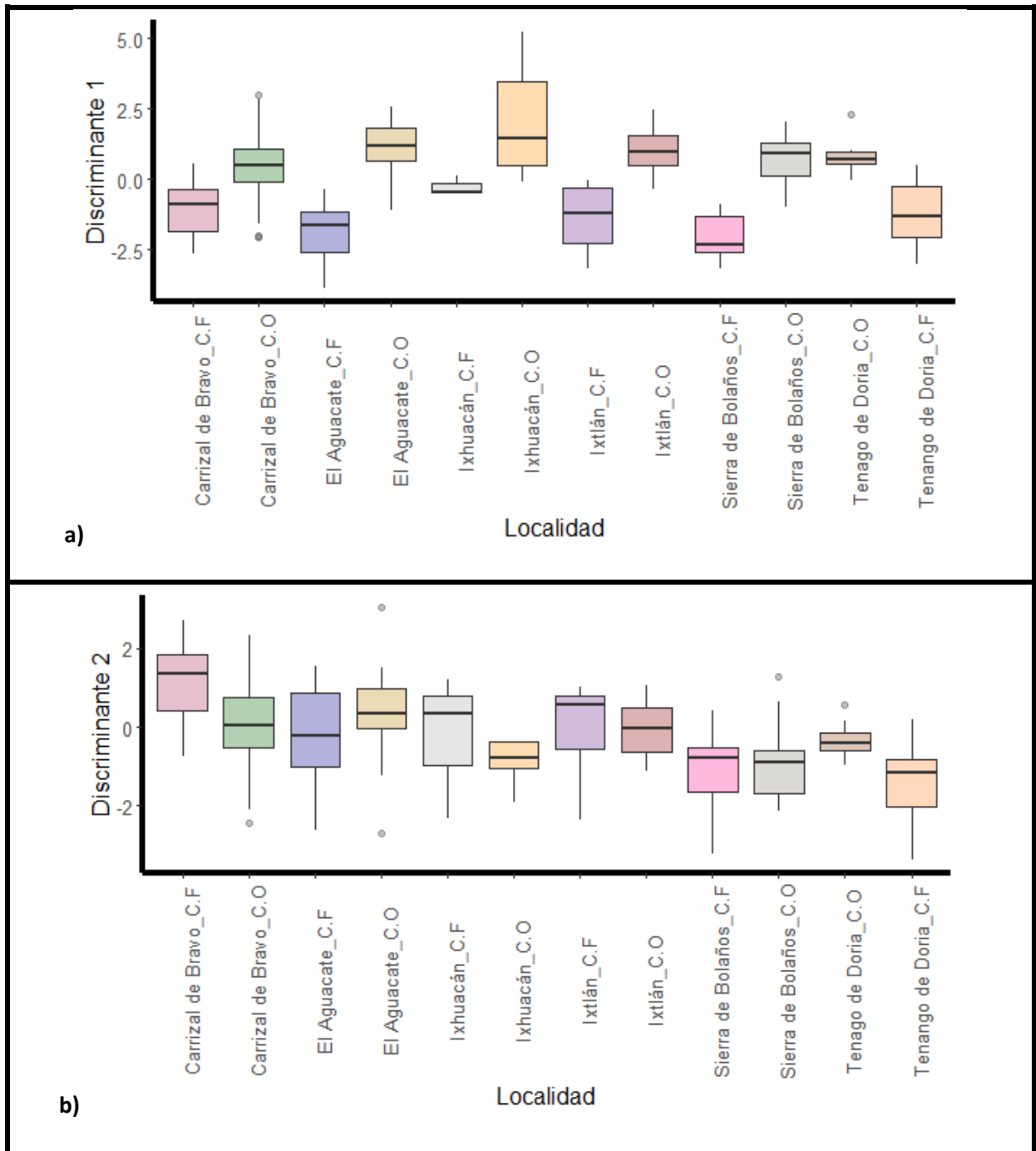


Figura.12. Diagramas de cajas de **a)** la Función Discriminante 1 y **b)** la Función Discriminante 2, de las variables morfológicas de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades simpátricas. Se muestra la mediana (línea horizontal dentro de la caja), los percentiles (líneas superiores e inferiores de la caja) y los valores extremos (puntos grises superiores e inferiores fuera de la caja).

En la clasificación de los individuos de ambas especies en las zonas de alopatría, se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación de 69.09 % (Tabla 10), presentando errores en la clasificación de 2 individuos de Sierra de Bolaños de *C. occidentalis*, asignados a los individuos de Sierra de Bolaños de *C. frantzii*. Uno de los individuos de *C. occidentalis* de la localidad de Ixhuacán, fue asignado a la especie de *C. frantzii* de la misma localidad. En Carrizal de Bravo dos individuos de *C. frantzii* fueron asignados a la especie de *C. occidentalis* y cuatro individuos de esta última especie fueron asignados a la especie contraria. En la tabla de clasificación también se puede observar que de los individuos de Ixtlán de *C. frantzii* ninguno fue asignado a su grupo de pertenencia y es el mismo caso para los individuos de Tenago de Doria de *C. occidentalis*.

Tabla .10. Resultados de la clasificación, obtenida a partir del análisis de función discriminante (DFA) para las variables morfológicas de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades de simpatría. Se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación de 69.09 %.

	Sierra de Bolaños Jalisco (C.F)	Sierra de Bolaños Jalisco (C.O)	Tenango de Doria Hidalgo (C.F)	Tenango de Doria Hidalgo (C.O)	Ixhuacán Veracruz (C.F)	Ixhuacán Veracruz (C.O)	Carrizal de Bravo Guerrero (C.F)	Carrizal de Bravo Guerrero (C.O)	Ixtlán Oaxaca Norte (C.F)	Ixtlán Oaxaca Norte (C.O)	El Aguacate Oaxaca Sur (C.F)	El Aguacate Oaxaca Sur (C.O)	Total
<i>Sierra de Bolaños Jalisco</i> (C.F)	7	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	11
<i>Sierra de Bolaños Jalisco</i> (C.O)	2	5	0	0	1	2	0	0	0	0	0	2	12
<i>Tenango de Doria Hidalgo</i> (C.F)	1	0	7	0	1	0	1	0	0	0	1	0	11
<i>Tenango de Doria Hidalgo</i> (C.O)	0	3	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	7
<i>Ixhuacán Veracruz</i> (C.F)	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	3
<i>Ixhuacán Veracruz</i> (C.O)	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	5
<i>Carrizal de Bravo Guerrero</i> (C.F)	1	1	0	0	1	0	20	2	4	0	2	1	32

<i>Carrizal de Bravo Guerrero (C.O)</i>	0	11	6	4	10	7	4	13	4	12	0	13	86
<i>Ixtlán Oaxaca Norte (C.F)</i>	1	0	3	0	2	0	2	0	0	0	2	1	11
<i>Ixtlán Oaxaca Norte (C.O)</i>	0	3	0	2	2	2	1	1	0	5	0	1	17
<i>El Aguacate Oaxaca Sur (C.F)</i>	3	0	2	0	2	0	5	0	2	0	2	0	16
<i>El Aguacate Oaxaca Sur (C.O)</i>	1	0	0	1	0	3	1	5	1	2	0	10	24

7.2 Desplazamiento de caracteres reproductivo en los cantos de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis*.



Catharus frantzii, Autor de la fotografía: Nigel Voaden, Fecha: 19/marzo/2015, Estado: Chiapas, Obtenida en: <https://www.naturalista.mx>

7.2.1 Descripción del repertorio de las especies

Se obtuvieron un total de 58 cantos para *Catharus frantzii* y 55 para *C. occidentalis* con una buena calidad (basada en la relación señal-ruido), con las que se pudo estimar el tamaño del repertorio de las especies. Para el análisis de desplazamiento de caracteres en alopatría se obtuvieron 9 grabaciones de *C. occidentalis* en la localidad de la Casa del Gringo, 16 grabaciones de *C. frantzii* en las localidades de San Cristóbal de las Casas y El Triunfo (9 y 7 grabaciones respectivamente). En simpatría se analizaron para la especie *C. occidentalis* 19 grabaciones de Río Hondo y 7 grabaciones del Cerro de San Felipe, en *C. frantzii* se obtuvieron 5 grabaciones de la localidad Cerro de San Felipe y 3 de Río Hondo (Tabla 11).

Tabla 11. Bibliotecas digitales de las que se obtuvieron grabaciones de *C. frantzii* y *C. occidentalis*. Se indica el Estado, Localidad, Coordenadas y el Número de grabaciones utilizadas para el análisis del desplazamiento de caracteres.

	Estado	Localidad	Coordenadas	No. de grabaciones	Institución
Alopatría	Michoacán	Cabaña del Gringo, Municipio Coalcomán	18.806 N, -102.95 O	9	MZFC
	Chiapas Norte	San Cristóbal de las casas	16.79 N, -92.75 O	9	Macaulay, BISAM, FLMNH
	Chiapas Sur	El Triunfo	15.40 N, -92.48 O	7	BISAM, FLMNH
Simpatría	Oaxaca Norte	Cerro de San Felipe	17.53 N, -96.44 O	7 <i>C. occidentalis</i> 5 <i>C. frantzii</i>	MZFC
	Oaxaca Sur	Río Hondo	16.16 N, -96.50 O	19 <i>C. occidentalis</i> 3 <i>C. frantzii</i>	MZFC

Con los catálogos de cantos elaborados para cada especie, se pudo encontrar que *C. frantzii* emite 301 tipos de cantos diferentes y 164 tipos de cantos fueron reconocidos para *C. occidentalis* (Figura 13a). En alopatría se identificaron 64 tipos de cantos distintos en la localidad de San Cristóbal de las Casas y 30 en la localidad El Triunfo para *C. frantzii* y 25 tipos de cantos en la localidad Cabaña del Gringo de *C. occidentalis* (Figura 13b). Por otro lado, cuando las especies coexisten en la localidad de Río Hondo, *C. frantzii* emite 22 cantos distintos y *C. occidentalis* tiene 75 cantos distintos (Figura 13c) y en la localidad Cerro de San Felipe se encontraron 41 cantos de *C. frantzii* y 12 cantos para *C. occidentalis* (Figura 13d). A partir de las curvas de acumulación se puede observar que aun cuando las curvas no

hayan formado una asíntota, *C. frantzii* tiene un mayor repertorio de cantos en comparación con *C. occidentalis* tanto en las zonas de alopatría como en las zonas de simpatría.

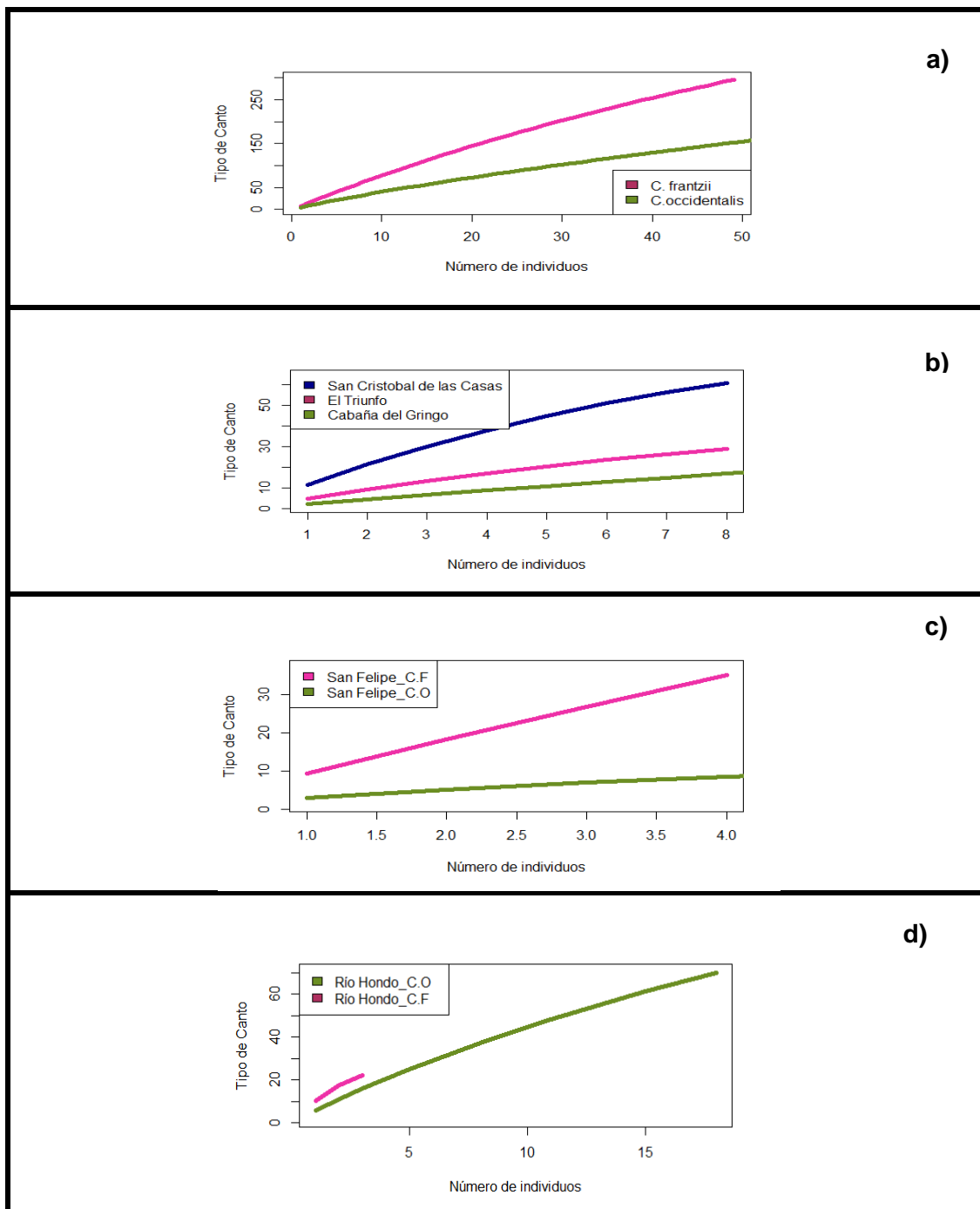


Figura.13. Curvas de acumulación de los cantos de *Catharus frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O). **a)** Representa el repertorio total de las especies, **b)** se indica el repertorio de las especies en las localidades de alopatría, **c)** y **d)** se representa el repertorio de las especies en las localidades de simpatría.

