

00343
3.
20j



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**VARIACIÓN GEOGRÁFICA DE LAS
FORMAS NORTE Y
CENTROAMERICANAS DEL GÉNERO
Troglodytes, CON ÉNFASIS EN *T.
brunneicollis*, *T. rufociliatus* Y *T.
ochraceus*.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA ANIMAL)

P R E S E N T A :

GRISelda ESCALONA SEGURA

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

MEXICO, D. F.

1995

FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 está 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.

La Saltapared

*Volando del vértice
del mal y del bien,
es independiente
la saltapared.*

*Y su principado,
la ermita que fue
granero después.*

*Sobre los tableros
de la ruina fiel
la saltapared
juega su ajedrez,
sin tumbar la reina,
sin tumbar al rey...*

*Ave matemática
nivelada es
como una ruleta
que baja y que sube
feliz, al cordel.*

*Su voz vergonzante
llora la doblez
con que el mercader
se llevó al canario
y al gorrion también
a la plaza pública,
a sacar la suerte
del señor burgués.*

*Del tejado bebe
agua olvidadiza
de los aguaceros,
porque transparente
su cuerpo albañil
gratuito nivel.*

*Y al ángel que quiere
reconstruir la ermita
del eterno Rey,
sirve de plomada
la saltapared.*

Ramón López Velarde

A la memoria de mi madre.

Petra Segura García

A mi padre, por su amor, comprensión y apoyo.

Amancio Escalona y Castillo

*A mis hermanos por su apoyo incondicional
Alejandra, Amado, Gabriel, Héctor,
Joaquín y Sergio.*

*A la memoria de mi tío
Mario Segura García*

*A Jorge A. Vargas
por su infinito amor y constante apoyo.*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las instituciones que de alguna forma apoyaron las estancias en los museos del extranjero (CONABIO-A002, DGAPA-IN203493, CONACyT-NSFG011.4532 Y PADEP-fe923), así como a la DGAPA por haber sustentado mis estudios de maestría.

También quiero expresar mis más sinceros agradecimientos a todas aquellas personas que de alguna manera me ayudaron en la realización y terminación de este escrito. En particular a Hesiquio Benítez y a Rocío Villalón; pues ellos fueron los que me pusieron de nuevo dentro del mundo de la ornitología y lo hicieron justo cuando ya mis esperanzas casi estaban perdidas. También fue por medio de ellos que entré al Museo de Zoología y fui asesorada por el Maestro Adolfo G. Navarro Sigüenza. Por supuesto, al *Jefecito Santo* le estaré eternamente agradecida por su apoyo académico y moral.

Al Dr. Andrew Townsend Peterson, le agradezco haberme introducido al mundo de los saltaparedes. También a él le debo, el continuar en el mundo ornitológico, ver el mundo de las aves desde puntos de vista diferentes y seguirme metiendo en más problemas ornitológicos.

La Doctora Patricia Escalante me dió las ideas iniciales para escoger los caracteres de mis saltaparedes, pero también me enseñó los análisis de procedimientos simultáneos, para analizar parte de los resultados. Así que lo mínimo que puedo decirle es "muchas gracias".

La revisión de manuscritos siempre es un trabajo laborioso y a veces hasta tedioso, por eso les agradezco a los sinodales su paciencia y comentarios valiosos para mejorar este escrito: M. en C. Adolfo G. Navarro Sigüenza, Dr. Andrew Townsend Peterson, M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley, Dr. Víctor Sánchez Cordero, M. en C. Livia León Paniagua, M. en C. Hugo Ponce Ulloa y M. en C. David Espinosa Organista.

Jorge A. Vargas, ha sufrido conmigo todos los problemas que se presentan para finalizar una maestría. Sus comentarios sobre la tesis definitivamente fueron relevantes para aclarar mis ideas.

Aunque mis hermanos digan que no tienen que ver nada con mi tesis; a ellos les debo muchos favores. Una muestra de ello son las figuras que se encuentran en la sección de métodos, que mi hermano Héctor me hizo favor de dibujar. Yo nada más las pasé a la computadora.

A los compañeritos del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", les agradezco su amistad y apoyo.

A Miriam Torres y a Rocío Villalón, gracias por ofrecerme comunicación sincera y productiva en el campo de la ornitología.

A Hugo Ponce por sus comentarios que siempre hacen ejercitar el cuestionamiento en la ciencia.

A Yolanda Morales, le agradezco sinceramente su ayuda, sus consejos y su amistad.

Gracias a todos las personas que me ayudaron durante mis estancias en las colecciones y museos:

AMNH	Dra. Mary Le Croy y Dra. Patricia Escalante	IBUNAM	Dra. Patricia Escalante y Bióloga Noemí Chávez
ANSP	Dr. Frank Gill	INHN	Biól. Eduardo Morales
DMNH	Biol. Gene Hess	UMSNH	M. en C. Laura Villaseñor
ENCB-IPN	M.C. Sergio Ticul Álvarez	UK	Dr. Richard O. Prum
FMNH	Dr. A. Townsend Peterson y Dr. Scott Lanyon	UMMZ	Dr. Robert Storer y Biol. Janet Hinshaw
		WFVZ	Biol. Lloyd Kiff

CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
OBJETIVOS.	10
MÉTODOS	11
ANÁLISIS DE LOS DATOS	17
RESULTADOS	18
DISCUSIÓN	27
CONCLUSIONES	35
LITERATURA CITADA	36

APÉNDICES

APÉNDICE 1. Algunas modificaciones que ha sufrido el género <i>Troglodytes</i>	40
APÉNDICE 2. Listado de museos y colecciones	43
APÉNDICE 3. Listado de Unidades Geográficas Operativas del género <i>Troglodytes</i> . 44	

CUADROS

Cuadro 1. Análisis de Correlación de Spearman	46
Cuadro 2. Probabilidades obtenidas en las pruebas de normalidad.	47
Cuadro 3. Análisis univariado no paramétrico para determinar la existencia de diferencias sexuales	48
Cuadro 4. Diferencias entre las unidades geográficas de estudio del género <i>Troglodytes</i> 44	
Cuadro 5. Proporción de la variación explicada por los componentes principales, . . . 55	
Cuadro 6. Peso de cada variable en los primeros cuatro componentes principales . . . 56	

FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica de las formas continentales americanas del género <i>Troglodytes</i>	8
Figura 2. Unidades geográficas operativas del género <i>Troglodytes</i>	11
Figura 3. Porcentaje de osificación craneal	12
Figura 4. Porcentaje de barras en el abdomen	
Figura 5. Porcentaje de barras en la espalda.	13
Figura 6. Porcentaje de barras en la rabadilla.	13

