



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA**

**VARIACIÓN GENÉTICA EN *Leptotila verreauxi* (Aves:
Columbidae) A TRAVÉS DE UN GRADIENTE ECOLÓGICO
EN EL ISTMO DE TEHUANTEPEC**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

P R E S E N T A:
ORLANDO JAEL ESPINOSA CHÁVEZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS

ASESOR INTERNO:
M. EN C. URI OMAR GARCÍA VÁZQUEZ

CIUDAD DE MÉXICO, 2020





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

A mi director de tesis el Dr. Luis Antonio Sánchez González por todo su apoyo, su confianza, paciencia y en especial gracias por brindarme la oportunidad de realizar mi tesis de licenciatura bajo su asesoría, el desarrollo de este proyecto representó un reto y una oportunidad para aprender mucho.

A mi asesor interno el M. en C. Uri Omar García Vázquez por su oportuna ayuda para mejorar el proyecto de esta tesis, sus consejos y por sus enseñanzas como profesor en la FES Zaragoza.

A mis sinodales el Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández, al M. en C. Carlos Bautista Reyes y la M. en E.S. María Cristina Alvarado Domínguez, gracias por sus aportaciones.

Al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza por su apoyo y por aceptarme en el laboratorio de Ornitología del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, lugar que ha sido muy importante en mi formación como biólogo y dónde he tenido la oportunidad de conocer a grandes personas apasionadas por su labor.

Al M. en C. Alejandro Gordillo Martínez por su confianza, consejos, por darme la oportunidad en un inicio de pertenecer al MZFC además por el apoyo para adquirir distintas habilidades en el estudio de las aves durante mi voluntariado, servicio social y el demás tiempo que he participado en el museo.

Al proyecto DGAPA-PAPIIT por el financiamiento y beca proporcionados por parte del proyecto IN222817 “Probando modelos de diversificación contrastantes para la diferenciación en aves de bosques tropicales de tierras bajas de México”.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por brindarme un lugar para crecer como profesionista.

Agradecimientos personales

De manera especial agradezco a mi familia, por su cariño y confianza, es pequeña así que los puedo mencionar a todos. A mi mamá por su amor e incalculable apoyo, por demostrarme que a pesar de todas las dificultades si uno se enfoca en sus objetivos estos se pueden alcanzar, eres una mujer admirable y muy trabajadora. A mi papá por su cariño, por preocuparse por mí en todo momento y por apoyarme en mis decisiones además de alentarme a cumplir mis objetivos.

A mi abue Martha y a mi tía Angelina por ser mis mamás de repuesto, gracias por soportarme. A mi tío Gerardo por ser por ser el causante de mi gusto por la ciencia, la lectura, el cine y los juegos de mesa. A mi tía Ale por sus recomendaciones, apoyo y por ser un ejemplo a seguir. Y a mis primitas por ser una gran fuente de diversión.

A mis amigos que tuve la oportunidad de conocer durante la licenciatura y que se han vuelto importantes para mí fuera de lo que concierne a la universidad. A Anita Márquez Huesca por su compañía, apoyo, sus malos chistes y también por ser la culpable de descubrir mi gusto por las aves. A Jesús Eleazer De santiago Ponce, Michel Omar Sánchez Toscano, Samuel Adrián Islas Guerra y Marco Antonio Piñón Crespo gracias por ser buenos amigos.

A mis colegas y amigos que conocí en la pajarera: Paulina Vázquez, Fernando León, Jezreel Rivadeneyra, Vicente Castillo, Violeta Andrade, Verónica Ruíz, Donaji Alavez, Enrique Sánchez (Tapa), Alexander Llanes, José Zazueta, Alejandra Ochoa, Gordillé y Marco Ortiz, gracias por brindarme su amistad, apoyo en campo, laboratorio y por los momentos divertidos.

Contenido

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	6
Filogeografía	6
Genética de poblaciones.....	8
<i>Leptotila verreauxi</i>	10
Istmo de Tehuantepec	13
Hipótesis.....	15
Objetivos	15
Objetivo general:	15
Objetivos particulares:	15
Método	16
Obtención de las muestras.....	16
Trabajo de laboratorio	17
Análisis filogenético.....	18
Tiempos de divergencia	19
Demografía histórica y genética de poblaciones.....	20
Resultados	22

Secuencias	22
Filogenias y red de haplotipos.....	23
Demografía histórica y flujo génico.....	29
Tiempos de divergencia	31
Discusión.....	33
Patrones filogenéticos	33
Genética de poblaciones y demografía histórica.....	35
Patrones filogeográficos.....	36
Conclusiones	42
Referencias.....	43
Anexos.....	57

Índice de cuadros

Cuadro 1 Modelos de sustitución molecular y sus particiones para la matriz concatenada ...	23
Cuadro 2 Valores de F_{ST} y D_{XY} de las poblaciones de <i>L. verreauxi</i> en México	30
Cuadro 3 Valores de F_{ST} y D_{XY} de las poblaciones simpátridas de la Sierra Tolistoque	31

Índice de figuras

Figura 1 Ubicación del Istmo de Tehuantepec.....	5
Figura 2 Relaciones filogenéticas del género <i>Leptotila</i>	11
Figura 3 Distribución de <i>Leptotila verreauxi</i>	12
Figura 4. Hipótesis filogenética a partir de la matriz concatenada.	25
Figura 5 Hipótesis filogenética a partir de mtDNA.	26
Figura 6 Representación geográfica de la hipótesis filogenética.	27
Figura 7 Poblaciones simpátridas de <i>Leptotila verreauxi</i> en el Istmo de Tehuantepec..	27
Figura 8 Árbol filogenético del marcador nuclear β -fibint 7.	28
Figura 9 Red de haplotipos	28
Figura 10 Distribuciones mismatch	29
Figura 11 Tiempos de divergencia.....	32

Índice de anexos

Anexo A Muestras de tejido con datos geográficos.....	57
Anexo B Secuencias descargadas de Genbank.	59
Anexo C Modelos y particiones para la matriz concatenada de mtDNA.....	60
Anexo D Modelos y particiones para la matriz de nDNA	60
Anexo E Filogenias de mtDNA con método de Máxima Verosimilitud.	61
Anexo F Filogenia de nDNA con método de Máxima Verosimilitud.	62

Resumen

Leptotila verreauxi es una especie politípica de amplia distribución en el continente americano con 13 subespecies reconocidas. En México, cuatro de ellas se distribuyen en las tierras bajas de las vertientes del Pacífico y del Atlántico. El Istmo de Tehuantepec (IT) es una región en donde existe contacto entre las poblaciones de ambas vertientes. Se examinaron los niveles de variación genética en sus poblaciones, con énfasis en las que se integran en el IT, con el fin de analizar las fuerzas históricas que han moldeado su estructura genética. Se obtuvieron un total de 135 secuencias de los marcadores de mtDNA (ND2 y COI) y un marcador de nDNA (β -fibint 7) a partir de 48 muestras de tejido. Las filogenias fueron elaboradas mediante Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana, además, se estimaron tiempos de divergencia con un análisis de reloj molecular estricto, así como análisis de genética de poblaciones y demografía histórica. Las hipótesis filogenéticas de este estudio son las primeras a nivel intraespecífico para *L. verreauxi* aportando información taxonómica relevante, en especial para las poblaciones mexicanas. Las filogenias y la red haplotípica muestran correspondencia geográfica y un patrón interesante, donde poblaciones simpátridas presentan niveles altos de divergencia en los marcadores de mtDNA. En este caso dos de las poblaciones que se integran en el IT revelan una divergencia de 3.2%, sin embargo, otras poblaciones del complejo también presentan niveles por arriba del 2.5%. Se explora el papel de la formación de una vía marítima hace aproximadamente 2-3Ma que dividió a las poblaciones presentes en el este y el oeste del IT promoviendo la divergencia y culminando en un contacto secundario una vez que las poblaciones se dispersaron por el IT al desaparecer la vía marítima.

Palabras clave: Filogeografía, genética de poblaciones, poblaciones simpátridas, vía marítima, Paloma Arroyera.

Abstract

Leptotila verreauxi is a polytypic species of wide distribution in the American continent with 13 recognized subspecies. In Mexico, four of them are distributed in the lowlands of the Pacific and Atlantic slopes. The Isthmus of Tehuantepec (IT) is a region where there is contact between the populations of both sides. The levels of genetic variation in their populations were examined, with emphasis on those that are integrated into the IT, in order to analyze the historical forces that have shaped their genetic structure. A total of 135 sequences of the mtDNA markers (ND2 and COI) and nDNA marker (β -fibint 7) were obtained from 48 tissue samples. The phylogenies were elaborated by Maximum Likelihood and Bayesian Inference, in addition, divergence times were estimated with a strict molecular clock analysis, as well as population genetics analysis and historical demography. The phylogenetic hypotheses of this study are the first at the intraspecific level for *L. verreauxi*, providing relevant taxonomic information, especially for Mexican populations. The phylogenies and the haplotypic network show geographic correspondence and an interesting pattern, where sympatric populations show high levels of divergence in mtDNA markers. In this case, two of the populations that are integrated into the IT reveal a divergence of 3.2%, however, other populations in the complex also present levels above 2.5%. The role of the formation of a seaway is explored approximately 2-3 Myr ago that divided the populations present in the east and west of the IT by promoting divergence and culminating in a secondary contact once the populations dispersed through the IT as the seaway.

Keywords: Phylogeography, population genetics, sympatric populations, seaway, White-tipped Dove.

Introducción

La filogeografía tiene como objetivo analizar los principios y procesos históricos que rigen los arreglos espaciales de linajes genéticos, en particular dentro y entre especies estrechamente relacionadas (Avice, 2009; Avice et al., 1987). Los estudios filogeográficos han tenido un amplio crecimiento desde que se formalizó la disciplina en 1987 (Avice, 2009). La prevalencia de los estudios filogeográficos en taxones mesoamericanos ha sido motivada por la compleja historia geológica de las áreas donde se distribuyen las especies (Rodríguez-Correa, González-Rodríguez y Oyama, 2017). Una de estas áreas es el Istmo de Tehuantepec (IT), ubicado en el sureste de México, abarca la porción oriental de Veracruz y Oaxaca incluyendo parte del territorio de Tabasco y Chiapas (Fig. 1) (Barber y Klicka, 2010; Barrier, Velasquillo, Chavez, y Gaulon, 1998; Binford, 1989; Gonzalez, Ornelas, y Gutierrez-Rodriguez, 2011).

Desde una perspectiva biogeográfica, el IT es una de las áreas más interesantes de Mesoamérica, se caracteriza por su importancia en la diversificación de un gran número de taxones (Barber y Klicka, 2010; Ornelas et al., 2013; Pérez-García, Meave, y Gallardo, 2001; Peterson, Soberón, y Sánchez-cordero, 1999). El hábitat de las especies en el IT ha sido modificado producto de múltiples mecanismos que han actuado en distintos momentos (Barber y Klicka, 2010). Han ocurrido cambios geológicos como elevación continental y fluctuaciones en el nivel del mar desde finales del Mioceno (Barrier, et al, 1998), además de cambios climáticos como son los ciclos glaciares del Pleistoceno (Mastretta-Yanes, et al, 2015).

En el caso particular de las aves, el IT tiene un impacto importante como barrera geográfica para los taxones de montaña (Ortiz-Ramírez, Andersen, Zaldívar-Riverón, Ornelas, y Navarro-Sigüenza, 2016; Pérez-Emán, Mumme, y Jabłonski, 2010; Sánchez-González y Navarro-Sigüenza, 2009). En la actualidad las aves de montaña se encuentran aisladas por un valle

intermedio que interrumpe la continuidad estructural de las cadenas montañosas que lo limitan en sus extremos este-oeste (Fig. 1), promoviendo la disminución de flujo génico por aislamiento geográfico entre las poblaciones que habitan al oeste en las tierras altas de la Sierra Madre de Oaxaca y las que habitan al este en las tierras altas de la Sierra Madre de Chiapas (Barber y Klicka, 2010).

Sin embargo, el Istmo también interviene de manera importante en la diversificación de aves que habitan a menor altitud (Cayetano-Rosas, 2018; Sosa-López, Mennill, y Navarro-Sigüenza, 2013). Las cadenas montañosas de México cubiertas por extensos bosques templados y subtropicales representan una barrera geográfica para la dispersión de aves de tierras bajas, siendo el IT el único sitio de contacto entre los taxones que se distribuyen en la vertiente del Océano Atlántico (Golfo de México) y la vertiente del Océano Pacífico. A su vez, las tierras bajas del valle de Tehuantepec presentan diferencias ecológicas, con predominio de selva húmeda al norte y selva seca al sur (Binford, 1989; Challenger y Soberón, 2008). Un aproximado de 50 especies de aves habitan en ambas vertientes, algunas muestran claras diferencias fenotípicas entre subespecies, estas diferencias se pueden observar siguiendo un patrón norte-sur, sin embargo, algunos otros taxones muestran un patrón de diferenciación en un sentido este-oeste (Binford, 1989).

La Paloma Arroyera (Berlanga et al., 2015) (*Leptotila verreauxi*) es una especie politípica de amplia distribución en tierras bajas del continente americano. Actualmente se reconocen 13 subespecies (Gill y Donsker, 2019) a lo largo de toda su distribución, basando su distinción en caracteres morfológicos (Friedmann, Griscom, y Moore, 1950). En México habitan cuatro subespecies: *L. v. angelica*, *L. v. capitalis*, *L. v. fulviventris* y *L. v. bangsi*. Exceptuando a *L. v. capitalis* que sólo ocupa las islas Marías, tres de ellas aparentemente convergen en Oaxaca y

Chiapas, incluyendo la región del IT (Friedmann et al., 1950). El estado taxonómico de *L. verreauxi* no ha sido completamente claro pues a principios del siglo pasado las subespecies *L. v. capitalis*, *L. v. angelica*, *L. v. fulviventris* y *L. v. bangsi*, eran consideradas una especie separada del resto, denominada como *Leptotila fulviventris* (Hogan, 1999). Es importante explorar estas hipótesis desde perspectivas actuales como la sistemática filogenética utilizando caracteres moleculares. Aún no se han realizado análisis de la especie que contribuyan a esclarecer su taxonomía con enfoques actuales, como el uso de información molecular de DNA mitocondrial (mtDNA) y DNA nuclear (nDNA). por ello es importante explorar estas hipótesis desde la perspectiva de la sistemática molecular.

Así mismo, existen pocos trabajos enfocados a estudiar la filogeografía de palomas en el Nuevo Mundo (Johnson y Weckstein, 2011; Monceau, Cézilly, Moreau, Motreuil, y Wattier, 2013; Sweet y Johnson, 2015) tal es el caso de *L. verreauxi* donde aún no han sido explorados estos aspectos.

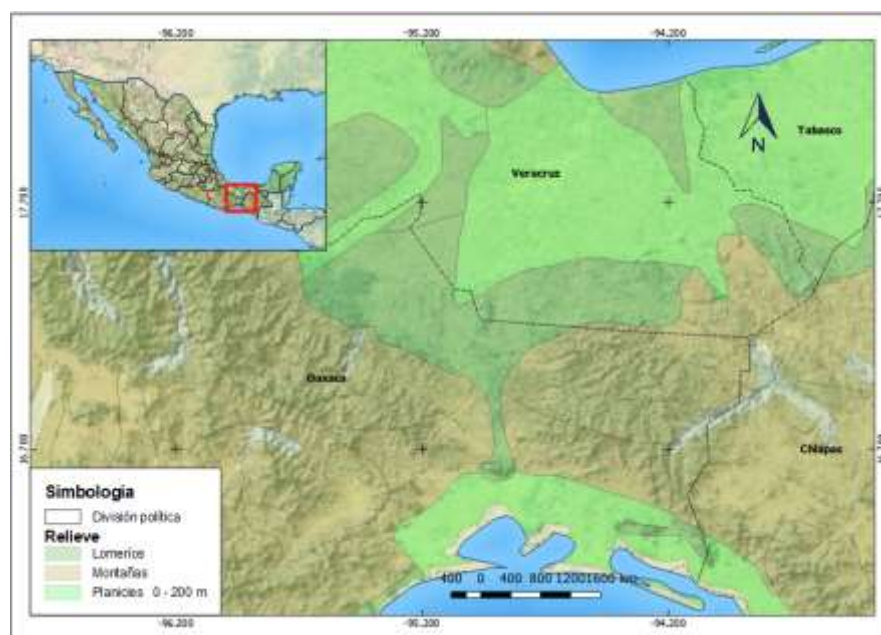


Figura 1. Ubicación del Istmo de Tehuantepec. Se muestra la interrupción de la continuidad estructural de las cadenas montañosas por Lomeríos y planicies de 0 a 200 m.

El presente estudio se propone examinar la variación genética en las poblaciones de *L. verreauxi* que convergen en el Istmo de Tehuantepec, y analizar cuáles son los factores históricos que pudieron haber influido en la evolución de su estructura genética poblacional. En principio es importante identificar las poblaciones que servirán como unidad de estudio a partir de hipótesis filogenéticas y la red de haplotipos, utilizando marcadores moleculares de mtDNA y nDNA. Una vez identificados los grupos genéticos, complementar el estudio con datos de flujo génico y demografía histórica, asimismo estimar los tiempos de divergencia con el fin de tener un panorama histórico más completo. El conjunto de estos análisis es esencial para inferir cuáles son las fuerzas históricas y contemporáneas que han ocasionado la estructura genética actual de las poblaciones (Avice, 2009).

