



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

FILOGEOGRAFÍA DEL VIREO DE  
MANGLAR (*Vireo pallens*, SALVIN  
1863) (Aves: Vireonidae)

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE BIÓLOGO

PRESENTA

ALÁN JESÚS PALACIOS VÁZQUEZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

CIUDAD DE MÉXICO

2017



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

1. Datos del alumno  
Palacios  
Vázquez  
Alán Jesús  
alan.palacios.vazquez@gmail.com  
Universidad Nacional Autónoma de  
México  
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza  
Biología  
305117955
2. Datos del tutor  
Dr.  
Luis Antonio  
Sánchez  
González
3. Datos del sinodal 1  
Dra.  
Dolores Alicia  
Escorza  
Carranza
4. Datos del sinodal 2  
Dr.  
Antonio Alfredo  
Bueno  
Hernández
5. Datos del sinodal 3  
Dr.  
Manuel  
Feria  
Ortiz
6. Datos del sinodal 4  
M. en C.  
Uri Omar  
García Vázquez
7. Datos del trabajo escrito  
Filogeografía del Vireo de manglar (*Vireo pallens*, Salvin 1863) (Aves:  
Vireonidae)  
50 pp  
2017

*“El Mioceno tardío o el Plioceno temprano pareció ser el momento adecuado, justo cuando las cosas estaban empezando a ir bien para otro grupo de habitantes de campo abierto: los homínidos. Es reflexivo y de algún modo profético pensar que los halcones y los humanos derivan del mismo estímulo evolutivo: la creación de las praderas y sabanas abiertas, dos hábitats con nuevas oportunidades inexploradas para los cazadores alados y bípedos... Así que parece que la asociación entre humanos y halcones está profundamente entrelazada. ¿Qué habrá experimentado “Lucy” y sus parientes (Australopithecus afarensis) cuando miraron hacia el cielo celeste sobre las llanuras del Afar [África] y vieron a los primeros halcones cazar?”*

Cade y Digby 1982, The Falcons of the World

*“Que el viento bajo sus alas os sostenga allá donde el Sol navega y la Luna camina [Gandalf despidiéndose de las Águilas]”*

Tolkien 1937, El Hobbit

*“Y recuerden que es mejor arder que apagarse lentamente”*

Neil Young in Kurt Cobain, 1994

## **AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS**

Al Dr. Luis Antonio Sánchez González, quien me brindó la oportunidad de integrarme en su equipo de trabajo e incorporarme en sus proyectos. Gracias por la confianza y apoyo, por todos los consejos académicos y personales brindados en la gestación de este trabajo.

A mis sinodales, Dr. Alfredo Bueno Hernández, Dr. Manuel Feria Ortiz, Dra. Dolores Alicia Escorza Carranza y el M. en C. Uri Omar García Vázquez por sus comentarios, sugerencias y disponibilidad. Gracias por sus aportes que permitieron enriquecer este trabajo.

Al M. en C. Alejandro Gordillo Martínez, por toda la labor logística prestada en las salidas a campo, pero sobre todo gracias por hacerme sentir en casa en el MZFC.

Al M. en C. Marco Ortiz Ramírez, a quien considero mi mentor en campo. Gracias compartir un poco de tu vasto conocimiento conmigo.

A la M. en C. Fanny Rebón, por brindarme acceso a la colección ornitológica del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias.

A la Dr. Patricia Escalante y el M. en C. Marco Guarrola por permitirme el acceso a la Colección Nacional Ornitológica del Instituto de Biología.

A todos los integrantes del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, particularmente a Fernanda Bribiesca, Sahid Robles, Zuleica González, Fernando Puebla y Elsa Cabrera, gracias por su apoyo en campo.

A Anuar López, por facilitarme una gran cantidad de artículos, apoyarme interpretando mis resultados, ayudarme a mejorar en la identificación de aves, el apoyo brindado en campo y en el mundo laboral.

Al Dr. Alfredo Bueno, la M. en C. Guadalupe Bribiesca Escutia y la Dra. Dolores Escorza, quienes, durante mi formación académica fomentaron mi interés en las aves y la Biología Evolutiva.

A los Biólogos Leticia Alonso Montesinos y Emilio Román Hinojosa por acercarme al mundo de la investigación durante mi educación en el CCH Oriente.

Al Dr. Rubén Ramírez Ortega, quien avivó mi amor por la Biología durante sus clases en el CCH Oriente.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

La culminación de esta Tesis me llevó tanto tiempo y esfuerzo que, eventualmente, involucré a muchos colegas, amigos y familiares en su realización. El mero hecho de que este trabajo tenga una conclusión es un tributo a su paciencia y generosidad.

A mi madre, Francisca Vázquez Aviléz, por darme la vida y la educación, porque de manera involuntaria siempre me hiciste preguntarme sobre las causalidades de los fenómenos naturales. Gracias por enseñarme con tu ejemplo el valor del trabajo, la honestidad, la valentía, el respeto, la perseverancia y el amor. Gracias por ser mi madre, este pequeño logro es tuyo mamá.

A mis hermanas Esmeralda, Laura y Adrián, por su cariño y apoyo, porque la familia siempre es lo primero y lo último en mis reflexiones.

A Atziri García, por tu paciencia, apoyo y cariño, pero sobre todo por tu sonrisa. Gracias por creer en mí desde el inicio, gran parte de este trabajo es tuyo por derecho propio. Siempre tendrás un lugar en mi vida y en mi mente.

A mis sobrinos Daniela y Fernando, por regalarme su risa y esas preguntas que me provocan cuestionar mi limitado saber. Porque deseo heredarles un mar de dudas a mis hermosos sobrinos.

A Ricarda Vázquez y Antonio Tamariz, a quienes les estoy muy agradecido por todas las atenciones y cariño que siempre han tenido conmigo y mi familia.

A mis hermanos no filiales (en orden cronológico): W. Edel García, José E. Sánchez, Roberto Arreola, David Alemán, Ricardo Rivera, Yetzubeli Alanis y T. Esaú Villareal, gracias por hacer correr el tiempo siempre a prisa.

A mi abuelo Andrés Vázquez y mi tío Humberto Vázquez, por compartir conmigo todos sus conocimientos autóctonos de nuestra tierra, gracias por hacerme sentirme orgulloso de ser mexiquense y de Tierra Caliente, por permitirme ser parte de la historia de Tierra Colorada.

A mi tía Guadalupe Tamariz, quien siempre mostró una gran paciencia en mis interminables preguntas de la infancia sobre geología, biología, física y química, gracias a usted desarrollé mi curiosidad por el estudio de la naturaleza. Gracias tía.

A mis tíos Ulises Ruiz y Balbina Vázquez, por su apoyo, por acercarme y demostrarme que el mundo vegetal es verdaderamente interesante.

A Luis Antonio Sánchez-González (Howell), por su infinita paciencia y esfuerzo para culminar este trabajo, tu ejemplo me alienta a ser un mejor Ornitólogo.

A Diego Roldan y Héctor Cayetano, "...porque ahorita lo que debo es el agradecimiento este..."

A toda mi familia, un clan grande, diverso y geográficamente disperso, que por razones de espacio me es imposible mencionar a cada integrante. A cada uno de los miembros de los Palacios, Vázquez, Tamariz y Aviléz, por su apoyo y cariño.

A los ejemplares del Vireo de manglar colectados en campo, gracias por permitirme estudiarlos.

A las aves, por existir.

*A mi madre:*

*Sabía lechuza, musa de las Ciencias*

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	2
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>Antecedentes</b> .....	4
<i>La familia Vireonidae</i> .....	4
<i>El Vireo de manglar (Vireo pallens)</i> .....	5
<b>OBJETIVOS</b> .....	9
<b>Objetivo general</b> .....	9
<b>Objetivos particulares</b> .....	9
<b>MÉTODO</b> .....	9
<b>Trabajo de campo</b> .....	9
<b>Trabajo de laboratorio</b> .....	10
<b>Análisis filogenéticos</b> .....	13
<b>Análisis de diversidad y estructura génica</b> .....	13
<b>Obtención de datos morfométricos</b> .....	15
<b>Análisis de datos morfométricos</b> .....	16
<b>RESULTADOS</b> .....	17
<b>Filogenia</b> .....	17
<b>Red de haplotipos</b> .....	19
<b>Diversidad y estructura genética</b> .....	20
<b>Morfología</b> .....	24
<b>Análisis de los componentes principales de los caracteres morfométricos</b> .....	24
<b>Análisis de discriminantes de los caracteres morfométricos</b> .....	27
<b>Tendencias generales de variación morfométrica</b> .....	29



<b>DISCUSIÓN</b> .....	31
<i>Patrones filogenéticos</i> .....	31
<i>Red de haplotipos</i> .....	31
<i>Diversidad y estructura genética</i> .....	32
<i>Patrones morfométricos</i> .....	34
<i>Variación genética vs morfológica</i> .....	34
<i>Implicaciones taxonómicas</i> .....	35
<b>CONCLUSIONES</b> .....	36
<b>REFERENCIAS</b> .....	37
<b>Apéndice 1</b> .....	45
<b>Apéndice 2</b> .....	47
<b>Apéndice 3</b> .....	48
<b>Anexo 1</b> .....	50

## RESUMEN

Se analizaron las diferencias genéticas y morfométricas de las poblaciones del Vireo de manglar (*Vireo pallens*) empleando muestras de tejidos y pieles de diferentes localidades de México y El Salvador, con el objetivo de proponer una hipótesis de sus relaciones filogenéticas, empleando dos marcadores moleculares y seis caracteres merísticos.

A partir del análisis de dos marcadores moleculares (ND2 y Cytb), se obtuvo un árbol filogeográfico, una red de haplotipos y se estimaron parámetros poblacionales para averiguar las diferencias entre sus poblaciones, así como sus probables fluctuaciones demográficas. Se observaron dos clados genéticamente diferenciados (Caribe y Pacífico), ambos presentaron una dinámica poblacional correspondiente a un proceso de rápido crecimiento de sus poblaciones a partir de un tamaño efectivo poblacional pequeño.

Además, se estimaron las diferencias morfológicas con base en seis caracteres merísticos para comparar su congruencia con la filogenia obtenida, y de esta manera relacionarla con algunos aspectos biogeográficos. Se observó que el clado Caribe se agrupó bajo una elipse de confianza, el clado Pacífico no mostro una agrupación clara debido al escaso número de muestras evaluadas; no se observó una correspondencia clara entre ambos clados. A su vez, se determinó que los individuos del clado Pacífico son en términos generales, de mayor tamaño respecto al clado Caribe.

Utilizando criterios de Helbig *et al.* (2012) y Hebert *et al.* (2004) para determinar el estatus taxonómico de una especie: “las especies son grupos de organismos totalmente diagnosticables, en cuanto a los estados del mismo, así como una diferencia genética acumulada como resultado de periodos de tiempo en aislamiento”, se encontró evidencia molecular y morfométrica que indica que el Vireo de manglar está constituido por dos especies: *Vireo pallens* y *Vireo semiflavus*.

## ABSTRACT

I analyze the genetic and morphometric differences between *Vireo mangrove* (*Vireo pallens*) populations using tissues and skins samples from different locations of Mexico and El Salvador, with the main of proposing a hypothesis of their phylogenetic relationships, using two molecular markers and six meristic characters.

I estimate the phylogenetic tree using two molecular markers (ND2 and CytB). I calculate the haplotype network and demographic parameters to found the differences between their populations and as probable demographic fluctuations. I observed two lineages generically differentiated (Caribbean and Pacific), both shown a population on rapid growth from a small effective population size.

Morphologically differences were estimated based on six meristic characters to compare their congruence with their morphology and their genetical relationships, to relate it with some biogeographic aspects. I observed the Caribbean lineage was grouped under an ellipse of confidence, the Pacific lineage did not show a clear cluster because of the small number of samples evaluated; There was no clear correspondence between the two lineages. In general terms, the individuals of the Pacific clade are larger size than those of the Caribbean lineage.

Using criteria of Helbig *et al.* (2012) and Hebert *et al.* (2004) to determine the taxonomic status of a species: "Species are groups of organisms totally diagnosable, in terms of the states of the same, as well as a genetic difference accumulated as a result of periods of time in isolation". Molecular and morphometric evidence indicates that the *Vireo* of mangrove is constituted of two species: *Vireo pallens* and *Vireo semiflavus*.

## INTRODUCCIÓN

La comprensión de los mecanismos que afectan el flujo genético dentro y entre especies es uno de los problemas centrales en la biología evolutiva, y muchos de sus estudios se han centrado en los procesos por los cuales las especies se diferencian y aíslan reproductivamente (Benites *et al.* 2010, Joseph y Wilke 2006). En los últimos años, gracias a los avances en las técnicas, teorías y análisis filogenéticos, se han realizado numerosos estudios sobre la variación geográfica en grupos particularmente complejos a través del análisis de caracteres filogenéticamente informativos (i.e. DNA, morfología, fenología, conducta).

La filogeografía estudia los procesos que determinan la distribución geográfica de linajes genealógicos intraespecíficos, particularmente dentro de especies cercanamente relacionadas, utilizando caracteres filogenéticamente informativos (Avice 2000, 2009, Avice *et al.* 1987, Arbogast y Kenagy 2001, Eguiarte *et al.* 1997, Morrone 2013). A su vez, la filogeografía, integra conceptos y técnicas de morfometría, biología molecular, genética de poblaciones, demografía, sistemática filogenética y paleontología (Avice 2000, Avice *et al.* 1987) que permiten comprender y resolver aspectos espaciales y temporales de linajes evolutivos, linajes crípticos y linajes profundamente divergentes que podrían no reflejarse en la taxonomía actual (Arbogast y Kenagy 2001).

La filogeografía se vale de cualquier carácter filogenéticamente informativo, sin embargo, los caracteres más utilizados en las inferencias filogenéticas son los marcados moleculares, principalmente el DNA mitocondrial (DNAMt) (Avice 2000, 2009, Avice *et al.* 1987, Arbogast y Kenagy 2001, Cicero y Johnson 2001, Morrone 2013); debido a que (1) presenta una tasa de mutación elevada, (2) cuenta con una gran variación intraespecífica, (3) su recombinación es prácticamente nula debido a que el DNAMt se transmite uniparentalmente, y (4) presenta gran cantidad de DNA por cada célula (Avice 2009, Vázquez Domínguez 2007).

El presente trabajo analiza la variación genética y morfológica del Vireo de manglar (*Vireo pallens*), utilizando información de secuencias de DNAMt, caracteres merísticos, y de distribución geográfica con el objetivo de evaluar los patrones históricos, así como definir la concordancia con su taxonomía intraespecífica actual. Se exploran además las relaciones de parentesco entre las poblaciones de *V. pallens* y otras especies del género.

## Antecedentes

### *La familia Vireonidae*

La familia Vireonidae es un grupo de aves conocidas como vireos, pertenecen al orden Passeriformes y se distribuyen a través del continente americano, presentando su mayor diversidad en México y el suroeste de Estados Unidos (Elphick *et al.* 2001, Brewer and Orenstein 2010, Perrins 2011, Aldefer *et al.* 2014). La familia cuenta con 52 especies y seis géneros reconocidos actualmente: *Cyclarhis* con 2 especies, *Hylophilus* con 8 especies, *Vireolanius* con 4 especies, *Tunchiornis* con 1 especie, *Pachysylvia* con 6 especies y *Vireo* con 31 especies (Slager *et al.* 2014, Slager y Klicka 2014).

El arreglo sistemático de la familia Vireonidae ha sido motivo de controversia durante más de cien años (Hamilton 1958, 1962, Sibley and Ahlquist 1982, Johnson y Zink 1985, Johnson *et al.* 1988, Cicero y Johnson 1992, 1998, 2001, Murray 1994, Johnson 1995, Cibois *et al.* 2002, Barker *et al.* 2004, Reddy y Cracraft 2007, Slager *et al.* 2014, Slager y Klicka 2014). Slager *et al.* (2014) y Slager y Klicka (2014) han demostrado que: (1) la familia Vireonidae es un grupo monofilético, (2) se encuentra estrechamente emparentado con el género *Erpornis* del sur y sureste de Asia, (3) los géneros *Cyclarhis* y *Vireolanius* forman un grupo monofilético, (4) los géneros *Hylophilus* y *Vireo* son polifiléticos por lo que la familia en su totalidad, sufrió un nuevo arreglo sistemático, en el cual 5 de las especies del género *Hylophilus* se reintegraron al antiguo género *Pachysylvia* y se creó el nuevo género *Tunchiornis* con 1 especie (*Tunchiornis ochraceiceps*, antes *Hylophilus ochraceiceps*); en el género *Vireo* se separó a *V. hypochryseus*, integrándolo al género *Pachysylvia* (ahora *Pachysylvia hypochrysea*), y se integró al género a *Hylophilus sclateri* (ahora *Vireo sclateri*).

Así, actualmente dentro del género *Vireo*, se reconocen 31 especies divididas en 3 grupos monofiléticos (Battey 2014, Slager *et al.* 2014, Slager y Klicka 2014):

- “Eye-ringed”: La mayoría de las especies tienen barras en las alas y lores pálidos o amarillentos. La única excepción a la morfología del grupo la ostenta *V. osburni*, sin embargo, los análisis moleculares de Slager *et al.* (2014) lo sitúan dentro de este clado. Se reconocen 13 especies: *V. osburni*, *V. nanus*, *V. modestus*, *V. belli*, *V. latimeri*, *V. atricapilla*, *V. brevipennis*, ***V. pallens*** (la especie bajo estudio), *V. bairdi*, *V. crassirostris*, *V. griseus*, *V. nelsoni*, *V. caribaeus* y *V. gundlachii* (Anexo 1).
- “Spectacled”: Caracterizado por lores y anillos oculares evidentes. El clado se divide en dos subgrupos:
  - Subgrupo “*Vireo flavifrons*”; con 4 especies: *V. flavifrons*, *V. vicinior*, *V. huttoni* y *V. carmioli*.
  - Subgrupo “*Vireo solitarius*”; con 4 especies: *V. plumbeus*, *V. solitarius*, *V. cassini* y *V. masteri*.