Durante la clasificación por tipos de canto, se encontró que *C. occidentalis* emite un canto más estereotipado, pues los individuos tienden a hacer una alternancia 1 a 1 entre dos tipos de canto. Lo contrario ocurre en *C. frantzii*, donde los individuos no repiten un mismo tipo de canto durante su vocalización. No se encontró que se compartan tipos de cantos entre las localidades muestreadas, pero sí se encontraron cantos exclusivos de algunas localidades en ambas especies. La media del número de cantos por individuo durante una vocalización fue de 25.02 ± 19.76 (rango de 2-83 frases) en *C. frantzii* y en *C. occidentalis* la media del número de frases por individuo durante un canto es de 32.45 ± 27.52 (rango de 1-119), sin embargo, algunas grabaciones no fueron lo suficientemente largas como para estimar el repertorio de los individuos.

En la duración de los cantos en las localidades de alopatria, *C. frantzii* en El Triunfo emite cantos agudos con una duración de 1.237 ± 0.198 segundos y los graves 1.452 ± 0.432 segundos, en la localidad de San Cristóbal de las Casas los cantos agudos tienen una duración de 1.116 ± 0.187 segundos, mientras los graves 1.180 ± 0.115 segundos; por otro lado *C. occidentalis* en la localidad de La Cabaña del Gringo emite cantos con una duración de 1.186 ± 0.182 y 1.127 ± 0.280 segundos de los cantos agudos y graves respectivamente. Con respecto a la frecuencia media (Figura 14), los cantos graves de *C. frantzii* en El Triunfo (3.229 ± 0.131) kHz y en San Cristóbal de las Casas (3.048 ± 0.095 kHz) son emitidos a una frecuencia más baja en comparación con los cantos graves de *C. occidentalis* en La Cabaña del Gringo (3.658 ± 0.123 kHz). En la frecuencia media de los cantos agudos *C. frantzii* (4.413 ± 0.240 kHz) emite vocalizaciones de frecuencia más alta en comparación con *C. occidentalis* (3.898 ± 0.208).

En simpatria la duración de los cantos en el Cerro de San Felipe es de 1.137 ± 0.036 segundos para los cantos graves de *C. frantzii*, mientras que los cantos agudos tienen una duración de 1.129 ± 0.045 segundos; en *C. occidentalis* los cantos graves son emitidos con una duración de 1.155 ± 0.977 segundos y los agudos 1.135 ± 0.201 segundos. En la localidad de Río Hondo los cantos graves y agudos de *C. frantzii* tienen una duración de 1.046 ± 0.565 y 1.010 ± 0.151 segundos respectivamente y los cantos graves de *C. occidentalis* son más cortos pues tienen una duración de 0.999 ± 0.736 segundos y los cantos agudos son más largos con una duración de 3.313 ± 0.484 segundos. Con respecto a la frecuencia media en el Cerro

de San Felipe, *C. frantzii* emite cantos graves con una frecuencia más baja (2.479 ± 0.147 kHz) en comparación con los cantos graves de *C. occidentalis* (3.085 ± 1.023 kHz); en los cantos agudos *C. frantzii* alcanza frecuencias más altas (4.238 ± 0.066 kHz) que *C. occidentalis* (3.828 ± 0.114 kHz). En la localidad de Río Hondo *C. frantzii* emite cantos graves a una frecuencia más baja (3.481 ± 0.184 kHz) en comparación con *C. occidentalis* (3.621 ± 0.265 kHz); por otro lado, en los cantos agudos *C. frantzii* emite vocalizaciones a frecuencias más altas (4.063 ± 0.129 kHz) que *C. occidentalis* 3.8136 ± 0.797 kHz (Figura 15).

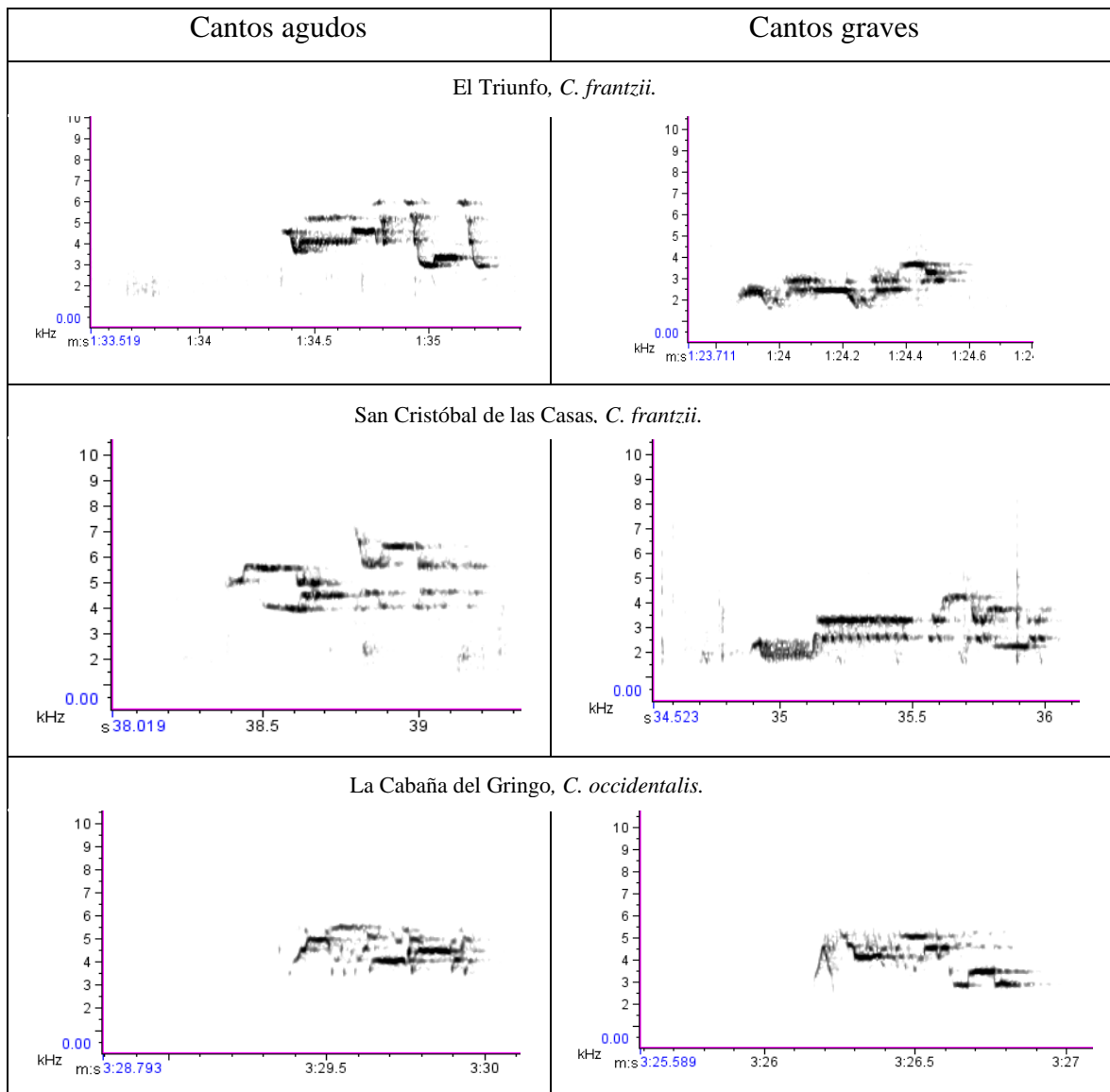


Figura.14. Espectrogramas de los cantos agudos y cantos graves de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis* en las localidades alopátridas. Los espectrogramas se generaron en el programa Raven PRO 1.5 con un valor de la Transformada Discreta de Fourier (DFT) de 512 muestras.

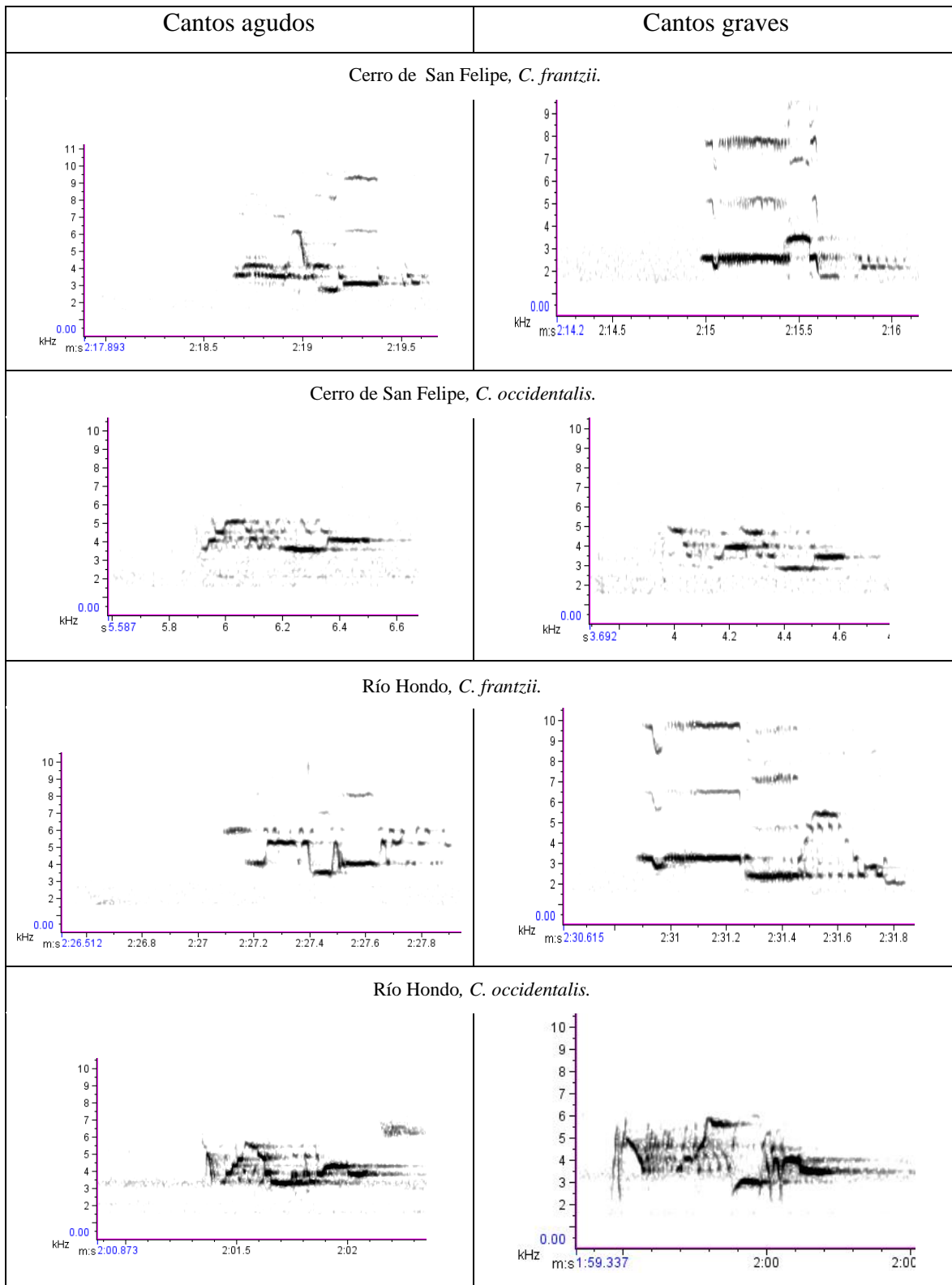


Figura.15. Espectrogramas de los cantos agudos y cantos graves de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis* en las localidades simpátricas. Los espectrogramas se generaron en el programa Raven PRO 1.5 con un valor de la Transformada Discreta de Fourier (DFT) de 512 muestras.

7.2.2 Cantos agudos en alopatría

Se obtuvieron dos funciones discriminantes para los cantos agudos de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis* en las localidades de alopatría que en conjunto explican el 100% de la varianza de los cantos (Tabla 12). La función discriminante 1 explica 74.29% de la varianza en los cantos y se encuentra correlacionada con las variables de duración (Duration), frecuencia media (Meanfreq), desviación estándar (Sd), frecuencia fundamental mínima (Minfun) y frecuencia dominante máxima (Maxdom). En el caso de la función discriminante 2, se encuentran correlaciones con las variables de duración, frecuencia media, desviación estándar, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima (Maxfun), frecuencia dominante mínima (Mindom), frecuencia dominante máxima, inicio de la frecuencia dominante (Startdom) y final de la frecuencia dominante (Enddom); con esta función se explica el 25.7% de la varianza de los cantos.

Tabla 12. Correlación de las variables del canto agudo con las funciones discriminantes obtenidas, para las localidades alopatridas de las especies. Un valor de correlación entre una variable predictora y una función dada mayor a 0.3 es considerada alta, y se considera que esa variable tiene un peso grande en la separación de los grupos (Tabachnick y Fidel 2001). Con un * se indican las variables correlacionadas con cada función discriminante.

	Discriminante 1 (74.29%)	Discriminante 2 (25.7%)
Duration	-3.233*	6.612*
Meanfreq	9.524*	1.714*
Sd	-6.953*	-2.046*
Minfun	14.201*	-57.848*
Maxfun	0.296	-1.638*
Mindom	1.125*	-1.792*
Maxdom	0.329*	-2.372*
Modindx	0.190	-0.157
Startdom	0.108	1.341*
Enddom	0.046	0.613*

En la distribución de los individuos con cantos agudos de las diferentes especies, en el espacio delimitado por la función discriminante 1 y 2 (Figura 16), se puede observar que la función discriminante 1 permite una separación clara de los individuos de *C. occidentalis* pertenecientes a la localidad La Cabaña del Gringo. La función discriminante 2 logra separar a los individuos de las dos diferentes localidades de *C. frantzii*. Al realizar la clasificación de los individuos a partir de los cantos agudos, se observa un 100% de casos correctamente clasificados (Tabla 13).

