

**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO  
USFQ**

**Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

**Análisis de las barreras geográficas y ecológicas en la  
diversificación de *Saltator striatipectus***

**Catalina Alexandra Campuzano Ayala**

**Biología**

Trabajo de integración curricular presentado como requisito  
para la obtención del título de  
Bióloga, concentración Biología molecular y microbiología

Quito, 12 de mayo de 2020

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

COLEGIO CIENCIAS BIOLÓGICAS Y  
AMBIENTALES

**HOJA DE CALIFICACIÓN  
DE TRABAJO DE INTEGRACIÓN CURRICULAR**

**Analysis of the influence of geographical and ecological barriers on the  
diversification of *Saltator striatipectus***

**Catalina Alexandra Campuzano Ayala**

**Calificación:  
posibles)**

**(puntos logrados) / (puntos**

**Nombre del profesor, Título académico**

**Elisa Bonaccorso, PhD.**

**Firma del profesor:**

\_\_\_\_\_

Quito, 12 de mayo de 2020

## Derechos de Autor

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma del estudiante: \_\_\_\_\_

Nombres y apellidos: Catalina Alexandra Campuzano Ayala

Código: 00112686

Cédula de identidad: 1723120927

Lugar y fecha: Quito, 12 de mayo de 2020

## ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN

**Nota:** El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETheses>.

## UNPUBLISHED DOCUMENT

**Note:** The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing available on <http://bit.ly/COPETheses>.

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses>.

## RESUMEN

El Saltador Rayado, *Saltator striatipectus*, es un ave neotropical ampliamente distribuida desde Costa Rica hasta Perú, que presenta diferenciación geográfica en su plumaje. Hasta el momento, se han descrito 10 subespecies que van desde unas poblaciones muy restringidas geográficamente, hasta otras con distribuciones bastante amplias. En el área de distribución de esta ave existen importantes barreras geográficas, tales como la cordillera de los Andes y el istmo de Panamá, los cuales ejercen un fuerte efecto en la distribución de otras aves dentro de la región. Este estudio se centra en conocer las diferencias genéticas entre subespecies de *Saltator striatipectus* y analizar cómo las barreras geográficas han facilitado diferenciación de las distintas poblaciones. Para esto se realizó una reconstrucción filogenética con muestras tomadas desde Panamá hasta Perú, analizando el gen mitocondrial ND2. Se realizaron también análisis de modelamiento de nicho para explorar las distribuciones potenciales de las poblaciones y evaluar la influencia que tienen las barreras geográficas en procesos de diversificación. En los análisis filogenéticos se observó el agrupamiento de las secuencias en cuatro clados de *S. striatipectus*. Los mapas generados por modelamiento de nichos sugieren, en algunos casos, una fragmentación de rangos de distribución por acción de barreras geográficas o ecológicas clave de la región. Los resultados sugieren cómo las barreras más importantes del Neotrópico pueden haber influido en los procesos de diversificación dentro de esta especie y como esto probablemente podría derivar en especiación en tiempo evolutivo.

**Palabras clave:** Filogeografía, modelamiento de nicho, especiación, subespecie, filogenética.

## ABSTRACT

The striped jumper, *Saltator striatipectus*, is a Neotropical bird widely distributed from Costa Rica to Peru, which presents geographical differentiation in its plumage. To date, 10 subspecies have been described, ranging from some very restricted geographical populations to others with wide distributions. Important geographical barriers in the geographic range of this species, such as the Andes Mountains and the Isthmus of Panama, have had a strong effect on the distribution of other birds within the region. This study focuses on understanding the genetic differences between subspecies of *Saltator striatipectus* and analyzing how geographic barriers may have influenced differentiation of populations. For this purpose, a phylogeographic reconstruction was carried out with samples taken from different regions covering Costa Rica, Panama, Venezuela, Colombia, Peru, and Ecuador, which were analyzed for the mitochondrial gene ND2. Niche modeling analyses were also carried out to explore the potential distribution of populations and to explore the influence that geographic barriers may have on diversification processes in this species. Phylogenetic analyses showed that sequences were grouped into four clades of *S. striatipectus*. The maps generated by niche modeling suggest fragmentation of distribution ranges by the presence of key geographic-ecological barriers in the region. The results suggest a roll for the most important geographical barriers in the Neotropics in the diversification processes within this species and how this process could probably lead to speciation in evolutionary time.

**Key words:** Phylogeography, niche modeling, speciation, subspecies, phylogenetics.

## TABLA DE CONTENIDO

|   |           |
|---|-----------|
| <b>Introducción.....</b>                                | <b>11</b> |
| <b>Desarrollo del Tema.....</b>                         | <b>13</b> |
| <b>Metodología.....</b>                                 | <b>13</b> |
| Taxonomía y muestreo genético.....                      | 13        |
| Extracción de ADN, amplificación y secuenciamiento..... | 13        |
| Análisis Filogenéticos.....                             | 14        |
| Modelamiento de nichos ecológicos.....                  | 15        |
| <b>Resultados.....</b>                                  | <b>16</b> |
| Análisis Filogenéticos.....                             | 16        |
| Modelamiento de nichos ecológicos.....                  | 17        |
| <b>Discusión.....</b>                                   | <b>20</b> |
| <b>Conclusiones.....</b>                                | <b>25</b> |
| <b>Referencias bibliográficas.....</b>                  | <b>26</b> |
| <b>Anexo A: Figuras.....</b>                            | <b>31</b> |
| <b>Anexo B: Tablas.....</b>                             | <b>41</b> |

## ÍNDICE DE TABLAS

|   |    |
|---|----|
| Tabla 1: Cálculo de las distancias genéticas no corregidas de las secuencias de subespecies de <i>Saltator striatipectus</i> .....  | 41 |
| Tabla 2: Valores del área bajo la curva (AUC) para cada uno de los modelos generados con MaXent 3.4.1 que indican la precisión de cada modelo. Valores en el rango de 0.7 a 0.9 se considera aceptable y de 0.9 a es un modelo de alta precisión..... | 42 |
| Tabla 3: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para <i>Saltator striatipectus</i> . .....   | 43 |
| Tabla 4: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para <i>Saltator striatipectus furax</i> .....   | 44 |
| Tabla 5: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para <i>Saltator striatipectus isthmicus</i> .....   | 45 |
| Tabla 6: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para <i>Saltator striatipectus perstriatus</i> .....   | 46 |
| Tabla 7: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 1 para <i>Saltator striatipectus striatipectus</i> . .....   | 47 |
| Tabla 8: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para <i>Saltator striatipectus flavidicollis</i> . .....   | 48 |
| Tabla 9: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para <i>Saltator striatipectus immaculatus</i> .....   | 49 |
| Tabla 10: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para <i>Saltator striatipectus peruvianus</i> .....   | 50 |
| Tabla 11: Muestras utilizadas para desarrollar los árboles filogenéticos con especie y subespecie, voucher, número de acceso de GenBank y ubicación del muestreo.....   | 51 |

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Mapa de distribución de las subespecies de *Saltator striatipectus*. ..... 31
- Figura 2: Árbol con máxima verosimilitud del gen ND2 para secuencias de *Saltator striatipectus*. El número en las ramas representa los valores soporte de cada nodo (inferencia bayesiana soportado por las probabilidades posteriores/máxima verosimilitud soportado por bootstrap). ..... 32
- Figura 3: Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1 y editado en QGIS3.12.1. Los colores rojos indican el hábitat más apto para la especie y con verde los menos idóneos, los puntos rosados representan la presencia de muestras de *S. striatipectus*. ..... 33
- Figura 4: *Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus furax* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especies y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus*. ... 34*
- Figura 5: *Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus isthmicus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especies y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus* .... 35*
- Figura 6: *Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus perstriatus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la*

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

*especies y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de S. striatipectus. ... 36*

Figura 7: *Distribución potencial prevista para Saltator striatipectus striatipectus en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent*

*3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos*

*representan la presencia de organismos de cada subespecie de S. striatipectus. ... 37*

Figura 8: *Distribución potencial prevista para Saltator striatipectus flavidicollis en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent*

*3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos*

*representan la presencia de organismos de cada subespecie de S. striatipectus. ... 38*

Figura 9: *Distribución potencial prevista para Saltator striatipectus immaculatus en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent*

*3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos*

*representan la presencia de organismos de cada subespecie de S. striatipectus. ... 39*

Figura 10: *Distribución potencial prevista para las subespecies analizadas de Saltator*

*striatipectus peruvianus en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho*

*ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de*

*máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos*

*probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada*

*subespecie de S. striatipectus. .... 40*

## INTRODUCCIÓN

Las barreras geográficas y ecológicas están entre los factores más influyentes en procesos de especiación. Estas barreras tienden a aislar poblaciones, lo cual, con el tiempo deriva en diferentes patrones evolutivos (Burns & Naoki, 2004; Chaves et al., 2013; Weir & Price, 2011). Existen diversas barreras geográficas-ecológicas que muestran una evidente influencia en la gran diversidad de especies que habita en el Neotrópico. Entre estas, las más representativas son el Istmo de Panamá, que es una zona de baja altitud que aísla poblaciones de las regiones montañosas entre Centro y Sudamérica, y la cordillera de los Andes que recorre desde el norte de Venezuela hasta Chile y Argentina, y separa las poblaciones de la Amazonía y el Chocó. Estas barreras presentan un rol fundamental en la diversificación de organismos en el Neotrópico (Castillo-Cárdenas et al., 2015; Gutiérrez-Pinto et al., 2012). Dentro de esta región, la especiación ha sido marcadamente alopátrica, es decir, influenciada por la presencia de barreras geográficas (Weir & Price, 2011). Dentro de este patrón se pueden encontrar dos posibles modelos, la vicarianza o especiación por subdivisión, en la que una barrera divide una población grande en dos o más subpoblaciones (Bush, 1975) y la dispersión, que se refiere al establecimiento de una nueva población, separada de la población original por una barrera (Bush, 1975; Rocha et al., 2014).

En el Neotrópico se puede encontrar al menos un tercio de toda la diversidad de aves en el planeta, mostrando una clara tendencia al endemismo y siendo los bosques tropicales los mayores *hotspots* de diversidad (Tavares et al., 2011). Este estudio se enfoca en Saltador rayado, *Saltator striatipectus*, un ave Neotropical común en bosques secos, orillas de bosques y zonas en regeneración del Neotrópico (Brewer, 2020) cuya distribución se extiende desde Costa Rica hasta Perú , , incluyendo el norte de Venezuela

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

y Trinidad (Brewer, 2020). Previamente esta especie se consideraba conespecífica con el Pepitero Antillano, *Saltator albicollis*. Sin embargo, estudios moleculares encontraron una alta diferencia genética entre estos dos taxones que ahora representan diferentes especies (Seutin et al., 1993).