Antecedentes

Filogeografía

El objetivo de los análisis filogenéticos es construir árboles que reflejen las relaciones de ancestría común de un determinado taxón o grupo de taxones. En sistemática filogenética las filogenias se infieren utilizando principalmente métodos basados en el principio de parsimonia y métodos probabilísticos, en la actualidad existe una tendencia de los autores por el uso de estos últimos (Morrone, 2013). Los métodos probabilísticos incluyen Maximum Likelihood (ML) traducido al español como Máxima Verosimilitud (Felsenstein, 1981) e Inferencia Bayesiana (IB) (Mau, Newton, y Larget, 1999). Ambos métodos se asemejan en utilizar modelos de evolución molecular para inferir los árboles filogenéticos con mayor probabilidad y que sean consistentes con la matriz de caracteres o alineamiento. De forma general, la principal diferencia

entre cada método radica en que ML estima la probabilidad de qué tan bien el alineamiento es explicado por los árboles filogenéticos, mientras que IB estima la probabilidad de qué tan bien los árboles filogenéticos son explicados por los datos (Burbrink y Castoe, 2009; Castilla, 2007; Peña, 2011).

Las filogenias también se pueden utilizar para fechar el origen temporal de los linajes, mediante la técnica de reloj molecular que permite calcular los tiempos de divergencia. El reloj molecular asume que la tasa de evolución molecular es constante acumulando mutaciones con el paso del tiempo, por lo tanto, entre más tiempo pase desde un evento de divergencia el número de mutaciones acumuladas en cada una de las poblaciones será mayor. Esta información se puede interpretar en millones de años (Morrone y Escalante, 2016).

La filogeografía es una disciplina que estudia los principios y procesos históricos que moldean la distribución espacial de linajes de genes, principalmente dentro y entre especies estrechamente relacionadas. Para su análisis incorpora procesos micro y macroevolutivos que se abordan desde diversas disciplinas como la genética de poblaciones, demografía histórica, etología, sistemática, biogeografía histórica y paleontología, por mencionar algunas (Avise, 2009). Es una subdisciplina relativamente reciente que se formalizó en 1987 cuando el biólogo evolucionista John Charles Avise acuñó el término que le da su nombre (Avise et al., 1987). Esta área surge a partir de dos importantes descubrimientos en biología evolutiva. El primero consistió en disponer de secuencias de DNA mitocondrial como moléculas informativas de variabilidad intraespecífica para elaborar filogenias. El segundo en aplicar la teoría de la coalescencia al análisis de procesos microevolutivos (Avise, 2009; Hernández-Baños, Honey-Escandón, Cortés-Rodríguez, y García-Deras, 2007; Morrone y Escalante, 2016). Uno de los principales beneficios de los estudios generados por este enfoque es el poder revelar patrones de

distribución que son difíciles de observar a partir de otras perspectivas. La filogeografía ha contribuido a esclarecer la clasificación de los seres vivos (Banks, Weckstein, Remsen, y Johnson, 2013; Sangster, Sweet, y Johnson, 2018) asimismo, a descubrir una gran diversidad críptica (Fišer, Robinson, y Malard, 2018; Burbrink y Castoe, 2009).

La teoría de la coalescencia aporta un marco conceptual básico para la filogeografía. Parte del supuesto de que en una población de tamaño constante y bajo selección neutral (o casi neutral), por mutación surgen nuevos alelos a través de las generaciones que pueden aumentar o disminuir en frecuencia por acción de la deriva génica, de manera que todas las variantes de un gen en una generación derivan de (o coalescen hacia) un alelo ancestral único (Domínguez, 2007; Morrone y Escalante, 2016). Los estudios filogeográficos permiten identificar barreras antiguas al flujo génico, cuando el flujo de genes se interrumpe entre poblaciones estas comienzan a diferenciarse genéticamente hasta que todos los alelos de una población lleguen a tener un ancestro común más cercano entre sí que con los de otra población hermana, llegando a un estado llamado monofilia recíproca (Morrone y Escalante, 2016).

Genética de poblaciones

Una población es un conjunto de individuos de una especie que ocupa un determinado espacio y entre los cuales se realizan la mayor parte de los apareamientos. La genética de poblaciones es una rama de la biología evolutiva que estudia de manera cuantitativa los patrones y causas de la variación genética dentro y entre las poblaciones de una especie (Eguiarte, 2015). Es una disciplina fundamental para la filogeografía, puesto que la estructura genética de las poblaciones y a largo plazo, la formación de nuevos linajes es resultado de la operación de distintas fuerzas evolutivas como son la mutación, selección natural, el flujo de genes, la endogamia y la deriva

génica, además de la dinámica poblacional determinada por factores internos y externos. En el caso de los animales, estos patrones se pueden comprender de forma indirecta a partir del análisis de secuencias de mtDNA (Domínguez, 2007; Piñero, Barahona, Eguiarte, Rocha-Olivares, y Lizana, 2008). La alta tasa de sustitución de nucleótidos en el mtDNA presenta ciertas ventajas para discernir cambios demográficos y eventos evolutivos relativamente recientes. Otras ventajas que presentan estos marcadores son la herencia matrilineal, importante para la teoría de la coalescencia, sumado a que las células tienen una mayor cantidad de genomas mitocondriales lo que facilita las técnicas de amplificación de mtDNA (Burbrink y Castoe, 2009).

Existen distintas medidas de estructura genética, todas ellas se relacionan entre sí al analizar las diferencias de las frecuencias alélicas entre las secuencias de mtDNA en las poblaciones. Cuando el tamaño de muestra lo permite es posible rastrear los probables cambios de la historia demográfica reciente de las poblaciones a partir de secuencias de mtDNA. Estos cambios en la demografía pueden ser evaluados por medio de distribuciones *mismatch*, las cuales comparan el número de diferencias de los sitios nucleotídicos entre todos los pares de haplotipos de una población. Son capaces de brindar información acerca de expansiones poblacionales repentinas a nivel histórico y espacial (Burbrink y Castoe, 2009; Hernández-Baños et al., 2007). Los haplotipos en un conjunto de poblaciones se pueden calcular y visualizar gráficamente mediante redes de haplotipos. Las redes de haplotipos son árboles multibifurcantes que se utilizan en el análisis de datos genéticos poblacionales para observar las relaciones genealógicas a nivel intraespecífico. Resulta útil generar árboles filogenéticos y redes de haplotipos para analizar los resultados de ambos (Leigh y Bryant, 2015).

Leptotila verreauxi

El nombre del género *Leptotila* proviene de los términos griegos *leptós* = delgado o fino y *ptilon* = pluma, resulta fácil de diferenciar de otros géneros de palomas del Nuevo Mundo por sus hábitos y apariencia (Ingels, 1982). Análisis basados en evidencia molecular encontraron que el género *Leptotila* forma un grupo monofilético bien soportado (Fig. 2) cercanamente relacionado con otras palomas propias del continente americano de los géneros *Zenaida* y *Geotrygon* (del Hoyo, Elliott, y Sargatal, 1997; Johnson, Adams, Page, y Clayton, 2003; Johnson y Clayton, 2000, 2012). Estudios recientes indicaron que *Geotrygon veraguensis* está estrechamente emparentada con el género *Leptotila*, siendo este su grupo hermano, a causa de esta asociación se requirió renombrar a la especie como *Leptotrygon veraguensis*, creando un nuevo género monotípico (Banks et al., 2013; Johnson y Weckstein, 2011). *Leptotila* comprende de 11 especies, se distinguen principalmente por sus vocalizaciones, ecología, reproducción y comportamiento, puesto que en rasgos físicos son muy similares y las diferencias de color en su mayoría son sutiles, por lo que discernir entre especies simpátricas puede resultar complicado (Ingels, 1982).

El nombre científico de *Leptotila verreauxi* fue otorgado en homenaje al explorador de origen francés Jules Pierre Verreaux. Su nombre común es Paloma Arroyera (Berlanga et al., 2015), es una especie de amplia distribución que abarca desde el sur de Texas (EUA) en su parte más septentrional, hasta el sur del continente americano en Perú y noroeste de Argentina. Consta de 13 subespecies, reconocidas por ligeras variaciones en la coloración del plumaje y tamaño corporal (Gill y Donsker, 2019). Predomina en hábitats boscosos, bordes de bosques húmedos perennifolios, bosques caducifolios tropicales, bosques semidecuidos tropicales, bosques de pino

con sotobosque, en pantanos del Pacífico y raramente en matorrales tropicales áridos (Binford, 1989; Fagan y Komar, 2016; Howell y Webb, 1995).

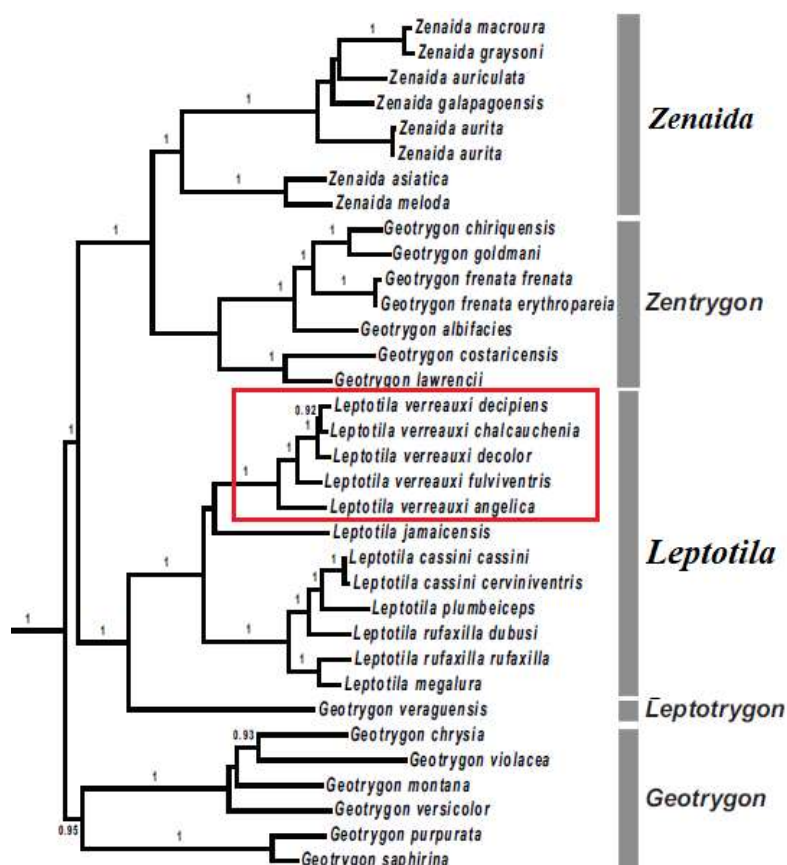


Figura 2. Relaciones filogenéticas del género *Leptotila*. Filogenia de los géneros *Zenaida*, *Geotrygon* (*Geotrygon*, *Zentrygon* y *Leptotrygon* en la nomenclatura más reciente) y *Leptotila*. En rojo se marca el clado de *Leptotila verreauxi*. Tomada y modificada de Banks et al. (2013).

Cuatro de las 13 subespecies de *L. verreauxi* abarcan parte del territorio mexicano (Fig. 3): *L. v. capitalis*, subespecie que sólo está presente en las Islas Tres Marías en Nayarit. *L. v. angelica*; con distribución desde el Sur de Texas en la vertiente del Golfo de México y desde el Sur de Sonora en la vertiente del Pacífico incluyendo el centro de México, y es aparentemente parapátrida con *L. v. fulviventris* en Oaxaca y Chiapas según Binford (1989). *L. v. fulviventris*, se distribuye desde el sureste de México por la península de Yucatán hasta Belice y el noreste de

Guatemala en la costa del Atlántico. Por último *L. v. bangsi*, es la subespecie que se encuentra más al sur del país, en la localidad del Soconusco en Chiapas (Friedmann et al., 1950), además se extiende por el oeste de Guatemala hasta el oeste de Nicaragua y Honduras (Gill y Donsker, 2019; Hogan, 1999).

Johnson y Weckstein (2011) sugieren que las subespecies de *Leptotila verreauxi* son genéticamente divergentes entre sí como muchos otros taxones a nivel de especie en palomas medianas. De acuerdo con estos autores, la divergencia más antigua fue entre la subespecie que se distribuye más al norte (*L. v. angelica*) y la subespecie inmediatamente al sur (*L. v. fulviventris*). Mencionan que esta divergencia continuó de forma escalonada hacia América del Sur a través del Istmo de Panamá, dando origen de las subespecies más recientes *L. v. decipiens* y *L. v. chalcauchenia*.

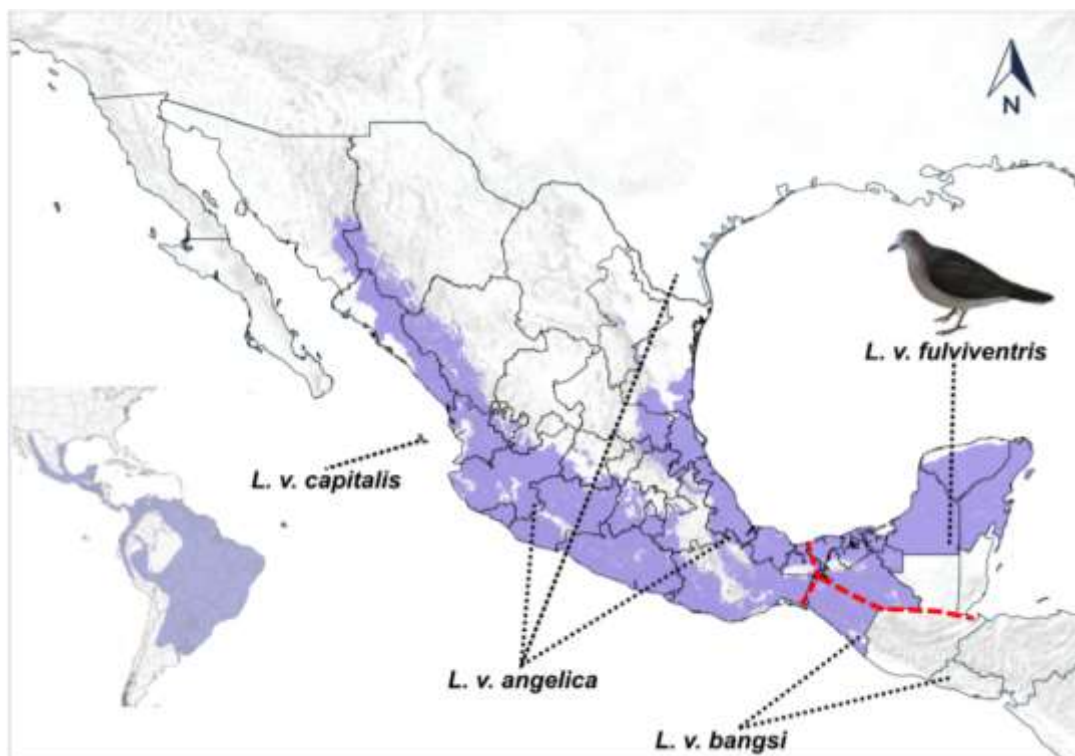


Figura 3. Distribución de *Leptotila verreauxi*. Se muestra la ubicación de las cuatro subespecies reconocidas para México (*L. v. capitalis*, *L. v. angelica*, *L. v. fulviventris* y *L. v. bangsi*). Mapa de distribución en el continente americano tomado y editado de Schulenberg (2019).

Istmo de Tehuantepec

El Istmo de Tehuantepec es la zona más angosta de México que separa las vertientes del Océano Atlántico y Océano Pacífico por tan solo 200 km de distancia en su zona más estrecha, se ubica en la porción oriental de los estados de Oaxaca y Veracruz abarcando a su vez parte de Tabasco y Chiapas, se formó durante el Mioceno hace 6 Ma (Barrier et al., 1998). La zona presenta dos planicies en sus extremos, una al norte que se une al Golfo de México de aproximadamente 100 km de ancho y otra al sur unida al Golfo de Tehuantepec con una anchura de 30 km, ambas planicies se encuentran unidas por un valle de una elevación promedio de 250m, limitado al noroeste por la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur y al sureste por las Tierras Altas de Chiapas-Guatemala (Barber y Klicka, 2010; Barrier et al., 1998; Binford, 1989).

El IT es una región estructuralmente compleja, es considerado una barrera biogeográfica importante que influye en los patrones de distribución y diversificación de distintos taxones en Mesoamérica (Castoe et al., 2009; Sullivan, Arellano, y Rogers, 2017), incluyendo a las aves (Barber y Klicka, 2010; Miguez-Gutiérrez, Castillo, Márquez, y Goyenechea, 2013; Ornelas et al., 2013; Sullivan et al., 2017). Su papel como barrera geográfica para las aves se reconoce en mayor medida para la avifauna de tierras altas o de montaña, que se encuentra dividida por el Valle de Tehuantepec, el valle promueve el aislamiento genético entre las poblaciones de cada uno de los extremos en un eje este-oeste (Barber y Klicka, 2010; Cortés-Rodríguez, Hernández-Baños, Navarro-Sigüenza, Townsend Peterson, y García-Moreno, 2008; García-Moreno, Navarro-Sigüenza, Peterson, y Sánchez-González, 2004; Ortiz-Ramírez et al., 2016; Pérez-Emán et al., 2010; Puebla-Olivares et al., 2008; Zamudio-Beltrán y Hernández-Baños, 2015).