Figura 7. Cobertura de las barras inferiores de la cola.	13
Figura 8. Ancho de la barra más oscura en el abdomen, espalda y ala	14
Figura 9. Ancho de la barra más oscura en la cola y en las cobertoras inferiores de la cola	14
Figura 10. Longitud del pico.	15
Figura 11. Profundidad del pico.	15
Figura 12. Ancho del pico.	15
Figura 13. Longitud del tarso.	15
Figura 14. Diámetro del tarso.	16
Figura 15. Cuerda alar.	16
Figura 16. Longitud de la cola.	16
Figura 17. Distribución espacial de las unidades geográficas dimórficas y monomórficas del género <i>Troglodytes</i>	57
Figuras 18-39. Gráficos de análisis de pruebas simultáneas	58-63
Figura 40. Variación geográfica en la longitud de la cola en las poblaciones de machos	64
Figura 41. Variación geográfica de la longitud de la cola en las poblaciones de hembras.	65
Figura 42. Variación geográfica de la barra más ancha del abdomen en las poblaciones de machos.	66
Figura 43. Variación geográfica de la barra más ancha del abdomen en las poblaciones de las hembras	67
Figura 44. Variación geográfica de la barra más ancha de la espalda en las poblaciones de los machos	68
Figura 45. Variación geográfica de la barra más ancha de la espalda en las poblaciones de hembras.	69
Figura 46. Variación geográfica de la cuerda alar en los machos	70
Figura 47. Gráfica de componentes principales para las hembras de <i>Troglodytes</i>	71
Figura 48. Componentes principales para los machos del género <i>Troglodytes</i>	72
Figura 49. Análisis de componentes principales de las OGU masculinas de <i>Troglodytes</i> ; después de haber quitado las OGU más extremas como las isleñas.	73
Figura 50. Componentes principales de las OGU de hembras de <i>Troglodytes</i> , sin las OGU isleñas ni extremas.	74
Figura 51. Componentes principales para las poblaciones norte y centroamericanas de machos	75
Figura 52. Componentes principales para las poblaciones norte y centroamericanas de hembras	75
Figura 53. Componentes principales de las poblaciones de machos de las formas <i>Troglodytes aedon aedon</i> y <i>T. a. brunneicollis</i>	76
Figura 54. Componentes principales de las poblaciones de hembras, de las formas <i>T. a. aedon</i> y <i>T. a. brunneicollis</i>	76
Figura 55. Componentes principales para las poblaciones más distantes de machos de las formas <i>T. a. aedon</i> y <i>T. a. brunneicollis</i>	77

Figura 56. Componentes principales para las poblaciones más distantes de hembras de las formas <i>T. a. aedon</i> y <i>T. a. brunneicollis</i>	77
Figura 57. Coordenadas principales para los datos cualitativos de los machos del género <i>Troglodytes</i>	78
Figura 58. Coordenadas principales para los datos cualitativos de las hembras del género <i>Troglodytes</i>	79
Figura 59. Dendrograma de similitud entre las OGU de hembras del género <i>Troglodytes</i> , basado en los caracteres cuantitativos.	80
Figura 60. Dendrograma de similitud entre las OGU de machos del género <i>Troglodytes</i> , basados en caracteres cuantitativos.	81
Figura 61. Dendrograma de similitud entre las OGUS norte y centroamericanas constituidas por hembras del género <i>Troglodytes</i>	82
Figura 62. Dendrograma de similitud entre las OGUS norte y centroamericanas constituidas por machos del género <i>Troglodytes</i>	82
Figura 63. Dendrograma de similitud entre las OGU de hembras género <i>Troglodytes</i> , basadas en caracteres cualitativos del plumaje.	83
Figura 64. Dendrograma de similitud entre los machos del género <i>Troglodytes</i> , basadas en caracteres cualitativos del plumaje.	84
Figura 65. Comparaciones pareadas entre OGU B y C.	85
Figura 66. Comparaciones pareadas entre las OGU M y N	86
Figura 67. Comparaciones pareadas entre las OGU S y R.	87
Figura 68. Comparaciones pareadas entre las OGU Z y j.	88

RESUMEN

El género *Troglodytes* está representado por cinco especies (*T. troglodytes*, *T. aedon*, *T. rufociliatus*, *T. tanneri* y *T. ochraceus*) en Norte y Centroamérica (*sensu* A.O.U. 1983). Los individuos de este género comúnmente se asocian al borde de bosques maduros y alrededores de zonas urbanas. Sus poblaciones muestran grados de diferenciación pequeños a lo largo de su área de distribución; por tal razón, la situación taxonómica de las distintas especies que lo conforman aún está en discusión.

En el presente trabajo se analizaron los patrones de variación geográfica de 38 unidades geográficas de *Troglodytes* que habitan en diferentes regiones de América, mediante caracteres morfológicos externos y se establecieron las relaciones de similitud entre las poblaciones de estudio. Se registraron 21 caracteres morfológicos externos: trece caracteres cuantitativos continuos y ocho cualitativos de coloración del plumaje.

La existencia de dimorfismo sexual en algunas de las unidades estudiadas, fue probada mediante el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis con aproximación de χ^2 .

Algunos de los caracteres cuantitativos (5) no se comportaron normalmente, ni homocedásticamente por lo que se utilizó un ANOVA no paramétrico para determinar la variación geográfica. Los resultados obtenidos mostraron que existe variación geográfica significativa entre las formas que constituyen el grupo de estudio.

Para detectar patrones de variación geográfica se aplicó el análisis de pruebas de procedimientos simultáneos (SS-STP) y sus resultados fueron mapeados. Los gráficos de estos análisis mostraron que no existen patrones marcados ni rompimientos drásticos. Sin embargo, los caracteres: longitud de la cola, cuerda alar, barra más ancha del abdomen y barra más ancha de la espalda presentaron ciertas tendencias. Las poblaciones de Centroamérica tienen la longitud de la cola y la cuerda alar más pequeña que las norte y centroamericanas; además presentan barras más gruesas en la espalda y el abdomen que el resto de las formas americanas.

Los caracteres cuantitativos continuos fueron sometidos a varios análisis de componentes principales y los caracteres cualitativos ordinales a un análisis de coordenadas principales para detectar las posibles agrupaciones en un espacio tridimensional, en complemento con los métodos anteriores, se realizó un análisis cluster para obtener agrupaciones de similitud entre las formas de estudio. Los resultados de este conjunto de análisis mostraron que las unidades geográficas constituidas por *musculus*, se mezclaban con las otras formas y especies del género. Al considerar sólo las formas de Norte y Centroamérica continentales, se encontró que las formas *aedon*, *brunneicollis*, *musculus* y *T. ochraceus* se separan claramente en el análisis de componentes principales y en los análisis de agrupamientos se separan las formas de Norteamérica de las de Centroamérica.

Se encontró que los individuos de *T. rufociliatus* se relacionan con las otras formas de acuerdo con su cercanía geográfica; lo cual podría implicar que *T. rufociliatus* está constituido por diferentes unidades morfológicas. Por su parte, *T. brunneicollis*, parece estar también constituida por diferentes unidades morfológicas, algunas más cercanas a *T. a. aedon* y otras a *T. ochraceus*. A diferencia de esto, *T. ochraceus* es la especie mejor definida de las formas Norte y Centroamericanas.

En resumen, las formas morfológicas de *Troglodytes* para Norte y Centroamérica estarían representadas por: (1) *Troglodytes troglodytes*, cuya distribución va desde el sureste de Alaska, estados centrales de Canadá hasta el norte de Estados Unidos, (2) *T. aedon aedon* y *T. a. brunneicollis* del sur de Canadá hasta el Istmo de Tehuantepec México; mostrando una clina a lo largo de su distribución y posiblemente las poblaciones de la Sierra Madre del Sur hasta el Istmo de Tehuantepec constituyan a (3) *T. brunneicollis*, (4) *T. rufociliatus*, cuyas poblaciones se encuentran desde el sur de Chiapas, México hasta Costa Rica, (5) *T. ochraceus* presenta poblaciones sólo en Costa Rica y Panamá y (6) las poblaciones de *T. musculus "intermedius"* que se distribuyen desde la región de los Tuxtlas, Veracruz, México hasta el noroeste de Panamá.

INTRODUCCIÓN

La variación geográfica es el conjunto de diferencias fenotípicas y genotípicas presentes en los seres vivos que se encuentran relacionadas con su distribución espacial. Este tipo de variación, al estar estrechamente relacionado con los cambios que ha sufrido la tierra, es el resultado de fenómenos y procesos históricos, y por ello es una de las aproximaciones más sobresalientes para el estudio de la evolución, desde su aparición con Darwin y Wallace, (Zink y Remsen 1986).

