



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LAS VOCALIZACIONES
DE LAS POBLACIONES DE *Chlorospingus ophthalmicus* DE
MÉXICO

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGO

P R E S E N T A

JOSÉ ROBERTO SOSA LÓPEZ



COMISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES
DIRECTOR DE TESIS:
DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

FACULTAD DE CIENCIAS
MÉXICO, D.F. 2004
ESCOLAR



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Variación geográfica en las vocalizaciones de las poblaciones de
 Chlorospingus ophthalmicus de México"

realizado por José Roberto Sosa López

con número de cuenta 9959035-6 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biólogo

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario

Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

Propietario

Dr. Octavio Rafael Rojas Soto

Propietario

Biol. Alejandro Gordillo Martínez

Suplente

Biol. Clementina González Zaragoza

Suplente

Biol. Luis Antonio Sánchez González Luis Antonio Sánchez G.

Consejo Departamental de Biología FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez~~



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE CIENCIAS

Variación geográfica en las vocalizaciones de las poblaciones de
Chlorospingus ophthalmicus de México

José Roberto Sosa López

A mis padres que tanto amo

A mis hermanas, las mejores

A ti Iván, mi hermano

CONTENIDO

RESUMEN	8
INTRODUCCIÓN	9
ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DE SEÑALES ACÚSTICAS	9
VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LAS VOCALIZACIONES DE AVES	10
DESCRIPCIÓN GENERAL DEL TAXÓN	12
OBJETIVOS	15
OBJETIVO GENERAL	15
OBJETIVOS PARTICULARES	15
MÉTODOS	16
OBTENCIÓN DE VOCALIZACIONES	16
ESTRUCTURA Y TIPOS DE VOCALIZACIONES	17
MEDIDAS ACÚSTICAS	17
ANÁLISIS GEOGRÁFICOS	21
RESULTADOS	24
ESTRUCTURAS Y TIPOS DE VOCALIZACIONES	24
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS TIPOS DE NOTAS Y VOCALIZACIONES	34
ANÁLISIS MULTIVARIADOS	39
DISCUSIÓN	43
FACTORES LIMITANTES PARA EL ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN GEOGRÁFICA DE LAS VOCALIZACIONES	43
TIPO DE NOTAS Y TAMAÑO DEL REPERTORIO	43
EDAD.	44
VOCALIZACIONES EN HEMBRAS	44
CARACTERÍSTICAS VOCALES Y SU RELACIÓN CON EL MEDIO AMBIENTE, LA MORFOLOGÍA Y LA CONDUCTA	45
VARIACIÓN GEOGRÁFICA	47
EL USO DE VOCALIZACIONES EN LA SISTEMÁTICA	48

CONCLUSIONES	50
LITERATURA CITADA	52
APÉNDICE 1	57
APÉNDICE 2	58

Esta tesis se desarrolló como parte de las actividades del taller “Faunística, Sistemática y Biogeografía de Vertebrados Terrestres de México” impartido en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, a cargo de Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza.

Para su realización se obtuvo financiamiento por parte del programa de becas PROBETEL (Programa de Becas para la Elaboración de Tesis de Licenciatura en Proyectos de Investigación UNAM) así como de los proyectos R-27961 de CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología), IN- 214200 y 233002 (DGAPA-UNAM) y DBI-9808739 de National Science Foundation.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer con todo mi corazón a mis padres Concepción López Lievano y Federico Sosa Rincón por todo el amor, apoyo y confianza que han depositado en mí a lo largo de mi corta vida.

A mis hermanas Claudia y Paulina, que aunque con pleitos y disgustos, sé que puedo contar con ellas en cualquier momento.

A mis abuelos Olga, Audina y Felipe, que aunque digan lo contrario, siempre escucho sus consejos.

A toda, absolutamente toda mi familia, de la cual estoy orgulloso por su unión, cariño y sinceridad que para mí ya es un estilo de vida.

A mis amigos, en especial Iván a quien voy a extrañar toda mi vida y con quien tanto me divertí y platiqué, a Sandra, Cindy, Mampito, Hernán, Carlos, Carolina, Elisa, Chiquitilla, Karina, Betsa, Howell, Octavio, Chiquis y a todos mis amigos del Museo de Zoología (sin excepción).

Agradezco al Dr. Francisco Ornelas por permitirme aprender en su laboratorio y en especial a Clementina quien me enseñó a navegar en el campo de los sonidos.

A PROBETEL por la beca otorgada para la realización de la tesis de licenciatura, así como de los proyectos R-27961 de CONACYT, IN- 214200 y 233002 (DGAPA-UNAM) y DBI-9808739 de National Science Foundation.

Le doy las gracias a Dr. Adrián Nieto por prestarme el equipo de grabación, indispensable en este estudio.

Quiero agradecer a los encargados y curadores de las colecciones de sonidos: Laboratorio de Bioacústica del Instituto de Ecología A.C. de Xalapa, Ver. (LABIEXAL), Florida Museum of Natural History, University of Florida (FMNH) y Borror Laboratory of Bioacoustics, Ohio State University (BLB) por el préstamo de las grabaciones.

A Fanny Rebbon y a los sinodales, Clementina González, Octavio Rojas, Luis Antonio Sánchez y Alejandro Gordillo quienes me orientaron y me dieron valiosas sugerencias para el desarrollo del presente trabajo.

Finalmente quiero agradecer a la persona que me ha guiado como tutor y director del presente trabajo, que me ha motivado en este campo de la ornitología, que me ha dado toda su confianza y apoyo y a quien respeto mucho, gracias Adolfo

RESUMEN

El chinchinero común (*Chlorospingus ophthalmicus*) es un ave que muestra una variación geográfica sorprendente y que se encuentra restringida a los bosques mesófilos de montaña que se extienden entre México y el noroeste de Argentina, mismos que presentan distribución fragmentada, lo cual evita el flujo génico entre las poblaciones que los habitan. El objetivo de este estudio fue determinar los patrones de variación geográfica en las vocalizaciones de las poblaciones del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* que habitan en México. Se obtuvieron grabaciones de 12 localidades diferentes en México y Costa Rica. Un total de 240 vocalizaciones fueron analizadas, las cuales fueron agrupadas en OGU. Se utilizaron ocho variables en análisis fenéticos; UPGMA y PCA. Las vocalizaciones se agruparon de acuerdo a la región geográfica en el fenograma (UPGMA). Los tres principales componentes explicaron el 80.3% de la variación acústica. Los análisis revelaron la presencia de al menos tres especies dentro del complejo *C. ophthalmicus* de México. Estos análisis concuerdan con los patrones morfológicos y genéticos encontrados anteriormente, reforzando aun más esta hipótesis. Dos posibles especies permanecen pendientes: la población presente en la Sierra de Los Tuxtlas y la presente en el Norte de Chiapas. Los caracteres encontrados en las vocalizaciones indican que posiblemente las características del hábitat y el tamaño del cuerpo no se encuentran influenciando la evolución de las vocalizaciones dentro del complejo.

ABSTRACT

The Common Bush-Tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) is a bird that shows an amazing geographic variation and it is confined to fragmented cloud forests in Mexico south to northwestern Argentina, a situation that avoids genetic flow between the populations. The purpose of this study was to determine the patterns of geographic variation in the vocalizations of the populations in the *Chlorospingus ophthalmicus* complex that inhabit Mexico. I gathered recordings from 12 different places in Mexico and Costa Rica and analyzed 240 vocalizations which were grouped in OGU's. Eight variables were used in phenetic analyses: UPGMA and PCA. Vocalizations were grouped according with the geographic region in the phenogram (UPGMA). The three principal components explained 80.3% of the acoustic variance. Analyses suggest the existence of at least three different groups (species) inside the complex *C. ophthalmicus* in Mexico. These analyses concur with the morphological and genetic patterns found previously, enhancing even more the hypothesis of multiple species inside the complex. Vocalizations of two possible species remain in question: the Sierra de los Tuxtlas and the N Chiapas populations. The features found in the vocalizations show that possibly the habitat characteristics and body size do not influence the evolution of the vocalization inside the complex..

INTRODUCCIÓN

Estructura y función de señales acústicas

Las vocalizaciones son señales acústicas de estructuras compuestas especiales usadas únicamente en la comunicación y transmisión de información a otros miembros de la misma especie y entre individuos de diferentes especies. Las aves envían esta señal usando un órgano especial llamado siringe, el cual contiene membranas especiales que vibran generando ondas de sonido una vez que el aire de los pulmones es forzado a salir. Las vocalizaciones se originan en el cerebro involucrando dos rutas: la ruta de producción del sonido y la ruta del aprendizaje. Ambas rutas neurológicas se encuentran interconectadas y relacionadas con el sistema auditivo y perceptivo del ave (Catchpole y Slater 1995).

La comunicación acústica tiene grandes ventajas sobre el visual y el olfativo. Generalmente las aves tienen un sistema olfativo muy pobre colocando a este canal como el menos importante. Aunque el sentido visual es de gran importancia para las aves (plumaje elaborado y coloración llamativa), tiene muchas desventajas. Por ejemplo, la poca visibilidad en la noche o con poca luz y a grandes distancias en bosques muy densos. Por su parte, el sonido viaja en todas direcciones, puede penetrar o rodear objetos, viajar grandes distancias y sólo es producido cuando se necesita, pero su desventaja es el alto costo energético (Catchpole y Slater 1995).

Las vocalizaciones de las aves pueden ser divididas generalmente en *llamados* y *cantos*. Los *llamados* tienden a ser de corta duración y de estructuras simples, y funcionan en señales de alarma, necesidad de contacto, o para promover la cohesión de grupos. Los *cantos* tienden a ser más complejos en estructura y a menudo son emitidos en contextos territoriales y sexuales (Baptista 1993, Catchpole y Slater 1995). Muchas especies tienen una o varias versiones de su canto. Cada una de estas versiones es llamada *tipo de canto* y a todo el conjunto de estas vocalizaciones se les llama *repertorio* de tipos de canto. Las vocalizaciones pueden estar conformadas por *frases*, las cuales se encuentran formadas por una serie de unidades que ocurren juntas en un patrón particular (Figura 1). Cada una de estas unidades son generalmente llamadas *sílabas*. Las sílabas pueden ser muy simples o complejas en su estructura. Cuando son complejas; se encuentran construidas por varios *elementos* o *notas*. Un elemento se define como una línea simple y continua en el espectrograma.

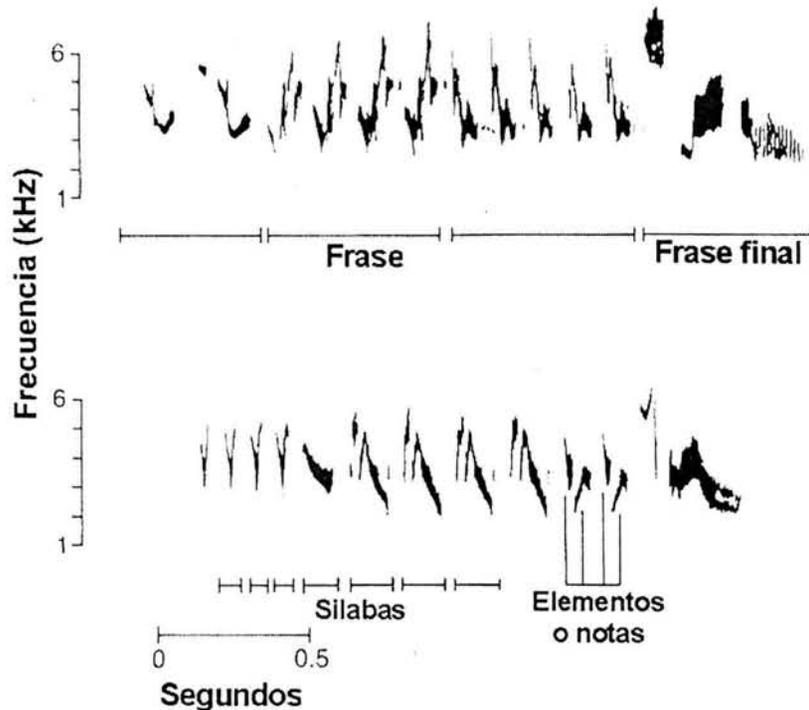


Figura 1. Diferentes tipos de vocalizaciones, el espectrograma muestra las frases, silabas y elementos o notas (modificado de Catchpole y Slater 1995).

Las aves, como los humanos, son criaturas vocales y la comunicación por medio de sonidos juega un rol central en sus vidas. La función de los cantos en las aves es tan diversa como la conducta que cada una presenta. Una de las principales funciones es la defensa del territorio y atracción de las hembras en la época reproductiva. Catchpole y Slater (1995) mencionan varios ejemplos que sugieren que la función de los cantos al inicio de la temporada de anidamiento es completamente sexual y después del apareamiento los cantos se siguen produciendo para defender y mantener el territorio durante toda la época de anidamiento. También dan ejemplos de otras funciones como el reconocimiento de otras especies (e.g. muchas especies defienden sus territorios de especies simpátricas estrechamente relacionadas) y de individuos de la misma especie (e.g. en el caso de colonias de aves marinas, las cuales necesitan reconocer a su pareja y a las crías).

Variación geográfica en las vocalizaciones de aves

Para entender cómo ha ocurrido la evolución de los cantos es necesario recurrir a modelos de evolución cultural derivados de modelos genéticos poblacionales. Durante el proceso de aprendizaje de las aves se originan errores, “mutaciones” o innovaciones culturales (Nelson *et al.* 2001,

Nowicki *et al.* 2001). Como consecuencia, muchas especies de aves varían en poblaciones locales en las cuales los machos vecinos producen cantos similares y difieren de aquellos de otras localidades (Marler y Tamura 1962, Mundinger 1982 en Nelson 2000, Nelson *et al.* 2001). Esta variación puede ser de diferente magnitud entre individuos de un área determinada. La variación geográfica en vocalizaciones puede ocurrir en dos diferentes niveles: a nivel microgeográfico o dialectos ocurre dentro de grupos continuos que pueden interactuar o cruzarse entre ellos. En este nivel el cambio puede ser de forma gradual, un cambio rápido sobre una zona de contacto restringida en el cual las vocalizaciones son intermedias, o un repentino cambio con un límite definido separando a las poblaciones. El patrón de variación a este nivel depende, en algunas especies, de lo extenso y la exactitud del aprendizaje, la distancia de dispersión del sitio de adquisición del canto al sitio de anidamiento y posiblemente el número de cantos tipo aprendidos (Krebs y Kroodsma 1980). El segundo nivel, el macrogeográfico, se refiere a la variación que es encontrada entre poblaciones separadas por varios kilómetros de distancia, y cuyos individuos es poco probable que interactúen (Krebs y Kroodsma 1980, Nelson 1998). Esta variación quizás se encuentre relacionada con factores ecológicos semejantes a la propagación de sonidos, a la atenuación en diferentes hábitat, la composición acústica de la avifauna, o simplemente el tamaño del cuerpo (Krebs y Kroodsma 1980).

De esta manera, la distribución espacial de la variación en la estructura de los cantos refleja la interacción entre dónde y cuándo los cantos son aprendidos (Nelson *et al.* 2001), permitiendo comparar las similitudes y diferencias que existen entre ellos y aportando información sobre la identidad específica de evolución en poblaciones fragmentadas o remotas (Payne 1986). El valor de las vocalizaciones en la sistemática ha sido revisado por Payne (1986) y Alström (2001). Según Alström (2001) el número de especies de aves en el mundo se ha incrementado de *c.* 8600 en 1946 a *c.* 9000 en 1980 y *c.* 9700 en 1990. Gran parte de este incremento ha sido a causa del rápido crecimiento en el conocimiento de las vocalizaciones de las aves en combinación con la actual tendencia a reconocer taxones alopátricos con cantos distintivos como especies y no como subespecies (Isler *et al.* 1998, Peterson 1998, Alström 2001), tal es el caso de *Pachyptila sp.* (Bretagnolle *et al.* 1990), *Pluvialis dominica* y *P. fulva* (Connors *et al.* 1993), Charadriidae (Miller 1996), *Thamnophilidae* (Isler *et al.* 1998, 1999 y 2001, Whitney *et al.* 2000) y *Attila spadiceus* (Leger y Mountjoy 2003), el descubrimiento de nuevas especies (e.g. *Grallaria ridgelyi* en Ecuador, Krabbe *et al.* 1999) y las relaciones sistemáticas (Tubaro 1999, Alström 2001).

Descripción general del taxón

El género *Chlorospingus* está formado por 11 especies (el número varía dependiendo del autor) de las cuales sólo una se encuentra en México, *Chlorospingus ophthalmicus* (Gisignies 1847). Es un ave de plumaje verdoso que no presenta dimorfismo sexual. Mide entre 13 y 14 cm y su peso varía entre 13.3 g y 18 g dependiendo de la subespecie (Isler y Isler 1987). Es residente (AOU 1998) y habita casi exclusivamente los bosques húmedos de montaña desde el sur de México hasta el Noroeste de Argentina en altitudes de entre 1000 y 3500 msnm (Isler y Isler 1987, Stiles y Skutch 1989, Howell y Webb 1995) (Figura 2). Son territoriales y se les encuentra en parejas, grupos familiares y en grupos de especies mixtas de 4 a 10 individuos movilizándose únicamente a través de su territorio (Stiles y Skutch 1989). Su alimentación se compone de insectos, frutos y ocasionalmente de néctar. Se reproducen de abril a junio (tienen dos nidadas por año) poniendo dos huevos en ocasiones hasta tres (Isler e Isler 1987).

La distribución de *C. ophthalmicus* comprende de poblaciones aisladas que han dado lugar a la descripción de hasta 25 subespecies que Isler y Isler (1987) dividen en ocho grupos de acuerdo al color del iris, la presencia de una mancha post-ocular y/o la presencia de una banda pectoral (Sánchez-González 2002). Dentro de las poblaciones de *C. ophthalmicus* de México, Howell y Webb (1995), hacen una división en tres subgrupos: *ophthalmicus*, que habita los bosques de la Sierra Madre Oriental; *albifrons*, de la Sierra Madre del Sur y Sierra de Miahuatlán y *postularis* de los bosques de Chiapas y de la sierra de Los Tuxtlas, en Veracruz (Figura 2). Todas estas subdivisiones demuestran que *C. ophthalmicus* presenta caracteres morfológicos que varían posiblemente debido a su residencia casi exclusiva del Bosque Mesófilo de Montaña, el cual se distribuye de manera fragmentada (Rzedowski, 1978).

Las vocalizaciones de esta especie son cortas y simples, compuestas por una serie de notas repetitivas de alta frecuencia (ver Moynihan 1962). Algunos autores mencionan la presencia de variación geográfica en las vocalizaciones para las diferentes subespecies (Isler y Isler 1987, Howell y Webb 1995) pero la falta de estudios en este campo es evidente.

En México muchas especies de aves presentan caracteres morfológicos muy conspicuos que varían geográficamente (Sánchez-González 2002). Así lo demuestran algunos estudios realizados en los complejos *Toxostoma curvirostre* (Rojas-Soto 1998) y *Momotus momota* (Ibáñez 2000) que sugieren la existencia de más de una unidad evolutiva dentro de una misma especie biológica.

Chlorospingus ophthalmicus es un ave que muestra una variación geográfica sorprendente y que se encuentra restringida al bosque mesófilo de montaña que se extiende entre México y el noroeste de Argentina, mismos que presentan distribución fragmentada, lo cual evita el flujo génico entre las poblaciones que los habitan (Sánchez-González 2002). De acuerdo con Isler e Isler (1987) las vocalizaciones de esta especie varían substancialmente entre las subespecies, mostrando diferencias claras entre los cantos de poblaciones de Centroamérica y Sudamérica. Algunos autores concuerdan en que los límites de especies en el género *Chlorospingus* han sido poco estudiados (Stotz *et al.* 1996, AOU 1998). Además estas aves exhiben patrones notables de variación geográfica morfológica y genética y una distribución restringida, que permiten suponer que posiblemente más de una especie se encuentre contenida dentro del complejo (Isler e Isler 1987; Howell y Webb 1995; Stotz *et al.* 1996; Sánchez-González 2002). Incluso estudios más específicos de variación geográfica (Sánchez-González 2002) y datos moleculares (García-Moreno *et al.* en prep.) sugieren la existencia de al menos cuatro especies dentro del complejo *C. ophthalmicus* en Mesoamérica.

Con base en la evidencia disponible y en que la variación vocal relacionada con la distribución espacial refleja la interacción entre dónde y cuándo los cantos son aprendidos (Nelson *et al.* 2001), se asume que los cantos de *C. ophthalmicus* tienen un importante papel en el mantenimiento de la integridad de la especie y que pueden servir como caracteres por medio de los cuales las poblaciones pueden ser diagnosticadas.