Barber y Klicka (2010) proponen que múltiples mecanismos como cambios de hábitat y vías marítimas que operaron en distintos momentos pudieron ser los responsables de fracturar la comunidad de aves montaña en el IT. En su análisis sugieren dos pulsos de diversificación que conformaron la diversidad intraespecífica en la región: los ciclos glaciares del Pleistoceno tardío y una posible transgresión marina en el límite Plio-Pleistoceno hace aproximadamente 2 Ma (Barber y Klicka, 2010) puesto que la región ha presentado elevación continental y oscilación del nivel del mar desde el Mioceno tardío (Barrier et al., 1998).

Las cadenas montañosas del país, cubiertas por extensos bosques templados y subtropicales representan una barrera importante para la dispersión de aves asociadas a tierras bajas. Aparentemente la dispersión de avifaunas a través del valle no está obstruida, sin embargo, las tierras bajas del IT presentan diferencias ecológicas a través de un gradiente en un sentido norte-sur. Al norte predominan selvas altas perennifolias y al sur selvas bajas caducifolias. Estos distintos tipos de vegetación actúan como una barrera ecológica para algunos de los taxones de aves que se distribuyen en las tierras bajas del Istmo, lo cual se puede observar en la presencia de diferencias fenotípicas entre las poblaciones que se han adaptado a cada uno de los ambientes. Un aproximado de 50 especies de aves presentan poblaciones que están fuertemente diferenciadas fenotípicamente en el eje norte-sur (e. g. *Crypturellus cinnamomeus* (*C. c. sallaei*, vertiente del Atlántico; *C. c. soconuscensis*, vertiente del Pacífico), *Columbina talpacoti* (*C. t. rufipennis*; *C. t. eluta*), *Cyanocompsa parellina* (*C. p. parellina*; *C. p. indigotica*). Cada subespecie está adaptada sólo a un tipo de hábitat y aparentemente no penetran en el otro, limitando así el flujo genético (Binford, 1989).

El Istmo también representa una barrera para las poblaciones de aves de tierras bajas en sentido este-oeste. Poblaciones de ciertas especies sólo ocupan alguna región al este o al oeste

del Istmo, otras muestran diferenciación entre subespecies en sentido de este eje, por ejemplo, *Piaya cayana* (*P. c. thermophila*, lado este; *P. c. mexicana*, lado oeste), *Pitangus sulphuratus* (*P. s. guatemalensis*; *P. s. derbianus*) (Binford, 1989). *Leptotila verreauxi* presenta diferenciación siguiendo el eje este-oeste. Al este del Istmo se distribuye *L. v. angelica* y hacia el oeste se distribuyen *L. v. bangsi* por las tierras bajas del pacífico y *L. v. fulviventris*, en la planicie de la península de Yucatán (Friedmann et al., 1950; Hogan, 1999).

Hipótesis

Dado que existen subespecies de *Leptotila verreauxi* que habitan en distintos ambientes en el Istmo de Tehuantepec, se espera que los patrones de variación genética entre subespecies estén asociados a posibles factores geográficos y/o ecológicos.

Objetivos

Objetivo general:

-Examinar los patrones de variación genética en las poblaciones de las subespecies de *Leptotila verreauxi* distribuidas a lo largo del gradiente ecológico de las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec.

Objetivos particulares:

-Obtener datos moleculares de *Leptotila verreauxi* a partir de las muestras de tejido colectadas en campo y las disponibles en colecciones biológicas.

-Proponer una hipótesis filogenética para *L. verreauxi* a lo largo de su área de distribución, con énfasis en las presentes en México a partir de marcadores de DNA mitocondrial (ND2 y COI) y un marcador nuclear (β -fibint 7).

-Estimar los tiempos de divergencia entre los linajes establecidos por la hipótesis filogenética.

-Estimar la variación genética y dinámica poblacional histórica de las poblaciones de *L.*

verreauxi presentes en el Istmo de Tehuantepec utilizando la información de mtDNA.

-Analizar cuáles fueron los posibles factores que han moldeado la estructura genética de las poblaciones presentes en el IT.

Método

Obtención de las muestras

Se colectaron siete individuos de *L. verreauxi* en dos salidas a campo en el Ejido La Venta y en el Ejido La Ventosa ubicados en el municipio de Juchitán de Zaragoza, Oaxaca, que forma parte de la Sierra Tolistoque, entre los meses de marzo y junio del 2018, las pieles de taxidermia y los tejidos fueron depositados en la colección de aves del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC) (Anexo A). Para tener mayor representación de la especie en su área de distribución, se emplearon 41 muestras de tejido adicionales alojadas en el MZFC pertenecientes a 4 subespecies: *L. v. capitalis*, *L. v. angelica*, *L. v. bangsi* y *L. v. fulviventris*. También se descargaron un total de 20 secuencias de DNA disponibles en GenBank (Benson et al., 2013), 11 secuencias corresponden a individuos de *L. verreauxi* procedentes de distintas localidades a lo largo de toda su distribución en el continente y las nueve secuencias restantes corresponden a las especies consideradas como grupo externo (Anexo B). El grupo externo fue seleccionado con base en la hipótesis filogenética propuesta por Johnson y Weckstein (2011), e incluye a *Leptotrygon veraguensis* (= *Geotrygon veraguensis*) y algunas especies del género *Leptotila*: *L. jamaicensis*, *L. cassini*, *L. megalura*, *L. rufaxilla* y *L. plumbeiceps*. En total se obtuvieron 68 secuencias de DNA.

Trabajo de laboratorio

El DNA se extrajo y purificó utilizando dos protocolos: el de extracción fenol-cloroformo (Butler, 2012) y el protocolo de extracción con un kit Qiagen DNeasy Tissue siguiendo el las instrucciones del fabricante. Una vez obtenidas las extracciones, se amplificaron dos marcadores mitocondriales y uno nuclear mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés). El primer marcador mitocondrial fue NADH deshidrogenasa subunidad 2 (ND2) de 1,041 pares de bases (pb), este marcador se amplificó en dos segmentos cada uno de ~500 pb, con el fin de mejorar la calidad de las lecturas al momento de la secuenciación; se utilizaron los primers L5215-H5766 (Sorenson, Ast, Dimcheff, Yuri, y Mindell, 1999) para la primera mitad de la secuencia y 487L-H6313 (Sorenson et al., 1999) para la segunda mitad. El segundo marcador mitocondrial fue un fragmento de Citocromo C oxidasa subunidad 1 (COI) de 379 pb usando los primers L6626-H7005 (Hafner et al., 1994). Como marcador nuclear se usó el intrón nuclear beta-fibrinógeno 7 (β -fibint 7) de 1,136 pb con los iniciadores B17L-B17U (Prychitko y Moore, 1997). Estos marcadores moleculares han mostrado eficiencia al momento de analizar relaciones filogenéticas y patrones biogeográficos en Columbiformes, además de mostrar en algunos casos alta congruencia filogenética entre mtDNA y nDNA (Johnson y Clayton, 2000; Johnson y Weckstein, 2011; Pereira, Johnson, Clayton, y Baker, 2007; Sangster et al., 2018; Sweet y Johnson, 2015; Sweet, Maddox, y Johnson, 2017).

Las condiciones de reacción para amplificar ND2 fueron: 1 paso inicial de 2 min de desnaturalización a 93°C, seguido de 35 ciclos con una temperatura de desnaturalización a 93°C por 30 s, una de alineación a 46°C por 30 s y una temperatura de elongación de 72°C por 30 s, por último, un paso de elongación final a 72°C por 7 min. Las condiciones para COI fueron: 95° por 5 min, 4 ciclos con 95°C por 1 min, 45° por 1 min y 72° por 1 min seguido de 30 ciclos con

93°C por 1 min, 60° por 1 min y 72° por 1 min, y la elongación final a 72° por 7 min. β -fibint 7 consistió en 95°C por 3 min, 35 ciclos con 95° por 30 s, 50°C por 30 s, 72°C por 1 min y 72°C por 7 min.

Los productos de PCR fueron visualizados por electroforesis en geles de agarosa teñidos con bromuro de etidio (BrEt) para determinar que la amplificación corresponda con lo esperado, observar la presencia de las bandas adecuadas y descartar contaminación en las muestras. Posteriormente, para su purificación y secuenciación fueron enviados a la empresa Macrogen, Inc. ubicada en Corea del Sur. Una vez obtenidos los cromatogramas se editaron con el software Geneious Prime 2019.0.4 (Kearse et al., 2012), posteriormente se realizaron los alineamientos múltiples con los algoritmos de MAFFT (Kato y Standley, 2013) usando la configuración por defecto. Por último, se obtuvieron tres matrices de datos (alineamientos), una para los marcadores mitocondriales (ND2+COI), otra para el marcador nuclear (β -fibint 7) y la matriz concatenada (ND2+COI+ β -fibint 7).

Análisis filogenético

En principio fueron seleccionados los esquemas de partición y los modelos de evolución molecular con el programa PartitionFinder v2.1.1 (Lanfear, Frandsen, Wright, Senfeld, y Calcott, 2017) por cada uno de los alineamientos: mtDNA, nDNA, y la matriz concatenada. Para las matrices donde se concatenaron secuencias se utilizaron el total de las obtenidas aún mientras algunas no cuentan con los tres marcadores completos (ND2, COI y β -fibint 7), sin embargo, los grupos externos y las muestras colectadas en las salidas a campo que se llevaron a cabo en este estudio sí cuentan con los tres marcadores moleculares. Los modelos de sustitución fueron seleccionados para cada uno de los programas donde iban a ser utilizados: MrBayes y BEAST.

Se estimaron las filogenias de cada alineamiento mediante Máxima Verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (IB). Con ML se utilizó el software RAxMLGUI (Silvestro y Michalak, 2012) seleccionando el algoritmo “ML + rapid bootstrap” (Stamatakis, Hoover, y Rougemont, 2008) con 10,000 repeticiones y el modelo de sustitución GTR. Las filogenias de IB se obtuvieron con el programa MrBayes (Huelsenbeck y Ronquist, 2001; Ronquist y Huelsenbeck, 2003), se ejecutó con 10,000,000 de generaciones, 4 corridas paralelas y 8 cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) muestreando cada 1000 generaciones. Se utilizó Tracer 1.7 (Rambaut, Drummond, Xie, Baele, y Suchard, 2018) para determinar qué cantidad de datos serían descartados como burn-in y si los parámetros de la MCMC habían llegado a una fase estacionaria. Por último, se usó FigTree v1.4.3 (Rambaut, 2010) para visualizar gráficamente los árboles filogenéticos obtenidos, editar su apariencia y se corroboró que los árboles obtenidos tuvieran nodos con valores de bootstrap por arriba de 70 para ML y 0.95 en el valor de probabilidad posterior para IB (Barker, Benesh, Vandergon, y Lanyon, 2012; Navarro-Sigüenza, Townsend Peterson, Nyari, García-Deras, y García-Moreno, 2008)

Tiempos de divergencia

Los tiempos de divergencia se estimaron utilizando el programa BEAST v.1.10.4 (Suchard et al., 2018). Se utilizaron los modelos de sustitución obtenidos en PartitionFinder v2.1.1 (Lanfear et al., 2017). Se aplicó un reloj molecular estricto, mismo que asume una tasa única de evolución constante en toda la filogenia (Pybus, 2006) con un proceso de especiación de Yule (Steel y McKenzie, 2001). Se optó por un reloj molecular estricto debido a que en conjuntos de datos intraespecíficos a menudo hay niveles bajos de variación entre ramas y en esos casos la estimación de un reloj estricto puede ser más eficiente para estimar los tiempos de divergencia

(Drummond y Bouckaert, 2015). El análisis se realizó con la matriz de los marcadores mitocondriales, se utilizó una tasa de sustitución con base en Weir y Schluter (2008), donde se estimó una tasa de sustitución para Columbiformes de $1.96 \pm 0.10\%/Ma$, misma que se ajustó a una distribución normal, lo cual ha sido aplicado en previos estudios en palomas (Sweet y Johnson, 2015; Sweet et al., 2017). Se generaron dos corridas independientes comenzando desde distinto punto al azar por 20,000,000 de generaciones, corroborando que cada una llegara a una fase estacionaria en Tracer 1.7 (Rambaut et al., 2018) y los parámetros contaran con valores de ESS >200. Una vez obtenidos los archivos de salida por cada una de las dos corridas se combinaron en uno solo con el paquete LogCombiner (Drummond y Bouckaert, 2015) y se obtuvo el árbol de máxima credibilidad de clados (MCC) con el paquete TreeAnnotator (Drummond y Bouckaert, 2015) con un burn-in del 20% y límite de probabilidad posterior de 0.5. El árbol resultante fue visualizado y editado en FigTree v1.4.3 (Rambaut, 2010).

Demografía histórica y genética de poblaciones

Una vez definidas las poblaciones con base en la hipótesis filogenética, se estimaron los análisis demográficos históricos y se calculó el valor de los parámetros de variación y diferenciación genética. Estos análisis se elaboraron en DnaSP v.6.12.01 (Rozas et al., 2017). Para ello se utilizaron solamente las secuencias concatenadas de los marcadores de mtDNA (ND2 y COI), en estos análisis se excluyeron los datos de β -fibint 7 debido a la incertidumbre en su eficiencia para análisis a nivel intraespecífico (Feldman y Omland, 2005; Prychitko y Moore, 2000) sumado a la menor cantidad de muestra obtenida, en contraste con la eficiencia del mtDNA como herramienta de diagnóstico para detectar la variación genética (Domínguez, 2007) y un mayor número de muestra.

La historia demográfica se obtuvo a partir de distribuciones *mismatch* calculadas para cada una de las poblaciones, además, se calcularon otras dos gráficas, una incluyendo las secuencias de las poblaciones simpátridas colectadas en el Tolistoque y otra con todas las secuencias utilizadas de *L. verreauxi* con el fin de observar picos bien definidos que indiquen si existe cierta estructura poblacional. Una distribución de tipo unimodal coincidente con los valores teóricos se interpreta como una expansión poblacional reciente, en cambio, una distribución multimodal (incluida la bimodal) sugiere que la población ha sido influenciada por migración, que está subdividida (mostrando estructuración poblacional) o que ha sufrido cambios demográficos alternados. Por último, una distribución irregular representa que es un linaje ampliamente distribuido o que son poblaciones que se han mantenido demográficamente estables por largo tiempo (Eguiarte *et al.*, 2007; Mullin *et al.*, 2009). Para observar la significancia de las distribuciones se utilizó el índice de raggedness (r) (Rozas *et al.*, 2017).

La variación genética se calculó a partir del estimador F_{ST} (Nei, 1987). El estadístico F_{ST} es un estimador de uso frecuente para medir la diferenciación genética, se encarga de medir la proporción de variación de las frecuencias alélicas dentro y entre poblaciones. Una ventaja que presenta es que su interpretación es sencilla, si el valor resultante es de 0, indica que las frecuencias alélicas son iguales en las poblaciones y por lo tanto no hay diferenciación, en cambio, si el valor es de 1 indica que las frecuencias alélicas son diferentes en cada una ellas (Piñero *et al.*, 2008; Planter, 2007). La diferenciación genética se midió con el parámetro de distancia corregida de Nei (D_{xy}) que mide el grado de diferenciación genética entendido como el número promedio de sustituciones de nucleótidos por sitio entre poblaciones, este estimador se puede interpretar de manera sencilla como un porcentaje (Nei, 1987). Por último, la red de haplotipos se construyó visualmente en el software PopART (Leigh y Bryant, 2015) utilizando el

algoritmo de Median Joining Network. El algoritmo de Median-joining permite saber si existen posibles haplotipos de poblaciones que no fueron muestreadas o que pasaron por un proceso de extinción, esto lo representa al introducir nodos internos en las redes (Bandelt, Forster, y Rohl, 1994).

Resultados

Secuencias

Se obtuvieron un total de 135 secuencias de DNA de 48 muestras de tejido pertenecientes a 31 localidades en México. Del total, 92 corresponden a segmentos de un aproximado de 500 pares de bases (pb) del gen ND2, al unir ambos segmentos del gen ND2 se obtuvieron secuencias de 1,041 pb, excepto para cuatro de ellas que sólo se pudo obtener la mitad del gen, estas secuencias fueron incluidas en los análisis, sumando un total de 48 secuencias; 27 secuencias correspondieron al gen COI; y por último 16 secuencias del marcador nuclear β -fibint 7. Los tres marcadores concatenados constaron de una longitud total de 2,556 pb para 15 secuencias de las cuales siete corresponden a la Sierra Tolistoque. Los modelos de evolución molecular que se ajustaron mejor a cada conjunto de datos se muestran en el cuadro 1 y en los anexos B y C.

Cuadro 1.

Modelos de sustitución molecular y sus particiones para la matriz concatenada

Programa	Particiones	Modelo
MrBayes	ND2_pos1, ND2_pos2, COI_pos2, COI_pos3, Gene3_FIB7	GTR+I+G
	ND2_pos3, COI_pos1	GTR+G
BEAST	ND2_pos1, ND2_pos2, COI_pos2, COI_pos3, Gene3_FIB7	GTR+I
	ND2_pos3, COI_pos1	TrN+I+G
RaxML	ND2_pos1, ND2_pos2, COI_pos2, COI_pos3, Gene3_FIB7	GTR
	ND2_pos3, COI_pos1	GTR

Se muestran los modelos de sustitución y particiones para cada uno de los programas utilizados en los análisis filogenéticos.