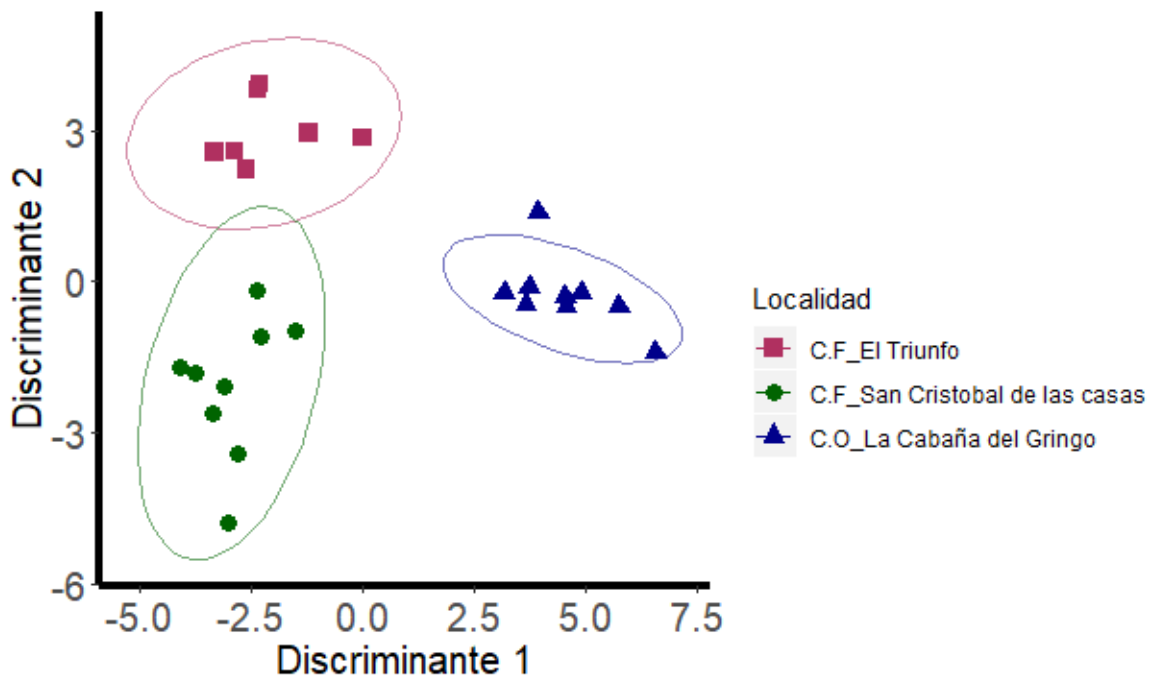


Figura.16. Distribución de los individuos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades alopátricas. El espacio está comprendido por el Discriminante 1 y el Discriminante 2 para las variables de los cantos agudos. Se muestran las elipses de confianza con un valor de 95%.

Tabla .13. Resultados de la clasificación, obtenida a partir del análisis de función discriminante (DFA) para las variables de los cantos agudos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades de alopatria. Se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación del 100 %.

	La Cabaña del Gringo (C.O)	San Cristóbal de las Casas (C.F)	El Triunfo (C.F)	TOTAL
La Cabaña del Gringo (C.O)	9	0	0	9
San Cristóbal de las Casas (C.F)	0	9	0	9
El Triunfo (C.F)	0	0	7	7

Al realizar las comparaciones interespecíficas para los cantos agudos en las especies cuando se encuentran en alopatria, el análisis de Kruskal-Wallis aplicado a las funciones discriminantes 1 y 2 indica que no se encuentran diferencias significativas entre las localidades de las especies ($X^2=24$, $GL=24$, $H=0.4616$). Sin embargo con la prueba *post hoc* de U de Mann-Whitney aplicada a las funciones discriminantes 1 y 2 se encontraron diferencias en los cantos agudos al comparar a los individuos de *C. occidentalis* de La Cabaña del Gringo con los individuos de *C. frantzii* de San Cristobal de las Casas y El Triunfo (Tabla 14; Figura 17 a y b).

Tabla 14. Comparaciones *post hoc* de U de Mann-Whitney para los cantos agudos de las localidades alopátridas de *C. occidentalis* y *C. frantzii* para las funciones discriminantes 1 y 2. Se resalta con un (*) las comparaciones que resultaron con una diferencia significativa $\alpha=0.05$.

	Función Discriminante 1	Función Discriminante 2
La Cabaña del Gringo (C.O) vs San Cristóbal de las Casas (C.F)	W=81, p=0.000*	W=0, p=0.000*
La Cabaña del Gringo (C.O) vs El Triunfo (C.F)	W=63, p=0.000*	W=72, p=0.003*

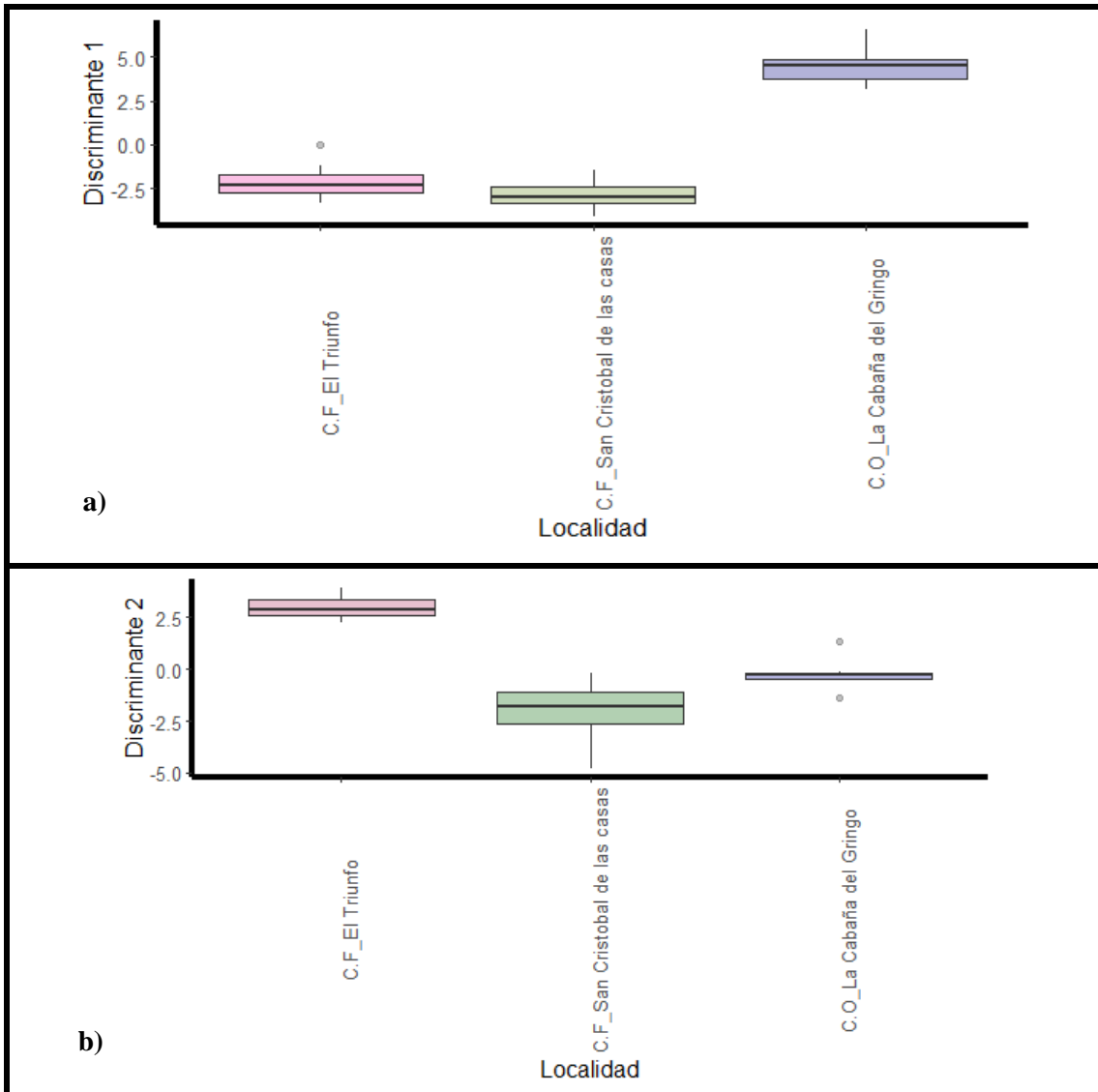


Figura.17. Diagramas de cajas de **a)** la Función Discriminante 1 y **b)** la Función Discriminante 2, de las variables de los cantos agudos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades alopatridas. Se muestra la mediana (línea horizontal dentro de la caja), los percentiles (líneas superiores e inferiores de la caja) y los valores extremos (puntos grises superiores e inferiores fuera de la caja).

7.2.3 Cantos graves en alopatría

En el análisis de funciones discriminantes para los cantos graves de las especies cuando se encuentran en alopatría, se obtuvieron dos funciones discriminantes. La función discriminante 1, explica el 77.10% de la varianza de los cantos graves y se encontró una relación con las variables de duración, frecuencia media, desviación estándar, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima, frecuencia dominante mínima y frecuencia dominante máxima. Con la función discriminante 2, se logró explicar el 22.89% de la varianza en los cantos graves y las variables correlacionadas con esta función fueron: duración, frecuencia media, desviación estándar, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima y frecuencia dominante mínima (Tabla 15).

Tabla 15. Correlación de las variables del canto grave con las funciones discriminantes obtenidas, para las localidades alopátridas de las especies. Un valor de correlación entre una variable predictora y una función dada mayor a 0.3 es considerada alta, y se considera que esa variable tiene un peso grande en la separación de los grupos (Tabachnick y Fidel 2001). Con un * se indican las variables correlacionadas con cada función discriminante.

	Discriminante 1 (77.10%)	Discriminante 2 (22.89%)
Duration	2.671*	0.651*
Meanfreq	-4.930*	2.869*
Sd	-0.328*	0.968*
Minfun	-17.380*	2.855*
Maxfun	1.459*	-1.440*
Mindom	0.572*	2.782*
Maxdom	-0.357*	-0.193
Modindx	-0.286	-0.147
Startdom	0.145	-0.026
Enddom	-0.049	-0.282

En la figura 18, se muestra la distribución de los individuos con cantos graves de las especies en alopatría, en el espacio delimitado por la función discriminante 1 y la función discriminante 2, se puede ver el solapamiento en las localidades de San Cristóbal de las Casas de *C. frantzii* y La Cabaña del Gringo de *C. occidentalis* con la localidad del Triunfo de *C. frantzii*. Al realizar la prueba de Kruskal-Wallis sobre el discriminante 1 y 2, se obtuvo que no hay diferencias entre los cantos graves de los individuos de las especies cuando están en alopatría ($X^2=24$, $GL=24$, $H=0.4616$). Sin embargo, con la prueba *post hoc* de U de Mann-Whitney aplicada a las funciones discriminantes, al comparar las localidades de La Casa del Gringo de *C. occidentalis* con San Cristóbal de las Casas de *C. frantzii*, se encontraron diferencias significativas y también se encontraron diferencias al comparar El Triunfo de *C. frantzii* con la Cabaña del Gringo (Tabla 16; Figura 19).

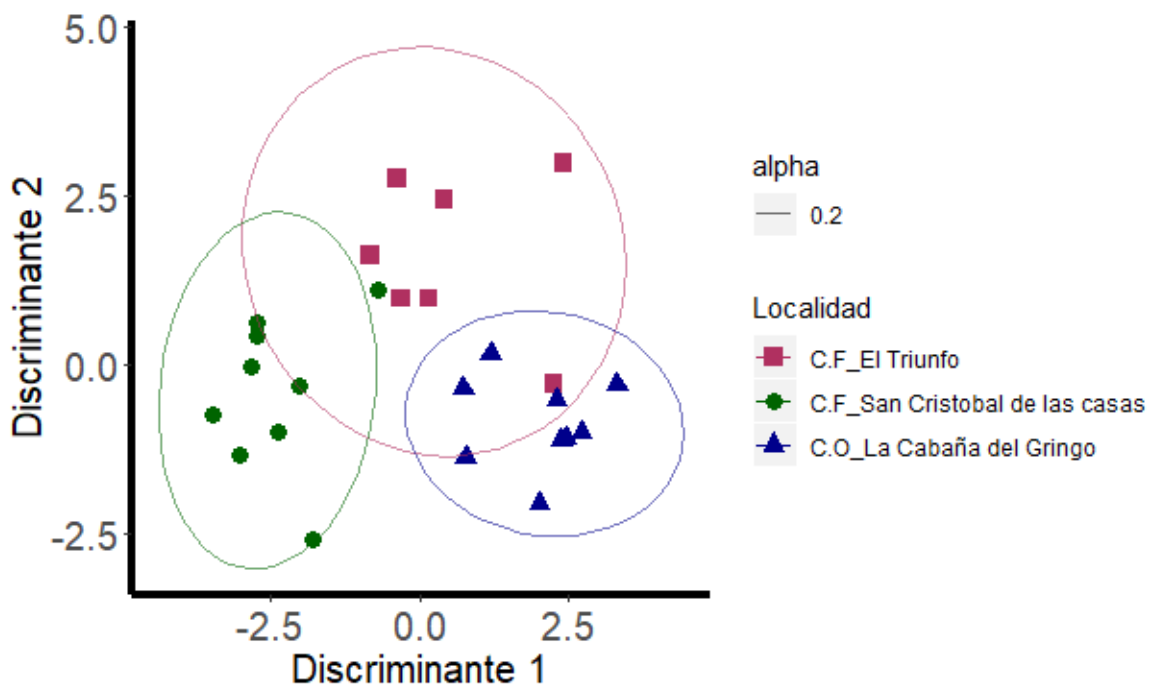


Figura.18. Distribución de los individuos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades alopátricas. El espacio está comprendido por el Discriminante 1 y el Discriminante 2 para las variables de los cantos graves. Se muestran las elipses de confianza con un valor de 95%.

Tabla 16. Comparaciones post hoc de U de Mann-Whitney para los cantos graves de las localidades alopatridas de *C. occidentalis* y *C. frantzii* para las funciones discriminantes 1 y 2. Se resalta con un (*) las comparaciones que resultaron con una diferencia significativa $\alpha=0.05$.

	Función Discriminante 1	Función Discriminante 2
La Cabaña del Gringo (C.O) vs San Cristóbal de las Casas (C.F)	W=81, p=0.000*	W=79, p=0.000*
La Cabaña del Gringo (C.O) vs El Triunfo (C.F)	W=53, p=0.022*	W=53, p=0.029*

Al realizar la clasificación de los individuos a partir de los cantos graves, se observa un 92% de casos correctamente clasificados (Tabla 17). De los 9 individuos de *C. frantzii* en San Cristóbal de las Casas, uno fue asignado a los individuos de la misma especie, pero de la localidad El Triunfo y un individuo de *C. frantzii*, perteneciente a la localidad de El Triunfo fue asignado a los individuos de San Cristóbal de las Casas.

Tabla .17. Resultados de la clasificación, obtenida a partir del análisis de función discriminante (DFA) para las variables de los cantos graves de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades de alopatría. Se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación del 92 %.