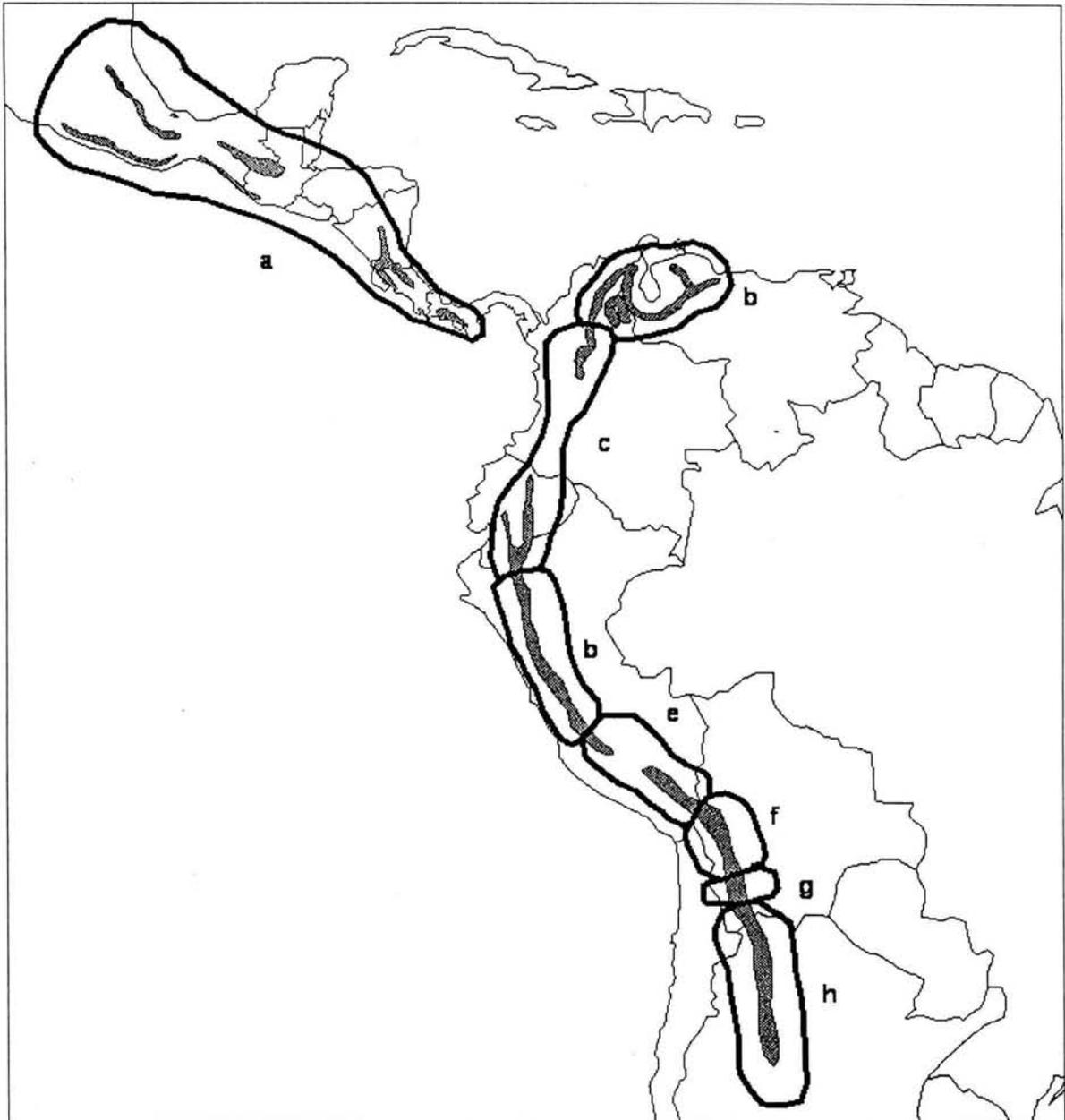


Figura 2. Distribución aproximada de *Chlorospingus ophthalmicus*. Se señalan los grupos formados a partir del cuadro en Isler e Isler (1987). *albifrons*, *ophthalmicus*, *wetmorei*, *dwrighti*, *postocularis*, *honduratus*, *regionalis*, *novicius* (a); *jacqueti*, *falconensis*, *venezuelanus*, *ponsi*, *eminens* (b); *flavopectus*, *trudis*, *exitelis*, *nigriceps*, *macarenae*, *phaeocephalus*, *hiaticolus* (c); *cinereocephalus* (d); *peruvianus* (e); *bolivianus* (f); *fulvicularis* (g); *argentinus* (h).

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar los patrones de variación geográfica en las vocalizaciones de las poblaciones del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* que habitan en México.

Objetivos particulares

Obtener las vocalizaciones de *C. ophthalmicus* de México mediante la grabación directa en el campo y obtención de vocalizaciones de bibliotecas de sonidos.

Describir la estructura acústica de las vocalizaciones en el complejo *C. ophthalmicus*.

Analizar las similitudes de las vocalizaciones mediante análisis univariados y multivariados.

Comparar los resultados obtenidos con la información genética y morfológica conocida.

Discutir los posibles límites de especies dentro del complejo.

MÉTODOS

Obtención de vocalizaciones

Durante el 2003 se grabaron las vocalizaciones de *C. ophthalmicus* de diez localidades (Cuadro 1). Dichas grabaciones fueron realizadas con una grabadora Marantz PDM-430 y un micrófono Audio-Technica aT835 en cintas TDK SA60. Además se obtuvieron grabaciones de tres colecciones de sonidos: a) Laboratorio de Bioacustica del Instituto de Ecología de Xalapa (LABIEXAL), b) Florida Museum of Natural History y c) Borry Laboratory of Biacustics of The Ohio State University (BLB) (Anexo 1).

CUADRO 1. OGU (unidades geográficas operacionales), localidades, coordenadas, fechas, números de individuos y vocalizaciones por localidad utilizados para este análisis.

OGU	Localidad	Coordenadas		Fecha	Número de aves	Número de Vocalizaciones
		Lat	Long			
BRA-GRO	Leonardo Bravo, Guerrero	17.5	-99.5	16 al 21 abril 2003	9	11
TLA-HGO	Tlanchinol, Hidalgo	20.9	-98.6	3 junio 2003	2	7
COY-HGO	Pisaflores, Hidalgo	21.2	-99.0	31 al 2 junio 2003	13	46
HUE-PUE	Huehuentla, Puebla	20.1	-97.6	7 y 8 julio 2003	2	7
NAL-VER	El Naranjal, Veracruz	18.8	-96.9	20 al 24 julio 2003	9	25
XAL-VER	Coatepec, Veracruz	19.4	-96.9	20 junio 1997	5	25
	Xalapa, Veracruz	19.5	-96.9	7 al 19 febrero 2003		
COM-OAX	Comaltepec, Oaxaca	17.3	-96.6	25 al 29 octubre 2003	4	18
COA-CHIS	Coapilla, Chiapas	17.1	-92.1	8 al 10 noviembre 2003	2	5
MONT-CHIS	Lagos de Montebello, Chiapas	ND	ND	24 marzo al 18 mayo de 1987	2	8
TRI-CHIS	Reserva El Triunfo, Chiapas	16.0	-93.0	8 al 12 abril de 1999	5	15
TAC-CHIS	El Tacaná, Chiapas	14.9	-92.2	26 al 30 de agosto 2003	8	50
C RICA	Parque Nacional Braulio Carrillo, San José Costa Rica	ND	ND	19 marzo de 1983 22 marzo 1989	5	23
	Monteverde, Puntarenas, Costa Rica	ND	ND	28 abril de 1989		
	San Vitio, Costa Rica	ND	ND	25 febrero de 1992		

Todas las vocalizaciones grabadas se digitalizaron a una tasa de muestreo 44 kHz y a una resolución de amplitud de 16 bit con el programa Canary 1.2.4 (Charif *et al.* 1995). Se hicieron los espectrogramas en el mismo programa bajo los siguientes parámetros: “Filter Bandwith”: 699.40, “Overlap”: 98.44% y “FFT Size”: 2040. Posteriormente se hizo una depuración eliminando aquellas vocalizaciones encimadas, con mucho ruido y aquellas que terminaban prematuramente. Como

resultado de la depuración de las vocalizaciones se obtuvieron un total de 240 vocalizaciones pertenecientes a 66 individuos diferentes.

Estructura y tipos de vocalizaciones

Se analizaron y diferenciaron visualmente los patrones de cambio en las estructuras y características de las notas. Las características estructurales incluyeron la ausencia o presencia de notas vibrantes, armónicos y frecuencias moduladas, así como la modulación de toda la vocalización. Una nota se define como un trazo continuo en el espectrograma, incluidos armónicos asociados. Las notas armónicas aparecen como trazos simultáneos y separados en el espectrograma, uno arriba del otro. Como las notas armónicas quizás sean generadas por el equipo de grabación, fue necesaria la presencia de tales trazos en todo el conjunto de espectrogramas. Las notas de frecuencia modulada producen un trazo en el espectrograma a manera de “zig-zag” (Isler *et. al.* 1998). La modulación se describe en este trabajo como el cambio de la frecuencia entre cada una de las notas a lo largo de la vocalización, las cuales pueden ser alta, media o baja.

A cada nota se le asignó una letra (de la A a la T) para su rápida identificación. Posteriormente se hizo lo mismo con las vocalizaciones enteras, separando así los principales tipos de vocalizaciones y asignando un número a cada tipo de vocalización del I al XXII.

Medidas acústicas

Se analizaron caracteres cuantitativos de tiempo y frecuencia, los cuales se introdujeron como un registro a una base de datos en Access (Microsoft Corporation 1999). El primer grupo de medidas hace referencia a los caracteres totales (T) de cada vocalización y está compuesto por siete medidas las cuales se explican en el Cuadro 2 y Figura 3.

CUADRO 2. Descripción de las medidas acústicas totales para cada vocalización.

Carácter	Abreviación	Descripción
Número de notas	<i>Tnotas</i>	Número total de unidades (notas) en la vocalización.
Duración total	<i>Ttiempo</i>	Duración en segundos desde el comienzo de la primera nota hasta el fin de la última nota.
Frecuencia máxima	<i>TFmax</i>	Medida en kHz como el pico máximo del total de la vocalización.
Frecuencia mínima	<i>TFmin</i>	Medida en kHz como el pico mínimo del total de la vocalización.
Rango de frecuencia	<i>Trango</i>	Se midió en kHz y es la simple sustracción de la frecuencia máxima menos la frecuencia mínima.
Amplitud máxima relativa	<i>Tptime</i>	El punto de máxima amplitud en el tiempo (“Peak time”, como es definido por Canary) se expresó como porcentaje de la duración total de la vocalización. La amplitud en bruto no se comparó porque no hay forma de calibrar los niveles de grabación causados por los efectos atenuadores de las grabaciones en el campo.
Amplitud promedio	<i>Tavinten</i>	Medida de la “intensidad promedio” en dB del total de la vocalización (average intensity, calculado por Canary).

Con el fin de analizar las diferencias a nivel de nota, el segundo grupo de medidas se aplicó a la nota con la máxima amplitud relativa presente en cada una de las vocalizaciones. Para cada nota se analizaron cuatro caracteres, tres de frecuencia y uno de tiempo (Cuadro 3) (Figura 3).

CUADRO 3. Abreviación y unidades de medidas de los caracteres para las notas con máxima amplitud relativa.

Carácter	Abreviación	Descripción
Frecuencia inicial de la nota	<i>PKInic</i>	kHz
Frecuencia media de la nota	<i>PKmed</i>	kHz
Frecuencia terminal de la nota	<i>PKter</i>	kHz
Tiempo total de la nota	<i>Ttiempo</i>	Se definió como el tiempo que dura desde el inicio de la nota hasta el final de la misma. (Segundos)

Para obtener los valores del último grupo de medidas, se dividió cada vocalización en secciones de 2.5 segundos (Figura 3). Esta división se realizó con base en la duración de las vocalizaciones tratando de que las medidas explicaran la variación en la frecuencia a lo largo de la misma. Las

secciones obtenidas fueron entre 3 y 22, dependiendo de la duración de cada vocalización, obteniéndose para cada una de ellas las medidas explicadas en el Cuadro 4.

CUADRO 4. Abreviación y explicación de los caracteres para cada una de las secciones.

Carácter	Abreviación	Explicación
Número de notas	<i>S#notas</i>	Se contó como una nota a aquella que su inicio estuviera dentro de la sección.
Rango de frecuencia	<i>S#Fmax y S#Fmin</i>	Diferencia de la Frecuencia máxima y la mínima.
Ritmo	<i>S#rit</i>	Ritmo se definió como el número de notas por segundo. Se computarizó mediante el conteo del número de notas y midiendo la duración desde el principio de la primera nota hasta el comienzo de la última nota para cada sección (Isler <i>et al.</i> 1998).

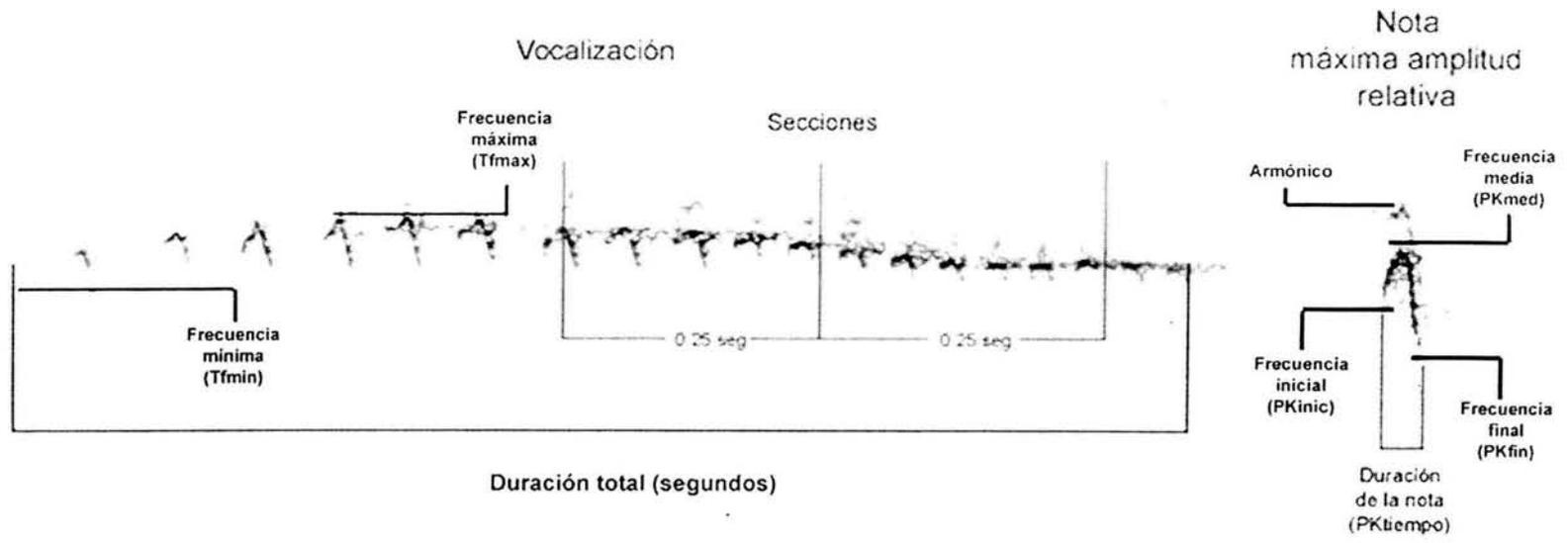


Figura 3. Espectrograma mostrando las diferentes medidas para las vocalizaciones.

Para lograr una mayor eficiencia en la medición de los caracteres se utilizaron tres diferentes gráficas de Canary. La principal, llamada espectrograma, gráfica el tiempo (eje de las x) contra frecuencia (eje y). La segunda gráfica, llamada espectro, despliega la amplitud relativa (eje x) contra la frecuencia (eje y), con esta gráfica es posible obtener con mayor exactitud las medidas de frecuencia. En la última gráfica, llamada sonograma (waveform), despliega el tiempo (eje x) contra la presión de la señal (eje y) con la cual se obtienen mediciones de tiempo con mayor exactitud (Figura 4) (Charif 1995).

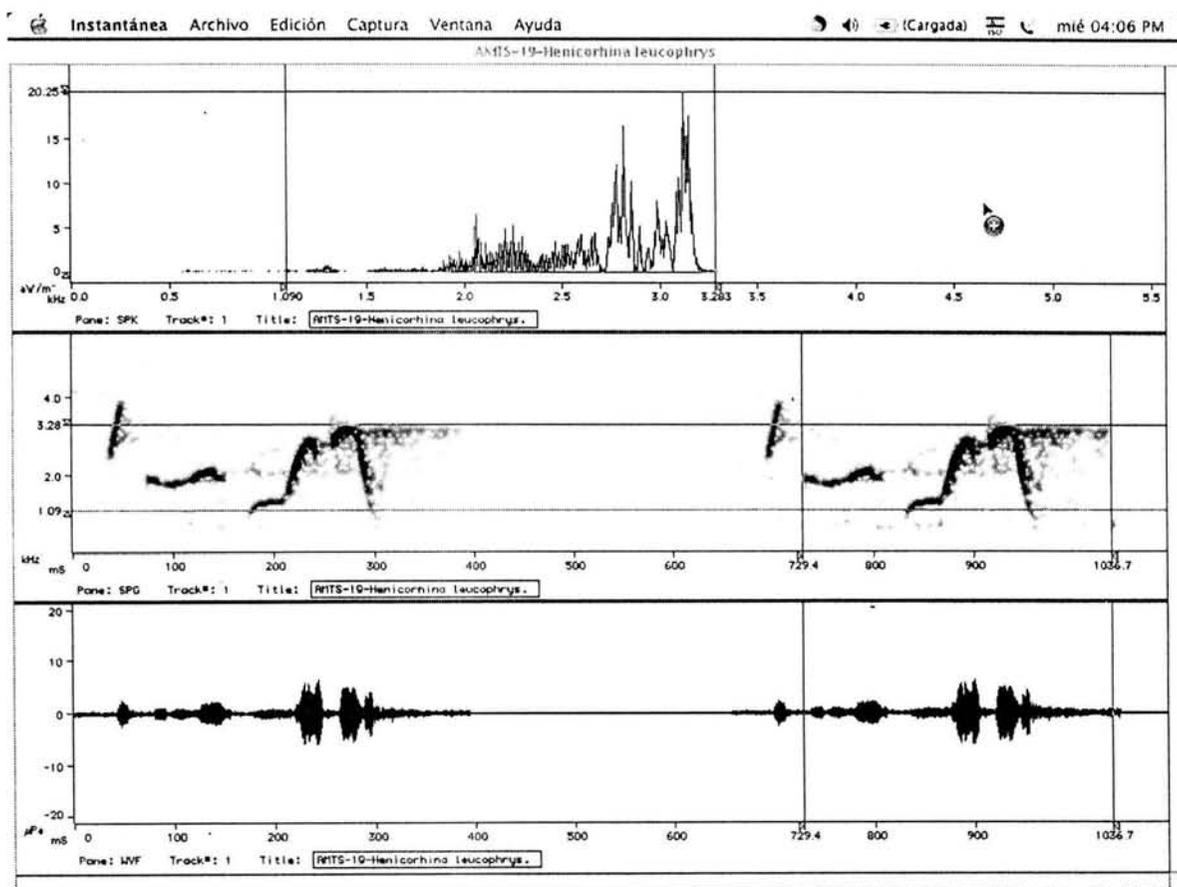


Figura 4. Gráficas de los análisis obtenidos de Canary; espectro (arriba), espectrograma (centro) y sonograma (abajo).

Análisis geográficos

Se crearon 11 unidades geográficas operacionales (OGU por sus siglas en inglés) con base en las localidades de grabación, sólo en las OGU XAL-VER y C RICA (Cuadro 1) se incluyeron dos localidades diferentes en cada una de ellas, con base en el criterio de cercanía geográfica y

considerando la continuidad de la topografía de México y Centroamérica respectivamente (Figura 5).