- “Eye-lined”: La mayoría de los miembros de este clado presentan líneas superciliares prominentes, a excepción de *V. sclateri*. Algunos de sus miembros son migratorios (*V. gilvus*, *V. olivaceus*, y *V. philadelphicus*), mientras que otros son sedentarios en México, América Central y Sudamérica. El clado “Eye-lined” se divide en dos subgrupos:
  - Subgrupo “*Vireo gilvus*”, constituido por 4 especies: *V. sclateri*, *V. philadelphicus*, *V. gilvus* y *V. leucophrys*.
  - Subgrupo “*Vireo olivaceus*”; consta de 5 especies: *V. olivaceus*, *V. flavoviridis*, *V. magister*, *V. altiloquus* y *V. gracilirostris*.

#### *El Vireo de manglar (Vireo pallens)*

El Vireo de manglar (*V. pallens*), es un ave relativamente pequeña (8.9-13 cm) que se alimenta de insectos, frutos y semillas que generalmente obtiene en los estratos bajos de la vegetación (Brewer y Orenstein 2010). El patrón de coloración del plumaje es olivo grisáceo en la cabeza y su parte posterior, presentando lores amarillo pálido, y por la parte anterior (garganta, pecho y vientre) matices amarillo grisáceo. Ambos sexos son similares (Howell y Webb 2007, Brewer y Orenstein 2010). Existe diferencia entre la coloración de plumaje y tamaño de las poblaciones de *V. pallens*, en las cuales hay dos morfos dominantes, uno amarillo y menos gris que el otro (ver Cuadro 1).

*V. pallens* se distribuye desde el noroccidente de México hasta Costa Rica en la costa del Pacífico, y desde la península de Yucatán en México hasta el sureste de Nicaragua a través de la costa del Caribe (Howell y Webb, 2007). La especie presenta cuatro poblaciones disyuntas: dos en la costa del Pacífico, correspondientes al noroeste de México y otra del sureste de México al noroeste de Costa Rica; y dos en el Atlántico, distribuidas en la Península de Yucatán y las tierras bajas del Caribe (Guatemala y Belice), y la otra desde el sureste de Honduras al sureste de Nicaragua (Berlanga *et al.* 2008) (Fig. 1). Habita en manglares y bosques tropicales caducifolios y presenta una notable diferencia sobre la preferencia del hábitat en sus poblaciones: las poblaciones de la costa del Pacífico se encuentran exclusivamente en manglares, particularmente en bosques densos de manglar rojo (*Rhizophora*); mientras que las poblaciones del Caribe se encuentran tanto en manglares como en bosques tropicales caducifolios y orillas del bosque con crecimiento secundario (Brewer and Orenstein 2010).

Debido a las diferencias de coloración, distribución geográfica y preferencia de hábitat de las poblaciones del Vireo de manglar, Brewer and Orenstein (2010) reconocen 10 subespecies a lo largo de su área de distribución (Cuadro 1). Cuatro de estas subespecies se distribuyen en México, sin embargo, el reconocimiento subespecífico de las poblaciones en México varía de acuerdo con el autor (Cuadro 2). Este tratamiento taxonómico para las subespecies de *V. pallens* se ha realizado con base en caracteres morfológicos y de distribución geográfica

(Slavin 1836, Van Rossem 1934, Moore 1938, Blake 1986, Friedmann *et al.* 1957, Parkes 1990, Philips 1991, Brewer and Orenstein 2010).

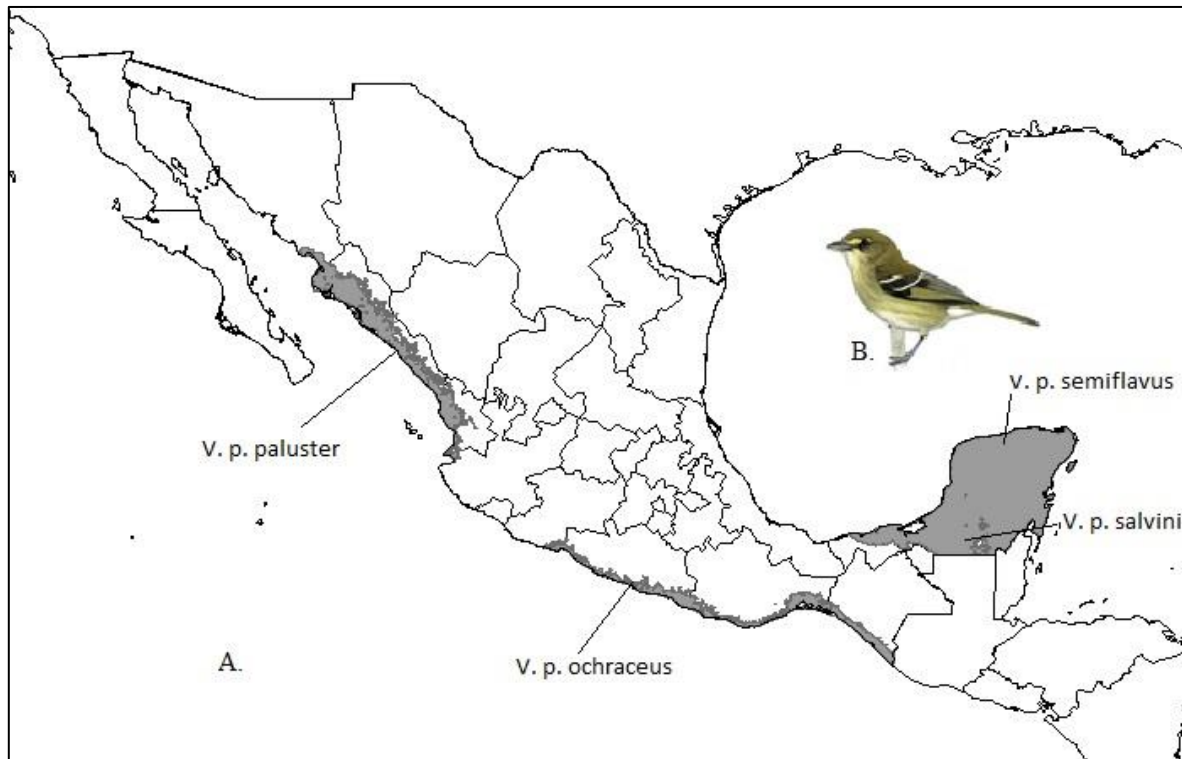
Se han realizado tres hipótesis sistemáticas que incluyen al Vireo de manglar (*V. pallens*) dentro de sus análisis. Hamilton (1958, 1962) propuso una aproximación filogenética basada en caracteres morfológicos, conductuales y de estatus migratorio, colocándolo dentro del “grupo griseus” junto a *V. griseus*, *V. crassirostris*, *V. belli*, *V. vicinior*, *V. nelsoni*, *V. bairdi*, *V. carmoli*, *V. nanus*, *V. latimeri* y *V. osburni*; y Slager *et al.* (2014), quienes realizaron la reconstrucción filogenética la familia Vireonidae con base en caracteres moleculares, situándolo en el clado “eye-ringed” (ver sección *La familia Vireonidae*). En ambos trabajos se incluyeron únicamente ejemplares de la península de Yucatán, dejando fuera de los análisis a las poblaciones de la Costa del Pacífico mexicano y el sureste de Nicaragua.

De acuerdo con Parkes (1990), *V. pallens* puede tratarse en realidad de dos especies diferentes (una en el Caribe y otra en el Pacífico), por lo que es una especie óptima para ser evaluada a través de métodos analíticos rigurosos, tales como análisis de caracteres moleculares que permitan plantear hipótesis sobre su distribución y análisis de variación morfológica para determinar si existen patrones concordantes con los análisis filogeográficos.

**Cuadro 1.** Subespecies reconocidas del Vireo de manglar (*Vireo pallens*).

<b>Subespecie</b>	<b>Distribución</b>	<b>Coloración</b>	<b>Autor</b>
<i>V. p. paluster</i>	Oeste de México (Suroeste de Sonora al sur de la costa de Nayarit)	Más grande y más amarillo que la población nominal	Moore, 1938
<i>V. p. ochraceus</i>	Sur de México, sur de Oaxaca a través de la costa al sur de Guatemala y el oeste de El Salvador (Puerto Triunfo)	Iris amarillo opaco	Salvin, 1863
<i>V. p. pallens</i>	Sur de Honduras, oeste de Nicaragua y noroeste de Costa Rica	Oliva grisáceo en la parte superior, por debajo amarillo grisáceo	Salvin, 1863
<i>V. p. nicoyensis</i>	Golfo de Nicoya, en el oeste de Costa Rica	Pálido ventralmente, garganta y abdomen casi blancos.	Parkes, 1990
<i>V. p. salvini</i>	Sureste de México (Península de Yucatán) y el norte de Belice (incluyendo la isla de Turneffe)	Relativamente más pequeño, amarillo pálido por debajo y oliva por encima	Van Rossem, 1934
<i>V. p. semiflavus</i>	Tierras bajas del Caribe, norte de Guatemala, sur de Belice (incluyendo la Isla de Turneffe)	Oliva más brillante que los otros, las partes inferiores amarillo brillante	Salvin, 1863
<i>V. p. wetmorei</i>	El Cayo, Bahía de Amatique, al norte de Puerto Barrios, extremo este de Guatemala	Pico más grande y grueso que los otros, lores y parpados más oscuros, frente profunda de color verde oliva teñida de amarillento	Phillips, 1991
<i>V. p. angulensis</i>	Islas de la Bahía, norte de Honduras	Pequeño, con las mejillas de color marrón grisáceo deslavado, espalda oliva pálido con contrastes gris marrón, las plumas oscuras debajo de los parpados que contrastan	Parkes, 1990
<i>V. p. browningi</i>	Suroeste de Nicaragua	Pico delgado y menos profundo, el plumaje de la corona y las mejillas es más oscuro que en <i>wetmorei</i>	Phillips, 1991
<i>V. p. approximans</i>	Vieja Provincia, Este de Nicaragua	Pecho amarillento y pico grande con base ancha	Ridway, 1884





**Figura 1. A.** Mapa de distribución de *V. pallens* en México. Se indica la distribución de cada una de las cuatro subespecies reconocidas para México de acuerdo a Brewer y Orenstrein (2010) **B.** Ilustración de *V. pallens* (Del Hoyo *et al.* 2014). El mapa no muestra la distribución detallada para Centroamérica.

**Cuadro 2.** Subespecies del Vireo de manglar (*Vireo pallens*) en México de acuerdo con distintas propuestas taxonómicas. \* indica que el autor es el primero en describirla.

Distribución		Salvin, 1863	Van Rossem*, 1934; Parkes, 1990	Moore**, 1938	Friedmann <i>et al.</i> , 1957	Blake, 1968; Phillips, 1991; Brewer y Orenstein, 2010
Poblaciones del Pacífico	Suroeste de Sonora sobre la costa hasta Nayarit	<i>V. ochraceus</i>	<i>V. ochraceus</i> *	<i>V. p. paluster</i> *	<i>V. p. paluster</i>	<i>V. p. paluster</i>
	Sur de Oaxaca hacía el sur a sobre la costa hasta Guatemala y el Oeste de El Salvador (Puerto el Triunfo)			<i>V. p. ochraceus</i>		<i>V. p. ochraceus</i>
Poblaciones del Caribe	Península de Yucatán y Norte de Belice (incluyendo la Isla de Turneffe)	<i>V. semiflavus</i>	<i>V. p. salvini</i> *	<i>V. p. semiflavus</i>	<i>V. p. salvini</i>	<i>V. p. salvini</i>
	Tierras bajas del caribe del Norte de Guatemala, Sur de Belice, Este de Honduras y Este de Nicaragua (Bluefields)		<i>V. p. semiflavus</i> *			<i>V. p. semiflavus</i>

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las poblaciones del Vireo de manglar (*Vireo pallens*), empleando dos marcadores moleculares y comparar su congruencia con su morfología, para relacionarla con algunos aspectos biogeográficos.

### **Objetivos particulares**

- Generar una hipótesis filogenética con base en los genes mitocondriales ND2 y Cytb.
- Inferir procesos demográficos históricos y de flujo génico dentro y entre las poblaciones de *V. pallens*.
- Proponer escenarios históricos plausibles que expliquen el patrón filogeográfico de *V. pallens*, bajo un contexto histórico.
- Estimar y evaluar la diferencia morfológica entre los caracteres merísticos de *V. pallens*.
- Analizar si existe alguna concordancia entre la variación morfológica de los caracteres merísticos y los linajes encontrados en la hipótesis filogenética de *V. pallens*.

## **MÉTODO**

### **Trabajo de campo**

Se realizaron 3 salidas de campo entre noviembre de 2013 y septiembre de 2014 con un promedio de duración de diez días cada una (Cuadro 3), con el objetivo de coleccionar muestras de tejidos y pieles de *V. pallens*, dentro del marco del proyecto de investigación “Diversidad Evolutiva y Conservación de Poblaciones Aisladas de Aves en la Península de Yucatán”, incorporado al programa de investigación PAPIIT IA-202813.

La colecta de ejemplares se llevó a cabo a través de un muestreo selectivo empleando redes de niebla de 12 metros de largo por 3 metros de alto; éstas permanecieron abiertas aproximadamente desde las 7:00 hasta las 18:00 horas y fueron revisadas cada 40 minutos aproximadamente. Las aves capturadas fueron taxidermizadas como pieles redondas de acuerdo a Vanzolini y Papavero (1990) y se obtuvieron muestras de los tejidos (músculo, corazón e hígado) preservándose en alcohol al 70%. Las pieles y los tejidos se depositaron en la colección de aves del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Los datos de sexo, edad, muda, grasa, peso y estado reproductivo de cada ejemplar se encuentran registrados en los catálogos YUC13 y CPM.

**Cuadro 3.** Distribución del trabajo de campo.

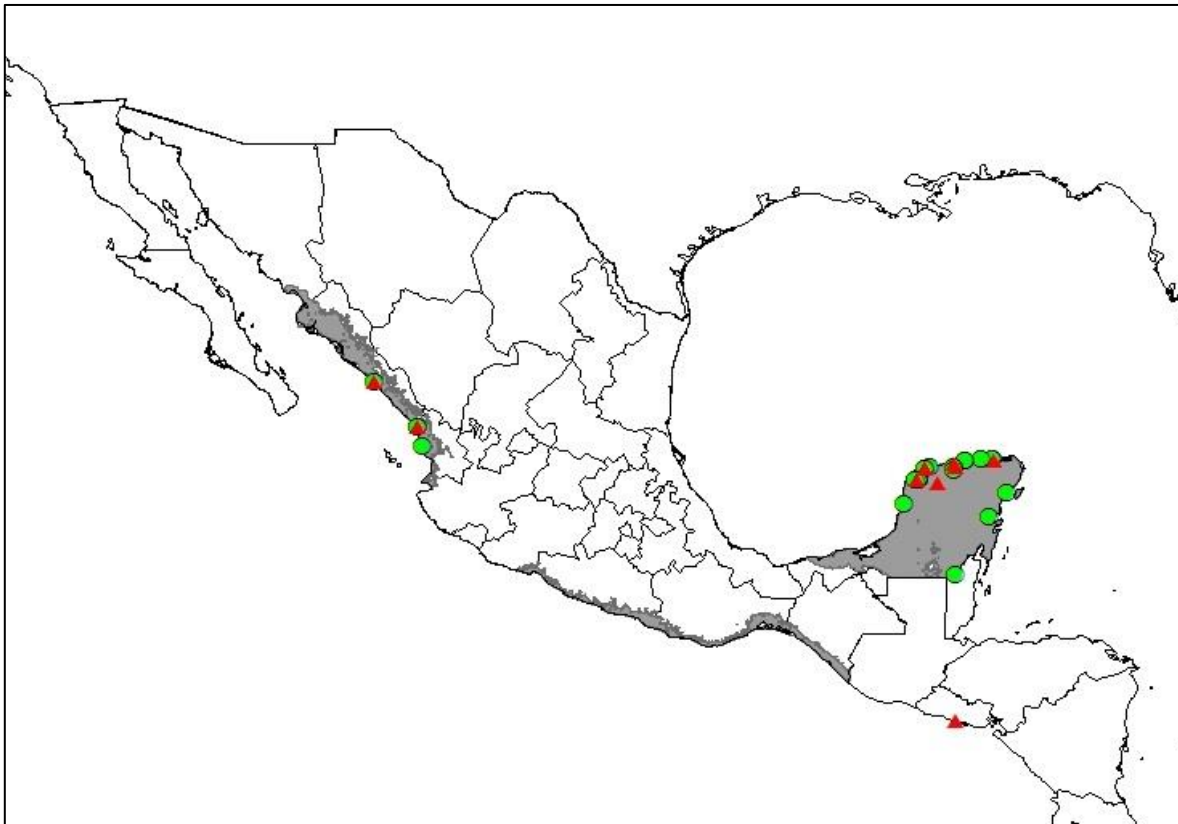
Fecha	Localidades visitadas	Vegetación	Coordenadas
18-28 de noviembre de 2013	Rancho San Benito, Temax, Yucatán, México.	Bosque tropical caducifolio	+21.27, -88.85
	Ejido de Cenotillo, Cenotillo, Yucatán, México.	Bosque tropical caducifolio	+20.89, -88.61
26 de abril-6 de mayo de 2014	Rio Las Iglesias, Santiago Ixcuintla, Nayarit, México.	Bosque tropical caducifolio	+21.70, -104.98
	ANP Marismas Nacionales, Tecuala, Nayarit, México	Manglar	+22.51, -105.63
21-31 de septiembre de 2014	Reserva Ecológica Nuestra el Mineral de Nuestra Señora de la Candelaria, Cosalá, Sinaloa, México.	Bosque tropical caducifolio	+24.46, -106.62
	Playa Ceuta, Elota, Sinaloa, México.	Manglar	+23.91, -106.96

### Trabajo de laboratorio

Se utilizaron 31 muestras de tejidos de individuos de *V. pallens* de 10 localidades a lo largo de la distribución de la especie (Fig. 2, Tabla 1). Las muestras se obtuvieron de las muestras colectadas en campo (n=21) y de dos colecciones zoológicas: Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, UNAM, México (n= 8) y del Natural History Museum University of Kansas, Kansas, EUA (n= 2), así como dos secuencias de ND2 de *V. pallens* depositadas en *GenBank* (ver Apéndice 2). La información de las localidades de colecta y de los ejemplares se presenta en el Apéndice 1.