La relevancia del estudio de este tipo de variación radica en que muchos eventos evolutivos históricos son inaccesibles a una observación directa. Sin embargo, los biólogos pueden utilizar los distintos niveles de diferenciación, entre poblaciones y especies para inferir el curso de los cambios evolutivos (Futuyma 1986).

Los estudios de la variación geográfica en las aves ha sido común desde el siglo pasado. Estos han ido cambiando, de acuerdo con los caracteres, las metodologías disponibles para realizar los análisis y las corrientes de pensamiento científico. Por ejemplo, los primeros investigadores se enfocaron principalmente en la descripción de subespecies basándose en la variación del plumaje y coloración (e.g., Nelson 1901, Oberholser 1904).

Posteriormente los investigadores comenzaron a incluir medidas tales como la cuerda alar, pico, tarso, etc. (Baldwin *et. al* 1931). Otros agregaron caracteres de los esqueletos (p. ej. Robins y Schnell 1971) o de anatomía interna, vocalización, fisiología, tamaño de nidada, comportamiento de forrajeo, sitio de anidación, proporción sexual, sistemas sociales, etc. (Lanyon 1960, Ricklefs 1980, Ralls y Harvey 1985).

Desde hace 15 ó 20 años, el desarrollo de nuevas técnicas ha influido en una nueva etapa del estudio de la variación geográfica. En ésta, los objetivos teóricos fueron asociados con la variación intraespecífica para comprender los inicios del proceso de especiación, objetivos tales como la conversión de la variación intraespecífica a diferencias interespecíficas. También surgieron otros puntos de interés como lo son las bases genéticas de la variación geográfica (Zink 1982), el tiempo requerido para su evolución (Johnston y Selander 1964), los papeles del flujo genético, la selección natural y la deriva azarosa en el origen y mantenimiento de la variación geográfica (Barrowclough 1988).

FALLA DE ORIGEN

De manera paralela al desarrollo de nuevos métodos, aparecieron nuevas técnicas estadísticas. En particular, las de análisis multivariado que permitieron evaluar todos los caracteres en cuestión simultáneamente y detectar la variación estadística observada en los organismos de estudio (Robins y Schnell 1971, Zink 1986, Lanyon 1987).

En la década de 1980's se inició una nueva forma de trabajar, que consiste en conjuntar datos morfológicos y genéticos. La primera investigación de este tipo fue la efectuada por Zink (1986), quien comparó datos morfológicos con datos moleculares en el gorrión *Passerella iliaca*. Otros estudios de este tipo incluyen los de Jonhson y Selander (1964), Hackett and Rosenberg (1990), entre otros. Así, debido a que los patrones morfológicos que presenta la variación geográfica entre poblaciones pueden tener un componente no genético, una especie morfológicamente politípica, puede no ser subdividida genéticamente en el mismo nivel taxonómico.

Entre los componentes no genéticos se encuentran las influencias medioambientales, las cuales podrían causar cambios fenotípicos rápidos (James 1983, Zink y Remsen 1986). Por eso la inclusión de otras fuentes de información tal como la comparación de patrones ontogénicos puede elucidar los mecanismos de desarrollo por el cual los fenotipos difieren geográficamente.

A pesar de lo mencionado anteriormente, el análisis de los especímenes preparados como pieles, ha sido el más prominente desde el siglo pasado hasta la actualidad porque han sido las partes de las aves más comúnmente conservadas. Además de ello, se puede observar que las aves que atraen la atención por su plumaje y coloración variados, frecuentemente muestran diferencias geográficas en estos caracteres. Esto significa que los caracteres del plumaje pueden ser útiles en los estudios del origen de las diferencias geográficas. Además y especialmente para grupos poco conocidos de zonas remotas, un primer paso en el estudio de los procesos en la evolución de diferencias geográficas puede ser el examinar series de pieles.

ANTECEDENTES

Las aves del género *Troglodytes* se conocen comúnmente en México como saltaparedes, matraquitas, sonajitas, cucaracheros, salta cercas, chicharrillas o bien trogloditas, aunque algunas tienen nombres más específicos; por ejemplo *T. musculus* es conocido como xan-cotí (el que se queda en las paredes), por los grupos mayas de la península de Yucatán (Birkenstein y Tomlinson 1981, González y Terrazas 1983, Coates-Estrada y Estrada 1985, Barrera 1991).

Estas aves son pequeñas, con movimientos activos y generalmente levantan la cola hacia el dorso. Buscan su alimento saltando entre la hojarasca, hierbas, ramas de arbustos y árboles pequeños, por lo que a veces no son visibles, pero su canto característico indica su presencia. Con frecuencia se posan en alambradas de jardines, en espacios abiertos y sobre rocas (Bent 1964, Farrand 1988).

Los individuos del género *Troglodytes* son pequeños en relación con los demás géneros de la familia Troglodytidae, se parecen a los del género *Thryomanes* en tener el *halux* más corto que el dedo exterior (sin la uña), pero en otros caracteres se parecen más a los del género *Thryothorus*. Sin embargo, los individuos de *Troglodytes* tienen el nostrilo tan ancho como el opérculo; en tanto que los de *Thryothorus* lo tiene más estrecho (Ridgway 1904). Por otra parte, algunas especies de *Troglodytes* fueron relacionadas con el género *Uropsila*; pero este género los individuos poseen un nostrilo lineal y operculado, en tanto que en las especies del género *Uropsila* es ovalado y abierto (Oberholser 1904).

Además de las características mencionadas anteriormente, los especímenes del género *Troglodytes* se diferencian por la presencia de un pico aguzado y más alto en su base, rectrices laterales en la porción terminal con barras estrechas y el nostrilo más o menos ovalado, en forma de cuña o de gota (Oberholser 1904).

Los adultos de ambos sexos son similares en cuanto a la coloración del plumaje. Sus formas variadas, presentan el dorso café claro u oscuro, la corona puede ser café, café grisácea o café rojiza. Las alas son cortas y redondeadas con barras tenues o bien marcadas, al igual que en la cola, la cual es corta; presentan una línea superciliar café amarillenta o rojiza (más o menos distintiva). El pecho presenta coloraciones desde grisáceas hasta café rojizas, pasando por diferentes tonos de café. El abdomen y los flancos pueden o no estar barrados de café oscuro. El pico es corto, delgado y oscuro (Ridgway 1904).

Los juveniles presentan el pecho jaspeado de amarillo pálido, las barras son menos conspicuas en los flancos, *crissum* y cobertoras inferiores de la cola; estas últimas presentan una textura laxa. Las plumas del pecho presentan sus bordes más oscuros, lo que le da una apariencia de un pecho escamado (Pyle *et al.* 1983).

Los saltaparedes de este género anidan en cavidades de troncos muertos o en árboles o en cavidades en edificios. Estan constituidos por ramas. Los huevos son blancos ó rosados y están manchados de café rojizo (Ridgway 1904).

En la forma *T. a. musculus* de Argentina, la hembra es la encargada de la construcción del nido, mientras que el macho le entrega el material que recogió. Los huevos de estas formas varían entre los 13.4-16.5 de largo y los 5.13-17 mm de ancho (Deautier 1929, Skutch 1953).