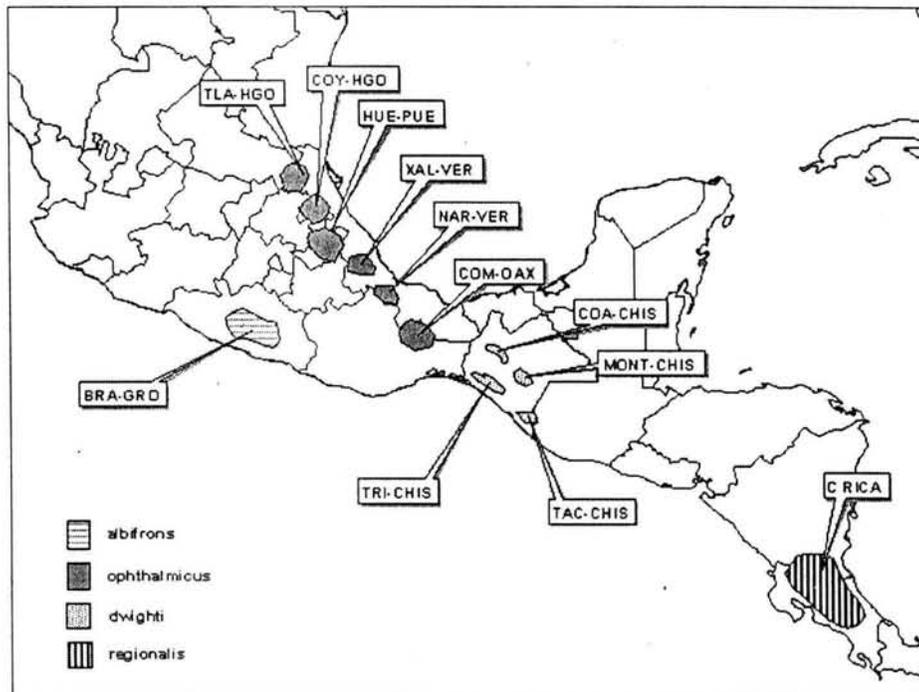


Figura 5. Unidades geográficas operacionales (OGU) determinadas para el análisis.

Los caracteres merísticos obtenidos fueron sometidos a un análisis de correlación Producto-Momento de Pearson para conocer la magnitud de la redundancia entre las variables. De presentarse un índice de correlación alto (se señala el 100%, Zink y Remsen 1986 y Sánchez-González 2002) una de las variables deberá ser eliminada.

Una vez agrupado los datos en las OGU, y debido a que dentro de cada población existe variabilidad, es aconsejable la obtención de valores promedio para cada una de las poblaciones bajo estudio, utilizando el mayor número de ejemplares, en este caso vocalizaciones (Sánchez-González 2002). Con estos valores se elaboraron gráficas de cada una de las variables totales para conocer las tendencias generales entre las poblaciones. Dentro de las gráficas, las OGU se ordenaron geográficamente de norte-sur y oeste-este.

Por otra parte, dada la ausencia evidente de dimorfismo sexual y la imposibilidad de detectar los sexos en el campo por diferencias vocales conocidas, se hizo necesaria la utilización de todas las grabaciones sin tomar en cuenta el sexo. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el

programa STATISTICA V. 6.0 (Statsoft Inc. 2001), con un nivel de significancia de $\alpha=0.05$ ó el 95% de confiabilidad.

Para comparar las vocalizaciones con base a la similitud entre las OGU, se generó un fenograma con ayuda del programa NTSySpc V. 2.02c (Applied Biostatistics Inc. 1998). Para la obtención del fenograma se utilizó el índice de distancia taxonómica y el método de aglomeración “unweighed pair-group arithmetic mean” UPGMA (Sneath y Sokal 1973). Además se realizó un análisis de componentes principales para describir la variación geográfica de los caracteres en conjunto, así como para determinar las relaciones entre las OGU, mismas que son establecidas por su proximidad en el espacio delimitado por los componentes; a mayor cercanía, mayor relación (Sánchez-González 2002).

RESULTADOS

Estructuras y tipos de vocalizaciones

Se identificaron visualmente un total de 21 tipos de notas (*A* a la *T*) y 18 vocalizaciones (*I* a la *XVIII*) para todo el complejo.

La vocalización *I* esta compuesto por una serie de notas repetitivas tipo *A* (Figura 6), mientras que la vocalización *II* presenta una serie de notas tipo *B* (Figura 6), ambas con una modulación media y con una duración promedio de 3.8 segundos y 35 notas. Es importante señalar que sólo tres de los once espectrogramas, que se hicieron para la OGU BRA-GRO, mostraron armónicos.

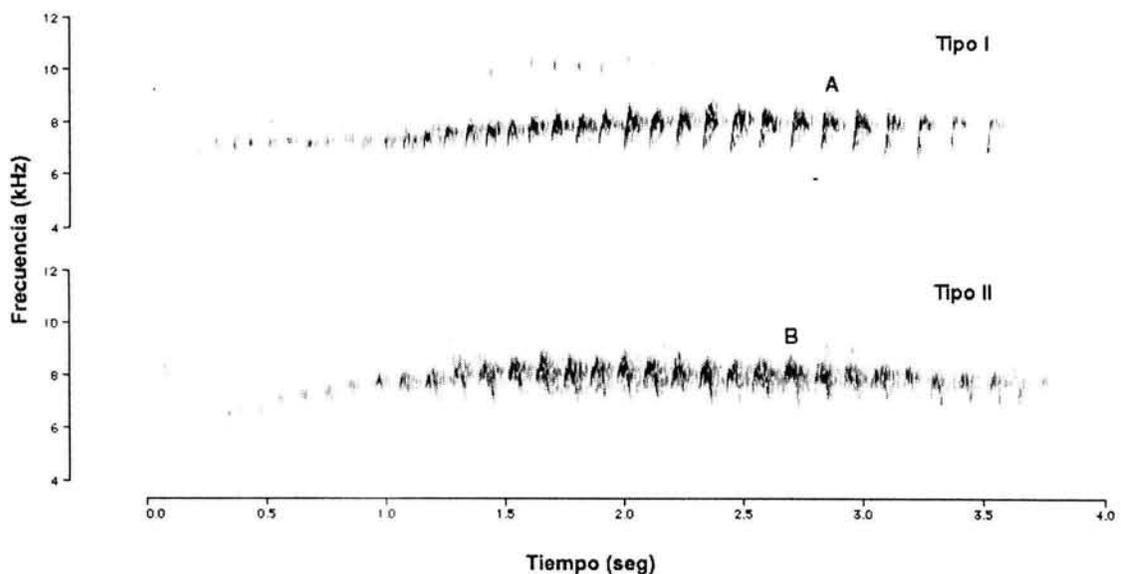


FIGURA 6. Espectrogramas de las vocalizaciones *I* y *II* presentadas en la OGU BRA-GRO. A y B indican el tipo de nota.

La vocalización *III* presenta una serie de notas repetidas del tipo *G* con un ritmo constante y una modulación baja (Figura 7). Las primeras notas presentan una duración mayor a las del final y sólo un tercera parte presentaron una nota introductoria tipo *A* (Figura 7 TLA-HGO). La vocalizaciones presentes en XAL-VER cuentan con notas tipo *A* y *C*. En este tipo de vocalización se presenta sólo una armónica.

La vocalización *IV* se encuentra constituida por una serie de notas repetidas en el mismo patrón del tipo *B*, *C* y *E* (Figura 8). Presenta una modulación alta. Las primeras notas presentan un rango de frecuencia menor que se amplían rápidamente hacia la parte central de la vocalización obteniendo,

en este punto, el mayor rango de frecuencia. En la última parte el rango de frecuencia de las notas disminuye de forma muy lenta y en algunos casos en forma abrupta. Esta vocalización cuenta con un tiempo promedio de 1.1 segundos y 18 notas (apéndice 1) y presentan una armónica.

La *vocalización V* es la más elaborada de todas y se pueden dividir en dos grupos. El primero (HUE-PUE, NAR-VER, COM-OAX y COA-CHIS) presenta notas del tipo *A*, *D*, *C* y *E*. Por su complejidad, esta vocalización se puede dividir en tres partes: En la parte introductoria encontramos una serie de notas tipo *D* (en algunas vocalizaciones se presenta una nota tipo *A* al inicio, como se muestra en COA-CHIS). En la parte central se encuentran de dos a seis notas del tipo *C* y/o *D* y toman un rango de frecuencia mayor que el resto de la vocalización. Hacia la parte final se presenta una serie de notas tipo *E* que varían entre cinco y veinte con una frecuencia constante, aunque por lo general no rebasan las diez. Presenta una modulación media y cuenta con una armónica (Figura 9). En la última parte se presenta un cambio de frecuencia entre sus notas. Esta vocalización al igual que la pasada cuenta con solo una armónica. El segundo grupo lo conforman las vocalizaciones TRI-CHIS y TAC-CHIS. De la OGU TRI-CHIS se obtuvo solo una muestra por lo que no se puede saber con certeza la estructura, pero sí se puede asegurar la presencia de este tipo de vocalización dentro de los individuos de la OGU TRI-CHIS. La primera parte de las vocalizaciones presentadas en TAC-CHIS presentan dos notas del tipo *J*. La segunda parte esta compuesta por notas del tipo *L* y varían en número entre tres y cinco. La última parte se encuentra constituida de dos a trece notas tipo *K* (esta nota difiere del tipo *D*, *E* y *EE* en el número de armónicos pues esta presenta tres). Presenta una modulación media y cuenta con una armónica (Figura 9 TAC-CHIS).

La *vocalización VI* tiene como carácter principal el mayor rango de frecuencia con un promedio de 4.5 kHz (Apéndice 1). Este tipo cuenta con notas tipo *B*, *C*, *EE*, y *F*. El acomodo de las notas en esta vocalización varía enormemente pero por lo general se encuentra al principio un número variable de notas tipo *B*, *C*, y *F* (en este orden) (Figura 10).

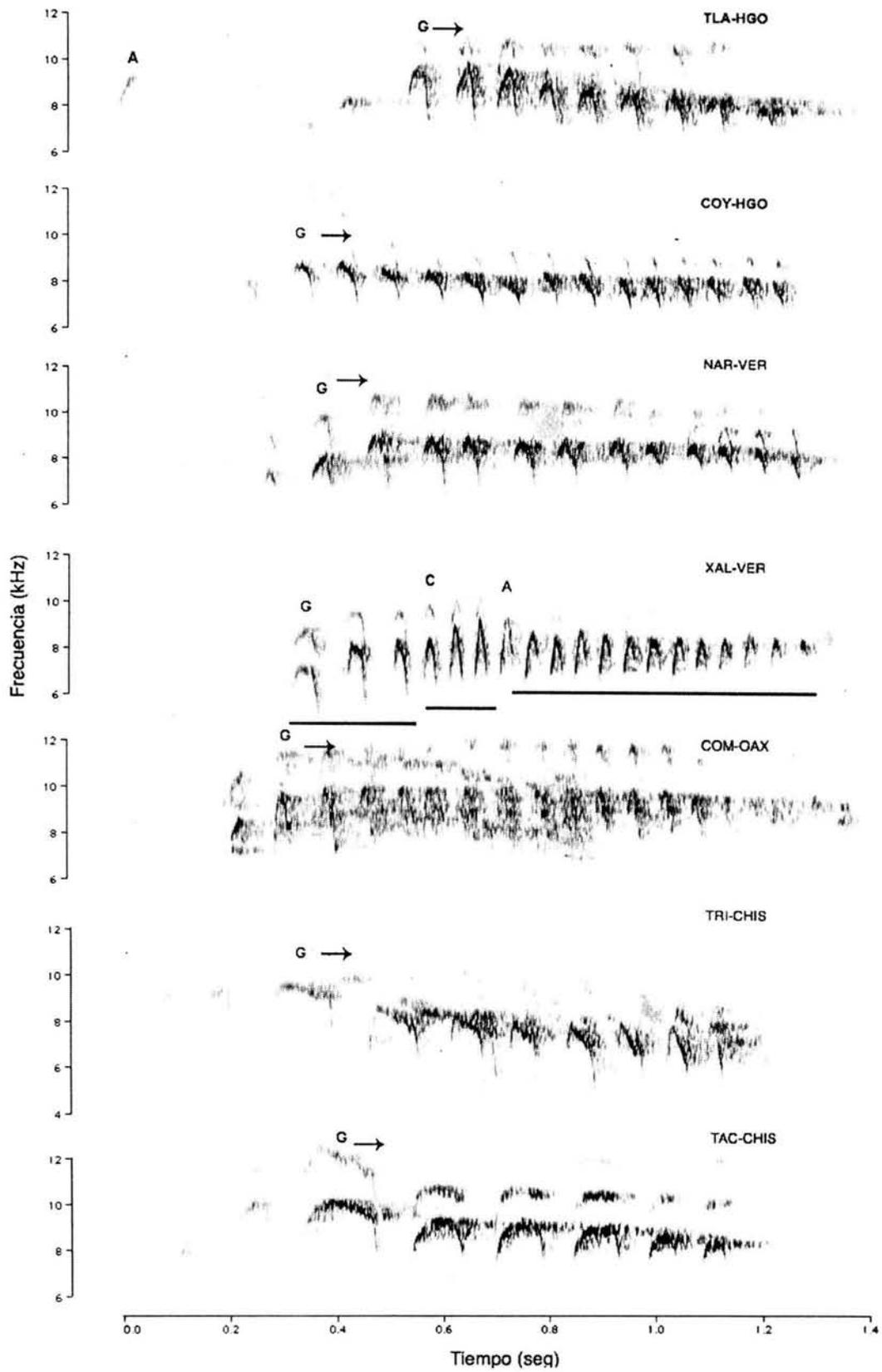


FIGURA 7. Espectrogramas de la *vocalización III* y las variantes que presentan para cada OGU.

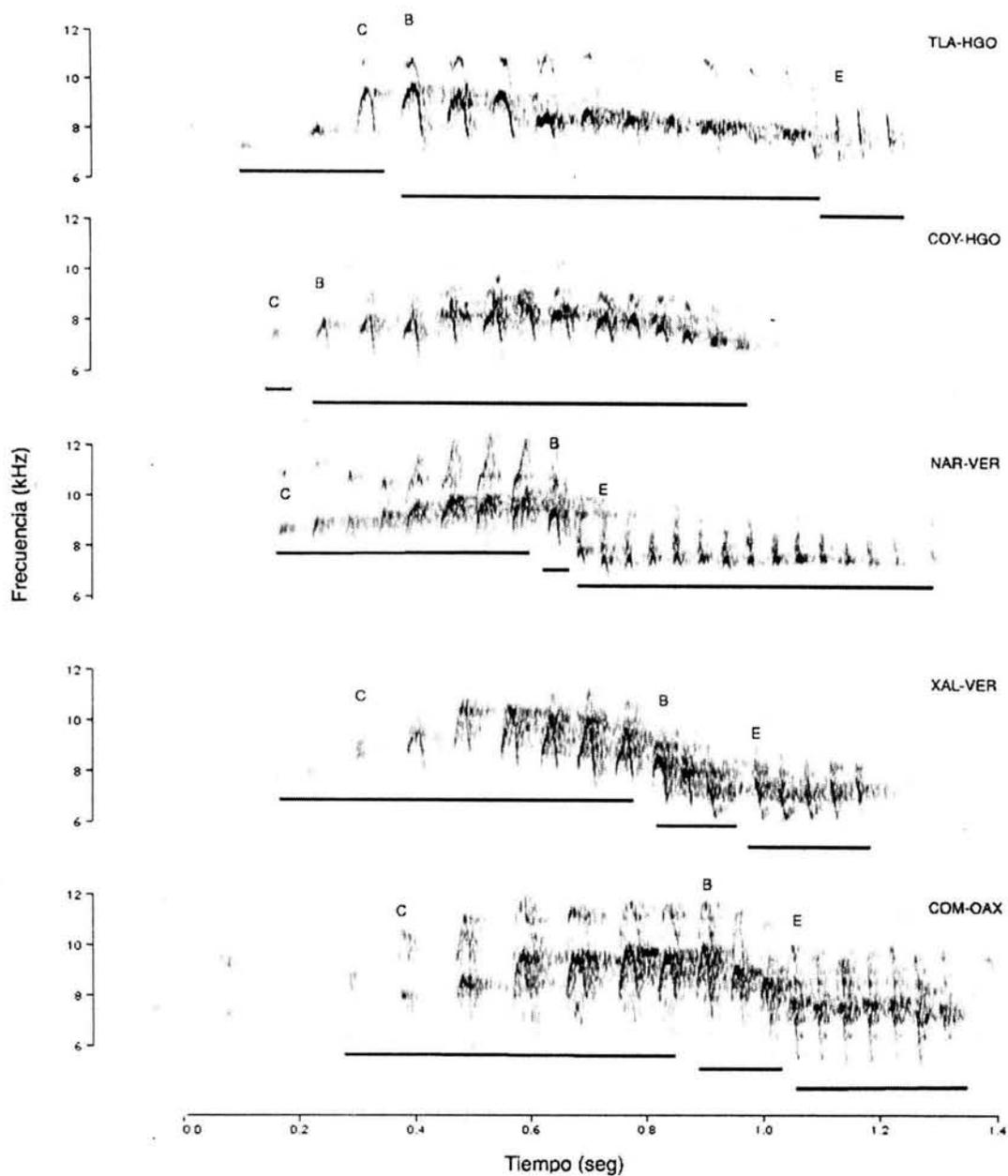


FIGURA 8. Espectrogramas de la *vocalización IV* y las variantes que presenta para cada OGU.

La *vocalización VII* tiene como carácter principal una serie de notas del tipo *G* en la parte central de la *vocalización*, en las cuales las primeras notas son de mayor duración que las últimas (Figura 11). Presenta notas del tipo *A*, *B* y *G*, modulación media y sólo una armónica.

La *vocalización VIII* consta de una serie de entre 13 y 25 notas repetitivas del tipo *EE*, las cuales presentan dos armónicas (Figura 12). Presenta una modulación baja.

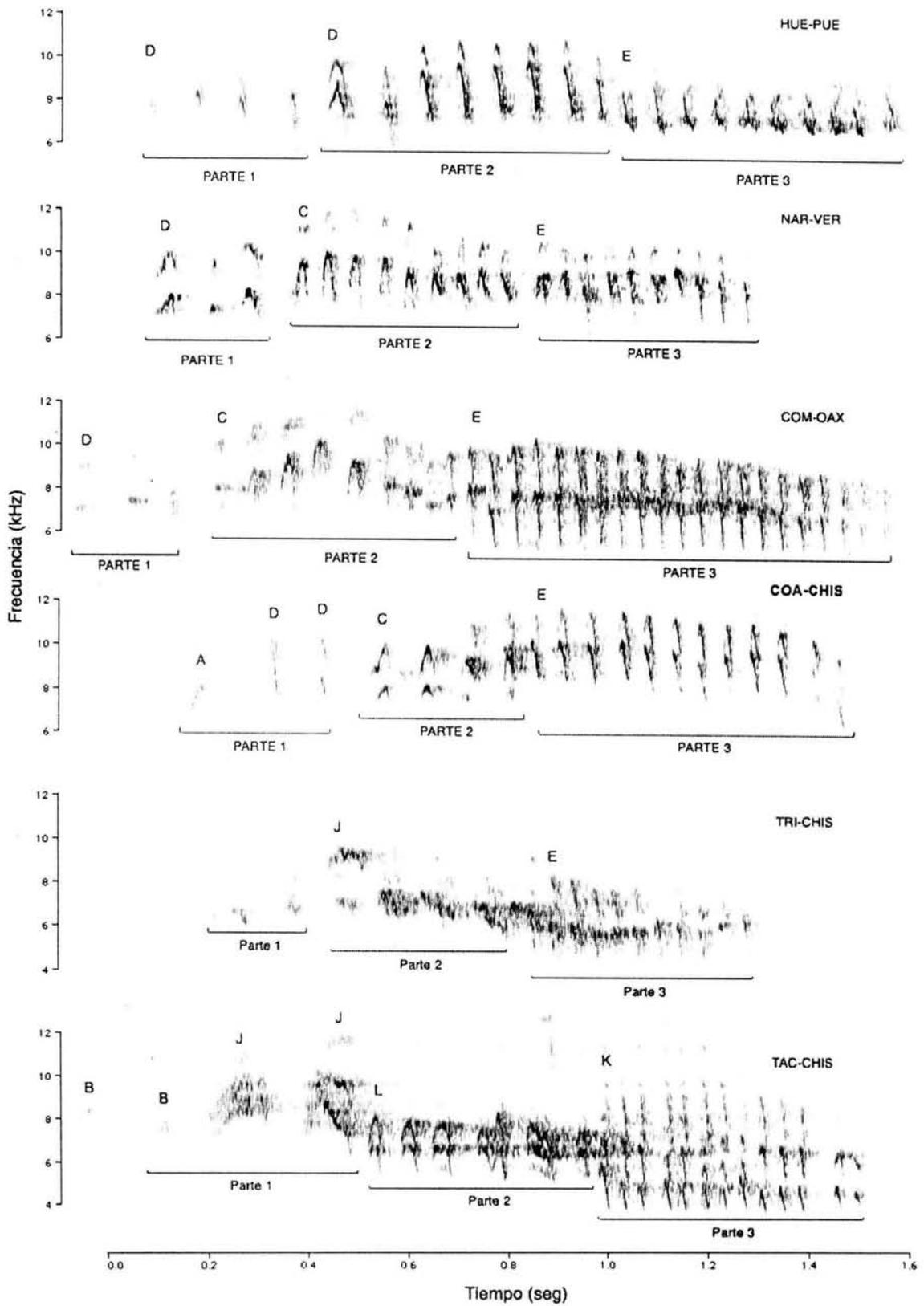


FIGURA 9. Espectrogramas que muestran las variantes de la *vocalización V* para cada una de las OGU (las letras indican los tipos de notas).