Con el objetivo de agrupar las muestras de tejidos en los análisis moleculares, se determinó el estatus subespecífico de cada muestra a partir de la distribución de las subespecies reconocidas por Brewer y Orenstein (2010). Las subespecies analizadas corresponden a: *V. p. semiflavus*, *V. p. paluster* y *V. p. ochraceus*. Quedaron fuera de los análisis moleculares las subespecies: *V. p. salvini*, *V. p. pallens*, *V. p. nicoyensis*, *V. p. wetmorei*, *V. p. angulensis*, *V. p. browning*, y *V. p. approximans*.

Para conformar el grupo externo, se incluyeron 12 secuencias de ND2 para *V. griseus* (n=3), *V. crassirostris* (n=1), *V. bairdi* (n=2), *V. nanus* (n=1), *V. brevipennis* (n=1), *V. atricapilla* (n=1), *V. latimeri* (n=1), *V. osburni* (n=1) y *V. modestus* (n=1), debido a que las hipótesis filogenéticas generadas por Hamilton (1958, 1962) y Slager *et al.* (2014), las sitúan como las especies más cercanamente relacionadas con *V. pallens*. Las secuencias utilizadas como grupo externo se encuentran depositadas en Genbank, los números de acceso y procedencia geográfica de estas muestras se localizan en el Apéndice 2.



**Figura 2.** Mapa de las zonas de estudio indicando las localidades de colecta de tejidos de *V. pallens*, en triángulos rojos se muestra las localidades de colecta de tejidos definidas para el análisis (ver Tabla 1), en los círculos verdes se muestran las localidades de colecta de las pieles analizadas.

La extracción del DNA genómico se realizó utilizando un kit de extracción DNeasy Tissue Kit (Quiagen, Valencia, CA), siguiendo el protocolo establecido por el fabricante. Se amplificaron dos regiones mitocondriales: NADH deshidrogenasa subunidad 2 (ND2) y Citocromo b (Cytb) mediante la Reacción de Cadena de Polimerasa (PCR) utilizando los *primers* L5215-H6313 para el gen ND2 (Moyle *et al.* 2012), y L14996-H15646 para el gen Cytb (Cadena *et al.* 2007). Ambos genes completos suman 2185 pares de bases (pb).

**Tabla 1.** Localidades de colecta de *V. pallens* y poblaciones definidas para el estudio. Número de muestras por población (n) y número de muestras por localidad (N).

Población/clave (n)	País	Estado	Localidad (N)	Coordenadas
Península de Yucatán (25)	México	Yucatán	Reserva de la Biósfera Ría Lagartos (3)	+21.46 -87.66
			Acanceh (2)	+20.74-89.39
			San Benito (4)	+21.27 -88.85
			Kinchil (10)	+20.88 -90.02
			Reserva Estatal Dzilam de Bravo (2)	+21.18 -88.88
			Sabanas de Tzekel (2)	+21.18 -89.81
Noroeste de México (3)	México	Nayarit Sinaloa	Marismas Nacionales (2)	+22.51 -105.63
			Ceuta (1)	+23.91 -106.96
Suroeste de México y Noroeste de El Salvador (2)	El Salvador	La Paz	Animas Abajo (2)	+13.33 -88.85

La amplificación de ND2 y Cytb se realizó mediante el protocolo estandarizado “Touch Down”, que consta de 5 ciclos de desnaturalización de 94°C por 5 min, un ciclo de desnaturalización de 95°C por 30 seg y alineamiento 57°C por 30 seg; seguidos de 5 ciclos de desnaturalización 95°C por 30 seg, alineamiento 55°C por 30 seg y extensión de oligonucleótidos de 72°C por 1 min; continuando de 15 ciclos de desnaturalización de 95°C por 30 segundo, alineamiento 51°C por 30 segundo y extensión 72°C por 1 min; acompañado de 20 ciclos de desnaturalización de 95°C por 30 seg, alineamiento 48°C por 30 segundos y de extensión de oligonucleótidos 72°C por 1 min, por último una extensión final de 72°C por 7 min. Ambos genes se amplificaron utilizando un termociclador Gene Amp PCR System 9700 (Applied Biosystems).

Los productos amplificados fueron visualizados en geles de agarosa al 1% con bromuro de etidio para determinar que el tamaño amplificado correspondiera con el fragmento esperado y determinar la presencia de una banda correspondiente al producto amplificado. En todas las amplificaciones se usaron controles negativos con agua para descartar la ocurrencia de contaminación por DNA. Los productos del PCR fueron enviadas al High-Throughput Genomics Unit (University of Washington, Seattle, WA) para su purificación y secuenciación.

Una vez que se obtuvieron las muestras de DNA se editaron manualmente y alinearon empleando el método de alineación múltiple utilizando la transformación de Fourier (MAFFT por sus siglas en inglés), efectuado dentro del software Geneious 7 (Kearse *et al.* 2012), tomando como referencia dos secuencias de ND2 de *V. pallens* y una secuencia de Cytb de *V. latimeri* disponibles en GenBank (Apéndice 2).

## **Análisis filogenéticos**

Se construyó una matriz a partir de los genes mitocondriales ND2 y Cytb para 33 individuos de *V. pallens* en el software Mesquite 3.03 (Maddison y Maddison 2015) para sus posteriores análisis. Se incluyeron secuencias de ND2 disponibles en GenBank de dos individuos de *V. pallens* y 12 muestras del grupo externo (Apéndice 2), la región correspondiente a Cytb de las secuencias obtenidas en GenBank se codificaron como datos ausentes en la matriz.

Se empleó el software PartitionFinder v1.1.1 (Lanfear *et al.*, 2012) para calcular el esquema de partición que se ajusta mejor a los datos, así como para calcular los modelos de sustitución molecular. La selección de los esquemas de partición y de los modelos de sustitución se realizaron empleando el criterio de información de Akaike (AIC) (Lanfear *et al.* 2014, Brush *et al.* 2015).

Una vez que los esquemas de partición y los modelos de sustitución molecular fueron calculados, se empleó el software MrBayes 3.2.0 (Ronquist *et al.* 2012) para realizar una aproximación bayesiana a la filogenia (IB). Se utilizaron dos corridas paralelas y cuatro cadenas de Markov Monte Carlo metrópolis (MCMC), una fría y tres calientes, durante 10 millones de generaciones, muestreando cada 1000 generaciones. Posteriormente se utilizó el software TRACER 1.5 (Rambaut and Drummond 2009) para comprobar que las cadenas llegaran a una fase estacionaria (o de convergencia) y determinar el porcentaje de árboles que se eliminarán del análisis como “burnin”, el resto se utilizó para calcular las probabilidades posteriores. Finalmente, el filograma obtenido fue visualizado en el software FigTree v1.4.2 (Rambaut 2012).

## **Análisis de diversidad y estructura génica**

Los análisis de genética de poblaciones se realizaron con la matriz utilizada en los análisis filogenéticos empleando el software DNAsp v5 (Librado y Rozas 2009). Para estimar la diversidad y estructura génica, se establecieron previamente los filogrupos identificados en la filogenia mitocondrial, para posteriormente calcular el número de haplotipos ( $H$ ), el cual muestra el número de haplotipos analizados, el número de sitios segregantes ( $S$ ), que estima la variación genética a nivel nucleotídico, el índice de diversidad haplotípica ( $Hd$ ) que mide las frecuencias entre los individuos, y el índice de diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), el cual varía entre 0 para ninguna divergencia a más del 10% de las divergencias muy profundas (Grant y Bowen 1998, Page y Holmes 1998, Piñero *et al.* 2008, Lemey *et al.* 2009). Estas pruebas fueron calculadas para cada grupo y la muestra total analizada.

Adicionalmente se calculó la prueba de neutralidad de Fu ( $F_s$ ) para identificar fluctuaciones demográficas bajo una hipótesis de crecimiento y declive poblacional, esta prueba se caracteriza por presentar valores negativos cuando hay un exceso de mutaciones recientes y si son positivos indican una historia poblacional estable (Fu 1997). También se estimó la  $D$  de Tajima ( $D$ ), con el objetivo de evaluar posibles crecimientos poblacionales, esto puede ser

asumido cuando los valores estimados resultan negativos y significativos (Tajima 1989, Haring *et al.* 2007). La significancia entre la  $F_S$  y  $D$  se evaluaron mediante el algoritmo de coalescencia con mil réplicas.

También se calculó (1) el índice de fijación de Wright ( $F_{ST}$ ), con el objetivo de conocer el grado de diferenciación genética entre los grupos (Page y Holmes 1998, Aguirre-Plater 2007), este índice se presenta con valores bajos cuando existe un alto nivel de flujo de genes, y (2) el número promedio de individuos migrantes intercambiados por generación entre haplotipos ( $Nm$ ) para evaluar la magnitud relativa de flujo génico entre las poblaciones. Este estadístico presenta valores altos y significativos cuando el flujo de genes entre poblaciones ha ocurrido regularmente (Page y Holmes 1998, Piñero *et al.* 2008, Lemey *et al.* 2009). Adicionalmente se calculó la media de las distancias genéticas ( $D_{XY}$ ) de la matriz concatenada partir de los genes mitocondriales ND2 y Cytb, con la finalidad de conocer el grado de diferenciación genética entre las poblaciones examinadas.

Se obtuvieron las curvas de distribución del número de diferencias entre cada par de haplotipos (distribución mismatch) con el objetivo de explorar posibles fluctuaciones demográficas históricas (expansiones poblacionales vs tamaño poblacional constante, Tajima 1989, Burbrink y Castoe 2009) para cada filogrupo y la totalidad de la muestra, y su significancia fue evaluada a través de dos pruebas: índice raggedness de Harpending ( $r$ ) para cuantificar la tendencia a formar distribuciones unimodales típicos de las poblaciones en expansión, un valor bajo indica que la población se encuentra en expansión, mientras que un valor alto indica un modelo de población estacionaria (Harpending 1994, Ramos-Onsins y Rozas 2002, Haring *et al.* 2007) y la prueba  $R_2$  (Ramos-Onsins y Rozas 2002), la cual es una prueba adecuada para tamaños de muestra pequeños. La significancia en estas pruebas se evaluó mediante simulaciones de coalescencia con mil réplicas en DNAsp v5 (Librado y Rozas 2009).

A su vez, se construyó una red de haplotipos para la matriz concatenada de los genes ND2 y Cytb utilizando el software PopART v1.7 (<http://popart.otago.ac.nz>). Esta red fue estimada considerando los agrupamientos genéticos obtenidos en la filogenia mitocondrial, empleando el algoritmo Median-Joining. Después la red de haplotipos fue editada en el software Inkscape v0.91 (Vindas-Monestel 2012).

## Obtención de datos morfométricos

Se midieron pieles de *V. pallens* alojadas en la colección ornitológica del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias (n=25) y la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología (n=9), UNAM. Las muestras representan 17 localidades a lo largo de la distribución de la especie en México (Fig. 2, Tabla 2). La información de las localidades de colecta y de los ejemplares se presenta en el Apéndice 3. Las subespecies evaluadas en los análisis morfométricos corresponden a *V. p. semiflavus* (n=28), *V. p. salvini* (n=2) y *V. p. paluster* (n=4), de acuerdo a Brewer y Orenstein (2010). Con el objetivo de evitar la variación morfológica debida al sexo, únicamente se evaluaron machos, debido a que sólo se cuentan con ejemplares de este sexo para *V. p. paluster* en las colecciones consultadas. Permanecieron fuera del análisis las subespecies *V. p. ochraceus*, *V. p. pallens*, *V. p. nicoyensis*, *V. p. wetmorei*, *V. p. angulensis*, *V. p. browning* y *V. p. approximans*. Las muestras de pieles evaluadas en los análisis morfométricos se agruparon de acuerdo a los grupos obtenidos en los análisis filogenéticos (grupo Caribe y Pacífico).

Se midieron 6 caracteres merísticos: longitud del pico al nostrilo, profundidad del pico a la altura del nostrilo, ancho del pico al nostrilo, longitud de la cuerda alar, longitud del tarso y longitud de la cola. La elección de los caracteres antes mencionados se realizó debido a que (1) son algunos de los caracteres que se usan con mayor frecuencia en estudios de aves y (2) poseen una potencial importancia funcional: longitud del pico al nostrilo, profundidad del pico al nostrilo y ancho pico para la manipulación de alimentos, cuerda alar y longitud de la cola para el vuelo, y longitud del tarso para la locomoción en el follaje (Aldrich y James 1991). La toma de medidas se realizó siguiendo los criterios de Baldwin *et al.* (1931) y Winker (1998), en las cuales se establece la manera correcta de analizar y medir los ejemplares, los errores más comunes en cuanto a la elección de caracteres y las herramientas necesarias para llevar a cabo el procedimiento. Todas las medidas se realizaron con un vernier digital Mitutoyo Digimatic Absolute de 0.01 mm de precisión.

Con el objetivo de estandarizar el error en la medición de los caracteres, se seleccionó una muestra de 10 ejemplares de la especie estudiada y se realizó una toma de medidas morfométricas por sesión, por tres sesiones consecutivas. Se evaluó la correlación entre cada carácter analizado mediante una prueba de correlación de Pearson (Fowler y Cohen 1995), para determinar la similitud entre cada carácter. Se consideró que la toma de las medidas era aceptable cuando estas presentaron una correlación mayor a 0.8, de ser menor a este valor, se efectuó un nuevo ensayo hasta obtener el valor aceptable.

Los caracteres merísticos fueron sometidos a un análisis de correlación de Producto-Momento de Pearson con el objetivo de evaluar la magnitud de la redundancia entre estas variables (Zink y Remsen 1986, Fowler y Cohen 1995), con la ayuda del programa Statistica v7 (Hilbe 2012). De presentarse un índice alto (Zink y Remsen 1986 señalan el 100%) en alguna de las variables, esta deberá ser eliminada del análisis.



**Tabla 2.** Localidades de colecta de *V. pallens* y poblaciones definidas para el estudio. Número de muestras por población (n) y número de muestras por localidad (N).

Población/clave (n)	País	Estado	Localidad (N)	Coordenadas	
Península de Yucatán (30)	México	Campeche	Rancho Viejo Tachich (1)	+20.10 -90.45	
		Yucatán	Progreso, Los Manantiales (1)	+21.23 -89.65	
			Reserva de la Biosfera Ría Lagartos (5)	+21.51 -87.67	
			Rancho San Salvador (1)	+21.50 -88.02	
			Sabanas de Tzekel (2)	+21.18 -89.81	
			Dzilam de bravo (3)	+21.46 -88.56	
			Acanceh (1)	+20.74 -89.39	
			Rancho San Benito (3)	+21.27 -88.87	
			Kinchil (7)	+20.88 -90.09	
			Quintana Roo	Reserva de la Biosfera Sian Kaan (4)	+21.52 -89.70
				Río Hondo (1)	+17.9 -88.85
				Cenote Tzot-cenot (1)	+20.46 -87.26
		Noroeste de México (4)	México	Nayarit	Mexicatitlán (1)
Sinaloa	Marismas Nacionales (2)			+22.51 -105.63	
	Ceuta (1)			+23.91 -106.96	

### Análisis de datos morfométricos

Una vez que se obtuvieron las mediciones de los caracteres analizados, se compilaron en una tabla del programa Excel ver.14.0.7 (Microsoft Corporation 2010), la cual se exportó al programa STATISTICA v7 (Hilbe 2012) para los análisis posteriores.

Para averiguar la variación morfométrica de los caracteres analizados, así como el grado de información aportada por cada variable, se realizó un análisis de componentes principales (PCA), para definir los componentes que resumen la mayor cantidad de la información. Por lo anterior, se realizó una matriz de correlación de componentes y se visualizaron en una gráfica de sedimentación (Rencher 2002).

Posteriormente se realizó un análisis de funciones discriminantes, una técnica adecuada para reconocer patrones o conglomeraciones entre dos o más grupos de acuerdo a la contribución relativa de sus variables (Peña 2002, Rencher 2002). Esta técnica se empleó con la intención de averiguar si las subespecies analizadas en este trabajo se agrupan de acuerdo a la clasificación subespecífica reconocida por Brewer y Orenstein (2010).