El Saltador Rayado está representado por diez subespecie (Brewer, 2020). Esta alta diversidad podría estar relacionada con el aislamiento que pueden generar barreras como la Cordillera de los Andes (Coltorti y Ollier 2000) y las zonas bajas del Istmo de Panamá. La mayor diversidad de poblaciones se puede encontrar en Panamá con seis subespecies, cuatro de estas endémicas (*S. s. isthmicus*, *S. s. scotinus*, *S. s. melicus* y *S. s. speratus*), una compartida con Costa Rica (*S. s. furax*) y otra que también habita en Colombia y Ecuador (*S. s. striatipectus*) (Brewer, 2020). El resto de las subespecies está distribuido desde Venezuela hasta Perú. Comenzando desde las montañas del norte en Venezuela hasta el noreste de Colombia se encuentra *S. s. pertriatius*. En las zonas bajas al oeste de Ecuador y llegando hasta el noroeste de Perú habita *S. s. flavidicollis*. También, Perú en el valle superior del Marañón comparte a *S. s. peruvianus* con la provincia de Zamora al sureste de Ecuador. Por último, se encuentra *S. s. immaculatus* que se considera endémica de Perú (Brewer, 2020) (Figura 1).

El presente estudio explora la diversidad genética del Saltador Rayado y la compara con la biogeografía de la región Neotropical para determinar cómo diferentes barreras geográficas y ecológicas han influenciado en la evolución de las poblaciones de esta especie. Se enfoca con más detalle en las poblaciones distribuidas a lo largo de Ecuador, y analiza cómo las barreras geográficas y ecológicas influyen en la estructura genética y las relaciones entre sus poblaciones.

## DESARROLLO DEL TEMA

### Metodología

#### **Taxonomía y muestreo genético.**

Las muestras analizadas durante este estudio consisten en tejido pectoral y sangre, obtenidos de los repositorios del Laboratorio de Biología Evolutiva de la Universidad San Francisco de Quito (LBE), la Universidad Tecnológica Indoamérica (MZUTI) y el Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN). Estas muestras fueron en su mayoría tomadas en el rango de distribución que la especie ocupa en Ecuador con el fin de cubrir el territorio de las tres subespecies que se encuentran en el país. Adicionalmente se obtuvieron secuencias de GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>) de los otros países que cubren el rango de distribución esta especie, tales como Panamá, Costa Rica, Venezuela y Perú, de estudios filogenéticos previos, y una secuencia no publicada de Colombia (Tabla 11). Para estas muestras se analizaron secuencias para el gen mitocondrial NADH Deshidrogenasa subunidad-2 (ND2), un gen codificante ampliamente usado para determinar la diversidad y variabilidad genética entre especies de aves (Astuti y Priyono 2016). Como grupo externo relacionado a *Saltator striatipectus* se utilizó a *Saltator albicollis* y *Saltator coerulescens*; las secuencias para estas muestras fueron generadas por estudios y fueron obtenidas de GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>).

#### **Extracción de ADN, amplificación y secuenciamiento.**

La extracción de ADN se realizó utilizando un protocolo de precipitación de proteínas con tiocianato de guanidina y precipitación de ADN con isopropanol (Peñafliel et al., 2019). Para la amplificación por PCR del gen ND2 (1041 pares de bases) se utilizaron dos cebadores: L5219 (5' CCCATACCCCGAAAATGATG 3') para la cadena

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

adelantada y H6313 (5' CTCTTATTTAAGGCTTTGAAGGC 3') para la cadena retrasada (Sorenson et al., 1999). La mezcla utilizada para las reacciones de amplificación por PCR en una reacción de 25  $\mu$ l de PCR consistió en: 2,5  $\mu$ l de buffer (10X), 2  $\mu$ l de MgCl<sub>2</sub> (50 mM), 0,5  $\mu$ l dNTP (10 mM), 0,5  $\mu$ l para cada primer (10  $\mu$ M), 0,25  $\mu$ l de la Platinum *Taq* polimerasa (5 U/ $\mu$ l) y aproximadamente 1 $\mu$ l de DNA (100 ng/ $\mu$ l–340 ng/ $\mu$ l). El protocolo de termociclado fue el siguiente: 94°C por 3 min; 22 ciclos de 93°C por 30s, 58°C por 1min, y 72°C por 1 min, y una extensión final de 72°C por 10min. Para visualizar los amplicones se utilizó gel de agarosa al 1,2 %. La desnaturalización de cebadores residuales y dNTPs se realizó con ExoSAP-IT (Affymetrix) y se realizó un secuenciamiento con electroforesis capilar utilizando la química de Big Dye en ABI 3730xl.

### **Análisis Filogenéticos.**

Las secuencias de la cadena adelantada y retrasada de cada muestra fueron ensambladas en Genious 5. 1. 7 (Ripma, Simpson, y Hasenstab-Lehman 2014). Una vez obtenidas las secuencias consenso, estas fueron alineadas utilizando Clustal 2 (Thompson et al., 1997). Para editar, revisar y ordenar estas secuencias se utilizó Mesquite 3.61 (Maddison y Maddison 2018). Para determinar las distancias genéticas no corregidas se utilizó PAUP 4 . Para la construcción de los árboles filogenéticos, se buscó determinar el esquema de partición más apropiado para los datos utilizando PartitionFinder 2.1.1 (Lanfear et al., 2012). Como “settings” del análisis se utilizaron: longitud de las ramas vinculadas, todos los modelos evolutivos, criterio de información de Akaike corregido (AICc) y un algoritmo codicioso (Lanfear et al., 2012). El mejor modelo de partición para *Saltator striatipectus* que se obtuvo fue: GTR (*general time reversible*) + G (*gamma distribution*) +I (*invariable sites*). Los análisis filogenéticos fueron se realizaron en

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

inferencia bayesiana en MrBayes 3.2.7 y se utilizó W-IQ-TREE (Trifinopoulos et al., 2016) para realizar el análisis con inferencia de máxima verosimilitud. El análisis con MrBayes 3.2.7 consistió en 10 millones de generaciones, muestreando cada 1000 árboles, descartando 2000 y manteniendo 8000 árboles. El análisis desarrollado en W-IQ-TREE utilizando el método de búsqueda de Intercambio con el vecino más cercano (nearest neighbor interchanges (NNI)) (Guindon y Gascuel 2003). El soporte de los nodos se obtuvo con base en 10000 réplicas de bootstraps, usando el Bootstrap Ultrafast (Hoang et al., 2018). El mejor modelo de árbol obtenido fue visualizado y editado utilizando ITOL v.5 (Letunic y Bork 2019).

### **Modelamiento de nichos ecológicos.**

El modelamiento de nichos ecológicos se realizó en MaxEnt 3.4.1 (Phillips et al., 2006). Los datos de ocurrencia fueron obtenidos de varias localidades en campo y de registros de avistamiento y captura desde la base de datos en línea de Vertnet (<http://vertnet.org/>) y del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (UNC). La base de datos ambiental utilizada para la construcción del modelo de nicho ecológico fue obtenida de la plataforma WorldClim (Hijmans et al., 2005), seleccionando las 19 variables de temperatura y precipitación disponibles en la plataforma. El mejor modelo obtenido fue editado en QGIS 3.12.1 (Neteler y Mitsova 2008). El modelamiento se realizó únicamente para 7 de las 10 subespecies debido a falta de datos suficientes para las 3 subespecies restantes que se encuentran principalmente en islas de Panamá (*S. s. scotinus*, *S. s. melicus* y *S. s. speratus*). Para analizar la validez de los modelos generados por MaxEnt 3.4.1 se analizó el valor del área bajo la curva (AUC por sus siglas en inglés), que se refiere a un método que analiza la proporción que existe entre verdaderos y falsos positivos; los valores que van entre 0.7 a 1 son reflejo de un

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

modelo con mayor precisión (Dodd y Pepe 2003; Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011). Se analizó el grado de solapamiento entre los modelos generados para cada subespecie que se dividió en solapamiento bajo, siendo este poca coincidencia de territorio entre modelo; solapamiento medio, siendo esta una coincidencia de al menos el 30% al 70% en el territorio de un modelo por sobre el otro; y solapamiento alto, siendo esta una coincidencia mayor al 70% entre los territorios de los modelos.

## **Resultados**

### **Análisis Filogenéticos.**

El análisis realizado con el gen mitocondrial ND2 generó topologías similares tanto para el árbol creado con inferencia Bayesiana como para el que se utilizó Máxima Verosimilitud, con un buen soporte para la mayoría de los nodos. La mayoría de las muestras de *Saltator striatipectus* se dividieron en tres clados (Figura 2). El primer clado contiene dos grupos: uno que incluye las muestras de Trinidad y Tobago en la isla de Chacachacare, Venezuela en Falcón y Colombia en Antioquía (*S. s. peristriatus*), y muestras de Panamá (*S. s. furax* y *S. s. isthmicus*) y otro que incluye las muestras de *S. s. striatipectus*, tomadas en Pichincha, Ecuador. El segundo clado agrupa a las secuencias analizadas de *S. s. flavidicollis*, formado por muestras de Manabí, Guayas, Azuay y Loja, en Ecuador. El último clado fue el compuesto por las secuencias de *S. s. immaculatus* de Perú, Lambayeque. El grupo que contiene tres clados es hermano a una muestra de *S. s. coerulescens* (colectada en Pastaza, Ecuador), mientras que la muestra de *S. s. peruvianus* de Zamora Chinchipe, Ecuador, es hermana al clado que contiene el resto de las muestras de *S. s. striatipectus* y la muestra de *S. s. coerulescens*. Es decir, la posición de *S. s. peruvianus*, hace que *S. s. striatipectus* sea un grupo parafilético.

Por otro lado, se analizaron también las distancias genéticas entre las subespecies (Tabla 1) donde se encontró que las subespecies localizadas en Panamá (*S. s. furax* y *S. s. isthmicus*) son las que tienen mayor cercanía genética entre sí y con *S. s. perstriatus* (del norte de Suramérica). Se encontró también que *S. s. striatipectus* es la que cuenta con la mayor distancia genética respecto a las otras subespecies analizadas, seguida por *S. s. flavidicollis*, *S. s. immaculatus* y *S. s. peruvianus*.

### **Modelamiento de nichos ecológicos.**

La distribución potencial para *S. striatipectus* se ubicó dentro de un rango altitudinal no mayor a los 2500 m.s.n.m., en la región neotropical. Se observaron rangos en los valores AUC entre 0.9 a 1 para todos los modelos generados (Tabla 2). Las contribuciones de las variables para todos los modelos generados se muestran en el Anexo B. Para toda la especie el modelo cubre todo su rango de distribución e y resalta algunas zonas donde las condiciones podrían ser óptimas para su potencial presencia fuera del rango real donde habita (Figura 3).

Para *Saltator striatipectus furax*, el modelo contempla como potencial territorio para esta subespecie al norte a las regiones de Brunca en Costa Rica hasta Veraguas en Panamá y por el sur cubre la región Pacífica, región Caribe y una porción de la región Andina en Colombia (Figura 4). Este modelo predice más que el territorio real de la subespecie y plantea como territorio potencial para esta subespecie al territorio que cubren los modelos de *S. s. isthmicus*, *S. s. perstriatus* y *S. s. striatipectus*. Tomando esto en cuenta se encontró que cuenta con un solapamiento bajo respecto al modelo generado para *S. s. isthmicus* coincidiendo principalmente en las zonas sur cercana al Océano Pacífico, en la región de Veraguas y Darién. Se observa que también cuenta con un

solapamiento medio del territorio potencial predicho con los modelos generados para *S. s. striatipectus* y *S. s. perstriatus*, con estos modelos se observan coincidencias principalmente en la región de Darién en Panamá, en la región Andina de Colombia y en la región Sierra norte de Ecuador.