Las vocalizaciones IX presentan notas del tipo H y una nota del tipo I (característica de esta vocalización) ubicada generalmente en la séptima posición. Al igual que casi todas, esta vocalización presenta un armónico y una modulación media (Figura 13).

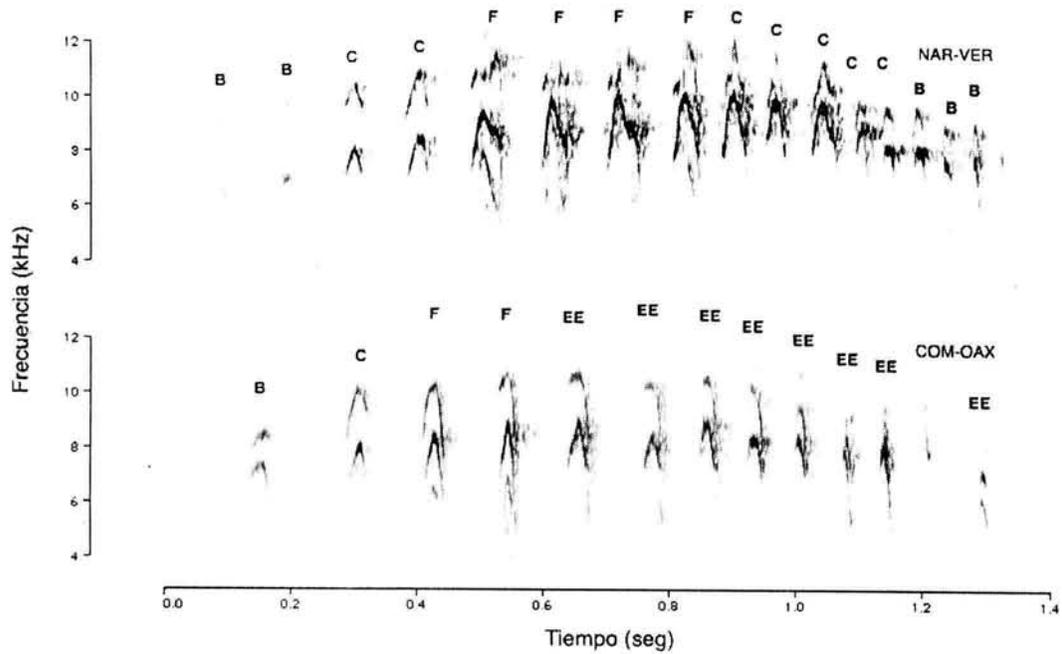


FIGURA 10. Espectrogramas de la vocalización VI y sus variantes (las letras indican los tipos de notas).

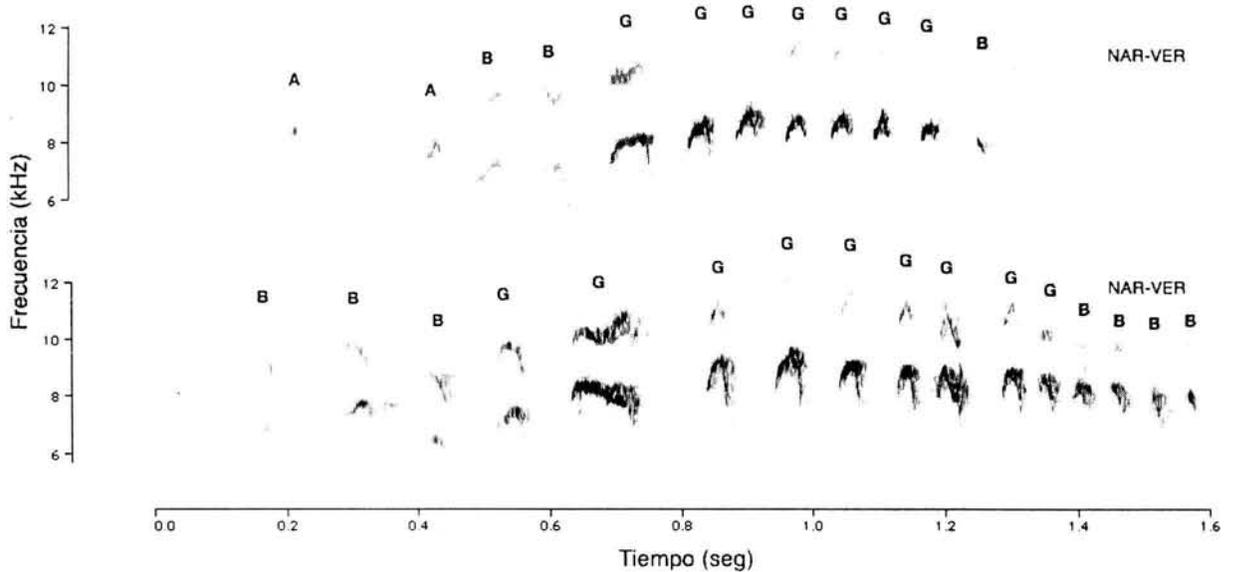


FIGURA 11. Espectrogramas de la vocalización VII y las variantes que presenta para cada OGU (las letras indican los tipos de notas).

La *vocalización X* cuentan con notas tipo *B*, *C* y *M*. Las notas características de esta vocalización son del tipo *M* que se encuentran casi al final variando entre una y tres notas. La vocalización presenta una modulación media y un armónico (Figura 14).

La *vocalización XI* cuenta con una serie de dos a tres notas iniciales del tipo *C*, y una *M* (no presente en todos los casos), seguidas por una nota del tipo *G*, alcanzando en este punto la frecuencia máxima de toda la vocalización. Al final se encuentran dos notas pequeñas del tipo *M* con una frecuencia similar a la de las primeras notas (Figura 15). Presenta modulación media.

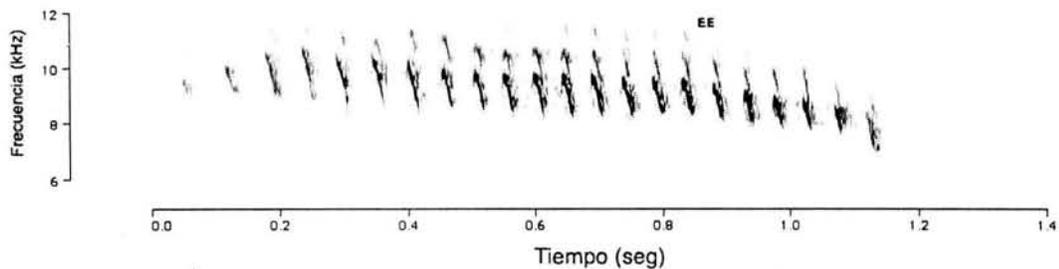


FIGURA 12. Espectrograma de la *vocalización VIII* presente en la OGU COA-CHIS (la letra indica el tipo de nota).

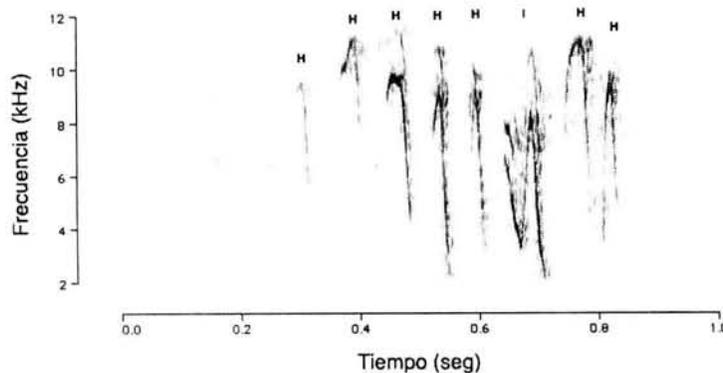


FIGURA 13. Espectrograma de la *vocalización IX* correspondiente a la OGU MONT-CHIS (las letras indican los tipos de notas).

La *vocalización XII* tiene como carácter principal una nota del tipo *N* entre la segunda y tercera posición. Todas las vocalizaciones de este tipo presentaron un armónico y modulación baja (Figura 16).

La *vocalización XIII* presenta como característica principal una serie de aproximadamente 9 notas del tipo *O*. Esta vocalización presenta modulación baja y un rango de frecuencia muy amplio y es la única que presenta tres y hasta cuatro armónicos (Figura 17).

La *vocalización XIV* esta compuesta por notas del tipo *C*, *G* y *P*. La nota tipo *P* es la más elaborada dentro el complejo y es característica de esta vocalización y generalmente se encuentra al final de la vocalización. Presenta modulación baja y una armónica (Figura 18 XIV).

La *vocalización XV* presenta al principio entre una y dos notas del tipo *Q*, seguidas por tres o cuatro notas tipo *M*, las cuales descienden en frecuencia. Presentan modulación media y una armónica (Figura 18 XV).

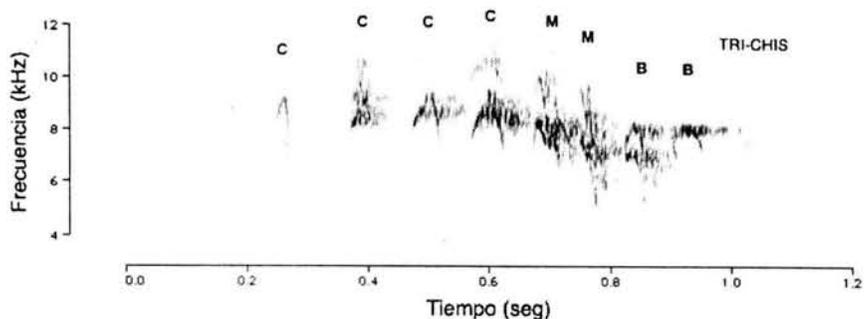


FIGURA 14. Espectrograma de la *vocalización X* presente en la OGU TRI-CHIS (las letras indican los tipos de notas).

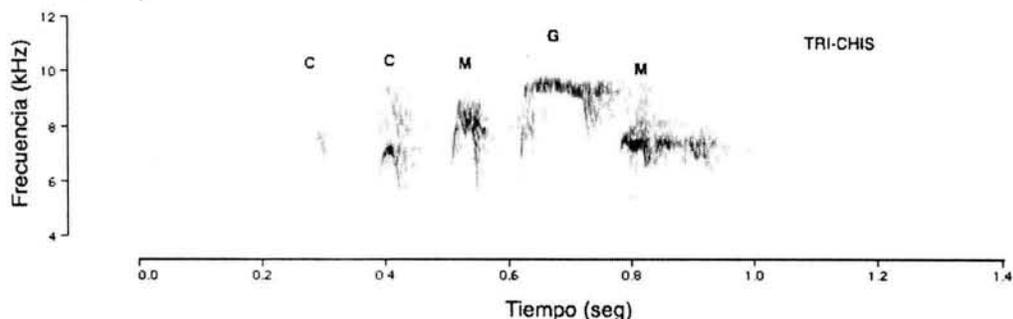


FIGURA 15. Espectrograma de la *vocalización X* presente en la OGU TRI-CHIS (las letras indican los tipos de notas).

La *vocalización XVI* se compone también por dos tipos de notas, *Q* y *G*. La primera se encuentra al principio de la vocalización en números de uno a dos, mientras que la segunda se presenta hacia el final con un número de entre cinco y seis notas, mostrando una descendencia en la frecuencia. La modulación que presenta es baja y cuenta con una armónica (Figura 18 XVI).

La *vocalización XVII* presenta tres tipos de notas diferentes. La primera es del tipo *R* y varía entre seis y siete notas, mientras que el tipo *S* y *T* se encuentran en la parte final sin variación. La modulación presentada es baja y cuenta con una armónica (Figura 18 XVII).

La *vocalización XVIII* cuenta con una nota introductoria (no siempre presente) del tipo *Q*, seguidas por cuatro a cinco notas del tipo *G* las cuales disminuyen en frecuencia conforme avanza la vocalización. Finalmente la vocalización termina en una serie de notas del tipo *EE*, con un rango de frecuencia muy corto, que varían entre las seis y once notas. Presenta modulación media y de dos a tres armónicas (Figura 18 XVIII).

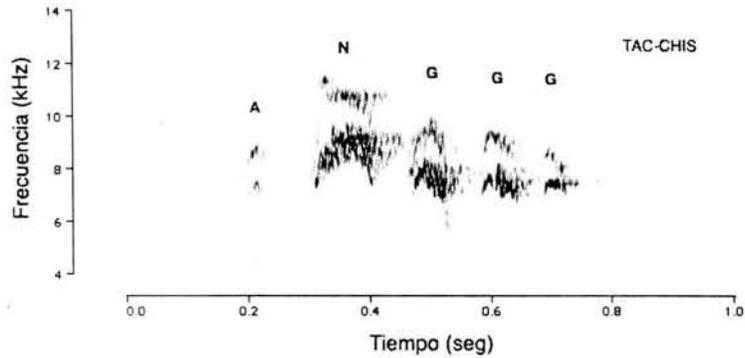


FIGURA 16. Espectrograma de la *vocalización XII* para la OGU TAC-CHIS (las letras indican el tipo de notas presentes).

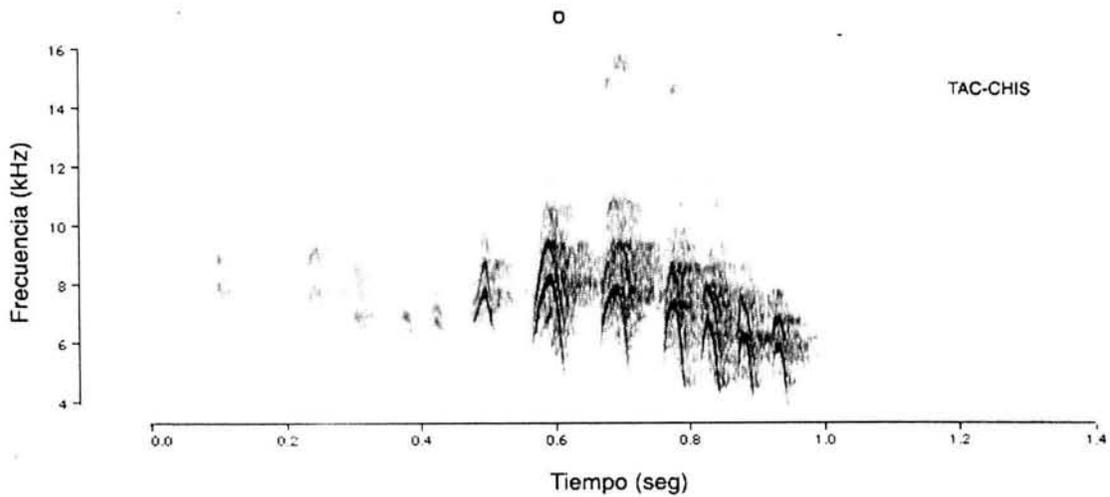


FIGURA 17. Espectrograma de la *vocalización XIII* para la OGU TAC-CHIS (la letra indica el tipo de nota).

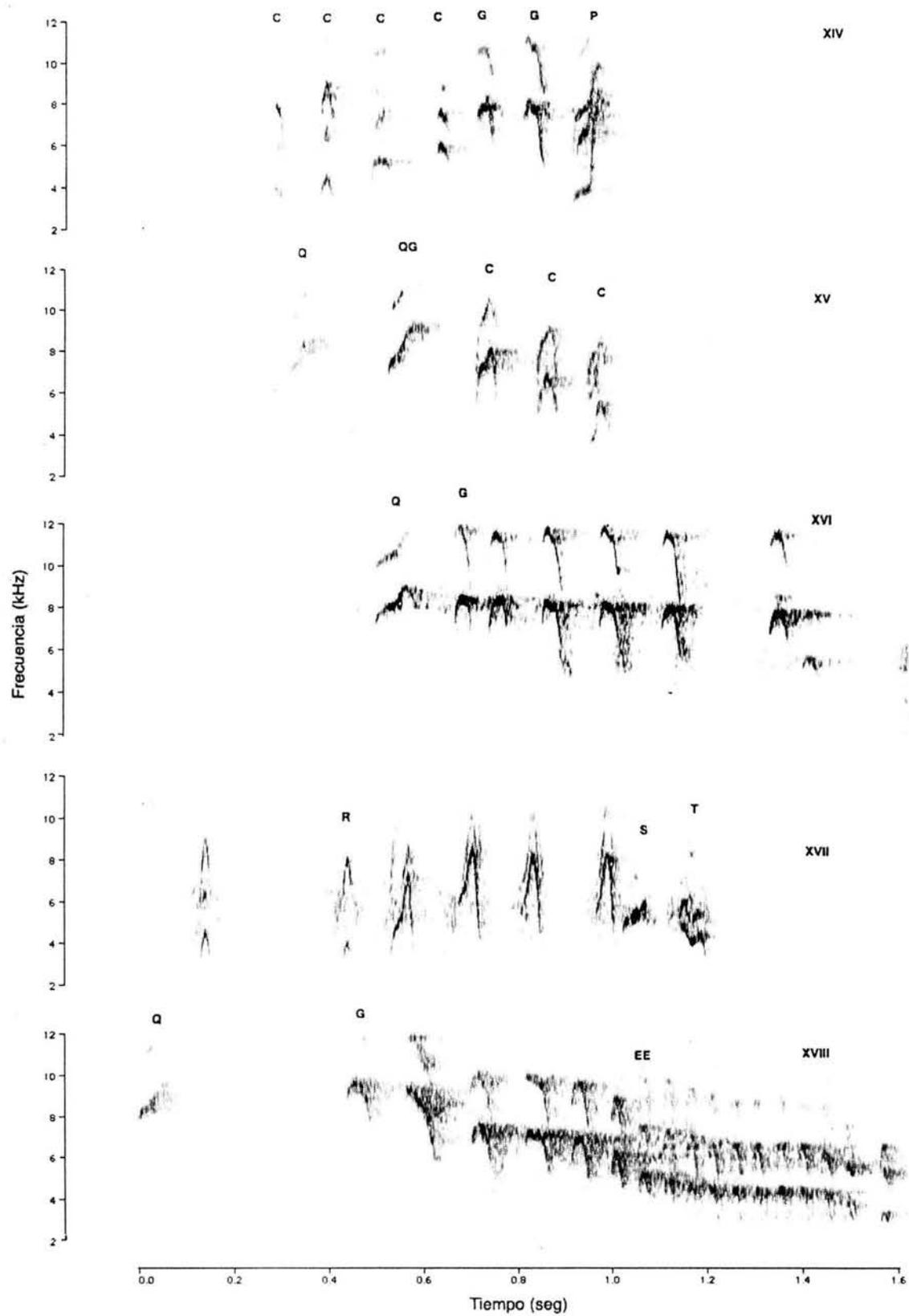


FIGURA 18. Espectrogramas de las vocalizaciones XIV, XV, XVI, XVII y XVIII.

Distribución geográfica de los tipos de notas y vocalizaciones

Al relacionar los tipos de notas con la geografía es posible observar dos patrones principales: en el primero las notas más elaboradas se encuentran hacia el sur, mientras que en el norte se presentan vocalizaciones con notas más simples. El segundo se refiere al tipo de notas que se comparten entre las OGU. Es evidente la formación de dos grupos, el de las OGU que van de BRA-GRO a COA-CHIS y el de MONT-CHIS a C RICA en el cual encontramos las notas más complejas (Cuadro 5). El fenograma realizado a partir del Cuadro 5 (Figura 21) muestra la separación de las OGU MONT-CHIS, TAC-CHIS y C RICA en tres ramas diferentes, mientras que a las OGU restantes (junto con TRI-CHIS) se encuentran agrupadas mostrando una mayor similitud.

CUADRO 5. Tipos de notas y su presencia dentro de cada OGU (X = notas presentes).