Adicionalmente, se realizaron diagramas de caja múltiple para cada uno de los caracteres morfométricos analizados, con la intención de conocer las tendencias generales de variación entre las subespecies de *V. pallens*.

## RESULTADOS

### Filogenia

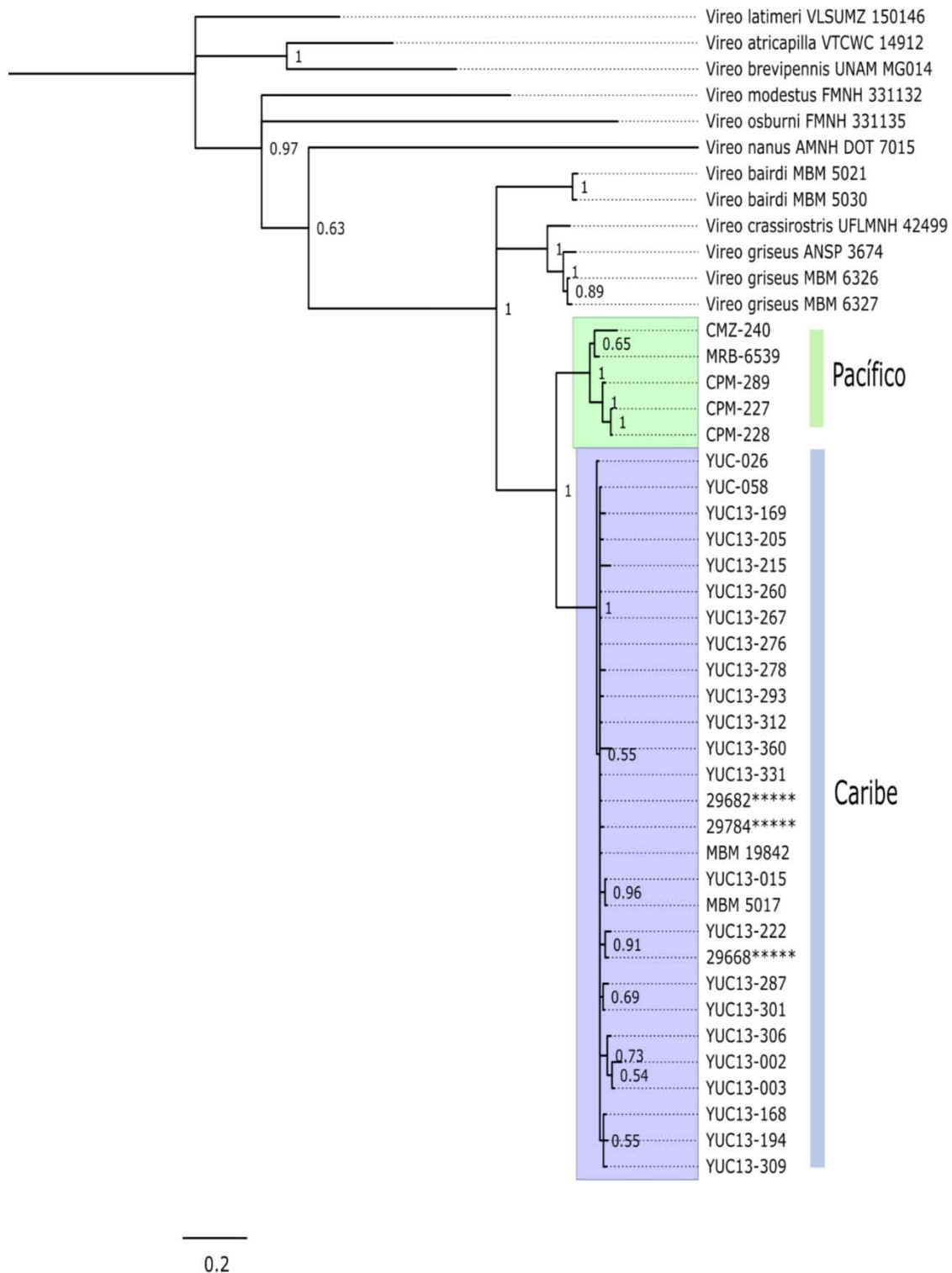
Se procesaron 31 muestras de tejidos de tres poblaciones de *V. pallens* (Figura 2), de las cuales se generaron un total de 62 secuencias, 31 de ND2 (con 645-1041 pares de bases (pb)) y 31 Cytb (652-710 pb), ambas regiones suman aproximadamente 2185 pb por muestra. Las secuencias obtenidas fueron congruentes y fácilmente alineadas con secuencias previamente publicadas en GenBank a veces pones GenBank de *V. pallens* y *V. latimeri*. Las secuencias de ND2, Cytb y dos secuencias adicionales de ND2 de *V. pallens* disponibles en *GenBank* (Apéndice 2) se concatenaron en una matriz particionada. Los datos para ambos genes se ajustan a los modelos mutacionales HKY+I, F81+I y HKY+G. El resumen de las características por marcador molecular utilizadas en este análisis se especifica en la Tabla 3.

**Tabla 3.** Modelos de Evolución obtenidos para cada gen en PartitionFinder v1.1.1 (Lanfear *et al.* 2012).

Gen	Modelo evolutivo	nst	Tasa de evolución
ND2	HKY+I	2	Propinv
	F81+I	1	Propinv
	HKY+G	2	Gamma
Cytb	HKY+I	2	Propinv
	F81+I	1	Propinv
	HKY+G	2	Gamma

Las relaciones filogenéticas de *V. pallens* estimadas por Inferencia Bayesiana presentaron en general un buen soporte en las ramas de los grupos recuperados, con una probabilidad posterior de 0.99. La topología del cladograma obtenido, agrupó a *V. griseus*, *V. crassirostris* y *V. bairdi* como especies hermanas de *V. pallens* con un alto valor de probabilidad posterior ( $\geq 0.99$ ), sin embargo, esta correspondencia es recuperada en politomía (Fig. 3), dicha relación resulta congruente con lo presentado por Slager *et al.* (2014).

El cladograma recuperado muestra que *V. pallens* es un grupo monofilético respecto a las demás especies de *Vireo* incluidas. Se identificaron dos filogrupos principales, con una probabilidad de soporte  $\geq 0.99$ : el primero incluye a la población del norte de la Península de Yucatán, denominadas en este trabajo “grupo Caribe”, y el segundo incluye a las poblaciones del noroeste de México y El Salvador, denominado “grupo Pacífico”. Ambos grupos presentan una estructura genética bien soportada (Fig. 3).



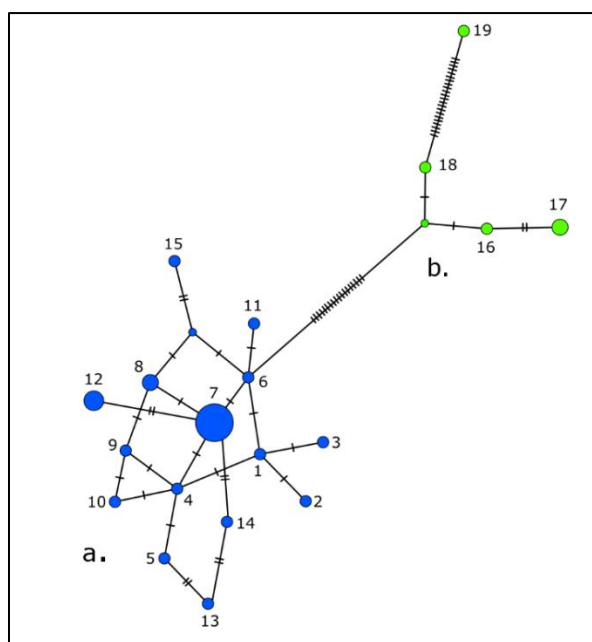
**Figura 3.** Hipótesis de relaciones filogenéticas entre las poblaciones de *V. pallens* y de otras especies del género. El árbol fue obtenido mediante inferencia Bayesiana (IB). Se indican las probabilidades de IB. Se ha resaltado en recuadros los linajes de la zona las dos zonas geográficas: Caribe (Azul) y Costa del Pacífico (Verde).

## Red de haplotipos

Se encontró un total de 19 haplotipos con base en la matriz particionada, 45.4% fueron únicos. El número de haplotipos presentes para ambas poblaciones es  $H=19$ , el grupo Caribe presentó un total de 15 haplotipos, mientras el grupo Pacífico contiene 4 haplotipos, un número bajo que está determinado probablemente por el pequeño tamaño de muestras utilizada en el presente estudio. No se encontraron haplotipos compartidos entre las poblaciones.

En la red de haplotipos obtenida, se observan dos grupos que corresponden con los grupos recuperados en los análisis filogenéticos, ambas poblaciones presentan haplotipos exclusivos (Fig. 4). El grupo Caribe presentó un total de 18 pasos mutacionales respecto al grupo Pacífico y exhibe una reticulación haplotípica en su población, un atributo propio de secuencias genéticamente muy similares (Fig. 4).

El grupo Pacífico presentó dos subgrupos: los haplotipos 16 y 17 constituidos por la población del noroeste de México (Sinaloa ( $n=1$ ) y Nayarit ( $n=2$ ) respectivamente) con una diferencia de dos pasos mutacionales, y los haplotipos 18 y 19, compuestos por la población de Ánimas Abajo, El Salvador, con una diferencia de 22 pasos mutacionales (Fig. 4). Esta diferencia puede ser atribuida a: (1) una deficiente amplificación, purificación o secuenciación de DNA, o (2) una falta de muestreo, que no logra representar toda la diversidad genética entre sus poblaciones. Por lo anterior, la nomenclatura de los grupos permaneció igual que la presentada en los análisis filogenéticos (Fig. 4).



**Figura 4.** Red de haplotipos obtenida con PopART v1.7 (<http://popart.otago.ac.nz>), las líneas perpendiculares en las líneas indican el número de pasos mutacionales entre filogrupos. **a.** Grupo del Caribe y **b.** Grupo del Pacífico.

## Diversidad y estructura genética

Se definieron dos grupos poblacionales con base en los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos y la red de haplotipos: clado Caribe, constituido con las muestras de la Península de Yucatán y el clado Pacífico, formado por las muestras de Sinaloa, Nayarit y el oeste del Salvador. Los resultados se sintetizan en la Tabla 4, donde se señalan los números de muestras utilizadas, el número de haplotipos, la diversidad haplotípica, la diversidad nucleotídica, número de sitios segregantes,  $D$  de Tajima y  $F_S$  de Fu.

El valor de diversidad haplotípica del total de la muestra analizada es  $Hd= 0.896$ . En cuanto a la diversidad haplotípica de los grupos, el grupo Pacífico fue el más diverso ( $Hd= 0.947$ ) y el grupo Caribe el menos diverso ( $Hd= 0.691$ ). La diversidad nucleotídica para todas las muestras analizadas de *V. pallens* resultó relativamente baja ( $\pi= 0.00908$ ). En cuanto a la diversidad nucleotídica dentro de los grupos, el clado Pacífico presentó el valor más alto ( $\pi=0.01030$ ) y el clado Caribe el más bajo ( $\pi=0.00239$ ). Se presentó un total de 54 sitios segregantes para el conjunto de las muestras analizadas, siendo el grupo Pacífico el más alto ( $S= 39$ ) y el grupo Caribe el más bajo ( $S=12$ ).

Las pruebas estadísticas de demografía histórica ( $D$  de Tajima y  $F_S$  de Fu), no muestran un buen ajuste al modelo ( $p>0.23$ ). La totalidad de la muestra, así como el clado Caribe y Pacífico sugieren que sus poblaciones han permanecido estables (Tabla 4), sin embargo, debido al pequeño tamaño de muestra del grupo Pacífico ( $n=5$ ), los resultados de este deben ser interpretados con reserva, ya que los análisis demográficos robustos precisan de un tamaño de muestra más amplia.

Las curvas de distribución *mismatch* indicaron una estabilidad poblacional para la muestra total, una hipótesis apoyada por los parámetros poblacionales calculados para la  $D$  de Tajima y la  $F_S$  de Fu (Figura 5a y b, Tabla 4 y 5, Ray *et al.*, 2003), se observa una distribución multimodal, un atributo propio de poblaciones mezcladas (Figura 5c, Tabla 5, Rogers y Harpending 1994). El grupo Caribe muestra una población en equilibrio con una distribución bimodal (Zink y Blackwell-Rago 2000, Hernández-Baños *et al.* 2007). Respecto a la distribución *mismatch* para el grupo Pacífico, se muestra una distribución multimodal que puede sugerir tamaños poblacionales constantes, mezcla de poblaciones que probablemente se encuentren en alopatria o cuellos de botella, no obstante, puede ser el resultado del reducido número de muestras que no proporciona una certidumbre estadística (Figura 5b, Tabla 5, Rogers y Harpending 1994). El índice de *raggedness*  $R_2$ , no son significativos para las pruebas, por lo que se descartó la hipótesis de una población en expansión para la totalidad de la muestra y el clado Caribe (Figura 5a, b y c, Tabla 5, Harpending 1994, Ramos-Onsins y Rozas 2002, Haring *et al.* 2007).

Los resultados del índice de fijación de Wright muestran una clara diferencia entre los grupos Caribe y Pacífico, con un valor cercano a la unidad ( $F_{ST}=0.73397$ ) (Tabla 4, Page y Holmes

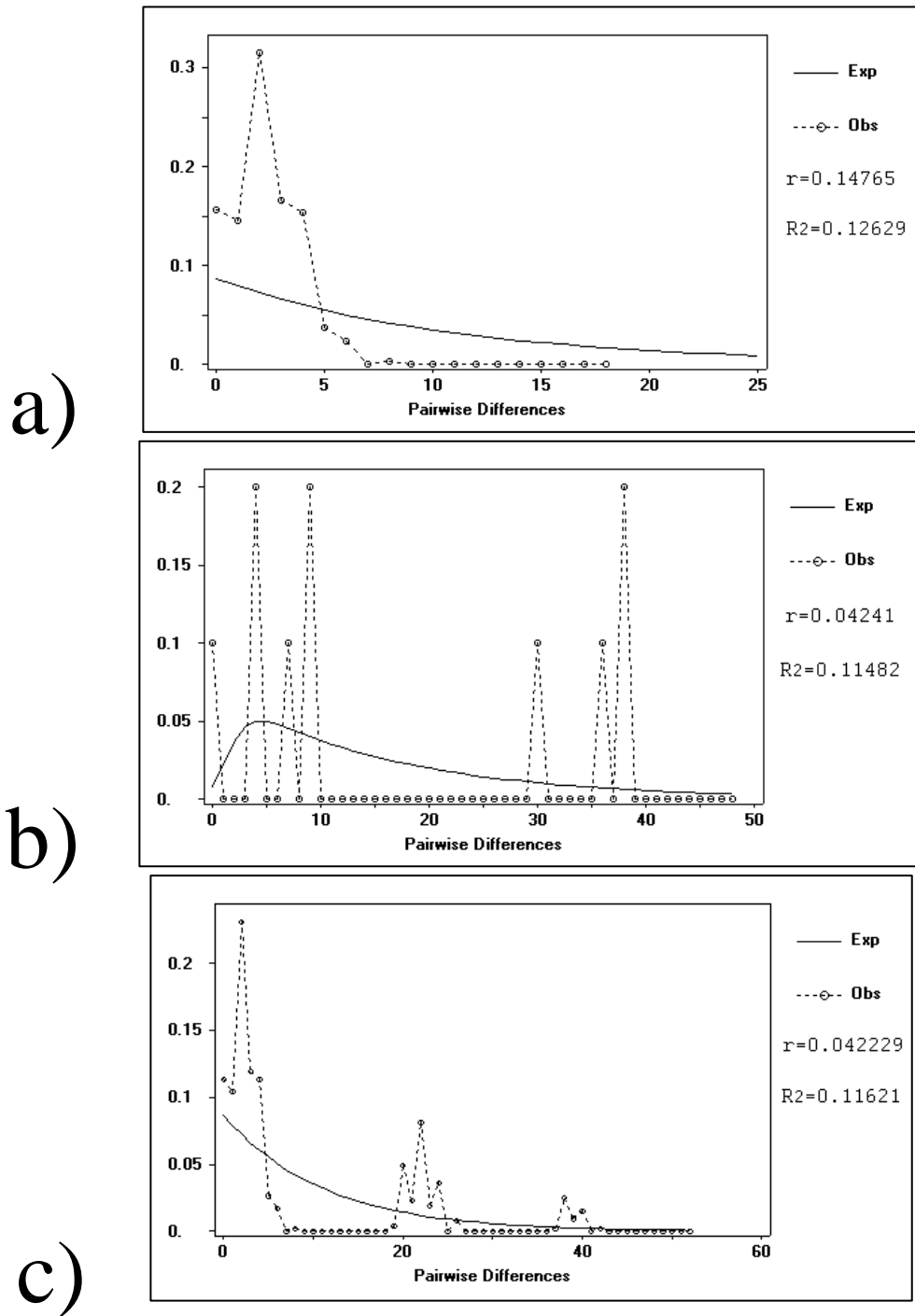
1998). Por otra parte, el flujo de genes entre las poblaciones es bajo, tomando en cuenta que el número de migrantes por generación es escaso ( $Nm=0.16$ ) (Tabla 4, Takahata 1993).

**Tabla 4.** Valores obtenidos del análisis, se muestran el número de muestras, número de haplotipos, diversidad haplotípica, diversidad nucleotídica, sitios segregantes, prueba de neutralidad de Fu, D de Tajima y su interpretación, además se incluye la  $F_{ST}$  de Wright, el número de migrantes por generación ( $Nm$ ) y media de las distancias genéticas  $D_{XY}$  para los grupos de *V. pallens*. Los resultados se obtuvieron en DNAsp v5.0 (Librado y Rozas 2009).