	La Casa del Gringo (C.O)	San Cristóbal de las Casas (C.F)	El Triunfo (C.F)	Total
La Casa del Gringo (C.O)	9	0	0	9
San Cristóbal de las Casas (C.F)	0	8	1	9
El Triunfo (C.F)	0	1	6	7

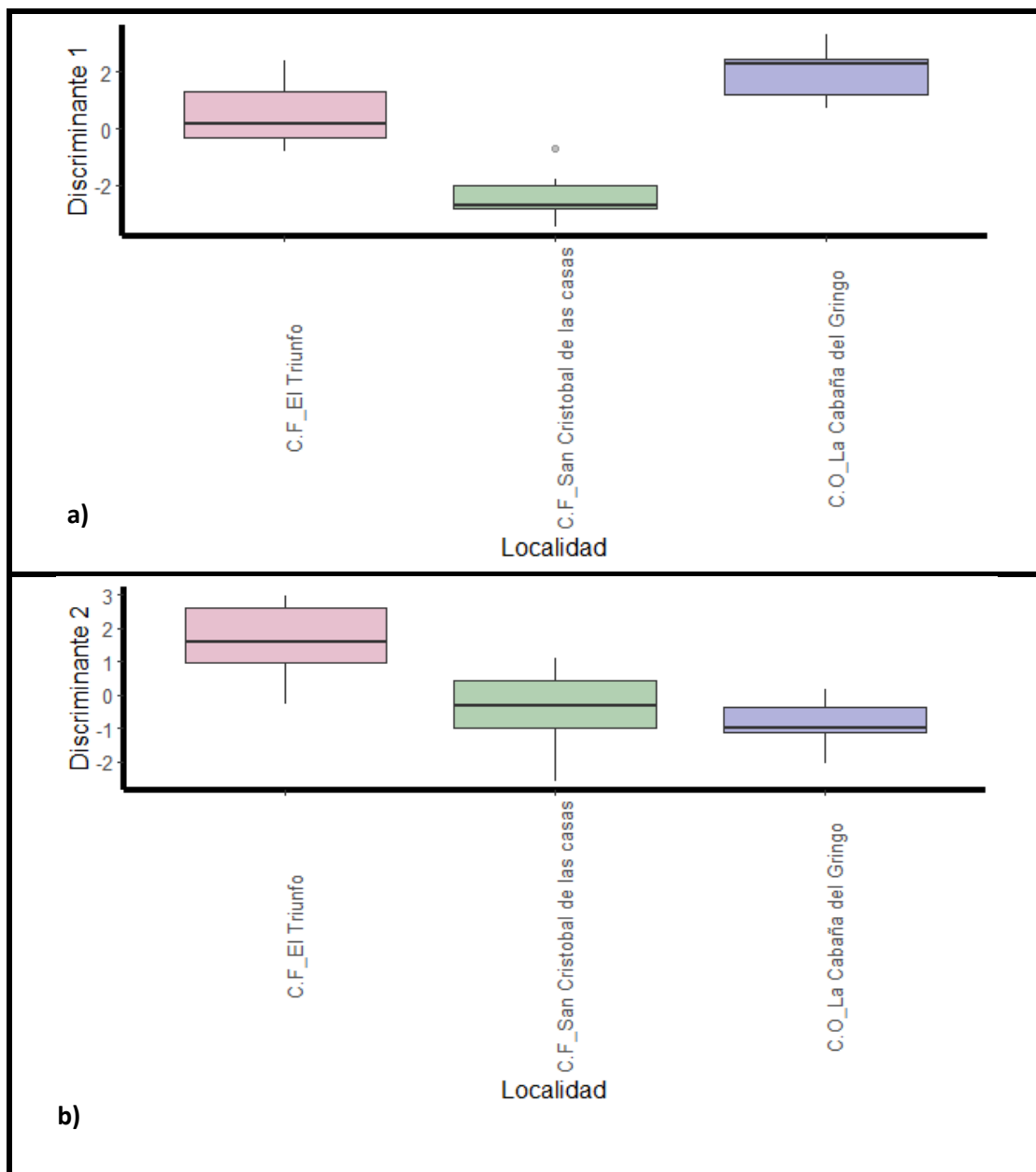


Figura.19. Diagramas de cajas de **a)** la Función Discriminante 1 y **b)** la Función Discriminante 2, de las variables de los cantos graves de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades alopatridas. Se muestra la mediana (línea horizontal dentro de la caja), los percentiles (líneas superiores e inferiores de la caja) y los valores extremos (puntos grises superiores e inferiores fuera de la caja).

7.2.4 Cantos agudos en simpatría

Para los cantos agudos de las especies en simpatría, se obtuvieron 3 funciones discriminantes, que en conjunto explican el 99.99% de la varianza de los cantos agudos en simpatría (49.89%, 32.11% y 17.99% respectivamente). La función discriminante 1 está correlacionada con las variables de duración, frecuencia media, desviación estándar, mínimo de la frecuencia fundamental, máximo de la frecuencia fundamental, mínimo de la frecuencia dominante, máximo de la frecuencia dominante, inicio de la frecuencia dominante y termino de la frecuencia dominante. En la función discriminante 2, se encontró que las variables correlacionadas con esta función son la frecuencia media, desviación estándar, mínimo de la frecuencia fundamental, máximo de la frecuencia fundamental, mínimo y máximo de la frecuencia dominante y termino de la frecuencia dominante. Las variables correlacionadas con la función discriminante 3 fueron la duración, frecuencia media, desviación estándar, máximo y mínimo de la frecuencia fundamental y máximo y mínimo de la frecuencia dominante (Tabla 18).

Tabla 18. Correlación de las variables del canto agudo con las funciones discriminantes obtenidas, para las localidades simpátridas de las especies. Con un * se indican las variables correlacionadas con cada función discriminante.

	Discriminante 1 (49.89%)	Discriminante 2 (32.11%)	Discriminante 3 (17.99%)
Duration	0.521	0.231	0.807
Meanfreq	-0.566	4.310	1.361
Sd	-9.209	3.063	-5.916
Minfun	6.712	-3.905	-1.989
Maxfun	2.713	0.666	0.074
Mindom	-0.980	1.337	0.821
Maxdom	-1.451	-1.830	0.994
Modindx	-0.239	0.009	0.212
Startdom	-0.473	0.078	-0.294
Enddom	-0.981	-0.619	-0.160

En la gráfica de dispersión de los individuos de las especies con cantos agudos en las localidades simpátridas (Figura 20), se puede observar que hay un solapamiento entre los individuos de *C. frantzii* y *C. occidentalis* en la localidad de Río Hondo y estos a la vez se solapan con los individuos de *C. occidentalis* del Cerro de San Felipe. En el caso de los individuos del Cerro de San Felipe de *C. frantzii*, no se observa la formación de la elipse de confianza debido a los pocos datos que se obtuvieron de esta localidad. Por otro lado, en la clasificación de los individuos se obtuvo una correcta clasificación del 85.3%. No se obtuvieron errores en la clasificación de las especies en la localidad del Cerro de San Felipe; sin embargo, de los 19 individuos de *C. occidentalis* en Río Hondo un individuo fue asignado a la especie de *C. frantzii* de la misma localidad y 3 individuos fueron asignados a la localidad de Cerro de San Felipe de la misma especie (Tabla 19).

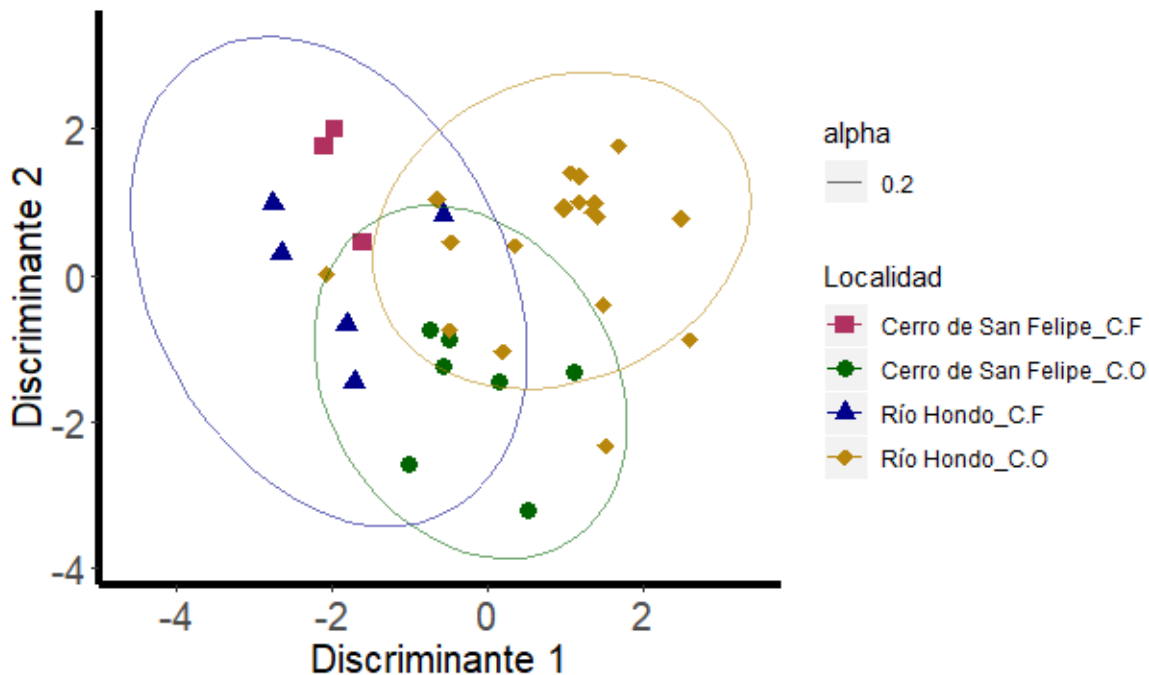


Figura.20. Distribución de los individuos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades simpátridas. El espacio está comprendido por el Discriminante 1 y el Discriminante 2 para las variables de los cantos agudos. Se muestran las elipses de confianza con un valor de 95%.

Tabla .19. Resultados de la clasificación, obtenida a partir del análisis de función discriminante (DFA) para las variables de los cantos agudos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades de simpatría. Se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación del 85.3 %.

	Cerro de San Felipe C. <i>occidentalis</i>	Río Hondo C. <i>occidentalis</i>	Cerro de San Felipe C. <i>frantzii</i>	Río Hondo C. <i>frantzii</i>	Total
Cerro de San Felipe C. <i>occidentalis</i>	7	0	0	0	7
Río Hondo C. <i>occidentalis</i>	3	15	0	1	19
Cerro de San Felipe C. <i>frantzii</i>	3	0	0	0	3
Río Hondo C. <i>frantzii</i>	1	0	0	4	5

Al realizar las comparaciones heteroespecíficas en la prueba de Kruskal-Wallis no se encontraron diferencias significativas ($X^2=33$, $GL=33$, $H=0.467$), sin embargo, con la prueba de U de Mann-Whitney, aplicada sobre la función discriminante 1, al comparar a los cantos agudos de los individuos del Cerro de San Felipe de *C. frantzii* y *C. occidentalis* se encontraron diferencias significativas, también se encontraron diferencias al comparar los cantos agudos de los individuos de ambas especies en Río Hondo (Tabla 20; Figura21a). Al realizar la prueba sobre la función discriminante 2, no se encontraron diferencias al comparar los cantos agudos de los individuos de *C. frantzii* y *C. occidentalis* en Río Hondo; de forma contraria se obtuvieron diferencias al comparar los cantos agudos de ambas especies en Cerro de San Felipe (Tabla 20; Figura 21b)

Tabla 20. Comparaciones post hoc de U de Mann-Whitney para los cantos agudos de las localidades simpátricas de *C. occidentalis* y *C. frantzii* para las funciones discriminantes 1 y 2. Se resalta con un (*) las comparaciones que resultaron con una diferencia significativa $\alpha=0.05$.

	Función Discriminante 1	Función Discriminante 2
Cerro de San Felipe <i>C. occidentalis</i> vs <i>C. frantzii</i>	$W=0, p=0.016^*$	$W=34, p=0.367$
Río Hondo <i>C. occidentalis</i> vs <i>C. frantzii</i>	$W=0, p=0.007^*$	$W=21, p=0.016^*$

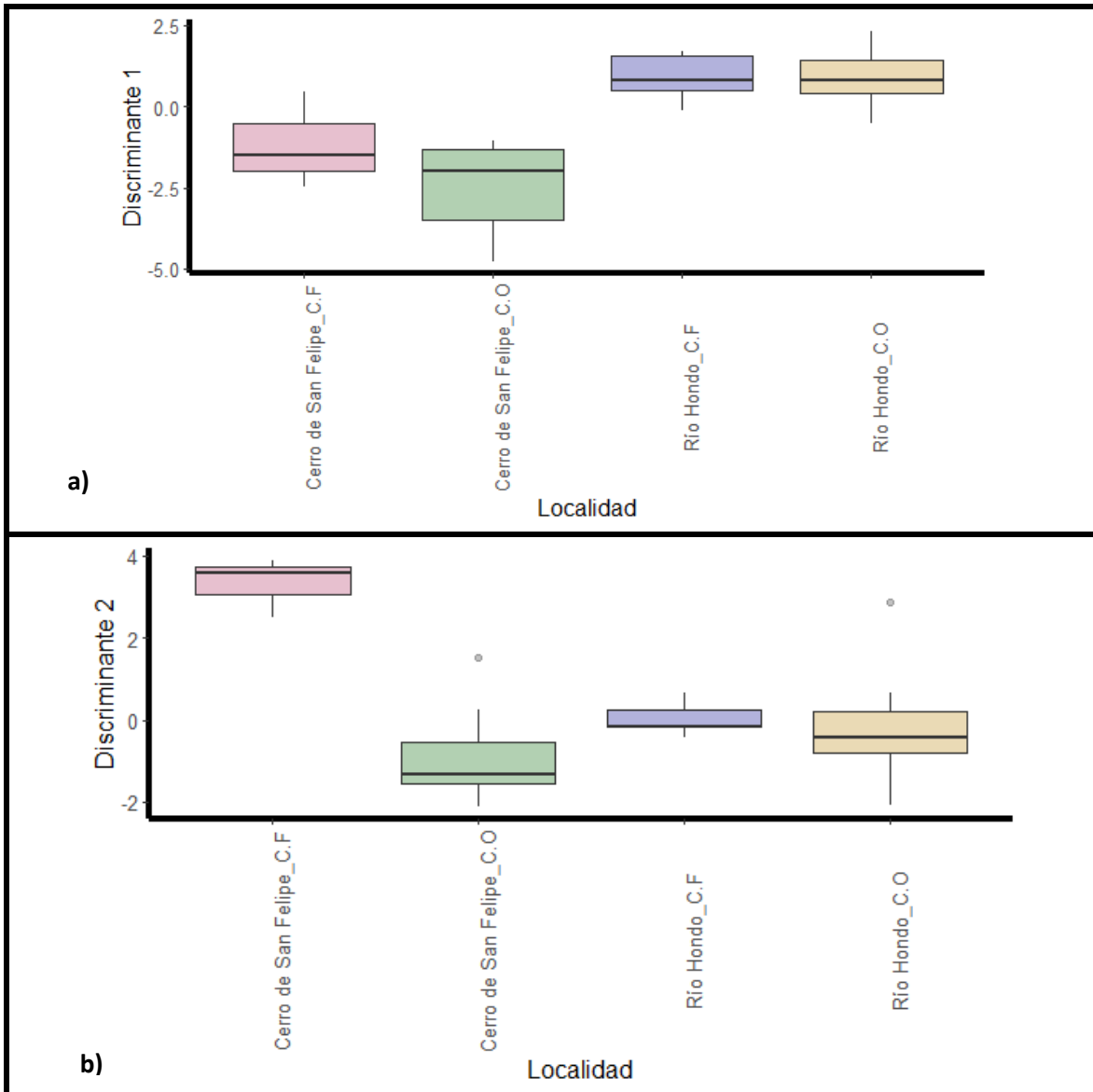


Figura.21. Diagramas de cajas de **a)** la Función Discriminante 1 y **b)** la Función Discriminante 2, de las variables de los cantos agudos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades simpátridas. Se muestra la mediana (línea horizontal dentro de la caja), los percentiles (líneas superiores e inferiores de la caja) y los valores extremos (puntos grises superiores e inferiores fuera de la caja).