Tipo nota	OGU's											
	BRA-GRO	TLA-HGO	COY-HGO	HUE-PUE	XAL-VER	NAR-VER	COM-OAX	COA-CHIS	MONT-CHIS	TRI-CHIS	TAC-CHIS	C RICA
A	X	X						X				
B	X	X	X		X	X	X			X		X
C		X			X	X	X	X		X		
D				X				X				X
E				X	X		X	X		X		
EE							X	X				
F					X		X			X	X	
G					X							X
H									X			
I									X			
J											X	
K										X	X	
L											X	
M										X		X
N											X	
O											X	
P												X
Q												X
R												X
S												X
T												X

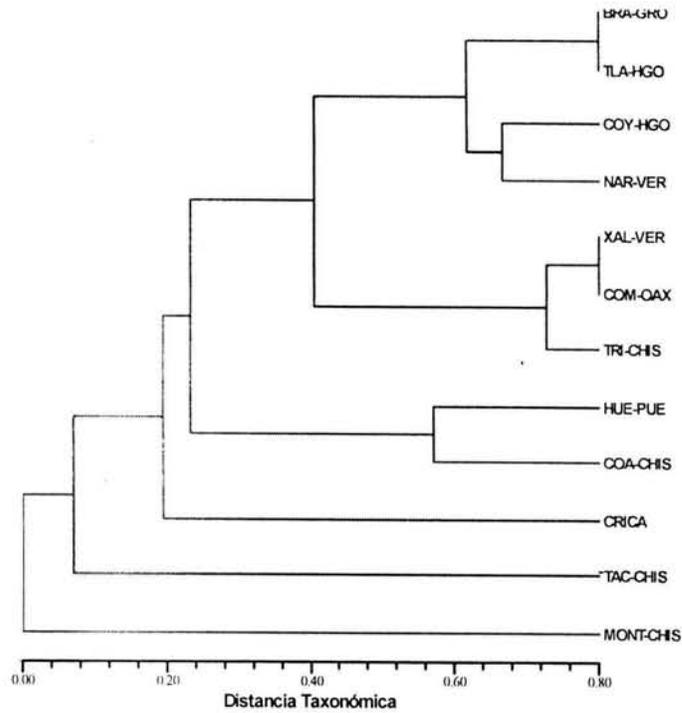


Figura 21. Fenograma de las notas compartidas por las OGU producido con el coeficiente de asociación DICE y UPGMA.

El resultado arrojado por el fenograma construido a partir del Cuadro 6 (Figura 22) muestra la formación de diferentes grupos. Es evidente la separación de las OGU BRA-GRO, MONT-CHIS y C RICA en tres ramas diferentes. La siguiente agrupación se encuentra conformada por COA-CHIS y HUE-PUE. Hidalgo, Veracruz y Oaxaca.

CUADRO 6. Tipos de vocalización y su presencia dentro de las OGU (X = notas presentes).

Tipo Vocalización	OGU's											
	BRA-GRO	TLA-HGO	COY-HGO	HUE-PUE	XAL-VER	NAR-VER	COM-OAX	COA-CHIS	MONT-CHIS	TRI-CHIS	TAC-CHIS	C RICA
I	X											
II	X											
III		X	X		X	X	X			X	X	
IV		X	X		X	X	X					
V				X	X		X	X		X	X	
VI					X		X					
VII					X							
VIII								X				
IX									X	X		
X										X		
XI										X		
XII											X	
XIII											X	
XIV												X
XV												X
XVI												X
XVII												X
XVIII												X

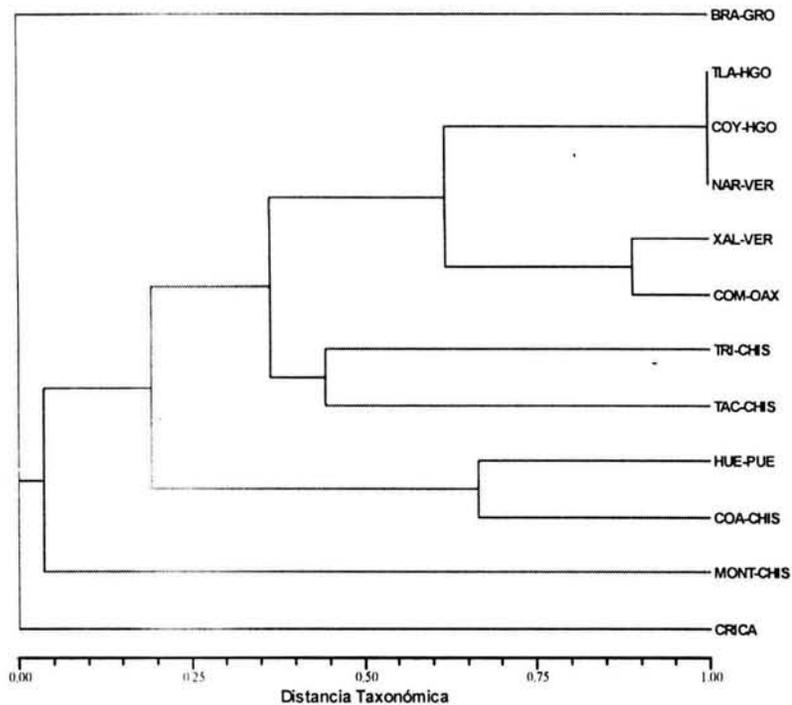


Figura 22. Fenograma de las vocalizaciones compartidas por las OGU producido con el coeficiente de asociación y UPGMA.

ANÁLISIS UNIVARIADOS

Con la obtención de las medias de cada OGU se elaboraron gráficas para el primer grupo de variables; con el fin de conocer las tendencias generales de variación entre poblaciones. Las OGUs fueron ordenados de manera norte-sur y oeste-este para poder observar la variabilidad de los caracteres en el espacio geográfico.

En la gráfica correspondiente al número de notas (Figura 21a) se puede observar un valor más o menos constante en la Sierra Madre Oriental (desde TLA-HGO hasta COM-OAX). En COA-CHIS se observa un incremento en el número de notas, ubicando a este por encima de las anteriores. Las OGUs TAC-CHIS y TRI-CHIS, correspondientes a la Sierra Madre de Chiapas, sufren un decremento agrupándose notablemente junto a C RICA y MONT-CHIS, mientras que BRA-GRO se separa de las demás .

La duración de las vocalizaciones (Figura 21b) es visiblemente mayor, casi triplicando el valor sobre las demás, para BRA-GRO. Mientras que las siguientes OGU, desde TLA-HGO hasta COA-CHIS, duran al rededor de un segundo agrupándolas un poco por encima de las últimas cuatro OGU, las cuales muestran un valor ascendente de MONT-CHIS a C RICA

En la gráfica de frecuencia máxima (Figura 21c) BRA-GRO muestra el valor más bajo mientras que de TLA-HGO a COM-OAX se muestra una disminución en la frecuencia de norte a sur con excepción de COY-HGO el cual presenta un valor más cercano a BRA-GRO. Las OGU correspondientes a la Sierra Norte de Chiapas (COA-CHIS y MONT-CHIS) muestran las frecuencias más altas, mientras que TAC-CHIS, TRI-CHIS y C RICA se agrupan a la par de las OGU de la Sierra Madre Oriental presentando, también, un disminución de frecuencia en dirección norte-sur.

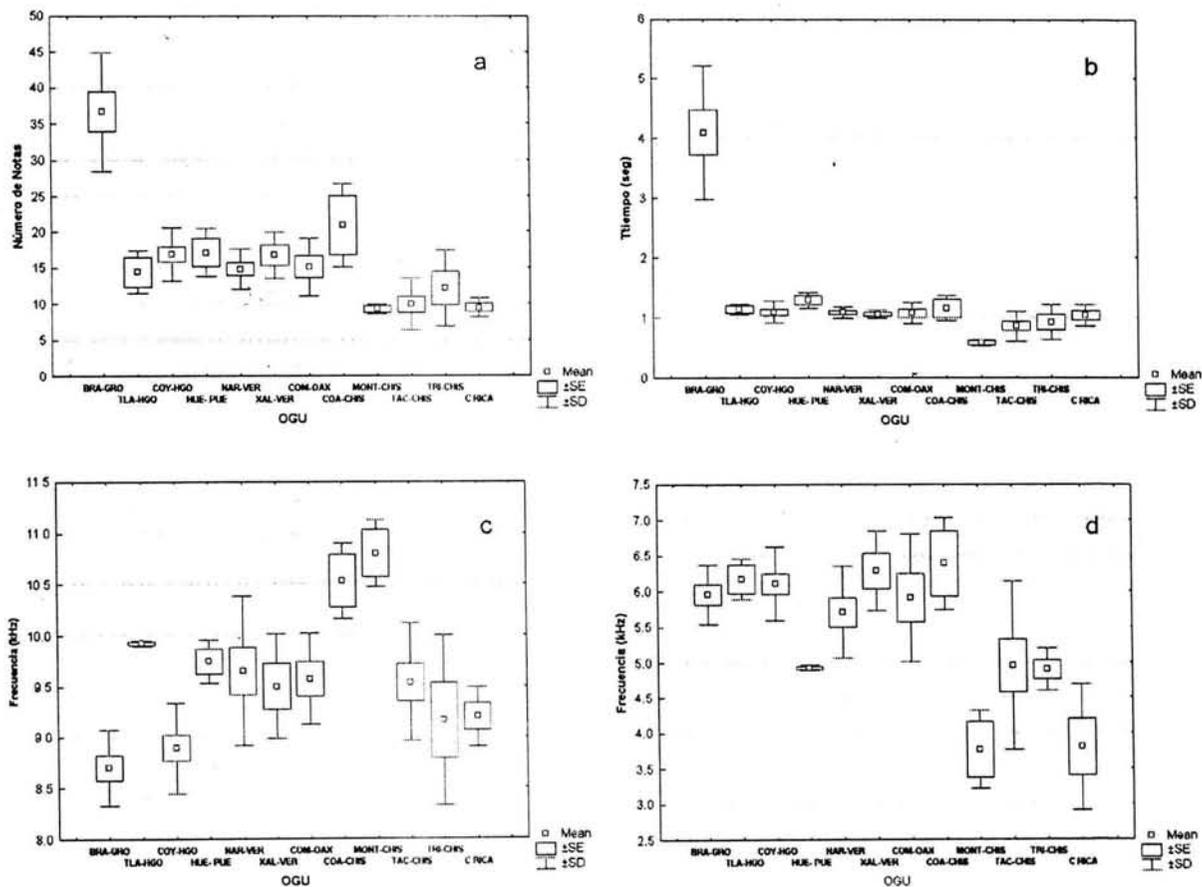


Figura 21. Medias, desviación estándar (SD) y error estándar (SE) para el numero de notas (a), duración total (b), frecuencia máxima (c) y frecuencia mínima (d).

El carácter frecuencia mínima (Figura 21d) muestra la separación de las OGU en dos grupos: el primero va desde BRA-GRO hasta COA-CHIS con valores más o menos parecidos, mientras que el segundo grupo conformado por MONT-CHIS, TAC-CHIS, TRI-CHIS y C RICA no presenta una clina aparente.

La amplitud promedio (Figura 21e) muestra una separación de BRA-GRO, mientras que para la Sierra Madre Oriental (de TLA-HGO hasta COM-OAX) es evidente un incremento. Por otra parte COA-CHIS, MONT-CHIS, TRI-CHIS, TACA-CHIS Y C RICA no presentan un patrón definido.

En la máxima amplitud relativa (Figura 21 f) se puede observar la separación de BRA-GRO, mientras que para la Sierra Madre Oriental la variación es muy poca. Finalmente es posible observar un aumento, norte-sur, desde MONY-CHIS hasta C RICA.

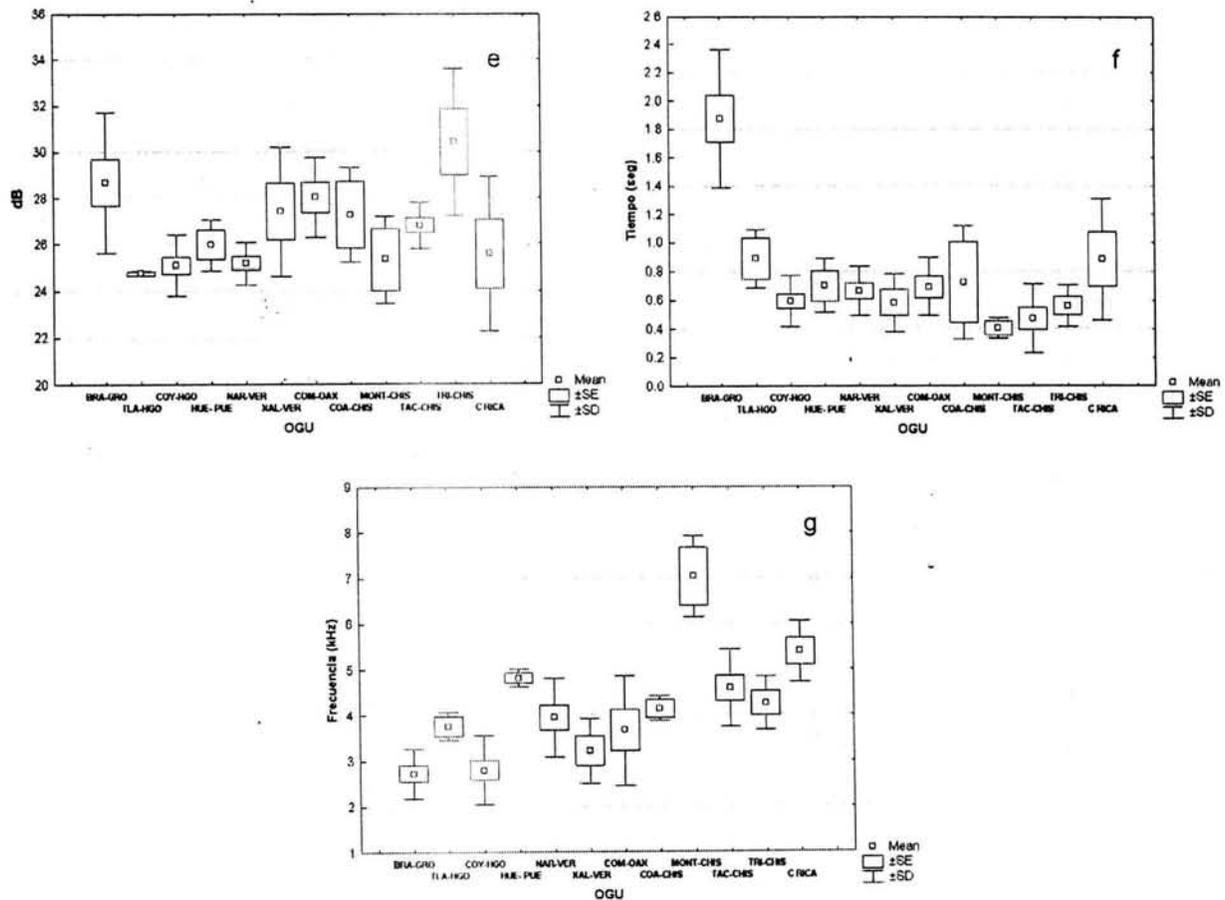


Figura 21 (continuación). Medias, desviación estándar (SD) y error estándar (SE) para la amplitud promedio (average intensity) (e), máxima amplitud relativa (peca time) (f) y rango de frecuencia (g).

Por último el rango de frecuencia muestra un patrón interesante de incremento a lo largo de todas las OGU de norte a sur (Figura 21 g).

Para poder observar los patrones de comportamiento de los caracteres cuando se relacionan con la geografía, es necesario diferenciar entre los caracteres influidos por el tiempo de aquellos influenciados por la frecuencia. Dentro de los caracteres que dependen (directa o indirectamente) del tiempo se encuentran los siguientes elementos: número de notas (T_{notas}), tiempo total (T_{tiempo}) y amplitud máxima relativa (T_{ptime}). En las gráficas (Figura 21 a, b y f) se pueden notar tres posibles agrupaciones con una tendencia geográfica. En primer lugar la OGU BRA-GRO se separa por completo de todas las demás OGU, mostrando la mayor duración y el mayor número de notas en la vocalización. Después se agrupan las OGU TLA-HGO, COY-HGO, HUE-PUE, NAR-VER, XAL-VER, COM-OAX Y COA-CHIS las cuales se mantienen más o menos constantes en el número de notas, tiempo total y el tiempo en el que la amplitud máxima ocurre en la vocalización (T_{ptime}). Al final se encuentran las OGU's MONT-CHIS, TAC-CHIS, TRI-CHIS Y C RICA con los valores promedio más bajos. En esta última agrupación encontramos una tendencia, de norte a sur, en el aumento del número de notas, el tiempo total y el tiempo de amplitud máxima relativa.

El siguiente grupo de gráficas, en las cuales la unidad es la frecuencia, se encuentra formado por los caracteres: frecuencia máxima (T_{fmax}), frecuencia mínima (T_{fmin}) y rango de frecuencia ($T_{fmax} - T_{fmin}$) (Figura 21 c, d y g). Estas presentan a grandes rasgos dos agrupaciones. En la primera agrupación se incluyen las OGU desde BRA-GRO hasta COA-CHIS y presentan un aumento en la frecuencia de norte a sur. Por el contrario las TRI-CHIS, TAC-CHIS Y C RICA no presentan una clara evidencia.

Finalmente tenemos al carácter amplitud promedio (Figura 21 e) el cual nos indica la existencia de dos agrupaciones. Al igual que los tres primeros caracteres, este separa a BRA-GRO de la Sierra Madre Oriental, en la cual es posible observar un patrón de aumento en la intensidad de la vocalización, mientras que para la Sierra del Norte de Chiapas, la Sierra Madre del Sur de Chiapas y Costa Rica es evidente la falta de un arreglo.

Análisis multivariados

Como resultado del análisis de correlación Producto-Momento de Pearson se eliminaron las variables S_{notas} , S_{fmin} y S_{rit} de las secciones siete hasta la veintidós, quedándose únicamente

Sfmax. La elección de esta variable se debió a que la modulación de la frecuencia podría estar jugando un papel importante en la variación geográfica de las vocalizaciones.

El fenograma obtenido (Figura 22) muestra la formación de dos grupos principales: el primero se encuentra constituido por la OGU BRA-GRO, que se encuentra separada de las OGU de la Sierra Madre Oriental, Chiapas y Costa Rica, las cuales forman la segunda agrupación. Las OGU de la Sierra Madre Oriental (TLA-HGO, NAR-VER, COM-OAX, COY-HGO y XAL-VER con excepción de HUE-PUE) muestran la mayor similitud de todo el complejo concentrándolas dentro de un grupo separado a las pertenecientes a Chiapas y Costa Rica. Las OGU de la Sierra Madre del Norte de Chiapas (MONT-CHIS y COA-CHIS) se encuentran agrupadas junto a HUE-PUE, mientras que las OGU de la Sierra Madre de Sur de Chiapas se encuentran junto a la OGU C RICA existiendo una mayor similitud entre las OGU TAC-CHIS y C RICA.

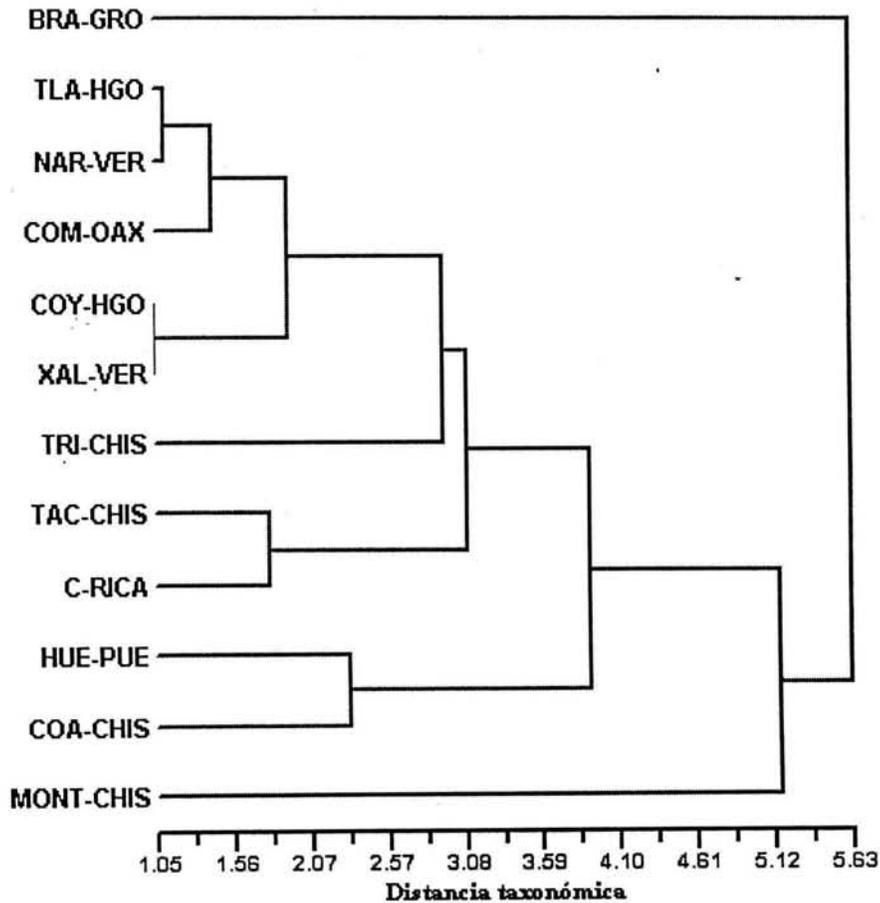


Figura 22. Fenograma de las vocalizaciones de *C. ophthalmicus* producido con UPGMA.