Para *Saltator striatipectus isthmicus*, el modelo predijo muy bien la distribución real de la subespecie, desde la Región de Chiriquí hasta la región de Darién en Panamá; en Colombia cubre la región Caribe y la región de la Orinoquia. Aparte del solapamiento bajo con *S. s. furax*, se observa también un solapamiento bajo con el territorio potencial predicho para *S. s. striatipectus* en la región Caribe de Colombia y un solapamiento medio con el territorio potencial de *S. s. perstriatus* en la región Caribe en Colombia y en la Región de Panamá de Panamá (Figura 5).

En el caso de *Saltator striatipectus perstriatus* el modelo contempla un potencial territorio para esta subespecie bastante amplio, cubriendo bastante bien el territorio real de esta subespecie (Figura 6). Este cubre desde Panamá en las regiones de Colón, Panamá y Darién; en Colombia cubre las regiones del Caribe y Andina, y en Venezuela cubre las regiones Occidental y Oriental hasta llegar a Trinidad y Tobago. Respecto al modelo generado para esta subespecie se observa un nivel bajo de solapamiento con los modelos de *S. s. furax* y *S. s. isthmicus* en las regiones previamente mencionadas. Por otro lado, con *S. s. striatipectus* existe un solapamiento alto en la región Andina y la región Caribe de Colombia, así como también existe solapamiento en la región Sierra en Ecuador. Se observa un solapamiento medio con el modelo generado para *S. s. flavidicollis* en la región Costa de Ecuador. También se puede observar un solapamiento medio con el

potencial territorio generado para *S. s. peruvianus* en la Sierra en Ecuador y en los bosques secos de Zamora Chinchipe, y en la región Nororiental del Marañón en Perú.

En el caso de *Saltator striatipectus striatipectus* el modelo generado cubre completamente la distribución de la subespecie. Este modelo abarca como territorio potencial para esta subespecie a la región Guayana en Venezuela, y la región Pacífica, Caribe y Andina en Colombia; en Ecuador cubre la región Sierra y en Perú cubre las regiones de Cajamarca, San Martín y Amazonas. En este modelo se puede observar un nivel de solapamiento alto con *S. s. perstriatus* en las regiones Andina y Caribe de Colombia, y la región Sierra en Ecuador (Figura 7).

Para *Saltator striatipectus flavidicollis* el modelo demuestra ser bastante bueno prediciendo la distribución potencial para esta subespecie en Ecuador cubriendo mayormente la región Costa y una porción de la región Andina Central (Figura 8). Fuera de esto, el modelo predice a una porción de la región Andina en Colombia, las regiones Occidental, Central y Oriental en Venezuela, y mayoritariamente la macrorregión Sierra en Perú. Respecto a los niveles de solapamiento con los territorios de las otras subespecies se observa que existe un nivel de solapamiento bajo con *S. s. perstriatus* en sus territorios en Venezuela, en la región Andina de Colombia y en la región Sierra central de Ecuador. Comparte territorio potencial también con *S. s. striatipectus* con un solapamiento bajo en la región Sierra central de Ecuador. También existe un solapamiento bajo respecto al territorio de *S. s. peruvianus* en la región Sierra y en la provincia de Zamora Chinchipe en Ecuador, y en la región de Cajamarca, San Martín y Amazonas en Perú.

Para *Saltator striatipectus immaculatus*, el modelo extiende el territorio potencial para *S. s. immaculatus* por toda la macrorregión Costa de Perú desde la región de Tumbes

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

hasta la Tacna. Este modelo es bastante bueno prediciendo únicamente la distribución de esta subespecie y no presenta solapamiento con los territorios predichos para las otras subespecies, pero se encuentra bastante cercano a la distribución potencial de *S. s. flavidicollis* tanto en la zona sur de Ecuador como con la predicción que se encuentra en la macrorregión Andina en Perú (Figura 9).

Por último, para *Saltator striatipectus peruvianus*, el modelo extiende el territorio potencial para esta subespecie desde la zona sur de la región Andina en Colombia, pasando por la región Andina y la provincia de Zamora Chinchipe en la región Oriente en Ecuador, y en la región de Cajamarca, San Martín y Amazonas en Perú (Figura 10). Este modelo predice bastante bien la distribución conocida para esta subespecie, sin embargo, presenta un solapamiento alto con *S. s. flavidicollis* en toda su extensión en Ecuador, Colombia y Perú. Este mismo nivel de solapamiento se encuentra también con *S. s. perstriatus* y *S. s. striatipectus*.

## Discusión

En los árboles filogenéticos del gen ND2 se encontraron cuatro clados diferenciados y con alto soporte, tanto en análisis bayesiano como en análisis de máxima verosimilitud que, en general, representan a las subespecies analizadas (Brewer, 2020). El modelamiento de nichos ecológicos permitió inferir la distribución potencial de cada subespecie e intentar determinar cómo se produjo la gran diversidad que se puede observar dentro de esta especie. Se ha sugerido que *Saltator striatipectus* no supera los 2500 m.s.n.m., por lo que regiones montañosas podrían actuar como una barreras clave en su diversificación (Brewer, 2020).

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

La presencia de la cordillera de los Andes en toda la región que recorre Venezuela, Colombia Ecuador y Perú es un factor de gran importancia cuando se habla de la diversificación de especies que es posible encontrar en estos países. El levantamiento de los Andes con sus más de 8500 km de extensión produjo un cambio drástico en el ambiente, y fue clave en varios procesos de especiación y diversificación (Hartley, 2003). Por otro lado, en Centro América la principal barrera biogeográfica y principal precursor de diversidad es el istmo de Panamá (Lessios et al., 1999).

Comenzando por las poblaciones del norte de la distribución, *S. s. furax* se encuentra en el noroeste de Costa Rica hasta el oeste de Panamá, mientras que *S. s. isthmicus* se encuentra en la región central de Panamá (Brewer, 2020). Estas dos subespecies pueden encontrarse aisladas debido a la presencia de la Cordillera Central que tiende a separar a las aves que se encuentran del lado Pacífico y de la zona del Caribe del Panamá y Costa Rica (Newton & Brockie, 2003). Esta información coincide con lo obtenido en el modelo de nicho ecológico generado en donde no se observa presencia de *S. s. furax* en las zonas centrales de Panamá, mientras que *S. s. isthmicus* se encuentra aislada entre la cordillera central y el istmo de Panamá que funciona como otra fuerte barrera biogeográfica en la región que aísla Panamá de Colombia (Lessios et al., 1999). En árbol filogenético ambas subespecies se encuentran estrechamente relacionadas y bastante cercanas a *S. s. perstriatus*, lo que coincide con la cercanía geográfica que comparten las tres poblaciones. Sin embargo, los modelos de nicho ecológico no muestran una clara separación geográfica en las zonas predichas por *S. s. perstriatus*, y las zonas predichas para *S. s. furax* y *S. s. isthmicus*. De hecho, existe una alta predicción del nicho de *S. s. furax* en el norte-centro de Colombia, donde existen varias localidades de presencia de *S. s. perstriatus*. Por otro lado, el istmo de Panamá separa también a las

subespecies de Panamá de *S. s. striatipectus*, que se encuentra en el suroeste de Colombia y norte de Ecuador (Brewer, 2020), en los bosques secos en los valles interandinos de la zona norte del callejón interandino en las provincias de Carchi, Imbabura y Pichincha. Estos se encuentran aislados en esta región debido a que se encuentran rodeados por bosques montanos más húmedos, esto contribuye a aislar *S. s. striatipectus* de otras subespecies en Ecuador (Aguirre, Kvist, y Sánchez 2006)

Es posible también encontrar al clado conformado por *Saltator striatipectus flavidicollis* que se encuentra principalmente en la región Tumbesina, en las tierras bajas al oeste de Ecuador en provincias como Manabí, Guayas, Loja o Azuay y al noroeste de Perú (Brewer, 2020). En este caso, los bosques secos en los que habitan se encuentran en la zona occidental de la cordillera de los Andes con zonas más secas y formaciones montañosas más bajas, lo cual permite la conectividad entre los bosques secos de la costa y los bosques secos que se encuentran en los valles interandinos centrales (Aguirre, Kvist, y Sánchez 2006). Estas condiciones, permiten que esta subespecie se encuentre también al sur, en algunas zonas de la región Sierra Central del Ecuador.

*Saltator striatipectus immaculatus* se distribuye a lo largo de las costas secas peruanas desde la zona de Lambayeque por el norte hasta Ica por el extremo sur (Brewer, 2020). Aunque, no está claro si existe una barrera geográfica entre *S. s. immaculatus* y *S. s. flavidicollis* entre el extremo sur de Ecuador y el norte de Perú, los modelos de distribución para las dos especies prácticamente no se solapan. Esto sugiere que las dos subespecies, además de haberse diferenciado genéticamente, se han diferenciado ecológicamente. Sin embargo, es difícil predecir con los datos disponibles, si esta

diferenciación ecológica pudo haber conducido al aislamiento genético entre estas poblaciones hermanas.

Por otro lado, en Perú se encuentra también *Saltator striatipectus peruvianus* que es una subespecie cuyas poblaciones empiezan su rango de distribución desde el sureste de Ecuador, delimitados por la zona sur de los Andes ecuatorianos en la provincia de Zamora Chinchipe, y recorriendo por la zona norte del Marañón, hasta la zona de la Libertad (Brewer, 2020). Esta es una pequeña región de bosque seco que se extiende desde el norte de Zumba hasta la zona de bosques secos del río Marañón (Linares-Palomino, 2004). Parece claro que la cordillera Oriental de Ecuador y la cordillera central de los Andes en Perú aíslan las poblaciones de esta subespecie (Hartley, 2003) con las de las subespecies más cercanas geográficamente. Sin embargo, llama la atención que, a pesar de que para *S. s. peruvianus* se prediga una distribución potencial que se va hasta el sur de Colombia, esta subespecie solo esté en Ecuador el pie de monte al sur del valle del Río Zamora.

Finalmente, dado que la filogenia mostró que *Saltator striatipectus* podría ser parafilético, dada la posición de *S. s. peruvianus*, es necesario analizar un mayor número de muestras de *S. s. peruvianus*. Este análisis también debería incluir más muestras de *S. coerulescens* de la Amazonía ecuatoriana (de donde proviene la muestra hermana a *S. striatipectus*, a excepción de *S. s. peruvianus*). De igual modo, es necesario realizar análisis cuantitativos detallados para comprender las diferencias en los nichos de las poblaciones hermanas. Este esfuerzo también debería incluir muestras de las subespecies de *S. coerulescens* adyacentes a las poblaciones de *S. striatipectus*. Dicha inclusión permitiría explorar si la incongruencia entre la predicción de los modelos de

nicho y la ausencia de registros de esta especie en sus diferentes poblaciones pudiera deberse a un fenómeno de exclusión competitiva con poblaciones de *S. coerulescens*.

## CONCLUSIONES

Debido al amplio rango de distribución que presenta *Saltator striatipectus* y la gran diversificación de subespecies que posee, es un buen ejemplo para analizar cómo se dan estos procesos de diversificación en aves en la región del Neotrópico. En resumen, durante los análisis filogenéticos se logró observar la formación de cuatro clados, siendo tres bastante congruentes con las subespecies ecuatorianas y peruanas.