7.2.5 Cantos graves en simpatría

El análisis discriminante en los cantos graves de las especies cuando coexisten en simpatría, se obtuvieron tres funciones discriminantes, la primera función explica el 54.18% de la varianza de los cantos graves y se encuentra correlacionada con las variables de duración, frecuencias medias, desviación estándar, mínimo de la frecuencia dominante, máximo de la frecuencia dominante, mínimo de la frecuencia fundamental, máximo de la frecuencia fundamental, e inicio de la frecuencia dominante. La función discriminante 2, explica un 32.25% de la varianza de los cantos graves y esta correlacionada con las variables de duración, frecuencia media, desviación estándar, frecuencia fundamental mínima, frecuencia dominante mínima y frecuencia dominante máxima. Por otra parte, la función discriminante 3 explica el 13.55% de la varianza de los cantos graves y esta correlacionada con las variables de frecuencia media, desviación estándar, frecuencia fundamental mínima, frecuencia dominante máxima e inicio y final de la frecuencia dominante (Tabla 21).

Tabla 21. Correlación de las variables del canto agudo con las funciones discriminantes obtenidas, para las localidades simpátridas de las especies. Un valor de correlación entre una variable predictora y una función dada mayor a 0.3 es considerada alta, y se considera que esa variable tiene un peso grande en la separación de los grupos (Tabachnick y Fidell 2001). Con un * se indican las variables correlacionadas con cada función discriminante.

	Discriminante 1 (54.18%)	Discriminante 2 (32.25%)	Discriminante 3 (13.55%)
Duration	1.756	-2.186	0.076
Meanfreq	1.755	-4.669	1.773
Sd	0.804	0.700	-9.786
Minfun	-0.322	-2.719	6.552
Maxfun	0.380	-0.057	0.158
Mindom	-1.743	1.256	0.280
Maxdom	-1.471	1.000	1.730
Modindx	-0.276	-0.124	0.033
Startdom	0.712	0.015	-0.563
Enddom	0.233	0.003	-0.755

Al graficar las funciones discriminantes, la dispersión de los individuos de ambas especies con cantos graves en las localidades de simpatria, indica que hay un solapamiento entre *C. frantzii* de Río Hondo y *C. occidentalis* de la misma localidad, estas localidades también se solapan con los individuos de *C. occidentalis* del Cerro de San Felipe, en el caso de los individuos de *C. frantzii* del Cerro de San Felipe no se pudo trazar una elipse debido al bajo número de muestra obtenido en esta localidad (Figura 22). La tabla de clasificación de los individuos (Tabla 22), tiene un 85.3% de casos correctamente clasificados. En *C. occidentalis* del Cerro de San Felipe, un individuo fue asignado a la especie de *C. frantzii* del Cerro de San Felipe y de los individuos de Río Hondo de *C. occidentalis* tres fueron asignados a la especie de *C. frantzii* de la misma localidad y uno a los individuos de Cerro de San Felipe de *C. frantzii* (Tabla 22).

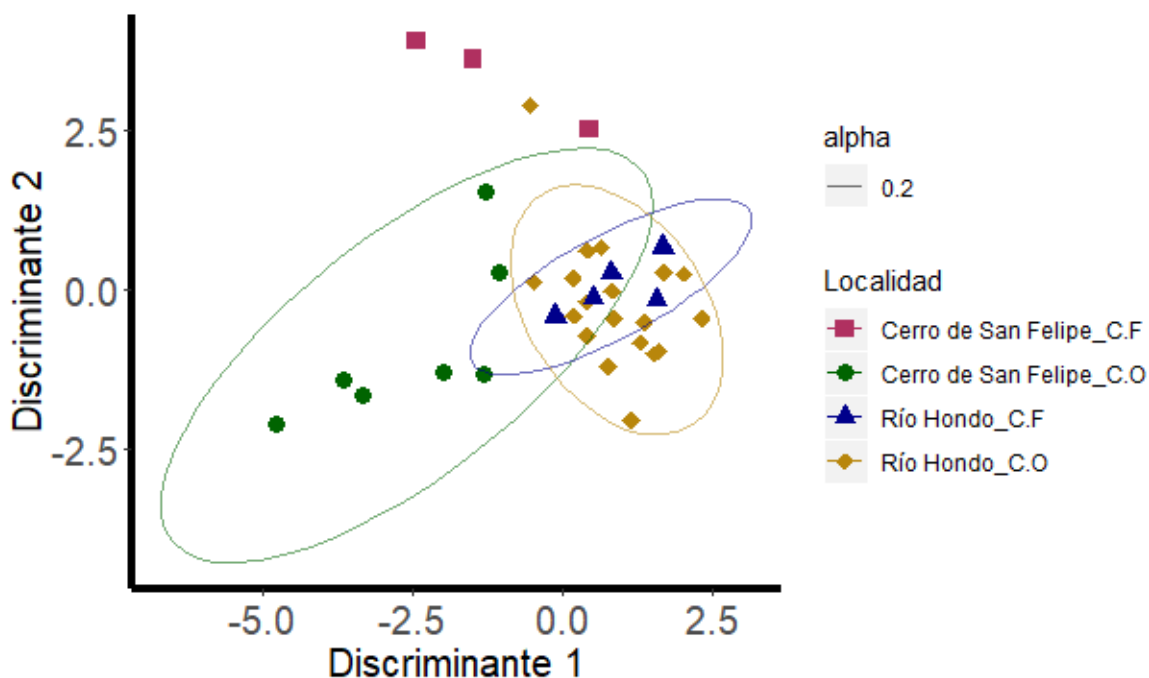


Figura.22. Distribución de los individuos de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades simpátricas. El espacio está comprendido por el Discriminante 1 y el Discriminante 2 para las variables de los cantos graves. Se muestran las elipses de confianza con un valor de 95%.

Tabla .22. Resultados de la clasificación, obtenida a partir del análisis de función discriminante (DFA) para las variables de los cantos graves de *C. frantzii* y *C. occidentalis* en las localidades de simpatria. Se obtuvo un porcentaje de correcta clasificación del 85.3 %.

	<i>Cerro de San Felipe C. occidentalis</i>	<i>Río Hondo C. occidentalis</i>	<i>Cerro de San Felipe C. frantzii</i>	<i>Río Hondo C. frantzii</i>	Total
<i>Cerro de San Felipe C. occidentalis</i>	6	0	1	0	7
<i>Río Hondo C. occidentalis</i>	0	15	1	3	19
<i>Cerro de San Felipe C. frantzii</i>	3	0	0	0	3
<i>Río Hondo C. frantzii</i>	0	0	0	5	5

Al realizar las comparaciones heteroespecíficas la prueba de Kruskal-Wallis indica que no hay diferencias entre los cantos graves de las especies cuando coexisten en simpatria ($X^2=33$, $GL=33$, $H=0.467$). Esto fue corroborado por la prueba *post hoc* de U de Mann-Whitney al comparar los cantos graves de *C. frantzii* y *C. occidentalis* de Río Hondo y del Cerro de San Felipe mediante la función discriminante 1 (Tabla 23; Figura23a); al realizar la prueba sobre la función discriminante 2 al comparar los individuos de ambas especies que emiten cantos graves en Río Hondo no se encontraron diferencias, sin embargo, al comparar los cantos graves de ambas especies en el Cerro de San Felipe se encontraron diferencias (Tabla 23; Figura 23b).

Tabla 23. Comparaciones *post hoc* de U de Mann-Whitney para los cantos graves de las localidades simpátridas de *C. occidentalis* y *C. frantzii* para las funciones discriminantes 1 y 2. Se resalta con un (*) las comparaciones que resultaron con una diferencia significativa $\alpha=0.05$.

	Función Discriminante 1	Función Discriminante 2
<i>Cerro de San Felipe C. occidentalis vs C. frantzii</i>	$W=14, p=0.516$	$W=30, p=0.235$
<i>Río Hondo C. occidentalis vs C. frantzii</i>	$W=46, p=0.945$	$W=21, p=0.016^*$

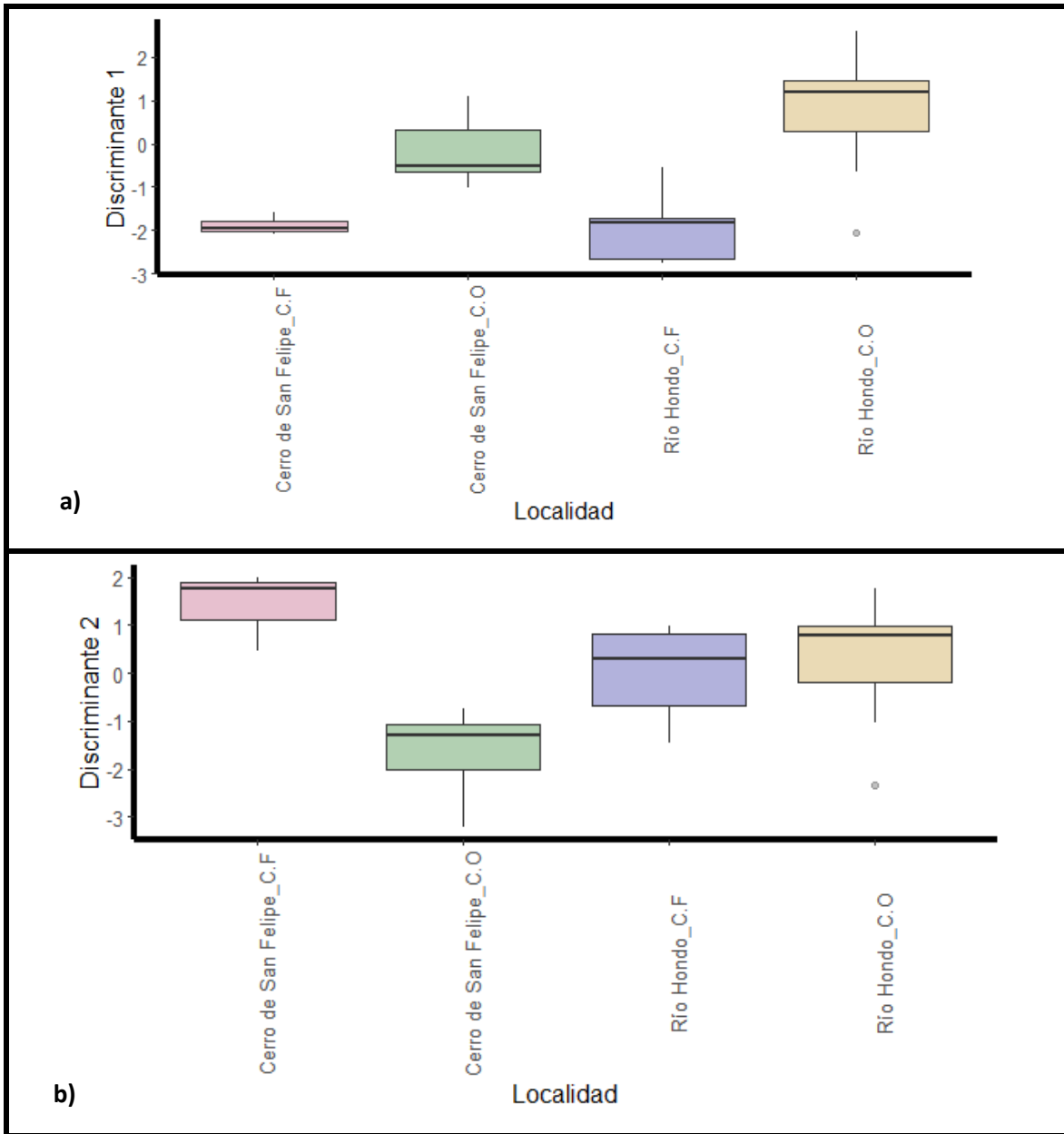


Figura.23. Diagramas de cajas de **a)** la Función Discriminante 1 y **b)** la Función Discriminante 2, de las variables de los cantos graves de *C. frantzii* (C.F) y *C. occidentalis* (C.O) en las localidades simpátridas. Se muestra la mediana (línea horizontal dentro de la caja), los percentiles (líneas superiores e inferiores de la caja) y los valores extremos (puntos grises superiores e inferiores fuera de la caja).

8. Discusión

8.1 Desplazamiento de caracteres ecológico en la morfología de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis*.

Los análisis de los datos morfológicos, mostraron que hay una convergencia en los caracteres de largo y alto del pico y largo y diámetro del tarso al comparar a los individuos de la localidad alopatrida de Cerro Boquerón de *C. frantzii* con los individuos de *C. occidentalis* en las localidades de alopatría de Madero, El Palmito, San Juan, El Zamorano y La Malinche. Sin embargo, cuando se compararon los individuos de *C. occidentalis* de las localidades con los individuos de San Cristóbal de las Casas de *C. frantzii* no se encontraron diferencias en las variables morfológicas. Por otro lado, en las localidades donde las especies coexisten: Carrizal de Bravo, Tenango de Doria, Sierra de Bolaños, Ixtlán y El Aguacate, se encontraron divergencias en los caracteres del pico y el tarso; dichas diferencias no se encontraron al comparar a los individuos de las especies en la localidad de Ixhuacán.