En la mayoría de las formas del este género no se han realizado estudios sobre muda. Sin embargo, la información que se encuentra en los especímenes de los museos indica que las formas *brunneicollis*, *rufociliatus*, *martinicensis* y *musculus* mudan desde finales de agosto hasta principios de noviembre. Otras especies o formas como *T. musculus chilensis*, *T. m. tobaganensis* y *T. m. rex* (*sensu* Chapman y Griscom 1924), mudan de enero a abril. En *T. a. aedon* los individuos presentan muda prebásica parcial en el primer año de vida; efectuándose esta de agosto a septiembre. Durante el segundo año presentan muda completa de julio a agosto (Pyle *et al.* 1987).

Distribución y reconocimiento de las formas de estudio.

Los autores del siglo pasado discutían que era difícil clasificar las especies del género *Troglodytes* principalmente para algunas localidades porque el material no era suficiente y con la presencia de formas migratorias (grupo *aedon* y *brunneicollis*, *sensu* A.O.U. -American Ornithologist Union- 1983) era casi imposible decir si los especímenes de México tomados fuera de la estación reproductora eran aves residentes o no (Chapman y Griscom 1924, Van Rossem 1938, Brodkorb 1943). No obstante, ahora se sabe que las poblaciones migratorias del grupo *aedon* se encuentran durante el período de migración (octubre-abril) desde el sur de California, sur de Nevada, norte de Arizona, sur de Nuevo México, norte de Texas, sur de Arkansas, norte de los estados del Golfo y la costa de Maryland hacia California Sur, Oaxaca, Veracruz (México); Florida y estados del Golfo de México en Estados Unidos. En cuanto a las poblaciones migratorias del grupo *brunneicollis*, estas se distribuyen durante el invierno desde el norte de México hasta el Istmo de Tehuantepec (A.O.U. 1983).

En la actualidad, la acumulación de información ha permitido delimitar más o menos la distribución latitudinal y altitudinal de las formas de este género. Así, la A.O.U. (1983) menciona las siguientes distribuciones (exceptuando *T. troglodytes*):

T. aedon habita desde el suroeste y el sureste de Canadá hasta Tierra de Fuego. Esta especie a su vez está constituida por cinco grupos: *aedon*, *brunneicollis*, *musculus*, *beani* y *martinicensis*. La distribución del grupo *aedon* abarca desde el sur de Canadá hasta el norte de Baja California Sur, el suroeste de Estados Unidos, las partes centrales y el este de los Estados Unidos. Sus poblaciones pasan el invierno desde el sur de Baja California y norte de México hasta el Istmo de Tehuantepec (A.O.U. 1983).

El grupo *brunneicollis* se distribuye desde el sureste de Arizona y el noroeste de México hasta el Istmo de Tehuantepec. Habita en tierras altas que van desde los 914m hasta los 3900 msnm.

El grupo *musculus* se distribuye desde el sureste de México hasta Tierra del Fuego, desde el nivel del mar hasta aproximadamente 3000 m. Es más común que se le encuentre en tierras bajas, y cuando se le encuentra a altitudes mayores, es en áreas perturbadas (Peters 1979).

El grupo *beani* se encuentra confinado a la Isla Cozumel, en Quintana Roo, México; por lo que se le observa en tierras bajas. Se le ha llegado a agrupar, en ocasiones, dentro del grupo *musculus*.

El grupo *martinicensis* reside en las tierras bajas de las Antillas Menores; en particular en las islas Guadeloupe, Dominica, Santa Lucía, San Vicente, Grenada y Martinica.

T. tanneri es una especie que se distribuye solamente en la Isla Clarión, Archipiélago de Revillagigedo, México.

T. rufociliatus se distribuye en el sureste de México (Chiapas), Guatemala, Honduras y El Salvador. Se le encuentra en tierras altas desde los 1800 hasta los 3300 msnm.

T. ochraceus es residente de los bosques mesófilos de montaña, borde del bosque y en claros con vegetación herbácea o arbustiva de las montañas de Costa Rica (al norte de la cordillera de Tilarán) y Panamá. En la vertiente del Caribe se le encuentra de los 900 a los 2450 msnm; en tanto que en la vertiente del Pacífico vive desde los 1200 msnm, rara vez a los 3000 m (Stiles y Skutch 1989).

La distribución geográfica de estas formas se encuentra representada en la Figura 1.



Figura 1. Distribución geográfica de las formas continentales americanas del género *Troglodytes* (Chapman y Griscom 1924, Oberholser 1934, Peters 1979 y A.O.U 1983). Para *T. aedon aedon* en este mapa se muestra sólo su área de reproducción.

Los estudios que se han realizado sobre el género *Troglodytes*, no permiten comprender los procesos históricos que han influido en la evolución de este grupo ya que ni siquiera se tiene bien determinado cuantas especies están constituyéndolo y aún más, hay autores que sugieren anexar a este género otros, como *Thryomanes*, por las similitudes que presentan (Phillips 1986).

En adición a esto, los autores que describieron nuevas especies para el género, no discutieron sus relaciones con las especies descritas anteriormente. De esta manera se han acumulado especies y subespecies cuyas relaciones taxonómicas son inciertas.

Pocos autores han realizado una revisión completa del género como Oberholser (1904, 1934) y Chapman y Griscom (1924). Sin embargo, existen dos escritos que han influido enormemente en el estado actual de la taxonomía del grupo en cuestión "Taxonomic notes on the New World forms of *Troglodytes*" y "The relationship of the House Wren (*Troglodytes aedon*) of North America and the Brown-Throated Wren (*Troglodytes brunneicollis*) of Mexico" (Paynter Jr. y W. Lanyon 1957 y 1960, respectivamente).

El primero dió la pauta para que en la lista de aves de Norteamérica del A.O.U. (1983) incluyera varias poblaciones que constituían diferentes especies dentro de *T. aedon*. Paynter (1957) consideró que *T. brunneicollis* de las montañas de México y *T. musculus*, de Centro y Sudamérica y de las Antillas menores eran "tan similares" que debían ser considerados como una sola especie, formando el complejo conocido como *T. aedon*, si se encontraba evidencia de que estas formas hibridaban en alguna zona. Además de ello mencionó otro complejo, constituido por las formas de las regiones montañosas de Centro y Sudamérica al cual le denominó *T. solstitialis* y que toma algunas de las formas descritas por Salvin y Godman (1888).

En el segundo trabajo, Lanyon (1960) realizó un estudio comparativo de morfología, huevos y vocalizaciones de *T. aedon* y *T. brunneicollis*, en el sureste de Arizona y noreste de Sonora, México, donde se hibridan. Sus conclusiones indicaron que no existían diferencias significativas entre ambas formas.

El A.O.U. (1983) basándose en estos estudios, fusionó entre 5 y 16 especies en una sola: *T. aedon*. Pero, no consideró al complejo *solstitialis* para Centroamérica y dejó a algunas formas como especies; en tanto que otras fueron completamente ignoradas.

Como se ha mostrado en los párrafos anteriores, las unidades que conforman este género no están definidas. Es difícil realizar un trabajo que comprenda todas las unidades por la extensión geográfica que abarca el género y el gran número de especímenes que ello requeriría.

extensión geográfica que abarca el género y el gran número de especímenes que ello requeriría. Sin embargo, tomando en cuenta que los trabajos de Paynter (1957) y Lanyon (1960) han influido en gran magnitud sobre el conocimiento del grupo, se ha considerado, que una manera de introducirnos a este problema es probar las ideas de estos investigadores, en particular probar si las especies americanas se encuentran formando los complejos *aedon* y *solstitialis*.