Para la graficación del análisis se utilizaron los tres primeros componentes principales que explican el 80.37% de la variación dentro del complejo. Los valores se presentan en el Cuadro 7.

Cuadro 7. Porcentaje de los eigenvalores obtenidos en el análisis de componentes principales.

Componentes	Eigenvalores	% Total de la variación	Eigenvalores Acumulativo	Acumulativo %
1	22.80108	44.70800	22.80108	44.70800
2	12.48201	24.47453	35.28309	69.18253
3	5.70848	11.19310	40.99157	80.37564

Los caracteres que explican mayor variación se muestran en el Cuadro 8. El número de notas (*Tnotas*), tiempo (*Ttiempo*), la amplitud máxima relativa (*Tptime*), la frecuencia máxima de la primera y sexta sección (*S6fmax* y *S6max*), el número de notas para la sexta sección (*S6notas*) y la frecuencia mínima para la misma sección (*S6fmin*), así como las frecuencias máximas para las secciones de la 8 a la 22, demuestran que, como primer factor, el tiempo es importante en la agrupación de las OGU del complejo seguido de la frecuencia como el segundo factor más importante.

Cuadro 8. Eigenvalores obtenidos para el análisis de componentes principales. Las variables marcadas con un asterisco explican la mayor variación ($p > .700000$).

Caracteres	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Caracteres	Componente 1	Componente 2	Componente 3
<i>Tnotas</i>	-0.95068*	0.22443	-0.164748	<i>S3notas</i>	-0.00530	0.85218*	0.200490
<i>Ttiempo</i>	-0.99517*	-0.06513	-0.028367	<i>S3fmax</i>	-0.07159	0.95937*	-0.067718
<i>Tfmax</i>	0.52373	0.01291	-0.656899	<i>S3fmin</i>	-0.23300	0.78196*	0.516529
<i>Tfmin</i>	-0.35973	0.79837*	-0.073885	<i>S3rit</i>	0.07463	0.75992*	-0.212942
<i>Tavinten</i>	-0.38056	-0.04125	0.562111	<i>S4notas</i>	-0.08677	0.98230*	0.050728
<i>Tptime</i>	-0.82413*	-0.09617	0.440675	<i>S4fmax</i>	-0.31717	0.89328*	-0.016005
<i>Tfmax-Tfmin</i>	0.56364	-0.62732	-0.190718	<i>S4fmin</i>	-0.39674	0.89882*	0.052203
<i>PKIntc</i>	-0.04085	0.71286*	-0.453752	<i>S4rit</i>	0.16378	0.52943	0.119596
<i>PKMed</i>	0.04323	0.32227	-0.842540*	<i>S5notas</i>	-0.34437	0.83791*	-0.153538
<i>PKFin</i>	-0.29415	0.71155*	-0.516160	<i>S5fmax</i>	-0.53630	0.66690	-0.056694
<i>PKtiempo</i>	0.07408	0.07619	0.416909	<i>S5fmin</i>	-0.56295	0.67590	-0.102443
<i>S1notas</i>	-0.27025	-0.09488	0.116054	<i>S5rit</i>	-0.21210	0.75702*	0.114250
<i>S1fmax</i>	0.71030*	-0.15696	-0.479612	<i>S6notas</i>	-0.87133*	0.08614	-0.063202
<i>S1fmin</i>	-0.08245	0.58998	0.508981	<i>S6fmax</i>	-0.80284*	0.28301	-0.203503
<i>S1rit</i>	-0.25122	0.02046	-0.889342*	<i>S6fmin</i>	-0.72795*	0.37340	-0.254010
<i>S2notas</i>	0.13421	0.11853	-0.236514	<i>S6rit</i>	-0.33414	0.54239	-0.163937
<i>S2fmax</i>	0.58885	0.20339	-0.717725*	<i>S7fmax</i>	-0.96509*	-0.24511	-0.042836
<i>S2fmin</i>	-0.17944	0.65513	0.454957	<i>S8fmax</i>	-0.96702*	-0.24007	-0.044537
<i>S2rit</i>	-0.30410	-0.29234	-0.820957*	Expl. Var	22.80108	12.48201	5.708483
				Prp. Totl	0.44708	0.24475	0.111931

NOTA: Las variables subsecuentes a la sección *S8fmax* y hasta *S22fmax* no aparecen en la tabla debido a que se encuentran los mismos valores.

El componente 1 presenta mayor peso en las variables número de notas (*Tnotas*), duración total (*Ttiempo*), máxima amplitud relativa (*Tptime*), la frecuencia máxima para la sección 1 (*S1fmax*), todas las variables de la sección (con excepción de *S6rit*) y todas las frecuencias máximas para las secciones 7 hasta la 22 (*S7fmax* hasta *S22fmax*). Para el componente 2 las variables que más peso obtuvieron fueron la frecuencia inicial (*PKInic*) y la final (*PKFin*) de la nota con la máxima amplitud relativa, las 4 variables para la sección 3 y 4 (con excepción de *S4rit*) y el número de notas (*S5nota*) y el ritmo de la sección 5 (*S5rit*). Finalmente el componente 3 explica la mayor variación en la frecuencia media de la nota con la máxima amplitud relativa (*PKMed*), el ritmo de la primera sección (*S1rit*), y la frecuencia máxima y el ritmo para la segunda sección (*S2fmax* y *S2rit*).

Al graficar los valores de los componentes principales encontramos tres agrupaciones muy claras. La primera y más evidente es la separación de la OGU de BRA-GRO del resto del complejo (Figura 23). Las OGU de Hidalgo, Puebla, Veracruz y Oaxaca (TLA-HGO, COY-HGO, HUE-PUE, NAR-VER, XAL-VER y COM-OAX) se encuentran claramente agrupadas y separadas de las OGU TRI-CHIS, TAC-CHIS y C RICA, las cuales forman el tercer grupo. Por último MONT-CHIS y COA-CHIS se encuentran separadas de todas las OGU sin formar una agrupación aparente.

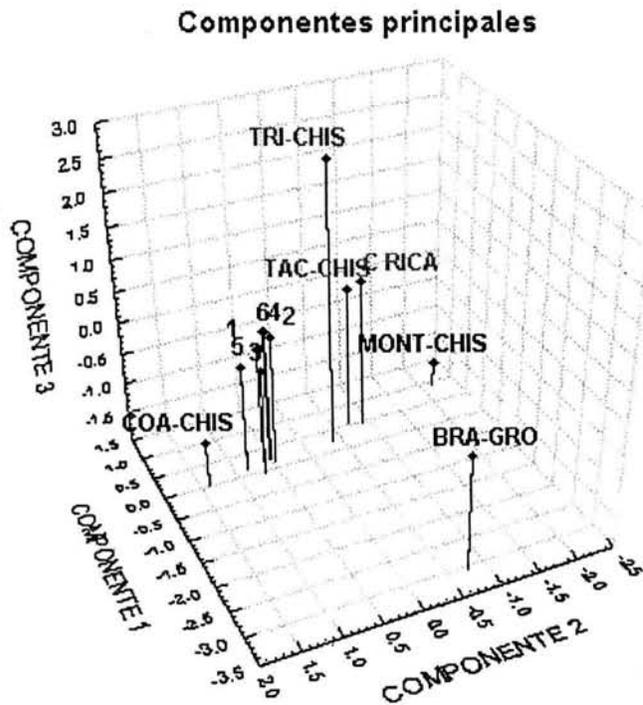


FIGURA 23. Componentes principales de las vocalizaciones de *C. ophthalmicus*. TLA-HGO (1), COY-HGO (2), HUE-PUE (3), NAR-VER (4), XAL-VER (5) y COM-OAX (6).

DISCUSIÓN

Factores limitantes para el análisis de la variación geográfica de las vocalizaciones

Tipo de notas y tamaño del repertorio

Krebs y Kroodsma (1980) revisaron varios ejemplos del tamaño del repertorio en diferentes especies y encontraron que muchas especies difieren enormemente en la variedad de sus cantos y concluyeron que el tamaño del repertorio no es fácil de definir y estimar, aunque resaltaron la importancia de su uso en la comparación entre especies.

Existen varios problemas para calcular el tamaño del repertorio y para compararlos entre diferentes especies. Uno de ellos es el muestreo en campo; en especies con repertorios muy grandes no siempre es posible estar seguro de que todos los tipos de cantos se hayan grabado. Otro problema es la variación que se presenta dentro del mismo tipo de canto, aunque por lo general la variabilidad dentro de un tipo de canto es menor a la presentada entre diferentes tipos de cantos. Por otra parte, la variación que presentan los elementos o notas y el acomodo de cada una de ellas a lo largo de la vocalización representa otro.

La razón por la que en este trabajo no se llevo a cabo una comparación de los tamaños de repertorio entre las diferentes poblaciones, se debió a que el análisis podría acarrear muchos errores debido a limitantes tales como: el esfuerzo de muestreo no fue el mismo para todas las poblaciones presentes en México, tal es el caso de la población presente en la Sierra Madre del Sur, en donde sólo se obtuvieron muestras de una localidad. Lo mismo paso para el Norte de Chiapas donde las localidades fueron dos, de las cuales los datos de Los Lagos de Montebello, Chiapas (MONT-CHIS) fue obtenida de bibliotecas y la otra de una salida a Coapilla, Chiapas (COA-CHIS) en la cual se obtuvieron muy pocos datos. Para la población de la Sierra Madre del Sur de Chiapas se logró visitar solamente una localidad ubicada en el Volcán Tacaná, mientras que las vocalizaciones de El Triunfo (obtenidas de bibliotecas) fueron de sólo una localidad. Por el contrario, la población de la Sierra Madre Oriental fue la mejor muestreada obteniendo vocalizaciones de seis localidades distribuidas a lo largo de toda la sierra.

Los resultados demostraron que la variación de los tipos de notas y vocalizaciones de *C. ophthalmicus* es muy alta, sin embargo el acomodo de ciertos elementos hizo posible la comparación de las vocalizaciones dentro y entre poblaciones. La variación en las notas de las

vocalizaciones fue mayor entre poblaciones que dentro de las mismas. La variabilidad de las vocalizaciones (III y IV) fue mayor entre poblaciones que dentro de las mismas. Según Krebs y Kroodsma (1980) las variaciones entre los individuos de una misma población es el resultado de la edad, las habilidades de aprendizaje o la experiencia, mientras que las diferencias entre poblaciones se explican mejor en términos de diferencias ecológicas y biogeográficas.

Edad.

Gil *et al.* (2001) encontraron que los cantos de *Phylloscopus trochilus* cambian entre el primero y segundo año de vida, descubrieron un aumento en el tamaño del repertorio y una tendencia a incluir nuevos elementos en las vocalizaciones. Acorde con esto, Gil y Gahr (2002) discuten las limitantes de las características vocales y concluyen que la edad es un factor limitante en el tamaño del repertorio y en el aprendizaje de notas o elementos específicos de las vocalizaciones. Por otra parte coinciden en que la influencia de la edad en la frecuencia y el tiempo ha sido poco estudiada.

En el caso del complejo en estudio, el factor edad puede ser una limitante en el análisis descriptivo, provocando errores en la descripción del número de tipos de notas o vocalizaciones. Sin embargo, en los análisis multivariados utilizados para explicar la variación geográfica, los datos fueron usados con base en el tiempo y la frecuencia por lo que es poco probable que los resultados contengan algún tipo de error.

Vocalizaciones en hembras

La presencia de cantos en hembras varía considerablemente de una a otra especie. En *Thryothorus ludovicianus* solo los machos cantan, mientras que por el contrario los machos y hembras de *T. nigricapillus* y *T. leucotis* contribuyen de igual manera en duetos antifonéticos (Brenowitz y Kroodsma 1996). Baptista *et al.* (1993) encontraron que las hembras de *Zonotrichia leucophrys* producen cantos estructuralmente similares a aquellos producidos por los machos, pero usualmente más cortos. Ritchison (1985) descubrió que los cantos de las hembras de *Pheucticus melanocephalus* variaban mucho y que eran usados mientras las hembras se encontraban en grupos familiares, además encontró que las hembras ocasionalmente producían cantos muy similares a los machos. Hasta el momento se han realizado pocos estudios sobre los cantos de las hembras y su ontogenia (Baptista 1996). Al igual que los ejemplos dados anteriormente, la forma en que se da el aprendizaje de los cantos en las hembras varía de especie a especie. Por ejemplo, los machos y hembras de *Parus palustris* producen cantos aprendidos del padre (Catchpole y Slater 1995), mientras que los machos de *Taeniopygia guttata* aprenden los cantos y llamados de los padres, las

hembras aparentan no hacerlo. Estudios posteriores con “playback” indican que las hembras posiblemente reconocen a sus padres, por lo que las hembras podrían almacenar en su cerebro los cantos aún cuando no lo vocalicen (Miller 1979).

Por lo descrito anteriormente los patrones presentados en los cantos de las hembras varían enormemente entre especies. Dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* existe la posibilidad de encontrar hembras que emitan cantos, pues así lo sugiere un espectrograma de la población correspondiente a Guerrero, en el cual es posible observar la presencia de dos vocalizaciones simultáneas con diferentes frecuencias. Sin embargo, sin el conocimiento de las estructuras y características de las vocalizaciones emitidas por las hembras (si las emitiesen) es muy difícil saber cómo estos datos afectarían a los resultados de los análisis descritos en este estudio, por lo que es necesario un estudio más detallado de las posibles vocalizaciones en las hembras de *C. ophthalmicus*.

Características vocales y su relación con el medio ambiente, la morfología y la conducta

Uno de los caracteres vocales más relacionados con el tamaño del cuerpo de las aves es la frecuencia. Comparando los resultados de esta investigación con los obtenidos por los análisis morfológicos, encontramos una relación tamaño-frecuencia. Según Sánchez-González (2002) existe un incremento en el tamaño que va de norte a sur y que se encuentra interrumpido por las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec. Las poblaciones al sur del Istmo, por el contrario, muestran un patrón de disminución en el tamaño de norte a sur. Contrario a lo esperado, este patrón se repite en las frecuencias de las vocalizaciones, encontrando una relación directamente proporcional entre el tamaño y la frecuencia. Según Catchpole y Slater (1995) y Lambrechts (1996), si la frecuencia se encuentra influenciada por el tamaño, entonces se esperaría una relación tamaño-frecuencia negativa, por el contrario, Handford y Loughheed (1991) en su investigación con *Zonotrichia capensis* encontraron una relación tamaño-frecuencia positiva y concluyeron que la frecuencia es claramente influenciada por otros factores asociados al habitat específico del ave y no por el tamaño de la misma.

Generalmente, los cantos en áreas abiertas son caracterizados por una frecuencia relativamente alta y un rango de frecuencia amplio, formados por notas complejas, producidos con corto intervalo entre la notas y algunas veces en forma de trinos. Por el contrario, los cantos en bosques densos son

caracterizados por una frecuencia relativamente baja y un rango de frecuencia estrecho, constituidos por largas y simples notas (Slabbebekoorn *et al.* 2002). Según Catchpole y Slater (1995) las altas frecuencias son más propensas a ser atenuadas en bosques densos mientras que las bajas tienden a ser más distorsionadas cerca del suelo (Figura 24). En el caso de *C. ophthalmicus* esto no sucede así, ya que se encontraron frecuencias altas que van de 3.5 hasta 10.5 kHz. Esto se debe quizás a que esta especie forma parejas, grupos familiares y parvadas mixtas de cuatro a diez individuos en áreas muy pequeñas (Isler e Isler 1987), por lo que no necesitan comunicarse a grandes distancias. Además, la producción de frecuencias bajas tienen un alto costo energético (Catchpole y Slater 1995).

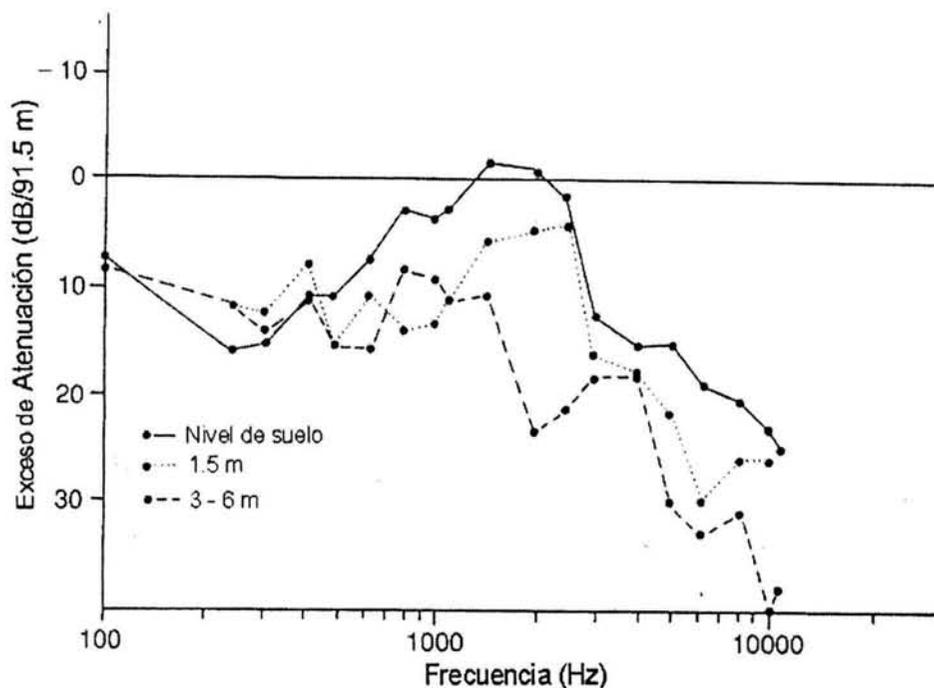


Figura 24. Las curvas muestran el exceso de atenuación en decibeles por 91.5 metros mapeados contra la frecuencia de sonido, por propagación de sonido de tono puro a elevaciones a nivel de piso, 1.5 metros y de 3 - 6 metros en el bosque. (modificado de Catchpole y Slater 1995).

Otra característica en las vocalizaciones de *C. ophthalmicus* es la presencia de notas de frecuencia moduladas. Según Slabbebekoorn *et al.* (2002) las notas con frecuencia modulada permiten que los receptores estimen la dirección y distancia del individuo que emite tal vocalización, característica importante en las vocalizaciones de *C. ophthalmicus* ya que se ha encontrado que funcionan como especie núcleo (en Panamá) o como especie vigilante (en Costa Rica) (Isler e Isler 1987).

Todos los caracteres presentes en las vocalizaciones de *C. ophthalmicus* nos indican que probablemente las características del medio ambiente y el tamaño del cuerpo no se encuentran influenciando la evolución de la frecuencia y la estructura en las vocalizaciones del complejo. Sin embargo, estos caracteres sugieren la posibilidad de que la frecuencia y forma de las vocalizaciones se encuentran influenciadas por los patrones conductuales de la especie.

Variación geográfica

A partir de los análisis realizados para las poblaciones de *Chlorospingus ophthalmicus* es posible observar tres grupos en los cuales se observa la formación de una probable clina en las OGU pertenecientes a la Sierra Madre Oriental.

El primer grupo conformado por la OGU BRA-GRO corresponde a la población de la Sierra Madre del Sur (subespecie *albifrons*). Este grupo se encuentra en la rama más separada de todo el complejo presentando las notas más sencillas y las vocalizaciones más largas del complejo.