Estos resultados concuerdan con lo propuesto por Brown y Wilson (1956) para el desplazamiento de caracteres, pues se encontraron convergencias morfológicas en algunas localidades de alopatría y divergencias para algunas localidades simpátridas. Este desplazamiento se considera de tipo ecológico, ya que este proceso actúa en atributos asociados con el uso de recursos (Grant 1972). Por ejemplo, en estructuras morfológicas como el pico y los tarsos, con el fin de reducir la competencia de obtención de recursos entre especies (Slatkin 1980; Schluter 2001; Dayan *et al* 2005). Esta idea del desplazamiento de caracteres ecológicos es apoyada por Fennici (1982) pues menciona que, si la preferencia de recursos por dos o más taxones afectará el proceso de interacción entre ellos, este fenómeno conllevaría a casos de diferenciación morfológica, por lo que es posible encontrar la divergencia en caracteres cuando los taxones se encuentran en simpatría.

En *C. frantzii* y *C. occidentalis* no se tiene una diferenciación clara respecto al uso de recursos alimenticios, pues, aunque se conoce que ambos consumen insectos (Howell y Webb 1995, Collar 2005) no hay una preferencia clara sobre alguna especie. En cuanto al

uso de recursos para la anidación, no existe una diferencia aparente en cuanto a la posición del nido pues, ambas especies construyen el nido en la parte baja de los arbustos y los ocultan entre las ramas, tampoco hay una diferencia en su estructura ya que ambas especies construyen el nido en forma de copa. Solo se conoce el uso diferencial de recursos en simpatria en la preferencia ecológica pues *C. frantzii* prefiere los cañones de las zonas boscosas, mientras que *C. occidentalis* se localiza en las laderas de dichos bosques (Raitt y Hardy 1970).

En *Catharus frantzii* y *C. occidentalis* la preferencia ecológica es lo que define el desplazamiento de caracteres en el tamaño del tarso, pues cuando las poblaciones de ambos zorzales se encuentran en simpatria en las localidades de Carrizal de Bravo, Tenango de Doria, Sierra de Bolaños y El Aguacate, *C. frantzii* presenta un tarso más largo que *C. occidentalis*, esto puede ser porque el tamaño del tarso es un reflejo de adaptación a diferentes estratos (Dilger 1956, James 1983, Miles 1984, Ulrich 2017), pues cuando estos zorzales se encuentran en simpatria, *C. frantzii* se observa de forma común cerca de cañones profundos y forrajean en el suelo o a bajos niveles sobre los arbustos (Skutch 1960, Slud 1964, Taylor 2010), mientras que *C. occidentalis* se encuentra en las laderas de los bosques y zonas riparias, forrajeando en las partes bajas y medias de los arbustos (Raitt y Hardy 1970). Los resultados de este estudio, donde *C. frantzii* presenta tarsos más largos que *C. occidentalis* concuerdan con diferentes estudios donde hacen una clara diferenciación entre especies que forrajean en el suelo o en estructuras rocosas presentando un tarso más largo comparado con aquellas especies que forrajean sobre las partes altas de las ramas de los árboles o troncos (Fretwell 1969, Norberg 1979, Gustaffson 1988, Norazlimi 2015).

El pico es una estructura en las aves que es muy importante para la obtención de alimento, basta con revisar la gran diversidad de esta estructura en la Clase Aves (Leder 1975, Grant y Grant 2006, Kirschel 2009, Duijns 2015, Neto 2017, Seeholzer 2017, Titulaer 2018, Matsui 2019) para demostrar que el tamaño del pico es un rasgo ecológico que determina el tamaño máximo de alimento que el ave puede ingerir (Grant 2013). Debido a que el pico ha evolucionado de forma sorprendente, es posible que este carácter y su morfología estén bajo una fuerte presión de selección natural, relacionada con la forma, el tamaño y la disponibilidad del alimento en el hábitat (Brown y Wilson 1956, Schoener 1965, Grant y

Grant 1972, James 1983, Miles 1984, Pfenning 2009). En los picos de los zorzales, *C. frantzii* presenta un pico más largo en las zonas de simpatria. La presión de selección natural pudo llevar al desplazamiento de caracteres ecológicos, dando como respuesta la divergencia en el largo y el alto del pico cuando las especies se encuentran en simpatria ya que ambos zorzales se alimentan de insectos (Collar 2005). Este proceso biológico evitaría la extinción local de alguna de las especies debido a la alta competencia (Schluter y Smith 1986, Herrel *et al* 2005, Pfenning y Pfenning 2005, Pfenning 2009, Pfenning y Pfenning 2010). Dichas diferencias en el tamaño del pico de *C. frantzii* y *C. occidentalis* podrían favorecer la coexistencia de las especies ya que como menciona Hutchinson (1959) debe existir una diferencia de 1.1 a 1.4 en la proporción del tamaño de los caracteres tróficos de las especies para permitir que dos especies puedan coexistir en diferentes nichos, pero al mismo nivel de una red alimenticia.

La convergencia en los caracteres del pico y el tarso cuando las especies de zorzales se encuentran en alopatria en las poblaciones de Madero, El Palmito, El Zamorano, La Malinche y San Juan de *C. occidentalis* y la localidad de Cerro Boquerón de *C. frantzii* puede ser porque los individuos de *C. frantzii* en alopatria, tienen un rango de hábitat más amplio, por lo que tienden a encontrarse no solo en barrancos sino también en hábitats típicos de *C. occidentalis* como en las zonas riparias y boscosas (Raitt y Hardy 1970), y al no encontrar una segregación ecológica como en las zonas de simpatria el largo del tarso no se ve afectado y esto también podría explicar el que no haya diferencia en el largo del pico pues al no haber una competencia por un recurso alimenticio la selección natural favorece la convergencia en este carácter (Endler 1986). La convergencia en caracteres morfológicos en las zonas de alopatria por acción del desplazamiento de caracteres también se ha reportado en *Rollandia rolland* y *Podiceps occipitalis*, que tienen poblaciones alopátridas en la Patagonia; al comparar el tamaño del pico entre las especies cuando están en alopatria, no se encontraron diferencias por no existir competencia por recursos alimenticios (Fjeldså 1983). Otro caso es el de *Pogonius bilineatus* y *P. subsulphureus*, en donde el largo del pico y el largo del tarso no difieren al comparar a los individuos de *P. bilineatus* en Camerún contra los individuos de *P. subsulphureus* en Uganda (Kirschel 2009).

8.2 Desplazamiento de caracteres reproductivo en los cantos de *Catharus frantzii* y *C. occidentalis*.

A pesar de que no se llegó a una asíntota en las curvas de acumulación para los cantos de las especies, se pudo observar que el repertorio de cantos es mucho más grande en *C. frantzii* en comparación con *C. occidentalis*, 301 y 164 tipos de cantos diferentes respectivamente. Estos resultados concuerdan con lo obtenido por Ortíz-Ramírez y colaboradores (2016), quienes reportan que el tamaño del repertorio de *C. frantzii* es amplio, describiendo 664 tipos de cantos, comprendiendo toda el área de distribución de la especie en México y Centroamérica. Los resultados también son consistentes con lo encontrado por Rait y Hardy (1970) reportando que *C. frantzii* tiene un tamaño de repertorio más grande que *C. occidentalis*, particularmente cuando las especies se encuentran en simpatría en el Cerro de San Felipe.

Una explicación evolutiva sobre el tamaño del repertorio en las aves oscines, es a través de la selección sexual mediante la preferencia de las hembras por machos que poseen repertorios más grandes de sílabas o tipos de cantos (Kroodsma 1976, Catchpole *et al.* 1984, Searcy 1992 y Byers *et al.* 2009) esta hipótesis ha sido demostrada en especies como: *Melospiza melodia* (Searcy 1984), *Ficedula hypoleuca* (Lampe y Saetre 1995) y *Acrocephalus arundinaceus* (Catchpole *et al.* 1986, Nowicki 2000).

La preferencia de las hembras hacia los machos con repertorios más grandes es provocada por que las hembras podrían a) tener acceso a un mejor territorio (Yasukawa 1981 y Doutrelant *et al.* 2000), b) obtención de mejores cuidados parentales (Patterson 1979; Yasukawa *et al.* 1990 y Hasselquist *et al.* 1996) y c) la obtención de buenos genes para las crías (Brown 1984 y Gil *et al.* 2000). Sin embargo, también el tamaño de repertorio se ha correlacionado con la identificación de las hembras hacia los machos de su especie (Lemon *et al.* 1981 y Snyder 2019). Esto se ha observado en *Catharus fuscescens* (Weary 1987) que al ser especie hermana de *C. frantzii* no se descarta que esté sucediendo el mismo proceso, sin descartar alguno de los anteriormente mencionados. Por lo tanto, es probable que *C. frantzii* al tener un repertorio más grande pueda identificar a los individuos de su especie de los de *C. occidentalis* que poseen un repertorio menor. Sin embargo, no se puede descartar la posibilidad de que el aprendizaje en el canto, explique el tamaño del repertorio ya que los

individuos no comparten en gran medida algún tipo de canto. Esto se ha observado en especies como el zorzal manchado (*Hylocichla mustelina*) que, al escuchar los cantos de individuos de su misma especie, responden emitiendo cantos lo más diferente posible al anterior (Whitney y Miller 1983) y al ser *Hylocichla* el género hermano de *Catharus* podría estar ocurriendo este mismo patrón en las especies bajo estudio.

La alternancia entre cantos graves y agudos como se observó dentro del repertorio de las especies es un fenómeno que también se ha descrito en *C. fuscescens*, especie hermana de *C. frantzii* y en donde su canto presenta una frase inicial de baja frecuencia, seguido de una frase de alta frecuencia y finalmente una frase de baja frecuencia (Ruegg *et al.* 2006). También ha sido descrita en *C. guttatus*, especie hermana de *C. occidentalis* presentando cantos de alta y baja frecuencia (Roach *et al.* 2012).

Para el desplazamiento de caracteres en los cantos de las especies, contrario a la hipótesis planteada se encontró que al estudiar las zonas de alopatría tanto los cantos agudos como los graves son diferentes entre las localidades comparadas que fueron La Cabaña del Gringo, en el caso de *C. occidentalis* y San Cristóbal de las Casas y El Triunfo para *C. frantzii*. Por otro lado, en las localidades de simpatría de Río Hondo y el Cerro de San Felipe los cantos graves de las especies tienden a converger mientras que los cantos agudos son divergentes.

El no encontrar diferencias en las variables medidas en los cantos graves de las especies cuando se encuentran en simpatría puede ser un tipo de desplazamiento de caracteres convergente (Grant 1972), mientras que las diferencias encontradas en los cantos agudos pueden ser explicadas por el desplazamiento de caracteres divergente. Este proceso también ha sido reportado en los cantos de las especies del hormiguero peruano *Hypocnemis peruviana* e *H. subflava* en donde los cantos asociados a la defensa de territorio convergen y las vocalizaciones que no tienen una función territorial divergen cuando estas especies coexisten en el sur de Perú, este de Brasil y norte de Bolivia (Tobias 2009). Fuera del grupo de las aves, el desplazamiento de caracteres convergente y divergente en zonas de simpatría también se ha reportado en los grillos *Gryllus fultoni* y *G. vernalis* que coexisten en las montañas de los Apalaches, al este de Kentucky en Estados Unidos. En estos grillos se encontró que los caracteres morfológicos del ancho de la cabeza y el largo del fémur

convergen a causa de una adaptación local, mientras que el área del espejo o tambor que constituyen la parte del estridulador divergen a fin de favorecer la elección de pareja (Jang *et al.* 2009).

El desplazamiento de caracteres convergente en los cantos graves y divergente en los cantos de *C. frantzii* y *C. occidentalis* cuando se encuentran en simpatria puede ser evidencia de la función diferencial de los cantos (Collins 2004). Los cantos graves de *C. frantzii* y *C. occidentalis* que presentan un desplazamiento de caracteres convergente podrían tener una función de defensa de territorio ya que estas especies explotarían los mismos recursos (Cody 1969). Se ha encontrado que los cantos graves son indicadores de la calidad y competitividad de los machos (Davies y Halliday 1978; Christie *et al.* 2004) y también que estos cantos pueden transmitirse a largas distancias sin ser atenuados (Cosens y Falls 1984; Tubaro y Lijtmaer 2006) por lo que este tipo de cantos pueden ser dirigidos a machos de su misma población e incluso a machos heteroespecíficos. Los individuos de *C. occidentalis* y *C. frantzii* son altamente territoriales, esto se demostró haciendo experimentos con playback en donde se observó que hay una respuesta agresiva en ambas especies cuando se reproducen los cantos de su propia especie y los individuos de *C. occidentalis* en algunas ocasiones toman una postura con las alas extendidas y la cola hacia abajo, sin embargo en el experimento no se tuvieron resultados concluyentes cuando se reproducían cantos de *C. frantzii* a los machos de *C. occidentalis* ni viceversa (Raitt y Hardy 1970).

En los cantos agudos de *C. frantzii* y *C. occidentalis* que presentan un desplazamiento de caracteres divergente pueden tener una función de atracción de pareja (Hamao 2015). Los cantos de frecuencias altas se degradan rápidamente y por lo tanto no son útiles para la comunicación a larga distancia (Wiley y Richards 1978). Existen estudios relacionados a la preferencia de cantos de frecuencia alta para la atracción de las hembras en especies como: *Turdus merula* (Dabelsteen y Pedersen 1993), *Zonotrichia albicollis* (Ratcliffe 1996), *Serinus Serinus* (Cardoso 2007) y *Catharus guttatus* (Roach 2012), proporcionando estos cantos agudos la identidad a las especies y evitando el reconocimiento heteroespecífico (Mota y Depraz 2004) como es el caso de *Fringilla coelebs* (Riebel y Slater 1998).

Brown y Wilson (1956) mencionan que, en el estudio de desplazamiento de caracteres, el análisis de las zonas de alopatría es importante ya que estas funcionan como controles para el análisis de caracteres en simpatría y se espera que en las zonas de alopatría los caracteres converjan debido a la ausencia de un competidor heteroespecífico. Sin embargo, en este estudio al comparar los caracteres de los cantos agudos y graves de *C. frantzii* y *C. occidentalis* en las zonas alopátricas se encontró que los caracteres divergen.