Grupo	N	Número de haplotipos ( $H$ )	Diversidad haplotípica ( $Hd$ )	Diversidad nucleotídica ( $\pi$ )	Sitios segregantes ( $S$ )	Neutralidad de Fu ( $F_s$ )	D de Tajima ( $D$ )
Caribe	28	15	0.69123	0.00239	12	0.09625 p=0.51	-0.06830 p=0.55
Pacífico	5	4	0.94740	0.01030	39	1.07849 p=0.23	-0.06102 p=0.56
TOTAL	33	19	0.89607	0.00908	54	-0.12145 p=0.55	-0.07574 p=0.56
		<b><math>F_{ST}= 0.73397</math></b>		<b><math>Nm= 0.16</math></b>		<b><math>D_{XY}= 0.02696</math></b>	

**Tabla 5.** Valores obtenidos de los análisis, se indican el número de muestras, índices raggedness de Harpending ( $r$ ) y la prueba  $R_2$  (Ramos-Onsins y Rozas 2002) y su interpretación para los grupos de *V. pallens*. Los resultados se obtuvieron en DNAsp v5.0 (Librado y Rozas 2009).

Grupo	N	Raggedness Harpending ( $r$ )	Ramos-Onsins y Rozas ( $R_2$ )
Caribe	28	0.14765 p=0.25	0.12629 p=0.12
Pacífico	5	0.04241 p=0.73	0.11482 p=0.23
TOTAL	33	0.04229 p=0.72	0.11621 p=0.22



**Figura 5.** Gráficas de las distribuciones *mismatch* para los grupos de *V. pallens*, a) Caribe, b) Pacífico y, c) Todas las poblaciones. Todas las gráficas presentan una estabilidad poblacional.



## Morfometría

Se examinaron 34 pieles de tres poblaciones de *V. pallens* (Figura 2), se obtuvieron un total de 204 medidas a partir de los caracteres morfométricos seleccionados.

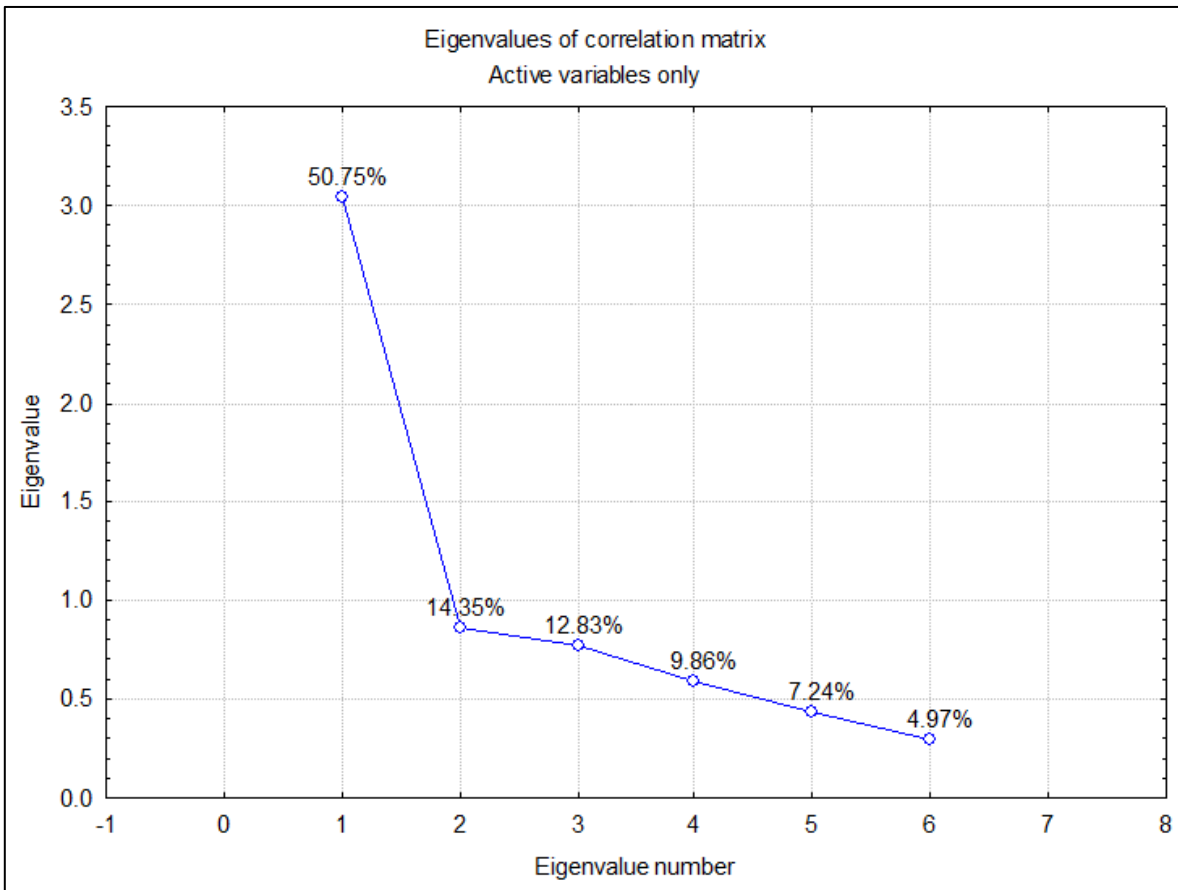
### Análisis de componentes principales

El análisis de correlación múltiple no encontró un coeficiente de correlación alto entre los caracteres analizados, mostrando que no existen variables redundantes (Zink y Remser 1986), obteniendo valores por debajo de 54%, por lo que se utilizaron los seis caracteres seleccionados.

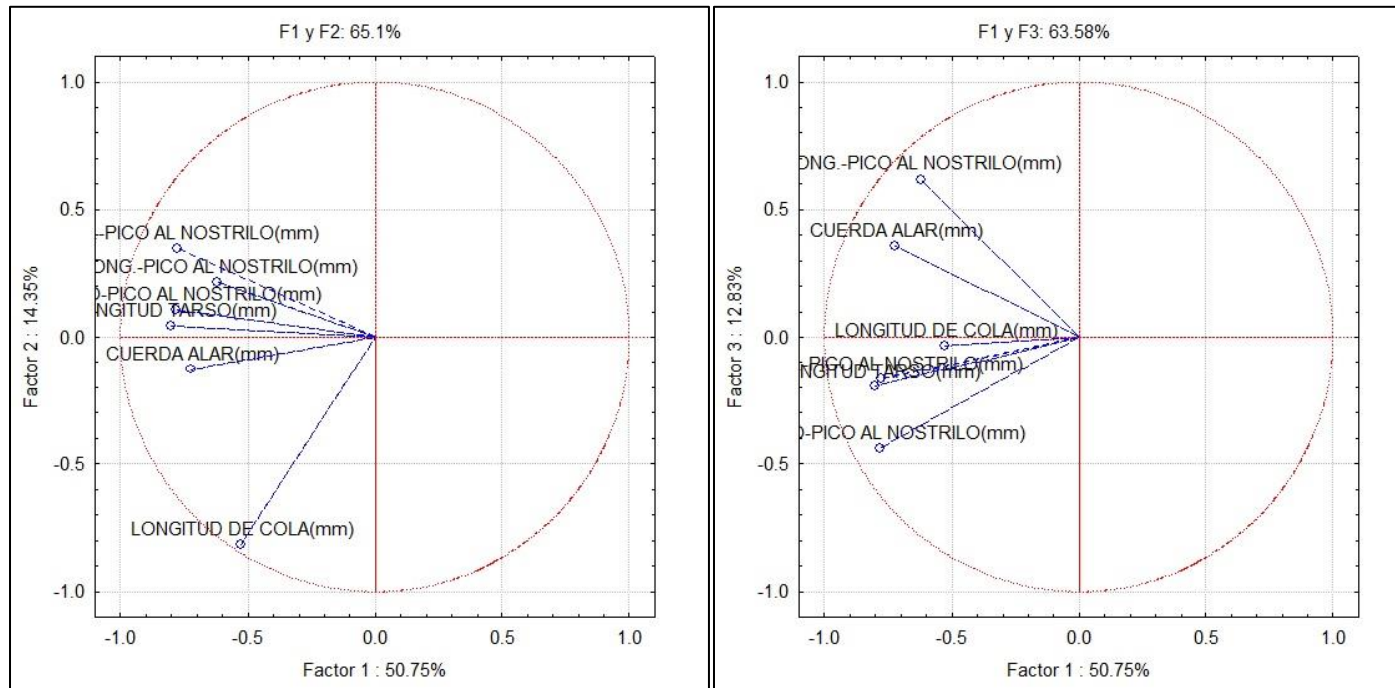
La matriz de correlación de los componentes muestra que los Eigenvalores 1, 2 y 3, aportaron el 77.9% de la información sobre la variación de los caracteres evaluados en el presente estudio (Tabla 6, Figura 6). La longitud del tarso fue el carácter que aportó más información para el Factor 1, para el Factor 2 es la longitud de la cola, y para el Factor 3 la longitud del pico al nostrilo (Figura 7, Tabla 7).

**Tabla 6.** Correlación de variables de los componentes, porcentaje de varianza y su porcentaje acumulativo.

	<b>Eigenvalues</b>	<b>% Total variance</b>	<b>Cumulative eigenvalue</b>	<b>%Cumulative</b>
1	3.045181	50.75302	3.045181	50.7530
2	0.861204	14.35340	3.906385	65.1064
3	0.769759	12.82932	4.676144	77.9357
4	0.591666	9.86110	5.267810	87.7968
5	0.434235	7.23725	5.702045	94.1376
6	0.297955	4.96691	6.000000	100.0000



**Figura 6.** Gráfica de sedimentación, donde se muestran los valores propios de cada factor.



**Figura 7.** Graficas de los componentes principales de los caracteres morfométricos de *V. pallens*. La función uno se ve mayormente representada por las variables Longitud de Tarso. La función dos se ve representada por la variable Longitud de Cola y la función tres por la Longitud del pico al nostrilo.

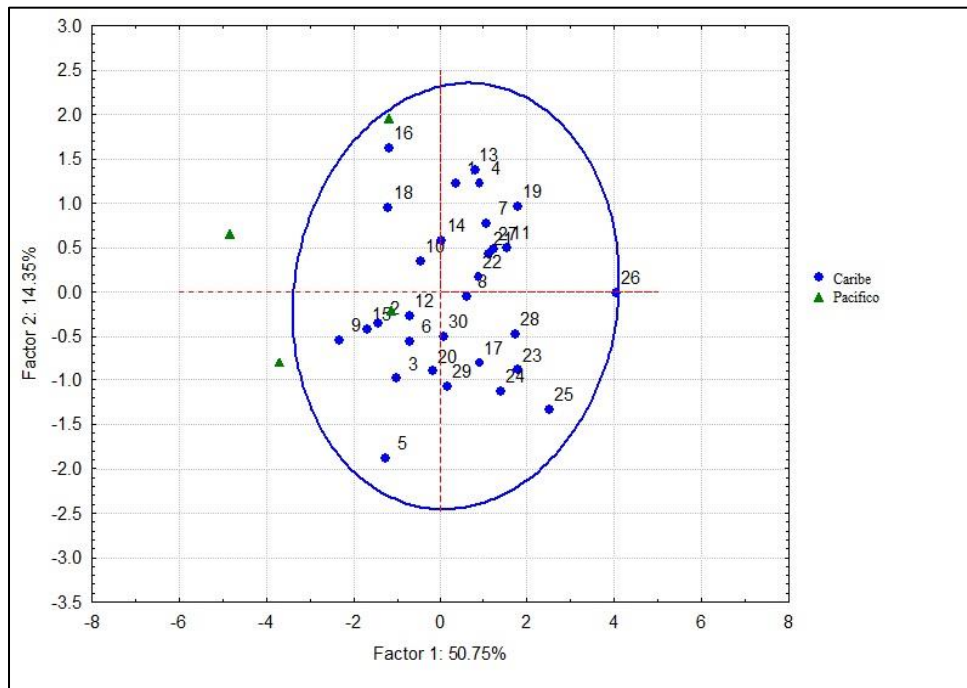
**Tabla 7.** Porcentaje de información aportado por cada variable morfométrica a los vectores del PCA.

	F1	F2	F3	F4	F5	F6
Longitud del pico al nostrilo	0.126327	0.054810	0.497784	0.289333	0.031453	0.000287
Profundidad del pico al nostrilo	0.197654	0.139288	0.035690	0.133777	0.179483	0.314108
Ancho del pico al nostrilo	0.200061	0.014018	0.250020	0.059189	0.067444	0.409268
Cuerda alar	0.172881	0.019257	0.166201	0.451238	0.038951	0.151472
Longitud del Tarso	0.210861	0.002322	0.047169	0.047169	0.619926	0.070728
Longitud de la Cola	0.092215	0.770305	0.019295	0.019295	0.062736	0.054138

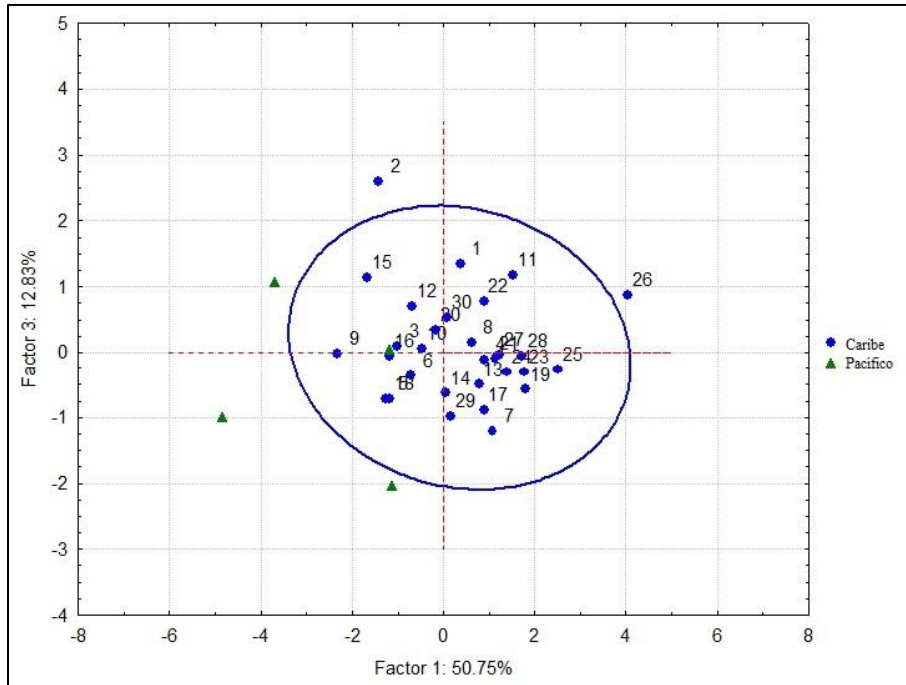
## Análisis de discriminantes

En el análisis de discriminantes entre los Factores 1 y 2, se observa que el grupo Caribe se agrupa, exhibiendo una elipse de confianza clara ( $\alpha=0.05$ ), siendo la longitud del tarso, el ancho del pico al nostrilo y la profundidad del pico al nostrilo, los caracteres que aportaron mayor información para el Factor 1, para el Factor 2, la longitud de la cola (Figura 8, Tabla 7). El grupo Pacífico no muestra una agrupación consistente, ni una elipse de confianza debido al reducido número de muestra analizado (Figura 8, Anexo 3). El análisis de discriminantes de los Factores 1 y 3, muestra tendencias similares, el carácter longitud del pico al nostrilo, el más informativo para el Factor 3 (Figura 10, Tabla 2).

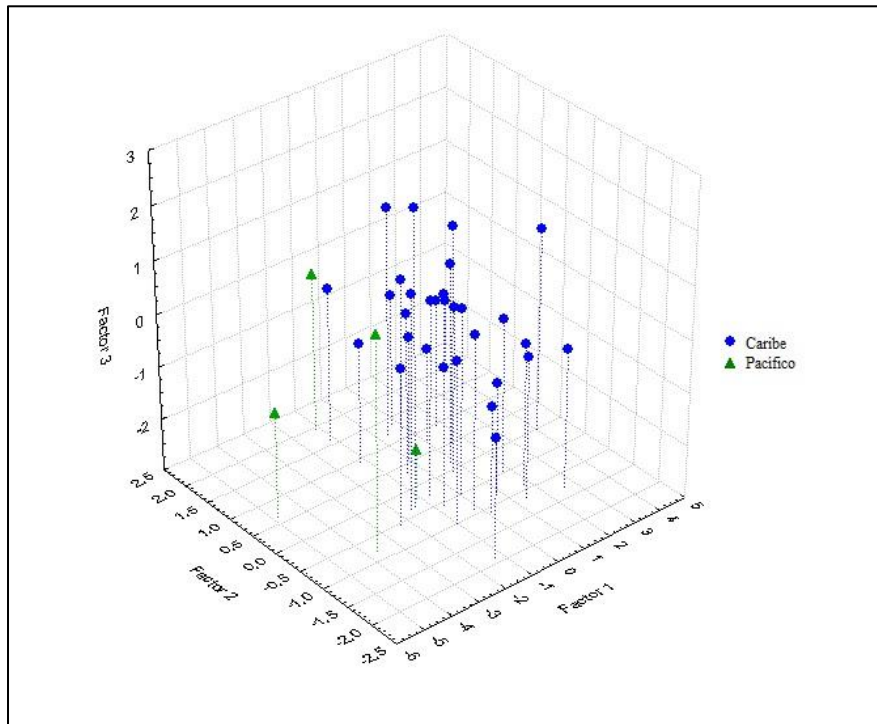
Adicionalmente, se graficaron los Factores 1, 2 y 3 con la intención de averiguar si la interacción de estos, podría definir grupos independientes. El grupo Caribe muestra una tendencia general de agrupamiento (Figura 11), sin embargo, el grupo Pacífico parece agruparse de una manera independiente (Figura 11). Estos resultados deben considerarse con cautela debido al pequeño tamaño de muestra, por lo que es necesario realizar un análisis con una muestra más amplia para obtener resultados confiables.