La segunda agrupación concuerda con la distribución de la subespecie *ophthalmicus*; la cual se encuentra en la Sierra Madre Oriental. En esta agrupación encontramos a las OGUS TLA-HGO, COY-HGO, HUE-PUE, XAL-VER, NAR-VER y COM-OAX. El hecho de que el análisis de agrupación uniera a la OGU HUE-PUE con COA-CHIS quizás se debe a que presentan número de notas y tiempos similares, aunque la diferencia estructural de las vocalizaciones permite hacer una separación clara. La frecuencia de las notas de la última parte de la vocalización tipo V de HUE-PUE es constante y con mayor similitud a las de XAL-VER y COM-OAX, mientras que la vocalización de COA-CHIS presenta cambios de frecuencias entre sus notas. En esta agrupación encontramos seis tipos de notas de las cuales dos comparten con la OGU BRA-GRO y cinco con TRI-CHIS, TAC-CHIS y C RICA. Los tipos de vocalizaciones encontrados fueron cinco, de los cuales comparten uno con COA-CHIS y dos con TRI-CHIS y TAC-CHIS, mientras que con C RICA y BRA-GRO no. En cuanto a tipo de notas y tipo de vocalización las OGU pertenecientes a la Sierra Madre Oriental tienen una mayor afinidad con las poblaciones ubicadas al sur que con la presente en la Sierra Madre del Sur, concordando con los análisis multivariados.

En el tercer grupo encontramos a las OGU de la Sierra Madre del Sur de Chiapas (TRI-CHIS y TAC-CHIS) y Costa Rica coincidiendo con la distribución de la subespecies *postocularis* y *regionalis* respectivamente. La razón por la que los análisis multivariados agruparon a estas OGU

también se debe a que cuentan con una duración y número de notas similares. Esta información que se oculta en los análisis es posible observarla en los espectrogramas encontrando grandes diferencias. Las vocalizaciones de Costa Rica presentan un rango de frecuencia mayor, cinco tipos de notas totalmente diferentes que muestran una mayor complejidad a las de TAC-CHIS y TRI-CHIS. Por otra parte las vocalizaciones del TAC-CHIS y TRI-CHIS presentan diez tipos de notas de las cuales solo una comparte con Costa Rica. Las vocalizaciones que se presentan en las OGU de la Sierra Madre del Sur de Chiapas son cinco, tres comparten con la Sierra Madre Oriental y ninguna con Costa Rica. Con estas evidencias es posible separar a este último grupo en dos: los pertenecientes a la Sierra Madre del Sur de Chiapas (*postocularis*) y a los de Costa Rica (*regionalis*). Sin embargo, hace falta la obtención de mayor cantidad de vocalizaciones de Guatemala, El Salvador y Costa Rica que confirmen estas observaciones y donde posiblemente exista dos especies más (Sánchez-González 2002).

La situación de las poblaciones de el Norte de Chiapas (COA-CHIS y MONT-CHIS) no es muy clara. Según los análisis estadísticos y descriptivos, COA-CHIS es más parecido a las OGU de la Sierra Madre Oriental compartiendo notas y vocalizaciones, con ciertas diferencias. Mientras que MONT-CHIS es más similar en tiempo, número de notas y rango de frecuencia a la población de Sierra Madre del Sur de Chiapas. Esto quizás se deba a que las grabaciones de Los Lagos de Montebello (MONT-CHIS) en relación con las de Coapilla (COA-CHIS) tienen un poco más de 20 años de diferencia, por lo que probablemente han sufrido nuevos cambios o modificaciones que impiden la realización de un análisis objetivo. De cualquier forma, es necesario el muestreo en estos sitios para la aclaración y corroboración del estatus taxonómico de estas poblaciones.

El uso de vocalizaciones en la sistemática

Numerosos estudios han demostrado que las vocalizaciones han sido de gran uso en el descubrimiento de nuevas especies, en el ascenso taxonómico de taxones alopátricos y en análisis filogenéticos (ver Payne 1986, Alström 2001). Según Alström (2001) el número de especies reconocidas en el mundo continúa creciendo. Esto se debe a que el uso de las vocalizaciones en la sistemática ha sido de gran importancia en el reconocimiento de taxones alopátricos con cantos distintivos como especies, así lo demuestran varios estudios realizados como: *Pachyptila sp.* (Bretagnolle *et al.* 1990), *Pluvialis dominica* y *P. fulva* (Connors *et al.* 1993), *Thamnophilidae* (Isler *et al.* 1998, 1999 y 2001, Whitney *et al.* 2000) y *Attila spadiceus* (Leger y Mountjoy 2003). En este sentido es de gran importancia la grabación de más taxones, en especial aquellas que actualmente son consideradas como subespecies.

Isler *et al.* (1998) sugieren que un número de diferencias acústicas significativo puede ser usado como un parámetro para la asignación del estatus de especie o subespecie a poblaciones geográficamente definidas. Bajo este criterio, las subespecies para este análisis del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* de México podrían calificarse como tres especies distintas; *Chlorospingus albifrons*, *C. ophthalmicus* y *C. postocularis*, mientras que para Costa Rica *C. regionalis*. Los análisis descriptivos, univariados y multivariados basados en la estructura, caracteres de frecuencia y variables temporales de las vocalizaciones muestran que los grupos taxonómicos definidos morfológicamente y genéticamente por García-Moreno *et al.* (*en prep.*) pueden ser también reconocidos mediante caracteres vocales.

Por otra parte la falta de grabaciones de las poblaciones de Guatemala (*dwrighti*), Honduras y El Salvador (*honduratus*) y la presente en la Sierra de Los Tuxtlas (*wetmore*) impiden hacer conclusiones objetivas, pero la evidencia aportada por García-Moreno *et al.* (*en prep.*) apunta a que también existe una diferenciación vocal necesaria para la diagnosis de estas poblaciones.

Conclusiones

El uso de los caracteres morfológicos, coloración y moleculares han demostrado ser una herramienta útil para el entendimiento de la variación geográfica, sin embargo, la interpretación cuantitativa y cualitativa de los caracteres vocales demuestran que estos pueden ser descifrados de la misma manera.

Los patrones de variación en las vocalizaciones de *C. ophthalmicus* en este estudio, corresponden a las subespecies descritas reforzando los resultados obtenidos en estudios previos (Peterson *et al.* 1992, García-Moreno *et al. en prep.*), los cuales identifican una fuerte diferenciación entre las poblaciones basados en evidencias genéticas, morfológicas y de plumaje. En mi opinión los análisis cuantitativos y cualitativos muestran la presencia de al menos cuatro grupos evolutivos dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* de México y Costa Rica. Si bien es cierto cuatro posibles grupos evolutivos para México y Centroamérica permanecen pendientes debido a la escasez de vocalizaciones: la población presente en la Sierra de Los Tuxtlas y la presente en el Norte de Chiapas y las presentes en Guatemala, el Salvador y Honduras .

Indudablemente son necesarios más estudios en poblaciones de México, Centro y Sudamérica para el entendimiento de patrones y procesos de diferenciación y las historias biogeográficas de las poblaciones. Aun así, la clara diferenciación morfológica, genética y vocal entre los grupos y la manera en que están variando geográficamente, sugiere que la fragmentación de los bosques mesófilos favoreció la diferenciación de este complejo.

En este trabajo propongo el reconocimiento de cuatro especies (Figura) : *C. albifrons*, reconocida por una vocalización sencilla, con poca variación entre sus notas y con una mayor duración, formada por la población de la Sierra Madre del Sur; *C. ophthalmicus*, por sus vocalizaciones de menor duración y notas sencillas, formada por la población de la Sierra Madre Oriental; *C. dwighti*, con vocalizaciones de similar duración que a la anterior pero con notas más elaboradas, formada por las población de la Sierra Madre del Sur de Chiapas; y *C. regionalis*, con vocalizaciones más cortas y notas aun más elaboradas, formada por la población presente en Costa Rica.

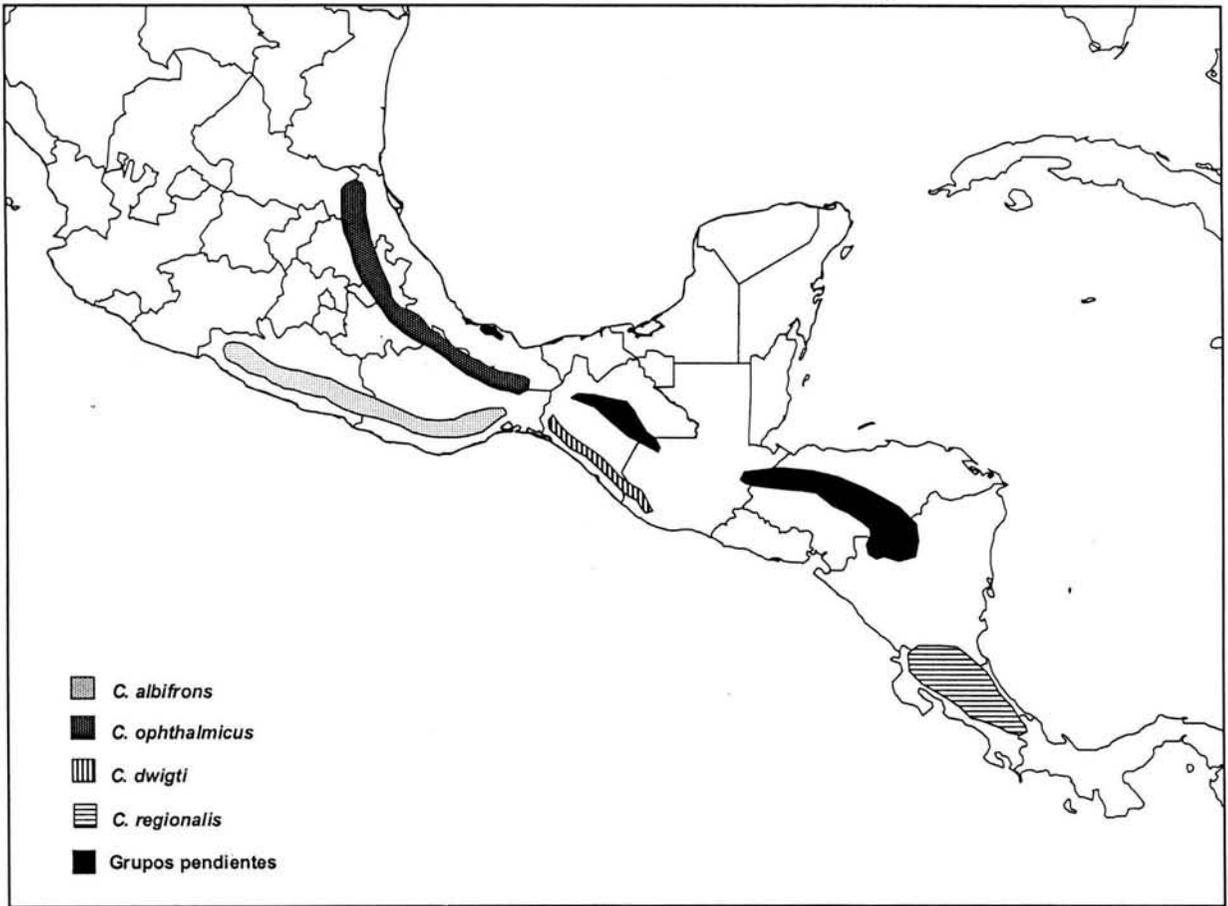


Figura 25. Especies de las especies propuestas.

Por otra parte, los caracteres encontrados en las vocalizaciones de *C. ophthalmicus* nos indican que probablemente las características del hábitat y el tamaño del cuerpo no se encuentran influenciando la evolución de la frecuencia en las vocalizaciones del complejo.

Literatura citada

- Alström, P., 2001. The use of sounds in bird systematics. Introductory Research Essay No. 2. Department of Systematic Zoology Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Applied Biostatistics inc. 1998. NTSYSpc. Version 2.02c
- American Ornithologist's Union (AOU). 1998. Check-list of North American birds 7th ed. American Ornithologists Union, Washinton, D.C.
- Baptista, L.F. 1996. Nature and its naturing in avian vocal development. In Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Baptista, L.F., P.W Trail, B.B. DeWolfe, y L.L. Morton. 1993. Singing and its functions in female white-crowned sparrows. *Animal Behaviour*. 46:511-524.
- Burns, K. J. 1997. Molecular Systematics of Tanagers (Thraupinae): Evolution and Biogeography of a diverse radiation of Neotropical birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8:334-348.
- Brenowitz, E.A. y D.E. Kroodsma. 1996. The Neuroethology of birdsong. In Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Bretagnolle, V., Zotier, R. y Jouventin, P. 1990. Comparative population biology of four prions (genus *Pachyptila*) from the Indian Ocean and consequences for the taxonomic status. *Auk* 107:305-316.
- Brumfield, R. T. y J. V. Remsen Jr. 1996. Geographic variation and species limits in *Cynnycterthia* wrens of the Andes. *Wilson Bull.* 108: 205-227.

- Catchpole, C.K. y Slater, P.J.B. 1995. Bird Song: biological themes and variations. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Charif, R.A., S. Mitchell, y C. W. Clark. 1995. Canary 1.2.4. User manual. Cornell Laboratory of Ornithology. Ithaca, New York.
- Chilton, G., Wiebe M. O. y Handford P. 2002. Large-scale geographic variation in songs of Gambel's White-Crowned Sparrows. *Condor*. 104:378-386.
- Connors, P.G., McCaffery, B.J., y Maron, J.L. 1993. Speciation in Golden-plovers, *Pluvialis dominica* y *P. fulva*: evidence from the breeding grounds. *Auk* 110:9-20.
- Du Brus de Gisignies, 1847, *Bull. Acad. R. Sci. Lett. Beaux-Arts Belg.* 14, p. 106.
- Gil, D., Cobb, L.S. y Slater, P.J.B. 2001. Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour*. 62:689-694.
- Gil, D. y Gahr, M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution*. 17(3):133-141.
- Handford, P., y Loughheed, S.C. 1991. Variation in duration and frequency characters in the song of the Rufous-Collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. *Condor* 93:644-658.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of México and northern Central America. Oxford University Press, Reino Unido.
- Irwin D. E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution*. 54(3):998-1010.
- Isler, M. L. y P. R. Isler. 1987. The tanagers. Natural history, distribution and identification. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Isler, M. L., P. R. Isler y Whitney B. M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (pessieriformes: thamnophilidae). *Auk* 115(3):577-590.

- Isler, M.L., Isler, P.R. y Whitney, B.M. 1999. Species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae): the *Myrmotherula surinamensis* complex. *Auk* 116:83-96.
- Isler, M. L. y P. R. Isler. 2001. Species limits in Antbirds: the *Thamnophilus punctatus* complex continued. *Condor* 103:278-286.
- Krabbe, N., Agro, D.J., Rice, N.H., Jacome, M., Navarrete, L. y Sornoza, F. 1999. A new species of *Antpitta* (Formicariidae: Grallaria) from the southern Ecuadorian Andes. *Auk* 166: 882-890.
- Krebs, J. R. y Kroodsma, D. E. 1980. Repertoires and Geographical variation in bird song. Pp. 143-177 en *Advances in the study of behavior* Vol. II. Academic Press, Inc.
- Lambrechts, M.M. 1996. Organization of birdsong and constraints on performance. En Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Leger, D.W. y Mountjoy, D.J. 2003. Geographic variation in song of the Bright-Rumped Attila (Tyrannidae: *Attila spadiceus*): implications for species status. *Auk* 120:69-74.
- Microsoft Corporation. 1999. Acces 2000.
- Miller, D.B. 1979. Long-term recognition of father's song by female zebra finches. *Nature*. 280:389-391.
- Miller, E.H. 1996. Acoustic differentiation and speciation in shorebirds. In Kroodsma, D.E. & Miller, E.H. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Navarro-Sigüenza A. G. Y Peterson A. T. 1999. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica*.
- National Geographic Society. 2000. *A field guide to the Birds of North America*, 2nd Edition. National Geographic Society.

- Nelson, Douglas A. 1998. Geographic variation in song of Gambel's white-crowned sparrow. *Behaviour*. 135: 321-342.
- Nelson, Douglas A. 2000. A preference for own-subspecies' song guides vocal learning in a song bird. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97(24): 13348-13353.
- Nelson, Douglas A., Khanna, Hitesh y Marler, Peter. 2001. Learning by instruction or selection: implications for patterns of geographic variation in bird song. *Behaviour*. 138: 1137-1160.
- Nowicki, S., Searcy, W.A., Hughes, M., Podos, D. 2001. The evolution of bird song: male and female response to song innovation in swamp sparrows. *Animal Behaviour*. 62:1189-1195.
- Peterson, A. T. 1980. New species and new species limits in birds. *Auk* 115:555-558.
- Ritchison, G. 1985. Variation in the songs of female black-headed grosbeak. *Wilson Bulletin*. 97:47-56.
- Rojas-Soto, O.R. 1998. Variación geográfica de las poblaciones de *Toxostoma curvirostre* (Mimidae) de las zonas áridas de Norteamérica. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rzedowsky, J. 1986. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F.
- Sánchez-González, L.A. .2002. Variación geográfica y límites de especies en las poblaciones de *Chlorospingus ophthalmicus* (Aves: Thraupidae) de Mesoamérica. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Sneath, P., y Sokal, R. 1973. *Taxonomía numérica*. W. H. Freeman y Co., San Francisco California.
- Sibley, D. A. 2000. *The Sibley Guide to Birds*. National Audubon Society. New York.
- Slabbebekoorn, H., Ellers, J. Y Smith, B. 2002. Birdsong and sound transmission: the benefits of reverberations. *Condor* 104:564-573.

- StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system). Versión 6. www.statsoft.com.
- Stiles, F. G. y A. Skutch. 1989. A guide to the Birds of Costa Rica. Cornell Univ. Press. New York.
- Stotz, D. W., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moscovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Tubaro, P.L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales. *Etología* 7: 19-32.
- Whitney, B.M., Pacheco, J.F., Buzzetti, D.R.C. y Parrini, R. 2000. Systematic revision and biogeography of the *Herpsilochmus pileatus* complex, with description of a new species from northeastern Brazil. *Auk* 117:869-891.

Apéndice 1

Grabaciones usadas en el análisis de variación geográfica de vocalizaciones de *Chlorospingus ophthalmicus*. Acrónimos para los archivos acústicos: AMTS = Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM; LABIEXAL = Laboratorio de Bioacústica del Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Ver.; BLB = Biorr Laboratory of Bioacoustics, Ohio State University; FMNH = Florida Museum of Natural History, University of Florida.

México

Cerro de las Culebras en el municipio Coatepec y Parque Ecológico Francisco Xavier Clavijero., Xalapa, Veracruz (Roberto Sosa, 7 al 19 de febrero del 2003, AMTS# SOLR03-03, SOLRO3-05 y SOLRO3-07); Ejido Carrizal de Bravo en el municipio de Leonardo Bravo, Guerrero (Roberto Sosa, 16 al 21 de abril del 2003, AMTS# 003, 010, 012, 015, 063 y 067); Comunidad El Coyol en el municipio de Pisaflores y Tlanchinol, Hidalgo (Roberto Sosa, 31 de mayo al 3 de junio del 2003, AMTS# 121 y 123); Huehuetla, Puebla (Roberto Sosa, 7 y 8 de julio del 2003, AMTS# 125, 126 y 129); El naranjal, Veracruz (Roberto Sosa, 20 al 24 de julio del 2003, AMTS# 136, 138, 143, 148, 150, 153, 160, 161, 179, 181, 183 y 188); Volcán Tacaná en el municipio de Unión Juárez, Chiapas (Roberto Sosa, 26 al 30 agosto del 2003, AMTS# 191, 192, 194, 197, 200, 201, 204, 205, 206, 211 y 217); San Martín Soyolapa municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca (Roberto Sosa, 25 al 29 de Octubre del 2003, AMTS# 238, 239, 242, 246, 247, 255 y 256); Coapilla, Chiapas (Roberto Sosa, 8 al 10 de noviembre del 2003, AMTS# 266 y 268); Coatepec Veracruz (Jorge Uribe, 20 de junio de 1997, LABIEXAL# uxor97-02); El Triunfo, Chiapas (Clementina González, 8 al 12 de abril 1999, LABIEXAL# 432, 1027, 1028, 1042, 1045 y 1050); Lagunas de Montebello, Chiapas (24 de marzo al 18 de mayo de 1987, FMNH# 967-1 y 978-3).

Costa Rica

Parque Nacional Braulio Carrillo en la Provincia de San José (19 de marzo de 1983 y 22 de marzo de 1989, FMNH# 1237-1 y 1237-65); Monteverde, provincia de Puntarenas (28 de abril de 1989, FMNH# 8758); San Vito (25 de febrero de 1992, LBL# 18443 y 21912).