El encontrar la divergencia en caracteres en zonas alopátricas al estudiar el desplazamiento de caracteres también se ha reportado en estudios como el de Benites (2012), que analizó el canto de especies de aves pertenecientes al género *Sporophila* con distribución en Argentina y encontró que al comparar en alopatría a *S. defilippii* con *S. superciliaris* hay una divergencia en los caracteres del canto, lo mismo sucedió al comparar a *S. ruficollis* y *S. cinnamomea* y también en *S. superciliaris* al ser comparada con *S. loyca*.

La divergencia en los caracteres graves y agudos de *C. frantzii* y *C. occidentalis* puede explicarse por la misma función diferencial dentro de los cantos de las especies, en donde la divergencia de los cantos graves puede explicarse por la ausencia de un competidor heteroespecífico y la divergencia en los cantos agudos también puede ser atribuida a la atracción de pareja de manera intraespecífica. Una vez que hay diferenciación en los caracteres de manera intraespecífica, puede a su vez ser más propenso a ocurrir un desplazamiento de caracteres de manera interespecífica (Pfenning 2009) debido a que la diferenciación intraespecífica puede favorecer el uso alternativo de recursos (Martin y Pfenning 2009).

Sin embargo, se debe considerar que en *C. occidentalis* podrían existir dos linajes evolutivamente independientes, que podrían considerarse como especies diferentes que divergieron hace 1.8 Ma (millones de años); (Santiago-García 2016) y en *C. frantzii* se han encontrado cuatro linajes que corresponden a Centroamérica Sur que divergió hace 2.5 Ma, posteriormente el grupo de la Sierra Madre Oriental lo hizo hace 1.83 Ma y los grupos de Sierra Madre del Sur y Centroamérica Norte que divergieron hace 1.18 Ma (Ortiz-Ramírez *et al.* 2016). Por lo que al encontrar la formación de linajes dentro de las especies en tiempos de divergencia tan cortos, se esperaría encontrar la divergencia de caracteres en las zonas de alopatría (Pigot y Tobias 2013).

9. Conclusiones

En la evaluación de los caracteres morfológicos, se encontró evidencia del desplazamiento de caracteres de tipo ecológico. Al comparar a los individuos de *C. frantzii* en Cerro Boquerón contra *C. occidentalis* en las localidades de alopatría, se observó la convergencia en las variables medidas en el pico y el tarso. Mientras que al comparar a las especies en simpatría los caracteres morfológicos divergen en las localidades de Carrizal de Bravo, Tenango de Doria, Sierra de Bolaños, Ixtlán y El Aguacate.

En el repertorio, se obtuvo que *C. frantzii* tiene un repertorio más grande en comparación con *C. occidentalis*, lo que sugiere que la selección sexual o el aprendizaje puedan modelar el repertorio de cantos de las especies.

En los caracteres de los cantos de *C. frantzii* y *C. occidentalis*, se encontró que al comparar los cantos de las especies en simpatría, los cantos graves convergen sugiriendo que hay un desplazamiento de caracteres convergente, mientras que hay divergencia en los cantos agudos lo que puede ser indicio del desplazamiento de caracteres divergente. En alopatría se encontraron diferencias en los cantos al comparar a las especies.

10.Literatura citada

- Acosta, V. y Morún, O. 2014. Predation of *Craugastor podiciferus* (Anura: Craugastoridae) by *Catharus frantzii* (Passeriformes: Turdidae) in a neotropical cloud forest. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 25(1), 16-17.
- Araya-Salas, M. y Smith-Vidaurre, G. 2017. warbleR: An R package to streamline analysis of animal acoustic signals. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(2), 184-191.
- Armbruster, W. S., Edwards, M. E. y Debevec, E. M. 1994. Floral character displacement generates assemblage structure of Western Australian triggerplants (Stylidium). *Ecology*, 75(2), 315-329.
- Bassar, R. D., Simon, T., Roberts, W., Travis, J. y Reznick, D. N. 2017. The evolution of coexistence: Reciprocal adaptation promotes the assembly of a simple community. *Evolution*, 71(2), 373-385.
- Beans, C. M. 2014. The case for character displacement in plants. *Ecology and Evolution*, 4(6), 862-875.
- Benites, P. 2012. Análisis de las diferencias de coloración y vocalizaciones en especies de aves cercanamente emparentadas y simpátricas, y su importancia como mecanismos de aislamiento reproductivo (Doctoral dissertation, Dissertation, University of Buenos Aires, Argentina).
- Benítez – Díaz, H.1993.Geographic variation in coloration and morphology of the Acorn Woodpecker. *Condor*, 95, 63-71.
- Bjerke, T. K. y Bjerke, T. H. (1981). Song dialects in the Redwing *Turdus iliacus*. *Ornis Scandinavica*, 40-50.
- Botero, C.A., Riveros, J.M. y Vhrencap, S.L.20008.How reliable are the methods for estimating repertoire size? *Ethology* 114:1227-1238.
- Boughman, J. W. 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *Nature*, 411(6840), 944.
- Brown, W. L. y Wilson, E. O. 1956. Character displacement. *Systematic zoology*, 5(2), 49-64.

- Butlin, R. 1987. Speciation by reinforcement. *Trends in Ecology & Evolution*, 2(1), 8-13.
- Byers, B. E. y Kroodsma, D. E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, 77(1), 13-22.
- Cardoso, G. C., Mota, P. G. y Depraz, V. 2007. Female and male serins (*Serinus serinus*) respond differently to derived song traits. *Behavioral ecology and sociobiology*, 61(9), 1425-1436.
- Catchpole, C. K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(6), 439-445.
- Catchpole, C. K.; Sclater, P. J. B. 1995. Bird Song: biological themes and variation. Cambridge University Press. 185-218.
- Clement, P., Hathway, R., Byers, C. y Wilczur, J. 2000. *Thrushes*. Christopher Helm Ltd., London. 463 pp.
- Cody, M. L. 1969. Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor*, 71(3), 223-239.
- Collar, N. J. 2005. Family Turdidae (Thrushes). *Handbook of the Birds of the World*, 10, 514-807.
- Collins, S. 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. Pp. 39–79 in P. Marler and H. Slabbekoorn, eds. *Nature's music: the science*.
- Cosens, S. E., y Falls, J. B. 1984. A comparison of sound propagation and song frequency in temperate marsh and grassland habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15(3), 161-170.
- Coyne, J.A. y Orr, H.A. 2004. *Speciation* Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Dabelsteen, T. y Pedersen, S. B. 1993. Song-based species discrimination and behaviour assessment by female blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour*, 45(4), 759-771.
- Dayan, T. y Simberloff, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*, 8(8), 875-894.

- de Winter, J. (2019). Physics and Birdsong:“Listening” with Graphs. *The Physics Teacher*, 57(6), 364-367.
- Demko, A. D., Sosa-López, J. R. y Mennill, D. J. (2019). Subspecies discrimination on the basis of acoustic signals: a playback experiment in a Neotropical songbird. *Animal Behaviour*, 157, 77-85.
- Dobzhansky, T. y Tan, C. C. 1937. Studies on hybrid sterility III. *Molecular and General Genetics MGG*, 72(1), 88-114.
- Doutrelant, C., y McGregor, P. K. 2000. Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour*, 137, 1655-1669.
- Duijns, S., van Gils, J. A., Smart, J. y Piersma, T. 2015. Phenotype-limited distributions: short-billed birds move away during times that prey bury deeply. *Royal Society open science*, 2(6), 150073.
- Endler J. A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Espmark, Y. O., Lampe, H. M. y Bjerke, T. K. 1989. Song conformity and continuity in song dialects of redwings *Turdus iliacus* and some ecological correlates. *Ornis Scandinavica*, 1-12.
- Ficken, M. S. y Ficken, R. W. 1968. Territorial relationships of Blue-winged Warblers, Golden-winged Warblers, and their hybrids. *The Wilson Bulletin*, 442-451.
- Fjeldså, J. 1983. Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae. *Ibis*, 125(4), 463-481.
- Fretwell, S. 1969. Ecotypic variation in the nonbreeding season in migratory populations: a study of tarsal length in some Fringillidae. *Evolution*, 23, 406-420.
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., et al. (2016). *Package ‘Car’*. Disponible en: <http://cran.r-project.org/web/packages/car/car.pdf>
- Gil, D. y Slater, P. J. 2000. Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): correlations with female choice and offspring viability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(5), 319-326.
- Gill, S. A., Alfson, E. D. y Hau, M. (2007). Context matters: female aggression and testosterone in a year-round territorial neotropical songbird (*Thryothorus leucotis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1622), 2187-2194.

- Gorissen L, Gorissen M y Eens M. 2006. Heterospecific song matching in two closely related songbirds (*Parus major* and *P. caeruleus*): Great tits match blue tits but not vice versa. *Behav Ecol Sociobiol*, 60:260-269.
- Grant, P. R. 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc* 4:34-68.
- Grant, P. R. y Grant, B. R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *science*, 313(5784), 224-226.
- Grant-in-Aid, X. 1968. Reproductive isolating mechanisms in the blue-winged warbler-golden-winged warbler complex1. *Evolution*, 22, 166-179.
- Grant, B. R. y Grant, P. R. (2008). Fission and fusion of Darwin's finches populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1505), 2821-2829.
- Gustafsson, L. 1988. Foraging behaviour of individual coal tits, *Parus ater*, in relation to their age, sex and morphology. *Animal Behaviour*, 36(3), 696-704.
- Haavie, J., Borge, T., Bures, S., Garamszegi, L. Z., Lampe, H. M., Moreno, J. y Sætre, G. P. 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry—convergence, divergence and reinforcement. *Journal of Evolutionary Biology*, 17(2), 227-237.
- Hadley Wickham, Romain François, Lionel Henry y Kirill Müller .2018. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package versión.
- Halliday, T. R., Krebs, J. R. y Davies, N. B. 1978. Behavioural ecology.
- Hamao, S., Sugita, N. y Nishiumi, I. 2015. Geographic variation in bird songs: examination of the effects of sympatric related species on the acoustic structure of songs. *Acta Ethologica*, 19(1), 81-90.
- Hasselquist, D., Bensch, S. y von Schantz, T. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*, 381(6579), 229.
- Höbel, G. y Gerhardt, H. C. 2003. Reproductive character displacement in the acoustic communication system of green tree frogs (*Hyla cinerea*). *Evolution*, 57(4), 894-904.
- Höbel, G. y Gerhardt, H. C. 2007. Sources of selection on signal timing in a tree frog. *Ethology*, 113(10), 973-982.

- Hoskin, C. J., Higgie, M., McDonald, K. R. y Moritz, C. 2005. Reinforcement drives rapid allopatric speciation. *Nature*, 437(7063), 1353.
- Hoskin, C. J., y Higgie, M. 2010. Speciation via species interactions: the divergence of mating traits within species. *Ecology letters*, 13(4), 409-420.
- Howard, D. J. y Gregory, P. G. 1993. Post-insemination signalling systems and reinforcement. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 340(1292), 231-236.
- Howell, S. y S. Webb. 1995. A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America.
- Huber, S. K., León, L. F. D., Hendry, A. P., Bermingham, E. y Podos, J. (2007). Reproductive isolation of sympatric morphs in a population of Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1619), 1709-1714.
- James, F. C. 1983. Environmental component of morphological differentiation in birds. *Science*, 221(4606), 184-186.
- Jang, Y., Won, Y. J. y Choe, J. C. 2009. Convergent and divergent patterns of morphological differentiation provide more evidence for reproductive character displacement in a wood cricket *Gryllus fultoni* (Orthoptera: Gryllidae). *BMC evolutionary biology*, 9(1), 27.
- Jiménez-Valverde, A. 2000. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar los inventarios biológicos. *Rev Iber Aracnol*, 8, 151-161.
- Kirschel, A. N., Blumstein, D. T., Cohen, R. E., Buermann, W., Smith, T. B., y Slabbekoorn, H. 2009. Birdsong tuned to the environment: green hylia song varies with elevation, tree cover, and noise. *Behavioral Ecology*, 20(5), 1089-1095.
- Kodric-Brown, A. y Brown, J. H. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *The American Naturalist*, 124(3), 309-323.
- Kroodsma, D. E. 1976. The effect of large song repertoires on neighbor" recognition" in male Song Sparrows. *The Condor*, 78(1), 97-99.
- Lampe, H. M. y Espmark, Y. O. 2003. Mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: can females use song to find high-quality males and territories?. *Ibis*, 145(1), E24-E33.
- Langfelder, P. y Horvath, S. 2012. Fast R functions for robust correlations and hierarchical clustering. *Journal of statistical software*, 46(11).

- Lederer, R. J. 1975. Bill size, food size, and jaw forces of insectivorous birds. *The Auk*, 92(2), 385-387.
- Lemon, R. E., Struger, J., Lechowicz, M. J. y Norman, R. F. 1981. Song features and singing heights of American warblers: Maximization or optimization of distance? *The Journal of the Acoustical Society of America*, 69(4), 1169-1176.
- Lynch, A. 1996. The population memetics of birdsong. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, 181-197.
- MacFarland, T. W. y Yates, J. M. 2016. *Introduction to nonparametric statistics for the biological sciences using R*. Cham: Springer.
- Martin, R. A. y Pfennig, D. W. 2009. Disruptive selection in natural populations: the roles of ecological specialization and resource competition. *The American Naturalist*, 174(2), 268-281.
- Matsui, H. y Izawa, E. I. 2019. Control of bill-grasping aperture with varying food size in crows. *NeuroReport*, 30(7), 522-525.
- Miles, D. B. y Ricklefs, R. E. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology*, 65(5), 1629-1640.
- Møller, A. P., Nielsen, J. T. y Garamszegi, L. Z. 2005. Song post exposure, song features, and predation risk. *Behavioral Ecology*, 17(2), 155-163.
- Mota, P. G. y Depraz, V. 2004. A test of the effect of male song on female nesting behaviour in the serin (*Serinus serinus*): a field playback experiment. *Ethology*, 110(11), 841-850.
- Muchhala, N. y Potts, M. D. 2007. Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1626), 2731-2737.
- Navarro, A. G. y Peterson, A. T. 2007. Mapas de las aves de México basados en WWW. *Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CE015. México, DF*.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Lira-Noriega, A., Peterson, A. T., Oliveras de Ita, A., y Gordillo-Martínez, A. 2007. Diversidad, endemismo y conservación de las aves. *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, 461-483.
- Neto, J. M., de Oliveira Gordinho, L., Vollot, B., Marín, M., Monrós, J. S. y Newton, J. 2017. Stable isotopes reveal differences in diet among reed bunting subspecies that vary in bill size. *Journal of avian biology*, 48(2), 284-294.