Filogenias y red de haplotipos

Las filogenias obtenidas por ML e IB a partir de la matriz concatenada de mtDNA junto al marcador de nDNA (ND2 + COI + β -fibint 7) y la matriz que utiliza únicamente los dos marcadores de mtDNA (ND2 + COI) recuperan una topología similar con al menos cuatro clados principales dentro de *L. verreauxi* (Fig. 4 y 5). Los clados presentan un fuerte soporte, es decir, con valores de bootstrap (BS) >70% y probabilidad posterior (PP) ≥ 0.95 (Ávila-Valle et al., 2012; Hillis y Bull, 1993; Navarro-Sigüenza et al., 2008, Soltis y Soltis, 2003), sin embargo, los valores de soporte al utilizar sólo los marcadores mitocondriales (Fig. 4) son más altos que los valores en la filogenia que incluye el marcador nuclear (Fig. 5).

Las filogenias recuperaron que la divergencia más antigua separa dos grandes grupos, uno de ellos corresponde a un clado denominado como “Norte” que abarca el área más septentrional de la distribución de *L. verreauxi* al norte del Istmo de Tehuantepec e incluye a las subespecies *L. v. capitalis* y *L. v. angelica*, este clado es hermano del segundo grupo conformado de los tres clados restantes denominado “CSA” (Centro y Sur América). Dentro del grupo CSA se tiene una divergencia que divide a dos clados presentes en el sureste de México nombrados como “Pacífico” que incluye a *L. v. bangsi* distribuido al sur del IT sobre las tierras bajas de la vertiente del Pacífico y “Yucatán” que corresponde a *L. v. fulviventris* distribuida en la Península de Yucatán. A su vez los clados Pacífico-Yucatán son hermanos del clado que incluye al resto de las muestras pertenecientes al Istmo de Panamá y América del Sur. La filogenia mostró estructura geográfica (Fig. 6), sin embargo, en la Sierra Tolistoque dos de las muestras pertenecientes al clado Norte son simpátridas con individuos pertenecientes al clado Pacífico, además, algunas muestras del clado Norte se distribuyen al sur del IT (Fig. 7).

La topología recuperada utilizando únicamente el marcador β -fibint 7 (nDNA) (Fig. 8) no mostró similitud en las relaciones filogenéticas obtenidas con el árbol de mtDNA (Fig. 4). El árbol presenta dos grandes grupos, dentro de cada uno se incluyeron muestras de *L. verreauxi* junto con muestras que corresponden a sus especies hermanas utilizadas como grupo externo, además, las muestras de algunos clados comparten una serie de indels que coinciden en posición y longitud. Los nodos presentan valores de soporte de BS > 70 y PP > 0.76, algunos de ellos con fuerte soporte (valores de BS > 90 y PP > 0.90).

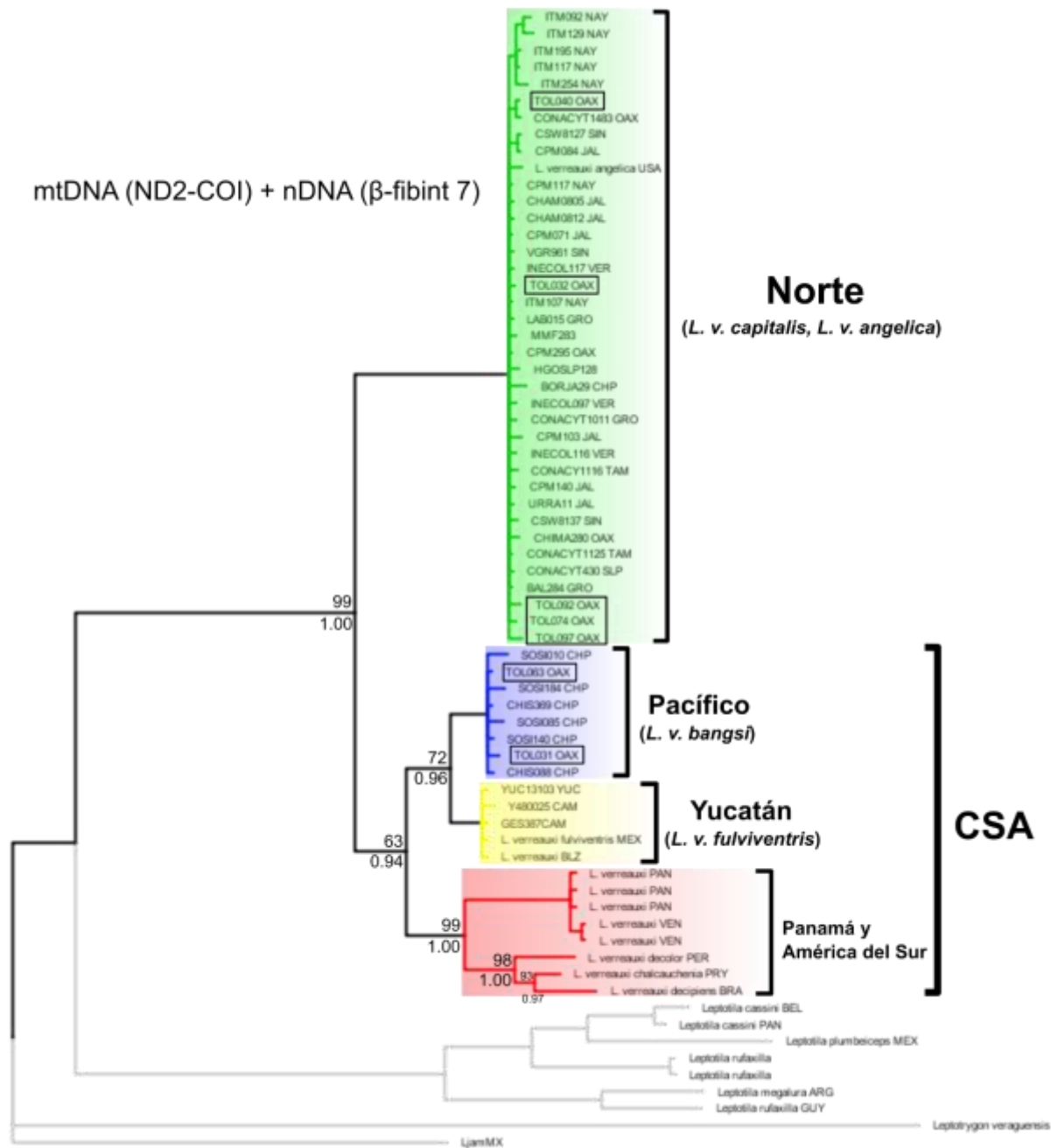


Figura 4. Hipótesis filogenética a partir de la matriz concatenada.

Árbol obtenido a partir de la matriz concatenada de marcadores mitocondriales (ND2 y COI) y el marcador nuclear (β -fibint 7). La topología corresponde al árbol obtenido por IB pues muestra un poco más de resolución en las ramas terminales, no obstante, el árbol de ML coincide en topología. En la parte posterior de los nodos se muestra el valor de bootstrap obtenido por Máxima Verosimilitud y en la parte inferior el valor de probabilidad posterior obtenido de Inferencia Bayesiana. Encerrado en un rectángulo se resaltan las muestras colectadas en la Sierra Tolistoque, Oaxaca.

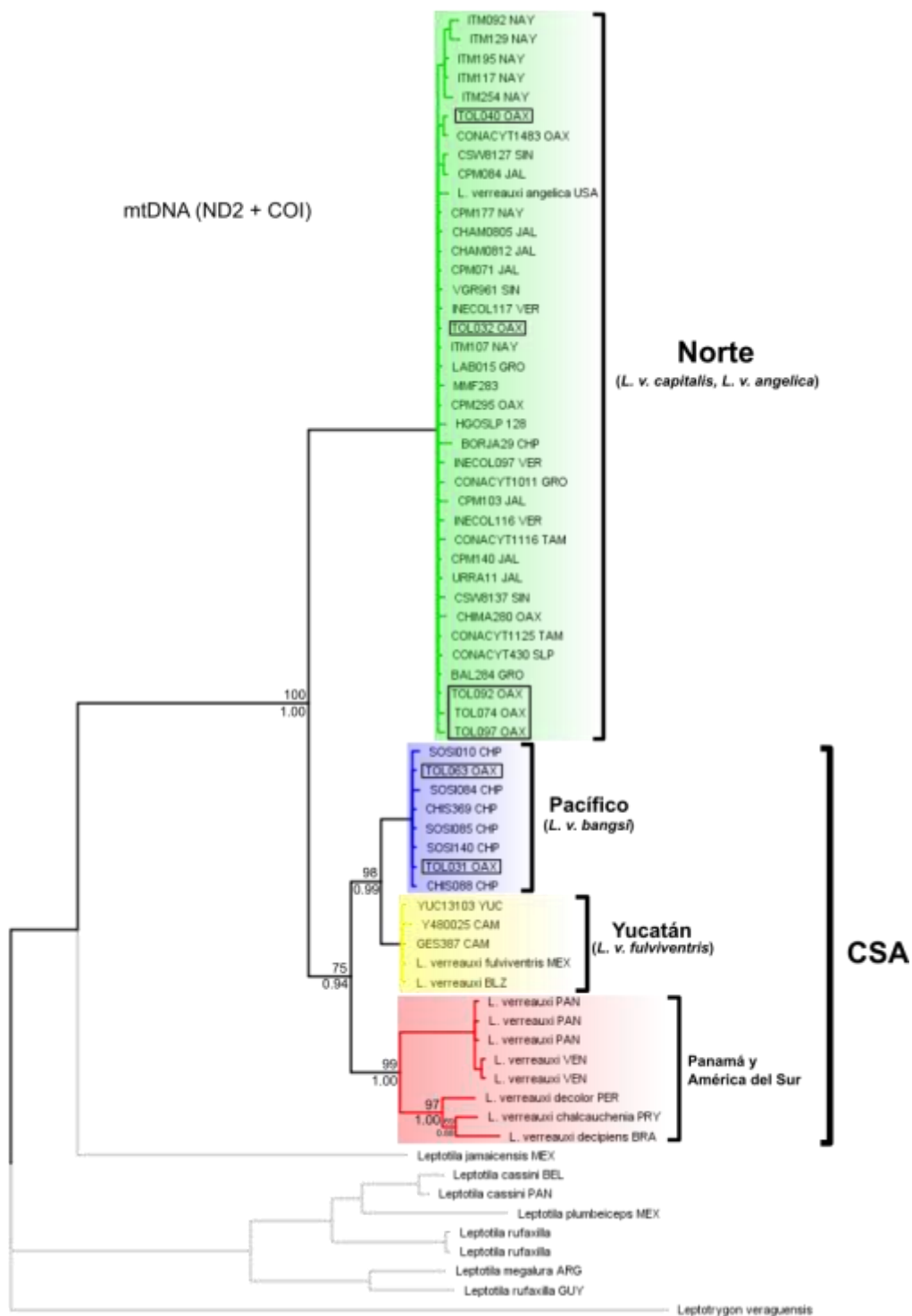


Figura 5. Hipótesis filogenética a partir de mtDNA.

La topología recuperada muestra cuatro clados con buen soporte mayor que en el árbol de la figura 4. Los valores superiores de cada nodo muestran el valor de Bootstrap (ML) y los valores inferiores la probabilidad posterior (IB). Encerrado en un rectángulo se resaltan las muestras colectadas en la Sierra Tolistoque, Oaxaca. El árbol corresponde al obtenido por IB.

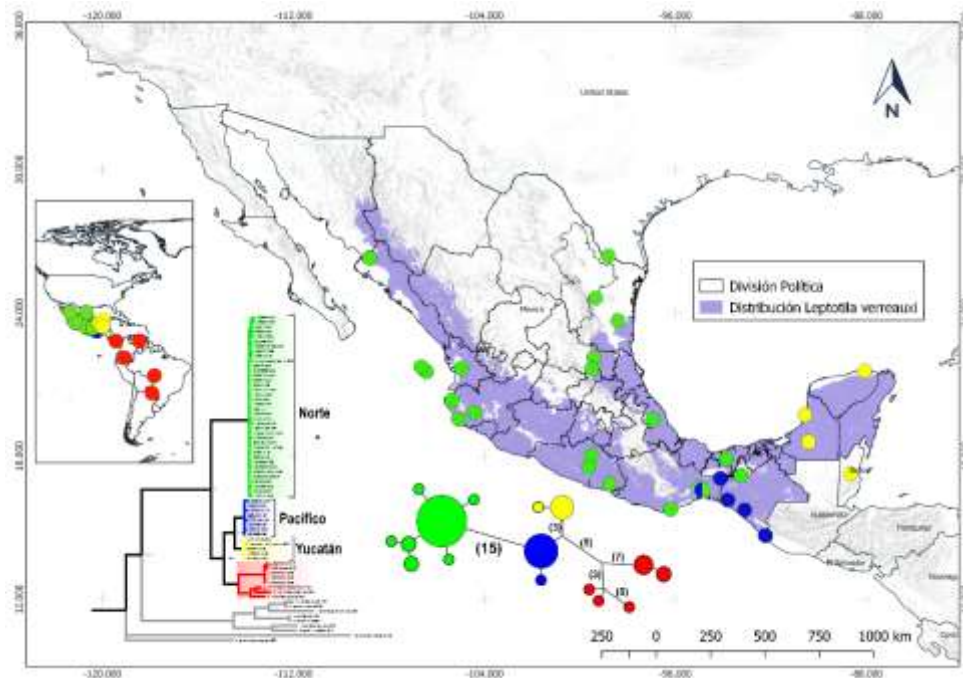


Figura 6. Representación geográfica de la hipótesis filogenética. Correspondencia geográfica de los cuatro grupos genéticos obtenidos en la hipótesis filogenética y la red de haplotipos con la distribución geográfica de *Leptotila verreauxi*.

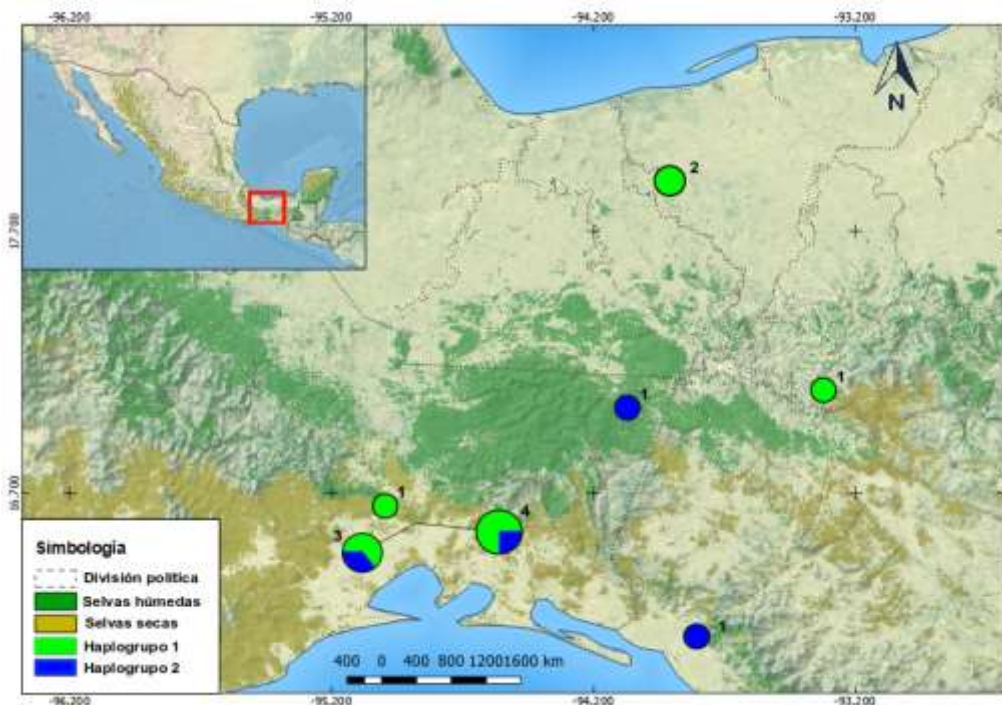


Figura 7. Poblaciones simpátricas de *Leptotila verreauxi* en el Istmo de Tehuantepec. Las gráficas de pastel con ambos haplogrupos representan al número de organismos.

Demografía histórica y flujo génico

Las distribuciones *mismatch* (Fig. 10) fueron calculadas para cada uno de los tres haplogrupos establecidos en México por la hipótesis filogenética y la red de haplotipos. Las tres exhiben un crecimiento poblacional con valores de raggedness (r) no significativos (>0.05), gráficamente se observa una coincidencia de las frecuencias observadas con las frecuencias esperadas bajo la hipótesis de expansión poblacional. En la gráfica del Tolistoque (Fig. 10e) se pueden observar dos conjuntos de picos en los datos que corresponden a dos poblaciones distintas, al igual en la gráfica resultante de todas las secuencias de *L. verreauxi* (Fig. 10d) se muestran al menos cuatro picos de datos bien definidos que probablemente corresponden al número de haplogrupos recuperados en la filogenia.