**Figura 9.** Análisis de discriminantes de los caracteres morfométricos de *V. pallens* del Factor 1 y 2. Agrupaciones por cada uno de los individuos analizados.



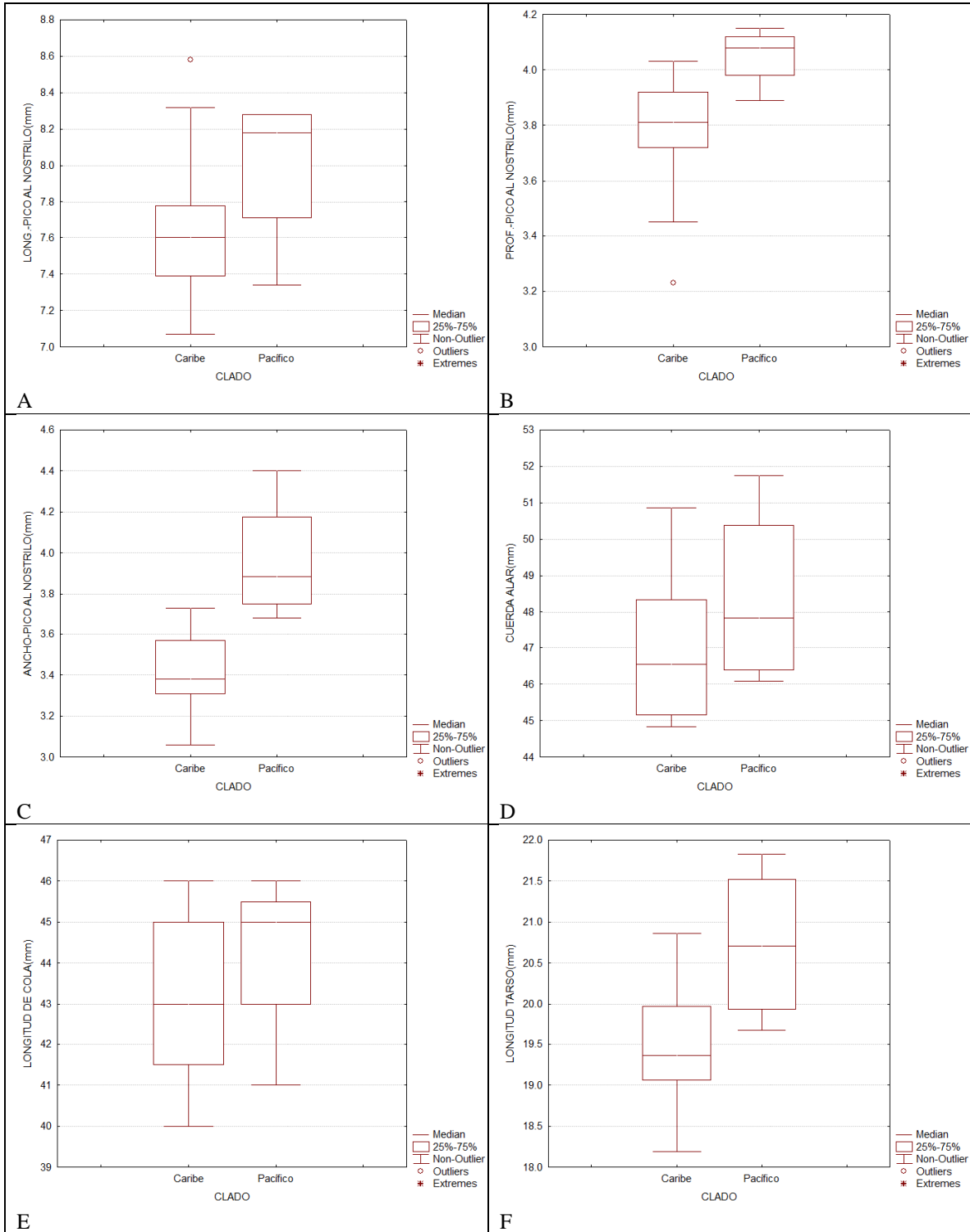
**Figura 10.** Análisis de discriminantes de los caracteres morfométricos de *V. pallens* del Factor 1 y 3. Agrupaciones por cada uno de los individuos analizados.



**Figura 11.** Análisis de discriminantes de los caracteres morfométricos de *V. pallens* de los Factor 1, 2 y 3. Agrupaciones por cada uno de los individuos analizados.

### **Tendencias generales de variación morfométrica**

En las gráficas de la Figura 12 (A, B, C, D, E y F), correspondientes a la longitud del pico al nostrilo, amplitud del pico al nostrilo, ancho del pico al nostrilo, cuerda alar, longitud del tarso y longitud de la cola, es posible observar un patrón general en las tendencias de variación entre el grupo Caribe y Pacífico, el cual muestra que este último presenta longitudes mayores en todos los caracteres analizados, respecto al grupo del Caribe. Sin embargo, es necesario extender el análisis, incluyendo tanto a las poblaciones subespecies no analizadas, como hembras para argumentar una certeza en los resultados.



**Figura 12.** Diagramas de caja múltiple donde se muestra: (A) longitud del pico al nostrilo, (B) profundidad del pico al nostrilo, (C) ancho del pico al nostrilo, (D) longitud de la cuerda alar, (E) longitud del tarso, y (F) longitud de la cola.

## DISCUSIÓN

### *Patrones filogenéticos*

La matriz concatenada de los genes mitocondriales ND2 y Cytb, mostraron una variación genética que permite sugerir patrones en la historia evolutiva de *V. pallens* y sus taxones relacionados. Estos resultados son concordantes con lo reportado en estudios previos para la familia Vireonidae (Hamilton 1958, 1962, Battey 2014, Slager *et al.* 2014, Anexo 1).

Se detectó que existe una correspondencia geográfica, en la cual la población del Pacífico está claramente diferenciada de la población del Caribe (Fig. 3). Dentro de la población del Caribe se observa una estructura filogeográfica poco profunda, en la cual se presenta una politomía lo cual puede indicar una divergencia reciente (Avice 2000) o un efecto del muestreo. La población del Pacífico muestra una subdivisión en el grupo, la cual corresponde con las regiones donde ocurren los ejemplares analizados, un subgrupo formado por dos muestras del oeste de El Salvador (CMZ-240 y MBR-6539) y otro por tres muestras de Nayarit y Sinaloa (CPM-227, CPM-228 y CPM-289) (Fig. 3).

Estos resultados son consistentes con Parkes (1990), el cual realizó una revisión del taxon basándose en los patrones de distribución, preferencia de hábitat y caracteres morfométricos. Según Parkes (1990), la variación geográfica que presenta *V. pallens* puede ser causada por el tipo de vegetación en que habita. La población del Pacífico se encuentra restringida a los manglares, mientras la población de Caribe se distribuye en todos los tipos de vegetación presentes en la Península de Yucatán (manglares, bosque tropical secos y húmedos, pastizales inundables e incluso áreas alteradas antropogénicamente, Brewer y Orestein 2010 *sensu* Durán-García y García-Contreras 2010). El aislamiento prolongado de poblaciones de aves mesoamericanas como consecuencia de preferencia o fragmentación de hábitat, se ha incluido en las explicaciones sobre la variación geográfica de éstas, que provocan una diferenciación en su fenotipo y genotipo (Sánchez-González 2002, Sánchez-González *et al.* 2007, López-López 2012, Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza, 2013, Navarro-Sigüenza *et al.* 2013, Ortiz-Ramírez 2013, García-Hernández 2015, Montaña-Rendón 2015 *et al.*, Ortiz-Ramírez *et al.*, 2015, Espinosa-Jaramillo 2016, García *et al.* 2016, Núñez-Zapata *et al.* 2016).

### *Red de haplotipos*

Se encontró una clara diferenciación entre los haplotipos mitocondriales de las poblaciones del Caribe y Pacífico (Fig. 4), esto es apoyado por el filograma (Fig. 3), el cual muestra patrones similares. Esto puede ser atribuido a un largo tiempo de aislamiento entre las poblaciones, debido a que los clados no presentan haplotipos compartidos entre sí. Los tiempos prolongados de aislamiento entre poblaciones permiten que se generen mutaciones particulares, que probablemente a causa de eventos vicariantes por la interacción de factores históricos asociados a cambios en el clima y la distribución de la vegetación en la península de Yucatán y el norte de México durante el Pleistoceno, provocaran este efecto (Woodroffe



y Grindrod 1991, Metcalfe *et al.* 2000, Sandoval-Castro *et al.* 2012, 2014). Se han observado patrones similares en varias especies de aves mesoamericanas (Sánchez-González 2002, Sánchez-González *et al.* 2007, López-López 2012, Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza, 2013, Navarro-Sigüenza *et al.* 2013, Ortiz-Ramírez 2013, García-Hernández 2015, Montaña-Rendón 2015 *et al.*, Ortiz-Ramírez *et al.*, 2015, Espinosa-Jaramillo 2016, García *et al.* 2016, Núñez-Zapata *et al.* 2016).

El grupo Caribe muestra una reticulación entre los haplotipos (Fig. 4), aunado a que la filogenia recupera una politomía (Fig 3), junto con su baja diversidad genética indican una reciente divergencia (Avice 2000). Por otra parte, el grupo Pacífico se encuentra estructurado por dos subgrupos que muestran una concordancia geográfica entre éstos y las regiones donde ocurren los ejemplares examinados: el noroeste de México (haplotipos 16 y 17) y el Salvador (haplotipos 18 y 19) conectados por un haplotipo hipotético (Fig. 4). Este patrón se suscribe a la fragmentada distribución de los manglares de la costa del Pacífico mexicano (Parkes 1990, Nettel y Dodd 2007, Rodríguez-Zúñiga *et al.* 2013, Takayama *et al.* 2013, Lo *et al.* 2014, Sandoval-Castro *et al.* 2012, 2014).

La relación entre el subgrupo formado por las muestras de El Salvador cuenta con 22 pasos mutacionales respecto a una muestra colectada en la misma localidad (Fig. 4, Apéndice 1), esto es resultado de una deficiente amplificación de DNA, por lo que se descartó la posibilidad de que este evento obedezca a una falta de muestreo que no refleje una la diversidad genética dentro del grupo; se decidió utilizar el haplotipo 19 en los análisis a pesar de la deficiente amplificación debido a que las muestras que corresponden para el haplotipo 18 y 19 constituían los únicos muestras para la población de El Salvador.

#### *Diversidad y estructura genética*

El grupo Pacífico presentó los valores más altos de diversidad haplotípica, nucleotídica y del número de sitios segregantes ( $Hd= 0.947$ ,  $\pi=0.01030$ ,  $S= 39$ ). Los valores encontrados, muestran una  $Hd$  alta y una  $\pi$  baja, lo que sugiere que la población se encuentra en un proceso de un rápido crecimiento de sus poblaciones ancestrales después de un periodo de un tamaño poblacional pequeño (Grant y Bowen 1998, Montaña-Rendón *et al.* 2015).

Por otra parte, a pesar de que el grupo Caribe contó con el mayor número de muestras examinadas, éste mostró los valores más bajos de diversidad haplotípica, nucleotídica y en el número de sitios segregantes ( $Hd= 0.691$ ,  $\pi=0.00239$ ,  $S=12$ ), lo que puede sugerir que la población se encuentra en un proceso de un rápido crecimiento de sus poblaciones ancestrales después de un periodo de un tamaño poblacional pequeño (Grant y Bowen 1998, Montaña-Rendón *et al.* 2015). Estos resultados son concordantes con el filograma y la red de haplotipos obtenida, los cuales muestran una politomía y reticulación haplotípica respectivamente, estos son atributos propios de poblaciones genéticamente muy similares.

Los análisis de la demografía histórica del grupo Caribe, no mostraron valores significativos para la  $F_S$  de Fu,  $D$  de Tajima, el índice de *raggednes* ( $r$ ) y la prueba  $R_2$ , sin embargo, mostraron una concordancia con las gráficas *mismatch*, que sugieren una estabilidad poblacional, tanto para la muestra total analizada como para los clados Caribe y Pacífico (Rogers y Harpending 1994, Zink y Blackwell-Rago 2000, Ramos-Onsins y Rozas 2002, Haring *et al.* 2007, Hernández-Baños *et al.* 2007).

El índice de fijación  $F_{ST}$  y el número de migrantes por generación  $Nm$  obtenidos, muestra una diferencia genética entre los grupos Caribe y Pacífico, lo que sugiere que ambas poblaciones presentan dinámicas poblacionales independientes y que el flujo génico entre ellas es muy bajo. Este patrón puede ser atribuido tanto al aislamiento geográfico, como a la preferencia de hábitat que presentan los grupos examinados:

- La población del Pacífico que se encuentra exclusivamente en manglares, puede haber sufrido procesos de fragmentación de este ecosistema durante el Pleistoceno (Woodroffe y Grindrod 1991, Parkes 1990, Nettel y Dodd 2007, Rodríguez-Zúñiga *et al.* 2013, Takayama *et al.* 2013, Lo *et al.* 2014, Sandoval-Castro *et al.* 2012, 2014), como resultado de fluctuaciones en el nivel del mar y las condiciones climáticas del norte de México (Metcalf *et al.* 2000). Esto es apoyado por la subdivisión observada en el filograma y la red de haplotipos, donde se exhibe una relación geográfica entre las muestras y las regiones de colecta.
- La población del Caribe muestra una amplia flexibilidad en cuanto a la elección de hábitat, pudiendo encontrarse en todos los ecosistemas presentes en la península de Yucatán. Sin embargo, debe señalarse que durante el Pleistoceno la península de Yucatán presentaba un clima muy seco, debido a las fluctuaciones en el nivel del mar (Metcalf *et al.* 2000), que pueden haber causado un aislamiento temporal de la población.

La media de las distancias genéticas ( $D_{XY}$ ) mostró una diferencia del 2.69% entre el grupo del Pacífico y Caribe. Esto se encuentra dentro del intervalo de divergencias de DNAm de la mayoría de las especies recientemente descritas, de acuerdo al trabajo de Hebert *et al.* (2004), una de divergencia del 2.7% garantiza la separación de una especie, sin embargo, un rango menor al 2.1% de divergencia mitocondrial ha sido aceptado para elevar al nivel de especies a algunas especies descritas recientemente (O'Neill *et al.* 2011, Carneiro *et al.* 2012, Seeholzer *et al.* 2012, Montaña-Rendón 2015 *et al.*, Alström *et al.* 2016).

### *Patrones morfométricos*

La variación morfométrica del taxón analizado es notable, como se demuestra en las gráficas de los diagramas de caja múltiple (Fig. 12). Es posible que esta variabilidad morfológica se encuentre influida en gran medida por la separación geográfica entre las poblaciones analizadas, de la misma manera que trabajos que reportan una variación morfológica en taxa con algún grado de aislamiento geográfico entre sus poblaciones (Parkes, 1990, Sánchez-González 2002, Sánchez-González *et al.* 2007, Navarro-Sigüenza *et al.* 2013, García-Hernández 2015, García *et al.* 2016).

La diferencia entre las medidas de los caracteres de los grupos analizados, muestran que el clado Pacífico es en términos corporales, más grande que el clado Caribe (Fig. 12). Estos resultados concuerdan con el estudio realizado por Parkes (1990), el cual demuestra que la población del Pacífico presenta un tamaño corporal mayor respecto a la población del Caribe. Los caracteres que presentaron la mayor cantidad de información fueron la longitud del tarso, longitud de la cola y la longitud del pico al nostrilo; los caracteres menos informativos fueron la cuerda alar y la profundidad y ancho del pico al nostrilo.

La longitud del tarso aportó la mayor cantidad de información al análisis de componentes principales, esto coincide con los trabajos de Rising y Somers (1989) y Freeman y Jackson, los cuales sugieren que la longitud del tarso es un carácter que permite estimar el tamaño total del cuerpo de un ave. Este resultado ha sido obtenido en otras especies Mesoamericanas *Arremon brunneinucha*, *Chlorospingus (flavopectus) ophthalmicus* y *Momotus momota* (Ibañez-Hernández 2000, Sánchez-González 2002, Sánchez-González *et al.* 2007, Navarro-Sigüenza *et al.* 2013, García-Hernández 2015).

A partir del análisis de discriminantes, se observa que el grupo Caribe se agrupa de manera clara, tanto en la gráfica de los Factores 1 y 2, los Factores 1 y 3 y los Factores 1, 2 y 3. El grupo Pacífico no muestra una agrupación consistente, resultado del bajo número de muestras examinadas, sin embargo, en la gráfica de los Factores 1, 2 y 3, parece observarse una débil agrupación en el grupo. Es necesario realizar un análisis con una mayor cantidad de muestras para el grupo Pacífico para obtener resultados confiables.