- Norazlimi, N. A. y Ramli, R. 2015. The relationships between morphological characteristics and foraging behavior in four selected species of shorebirds and water birds utilizing tropical mudflats. *The Scientific World Journal*, 2015.
- Norberg, U. 1979. Morphology of the wing, legs, and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest, and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Phil. Trans. R. Soc., Lond.*, 287, 131-165.
- Nowicki, S., Hasselquist, D., Bensch, S. y Peters, S. 2000. Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1460), 2419-2424.
- Ortiz-Ramírez, M. F., Andersen, M. J., Zaldívar-Riverón, A., Ornelas, J. F. y Navarro-Sigüenza, A. G. 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.
- Outlaw, D. C., Voelker, G., Mila, B. y Girman, D. J. 2003. Evolution of long-distance migration in and historical biogeography of *Catharus* thrushes: a molecular phylogenetic approach. *The Auk*, 120(2), 299-310.
- Pfennig, D. W., Rice, A. M. y Martin, R. A. 2006. Ecological opportunity and phenotypic plasticity interact to promote character displacement and species coexistence. *Ecology*, 87(3), 769-779.
- Pfennig, D. W., y Pfennig, K. S. 2010. Character displacement and the origins of diversity. *the american naturalist*, 176(S1), S26-S44.
- Pfennig, K. S. y Pfennig, D. W. 2005. Character displacement as the “best of a bad situation”: fitness trade-offs resulting from selection to minimize resource and mate competition. *Evolution*, 59(10), 2200-2208.
- Pfennig, K. S. y Ryan, M. J. 2006. Reproductive character displacement generates reproductive isolation among conspecific populations: an artificial neural network study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1361-1368.
- Pfennig, K. S. y Ryan, M. J. 2006. Reproductive character displacement generates reproductive isolation among conspecific populations: an artificial neural network study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1361-1368.

- Pfennig, K. y Pfennig, D. 2009. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. *The Quarterly Review of Biology*, 84(3), 253-276.
- Phillips, A. R. 1969. An ornithological comedy of errors: *Catharus occidentalis* and *C. frantzii*. *The Auk*, 86(4), 605-623.
- Pickles, A.R. y Grahame, J. 1999. Mate choice in divergent morphs of the gastropod mollusk *Littorina saxatilis* (Olivi): speciation in action? *Anim. Behav.* **58**: 181– 184.
- Pigot, A. L. y Tobias, J. A. 2013. Species interactions constrain geographic range expansion over evolutionary time. *Ecology letters*, 16(3), 330-338.
- Podos, J. y Nowicki, S. (2004). Beaks, adaptation, and vocal evolution in Darwin's finches. *Bioscience*, 54(6), 501-510.
- Qvarnström A, Török J, Saetre GP. 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry - convergence, divergence and reinforcement. *J Evol Biol*, 17:227-237.
- Raitt, R. J. y Hardy, J. W. 1970. Relationships between two partly sympatric species of thrushes (*Catharus*) in Mexico. *The Auk*, 87(1), 20-57.
- Rangel-Salazar, J. L. 2006. Population dynamics of the Ruddy-capped Nightingale Thrush (*Catharus frantzii*) in the central highlands of Chiapas, Mexico (Doctoral dissertation, University of British Columbia).
- RASMUSSEN, R. y Dabelsteen, T. (2002). Song repertoires and repertoire sharing in a local group of blackbirds. *Bioacoustics*, 13(1), 63-76.
- Reid, J. M., Arcese, P., Cassidy, A. L., Hiebert, S. M., Smith, J. N., Stoddard, P. K. y Keller, L. F. 2004. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 68(5), 1055-1063.
- Riebel, K. y Slater, P. J. 1998. Male chaffinches (*Fringilla coelebs*) can copy calls from a tape tutor. *Journal für Ornithologie*, 139(3), 353-355.
- Rigway, R. 1907. The birds of north and middle america .u.s.Natl.mus.bull.50, part 4:1-973.
- Roach, S. P., Johnson, L. y Phillmore, L. S. 2012. Repertoire composition and singing behaviour in two eastern populations of the Hermit Thrush (*Catharus guttatus*). *Bioacoustics*, 21(3), 239-252.

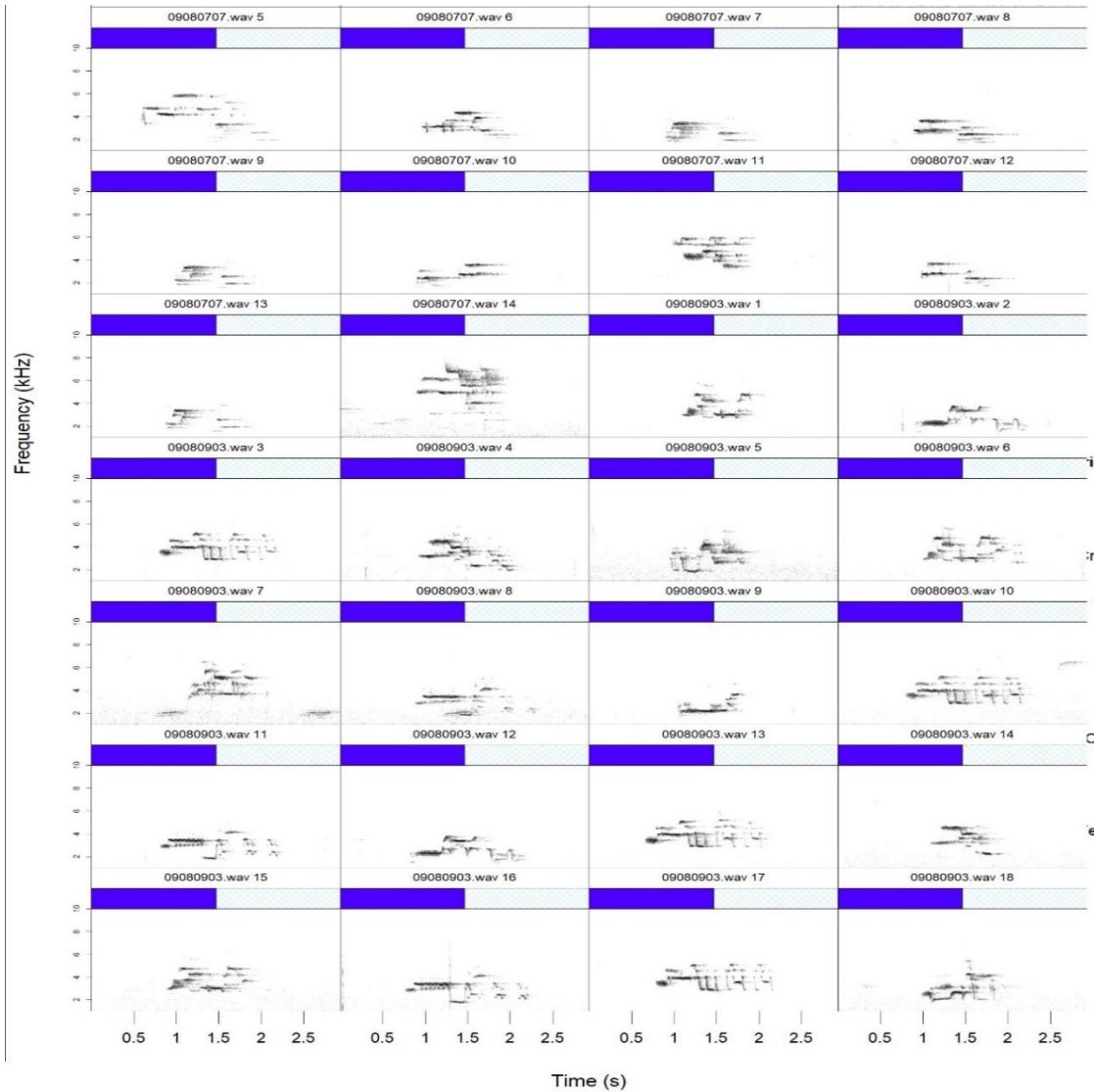
- Rodríguez-Tejeda, R. E., Méndez-Cárdenas, M. G., Islas-Villanueva, V., y Garcia, C. M. 2014. Geographic variation in the advertisement calls of *Hyla eximia* and its possible explanations. *PeerJ*, 2, e420.
- Rowley, J. S. y Orr, R. T. 1964. The status of Frantzius' nightingale thrush. *The Auk*, 81(3), 308-314.
- Ruegg, K., Slabbekoorn, H., Clegg, S. y Smith, T. B. (2006). Divergence in mating signals correlates with ecological variation in the migratory songbird, Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). *Molecular ecology*, 15(11), 3147-3156.
- Ruiz-Jiménez, C. A., Téllez-Valdés, O. y Luna-Vega, I. 2012. Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(4), 1110-1144.
- Schluter, D. 2000. Ecological character displacement in adaptive radiation. *the american naturalist*, 156(S4), S4-S16.
- Schluter, D. y McPhail, J. D. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist*, 140(1), 85-108.
- Schoener, T. W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, 19(2), 189-213.
- Searcy, W. A. 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *American Zoologist*, 32(1), 71-80.
- Seddon, N. y Tobias, J. A. 2010. Character displacement from the receiver's perspective: species and mate recognition despite convergent signals in suboscine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1693), 2475-2483.
- Seeholzer, G. F., Claramunt, S. y Brumfield, R. T. 2017. Niche evolution and diversification in a Neotropical radiation of birds (Aves: Furnariidae). *Evolution*, 71(3), 702-715.
- Skutch, A. F. 1960. Life histories of Central American birds, 2. Pacific Coast Avifauna, no. 34: 1-593. SLUD, P. 1964. The birds of Costa Rica. *Distribution and ecology*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 128: 1-430.
- Slabbekoorn, H. 2004. Habitat-dependent ambient noise: consistent spectral profiles in two African forest types. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 116(6), 3727-3733.

- Slater, P. J. y Mann, N. I. (2004). Why do the females of many bird species sing in the tropics?. *Journal of Avian Biology*, 35(4), 289-294.
- Slatkin, M. 1980. Ecological character displacement. *Ecology*, 61(1), 163-177.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica. Distribution and ecology. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 128: 1-430.
- Sokal, R. R., y Oden, N. L. 1978. Spatial autocorrelation in biology: 1. Methodology. *Biological journal of the Linnean Society*, 10(2), 199-228.
- Stuart, Y. E. y Losos, J. B. 2013. Ecological character displacement: glass half full or half empty?. *Trends in ecology & evolution*, 28(7), 402-408.
- Sosa-López, J. R. y Mennill, D. J. (2014). The vocal behavior of the Brown-throated Wren (*Troglodytes brunneicollis*): song structure, repertoires, sharing, syntax, and diel variation. *Journal of ornithology*, 155(2), 435-446.
- Taylor, J. y Komar, O. 2010. The Ruddy-capped Nightingale-thrush (*Catharus frantzii*) in El Salvador: notes on the life history and ecology of two isolated populations. *Ornitologia Neotropical*, 21(2), 225-239.
- Titulaer, M., Melgoza-Castillo, A., Macías-Duarte, A., y Panjabi, A. O. 2018. Seed size, bill morphology, and handling time influence preferences for native vs. nonnative grass seeds in three declining sparrows. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(2), 445-456.
- Tobias, J. A., y Seddon, N. 2009. Signal design and perception in *Hypocnemis* antbirds: evidence for convergent evolution via social selection. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(12), 3168-3189.
- Tobias, J. A. y Seddon, N. 2009. Signal design and perception in *Hypocnemis* antbirds: evidence for convergent evolution via social selection. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(12), 3168-3189.
- Tubaro, P. L., y Lijtmaer, D. A. 2006. Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. *The condor*, 108(1), 120-129.
- Ulrich, W., Banks-Leite, C., De Coster, G., Habel, J. C., Matheve, H., Newmark, W. D. y Lens, L. 2018. Environmentally and behaviourally mediated co-occurrence of functional traits in bird communities of tropical forest fragments. *Oikos*, 127(2), 274-284.
- Venables, W. N. y Ripley, B. D. 2002 *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.

- Verheyen, R. F., Eens, M. y Pinxten, R. (1991). Male song as a cue for mate choice in the European starling. *Behaviour*, 116(3-4), 210-238.
- Wallin, L. 1985. Divergent character displacement in the song of two allospecies: the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, and the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 128: 251– 259.
- Weary, D. M., Lemon, R. E. y Date, E. M. 1987. Neighbour–stranger discrimination by song in the Veery, a species with song repertoires. *Canadian Journal of Zoology*, 65(5), 1206-1209.
- Whitney, C. L. y Miller, J. 1983. Song matching in the wood thrush (*Hylocichla mustelina*): a function of song dissimilarity. *Animal Behaviour*, 31(2), 457-461.
- Wijesundara, C. S. y Freed, L. A. 2018. Divergence of morphological characters in two white-eye species (Passeriformes: Zosteropidae) in sympatry. *Ecosphere*, 9(6), e02317.
- Wildenthal, J. L. (1965). Structure in primary song of the mockingbird (*Mimus polyglottos*). *The Auk*, 161-189.
- Wilkins, M. R., Seddon, N. y Safran, R. J. 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 156-166.
- Winker, K., y Pruett, C. L. 2006. Seasonal migration, speciation, and morphological convergence in the genus *Catharus* (Turdidae). *The Auk*, 123(4), 1052-1068.
- Yasukawa, K. 1981. Male quality and female choice of mate in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Ecology*, 62(4), 922-929.
- Yasukawa, K., McClure, J. L., Boley, R. A. y Zanolco, J. 1990. Provisioning of nestlings by male and female red-winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour*, 40(1), 153-166.
- Yezerinac, S. M., Loughheed, S. C. y Handford, P. (1992). Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience. *Systematic Biology*, 41(4), 471-482.
- Zink, R. M. y Remsen Jr, J. V. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds.

Anexos

ANEXO. Catálogo de cantos de *C. frantzii*. Se especifica en el eje x la duración en segundos, en el eje y la frecuencia en kHz. Encima del espectrograma se indica el nombre de la grabación y el número de selección, el color de las barras indica el estado y localidad al que pertenece la grabación.



ANEXO. Catálogo de cantos de *C. occidentalis*. Se especifica en el eje x la duración en segundos, en el eje y la frecuencia en kHz. Encima del espectrograma se indica el nombre de la grabación y el número de selección, el color de las barras indica el estado y localidad al que pertenece la grabación.