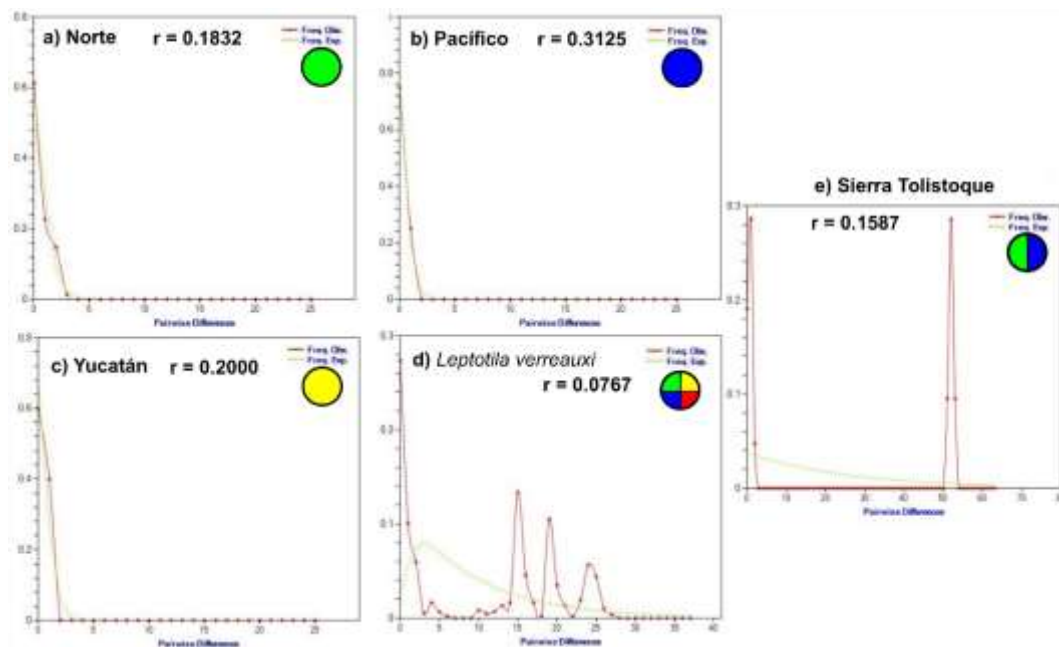


Figura 10. Distribuciones *mismatch*. a), b) y c) presentan un crecimiento poblacional repentino. d) muestra una distribución multimodal con al menos cuatro grupos de datos lo que corresponde a cada uno de los haplogrupos formados en la hipótesis filogenética. e) distribución utilizando los datos de las muestras colectadas en la Sierra del Tolistoque, donde se muestran dos picos, lo que apoya la hipótesis de dos poblaciones distintas. Los círculos de color representan a cada uno de los haplogrupos incluidos en cada análisis.

Los índices F_{ST} y D_{XY} muestran una fuerte diferenciación entre la mayoría de las poblaciones (Cuadros 2 y 3). Los valores de F_{ST} son cercanos a uno para todas ellas, lo que indica que existe alta fijación genética para los marcadores utilizados entre esos pares de poblaciones. El mayor aislamiento entre poblaciones continuas geográficamente resulta entre las poblaciones del grupo Norte y las poblaciones en México del grupo CSA (Pacífico y Yucatán) con valores muy cercanos a uno (0.97413 y 0.97569), los valores disminuyen hasta 0.7 en las comparaciones con las poblaciones de Panamá y América del Sur. El índice D_{XY} mide número promedio de sustituciones de nucleótidos por sitio, estos valores transformados a porcentaje se pueden interpretar como el grado de divergencia genética. Las divergencias más altas son entre las poblaciones del grupo Norte contra el resto de las poblaciones, la mayor divergencia es de 4.7% al compararla con las poblaciones de Panamá y América del Sur. Para las poblaciones mexicanas, los valores también son elevados, con una divergencia de 3.2% entre la población Norte y Pacífico y de 4% entre Norte y Yucatán.

Cuadro 2. Valores de F_{ST} y D_{XY} de las poblaciones de *L. verreauxi* en México

	Norte (<i>angelica-capitalis</i>)	Pacífico (<i>L. v. bangsi</i>)	Yucatán (<i>L. v. fulviventris</i>)	Panamá y América del Sur
Norte (<i>angelica-capitalis</i>)	-	0.03211 (3.2%)	0.04060 (4%)	0.04689 (4.7%)
Pacífico (<i>L. v. bangsi</i>)	0.97413	-	0.00901 (0.9%)	0.02526 (2.5%)
Yucatán (<i>L. v. fulviventris</i>)	0.97569	0.92486	-	0.02906 (3%)
Panamá y América del Sur	0.83232	0.70103	0.73477	-

Los valores inferiores pertenecen al índice F_{ST} y los superiores a D_{XY} también expresados en porcentaje. Los valores en rojo representan a las poblaciones simpátricas.

Debido a que las muestras colectadas en la Sierra del Tolistoque pertenecen a dos haplogrupos diferentes y son simpátridas, se calcularon los dos índices de diferenciación genética sólo para estas muestras. Los valores obtenidos concuerdan con los valores que incluyen a todos los individuos de ambas poblaciones (Cuadro 3). El valor de F_{ST} de 1 indica que están altamente diferenciadas y D_{XY} una divergencia de ~3%.

Cuadro 3. Valores de F_{ST} y D_{XY} de las poblaciones simpátridas de la Sierra Tolistoque

Población 1	Población 2	F_{ST}	D_{XY}	D_{XY} (%)
Norte (TOL)	Pacífico (TOL)	1.0	0.03125	~3%

Pacífico (TOL) considera únicamente dos individuos.

Tiempos de divergencia

El reloj molecular estricto (Fig. 11) sugiere que la divergencia más antigua correspondiente a la del linaje Norte del resto de linajes ocurrió entre el Plioceno Tardío y el Pleistoceno Inferior, hace aproximadamente 2.5 Ma (1.9-3.4 Ma, HPD 95%). La divergencia de los linajes que abarcan parte del sureste de México (Pacífico-Yucatán) de aquellos en Panamá y América del Sur, ocurrió hace 1.8 Ma (1.3-2.4 Ma, HPD 95%) en el Pleistoceno Inferior. Además, se puede observar una divergencia más reciente entre los linajes Pacífico y Yucatán que ocurrió hace 0.9 Ma (0.6-1.3 Ma HPD 95%), esta divergencia aún pertenece al Pleistoceno Inferior. Por último, otro evento remarcable es el lapso que corresponde a la posible formación de una vía marítima en el Istmo de Tehuantepec hace aproximadamente 2 a 3 Ma (Barber y Klicka, 2010; Sosa-López et al., 2013).

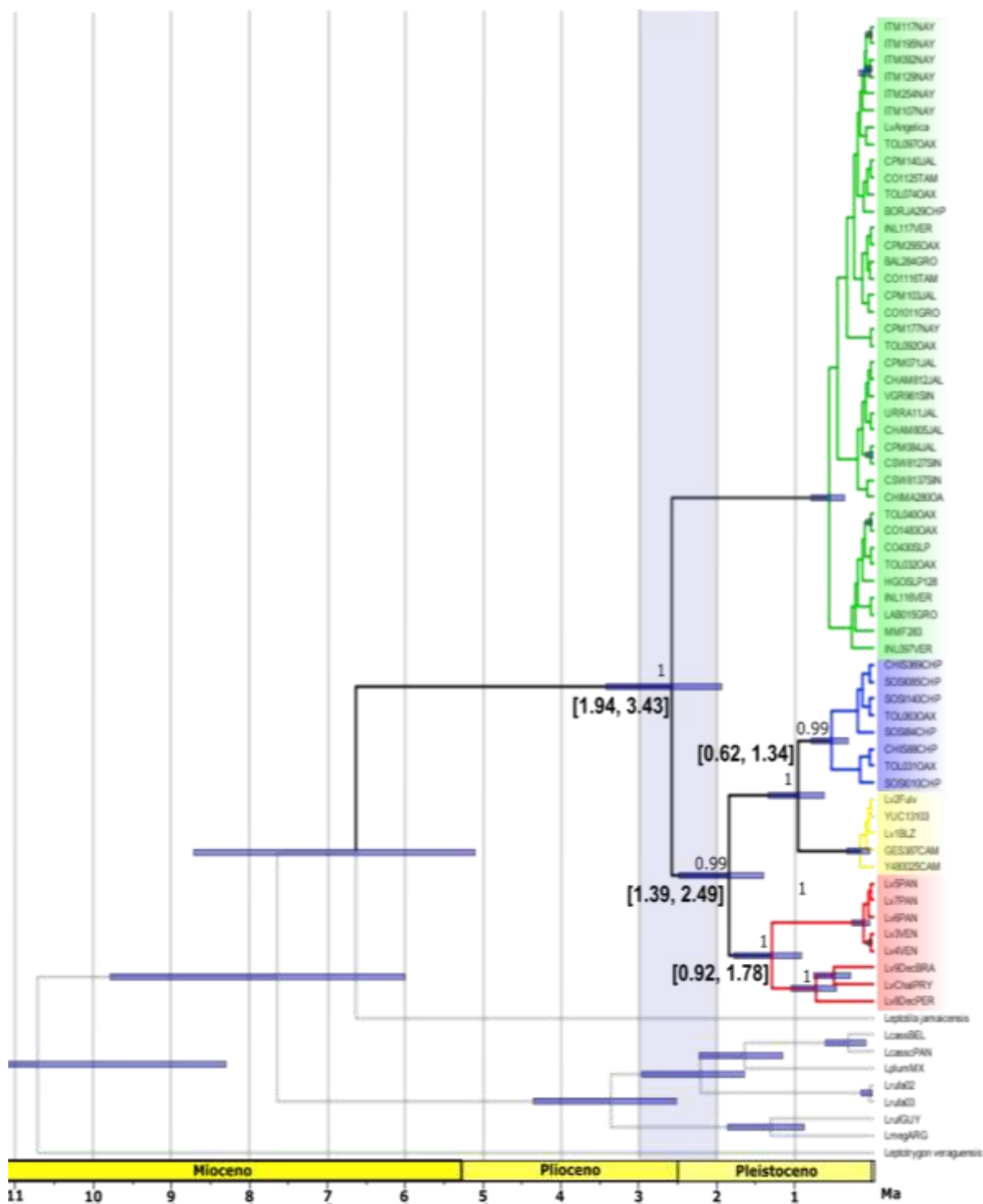


Figura 11. Tiempos de divergencia. Las barras azules muestran los rangos de 95% HPD (High Posterior Density), la franja vertical azul representa el tiempo estimado de la posible formación de una vía marítima en el Istmo de Tehuantepec. Los números en los nodos son el valor de probabilidad posterior de IB. Las épocas se asignaron con base en la Tabla Cronoestratigráfica Internacional v2018/08 (Cohen, Finney, Gibbard, y Fan, 2013).

Discusión

Patrones filogenéticos

Las hipótesis filogenéticas obtenidas por Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud a partir de los marcadores de DNA mitocondrial (Fig. 5) y de la matriz concatenada con el marcador de DNA nuclear (Fig. 4), recuperaron al menos cuatro clados con fuerte soporte. Los árboles obtenidos concuerdan con las topologías presentadas en estudios previos a nivel supraespecífico enfocados en comprender las relaciones filogeográficas de las palomas del Nuevo Mundo (Banks et al., 2013; Johnson y Weckstein, 2011).

El clado Norte agrupa dos subespecies, una es *L. v. angelica* que ocupa desde el sur de Texas y gran parte de las tierras bajas en las costas del centro de México hasta el IT y la segunda es *L. v. capitalis* que se distingue por ser ligeramente más grande y habitar en las Islas Tres Marías, cerca de las costas de Nayarit (Friedmann et al., 1950; Hogan, 1999). *L. v. capitalis* forma un grupo polifilético con *L. v. angelica*, esto puede ser resultado de una etapa de diferenciación temprana en la población de las Islas Marías que aún no alcanza monofilia (Leliaert et al., 2014). El clado Yucatán coincide con la subespecie *L. v. fulviventris* que se caracteriza por mostrar una coloración ligeramente más intensa en el plumaje de las partes inferiores (Hogan, 1999) y habita en el sureste de México en las tierras bajas de las costas del Océano Atlántico (Golfo de México) y las tierras bajas tropicales de la Península de Yucatán (Friedmann et al., 1950). El clado nombrado Pacífico coincide con la subespecie *L. v. bangsi* presente también en el sureste mexicano, se distribuye en las tierras bajas de las vertiente del Océano Pacífico a un costado de la Sierra Madre de Chiapas, la distribución de esta subespecie para México sólo es mencionada al extremo sur en el Soconusco, Chiapas (Friedmann et al., 1950), pero la filogenia indica que

probablemente la distribución de esta población se extienda hasta el Valle de Tehuantepec donde se encuentra en simpatría con las población del clado Norte (*L. v. angelica*). La simpatría entre estas dos poblaciones es evidenciada a partir de las muestras colectadas en las mismas localidades de la Sierra Tolistoque, al sur del Valle de Tehuantepec, donde cinco de las siete muestras se agruparon dentro del clado Norte y las dos restantes dentro del clado Pacífico que agrupa muestras de *L. v. bangsi* (Pacífico) (Fig. 6).

A diferencia de las filogenias elaboradas con marcadores mitocondriales, la filogenia recuperada con β -fibint 7 no recuperó las mismas relaciones (Fig. 8). Uno de los motivos por los que no es posible recuperar una topología similar es la baja tasa de sustitución de β -fibint 7 (Feldman y Omland, 2005). La tasa de sustitución de los intrones es más lenta que la tasa de sustitución estandar del mtDNA (2%/Ma) (Brown, George, y Wilson, 1979; Weir y Schluter, 2008) pero en general es más rápida que las secuencias de exón (Prychitko y Moore, 2003), β -fibint 7 tiene una tasa de sustitución en Columbiformes de 0.53% de divergencia por millón de años (Johnson y Clayton, 2000). En el caso de *Leptotila verreauxi*, además la presencia de algunos indels en las secuencias podría estar interfiriendo. Los indels presentes en las secuencias obtenidas en su mayoría son deleciones, estas pérdidas de material genético coinciden en longitud y ubicación (12 y 5 pares de bases) con las encontradas en otras especies del género *Leptotila* por Johnson (2004), quien analizó el papel que desempeñan los intrones en la evolución de los genomas nucleares y elabora una filogenia con diferentes especies de Columbiformes, las deleciones también coinciden con secuencias descargadas de GenBank del mismo gen registradas con los números de acceso AF279715 y AF279716. En su estudio Johnson (2004), no menciona la presencia de estas deleciones dentro de las secuencias que utiliza de *L. verreauxi*, por lo tanto, es la primera vez que se observan en esta especie. En aves el

intrón β -fibint 7 ha sido generalmente utilizado con un enfoque centrado en la variación interespecífica (Johnson, 2004; Johnson y Clayton, 2000; Johnson, Clayton, Dumbacher, y Fleischer, 2010; Lapiedra, Sol, Carranza, y Beaulieu, 2013; Pereira, Johnson, Clayton, y Baker, 2007; Prychitko y Moore, 2000, 2003). En un estudio realizado con pájaros carpinteros (Picidae), Prychitko y Moore (2000) observaron una leve variación intraespecífica en unos cuantos de los especímenes que utilizaron, sugieren que dicha variación en las secuencias de β -fibint 7 no confundiría la estimación de las filogenias para las especies, sin embargo, su aproximación es a partir de dos especímenes secuenciados por cada especie. Por lo tanto el marcador β -fibint 7 puede ser de uso limitado para resolver relaciones poco profundas en aves pero muy adecuado para resolver relaciones profundas (Feldman y Omland, 2005; Kearns et al., 2018). En *L. verreauxi* es posible que la variación a nivel intraespecífico de β -fibint 7 esté influyendo en la estimación de filogenias, dificultando la obtención de grupos monofiléticos similares a los observados en la filogenia con mtDNA. La combinación de datos de múltiples intrones puede proporcionar resolución en linajes estrechamente relacionados (Feldman y Omland, 2005).

Genética de poblaciones y demografía histórica

La red de haplotipos (Fig. 9) y las distribuciones *mismacth* (Fig. 10) elaboradas para observar la estructura poblacional de los conjuntos de datos a partir de los marcadores concatenados de mtDNA, respaldan la hipótesis filogenética y su estructura geográfica (Fig. 6). Al comparar la red y la filogenia se observa concordancia al recuperar el mismo número de grupos, la población Norte resulta ser la más diferenciada con un número elevado de pasos mutacionales y emparentada con la población del Pacífico. Esta cantidad de pasos mutacionales se puede interpretar como una acumulación de mutaciones durante un periodo relativamente largo de

aislamiento con respecto a las poblaciones vecinas, lo que da como resultado alta diferenciación genética. El resto de las poblaciones no muestran distancias mutacionales tan elevadas entre ellas como el caso mencionado anteriormente, sin embargo, sí muestran una marcada diferenciación entre ellas. La red de haplotipos además recuperó tres nodos extra entre los haplogrupos de Centro y Sur América, estos nodos podrían ser haplotipos de poblaciones que no fueron muestreadas o que pasaron por un proceso de extinción (Bandelt, Forster, y Rohl, 1994).