Apéndice 2

		TIPO CANTO	Tnotas	Ttiempo	Tfmax	Tfmin	Tav inten	Tptime	Tfmax- Tfmin	PKInic	PK Med	PKFin	PK tiempo	S1 fmax	S1rit	S2 fmax	S2rit	S3 fmax	S3rit	S4f max	S4rit	S5 fmax	S5rit	S6 fmax	S6rit
M	GUERRERO	I	30.0	2.8	8.7	6.4	29.7	1.6	2.3	7.0	8.6	7.6	0.1	7.3	17.2	7.5	21.7	7.8	18.9	8.1	18.3	8.4	17.6	8.5	16.94
SD	GUERRERO	I	8.6	0.8	0.2	0.2	2.1	0.6	0.2	0.1	0.2	0.2	0.0	0.2	1.6	0.1	5.6	0.2	2.4	0.3	1.9	0.4	2.9	0.3	2.01
MIN	GUERRERO	I	20.0	1.8	8.6	6.2	27.4	1.0	2.0	6.9	8.4	7.4	0.0	7.0	16.1	7.4	18.0	7.6	16.8	7.8	16.5	7.8	14.6	8.1	14.08
MAX	GUERRERO	I	41.0	3.9	9.0	6.6	31.9	2.3	2.6	7.2	8.8	7.8	0.1	7.5	19.6	7.6	29.9	8.1	22.1	8.5	21.0	8.8	21.5	8.8	18.42
M	GUERRERO	II	38.3	4.5	8.7	5.8	28.3	2.0	2.9	7.4	8.5	6.5	0.1	6.9	18.3	7.3	28.0	7.5	16.5	8.2	14.4	8.3	17.4	8.5	14.66
SD	GUERRERO	II	7.4	0.9	0.4	0.3	4.1	0.4	0.6	0.3	0.4	0.3	0.0	0.3	3.7	0.5	28.6	0.6	2.7	0.5	3.1	0.4	2.8	0.4	1.94
MIN	GUERRERO	II	30.0	3.3	7.9	5.3	24.7	1.4	2.3	6.9	7.6	6.1	0.1	6.5	12.1	6.6	13.2	6.6	14.2	7.6	9.6	7.8	13.4	7.8	11.29
MAX	GUERRERO	II	49.0	5.5	9.2	6.2	34.9	2.6	3.9	7.7	9.0	6.7	0.1	7.3	21.9	7.8	92.6	8.2	22.0	8.9	17.4	8.8	21.4	9.0	16.79
M	ORIENTAL	III	16.6	1.1	9.2	6.1	26.4	0.6	3.0	7.3	8.5	6.8	0.7	8.4	15.3	8.9	20.0	8.9	21.3	8.7	23.4	5.3	17.1	1.3	4.10
SD	ORIENTAL	III	3.4	0.2	0.5	0.6	3.6	0.3	0.8	0.5	0.7	0.8	4.2	0.8	3.4	0.6	3.2	0.6	3.2	0.6	3.3	4.1	15.4	3.0	11.02
MIN	ORIENTAL	III	10.0	0.8	8.2	5.1	19.9	0.1	1.9	6.3	5.7	5.3	0.0	6.0	8.6	7.9	15.4	8.0	16.4	7.3	17.5	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	ORIENTAL	III	29.0	1.5	10.4	7.1	34.4	1.2	4.4	8.6	9.9	8.5	24.8	10.4	24.8	10.4	26.5	10.4	27.5	10.3	33.2	9.8	60.2	9.3	47.62
M	sur chiapas	III	12.0	1.2	9.7	5.5	31.5	0.7	4.2	6.9	8.1	6.1	0.1	9.1	11.9	9.0	17.2	8.7	15.8	8.6	16.8	5.6	13.5	2.2	15.19
SD	sur chiapas	III	3.6	0.2	0.5	0.7	3.5	0.3	0.3	0.3	1.0	1.0	0.0	0.6	3.1	1.1	3.9	0.7	5.1	0.8	3.4	4.9	11.7	3.9	26.30
MIN	sur chiapas	III	9.0	0.9	9.2	5.0	27.7	0.4	4.0	6.5	7.2	5.0	0.0	8.5	8.4	8.1	13.6	8.3	10.1	8.0	13.9	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	sur chiapas	III	16.0	1.3	10.3	6.3	34.7	1.0	4.6	7.2	9.2	7.0	0.1	9.6	14.1	10.3	21.4	9.5	19.8	9.5	20.5	8.9	20.7	6.7	45.56
M	ORIENTAL	IV	19.1	1.1	9.3	6.1	25.3	0.6	3.2	7.5	8.7	6.7	0.0	8.3	17.9	9.0	19.9	8.9	21.8	8.3	27.0	5.9	25.4	1.7	10.56
SD	ORIENTAL	IV	4.5	0.2	0.7	0.5	1.9	0.2	0.9	0.5	0.6	0.7	0.0	0.8	3.1	0.8	3.2	0.7	3.0	0.8	6.5	3.4	19.2	3.2	23.03
MIN	ORIENTAL	IV	12.0	0.8	8.5	4.6	22.0	0.3	1.9	6.0	6.7	5.4	0.0	6.0	9.5	6.9	10.5	6.3	15.8	7.1	17.6	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	ORIENTAL	IV	28.0	1.5	10.8	7.4	31.8	1.3	5.0	8.6	10.1	8.5	0.1	10.3	25.0	10.8	29.5	10.3	29.3	10.2	57.5	9.5	79.4	8.3	90.91
M	ORIENTAL	V	16.8	1.1	9.6	5.3	26.4	0.6	4.2	7.7	8.6	6.7	0.0	8.2	16.4	8.7	19.0	9.3	22.1	9.2	28.1	5.9	20.4	2.9	13.54
SD	ORIENTAL	V	3.6	0.2	0.4	0.8	2.1	0.3	1.1	0.5	0.6	0.9	0.0	1.0	3.2	0.8	4.1	0.5	4.1	0.7	11.7	4.4	19.0	4.1	20.99
MIN	ORIENTAL	V	11.0	0.8	8.7	4.1	23.6	0.2	1.9	7.0	7.4	5.4	0.0	6.0	9.5	6.9	13.8	8.2	17.0	7.9	17.7	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	ORIENTAL	V	23.0	1.5	10.2	7.4	31.8	1.1	5.9	9.0	10.0	8.5	0.1	9.7	24.4	10.1	28.4	10.2	29.9	10.2	57.5	10.1	69.0	9.4	60.98
M	coapilla	V	20.0	1.4	10.3	5.5	27.4	0.5	4.8	7.2	8.3	7.4	0.0	10.3	12.5	8.6	14.8	10.3	20.8	10.3	23.4	9.8	21.7	8.0	32.73
SD	coapilla	V																							
MIN	coapilla	V	20.0	1.4	10.3	5.5	27.4	0.5	4.8	7.2	8.3	7.4	0.0	10.3	12.5	8.6	14.8	10.3	20.8	10.3	23.4	9.8	21.7	8.0	32.73
MAX	coapilla	V	20.0	1.4	10.3	5.5	27.4	0.5	4.8	7.2	8.3	7.4	0.0	10.3	12.5	8.6	14.8	10.3	20.8	10.3	23.4	9.8	21.7	8.0	32.73

M	sur chiapas	V	17.5	1.1	9.5	3.6	27.0	0.6	5.7	6.5	8.4	5.8	0.1	7.9	14.7	9.4	15.3	6.9	21.5	6.7	25.9	5.6	28.2	0.0	0.00
SD	sur chiapas	V	5.2	0.3	0.5	0.7	1.7	0.2	0.9	0.7	1.4	0.8	0.0	1.3	4.7	1.1	7.8	1.9	7.6	1.7	10.7	2.5	15.2	2.2	16.49
MIN	sur chiapas	V	7.0	0.5	7.7	2.9	24.2	0.1	3.3	5.5	6.6	5.0	0.0	6.4	0.7	6.7	7.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	sur chiapas	V	26.0	1.8	10.2	5.4	30.5	0.9	7.0	8.0	10.1	7.8	0.2	10.1	24.2	10.2	37.8	9.9	29.7	9.7	48.7	6.8	48.8	5.8	48.70
M	ORIENTAL	VI	14.2	1.1	10.1	5.6	26.0	0.8	4.5	7.7	9.4	7.1	0.0	8.2	15.4	9.6	17.3	9.9	18.4	9.3	21.2	7.9	29.1	1.9	15.07
SD	ORIENTAL	VI	1.9	0.1	0.6	1.1	1.9	0.3	1.0	0.5	0.7	1.1	0.0	1.4	3.0	0.8	1.9	0.7	2.4	0.9	2.4	3.1	17.8	3.7	35.28
MIN	ORIENTAL	VI	12.0	0.9	8.7	4.0	22.8	0.3	3.6	6.9	8.3	4.5	0.0	5.8	9.7	7.7	14.8	8.5	14.3	7.6	18.3	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	ORIENTAL	VI	18.0	1.3	10.5	6.9	29.1	1.1	6.0	8.6	10.2	8.2	0.1	9.6	19.0	10.4	20.9	10.5	20.6	10.3	24.8	10.2	57.8	8.6	105.26
M	ORIENTAL	VII	12.6	1.1	9.6	6.1	25.5	0.8	3.5	8.1	8.8	6.9	0.1	8.6	14.9	8.8	19.8	9.1	17.2	9.1	21.2	5.7	16.4	3.2	10.98
SD	ORIENTAL	VII	3.2	0.3	0.6	0.7	1.3	0.2	0.8	0.7	1.1	0.8	0.0	0.5	4.3	1.0	1.3	1.0	4.0	0.9	6.7	4.8	18.2	4.5	15.73
MIN	ORIENTAL	VII	7.0	0.7	8.7	4.5	23.5	0.5	2.4	7.5	6.4	5.5	0.0	7.9	8.1	7.5	18.0	7.4	10.5	7.9	9.7	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	ORIENTAL	VII	17.0	1.5	10.4	6.8	27.6	1.0	4.5	9.5	10.2	8.1	0.1	9.6	20.3	10.4	21.7	10.3	22.8	10.4	32.2	10.2	54.9	8.8	36.56
M	coapilla	VIII	18.0	1.0	10.4	6.3	28.3	0.6	4.1	9.3	10.0	8.0	0.0	8.1	20.3	10.4	21.3	10.2	23.9	9.6	27.6	2.3	6.5	2.2	9.58
SD	coapilla	VIII	5.1	0.2	0.3	1.0	1.8	0.3	0.9	0.3	0.3	0.3	0.0	2.3	6.3	0.3	1.2	0.4	1.0	0.5	6.7	4.7	13.1	4.4	19.16
MIN	coapilla	VIII	13.0	0.8	10.2	4.7	25.8	0.3	3.4	9.1	9.5	7.6	0.0	4.7	13.1	10.2	20.4	9.8	22.3	9.1	22.3	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	coapilla	VIII	25.0	1.3	10.8	7.0	30.0	1.0	5.5	9.6	10.2	8.2	0.0	9.7	28.5	10.8	23.1	10.8	24.4	10.2	37.5	9.4	26.2	8.7	38.31
M	montebello	IX	9.3	0.6	10.8	3.8	25.3	0.4	7.0	7.2	9.0	5.2	0.0	10.0	18.3	10.2	23.5	4.7	13.5	1.2	4.7	0.0	0.0	0.0	0.00
SD	montebello	IX	1.9	0.1	0.6	1.4	2.2	0.1	2.0	1.8	0.9	2.0	0.0	1.5	3.7	0.8	5.8	5.2	15.0	3.5	13.2	0.0	0.0	0.0	0.00
MIN	montebello	IX	7.0	0.4	9.8	2.3	21.5	0.3	3.8	3.7	7.8	2.7	0.0	6.9	13.3	9.3	17.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	montebello	IX	12.0	0.8	11.5	6.0	29.0	0.6	9.1	8.9	10.3	7.9	0.1	11.2	25.0	11.5	35.0	11.2	33.5	10.0	37.3	0.0	0.0	0.0	0.00
M	sur chiapas	X	8.1	0.7	9.5	4.7	26.5	0.5	4.7	7.1	8.4	5.6	0.0	8.9	15.2	9.2	17.1	8.1	24.1	2.0	5.1	0.0	0.0	0.0	0.00
SD	sur chiapas	X	0.8	0.1	0.1	0.5	2.6	0.1	0.4	0.6	0.8	1.1	0.0	0.9	1.2	0.5	2.1	0.7	8.2	3.7	9.5	0.0	0.0	0.0	0.00
MIN	sur chiapas	X	7.0	0.6	9.3	4.0	22.8	0.4	4.1	6.2	7.3	4.0	0.0	7.3	13.2	8.2	14.8	7.0	16.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	sur chiapas	X	9.0	0.8	9.8	5.7	31.1	0.7	5.3	8.0	9.6	7.6	0.1	9.8	16.5	9.8	20.6	9.1	41.5	8.2	22.0	0.0	0.0	0.0	0.00
M	sur chiapas	XI	6.5	0.6	9.8	5.2	28.5	0.5	4.6	7.0	7.6	6.1	0.1	9.1	14.7	9.2	14.5	3.9	10.6	1.9	3.3	0.0	0.0	0.0	0.00
SD	sur chiapas	XI	1.7	0.2	0.1	0.7	4.9	0.1	0.6	0.2	0.2	0.4	0.0	0.6	1.5	1.1	1.9	4.5	12.3	3.8	6.6	0.0	0.0	0.0	0.00
MIN	sur chiapas	XI	5.0	0.5	9.7	4.3	24.4	0.4	4.1	6.7	7.4	5.7	0.0	8.3	13.6	7.6	12.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	sur chiapas	XI	9.0	0.8	9.9	5.8	34.5	0.6	5.3	7.2	7.9	6.5	0.1	9.8	16.8	9.9	16.9	8.0	22.2	7.6	13.2	0.0	0.0	0.0	0.00
M	sur chiapas	XII	7.5	0.7	9.4	4.9	27.4	0.4	4.4	6.9	9.0	6.9	0.1	8.6	15.8	8.6	18.8	6.1	17.6	1.7	73.6	0.0	0.0	0.0	0.00
SD	sur chiapas	XII	1.4	0.1	0.4	0.5	2.1	0.1	0.4	0.5	0.4	1.2	0.0	1.2	3.3	0.6	6.1	3.1	10.7	2.9	215.8	0.0	0.0	0.0	0.00
MIN	sur chiapas	XII	5.0	0.4	8.9	4.0	25.2	0.2	3.6	6.1	8.4	5.3	0.1	6.5	9.0	7.7	9.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	sur chiapas	XII	10.0	0.8	10.1	5.5	31.6	0.5	5.0	7.8	9.7	8.3	0.2	10.1	19.1	9.6	27.4	9.3	35.7	6.7	722.0	0.0	0.0	0.0	0.00
M	sur chiapas	XIII	9.1	0.7	8.7	3.9	26.2	0.5	4.7	6.1	7.7	4.8	0.0	8.5	15.8	8.2	18.5	6.4	22.9	3.0	14.7	0.4	2.3	0.0	0.00

SD	sur chiapas	XIII	2.1	0.2	0.3	0.6	1.6	0.2	0.5	0.8	0.7	1.1	0.0	0.5	2.7	0.3	2.9	2.6	11.4	3.5	18.2	1.6	9.4	0.0	0.00
MIN	sur chiapas	XIII	6.0	0.4	8.4	2.6	24.0	0.1	3.9	5.0	6.3	3.1	0.0	7.4	11.6	7.6	13.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	sur chiapas	XIII	13.0	1.1	9.5	4.6	29.2	0.9	5.9	7.7	8.8	7.6	0.2	9.5	20.2	8.6	22.7	8.6	42.0	7.9	45.9	6.4	37.5	0.0	0.00
M	CRICA	XIV	10.5	0.9	9.1	2.9	24.1	0.5	6.2	7.5	8.7	5.7	0.1	6.4	11.2	8.0	19.5	8.1	21.0	6.3	14.0	1.0	5.8	0.9	6.38
SD	CRICA	XIV	8.4	0.4	0.7	0.4	1.3	0.2	0.5	0.4	0.6	1.2	0.0	2.6	3.2	0.2	2.2	1.6	2.2	4.4	9.4	2.0	11.5	1.9	12.77
MIN	CRICA	XIV	5.0	0.6	8.2	2.4	22.5	0.2	5.7	7.0	8.2	4.7	0.0	4.0	8.6	7.9	17.6	5.8	17.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	CRICA	XIV	23.0	1.5	9.7	3.3	25.2	0.6	6.9	7.8	9.6	7.4	0.1	9.7	15.4	8.3	21.4	9.2	22.3	9.5	19.5	3.9	23.1	3.7	25.53
M	CRICA	XV	7.0	0.8	9.3	3.3	27.0	0.5	5.8	5.4	8.2	5.7	0.1	7.9	13.7	8.2	15.2	7.9	17.2	4.0	9.3	0.0	0.0	0.0	0.00
SD	CRICA	XV	2.4	0.1	0.6	0.4	1.5	0.1	1.0	1.7	0.4	0.8	0.0	2.3	5.8	1.4	4.3	0.6	2.8	4.6	10.7	0.0	0.0	0.0	0.00
MIN	CRICA	XV	5.0	0.7	8.6	2.8	25.0	0.4	4.7	3.8	7.6	4.9	0.0	4.5	9.8	6.4	12.2	7.2	14.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	CRICA	XV	10.0	1.0	9.9	3.9	28.7	0.7	7.1	7.6	8.4	6.6	0.1	9.5	22.0	9.9	21.4	8.6	20.4	8.2	19.2	0.0	0.0	0.0	0.00
M	CRICA	XVI	7.5	1.0	9.3	6.1	24.4	2.1	3.1	7.8	8.5	6.4	0.0	8.7	17.7	9.1	14.7	8.6	17.4	8.4	19.0	3.7	12.3	0.0	0.00
SD	CRICA	XVI	0.6	0.1	0.3	0.6	3.0	2.9	0.9	1.2	0.2	0.8	0.0	0.5	7.8	0.4	4.9	0.1	2.5	0.2	6.9	4.4	14.2	0.0	0.00
MIN	CRICA	XVI	7.0	0.9	9.0	5.5	21.9	0.5	2.0	7.2	8.3	5.5	0.0	8.1	9.5	8.7	10.0	8.5	14.8	8.2	11.4	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	CRICA	XVI	8.0	1.2	9.6	6.9	27.8	6.5	4.2	9.6	8.8	7.3	0.1	9.2	28.2	9.6	21.1	8.8	20.6	8.6	26.7	8.3	25.1	0.0	0.00
M	CRICA	XVII	8.3	1.1	8.9	3.3	22.7	1.0	5.6	4.5	6.6	5.3	0.1	6.7	21.6	8.3	19.7	8.2	22.2	7.0	21.4	3.9	10.5	1.7	1.92
SD	CRICA	XVII	1.4	0.3	0.7	1.2	4.5	0.3	0.7	0.7	0.9	0.4	0.0	1.8	14.9	0.4	11.3	1.5	16.0	3.6	14.2	4.6	12.0	4.1	4.69
MIN	CRICA	XVII	6.0	0.6	8.0	2.8	15.4	0.5	4.2	3.8	6.0	4.5	0.0	4.8	9.9	7.6	12.7	5.0	11.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	CRICA	XVII	10.0	1.5	10.0	5.8	27.8	1.4	6.0	5.7	8.4	5.7	0.1	8.6	46.5	8.7	42.2	8.9	54.3	9.8	43.0	10.0	27.1	10.0	11.50
M	CRICA	XVIII	16.2	1.2	9.5	3.6	26.5	0.7	6.0	6.6	7.9	5.6	0.0	8.6	15.5	9.0	18.7	7.7	19.9	5.9	27.4	3.3	20.3	1.9	10.43
SD	CRICA	XVIII	5.4	0.3	0.8	1.0	2.6	0.3	0.6	0.8	1.0	1.5	0.0	2.6	4.2	0.9	2.5	1.7	5.0	1.4	13.2	2.2	13.9	2.8	14.29
MIN	CRICA	XVIII	11.0	0.8	8.2	2.4	23.6	0.4	5.2	5.5	6.8	4.6	0.0	4.0	11.2	7.9	16.5	6.0	14.5	4.4	16.9	0.0	0.0	0.0	0.00
MAX	CRICA	XVIII	23.0	1.6	10.1	4.9	30.6	1.1	6.8	7.4	9.1	7.8	0.1	10.1	21.7	10.0	22.3	9.8	26.1	7.5	46.1	4.8	30.5	6.0	26.63