El análisis de nichos ecológicos hizo posible explorar cuáles fueron las barreras biogeográficas que pueden haber influido en los procesos de diversificación para cada subespecie. También fue posible analizar que, en el caso de Ecuador, los parches de bosques secos costeros o de valles interandinos, separados entre sí por barreras como montañas de gran altitud o bosques montanos, forman parte fundamental de la separación de las subespecies en este país. Es decir, resalta la importancia del nicho ecológico al que se encuentran limitadas estas subespecies.

Sin embargo, es necesario incluir en el análisis a las tres subespecies que no pudieron ser analizadas durante este estudio. Estas se encuentran en islas de Panamá, existen pocos datos de presencia y no existen tejidos preservados para realizar análisis filogenéticos. También es necesario conseguir más datos geográficos de cada subespecie y aumentar la especificidad de las variables utilizadas para analizar mejor los nichos ecológicos en los que se encuentra cada una de las subespecies.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguirre, Z., Kvist, L., & Sánchez, T. (2006). Bosques secos en Ecuador y su diversidad.

*Botánica Económica de Los Andes Centrales*, 8, 162–187.

[http://beisa.dk/Publications/BEISA Book pdfer/Capitulo 11.pdf](http://beisa.dk/Publications/BEISA%20Book%20pdfer/Capitulo%2011.pdf)

Astuti, D., & Priyono, S. N. (2016). Nucleotide variation in the NADH dehydrogenase

subunit-2 gene sequences of Lorikeet (genus *Trichoglossus*) birds from Sulawesi

Island. *AIP Conference Proceedings*, 1744. <https://doi.org/10.1063/1.4953488>

Brewer, D. (2020). Streaked Saltator (*Saltator striatipectus*). In E. del Hoyo, J., Elliott,

A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana (Ed.), *Handbook of the Birds of the*

*World Alive*. Lynx Edicions. Barcelona. <https://www.hbw.com/node/62209>

Burns, K. J., & Naoki, K. (2004). Molecular phylogenetics and biogeography of

Neotropical tanagers in the genus *Tangara*. *Molecular Phylogenetics and*

*Evolution*, 32(3), 838–854. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.013>

Bush, G. L. (1975). Modes of Animal Speciation. *Annual Review of Ecology and*

*Systematics*, 6(1), 339–364. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.06.110175.002011>

Castillo-Cárdenas, M. F., Díaz-Gonzales, F., Cerón-Souza, I., Sanjur, O., & Toro-Perea,

N. (2015). Jumping a geographic barrier: diversification of the mangrove species

*Pelliciera rhizophorae* (Tetrameristaceae) across the Central American Isthmus.

*Tree Genetics and Genomes*, 11(1). <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0822-1>

Chaves, J. A., Hidalgo, J. R., & Klicka, J. (2013). Biogeography and evolutionary

history of the neotropical genus saltator (Aves: Thraupini). *Journal of*

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around these publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

- Biogeography*, 40(11), 2180–2190. <https://doi.org/10.1111/jbi.12150>
- Coltorti, M., & Ollier, C. D. (2000). Geomorphic and tectonic evolution of the Ecuadorian Andes. *Geomorphology*, 32(1–2), 1–19. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(99\)00036-7](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(99)00036-7)
- Dodd, L. E., & Pepe, M. S. (2003). Partial AUC estimation and regression. *Biometrics*, 59(3), 614–623. <https://doi.org/10.1111/1541-0420.00071>
- Guindon, S., & Gascuel, O. (2003). A Simple, Fast, and Accurate Algorithm to Estimate Large Phylogenies by Maximum Likelihood. *Systematic Biology*, 52(5), 696–704. <https://doi.org/10.1080/10635150390235520>
- Gutiérrez-Pinto, N., Cuervo, A. M., Miranda, J., Pérez-Emán, J. L., Brumfield, R. T., & Cadena, C. D. (2012). Non-monophyly and deep genetic differentiation across low-elevation barriers in a Neotropical montane bird (*Basileuterus tristriatus*; Aves: Parulidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64(1), 156–165. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.03.011>
- Hartley, A. (2003). *Andean uplift and climate change*. 160, 7–10.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hoang, D. T., Chernomor, O., Von Haeseler, A., Minh, B. Q., & Vinh, L. S. (2018). UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2), 518–522. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx281>

- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y. W., & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29(6), 1695–1701. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Lessios, H. A., Kessing, B. D., Robertson, D. R., & Paulay, G. (1999). Phylogeography of the Pantropical Sea Urchin *Eucidaris* in Relation to Land Barriers and Ocean Currents. *Evolution*, 53(3), 806. <https://doi.org/10.2307/2640720>
- Letunic, I., & Bork, P. (2019). Interactive Tree of Life (iTOL) v4: Recent updates and new developments. *Nucleic Acids Research*, 47(W1), 256–259. <https://doi.org/10.1093/nar/gkz239>
- Linares-Palomino, R. (2004). Los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos: I. El concepto de los bosques secos en el Perú. *Arnaldoa*, 11(January 2004), 85–102.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2018). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version
- Neteler, M., & Mitasova, H. (2008). Open source GIS: A GRASS GIS approach. *Open Source GIS: A GRASS GIS Approach*, November, 1–406. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-68574-8>
- Newton, I., & Brockie, K. (2003). *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press.
- Peñafiel, N., Flores, D. M., Rivero De Aguilar, J., Guayasamin, J. M., & Bonaccorso, E. (2019). A cost-effective protocol for total DNA isolation from animal tissue.

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around these publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

*Neotropical Biodiversity*, 5(1), 69–74.

<https://doi.org/10.1080/23766808.2019.1706387>

Phillips, S. B., Aneja, V. P., Kang, D., & Arya, S. P. (2006). Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. *International Journal of Global Environmental Issues*, 6(2–3), 231–252.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

Pliscoff, P., & Fuentes-Castillo, T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: Una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, 2011(48), 61–79.

<https://doi.org/10.4067/s0718-34022011000100005>

Ripma, L. A., Simpson, M. G., & Hasenstab-Lehman, K. (2014). Geneious! Simplified Genome Skimming Methods for Phylogenetic Systematic Studies: A Case Study in *Oreocarya* (Boraginaceae). *Applications in Plant Sciences*, 2(12), 1400062.

<https://doi.org/10.3732/apps.1400062>

Rocha, A. V., Rivera, L. O., Martinez, J., Prestes, N. P., & Caparroz, R. (2014).

Biogeography of speciation of two sister species of neotropical amazona (Aves, Psittaciformes) Based on mitochondrial sequence data. *PLoS ONE*, 9(9), 1–10.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108096>

Seutin, G., Brawn, J., Ricklefs, R., & Berminham, E. (1993). Genetic divergence among populations of a tropical passerine, the streaked saltator (*Saltator albicollis*). *The Auk*, 110(1), 117–126. <https://doi.org/10.2307/4088238>

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

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETheses..>

for a PCR-Based Approach to Mitochondrial Genome Sequencing in Birds and Other Vertebrates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(2), 105–114.

<https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0602>

Tavares, E. S., Gonçalves, P., Miyaki, C. Y., & Baker, A. J. (2011). DNA barcode detects high genetic structure within neotropical bird species. *PLoS ONE*, 6(12).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028543>

Thompson, J. D., Gibson, T. J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., & Higgins, D. G. (1997).

The CLUSTAL X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 25(24), 4876–

4882. <https://doi.org/10.1093/nar/25.24.4876>

Trifinopoulos, J., Nguyen, L. T., von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2016). W-IQ-TREE:

a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*, 44(W1), W232–W235. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>

Weir, J. T., & Price, M. (2011). Andean uplift promotes lowland speciation through

vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. *Molecular Ecology*,

20(21), 4550–4563. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05294.x>

## ANEXO A: FIGURAS

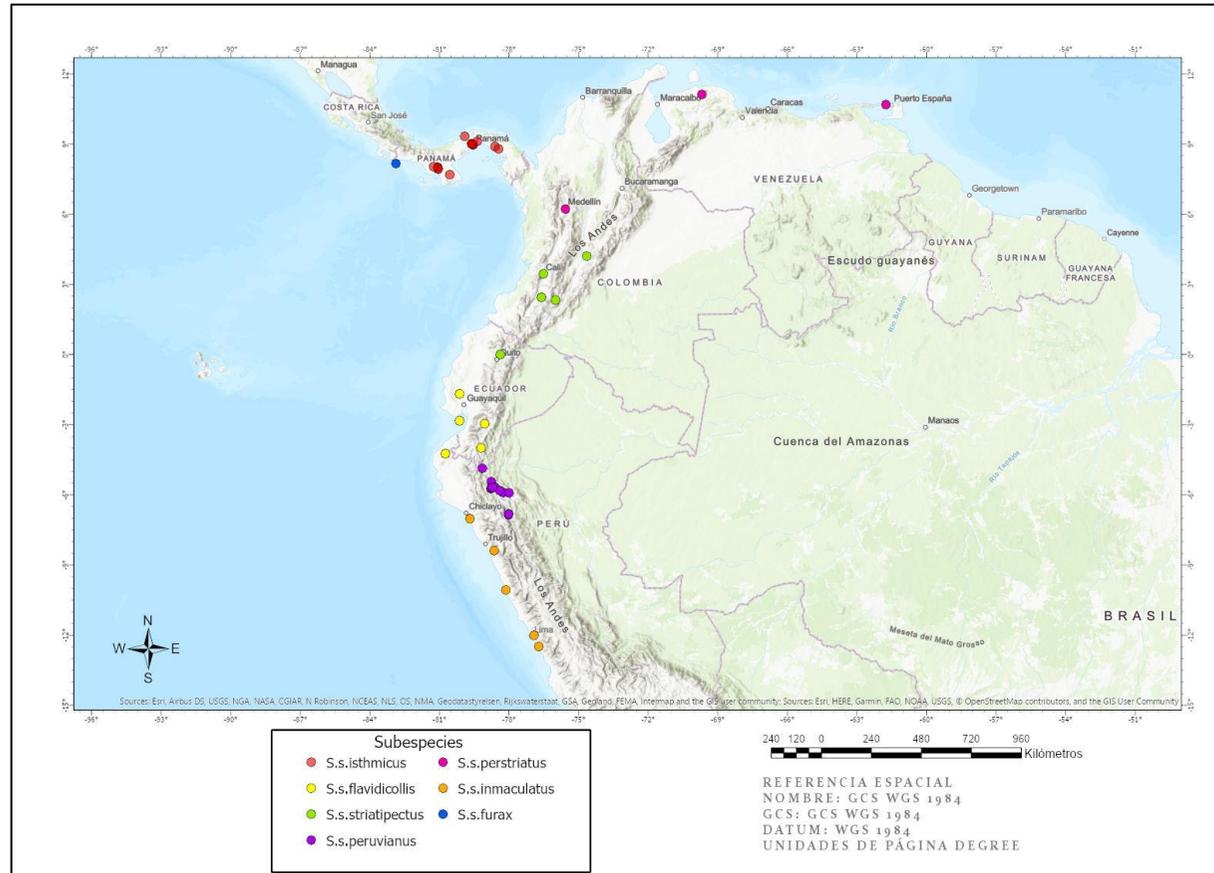


Figura 1: Mapa de distribución de las subespecies de *Saltator striatipectus*.