Para abordar este problema, se utilizaron caracteres morfológicos externos ya que las formas de estudio están relativamente bien representadas por especímenes en piel que existen en los museos; además, por el hecho de que la variación en los caracteres morfológicos está frecuentemente asociada a la región geográfica donde habitan las aves y porque las ideas planteadas fueron originadas en el estudio de especímenes almacenados en museos y colecciones.

Además, este problema fue tratado como un estudio de variación geográfica para que pudiese responder al cuestionamiento anterior y para el cuál se establecieron los siguientes objetivos:

- 1.- Caracterizar los patrones de variación geográfica de las formas Norte y Centroamericanas del género *Troglodytes*, en particular de *T. brunneicollis*, *T. rufociliatus* y *T. ochraceus*; con base en caracteres morfológicos externos.
- 2.- Delimitar las áreas de distribución de las formas norte y centroamericanas del género *Troglodytes*, con énfasis en *Troglodytes brunneicollis*, *T. rufociliatus* y *T. ochraceus*.
- 3.- Dar una interpretación histórica y ecológica de los patrones de variación geográfica encontrados en las formas de estudio.

MÉTODOS

En el presente estudio se revisaron 1164 especímenes del género *Troglodytes* de Norte, Centro y Sudamérica, depositados en 12 museos y colecciones de Estados Unidos y México (Apéndice 2). A pesar de que el área principal de estudio abarcó desde el norte de México hasta Panamá; se consideraron tres zonas de referencia para Estados Unidos: California, Arizona y Nueva York; las cuales representaban las formas del este, oeste e híbridas y trece en de Sudamérica.

Para la realización de los análisis, 888 especímenes adultos fueron separados en 592 machos y 296 hembras, y agrupados en 38 OGU's (Figura 2),

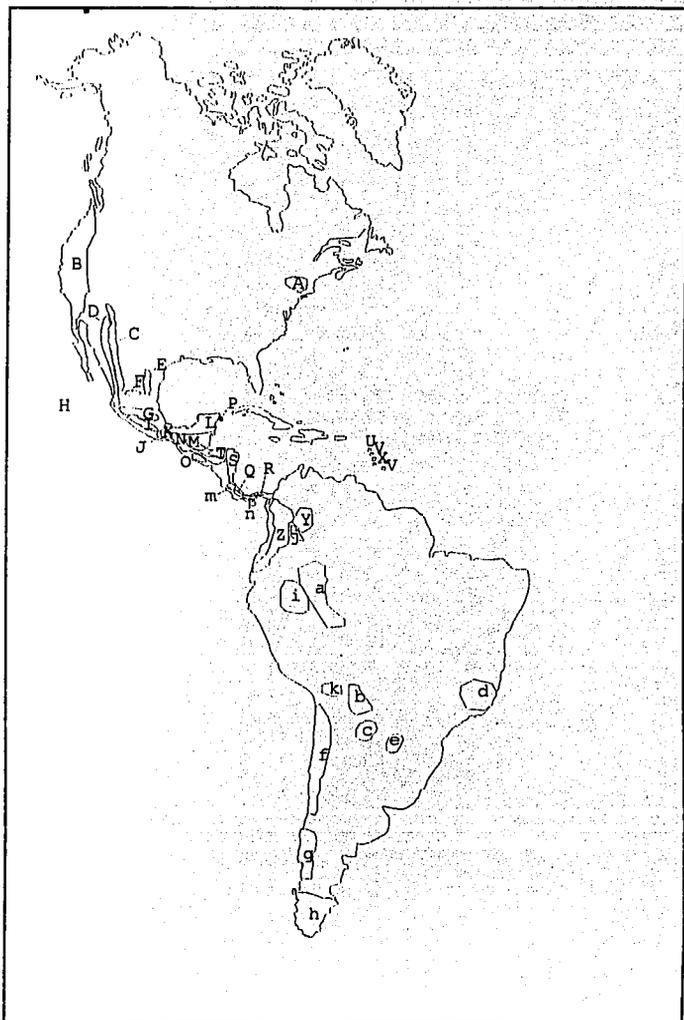


Figura 2. Unidades geográficas operativas del género *Troglodytes* en el presente trabajo.

basándose en los criterios de cercanía geográfica relativa. Este último criterio se refiere a los

especímenes que se encontraban en un mismo hábitat y en la misma región fisiográfica forman parte del mismo grupo (por ejemplo, todos los especímenes de *Troglodytes aedon brunneicollis* del Eje Neovolcánico Transversal del bosque de pino y pino-encino forman un sólo grupo, el G).

De las formas migratorias sólo se obtuvo información de especímenes capturados durante la temporada no migratoria; es decir, en los meses de junio, julio y agosto.

Para cada espécimen se registró la edad; basándose en que las formas juveniles del género *Troglodytes*, presentan el plumaje del pecho con apariencia escamosa y el cráneo no osificado. La osificación craneal fue

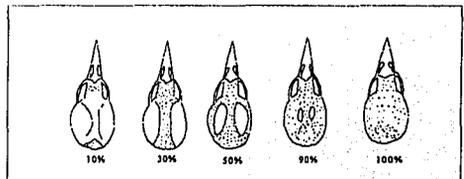


Figura 3. Porcentaje de osificación craneal.

evaluada, para los especímenes capturados por personal del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias UNAM, de acuerdo con la figura 3, cuando fue posible.

Los caracteres utilizados para el presente estudio fueron agrupados en tres clases principales: patrón de coloración del plumaje, cobertura de barras y caracteres morfométricos. Cuatro caracteres de coloración fueron utilizados;

- (1) **coloración de la espalda**, en una escala de uno (gris claro) a ocho (café rojizo) basada en los especímenes con número de catálogo 8710, 6550, 221, 3758, 9466, 8161, 958 y 8160 del MZFC;
- (2) **color de la rabadilla** en una escala del uno (café-grisáceo claro) al seis (café rojizo), basada en los especímenes con número de catálogo 8710, 8161, 221, 03758, 9466 y 9582 (MZFC);
- (3) **color del abdomen**, del uno (blanquecino) al siete (café rojizo oscuro), basada en los especímenes con número de catálogo 8710, 221, 8161, 06413, 9466, 03758, 9582 (MZFC) y

(4) **coloración de los costados** del uno (gris claro) al siete (café rojizo) basada en los especímenes con número de catálogo 8710, 221, 8161, 6413, 6550, 3758 y 9582 (MZFC).

En cuanto a la cobertura de barras en el abdomen, espalda, rabadilla y cobertoras inferiores de la cola fue evaluada en porcentaje como se muestra en las Figuras 4-7.

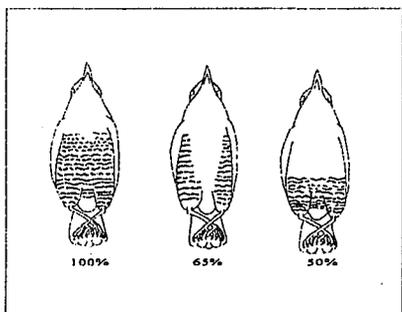


Figura 4. Porcentaje de barras en el abdomen.

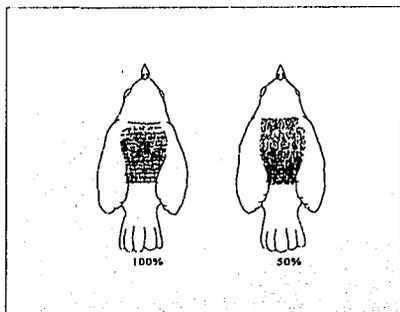


Figura 5. Porcentaje de barras en la espalda.