Al comparar cada una de las poblaciones para medir el grado de aislamiento y diferenciación genética, en general se observaron valores por arriba del 2.5% y hasta 4.7%, en el mayor de los casos con el parámetro D_{XY} (Cuadro 2 y 3). Estos resultados resultan interesantes si se considera que algunos autores han propuesto que un 2.7% de diferenciación genética es suficiente para determinar especies distintas (Hebert, Stoeckle, Zemplak, y Francis, 2004). El índice F_{ST} mostró valores cercanos a 1 para los pares de poblaciones que se distribuyen al norte y un valor de 1 si sólo se consideran las muestras de los individuos simpátridos en la Sierra Tolistoque; los valores disminuyen en magnitud al comparar el resto de las poblaciones de Centro y Sur América, aun así, todas ellas se pueden considerar aisladas genéticamente pues presentan valores altos comparados con otros estudios en aves (Klicka, Spellman, Winker, Chua, y Smith, 2011; Puebla-Olivares et al., 2008). Las distribuciones *mismatch* (Fig. 10) presentan un crecimiento poblacional reciente para cada uno de los tres linajes mexicanos lo que indica que cada una de ellas han pasado por cambios poblacionales similares.

Patrones filogeográficos

La topología del árbol sumada a los tiempos de divergencia y la estructura geográfica respaldan la hipótesis mencionada por Johnson y Weckstein (2011). Estos autores mencionan

que las primeras divergencias de *Leptotila verreauxi* ocurrieron en la parte septentrional de su área de distribución y continuó de forma escalonada a través de América Central por el Istmo de Panamá, hasta dar lugar a las divergencias más recientes en América del Sur. Los tiempos estimados por el reloj molecular en este estudio sugieren que la divergencia de los linajes del clado sudamericano ocurrieron entre 1.3 y 2.4 Ma en el pasado durante el Pleistoceno Inferior y son posteriores al cierre *sensu stricto* del Istmo de Panamá hace ~2.8 Ma (O’Dea et al., 2016).

El reloj molecular (Fig. 11) indica que la divergencia más antigua entre el linaje del clado Norte y el linaje que agrupa al resto de clados de Centro y Sur América ocurrió hace 1.9-3.4 Ma, rango que corresponde al Plioceno Tardío y Pleistoceno Inferior. El patrón de diversificación este-oeste en el IT es más evidente en especies de tierras altas separadas por las tierras bajas del Valle de Tehuantepec. Barber y Klicka (2010) sugieren que la diversidad intraespecífica de las aves de montaña que se encuentra a cada lado del IT se fragmentó durante dos pulsos de divergencia distintos, proponen que los eventos responsables de dicho patrón de divergencia son las fluctuaciones en el clima y la formación de una vía marítima que ocurrieron durante el Pleistoceno-Plioceno Tardío.

El periodo Cuaternario (2.58 Ma) que inicia con el Pleistoceno (Cohen et al., 2013), se caracteriza por presentar fluctuaciones climáticas globales que causaron una serie de glaciaciones, mismas que modificaron los patrones de distribución de los organismos y dejaron huella en la estructura genética de las poblaciones (Hewitt, 2000). En el IT es probable que estos eventos climáticos influyeran en la divergencia de las poblaciones, al conectar los bosques de montaña durante cada ciclo glacial, lo que para las poblaciones de tierras bajas significaría una barrera principalmente en un sentido norte-sur. Un problema para esta explicación radica en que se espera que sólo la glaciación más reciente deje huella genética, borrando la evidencia de

divergencias previas (Barber y Klicka, 2010). Las poblaciones de *L. verreauxi* que se encuentran en simpatria en el IT divergieron hace 1.9-3.4 millones de años según los datos obtenidos en este estudio, y presentan un alto grado de diferenciación genética. Este patrón se puede explicar a partir de la hipótesis en la que existió una vía marítima en el Istmo de Tehuantepec, misma que pudo actuar como barrera dividiendo a las poblaciones en un sentido este-oeste y una vez que esta transgresión marina desapareció, las poblaciones en ambos extremos se dispersaron resultando en un contacto secundario. El patrón de divergencia en sentido este-oeste en el Istmo de Tehuantepec para aves de tierras bajas como el observado en *Leptotila verreauxi* que divide a las poblaciones del norte de las poblaciones del sureste de México, concuerda con algunos otros casos, como en la Matraca Nuca Canela (*Campylorhynchus rufinucha*) (Sosa-López et al., 2013; Vázquez-Miranda, Navarro-Sigüenza, y Omland, 2009), donde se recuperaron dos unidades evolutivas separadas por el IT, “*humilis*” al Oeste y “*capistratus*” al Este, presentan variación vocal y genética aparentemente producto del aislamiento geográfico. La explicación propuesta más adecuada para la variación ha sido la existencia de una barrera marítima a través del IT formada hace aproximadamente 3 Ma; además, en ese estudio también encuentran una zona de contacto secundario en la vertiente del Pacífico cerca del IT. En otro estudio con el Cuclillo Canelo (*Piaya cayana*), se presenta que el Istmo actúa como barrera para las subespecies *P. c. mexicana* al Oeste y *P. c. termophila* al Este (Cayetano-Rosas, 2018), estas poblaciones aparentemente también exhiben una zona de contacto en el este de Oaxaca, donde sólo se conoce un espécimen con caracteres intermedios (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004). Estos datos sugieren que el IT ha influenciado de manera importante en la diversificación algunos taxones de aves de tierras bajas, mismas que muestran zonas de contacto secundario; por lo tanto, una explicación a estos patrones es la de la formación de una vía marítima que ocurrió entre 2 y 3 Ma

en el pasado (Barber y Klicka, 2010; Sosa-López et al., 2013) que actuó como barrera geográfica promoviendo diferenciación genética entre las poblaciones divididas y dando como resultado dispersiones posteriores una vez que la vía marítima desapareció.

Otros datos que podrían respaldar la idea de una transgresión marina causante de la diversificación entre los linajes de *L. verreauxi* presentes en IT, son los de un análisis filogeográfico con el Pavito Alas Negras (*Myioborus miniatus*) (Pérez-Emán et al., 2010), que recupera una topología similar a la de *L. verreauxi*, donde existe un linaje basal (*M. m. miniatus*) que se distribuye al Oeste del IT altamente divergente (5% no corregido) de un linaje hermano que agrupa al resto de las poblaciones que ocupan Centro y Sur América. Si estos patrones de diversificación en aves de tierras bajas y tierras altas están relacionados, indicaría que existieron algunos eventos históricos en el Istmo de Tehuantepec que han afectado a múltiples taxones con ecologías distintas. Los patrones de divergencia en la zona del IT deben ser analizados con cautela debido a la complejidad evolutiva que presenta el Istmo donde los eventos vicariantes son causados por diferentes mecanismos operando en diferentes tiempos y donde inclusive la visión tradicional de una sola vía marítima es insuficiente para explicar las inferencias de varios episodios de diversificación (Ornelas et al., 2013).

Un resultado interesante es que dos poblaciones de *L. verreauxi* sean simpátridas (Fig. 7) y que además muestren un alto grado de divergencia. Este patrón ha sido reportado en pocas ocasiones en distintos taxones (Tominaga, Watanabe, Kakioka, Mori, y Jeon, 2009; Xiao et al., 2012), entre ellos en aves (Benham y Cheviron, 2019; Hogner *et al.*, 2012). Los patrones inusuales de mtDNA pueden revelar aspectos interesantes de la biología de una especie y para explicarlos se requiere discernir entre los muchos escenarios posibles que podrían subyacer en cualquier patrón de mtDNA. Estos patrones de alta divergencia en linajes de mtDNA simpátrido

se interpretan regularmente como una mezcla de linajes aislados históricamente y que tienen un contacto secundario (Benham y Cheviron, 2019; Hogner et al., 2012). Cabe mencionar que las zonas de contacto secundario son interesantes porque brindan la oportunidad de evaluar el nivel de aislamiento reproductivo entre taxones relacionados que se han diferenciado recientemente, de esta manera es posible probar de manera segura el estado de su especie (Pons, Masson, Oliosio, y Fuchs, 2019).

Los resultados obtenidos en este estudio se asemejan a los obtenidos por Hogner et al., (2012), quienes probaron cinco hipótesis que podrían dar lugar a dicho patrón de divergencia. De estos supuestos, dos pueden explicar los patrones observados para *L. verreauxi* en el IT: 1) que se trate de especies crípticas y que en realidad el estado taxonómico de la especie es incorrecto, o 2) que la divergencia se deba a un periodo de aislamiento geográfico seguido de un contacto secundario; en este caso hay dos escenarios posibles, uno es que en ausencia de barreras reproductivas los linajes mezclen sus genomas cuando entren en contacto debido a una introgresión bidireccional, o por otro lado, que se hayan formado fuertes barreras reproductivas mientras se encontraban en alopatría y ninguno de los taxones pueda formar híbridos cuando estén en contacto geográfico (Pons et al., 2019). Al no encontrar evidencia de hibridación en los haplogrupos de *L. verreauxi* en el IT el escenario más plausible es que actualmente sus linajes cuenten con fuertes barreras reproductivas (Hogner et al., 2012). Sin embargo, por el número reducido de individuos muestreados en la zona de contacto se requieren estudios adicionales para poder observar a mayor detalle el nivel de flujo génico en las poblaciones de la región de contacto en el IT. Además, es necesario realizar estudios que incluyan distintas fuentes de evidencia, tales como análisis morfométricos, bioacústicos y ecológicos, entre otros, para descartar la posibilidad de especies crípticas.

Los análisis moleculares han contribuido a reevaluar el estado taxonómico de algunas subespecies de aves, y con ello poder proponer y delimitar nuevas especies (Cortés-Rodríguez et al., 2008; García-Deras et al., 2008; Navarro-Sigüenza, Townsend Peterson, Nyari, García-Deras, y García-Moreno, 2008). En algunos casos puede existir diferenciación genética sin diferenciación morfológica marcada (Sánchez-González, Hosner, y Moyle, 2015; Zamudio-Beltrán y Hernández-Baños, 2015). En el caso de *L. verreauxi*, resultaba necesario explorar con mayor detalle sus patrones filogeográficos con el fin de aclarar su taxonomía. La hipótesis filogenética presentada por este estudio no coincide con la clasificación que reconoció a *L. fulviventris* como una especie separada (Hogan, 1999) pues no se agruparon en un mismo linaje las cuatro subespecies presentes en México como se esperaría que coincidiera en caso de que el antes llamado *L. fulviventris* fuera un taxón separado, en todo caso la filogenia molecular muestra que el clado del grupo Norte que incluye a las subespecies *L. v. capitalis* y *L. v. angelica* es el más divergente del resto con valores de divergencia por arriba del 3%.

Conclusiones

Las hipótesis filogenéticas de *Leptotila verreauxi* mostradas en este estudio son las primeras elaboradas a nivel intraespecífico y aportan un panorama más claro sobre las relaciones filogenéticas entre sus poblaciones, en especial para las que están presentes en México. Tanto las estimadas a partir de marcadores mitocondriales como nucleares resultan interesantes. Las primeras revelaron que existe estructura geográfica, mientras que las segundas mostraron una posible deficiencia para reconstruir filogenias a nivel intraespecífico en *L. verreauxi* a partir del intrón 7 del beta-fibrinógeno, un marcador utilizado con frecuencia para comprender las relaciones evolutivas en palomas del Nuevo Mundo.

Los resultados indican que la estructura genética de *L. verreauxi* presenta correspondencia geográfica que coincide con algunas de las subespecies reconocidas en Mesoamérica, donde el Istmo de Tehuantepec juega un papel importante. Se apoya la hipótesis de una vía marítima en el IT que en algún momento funcionó como barrera geográfica para las aves de tierras bajas. Esta vía marítima al dividir las poblaciones en un sentido este-oeste permitió la divergencia de las poblaciones de *L. verreauxi* distribuidas en cada extremo del IT y una vez que la vía marítima desapareció las poblaciones se dispersaron para culminar en un contacto secundario.

Resulta interesante el alto grado de divergencia en el mtDNA entre poblaciones simpátridas, sugiriendo que linajes profundamente divergentes, pero cercanamente relacionados logran coexistir. Por último, cabe resaltar que este estudio no se enfocó en explorar los patrones filogeográficos de las poblaciones del Istmo de Panamá y América del Sur donde también podrían existir patrones interesantes, entre ellos, niveles de divergencia por arriba del 2%.

Referencias

- Ávila-Valle, Z. A., Castro-Campillo, A., León-Paniagua, L., Salgado-Ugalde, I. H., Navarro-Sigüenza, A. G., Hernández-Baños, B. E., y Ramírez-Pulido, J. (2012). Geographic variation and molecular evidence of the Blackish Deer Mouse complex (*Peromyscus furvus*, Rodentia: Muridae). *Mammalian Biology*, 77(3), 166–177.
doi:10.1016/j.mambio.2011.09.008
- Avise, J. C. (2009). Phylogeography: Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1), 3-15. doi:10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E.,...Saunders, N. C. Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 489–522.
doi:10.1146/annurev.es.18.110187.002421
- Bandelt, H.-J., Forster, P., y Rohl, A. (1994). Median-Joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies. *Molecular Biology*, 16(1), 37–48. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036
- Bandelt, H.-J., Forster, P., y Rohl, A. (1994). Median-Joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies. *Molecular Biology*, 16(1), 37–48. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036
- Banks, R. C., Weckstein, J. D., Remsen, J. V., y Johnson, K. P. (2013). Classification of a clade of new world doves (*Columbidae: Zenaidini*). *Zootaxa*, 3669(2), 184–188.
doi:10.11646/zootaxa.3669.2.11
- Barber, B. R., y Klicka, J. (2010). Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 2675-2681. doi:10.1098/rspb.2010.0343
- Barker, F. K., Benesh, M. K., Vandergon, A. J., y Lanyon, S. M. (2012). Contrasting

- Evolutionary Dynamics and Information Content of the Avian Mitochondrial Control Region and ND2 Gene. *PLoS ONE*, 7(10). doi:10.1371/journal.pone.0046403
- Barrier, E., Velasquillo, L., Chavez, M., y Gaulon, R. (1998). Neotectonic evolution of the Isthmus of Tehuantepec (southeastern Mexico). *Tectonophysics*, 287(1–4), 77–96. doi: 10.1016/S0040-1951(98)80062-0
- Benham, P. M., y Cheviron, Z. A. (2019). Divergent mitochondrial lineages arose within a large, panmictic population of the Savannah sparrow (*Passerculus sandwichensis*). *Molecular Ecology*, 0–3. doi: 10.1111/mec.15049
- Benson, D. A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J., y Sayers, E. W. (2013). GenBank. *Nucleic Acids Research*, 41(D1), D36-42. doi: 10.1093/nar/gks1195
- Berlanga, H., Gómez de Silva, H. V., Vargas-Canales, V. M., Rodríguez-Contreras, V., Sánchez-González, L. A., Ortega-Álvarez R., y Calderón-Parra, R. (2015). *Aves de México : lista actualizada de especies y nombres comunes 2015*. CONABIO. México, D.F.
- Binford, L. C. (1989). *A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca*. *Ornithological Monographs No. 43*. Kansas, USA.
- Burbrink, F., y A. Castoe, T. (2009). Molecular Phylogeography of Snakes. En Mullin, S. J., y Seigel, R. A. (Eds.), *Snakes Ecology and Conservation* (pp. 38–77). New York, USA: Cornell University Press.
- Brown, W. M., George, M., y Wilson, A. C. (1979). Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76(4), 1967–1971. doi:10.1073/pnas.76.4.1967
- Butler, J. M. (2012). DNA Extraction Methods. En *Advanced Topics in Forensic DNA Typing*:

- Methodology* (pp. 29–47). Academic Press. doi: 10.1016/B978-0-12-374513-2.00002-6
- Castilla, L. M. Reconstrucción de la historia de cambio de los caracteres. (2007). En Eguiarte, L. E., Souza, V., y Aguirre, X. (Eds.), *Ecología molecular*. (pp. 87-160). CDMX, México: SEMARNAT.
- Castoe, T. A., Daza, J. M., Smith, E. N., Sasa, M. M., Kuch, U., Campbell, J. A.,...Parkinson, C. L. (2009). Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography*, 36(1), 88–103. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.01991.x
- Cayetano-Rosas, H. (2018). Divergencia genética y morfológica del Cuco Ardilla (*Piaya cayana*) en México (Tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX, México.
- Challenger, A., y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad, I*, 87–108.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., y Fan, J.-X. (2013). Tabla cronoestratigráfica internacional. *The ICS International Chronostratigraphic Chart*, 36, 199–204.
- Cortés-Rodríguez, N., Hernández-Baños, B. E., Navarro-Sigüenza, A. G., Townsend Peterson, A., y García-Moreno, J. (2008). Phylogeography and population genetics of the Amethyst-throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48(1), 1–11.
- del Hoyo, J., Elliott, A., y Sargatal, J. (1997). *Handbook of the Birds of the World. Vol. 4: Sandgrouse to Cuckoos*. Barcelona, España: Lynx Edicions.
- Domínguez, E. V. (2007). Filogeografía y vertebrados. En Eguiarte, L. E., Souza, V., y Aguirre, X. (Eds.), *Ecología molecular*. (pp. 441-466). CDMX, México: SEMARNAT.