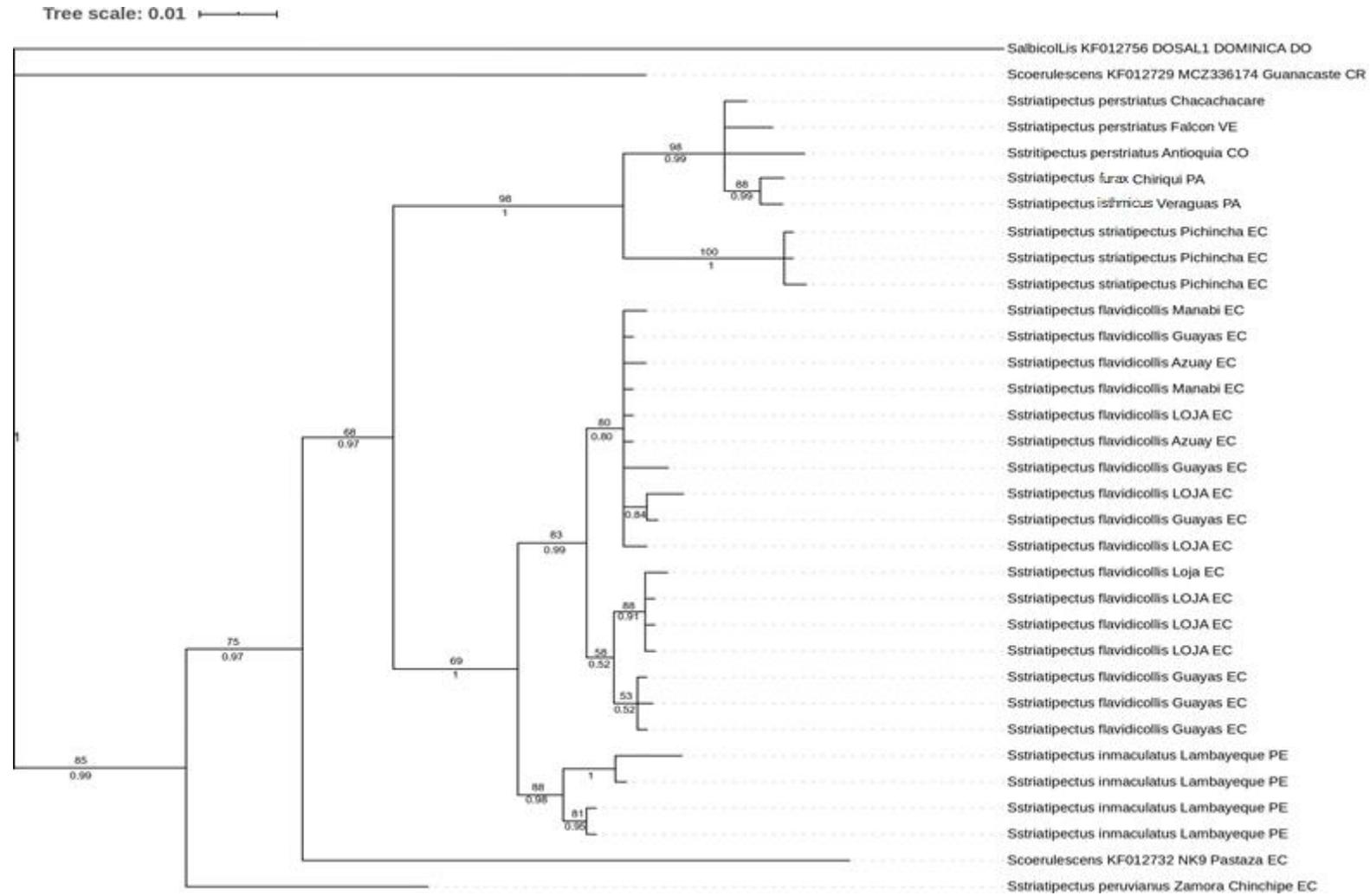
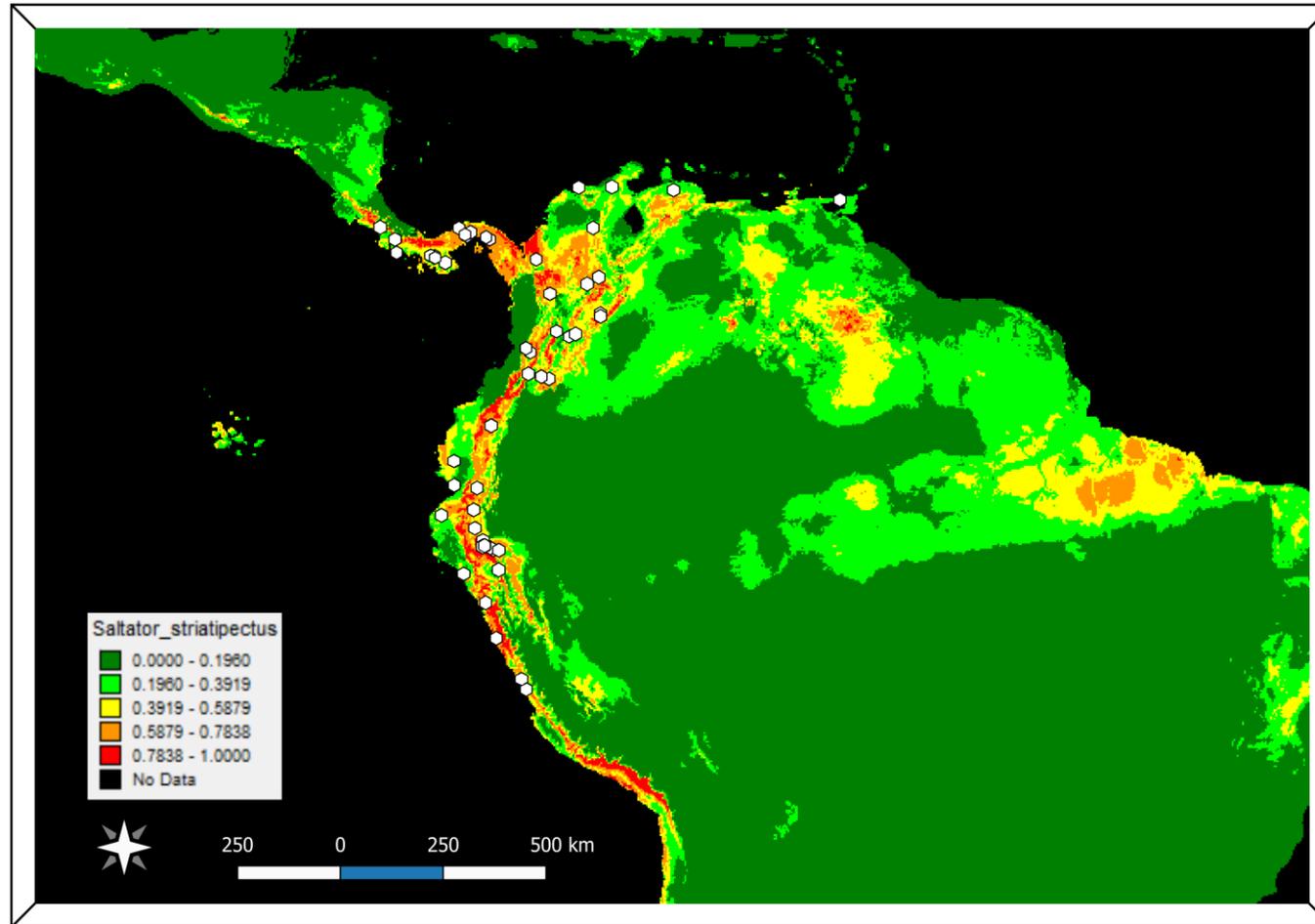


Figura 2: Árbol con máxima verosimilitud del gen ND2 para secuencias de *Saltator striatipectus*. El número en las ramas representa los valores soporte de cada nodo (inferencia bayesiana soportado por las probabilidades posteriores/máxima verosimilitud soportado por bootstrap).



*Figura 3:* Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1 y editado en QGIS3.12.1. Los colores rojos indican el hábitat más apto para la especie y con verde los menos idóneos, los puntos rosados representan la presencia de muestras de *S. striatipectus*.

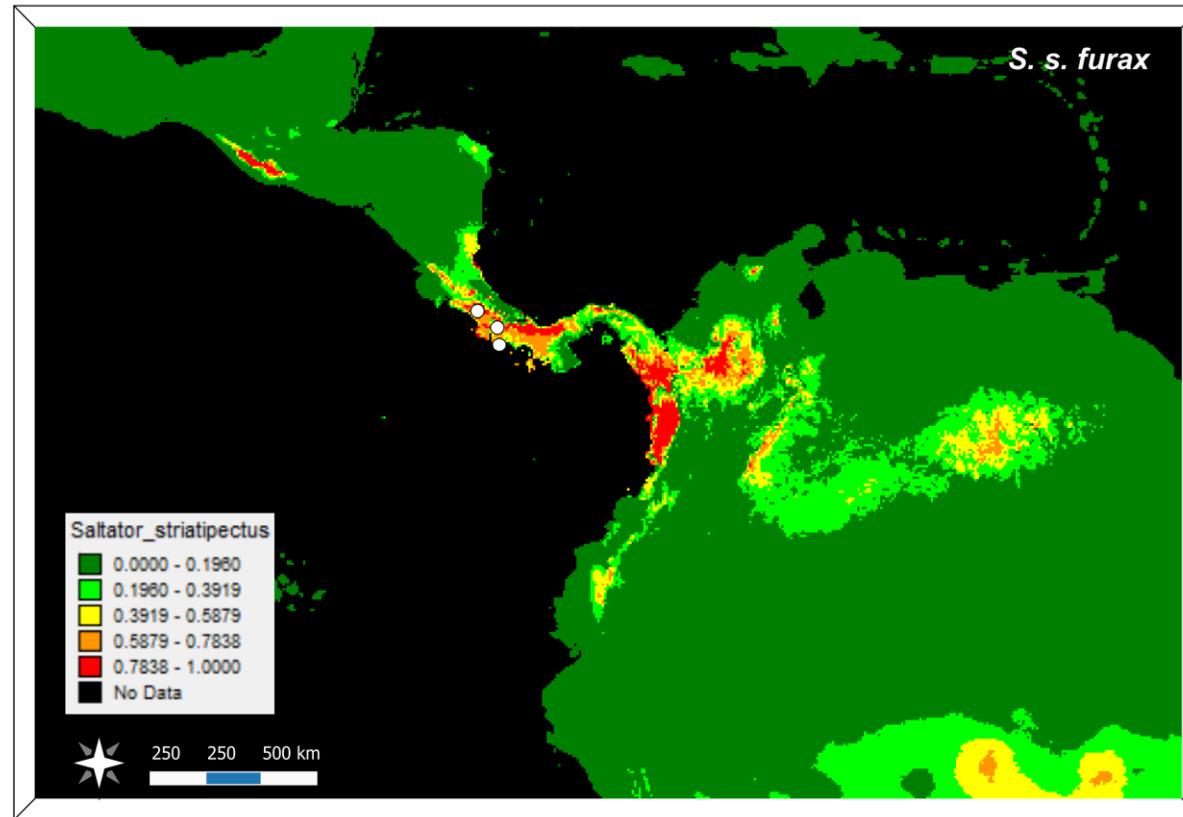


Figura 4: Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus furax* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus*.