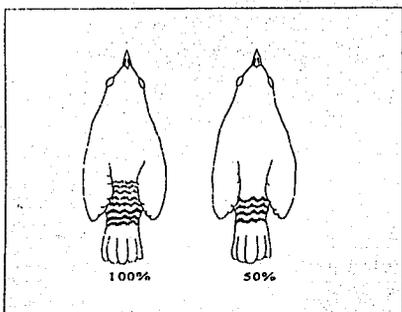


Figura 6. Porcentaje de barras en la rabadilla.

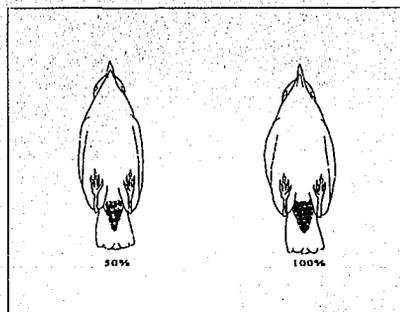


Figura 7. Porcentaje de barras en las cobertoras inferiores de la cola.

Los caracteres morfométricos considerados fueron: (1) **ancho de la barra más oscura mejor definida en el abdomen**, (2) ancho de la barra más oscura mejor definida en la **espalda**, (3) ancho de la barra más oscura mejor definida en las **alas**, (4) ancho de la barra más oscura mejor definida en la **rabadilla**, (5) ancho de la barra más oscura mejor definida en las **cobertoras inferiores de la cola** y (6) ancho de la barra más oscura mejor definida en la **cola**, (7) distancia del **nostrilo** a la punta del pico, (8) **profundidad del pico** al nivel de los nostrilos, (9) **ancho del pico**, (10) **longitud del tarso**, (11) **diámetro del tarso**, (12) **cuerda alar** y (13) **longitud de la cola** (Figuras 8-15). Las mediciones de los últimos siete caracteres fueron

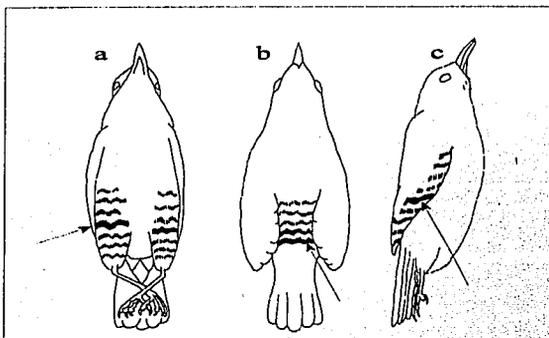


Figura 8. Ancho de la barra más oscura en el abdomen (a), espalda (b) y ala (c).

realizadas de acuerdo a las recomendaciones de Baldwin *et. al* (1931).

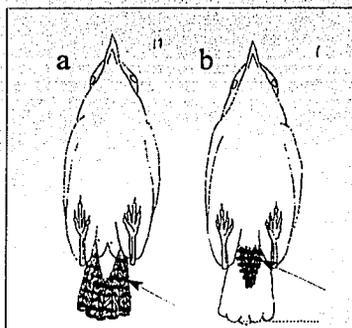


Figura 9. Ancho de la barra más oscura en la cola (a) y en las cobertoras inferiores de la cola (b).

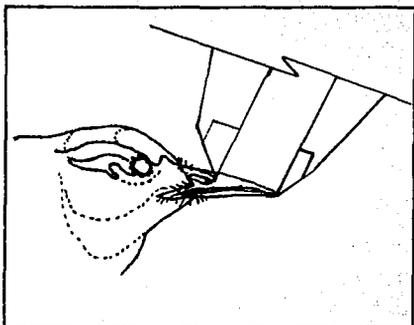


Figura 10. Longitud del pico.

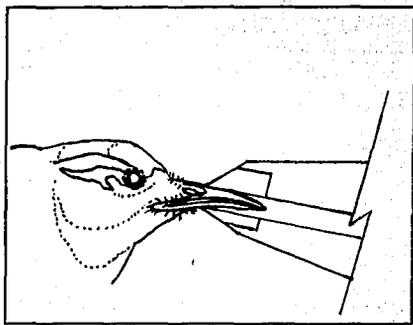


Figura 11 . Profundidad del pico.

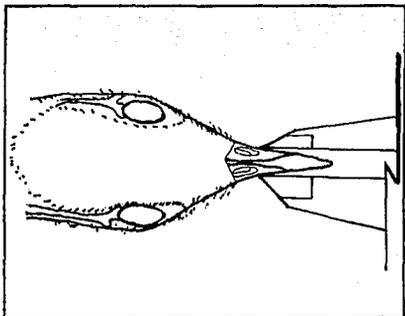


Figura 12. Ancho del pico.

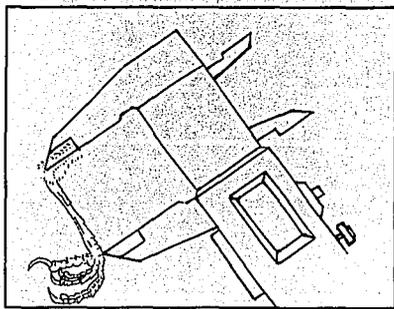


Figura 13. Longitud del tarso.

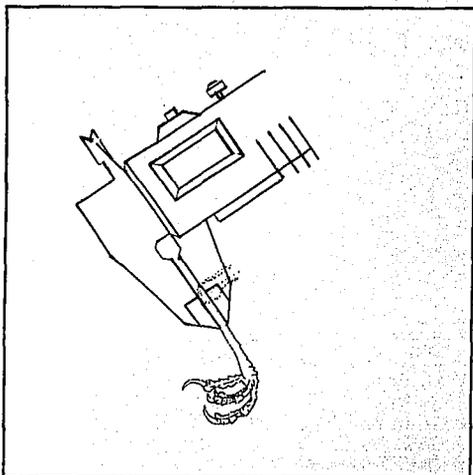


Figura 14. Diámetro del tarso.

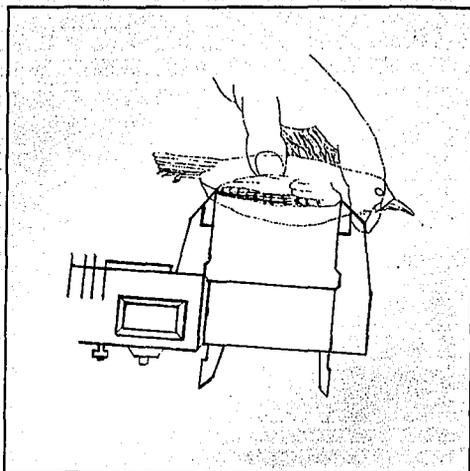


Figura 15. Cuerda alar.

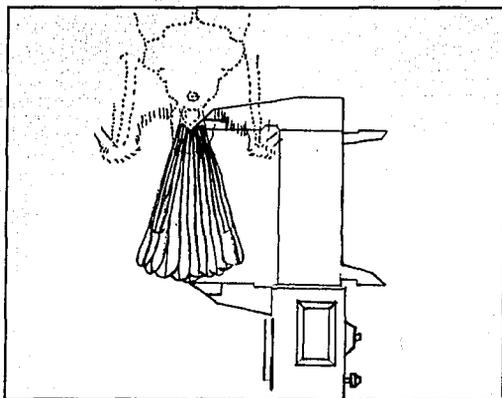


Figura 16. Longitud de la cola.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

La información obtenida de los especímenes fué archivada en el programa QUATTRO PRO ver. 3.0 (Borland International Inc. 1989). Los análisis y las gráficas fueron realizados con ayuda de otros programas como Statgraphics ver. 3.0 (STATGRAPHICS 1985-1989), S.A.S. ver. 6.04 (S.A.S. 1987) HG3 ver. 3.0 (Software Publishing Corporation 1991) y NTSYS ver. 1.60 (Rohlf 1988). Sólo los individuos adultos fueron incluidos en los análisis.