### *Variación genética vs morfológica*

Parkes (1990) señala una profunda diferencia entre las poblaciones del Vireo de manglar, separándolas en las poblaciones del Pacífico y Caribe, con base en la distribución geográfica, caracteres morfométricos y de coloración, proponiendo que estudios posteriores podrían reconocer dos especies en dichas poblaciones.

De esta manera, los límites de especie entre los clados analizados podrían definirse con base en los marcadores moleculares y la variación morfométrica que muestran una clara diferencia entre el grupo Caribe y Pacífico. El patrón en la diferenciación de linajes estrechamente

emparentados, se ha observado en una gran cantidad de especies de aves mesoamericanas, como resultado de tiempos prolongados de aislamiento que provocan una diferenciación en el fenotipo y el genotipo (Sánchez-González 2002, Sánchez-González *et al.* 2007, López-López 2012, Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza, 2013, Navarro-Sigüenza *et al.* 2013, Ortiz-Ramírez 2013, García-Hernández 2015, Montaña-Rendón 2015 *et al.*, Ortiz-Ramírez *et al.*, 2015, Espinosa-Jaramillo 2016, García *et al.* 2016, Núñez-Zapata *et al.* 2016).

### *Implicaciones taxonómicas*

Utilizando los criterios de Helbig *et al.* (2012) y Hebert *et al.* (2004), para determinar el estatus taxonómico de una especie (las especies son grupos de organismos totalmente diagnosticables, en cuanto a los estados del mismo, así como una diferencia genética acumulada como resultado de periodos de tiempo en aislamiento), se encontró evidencia molecular y morfométrica que indican que el taxon *V. pallens*, incluye dos especies que presentan una divergencia mitocondrial 2.69%:

- *Vireo semiflavus*: corporalmente más pequeño; dos morfos: plumaje amarillo intenso; distribuida en la península de Yucatán (presente en todos los tipos de vegetación de la península de Yucatán, hasta el sureste de Nicaragua a través de la costa del Caribe).
- *Vireo pallens*: corporalmente más robusto; plumaje amarillo pálido. Dos poblaciones: una distribuidas en los manglares de Sinaloa, Nayarit y Jalisco y otra en los manglares desde el sur de la costa de Oaxaca hasta el oeste de El Salvador.

Las implicaciones taxonómicas presentadas, deben considerar que las propuestas realizadas (1) sólo incluyen tres de las poblaciones conocidas del taxon y es necesario extender el análisis a aquellas no examinadas, pues podrían tener implicaciones taxonómicas importantes, debido a que se encuentran aisladas del resto de las poblaciones (*Ver Antecedentes: El Vireo de manglar (Vireo pallens)*); y (2) es necesario contar con un mayor número de muestras para el clado Pacífico para brindar una interpretación robusta de los resultados.

## CONCLUSIONES

1. Se observa una clara separación las poblaciones de *Vireo pallens*, que corresponden al clado Caribe y Pacífico.
2. Los clados Caribe y Pacífico presentan un alto grado de diferenciación:
  - Presentan una separación espacial y filogenética.
  - No comparten haplotipos.
  - El índice de fijación  $F_{ST}$  y el número de migrantes por generación indican que ambas poblaciones presentan dinámicas poblacionales independientes entre sí, y que el flujo génico entre ellas es escaso.
3. Los linajes analizados sugieren que ambas poblaciones se encuentra en un proceso de un rápido crecimiento de sus poblaciones ancestrales después de un periodo de un tamaño poblacional pequeño.
4. Con base en la diferenciación genética y morfológica, es plausible sugerir que el taxon *Vireo pallens*, constituye a dos especies morfológica y genéticamente diagnosticables: *Vireo semiflavus* y *Vireo pallens*.

## LITERATURA CITADA

- Aguirre-Planter, E. 2007. Flujo Genético: métodos para estimarlo y marcadores moleculares, p. 49-61. En Eguiarte, L. E., V. Souza y X. Aguirre (ed.). Ecología molecular. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, CONABIO. México, D.F.
- Aldefer, J., J. Dunn y P. Lehman. 2014. Complete birds of North America. 2nd Edition. National Geographic Society.
- Aldrich, J.W. y F. James. 1991. Ecogeographic variation in the american robin (*Turdus migratorius*). The Auk 108: 230-249.
- Alström P., P. C. Rasmussen, C. Zhao, J. Xu, S. Dalvi, T. Cai, Y. Guan, R. Zhang, M. V. Kalyakin, F. Lei y U. Olsson. Integrative taxonomy of the Plain-backed Thrush (*Zoothera mollissima*) complex (Aves, Turdidae) reveals cryptic species, including a new species. Avian Research, January 2016 DOI: 10.1186/s40657-016-0037-2
- Arbeláez.Cortés, E. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2013. Molecular evidence of the taxonomic status of western Mexican populations of *Phaethornis longirostris* (Aves: Trochilidae). Zootaxa 3716: 81-97. doi: 10.11646/zootaxa.3716.1.7.
- Arbogast, B.S. y G.J. Kenagy. 2002. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. Journal of Biogeography 28: 819-825.
- Avise, J. C. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press.
- Avise, J.C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. Journal of Biogeography 36: 3-15.
- Avise, J. C., J. Arnold, R.M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Niegel, C.A. Reeb y N.C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. Annual Review of Ecology and Systematics 18:498-522.
- Baldwin S. P., H. C. Oberholser and I. G. Worley. 1931. Measurements of birds. Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History 2: 1-165.
- Barker, F., A. Cibois, P. Schikler, J. Feinstein y J. Cracraft. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. PNAS 101: 11040-11045.
- Battey, C.J. (2014), Birds on Trees: A Complete Phylogeny of the Avian Family Vireonidae. doi: <https://biogss.wordpress.com/2014/02/26/birds-on-trees-a-complete-phylogeny-of-the-avian-family-vireonidae-cj-battey/> (consultado el 3 de febrero de 2016)
- Benites P., M. D. Eaton, D. A. Lijtmaer, S. C. Loughheed y P. L. Tubaro. 2010. Analysis from avian visual perspective reveals plumage color differences among females of capuchino seedeaters (*Sporophila*). J. Avian Biol. 41: 597-602.
- Berlanga, H., Rodríguez-Contreras, V., Oliveras de Ita, A., Escobar, M., Rodríguez, L., Vieyra, J., Vargas, V. 2008. Red de Conocimientos sobre las Aves de México

(AVESMX). CONABIO. <http://avesmx.conabio.gob.mx/verave?ave=1500>  
(consultado el 3 de febrero de 2016).

- Blake, E. R. 1968. Family Vireonidae. Pp 103-138 *En: Check.list of birds of the world*. Vol. 14 (R. A. Paynter, Jr., ed.). Museum of Comparative Zoology, Cambridge. *Massachusetts*. USA.
- Bonaccorso E., A. G. Navarro-Sigüenza, L. A. Sánchez-González, A. T. Peterson and J. García-Moreno. 2008. Genetic differentiation of the Chlorospingus ophthalmicus complex in Mexico and Central America. *Journl of Avian Biology* 39: 311-321.
- Brewer, D. and R. I. Orenstein. 2010. Family Vireonidae (Vireos). *In Del Hoyo, J. J. Elliot and D. Christie (Eds.). 2010. Handbook of the Birds of the World*, vol. 15. Weavers to New World Warblers. Lynx Edicions. España.
- Brush, S. E., J. D. Weckstein, D. R. Gustafsson, J. Allen, E. DiBlasi, S. M. Shreve, R. Boldt, H. R. Skeen y K. P. Johnson. 2015. Data supporting a molecular phylogeny of the hyper-diverse genus *Brueelia*. Elsevier, 5: 1078-1091.
- Burbrink, F. T. y T. A. Castoe. Molecular phylogeography of snakes, p. 38-77. *En Millin, S. y R. Seigel (ed). Snakes: Applied ecology and conservation*. Cornell University Press, Ithaca.
- Cadena C.D., J. Klicka y R. Ricklefs. 2007. Evolutionary differentiation in the neotropical montane region: molecular phylogenetics and phylogeography of buarremon brush finches (Aves, Emberizidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 993-1016.
- Carneiro, L. S., L. P. Gonzaga, P.S. Rego, I. Sampaio, H. Schchneider, y A. Aleixo. 2012. Systematic revision of the Spotted Antpitta (Grallariidae: Hylopezus macularius) with the description of a cryptic new species from Brazilian Amazonia. *The Auk*, 129:338–351.
- Chassin, o. y K. Oyama. 2003. Herramientas moleculares y sus aplicaciones en taxonomía: ejemplos con tortugas marinas. CONABIO. *Biodiversitas* 51:12-15.
- Cicero, C., and Johnson, N. K. 1992. Genetic Differentiation between Populations of Hutto' Vireo (Aves: Vireonidae) in DIsjunct Allopatry. *The southwestern Naturalist* 37: 344-348.
- Cicero, C., and Johnson, N. K. 1998. Molecular phylogeny and ecological diversification in a clade of New World songbirds (genus Vireo). *Mol. Ecol.* 7: 1359–1370.
- Cicero, C. and N. K. Johnson. 2001. Higher-Level phylogeny of New World Vireos (Aves: Vireonidae) based on sequences of multiple mitochondrial DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20:27–40.
- Darriba D., G. L Taboada, R. Doallo and D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 722.
- Del Hoyo, J. J. Elliot and D. Christie (Eds.). 2010. *Handbook of the Birds of the World*, vol. 15. Weavers to New World Warblers. Lynx Edicions. España.

- Durán-García, R. y G. García-Contreras. 2010. Distribución espacial de la vegetación. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, Conabio, Seduma. Mérida. 496 p.  
<http://www.cicy.mx/Sitios/Biodiversidad/Biodiversidad/capitulo-IV/especies>
- Edwards, S. V., S, T, S. B. Kingan, J. D. Calkins, C. N. Balakrishnan, W. B. Jennings, W. J. Swanson AND M. D. Sorenson. 2005. Speciation in Birds: Genes, Geography, and Sexual Selection. Pp. 95-119 En: Hey, J., W. M. Fitch, and F. J. Ayala. 2005. Systematics and the Origin of Species. On Ernst Mayr's 100th Anniversary. The National Academies Press. Whashington, D.C., USA.
- Eguiarte, L.E. V. Souza, J. Nuñez-Farfán y B. Hernández-Baños. 1997. El análisis filogenético: métodos, problemas y perspectivas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 60: 169-181.
- Elphick C., J. B. Dunning y D. A. Sibley. 2001. The Sibley guide to bird life & behavior. Alfred A. Knopf, New York.
- Espinosa-Jaramillo, E. 2016. Variación genética y filogeografía de las poblaciones mesoamericanas de *Colibri thalassinus* (swainson, 827) (Aves: Trocílidae) utilizando secuencias de DNA. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 66p.
- Freeman, S. y W. M. Jackson. 1990. Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. The Auk, 107: 69-74.
- Fowler, J. y L. Cohen. 1995. Statistics for ornithologist. British Trust for Ornithology. 2a Ed. Breckland, Inglaterra. p.176.
- Friedmann, H., L. Griscom, and R. T. Moore. 1957. Distributional Check-List of the Birds of Mexico. Part II. Pp. 220-234.
- Fu, Y. X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. Genetics 147: 915-925.
- García, N. C., A. S. Barrera P. D. Lavinia y P. L. Tubaro. 2016. Congruence of phenotypic and genetic variation at the subspecific level in a Neotropical passerine. Ibis, *early view*. <http://dx.doi.org/10.1111/ibi.12386>
- García-Hernández, M. 2015. Variación morfológica de las poblaciones mesoamericanas del complejo *Arremon brunneinucha*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 73 p.
- Grant, W. A. S., y Bowen, B. W. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. Journal of Heredity, 89 (5): 415-426.
- Hamilton, T. H., 1958. Adaptive variation in the genus Vireo. Wilson Bull. 70:307-346.
- Hebert, P.D.N., M. Y. Stoeckle, T. S. Zemlak y C. M. Francis. 2004. Identification of birds through DNA barcodes. PLoS Biol 2: e312.
- Hernández-Baños, B. E., M. Honey-Escandón, M. N. Cortés-Rodríguez y G. García Deras. 2007. Filogeografía de aves mexicanas, pp. 467-495. En: Ecología Molecular.



- L. E: Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (comp.). Instituto Nacional de Ecología SEMARNAT, CONABIO. Ciudad de México, México.
- Hamilton, T. H. 1962. Species relationships and adaptations for sympatry in the avian genus *Vireo*. *Condor* 64: 40-68.
  - Haring, E. A. Gamauf y A. Kryukov. 2007. Phylogeographic patterns in widespread corvid birds. *Molecular phylogenetics and evolution* 45: 840-862.
  - Harpending H. C. 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA Mismatch distribution. *Human biology*, **66**, 591-600.
  - Hilbe J. 2012. *Statistica 7: an overview*. *The American Statistician* 61(1): 91-94
  - Howell, S.N.G. y S. Webb. 2007. *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press. New York, E.U.A.
  - Ibañez- Hernández, P. G. 2000. Variación geográfica de las poblaciones del Turco Real (*Momotus momota* Momotidae, Aves. Tesis de Maestría
  - Johnson, K. and R. M. Zink. 1985. Genetic evidence for relationships among the Red-eyed, Yellow-green, and Chivi vireos. *Wilson Bull.* 97:421-435.
  - Johnson, N. K., R. M. Zink and. A. Marten. 1988. Genetic evidence for relationships in the avian family Vireonidae. *Condor* 90:428-445.
  - Johnson, N. K. 1995. Speciation in Vireos. I. Macrogeographic patterns of allozymic Variation in the *Vireo solitarius complex* in the contiguous United States. *The Condor* 97:903-919.
  - Joseph, L. y T. Wilke. 2006. Molecular resolution of population history, systematics and historical biogeography of the Australian ringneck parrots *Barnadius*: are we there yet? *Emu* 106: 49-62.
  - Kearse M., R. Moir, A. Wilson, S. Stones-Havas, M. Cheung, S. Sturrock, S. Buxton, A. Cooper, S. Markowitz, C. Duran, T. Thierer, B. Ashton, P. Meintjes and A. Drummond. 2012. Geneious basics: an integrate and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics Applications Note* 28(12): 1647-1649.
  - Lanfear R, Calcott B, Ho SYW, Guindon S (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29 (6): 1695-1701. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/mss020>
  - Lanfear, R., B. Calcott, D. Kainer, C. Mayer y A. Stamatakis. 2014. Selecting optimal partitioning schemes for phylogenomic datasets. *BMC Evolutionary Biology* 14:82.
  - Lemey, P., M. Salemi y A.M. Vandamme (Eds).2009. *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing*. Cambridge University Press. Cambridgeshire, Reino Unido, 2a Ed. 750 p.
  - Librado, P. & J. Rozas. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451-1452.

- Lo, E. Y., N. C. Duke y M. Sun. 2014. Phylogeographic pattern of *Rhizophora* (Rhizophoraceae) reveals the importance of both vicariance and long-distance oceanic dispersal to modern mangrove distribution. *BMC Evolutionary Biology*, 14: 83.
- López-López, A. 2012. Filogeografía de *Sittasumus griseicapillus* (Aves: Furnariidae) en Mesoamérica. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 73p.
- Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04 <http://mesquiteproject.org>
- Metcalfe, S., S. L. O'Hara, M. Caballeo y S. J. Davies. 2000. Changes of the late pleistocene-holocene climatic change in México: a review. *Quaternary Science Reviews*, 19: 699-721.
- Microsoft Corporation. 2010. Excel. Versión 14.0.7106.5003.
- Montaña-Rendón, M., L. A. Sánchez-González, G. Hernández-Alonso y A. G. Navarro-Sigüenza. 2015. Genetic differentiation in the Mexican endemic Rufous-backed Robin, *Turdus rufopalliatus* (Passeriformes: Turdidae). *Zootaxa*, 4043: 495-524.
- Moore, R. T. 1938. New races in the genera *Vireo* and *Buarremon* from Sinaloa. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 51:69-72.
- Morrone, J.J. 2013. Sistemática. Fundamentos, técnicas, aplicaciones. UNAM, Facultad de Ciencias.
- Moyle R., M.J. Andersen, C.H. Oliveros, F.D. Steinheimer, y S. Reddy. 2012. Phylogeny and biogeography of the core babblers (Aves: Timaliidae). *Systematic Biology* 61(4): 631-651.
- Murray, B. W., McGillivray, W. B., Barlow, J. C., Beech, R. N., and Strobeck, C. 1994. The use of cytochrome *B* sequence variation in estimation of phylogeny in the Vireonidae. *Condor* 96:1037–1054.
- Navarro-Sigüenza, A. G., M. A. García-Hernández y A. T. Peterson. 2013. A new species of Brush-finch (Arremon; emberizidae) from western Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125: 433-453.
- Nettel, A. y R. S. 2007. Dodd. Drifting propagules and receding swamps: genetic footprints of mangrove recolonization and dispersal along tropical coasts. *Evolution*, 61: 958-971.
- Núñez-Zapata, J., A. T. Peterson y A. G. Navarro-Sigüenza. 2016. Pleistocene diversification and speciation of White-throated Thrush (*Turdus assimilis*; Aves: Turdidae). *Journal of Ornithology, early view*: 1-13. doi: 10.1007/s10336-016-1350-6.
- O'Neill, J. P., D. F. Lane y L. N. Naka. 2011. A cryptic new species of thrush (Turdidae: *Turdus*) from western Amazonia. *Condor*, 113. 869-880.
- Ornelas JF, Sosa V, Soltis DE, Daza JM, González C, et al. (2013). Comparative Phylogeographic Analyses Illustrate the Complex Evolutionary History of

Threatened Cloud Forests of Northern Mesoamerica. PLoS ONE 8(2): e56283. doi:10.1371/journal.pone.0056283.