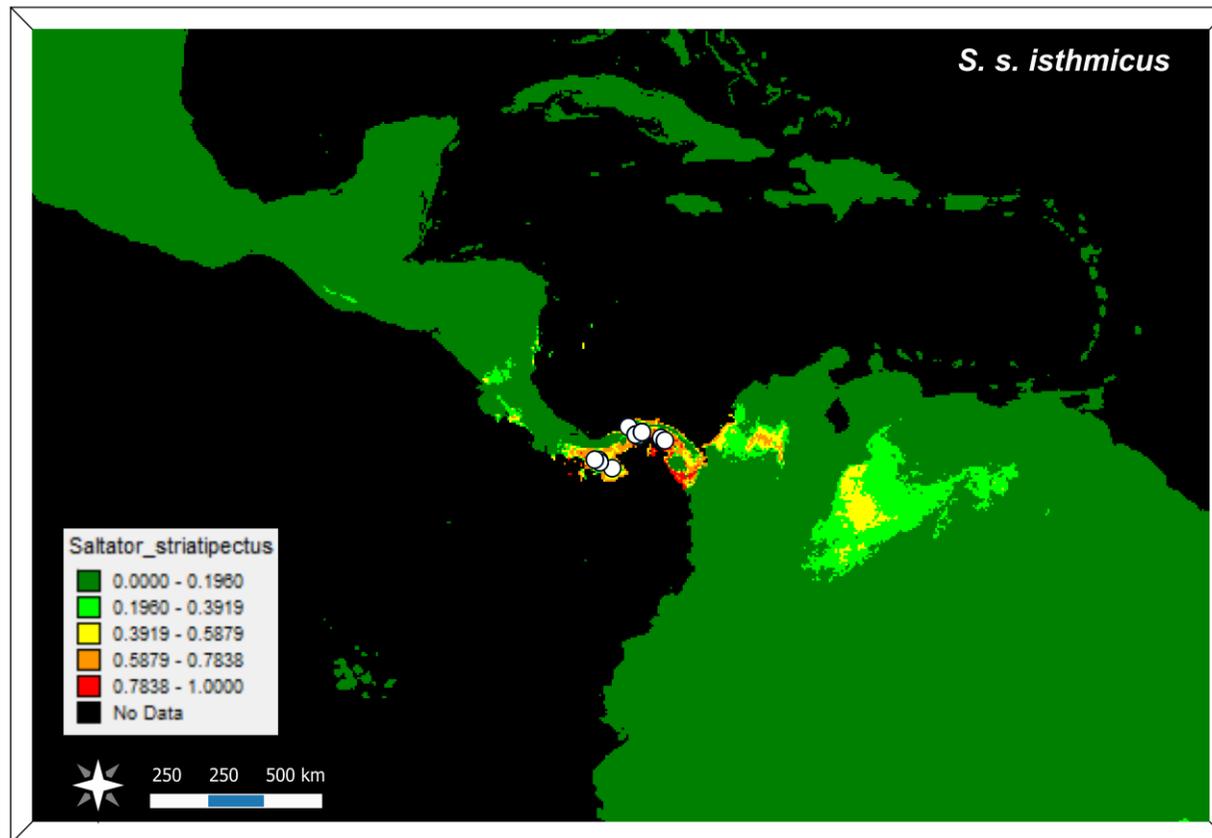


Figura 5: Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus isthmicus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus*

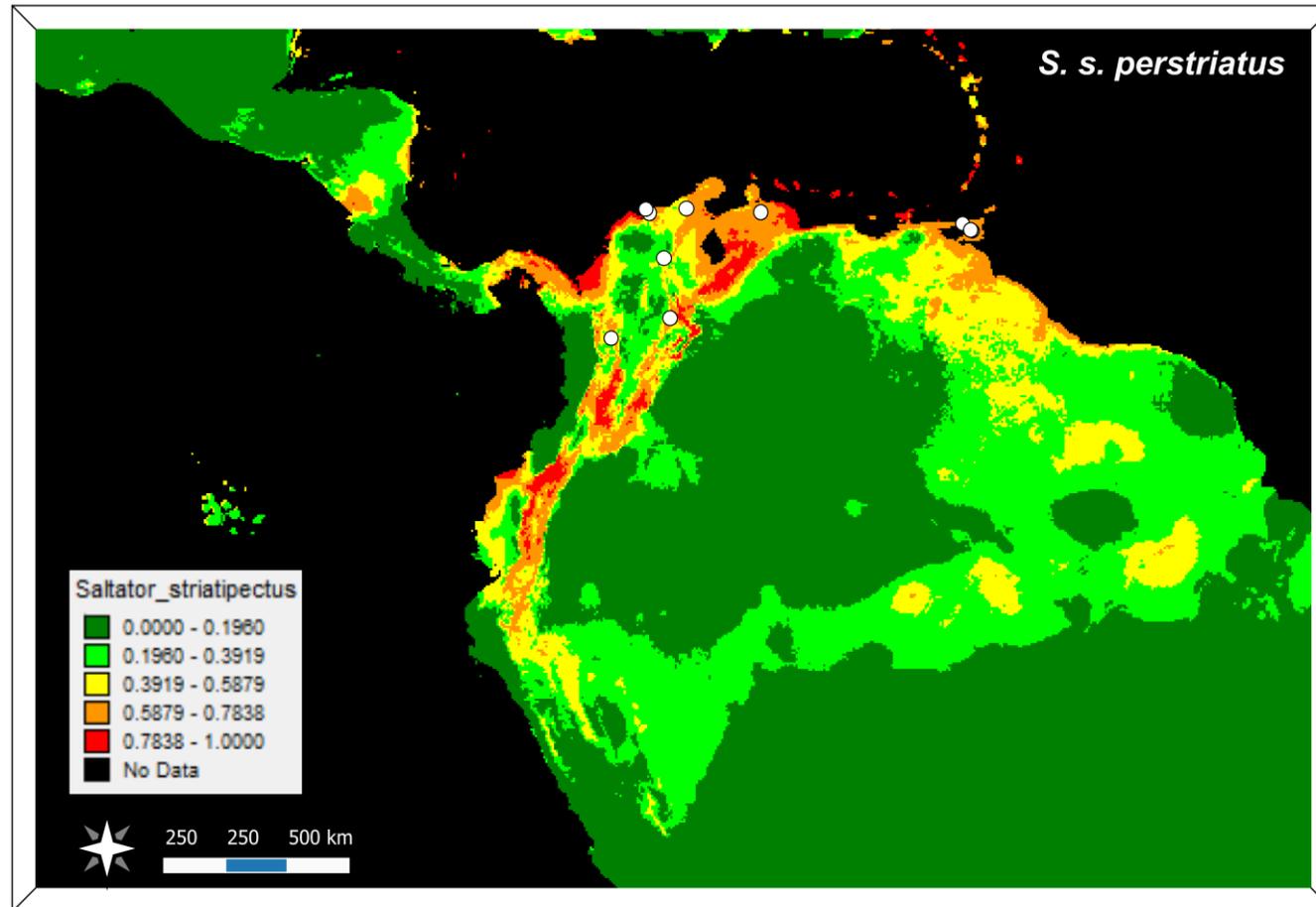


Figura 6: Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus perstriatus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus*.

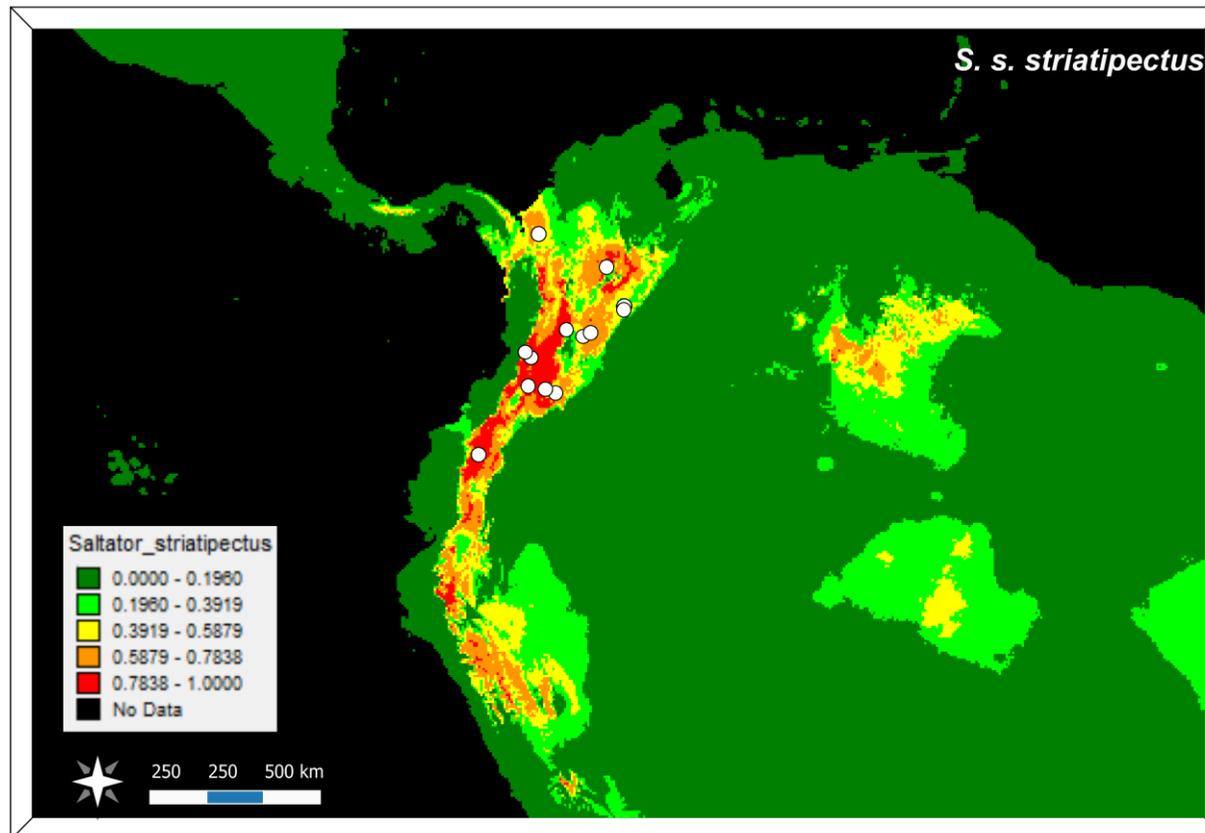


Figura 7: Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus striatipectus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus*.