Antes de iniciar los análisis estadísticos, con las variables morfométricas, se probó si las variables utilizadas podían ser sometidas a los análisis de varianza paramétricos mediante una prueba de bondad de ajuste de χ^2 , para probar normalidad, y una prueba de homocedasticidad de Bartlett para corroborar la homogeneidad de varianzas u homocedasticidad (Sokal y Rohlf 1979). Estos análisis fueron ejecutados por separado para las matrices de machos y hembras. Adicionalmente, se probó la ausencia de multicolinealidad o redundancia de caracteres calculando el coeficiente de correlación de Spearman. Se determinó si existían diferencias significativas entre machos y hembras mediante el análisis de varianza no paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis para una sola vía, Siegel 1979); con la finalidad de determinar si la información podía ser utilizada en conjunto para los análisis, tanto estadísticos como de similitud. Esta prueba resultó positiva por lo que todos los análisis fueron aplicados a machos y hembras por separado.

Para probar la hipótesis sobre la existencia de variación geográfica se llevó a cabo el análisis de varianza de una sola vía de Kruskal-Wallis para cada sexo por separado entre las unidades geográficas operativas (Sokal y Rohlf 1995). Una vez que se probó la existencia de variación geográfica, los promedios de las variables de los diferentes OGU fueron sometidos a un procedimiento de pruebas simultáneas de acuerdo a Gabriel y Sokal (1969), con la finalidad de detectar patrones de distribución y rompimientos drásticos en los caracteres cuantitativos continuos.

Las relaciones de similitud de los diferentes grupos fueron obtenidas mediante análisis de componentes principales (Pla 1986) y análisis de coordenadas principales (Crisci y López 1983). Para los caracteres cuantitativos y los caracteres cualitativos ordinales del plumaje, respectivamente. Para determinar los patrones de similitud fenética entre las diferentes unidades geográficas operativas, estos análisis fueron complementados con métodos de agrupación utilizando distancias Manhattan y análisis de similitud no ponderada (UPGMA).

FALLA DE ORIGEN

RESULTADOS

En el presente estudio se revisaron 1164 especímenes del género *Troglodytes* de 12 museos y colecciones, tanto nacionales como del extranjero (Apéndice 2); pero sólo 592 machos adultos y 296 hembras adultas fueron utilizados para los análisis estadísticos y fenéticos; los cuales fueron agrupados en 38 unidades geográficas (OGUs, Apéndice 3). El análisis de correlación de las variables cuantitativas continuas no mostró ningún coeficiente de correlación de Spearman lo suficientemente alto (el valor más alto fue de 0.571, Cuadro 1) como para decidir que hubiese multicolinealidad; por consiguiente, se mantuvieron todas las variables originales para la realización de los análisis posteriores.

Los resultados de la prueba de χ^2 para determinar normalidad demostraron que sólo cinco de las trece variables cuantitativas continuas se distribuían normalmente. Las variables que se comportaron normalmente, para la matriz de machos, fueron: profundidad del pico, ancho del pico, longitud de la cola, la barra más grande de la cola y la barra más grande de las alas. En el caso de las hembras fueron: profundidad del pico, ancho del pico, diámetro del tarso, cuerda alar y la barra más grande del ala (Cuadro 2).

El siguiente paso fue transformar las variables en logaritmos naturales y se volvieron a someter a un análisis de normalidad, cuyos resultados no indicaron un aumento significativo del número de variables hacia un comportamiento normal. Posteriormente se transformaron las variables en logaritmos base diez, raíces cuadradas y elevándolos a la segunda potencia; no obteniéndose un aumento significativo en el número de variables que se comportaran normalmente, y en algunos casos hasta disminuyeron el número de variables que se comportaron normalmente; por lo tanto se utilizaron las variables originales para para los diferentes análisis.

Para probar homogeneidad de varianzas de los caracteres cuantitativos continuos, se calculó el valor de Bartlett con aproximación de χ^2 , para cada sexo por OGU; obteniendo como resultado $\chi^2=356.67$ con $\alpha=0.0001$ y siendo χ^2 de tablas igual a 90.531 con $\alpha=0.05$. Se concluyó que las 13 variables cuantitativas continuas no se comportan homocedásticamente. Como consecuencia, no se pudieron aplicar análisis de varianza paramétricos a los datos del presente estudio; por lo tanto, fue necesario usar métodos no paramétricos para comparar las diferencias entre sexos y entre unidades geográficas.

Los resultados del análisis univariado de Kruskal-Wallis entre sexos muestran que en las

poblaciones de las islas no hay diferencias significativas entre los sexos, exceptuando los ejemplares de isla Clarión (*T. tanneri*, OGU H, cuadro 3), donde las hembras se diferencian de los machos por tener la cola más corta.

La distribución espacial de las formas continentales con dimorfismo y sin dimorfismo sexual no muestra un patrón geográfico; sin embargo, existe la tendencia hacia la homogeneidad de los caracteres entre los dos sexos en las unidades geográficas operativas de la costa del Atlántico, desde el sur de México hasta la Patagonia (Figura 17). Entre las variables que presentaron variación sexual más frecuente fueron la cuerda alar y la longitud de la cola; con diferencias significativas en ocho y seis OGU's respectivamente; empero, la mayoría de las OGU's son sexualmente dimórficas en un sólo carácter (Cuadro 3).

Como se pudo detectar en las formas con dimorfismo sexual, las hembras son más pequeñas que los machos. Por ejemplo, en la OGU S de las tierras bajas del sur de México y Centroamérica los machos presentan valores mayores para la cuerda alar, la longitud de la cola y del tarso. Sin embargo, en caracteres del plumaje como las barras de la cola, las hembras tienen barras más anchas. Como consecuencia de las diferencias significativas entre los sexos en la mayoría de las OGU's, los análisis posteriores fueron aplicados a las matrices de machos y hembras por separado.

Los resultados del análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis indicaron que todas las variables morfométricas son estadísticamente significativas entre las poblaciones; por lo que se puede concluir que las poblaciones del complejo sí presentan variación geográfica (Cuadro 4).

El análisis de varianza junto con la prueba de homogeneidad de varianzas mostraron que las varianzas de los caracteres cuantitativos tendieron a ser mayores en las OGU's norte y centroamericanas en comparación con las del sur de Sudamérica, tanto para los machos como para las hembras. En otras palabras, algunas poblaciones del género *Troglodytes* presentan mayor variabilidad (principalmente las formas isleñas y de centroamérica) que otras (formas del sur de Sudamérica).

Los resultados de los análisis de procedimientos de pruebas simultáneas (SS-STP, Figuras 18-39) indicaron que no existe una diferencia marcada entre los promedios de los trece caracteres con respecto a su variación geográfica. De hecho, los caracteres profundidad del pico (PROF) y barra más ancha de la rabadilla (MBRA) presentaron medias muy homogéneas entre los grupos, por lo que no se representó su despliegue gráfico.

En los despliegues gráficos de los análisis de procedimientos simultáneos se puede detectar que la OGU H es una de las unidades geográficas con los valores más altos en la mayor parte de los caracteres morfológicos tales como cuerda alar (Figuras 18 y 19), ancho pico (Figuras 20 y 21), longitud de la cola (Figuras 22 y 23), diámetro del tarso (Figuras 24 y 25), longitud del tarso (Figuras 26 y 27) y longitud del nostrilo a la punta del pico (Figuras 28 y 29). Por el contrario, en los caracteres ordinales del plumaje se encuentran entre los caracteres codificados con valores más bajos o intermedios (barras muy delgadas o de grosor medio) con respecto a las demás OGUs; estos resultados son tanto para hembras como para machos. De manera similar se comportan otras unidades geográficas isleñas, tales como P, U, V, W y X.