- Ortiz-Ramírez, M. F. 2013. Diferenciación genética y vocal de *Catharus frantzii* (Aves: Turdidae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 74p.
- Ortiz-Ramírez, M. F., M. J. Andersen, A. Zaldívar-Riverón, J. F. Ornelas y A. G. Navarro-Sigüenza. 2015. Geographic isolation drives divergence of uncorrelated genetic and song variation in the Ruddy-capped Nightingale-Thrush (*Catharus frantzii*; Aves: Turdidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94: 74:86.
- Page, R. D. M. y Holmes, E. C. 1998. *Molecular Evolution: a phylogenetic approach*. Blackwell Publishing. Oxford, Reino Unido. p. 352.
- Parkes, K. C. 1990. A revisión of the Mangrove vireo (*Vireo pallens*) (Aves: Vireonidae). *Annals of Carnegie Museum* 59: 49-60.
- Phillips, A. R. 1991. The known birds of North and Middle America. Distributions and variation, migrations, changes, hybrids, etc. Part II. Bombycillidae; Sylviidae to Sturnidae; Vireonidae. Colorado, USA.
- Peña, D. 2002. Análisis de datos multivariados. McGraw-Hill Interamericana. Barcelona. España. p. 539.
- Perrins C. 2011. Enciclopedia completa de las aves. LIBSA.
- Piñero. D. Barahona. A. Eguiarte. L. Rocha-Olivares. A. y Salas-Linaza. R. 2008. La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México, p. 415-435. *Capital natural de México*, En: Conocimiento actual de la biodiversidad, CONABIO.
- PopART Versión 1.7. 2016. Disponible en: <http://popart.otago.ac.nz>
- Rambaut, A. 2012. FigTree v1.4.2. University of Edinburgh, Edinburgh, UK Available at: <http://treebioedacuk/software/figtree>
- Rambaut A. y A. J. Drummond. 2009. Tracer 1.5. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Ramos-Onsins, S.E. y J. Rozas. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular Biology and Evolution*, 19, 2092–2100.
- Ray, N., M. Currat y L. Excoffier. 2003. Intra-Deme molecular diversity in spatially expanding populations. *Molecular Ecology and Evolution* 20: 76-86.
- Reddy, S. and J. Cracraft. 2007. Old World Shrike-babblers (*Pteruthius*) belong with New World Vireos (Vireonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:1352–1357.
- Rencher, A. C. 2002. *Methods of multivariate analysis*. John Wiley & Sons. Massachusetts, E.U.A. p. 800.
- Rising, J. D. and K. M. Somers. 1989. The measurement of overall body size in birds. *Auk*, 106: 666-674.
- Rocha A. V., L. O. Rivera, J. Martinez, N. P. Prestes and R. Caparroz. 2014. Biogeography of Speciation of Two Sister Species of Neotropical Amazona (Aves, Psittaciformes) Based on Mitochondrial Sequence Data. *Plos One* 9(9): e108096. doi:10.1371/journal.pone.0108096.

- Rogers, A. R. y H. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9: 552-569.
- Rodríguez-Zúñiga, M.T., C. Troche-Souza, A. D. Vázquez-Lule, J. D. Márquez-Mendoza, B. Vázquez- Balderas, L. Valderrama-Landeros, S. Velázquez-Salazar, M. I. Cruz-López, R. Ressler, A. Uribe-Martínez, S. Cerdeira-Estrada, J. Acosta-Velázquez, J. Díaz-Gallegos, R. Jiménez-Rosenberg, L. Fueyo-Mac Donald y C. Galindo-Leal. 2013. Manglares de México: extensión, distribución y monitoreo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. 128 p.
- Ronquist F., M. Teslenko, P. Van Der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, and J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology* 61(3):539–542.
- Sánchez-González, L.A. Variación geográfica y límites de especies en las poblaciones de *Chlorospingus ophthalmicus* (Aves: Thraupidae) de Mesoamérica. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 43 p.
- Sánchez-González, L. A., A. G. Navarro-Sigüenza, A. T. Peterson y J. García-Moreno. 2007. Taxonomy of *Chlorospingus ophthalmicus* in Mexico and northern Central America. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 127: 34-49.
- Sandoval-Castro E, R. Muñiz-Salazar, L.M. Enríquez-Paredes, R. Riosmena-Rodríguez, R. S. Dodd, C. Tovilla-Hernández y M. C. Arredondo-García. 2012. Genetic population structure of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) along the northwestern coast of Mexico. *Aquatic Botany*, 99: 20–26.
- Sandoval-Castro, E. R. S. Dodd, R. Riosmena-Rodríguez, L. M. Enríquez-Paredes, C. Tovilla-Hernández, J. M. López-Vivas, B. Aguilar-May y R. Muñiz-Salazar. 2014. Post-Glacial Expansion and Population Genetic Divergence of Mangrove Species *Avicennia germinans* (L.) Stearn and *Rhizophora mangle* L. along the Mexican Coast. *PLoS ONE* 9(4): e93358. doi:10.1371/journal.pone.0093358.
- Seeholzer, G. F., B. M. Winger, M. G. Harvey, D. Cáceres A. y J. D. Weckstien. 2012. A new species of barbet (Capitonidae: *Capito*) from the Cerros del Sira, Ucayali, Peru. *The Auk*, 129: 551–559.
- Slager D. L., R.W. Bryson Jr., G. Voelker, and J. Klicka. 2014. A multilocus phylogeny of a major New World avian radiation: The Vireonidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 80: 95-104.
- Slager D.L. y J. Klicka. 2014. Polyphyly of *Hylophilus* and a new genus for the Tawny-crowned Greenlet (Aves: Passeriformes: Vireonidae). *Zootaxa* 3884(2): 194-196. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3884.2.8>
- Salvin, O. 1863. Descriptions of thirteen new species of birds discovered in Central America by Frederick Godman and Osbert Salvin. In *Proc. Zool. Soc. London*. Pp. 186-192.

- Sibley, G., and J. E. Ahlquist. 1982. The relationships of the vireos (Vireoninae) as indicated by DNA-DNA hybridization. *Wilson Bull.* 94: 114-128.
- Smith B. T., J. E. McCormack, A. M. Cuervo, M. J. Hickerson, A. Aleixo, C. D. Cadena, J. Pérez-Emán, C. W. Burney, X. Xie, M. G. Harvey, B. C. Faircloth, T. C. Glenn, E. P. Derryberry, J. Prejean, S. Fields and R. T. Brumfield. 2014. The drivers of tropical speciation. *Nature* 515: 406-409.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123: 585-595.
- Takahata, N. 1993. Allelic genealogy and human evolution. *Molecular Biology and Evolution* 10, 2-22.
- Takayama, K., M. Tamura, Y. Tateishi, E. L Webb. y T. Kajita. 2013. Strong genetic structure over the american continents and transoceanic dispersal in the mangrove genus *Rhizophora* (Rhizophoraceae) revealed by broad-scale nuclear and chloroplast DNA analysis. *American Journal of Botany*, 100: 1191-1201.
- Vanzolini, P.E. y N. Papavero. 1990. Manual de recolección y preparación de animales. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Van Rossem, A. J. 1934. Critical notes on Middle American birds. *Bulletin of Comparative Zoology* 77:387-490.
- Vázquez-Domínguez, E. 2007. Capítulo 14. Filogeografía y vertebrados. *In* Eguiarte, L.E., V. Souza y X. Aguirre (comp.). 2007. *Ecología molecular*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, CONABIO, UNAM.
- Vindas-Monestel, K. 2012. Inkscape y Gimp. Una introducción. *Revista digital matemática, educación e internet* 12: 1-32.
- Winker K. 1998. Suggestions for measuring external characters of birds. *Ornitología Neotropical* 9: 23-30.
- Woodroffe C.D., J. Grindrod. 1991. Mangrove biogeography: The role of Quaternary environmental and sea-level change. *Journal of Biogeography*, 18:479–492.
- Zink, R.M. y R.C. Blackwell-Rago. 2000. Species limits and recent population history in the Curved-billed Tanager. *The Condor* 102: 881-886.
- Zink, R. M. y J. V. Jr. Remsen. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds, p. 1-69. *En* F. Johnston (ed.) *Current Ornithology*, Vol. 4. Plenum Press, New York.

**Apéndice 1.** Localidades de colecta e información voucher de los tejidos de *V. pallens* utilizados en este estudio.

<b>Especie</b>	<b>Subespecie</b>	<b>Colección</b>	<b>Catálogo</b>	<b>Localidad</b>	<b>País</b>	<b>Estado</b>	<b>Coordenadas</b>
<b>V. pallens</b>	<i>ochraceus</i>	KUBI	CMZ-240	Animas Abajo, El Salvador	El Salvador	La Paz	13.33, -88.85
	<i>ochraceus</i>	KUBI	MBR-6539	Animas Abajo, El Salvador	El Salvador	La Paz	13.33, -88.85
	<i>paluster</i>	MZFC	CPM-227	ANP Marismas Nacionales, Tecuala	México	Nayarit	22.51, -105.63
	<i>paluster</i>	MZFC	CPM-228	ANP Marismas Nacionales, Tecuala	México	Nayarit	22.51, -105.63
	<i>paluster</i>	MZFC	CPM-289	Playa Ceuta, Elota	México	Sinaloa	23.91, -106.96
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC-026	Sabanas de Tzekel 6 km SE de Chuburná Puerto	México	Yucatán	21.18, -89.81
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC-058	Sabanas de Tzekel 6 km SE de Chuburná Puerto	México	Yucatán	21.18, -89.81
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-002	Reserva de la Biosfera Ria Lagartos	México	Yucatán	21.46, -87.66
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-003	Reserva de la Biosfera Ria Lagartos	México	Yucatán	21.46, -87.67
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-015	Reserva de la Biosfera Ria Lagartos	México	Yucatán	21.46, -87.68
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-168	Acanceh	México	Yucatán	20.74, -89.39
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-169	Acanceh	México	Yucatán	20.74, -89.39
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-194	Rancho San Benito	México	Yucatán	21.27, -88.85
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-205	Rancho San Benito	México	Yucatán	21.27, -88.86
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-215	Rancho San Benito	México	Yucatán	21.27, -88.87
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-222	Rancho San Benito	México	Yucatán	21.27, -88.88
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-260	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.02
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-267	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.03
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-276	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.04
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-278	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.05
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-287	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.06
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-293	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.07
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-301	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.08
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-306	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.09
	<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-309	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.10

<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-312	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.11
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-331	Reserva Estatal Dzilam de Bravo	México	Yucatán	21.18, -88.88
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13-360	Reserva Estatal Dzilam de Bravo	México	Yucatán	21.18, -88.88
<i>semiflavus</i>	<b>ANSP</b>	29682	Reserva Estatal Dzilam de Bravo	México	Yucatán	21.18, -88.88
<i>semiflavus</i>	<b>ANSP</b>	29784	Reserva Estatal Dzilam de Bravo	México	Yucatán	21.18, -88.88
<i>semiflavus</i>	<b>ANSP</b>	29668	Reserva Estatal Dzilam de Bravo	México	Yucatán	21.18, -88.88

**Apéndice 2.** Información voucher y números de acceso de GenBank de los ejemplares de *V. pallens* y grupo externo utilizados en el presente estudio.

<b>Especie</b>	<b>Colección</b>	<b># Tejido</b>	<b># Acceso</b>	<b>Localidad</b>	<b>País</b>	<b>Estado</b>
<i>V. atricapilla</i>	TCWC 14912	TCWC 14912	KM115281	Coryell Co., Ft. Hood	E.U.A.	Texas
<i>V. bairdi</i>	MBM 5021	skin clip	KM115282	Isla Cozumel	México	Quintana Roo
<i>V. brevipennis</i>	UNAM MG014	mg014	KM115287	Ixtlán	México	Oaxaca
<i>V. crassirostris</i>	UFLMNH 42499	LSUMNS B49523	KM115294	Camperdown	Bahamas	New Providence
<i>V. griseus</i>	MBM 6326	gav1324	KM115324	St. Martin Pa.; Krotz Springs	E.U.A.	Louisiana
<i>V. griseus</i>	MBM 6327	gav1325	KM115323	St. Martin Pa.; Krotz Springs	E.U.A.	Louisiana
<i>V. griseus</i>	ANSP 3674	cw20	KM115325	Morgantown, 8 km NNW	E.U.A.	Pennsylvania
<i>V. latimeri</i>	LSUMZ 150146	LSUMNS B11522	KM115336	Barrio Llanos Costa	Puerto Rico	Cabo Rojo
<i>V. latimeri</i>	STRI PRVLA10	STRI PRVLA10	AF383108	Maricao National Forest	Puerto Rico	Maricao
<i>V. modestus</i>	FMNH 331132	sml8733	KM115353	Hollywell Pk.	Jamaica	Surrey, Portland
<i>V. nanus</i>	MBM 5030	skin clip	KM115283	Isla Cozumel	México	Quintana Roo
<i>V. osburni</i>	FMNH 331135	sml8785	KM115380	Hardwar Gap	Jamaica	Surrey, Portland
<i>V. pallens</i>	MBM 19842	bts07226	KM115381	Umán	México	Yucatán
<i>V. pallens</i>	MBM 5017	skin clip	KM115382	El Cuyo	México	Yucatán



**Apéndice 3.** Localidades de colecta e información voucher de las pieles de *V. pallens* utilizados en este estudio.

<b>Especie</b>	<b>Subespecie</b>	<b>Colección</b>	<b>Catálogo</b>	<b>Localidad</b>	<b>País</b>	<b>Estado</b>	<b>Coordenadas</b>
<i>V. pallens</i>	<i>paluster</i>	MZFC	AGNS 93-6	Mexcatitlán	México	Nayarit	21.9, -105.47
	<i>paluster</i>	MZFC	CPM 227	ANP Marismas Nacionales, Tecuala	México	Nayarit	22.51, -105.63
	<i>paluster</i>	MZFC	CPM 228	ANP Marismas Nacionales, Tecuala	México	Nayarit	22.51, -105.63
	<i>paluster</i>	MZFC	CPM 389	Playa Ceuta, Elota	México	Sinaloa	23.91, -106.96
	<i>salvini</i>	IB	KSW1987	Reserva Biosfera Sian Kaan, Rancho Viejo	México	Quintana Roo	19.72, -87.80
	<i>salvini</i>	IB	BRB855	Reserva Biosfera Sian Kaan, Rancho Viejo	México	Quintana Roo	19.72, -87.81
	<i>salvini</i>	IB	BRB898	Reserva Biosfera Sian Kaan, Rancho Viejo	México	Quintana Roo	19.72, -87.82
	<i>salvini</i>	IB	BRB904	Reserva Biosfera Sian Kaan, Rancho Viejo	México	Quintana Roo	19.72, -87.83
	<i>salvini</i>	MZFC	EMFE 380	Othon P. Blanco, 0.4 km E La unión, por Río Hondo	México	Quintana Roo	17.9, -88.85
	<i>semiflavus</i>	IB	1278-CDIBUNAM	Progreso: km 23 Carr Progreso-Merida, Los Manantiales	México	Yucatán	21.23, -89.65
	<i>semiflavus</i>	IB	CAM023	Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, El Cuyo	México	Yucatán	21.51, -87.67
	<i>semiflavus</i>	IB	CAM084	Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, El Cuyo	México	Yucatán	21.51, -87.68
	<i>semiflavus</i>	IB	CAM110	Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, El Cuyo	México	Yucatán	21.51, -87.69
	<i>semiflavus</i>	IB	CAM118	Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, El Cuyo	México	Yucatán	21.51, -87.70
	<i>semiflavus</i>	MZFC	CONACYT99-052	Rancho Tachich, 25 Km W Tenabo	México	Campeche	20.1, -90.45
	<i>semiflavus</i>	MZFC	AKU 8	Ciudad Chemuyil, Cenote Tzot-cenot	México	Quintana Roo	20.46, -87.26
	<i>semiflavus</i>	MZFC	Y408 262	Rancho San Salvador, Anexa Chunkilin	México	Yucatán	21.5, -88.02

<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC 044	Sabanas de Tzekel 6 km SE de Chuburná Puerto	México	Yucatán	21.18, -89.81
<i>semiflavus</i>	MZFC	GES 202	Rancho Sinkahuel, E Dzilam de Bravo	México	Yucatán	21.46, -88.56
<i>semiflavus</i>	MZFC	GES 203	Rancho Sinkahuel, E Dzilam de Bravo	México	Yucatán	21.46, -88.56
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 169	Acanceh	México	Yucatán	20.74, -89.39
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 015	Reserva de la Biosfera Ria Lagartos	México	Yucatán	21.46, -87.68
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC 005	Sabanas de Tzekel 6 km SE de Chuburná Puerto	México	Yucatán	21.18, -89.81
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 215	Rancho San Benito	México	Yucatán	21.27, -88.87
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 194	Rancho San Benito	México	Yucatán	21.27, -88.87
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 222	Rancho San Benito	México	Yucatán	21.27, -88.87
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 260	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.02
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 267	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.02
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 278	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.02
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 287	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.02
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 306	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.02
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 312	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.02
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 360	Reserva Estatal Dzilam de Bravo	México	Yucatán	21.18, -88.88
<i>semiflavus</i>	MZFC	YUC13 321	Kinchil	México	Yucatán	20.88, -90.02

**Anexo 1.** Hipótesis filogenética de la familia Vireonidae basado en el marcador molecular ND2 (Slager *et al.* 2014). Resaltado en naranja el clado “eye-ringed”