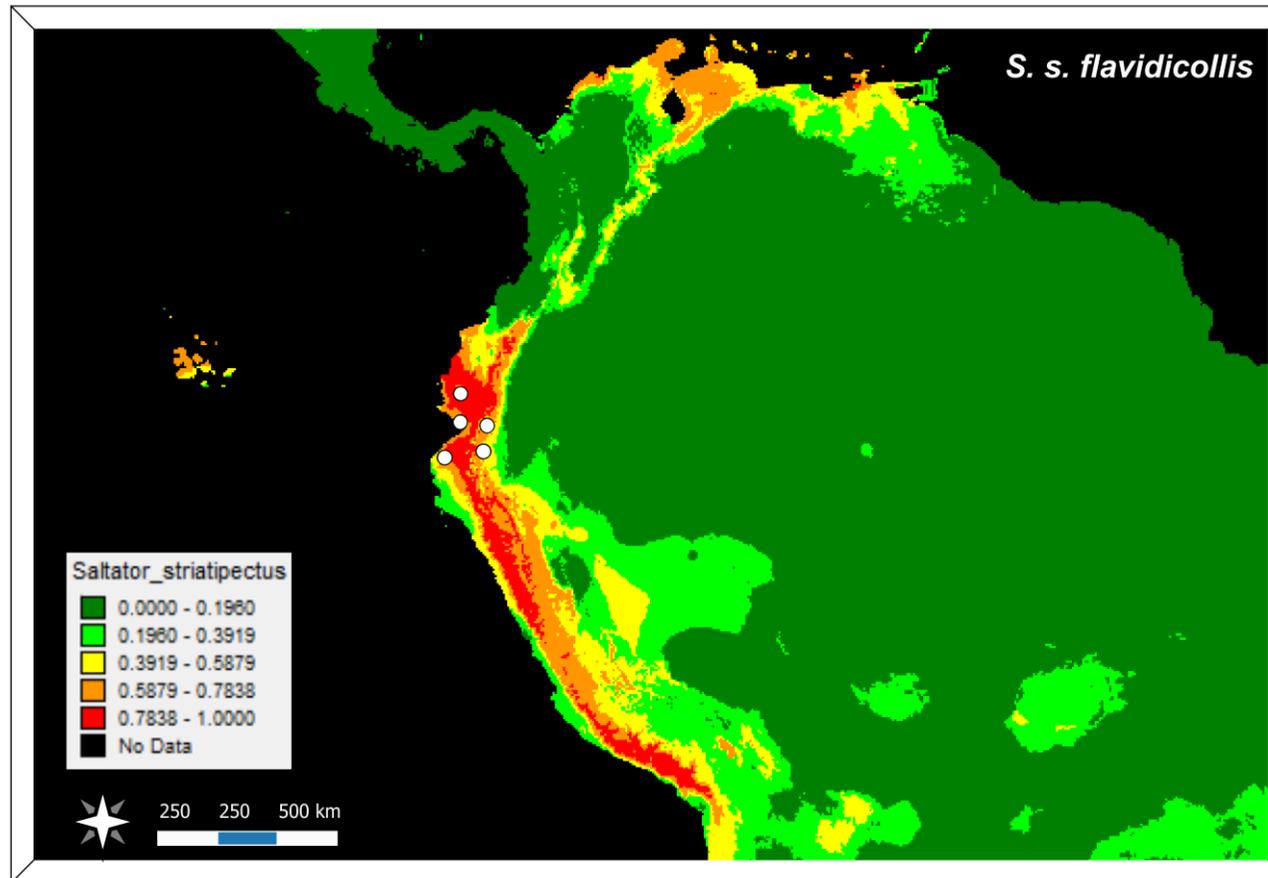


Figura 8: Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus flavidicollis* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus*.

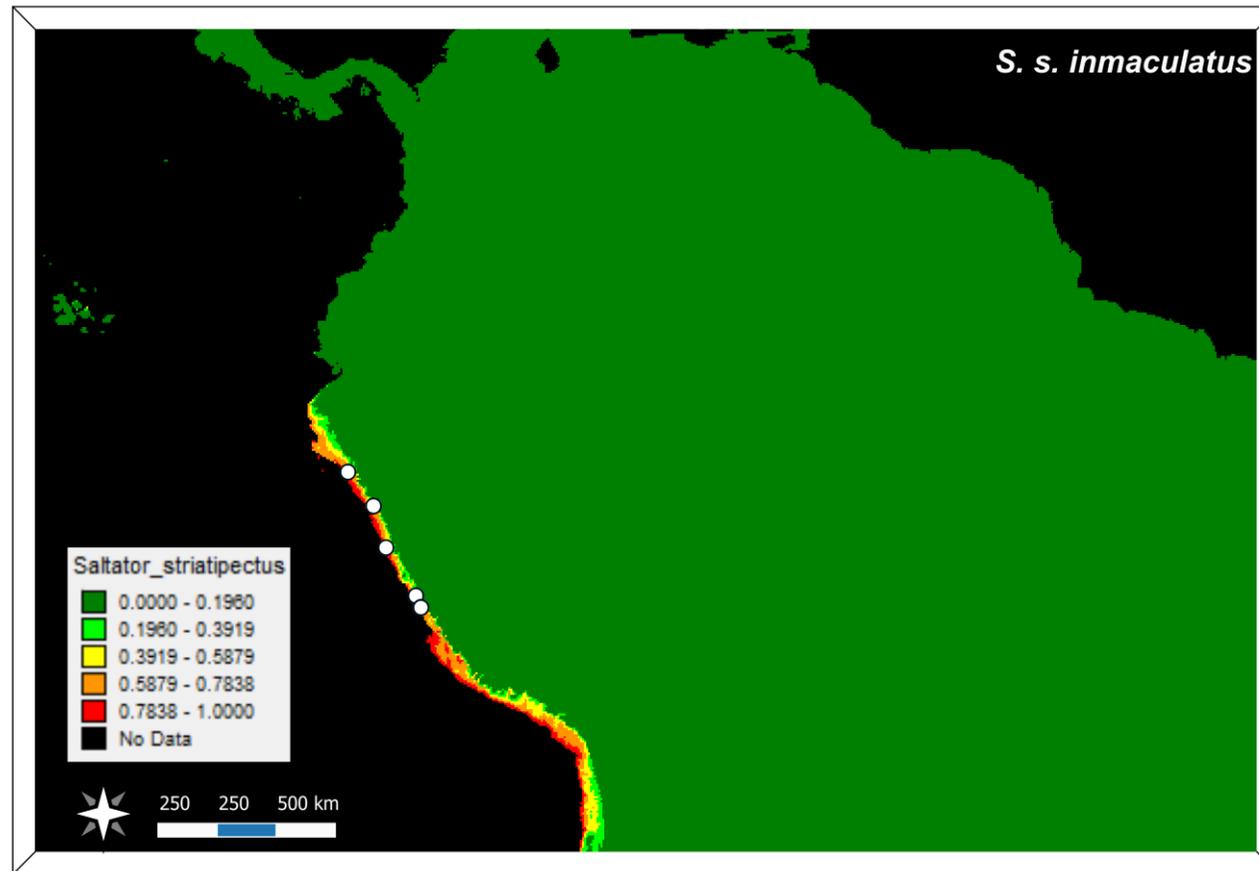
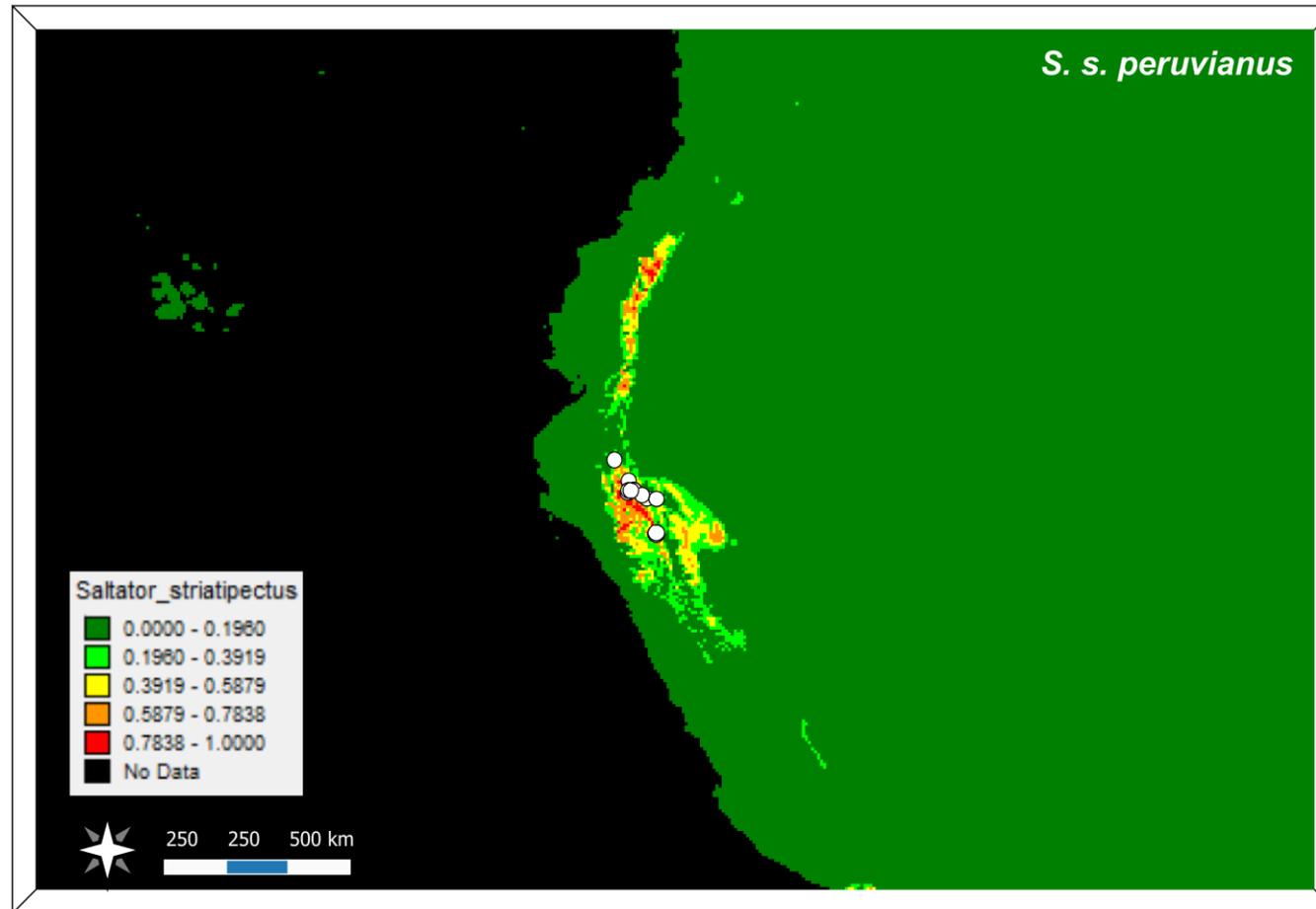


Figura 9: Distribución potencial prevista para *Saltator striatipectus immaculatus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus*.



*Figura 10:* Distribución potencial prevista para las subespecies analizadas de *Saltator striatipectus peruvianus* en el Neotrópico a partir del mejor modelo de nicho ecológico generado por MaXent 3.4.1. Los colores rojos indican las zonas de máxima idoneidad ecológica para la especie y con verde que tienen menos probabilidad, los puntos blancos representan la presencia de organismos de cada subespecie de *S. striatipectus*.