- Drummond, A. J., y Bouckaert, R. R. (2015). *Bayesian evolutionary analysis with BEAST*. *Bayesian Evolutionary Analysis with BEAST*. Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139095112>
- Eguiarte, L. E. (2015). Nueva guía para principiantes a la genética de poblaciones. En Morrone, J. J., y Magaña, P. (Eds.), *Evolución biológica: una visión actualizada desde la revista Ciencias*. (pp. 83-102). CDMX, México: UNAM.
- Fagan, J., y Komar, O. (2016). *Field Guide to Birds of Northern Central America*. New York, USA: Houghton Mifflin Harcourt
- Feldman, C. R., y Omland, K. E. (2005). Phylogenetics of the common raven complex (Corvus: Corvidae) and the utility of ND4, COI and intron 7 of the β -fibrinogen gene in avian molecular systematics. *Zoologica Scripta*, 34(2), 145–156. doi:10.1111/j.1463-6409.2005.00182.x
- Felsenstein, J. (1981). Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17(6), 368–376. doi: 10.1007/BF01734359
- Fišer, C., Robinson, C. T., y Malard, F. (2018). Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology*, 27(3), 613–635. doi: 10.1111/mec.14486
- Friedmann, H., Griscom, L., y Moore, R. T. (1950). *Distributional Check-List of the Birds of Mexico. Part I*. Cooper Ornithological Club. California, USA.
- García-Deras, G. M., Cortés-Rodríguez, N., Honey, M., Navarro-Sigüenza, A. G., García-Moreno, J., y Hernández-Baños, B. E. (2008). Phylogenetic relationships within the genus *Cyananthus* (Aves: Trochilidae), with emphasis on *C. doubledayi*. *Zootaxa*, 1742, 61–68. doi: 10.11646/zootaxa.1742.1.1
- García-Moreno, J., Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T., y Sánchez-González, L. A. (2004).

- Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(1), 186–196. doi:10.1016/j.ympev.2004.05.007
- Gill, F., y Donsker, D. (Eds.). (2019). IOC World Bird List (v9.1). doi: 10.14344/IOC.ML.8.1.
- Gonzalez, C., Ornelas, J. F., y Gutierrez-Rodriguez, C. (2011). Selection and geographic isolation influence hummingbird speciation: genetic, acoustic and morphological divergence in the wedge-tailed sabrewing (*Campylopterus curvipennis*). *BMC Evolutionary Biology*, 11(38). doi: 10.1186/1471-2148-11-38
- Hafner, M. S., Sudman, P. D., Villablanca, F. X., Spradling, T. A., Demastes, J. W., y Nadler, S. A. (1994). Disparate rates of molecular evolution in cospeciating hosts and parasites. *Science*, 265(5175), 1087–1090. doi: 10.1126/science.8066445
- Hillis, D. M., y Bull, J. J. (1993). An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42(2), 182–192. doi: 10.1093/sysbio/42.2.182
- Hebert, P. D. N., Stoeckle, M. Y., Zemplak, T. S., y Francis, C. M. (2004). Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS Biology*, 2(10), e312. doi: 10.1371/journal.pbio.0020312
- Hernández-Baños, B. E., Honey-Escandón, M., Cortés-Rodríguez, M. N., y García-Deras, G. (2007). Filogeografía de aves mexicanas. En Eguiarte, L. E., Souza, V., y Aguirre, X. (Eds.), *Ecología molecular*. (pp. 467-496). CDMX, México: SEMARNAT.
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907–913.
- Hogan, K. M. (1999). White-tipped Dove (*Leptotila verreauxi*). En A. Poole y F. Gill (Eds.), *The Birds of North America No. 436*. Philadelphia, P A.: The Birds of North America, Inc.
- Hogner, S., Laskemoen, T., Lifjeld, J. T., Porkert, J., Kleven, O., Albayrak, T., ... Johnsen, A.

- (2012). Deep sympatric mitochondrial divergence without reproductive isolation in the common redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Ecology and Evolution*, 2(12), 2974–2988. doi: 10.1002/ece3.398
- Howell, S. N. G., y Webb, S. (1995). *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press.
- Huelsenbeck, J. P., y Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8), 754–755. doi: 10.1093/bioinformatics/17.8.754
- Ingels, J. (1982). Separation in the field of White-fronted and Grey-fronted Doves (*Leptotila verreauxi* and *Leptotila rufaxilla*). *Bonner zoologische Beiträge*, 33, 61–70.
- Johnson, K. P. (2004). Deletion Bias in Avian Introns over Evolutionary Timescales. *Molecular Biology and Evolution*, 21(3), 599–602. doi: 10.1093/molbev/msh051
- Johnson, K. P., y Clayton, D. H. (2000). Nuclear and mitochondrial genes contain similar phylogenetic signal for pigeons and doves (Aves: Columbiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14(1), 141–151. doi: 10.1006/mpev.1999.0682
- Johnson, K. P., Adams, R. J., Page, R. D. M., y Clayton, D. H. (2003). When do parasites fail to speciate in response to host speciation?. *Systematic Biology*, 52(1), 37–47. doi: 10.1080/10635150390132704
- Johnson, K. P., y Clayton, D. H. (2012). A Molecular Phylogeny of the Dove Genus *Zenaida*: Mitochondrial and Nuclear DNA Sequences. *The Condor*, 102(4), 864–870. doi: 10.2307/1370314
- Johnson, K. P., Clayton, D. H., Dumbacher, J. P., y Fleischer, R. C. (2010). The flight of the Passenger Pigeon: Phylogenetics and biogeographic history of an extinct species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57(1), 455–458. doi:10.1016/J.YMPEV.2010.05.010

- Johnson, K. P., y Weckstein, J. D. (2011). The Central American land bridge as an engine of diversification in New World doves. *Journal of Biogeography*, 38(6), 1069–1076. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02501.x
- Katoh, K., y Standley, D. M. (2013). MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4), 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- Kearns, A. M., Restani, M., Szabo, I., Schrøder-Nielsen, A., Kim, J. A., Richardson, H. M.,...Omland, K. E. (2018). Genomic evidence of speciation reversal in ravens. *Nature Communications*, 9(1), 1–13. doi:10.1038/s41467-018-03294-w
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., ... Drummond, A. (2012). Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647–1649. doi: 10.1093/bioinformatics/bts199
- Klicka, J., Spellman, G. M., Winker, K., Chua, V., y Smith, B. T. (2011). A Phylogeographic and Population Genetic Analysis of a Widespread, Sedentary North American Bird: the Hairy Woodpecker (*Picoides Villosus*). *The Auk*, 128(2), 346–362. doi: 10.1525/auk.2011.10264
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T., y Calcott, B. (2017). Partitionfinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), 772–773. doi: 10.1093/molbev/msw260
- Lapiedra, O., Sol, D., Carranza, S., y Beaulieu, J. M. (2013). Behavioural changes and the adaptive diversification of pigeons and doves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1755). doi:10.1098/rspb.2012.2893

- Leigh, J. W., y Bryant, D. (2015). POPART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110–1116. doi: 10.1111/2041-210X.12410
- Leliaert, F., Verbruggen, H., Vanormelingen, P., Steen, F., López-Bautista, J. M., Zuccarello, G. C., y De Clerck, O. (2014). DNA-based species delimitation in algae. *European Journal of Phycology*, 49(2), 179–196. doi: 10.1080/09670262.2014.904524
- Lugo-Hubp, J., Aceves-Quezada F., et al. (1992). 'El relieve como atractivo natural' en *Estados de los componentes naturales del medio ambiente, V.2.1 Atlas Nacional de México. Vol II. Escala 1:4000000*. Instituto de Geografía, UNAM, México. Recuperado de <http://conabioweb.conabio.gob.mx/metacarto/metadatos.pl>
- Mastretta-Yanes, A., Moreno-Letelier, A., Piñero, D., Jorgensen, T. H., y Emerson, B. C. (2015). Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1586–1600. <https://doi.org/10.1111/jbi.12546>
- Mau, B., Newton, M. A., y Larget, B. (1999). Bayesian Phylogenetic Inference via Markov Chain. *Biometrics*, 55(1), 1–12. doi: 10.1111/j.0006-341X.1999.00001.x
- Miguez-Gutiérrez, A., Castillo, J., Márquez, J., y Goyenechea, I. (2013). Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(1), 215–224. doi:10.7550/rmb.32119
- Monceau, K., Cézilly, F., Moreau, J., Motreuil, S., y Wattier, R. (2013). Colonisation and diversification of the Zenaida Dove (*Zenaida aurita*) in the Antilles: Phylogeography, contemporary gene flow and morphological divergence. *PLoS ONE*, 8(12). doi: 10.1371/journal.pone.0082189

- Morrone, Juan José, y Escalante, T. (2016). *Introducción a la biogeografía*. CDMX, México: Prensas de Ciencias.
- Morrone, Juan José. (2013). *Sistemática. Fundamentos, métodos y aplicaciones*. CDMX, México: Prensas de Ciencias.
- Mullin, S. J., Seigel, R. A., Dorcas, M. E., Willson, J. D., Burbrink, F. T., Castoe, T. A., ... Attum, O. (2009). *Snakes: Ecology and Conservation*. doi: 10.5860/CHOICE.47-2006
- Navarro-Sigüenza, A. G., Townsend Peterson, A., Nyari, A., García-Deras, G. M., y García-Moreno, J. (2008). Phylogeography of the Buarremon brush-finch complex (Aves, Emberizidae) in Mesoamerica. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(1), 21–35. doi: 10.1016/j.ympev.2007.11.030
- Navarro-Sigüenza, A. G., y Peterson, A. T. (2004). An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica*, 4(2), 1–32.
- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press.
- O’Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., ... Jackson, J. B. C. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2. American Association for the Advancement of Science. doi: 10.1126/sciadv.1600883
- Ornelas, J. F., Sosa, V., Soltis, D. E., Daza, J. M., González, C., Soltis, P. S., ... Ruiz-Sanchez, E. (2013). Comparative Phylogeographic Analyses Illustrate the Complex Evolutionary History of Threatened Cloud Forests of Northern Mesoamerica. *PLoS ONE*, 8(2), 56283. doi: 10.1371/journal.pone.0056283
- 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. doi: 10.1016/j.ympev.2015.08.017
- Peña, C. (2011). Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología*, 18(2), 265–267. doi: 10.15381/rpb.v18i2.243
- Pereira, S. L., Johnson, K. P., Clayton, D. H., y Baker, A. J. (2007). Mitochondrial and Nuclear DNA Sequences Support a Cretaceous Origin of Columbiformes and a Dispersal-Driven Radiation in the Paleogene. *Systematic Biology*, 56(4), 656–672. doi: 10.1080/10635150701549672
- Pérez-Emán, J. L., Mumme, R. L., y Jabłonski, P. G. (2010). Phylogeography and Adaptive Plumage Evolution in Central American Subspecies of the Slate-Throated Redstart (*Myioborus miniatus*). *Ornithological Monographs*, 67, 90–102. doi: 10.1525/om.2010.67.1.90.90
- Pérez-García, E. A., Meave, J., y Gallardo, C. (2001). Vegetación y flora de la región de Nizanda, istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56, 19–88. doi: 10.21829/abm56.2001.879
- Peterson, A. T., Soberón, J., y Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285(5431), 1265–1267. doi: 10.1126/science.285.5431.1265
- Piñero, D., Barahona, A., Eguiarte, L., Rocha-Olivares, A., y Lizana, R. S. (2008). El conocimiento de la variabilidad genética. En Soberón, J., Halffiter, G., y Llorente-Bousquets, J. (Eds.). *Capital natural de México Vol I Conocimiento actual de la Biodiversidad*. (415–435). CDMX, México: CONABIO.
- Planter, E. (2007). Flujo génico: Métodos para estimarlo y marcadores moleculares. En Eguiarte, L. E., Souza, V., y Aguirre, X. (Eds.), *Ecología molecular*. (pp. 49-62). CDMX, México: SEMARNAT.

- Pons, J.-M., Masson, C., Oliosio, G., y Fuchs, J. (2019). Gene flow and genetic admixture across a secondary contact zone between two divergent lineages of the Eurasian Green Woodpecker *Picus viridis*. *Journal of Ornithology*, 1, 3. doi: 10.1007/s10336-019-01675-6
- Prychitko, T. M., y Moore, W. S. (1997). The Utility of DNA Sequences of an Intron from the β -Fibrinogen Gene in Phylogenetic Analysis of Woodpeckers (Aves: Picidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8(2), 193–204. doi: 10.1006/mpev.1997.0420
- Prychitko, T. M., y Moore, W. S. (2000). Comparative evolution of the mitochondrial cytochrome b gene and nuclear β -fibrinogen intron 7 in woodpeckers. *Molecular Biology and Evolution*, 17(7), 1101–1111. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a026391
- Prychitko, T. M., y Moore, W. S. (2003). Alignment and phylogenetic analysis of β -fibrinogen intron 7 sequences among avian orders reveal conserved regions within the intron. *Molecular Biology and Evolution*, 20(5), 762–771. doi:10.1093/molbev/msg080
- Puebla-Olivares, F., Bonaccorso, E., de los Monteros, A. E., Omland, K. E., Llorente-Bousquets, J. E., Townsend Peterson, A., y Navarro-Sigüenza, A. G. (2008). Speciation in the Emerald Toucanet (*Aulacorhynchus Prasinus*) Complex. *The Auk*, 125(1), 39–50. doi: 10.1525/auk.2008.125.1.39
- Pybus, O. G. (2006). Model selection and the molecular clock. *PLoS Biology*, 4(5), 686–688. doi: 10.1371/journal.pbio.0040151
- Rambaut, A. (2010) FigTree v1.4.3. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh. Recuperado de <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., y Suchard, M. A. (2018). Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 00, 1–3. doi: 10.1093/sysbio/syy032

- Rodríguez-Correa, H., González-Rodríguez, A., y Oyama, K. (2017). Perspectivas de la Ecología Molecular en un país megadiverso. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 3-13. doi: 10.1016/j.rmb.2017.10.002
- Ronquist, F., y Huelsenbeck, J. P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12), 1572–1574. doi: 10.1093/bioinformatics/btg180
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E., y Sánchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. *Molecular biology and evolution*, 34(12), 3299–3302. doi: 10.1093/molbev/msx248
- Sánchez-González, L. A., Hosner, P. A., y Moyle, R. G. (2015). Genetic differentiation in insular lowland rainforests: Insights from historical demographic patterns in Philippine birds. *PLoS ONE*, 10(8), 1–24. doi: 10.1371/journal.pone.0134284
- Sánchez-González, L. A., y Navarro-Sigüenza, A. G. (2009). History meets ecology: A geographical analysis of ecological restriction in the Neotropical humid montane forests avifaunas. *Diversity and Distributions*, 15, 1-11. doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00506.x
- Sangster, G., Sweet, A. D., y Johnson, K. P. (2018). Paraclaravis, a new genus for the Purple-winged and Maroon-chested Ground-doves (Aves: *Columbidae*). *Zootaxa*, 4461(1), 134-140. doi: 10.11646/zootaxa.4461.1.10
- Schulenberg, T. S. (2019). *White-tipped Dove (Leptotila verreauxi)*. Ithaca, NY, USA: Neotropical Birds Online. Cornell Lab of Ornithology. Recuperado de <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/species/whtdov>
- Silvestro, D., y Michalak, I. (2012). RaxmlGUI: A graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity and Evolution*, 12(4), 335–337. doi: 10.1007/s13127-011-0056-0

Soltis, P. S., y Soltis, D. E. (2003). Applying the Bootstrap in Phylogeny Reconstruction.

Statistical Science, 18(2), 256–267. doi: 10.1214/ss/1063994980

Sorenson, M. D., Ast, J. C., Dimcheff, D. E., Yuri, T., y Mindell, D. P. (1999). Primers for a

PCR-Based Approach to Mitochondrial Genome Sequencing in Birds and Other

Vertebrates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(2), 105–114. doi:

10.1006/mpev.1998.0602

Sosa-López, J. R., Mennill, D. J., y Navarro-Sigüenza, A. G. (2013). Geographic variation and

the evolution of song in Mesoamerican rufous-naped wrens *Campylorhynchus rufinucha*.

Journal of Avian Biology, 44(1), 27–38. doi: 10.1111/j.1600-048X.2012.05651.x

Stamatakis, A., Hoover, P., y Rougemont, J. (2008). A Rapid Bootstrap Algorithm for the

RAxML Web Servers. *Systematic Biology*, 57(5), 758–771. doi:

10.1080/10635150802429642

Steel, M., y McKenzie, A. (2001). Properties of phylogenetic trees generated by yule-type

speciation models. *Mathematical Biosciences*, 170(1), 91–112. doi: 10.1016/S0025-

5564(00)00061-4

Suchard, M. A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D. L., Drummond, A. J., y Rambaut, A. (2018).

Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus*

Evolution, 4(1). doi: 10.1093/ve/vey016

Sullivan, Arellano, y Rogers. (2017). Comparative Phylogeography of Mesoamerican Highland

Rodents: Concerted versus Independent Response to past Climatic Fluctuations. *The*

American Naturalist, 155(6), 755. doi:10.2307/3079098

Sweet, A. D., Maddox, J. D., y Johnson, K. P. (2017). A complete molecular phylogeny of

Claravis confirms its paraphyly within small New World ground-doves (Aves: Peristerinae)

and implies multiple plumage state transitions. *Journal of Avian Biology*, 48(3), 459–464.
doi: 10.1111/jav.01077

Sweet, A. D., y Johnson, K. P. (2015). Patterns of diversification in small New World ground doves are consistent with major geologic events. *The Auk*, 132(1), 300–312. doi: 10.1642/auk-14-193.1

Tominaga, K., Watanabe, K., Kakioka, R., Mori, S., y Jeon, S. R. (2009). Two highly divergent mitochondrial DNA lineages within *Pseudogobio esocinus* populations in central Honshu, Japan. *Ichthyological Research*, 56(2), 195–199. doi: 10.1007/s10228-008-0071-0

Vázquez-Miranda, H., Navarro-Sigüenza, A. G., y Omland, K. E. (2009). Phylogeography of the Rufous-Naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation and hybridization in Mesoamerica. *The Auk*, 126(4), 765–778. doi: 10.1525/auk.2009.07048

Weir, J. T., y Schluter, D. (2008). Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology*, 17(10), 2321–2328. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03742.x

Xiao, J. H., Wang, N. X., Murphy, R. W., Cook, J., Jia, L. Y., y Huang, D. W. (2012). Wolbachia infection and dramatic intraspecific mitochondrial DNA divergence in a fig wasp. *Evolution*, 66(6), 1907–1916. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01561.x

Zamudio-Beltrán, L. E., y Hernández-Baños, B. E. (2015). A multilocus analysis provides evidence for more than one species within *Eugenes fulgens* (Aves: *Trochilidae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 90, 80–84. doi:10.1016/j.ympev.2015.04.024

Anexos

Anexo A

Muestras de tejido con datos geográficos

	Nombre	Estado	Localidad	Latitud	Longitud
1	BAL 284	Guerrero	Guerrero, San Miguel Tecuiciapan, Tlalalpa	18.0277778	-99.515
2	BORJA 29	Chiapas	Chiapas, Coapilla 4 km al N	17.1841667	-93.2547222
3	CHAM 08 05	Jalisco	Jalisco, Chamela (Centro Vacacional Sección 47 SNTE)	19.5454167	-105.083861
4	CHAM 08 12	Jalisco	Jalisco, Chamela (Centro Vacacional Sección 47 SNTE)	19.5454167	-105.083861
5	CHIMA 280	Oaxaca	Oaxaca, San Isidro La Gringa, a 1 km SE de San Francisco La Paz	17.066819	-94.1183333
6	CHIS 369	Chiapas	Chiapas, Pijijiapan, Rancho La Industria	16.1580556	-93.8066667
7	CHIS 88	Chiapas	Chiapas, Pijijiapan, Rancho Lluvia de Oro 900 m NW de Ranchería las Guadalupe	15.7449444	-93.105
8	CONACYT 1011	Guerrero	Guerrero, El Carmen 2km NE	16.8361667	-98.74725
9	CONACYT 1116	Tamaulipas	Tamaulipas, Zona arqueológica El Sabinito, 5 km NW de El Sabinito	23.6602778	-98.4
10	CONACYT 1125	Tamaulipas	Tamaulipas, Zona arqueológica El Sabinito, 5 km NW de El Sabinito	23.6602778	-98.4
11	CONACYT 1483	Oaxaca	Oaxaca, Nizanda, Camino a las Sabanas	16.677953	-95.02317
12	CONACYT 430	San Luis Potosí	SLP, San Nicolás de los Montes en el Río	22.1225	-99.4183333
13	CPM 071	Jalisco	El Tuito, Rancho Los Cuates	20.2968552	-105.3935
14	CPM 084	Jalisco	El Tuito, Rancho Los Cuates	20.2968552	-105.3935
15	CPM 103	Jalisco	El Tuito, Rancho Los Cuates	20.2968552	-105.3935
16	CPM 140	Jalisco	Ayutita	19.8138944	-104.411392
17	CPM 177	Nayarit	Salazares	21.6774166	-104.974306

18	CPM 295	Oaxaca	Parque Nacional Huatulco, Sendero El sabanal	15.76953	-96.1945
19	CSW 8127	Sinaloa	Sinaloa, El Fuerte 22 km SW, 4 km NW of Ejido Tesila	26.305	-108.808333
20	CSW 8137	Sinaloa	Sinaloa, El Fuerte 22 km SW, 4 km NW of Ejido Tesila	26.305	-108.808333
21	GES 387	Campeche	Campeche, La Reforma, 20 Km W Silvituc	18.5938889	-90.4244444
22	HGO-SLP 128	San Luis Potosí	SLP, Tanlacut	21.65516	-99.496465
23	INECOL 097	Veracruz	Veracruz, El Haya, Instituto de Ecología	19.5139306	-96.9435111
24	INECOL 116	Veracruz	Veracruz, El Haya, Instituto de Ecología	19.5139306	-96.9431111
25	INECOL 117	Veracruz	Veracruz, El Haya, Instituto de Ecología	19.5139306	-96.9435111
26	ITM 092	Nayarit	Nayarit, Islas Marías, Isla María Magdalena, 1er Campamento (base)	21.6261111	-106.5425
27	ITM 107	Nayarit	Nayarit, Islas Marías, Isla María Magdalena, 1er Campamento (base)	21.6261111	-106.5425
28	ITM 117	Nayarit	Nayarit, Islas Marías, Isla María Madre, campamento El Zacatal	21.7402778	-106.654722
29	ITM 129	Nayarit	Nayarit, Islas Marías, Isla María Madre, campamento El Zacatal	21.7402778	-106.654722
30	ITM 195	Nayarit	Nayarit, Islas Marías, Isla María Magdalena, 1er Campamento (base)	21.5311111	-106.426111
31	ITM 254	Nayarit	Nayarit, Islas Marías, Isla María Madre, campamento El Zacatal	21.7402778	-106.654722
32	LAB 015	Guerrero	Guerrero, Xocomanatlán	17.55	-99.6333333
33	MMF 283				
34	SOSI 010	Chiapas	Reserva El Silencio	14.67249	-92.23057
35	SOSI 084	Chiapas	Reserva El Silencio	14.67249	-92.23057
36	SOSI 085	Chiapas	Reserva El Silencio	14.67249	-92.23057
37	SOSI 140	Chiapas	Reserva El Silencio	14.67249	-92.23057
38	TOL 031*	Oaxaca	Ejido La Venta, Juchitán de Zaragoza, Oaxaca	16.583503	-94.885077

39	TOL 032*	Oaxaca	Ejido La Venta, Juchitán de Zaragoza, Oaxaca	16.583503	-94.885077
40	TOL 040*	Oaxaca	Ejido La Venta, Juchitán de Zaragoza, Oaxaca	16.583503	-94.885077
41	TOL 063*	Oaxaca	Ejido La Ventosa, Juchitán de Zaragoza, Oaxaca	16.5838	-94.873774
42	TOL 074*	Oaxaca	Ejido La Ventosa, Juchitán de Zaragoza, Oaxaca	16.5838	-94.873774
43	TOL 092*	Oaxaca	Ejido La Ventosa, Juchitán de Zaragoza, Oaxaca	16.5838	-94.873774
44	TOL 097*	Oaxaca	Ejido La Ventosa, Juchitán de Zaragoza, Oaxaca	16.5838	-94.873774
45	URRA 11	Jalisco	Jalisco, El Tuito, Rancho Primavera	20.34523	-105.3575
46	VGR 961	Sinaloa	Sinaloa, Ejido El Naranjo 25 km SW de E l Fuerte	26.275	-108.795
47	Y480 025	Campeche	Yucatán, Ejido Chulbac, La Sabana	19.7278833	-90.5773
48	YUC13 103	Yucatán	Yucatán, Río Lagartos, Reserva de la Biosfera Ría Lagartos	21.56292	-88.07627

Todas las muestras pertenecen al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias “Alfonso L. Herrera”. Los individuos colectados en las dos salidas a campo se encuentran marcados por un “*”.

Anexo B

Secuencias descargadas de Genbank.

	Especie	ND2	COI	β-fibint 7	País
1	<i>Leptotila verreauxi</i>	AF353448	AF279725	AF279715	USA
2	<i>Leptotila verreauxi</i>	FJ175693	-	-	Belice
3	<i>Leptotila verreauxi</i>	FJ175694	-	-	Panamá
4	<i>Leptotila verreauxi</i>	FJ175695	-	-	Panamá
5	<i>Leptotila verreauxi</i>	FJ175696	-	-	Panamá
6	<i>Leptotila verreauxi</i>	HM640214	HM640214	HM640214	Venezuela
7	<i>Leptotila verreauxi</i>	HQ993539	HQ993515	AY443684	Brasil
8	<i>Leptotila verreauxi</i>	HQ993540	HQ993516	HQ993559	Paraguay
9	<i>Leptotila verreauxi</i>	HQ993546	HQ993525	HQ993562	México
10	<i>Leptotila verreauxi</i>	HQ993547	HQ993526	HQ993563	Perú
11	<i>Leptotila verreauxi</i>	NC_015190	NC_015190	NC_015190	Venezuela
12	<i>Leptotila rufaxilla</i>	AF251546	AF353494	AF182665	SD
13	<i>Leptotila rufaxilla</i>	EF373340	-	-	SD

14	<i>Leptotila rufaxilla</i>	HQ993541	HQ993517	HQ993560	Guyana
15	<i>Leptotila plumbeiceps</i>	HQ993544	AF279727	AF279717	México
16	<i>Leptotila megalura</i>	HQ993545	HQ993520	AF182664	Argentina
17	<i>Leptotila jamaicensis</i>	HQ993543	AF279726	AF279716	México
18	<i>Leptotila cassini</i>	FJ175701	-	-	Belice
19	<i>Leptotila cassini</i>	HQ993542	HQ993518	HQ993561	Panamá
20	<i>Geotrygon veraguensis</i>	HQ993538	HQ993514	HQ993558	Panamá

Números de acceso de las secuencias de mtDNA (ND2 y COI) y nDNA (β -fibint 7) con su respectivo país de procedencia. Cada número corresponde a un individuo distinto.

Anexo C

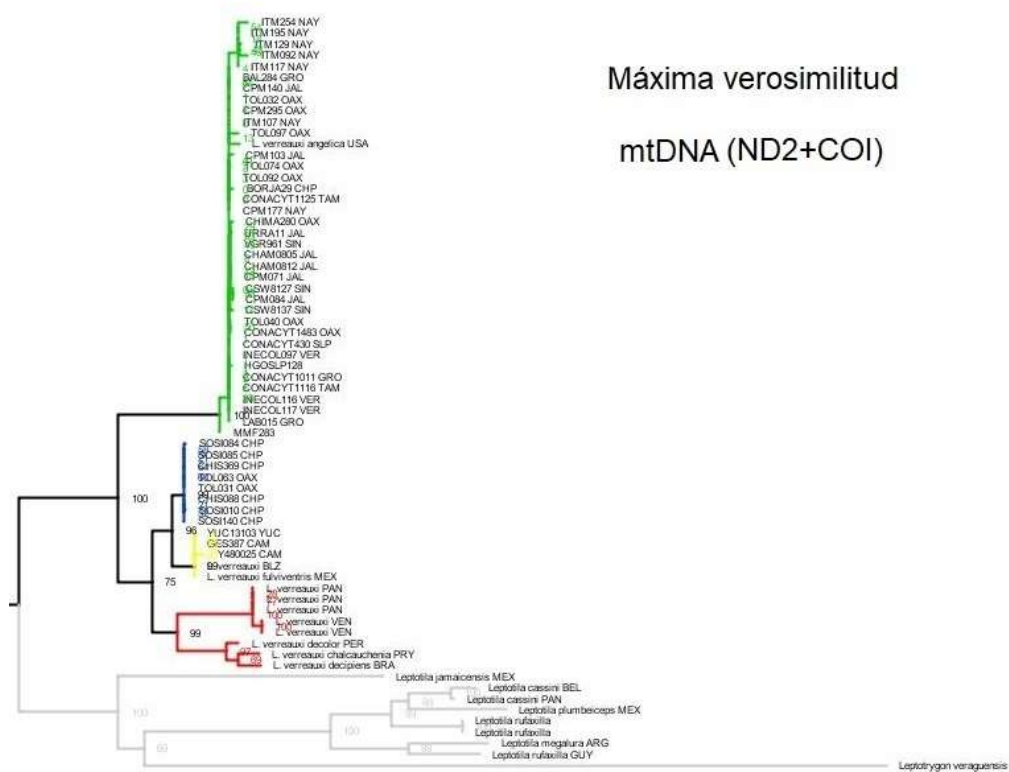
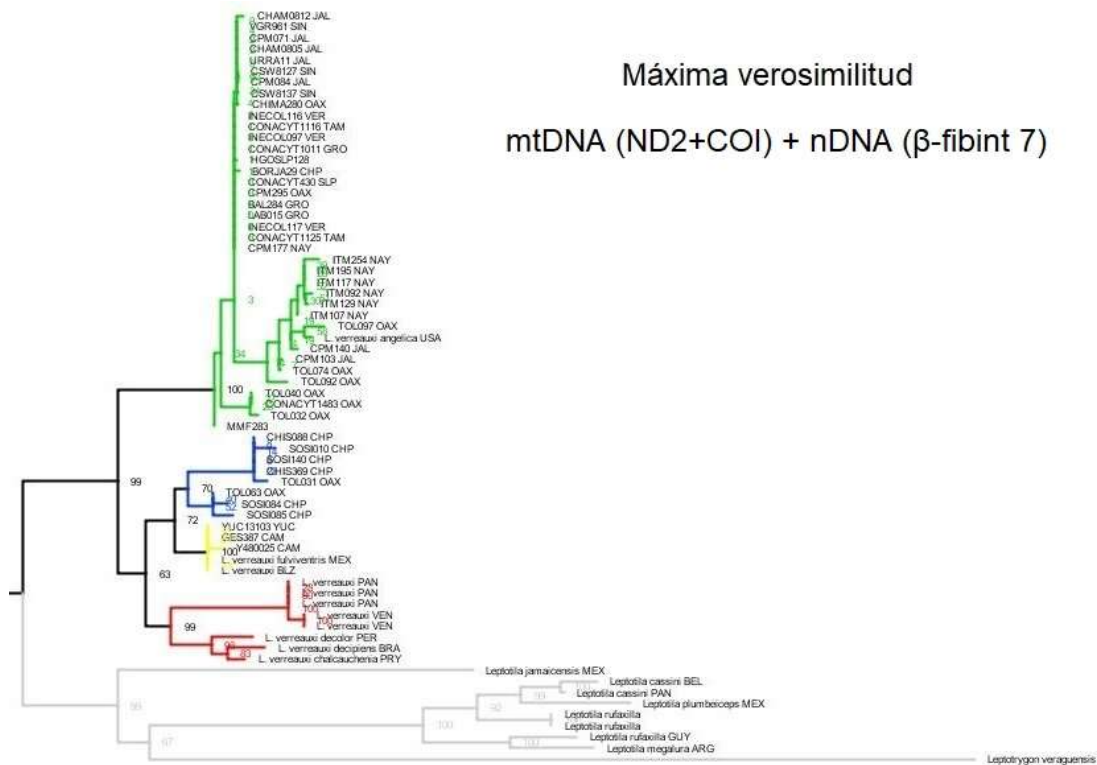
Modelos y particiones para la matriz concatenada de mtDNA

Programa	Particiones	Modelo
MrBayes	ND2_pos1, ND2_pos2, COI_pos2, COI_pos3	HKY+I
	ND2_pos3, COI_pos1	GTR+G
RaxML	ND2_pos1, ND2_pos2, COI_pos2, COI_pos3	GTR
	ND2_pos3, COI_pos1	GTR

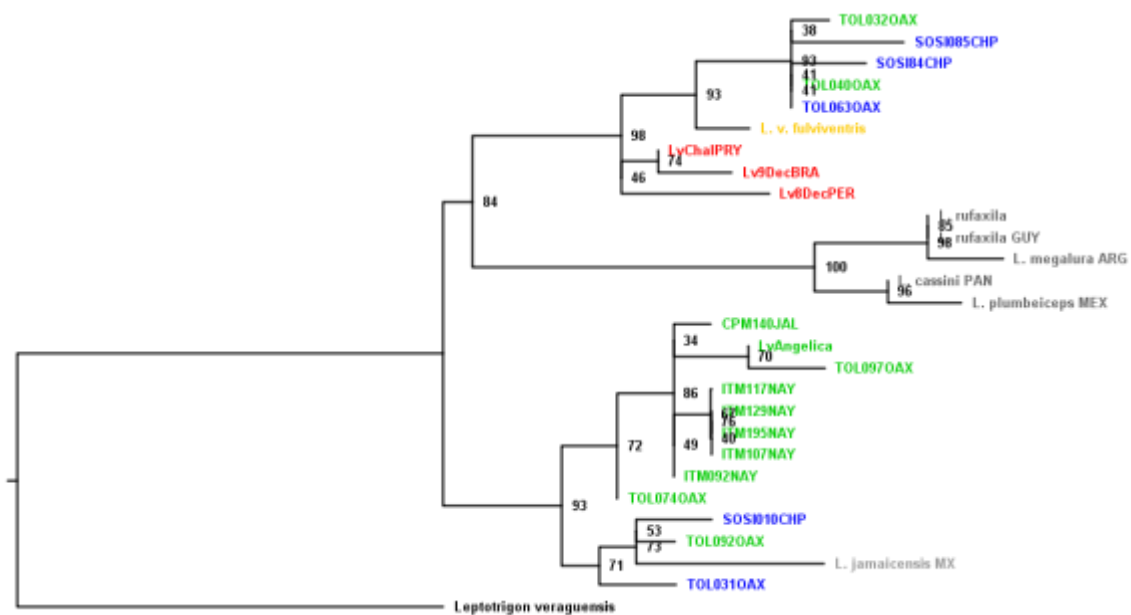
Anexo D

Modelos y particiones para la matriz de nDNA

Programa	Particiones	Modelo
MrBayes	Gene1_FIB7	HKY+G
RaxML	Gene1_FIB7	GTR



Anexo E. Filogenias de mtDNA con método de Máxima Verosimilitud.



Anexo F. Filogenia de β -fibint 7 con método de Máxima Verosimilitud.