## ANEXO B: TABLAS

Tabla 1: Cálculo de las distancias genéticas no corregidas de las secuencias de subespecies de *Saltator striatipectus*

|   | Subespecie                           | 1      | 2      | 3      | 4      | 5      | 6      | 7 |
|---|--------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---|
| 1 | <i>S.striatipectus furax</i>         | -      |        |        |        |        |        |   |
| 2 | <i>S.striatipectus isthmicus</i>     | 0.0019 | -      |        |        |        |        |   |
| 3 | <i>S.striatipectus perstriatus</i>   | 0.0039 | 0.0039 | -      |        |        |        |   |
| 4 | <i>S.striatipectus striatipectus</i> | 0.2761 | 0.2751 | 0.2770 | -      |        |        |   |
| 5 | <i>S.striatipectus flavidicollis</i> | 0.0330 | 0.0310 | 0.0310 | 0.2698 | -      |        |   |
| 6 | <i>S.striatipectus peruvianus</i>    | 0.0400 | 0.0399 | 0.0389 | 0.2672 | 0.0399 | -      |   |
| 7 | <i>S.striatipectus immaculatus</i>   | 0.0328 | 0.0308 | 0.0308 | 0.2654 | 0.0097 | 0.0357 | - |

*Tabla 2:* Valores del área bajo la curva (AUC) para cada uno de los modelos generados con MaXent 3.4.1 que indican la precisión de cada modelo. Valores en el rango de 0.7 a 0.9 se considera aceptable y de 0.9 a es un modelo de alta precisión.

| <b>Subespecie</b>                           | <b>AUC</b> |
|---|------------|
| <i>Saltator striatipectus</i>               | 0.993      |
| <i>Saltator striatipectus furax</i>         | 0.999      |
| <i>Saltator striatipectus isthmicus</i>     | 0.998      |
| <i>Saltator striatipectus perstriatus</i>   | 0.993      |
| <i>Saltator striatipectus striatipectus</i> | 0.996      |
| <i>Saltator striatipectus flavidicollis</i> | 0.993      |
| <i>Saltator striatipectus peruvianus</i>    | 0.999      |
| <i>Saltator striatipectus immaculatus</i>   | 0.998      |

Tabla 3: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para *Saltator striatipectus*.

| <b>Variable</b>                          | <b>% de contribución</b> |
|--|--------------------------|
| Temperatura estacional                   | 63.1%                    |
| Isotermalidad                            | 12.4%                    |
| Temperatura más alta del mes más cálido  | 5.8%                     |
| Precipitación del mes más seco           | 5.4%                     |
| Rango diurno medio                       | 3.7%                     |
| Precipitación anual                      | 3.3%                     |
| Precipitación del trimestre más húmedo   | 1.4%                     |
| Precipitación del trimestre más frío     | 1.3%                     |
| Temperatura media del trimestre más frío | 1.2%                     |
| Rango de temperatura anual               | 1.0%                     |
| Temperatura mínima en el mes más frío    | 0.8%                     |
| Precipitación estacional                 | 0.2%                     |
| Precipitación en el mes más húmedo       | 0.1%                     |
| Temperatura media anual                  | 0.1%                     |

Tabla 4: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para *Saltator striatipectus furax*.

| <b>Variable</b>                            | <b>% de contribución</b> |
|--|--------------------------|
| Precipitación anual                        | 37.8%                    |
| Isotermalidad                              | 28.9%                    |
| Temperatura estacional                     | 13.1%                    |
| Precipitación del mes más seco             | 8.8%                     |
| Precipitación del trimestre más húmedo     | 5.1%                     |
| Precipitación del trimestre más cálido     | 2.1%                     |
| Precipitación del trimestre más húmedo     | 1.3%                     |
| Rango de temperatura anual                 | 1.2%                     |
| Precipitación del trimestre más frío       | 0.8%                     |
| Temperatura media del trimestre más húmedo | 0.4%                     |
| Rango diurno medio                         | 0.4%                     |
| Precipitación estacional                   | 0.2%                     |

Tabla 5: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para *Saltator striatipectus isthmicus*.

| Variable                             | % de contribución |
|--------------------------------------|-------------------|
| Rango de temperatura anual           | 17.7%             |
| Precipitación del mes más seco       | 14.1%             |
| Temperatura estacional               | 12.5%             |
| Rango diurno medio                   | 11.9%             |
| Precipitación del trimestre más frío | 11.2%             |
| Isotermalidad                        | 10.1%             |
| Precipitación anual                  | 7.7%              |
| Temperatura del trimestre más frío   | 7.7%              |
| Precipitación del trimestre más seco | 2.0%              |
| Precipitación estacional             | 1.9%              |
| Precipitación del mes más húmedo     | 1.8%              |
| Rango de temperatura media           | 1.0%              |
| Temperatura media anual              | 0.4%              |

Tabla 6: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para *Saltator striatipectus perstriatus*.

| Variable                                 | % de contribución |
|--|-------------------|
| Isotermalidad                            | 55.7%             |
| Temperatura estacional                   | 11.9%             |
| Rango diurno medio                       | 8.1%              |
| Rango de temperatura anual               | 6.3%              |
| Temperatura mínima del mes más frío      | 5.6%              |
| Temperatura media del trimestre más frío | 4.8%              |
| Precipitación del mes más seco           | 3.3%              |
| Precipitación del trimestre más húmedo   | 2.0%              |
| Precipitación del trimestre más frío     | 1.3%              |
| Precipitación del trimestre más seco     | 0.9%              |

Tabla 7: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 1 para *Saltator striatipectus striatipectus*.

| Variable                                 | % de contribución |
|--|-------------------|
| Isotermalidad                            | 74.7%             |
| Temperatura estacional                   | 7.6%              |
| Precipitación del mes más seco           | 5.7%              |
| Precipitación del trimestre más frío     | 3.8%              |
| Temperatura media del trimestre más frío | 2.8%              |
| Rango diurno medio                       | 1.7%              |
| Precipitación estacional                 | 1.6%              |
| Temperatura mínima del mes más frío      | 1.3%              |
| Precipitación del trimestre más seco     | 0.4%              |
| Precipitación del trimestre más húmedo   | 0.3%              |
| Precipitación del trimestre más cálido   | 0.1%              |

Tabla 8: Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para *Saltator striatipectus flavidicollis*.

| <b>Variables</b>                         | <b>% de contribución</b> |
|--|--------------------------|
| Isotermalidad                            | 65.4%                    |
| Temperatura estacional                   | 11.3%                    |
| Precipitación anual                      | 9.7%                     |
| Precipitación del trimestre más frío     | 9.5%                     |
| Precipitación del trimestre más caliente | 1.9%                     |
| Rango de temperatura anual               | 1.1%                     |
| Rango diurno medio                       | 1.1%                     |

*Tabla 9:* Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para *Saltator striatipectus immaculatus*.

| <b>Variables</b>                         | <b>% de contribución</b> |
|--|--------------------------|
| Precipitación anual                      | 42.1%                    |
| Temperatura estacional                   | 31.0%                    |
| Rango de temperatura anual               | 28.3%                    |
| Temperatura mínima del mes más frío      | 25.7%                    |
| Isotermalidad                            | 0.3%                     |
| Precipitación del trimestre más seco     | 0.3%                     |
| Temperatura media del trimestre más frío | 0.1%                     |
| Temperatura media anual                  | 0.1%                     |

*Tabla 10:* Porcentaje de contribución de las variables de BioClim en la generación del modelo por Maxent 3.4.1 para *Saltator striatipectus peruvianus*.

| <b>Variables</b>                         | <b>% de contribución</b> |
|--|--------------------------|
| Isotermalidad                            | 53.2%                    |
| Precipitación anual                      | 15.6%                    |
| Precipitación estación                   | 11.0%                    |
| Rango diurno medio                       | 7.9%                     |
| Temperatura media del trimestre más frío | 3.6%                     |
| Precipitación del mes más seco           | 1.8%                     |
| Temperatura estacional                   | 1.1%                     |
| Rango de temperatura anual               | 0.3%                     |

Tabla 11: Muestras utilizadas para desarrollar los árboles filogenéticos con especie y subespecie, voucher, número de acceso de GenBank y ubicación del muestreo.

| Voucher            | Especie                       | Subespecie           | País       | Provincia/Departamento/Estado | ND2 acc. no. |
|--------------------|-------------------------------|----------------------|------------|-------------------------------|--------------|
| jtw409             | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>furax</i>         | Panamá     | Chiriquí                      | KF012760     |
| gms1063            | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>isthmicus</i>     | Panamá     | Veraguas                      | KF012761     |
| 1CE6SAA000_H12     | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>perstriatus</i>   | Colombia   | Antioquia                     | -            |
| IC1005             | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>perstriatus</i>   | Venezuela  | Falcon                        | KF012768     |
| CCSAL1             | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>perstriatus</i>   | Trinidad   | Chacachacare Island           | KF012769     |
| MZUTI-154          | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>striatipectus</i> | Ecuador    | Pichincha                     | -            |
| MZUTI-196          | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>striatipectus</i> | Ecuador    | Pichincha                     | -            |
| MZUTI-206          | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>striatipectus</i> | Ecuador    | Pichincha                     | -            |
| MZUTI 189-AVES 303 | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Guayas                        | -            |
| MZUTI 190-AVES 304 | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Guayas                        | -            |
| MZUTI 191-AVES 305 | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Guayas                        | -            |
| MZUTI 193-AVES 307 | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Guayas                        | -            |
| MZUTI 194-AVES 308 | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Guayas                        | -            |
| MZUTI 195-AVES 309 | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Guayas                        | -            |
| JGL032             | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Manabí                        | -            |
| JGL064             | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Manabí                        | -            |
| ANSP3580           | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Azuay                         | KF012763     |
| FS1 //ZMUctiss     | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Azuay                         | KF012765     |
| D32                | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Loja                          | -            |
| D33                | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Loja                          | -            |
| D65                | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Loja                          | -            |
| ANSP4604           | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>flavidicollis</i> | Ecuador    | Loja                          | KF012762     |
| PUSAL5251          | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>immaculatus</i>   | Peru       | Lambayeque                    | KF012766     |
| LSUB5251           | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>immaculatus</i>   | Peru       | Lambayeque                    | GU215418     |
| LSUMZB449          | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>immaculatus</i>   | Peru       | Lambayeque                    | JN810516     |
| LSUB449            | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>immaculatus</i>   | Peru       | Lambayeque                    | KF012767     |
| ANSP4541           | <i>Saltator striatipectus</i> | <i>peruvianus</i>    | Ecuador    | Zamora-Chinchipe              | KF012764     |
| NK9                | <i>Saltator coerulescens</i>  | <i>azarae</i>        | Ecuador    | Pastaza                       | KF012732     |
| MCZ336174          | <i>Saltator coerulescens</i>  | -                    | Costa Rica | Guanacaste                    | KF012729     |
| DOSAL1             | <i>Saltator albicollis</i>    | <i>guadalupensis</i> | Dominica   | Dominica                      | KF012756     |

**Note:** The following document is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this document – in whole or in part – should not be considered a publication. For further information see *Discussion document on best practice for issues around theses publishing* available on <http://bit.ly/COPETHeses..>