Las OGUs del sur de Sudamérica, se agruparon consistentemente de acuerdo con los caracteres barra más ancha del abdomen y la barra más ancha de las cobertoras inferiores de la cola, tanto para el caso de las hembras como para el de los machos.

En cuanto a las OGUs del norte y del centro de América, éstas no mostraron ningún patrón definido ya que siempre se presentan de forma entremezclada. Como consecuencia de la ausencia de un rompimiento drástico en los caracteres estudiados, se eligieron los caracteres en los que se observó un posible patrón: la longitud de la cola, barra más ancha de la espalda y sólo para los machos, la cuerda alar.

Los patrones encontrados, después de mapear los valores de los caracteres son:

Longitud de la cola. Los valores mayores para este carácter se encuentran distribuidos hacia los extremos norte y sur del Continente Americano (OGUs en negro o con diagonal hacia la derecha), así como la OGU H (de la isla Clarión). En contraparte, las OGUs cuyos especímenes tienen la cola más corta se encuentran en Centroamérica (OGUs T, O, m, n, Q y R) y el norte de Sudamérica (OGU Z, Figuras 40 y 41).

Barra más ancha del abdomen. En este carácter se puede observar que las OGUs con barras más delgadas o sin ellas van desde las tierras bajas de Nicaragua hasta la Patagonia y las de barras más anchas habitan en las tierras altas desde el sur de Chiapas hasta Honduras, con excepción de las OGUs Q y R (Figuras 42 y 43). Por la forma en que se está distribuyendo este carácter se ha considerado que el barrado del abdomen está asociado con la altitud; así, entre más alto se encuentren los individuos del género de estudio más barrados del abdomen son. Sin embargo, los resultados gráficos de este estudio no apoyan esta idea pues algunas formas de tierras altas no

presentan barras como las OGU's Q y R de Costa Rica y Panamá (*T. ochraceus*) y las formas "j" y "c" de Sudamérica (*T. a. musculus*, *sensu* A.O.U.).

Barra más ancha de la espalda. Las OGU's cuyos especímenes son menos barrados en la espalda se les encuentra en el extremo sur de Sudamérica; en tanto que, las poblaciones con barras más anchas en la espalda se encuentran principalmente en México (OGU's E, I, J y K) y algunas de Centroamérica (Figura 44 y 45).

Los valores extremos de este carácter son registrados en unidades que habitan zonas montañosas; por lo tanto el tamaño de las barras en la espalda no está asociado a la altitud en la que se les puede encontrar.

Cuerda alar. Este carácter sólo se analizó en los machos, puesto que para las hembras no se observó patrón alguno. En el mapa de la figura 46 se observa que las OGU's con valores de cuerda alar bajos son: L, T, m, Q y R; todas son centroamericanas, aunque de diferentes formas. De este modo, L y m están constituidas por ejemplares determinados como *T. a. musculus* (antes *T. a. intermedius*), T y n por *T. rufociliatus* y Q y R por *T. ochraceus*. Por el contrario, las OGU's que registraron tamaños de ala mayores fueron las insulares, principalmente H (*T. tameri*, Isla Clarión) y X (*T. tobaganensis*, Trinidad y Tobago).

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales en el presente estudio pretendió dos cosas: sintetizar el número de variables que explicasen la variabilidad de las OGU's del género *Troglodytes* y una vez obtenida dicha síntesis, expresada en los valores de los componentes principales, entonces mostrar gráficamente las relaciones espaciales entre las unidades de estudio (OGU's).

Para explicar el 95% de la variabilidad de los individuos de las unidades de estudio se requería utilizar trece componentes principales; esto es debido a que la variabilidad no se concentró en pocos caracteres, lo que significa que es multidimensional (cuadros 5 y 6).

Los resultados del análisis de componentes principales fueron representados gráficamente (Figuras 47 y 48), detectando una vez más que las OGU's isleñas se separan del resto de la nube de puntos, tanto para la gráfica de hembras como para los machos (H, P, V, X, W).

Otro punto que hay que mencionar, es que las OGU's **R** y **Q**, se mantienen en ambas gráficas cercanas entre sí y son las que presentan los valores más bajos de todas las unidades de estudio. Por el contrario, las OGU's de Norteamérica (**B, C, D, E, F, G, I, J** y **K**) se agrupan por arriba y a la izquierda de la nube de puntos principal; representando los valores más altos en este gráfico.

Al considerar las OGU's de Centroamérica y Sudamérica, éstas se encuentran distribuidas de manera diferente en las dos gráficas. En la gráfica de hembras estas OGU's se encuentran mezcladas en el centro de la nube de puntos (Figura 47); mientras que en la de los machos, las formas sudamericanas forman una agrupación de puntos en la parte superior derecha de la nube de puntos principal y las OGU's centroamericanas se encuentran por debajo de las norte y sudamericanas (Figura 48).

Como resultado de que en las gráficas del análisis de componentes principales se entremezclaban las formas se procedió a eliminar las formas isleñas y otras unidades extremas. Así, en las gráficas resultantes (figuras 49 y 50) se puede observar la formación de dos grupos. El primero, formado por todas las formas sudamericanas (OGU's **Y, Z, a, b, c, d, e, f, g, h**; *T. a. musculus*) y la OGU centroamericana **R** (*T. ochraceus*) y el segundo constituido por las formas Norte y Centroamericanas (OGU's **B, C, D, E, F, G, I, J, K, L, M, N, O, Q, R** y **S**; formas: *T. aedon aedon*, *T. aedon brunneicollis*, *T. rufociliatus* y *T. a. musculus*). Este último está constituido sólo por ejemplares determinados anteriormente como *T. a. peninsularis*, *T. aedon intermedius* ó *T. a. musculus*).

Por otro lado, en la gráfica de las hembras, aunque las OGU's no se disponen de igual manera; se vuelven a formar dos grupos. Las unidades sudamericanas forman un grupo junto con las OGU's **A** (*T. a. aedon*) y **R** (*T. ochraceus*) y el otro grupo está compuesto por OGU's de *T. brunneicollis*, *T. a. musculus* (antes *T. m. intermedius*) y *T. rufociliatus*.

Para observar con más detalle que estaba pasando con las formas norte y centroamericanas, se realizaron algunos análisis adicionales quitando las formas isleñas y las formas sudamericanas. En esta tercera aplicación del análisis de componentes principales, las poblaciones que constituyen las formas *T. a. aedon*, *T. a. brunneicollis*, *T. a. musculus*, *T. rufociliatus* y *T. ochraceus* fueron agrupadas y las gráficas resultantes revelaron tres grupos bien definidos *T. a. brunneicollis*, *T. a. musculus* y *T. ochraceus*, tanto en la gráfica de machos como en la de hembras (Figuras 51 y 52). La forma con menos definición fué *T. rufociliatus*; sin embargo, al revisar cada espécimen de esta

forma, se encontró que la distribución de los valores de estos especímenes estaba en relación con su afinidad geográfica. Así por ejemplo, especímenes de *T. rufociliatus* se encontraron cerca de los *T. brunneicollis* en México; mientras que en Centroamérica, los *T. rufociliatus* estaban más cercanos de los *T. a. musculus*. Debido a ello, y considerando que la mayor parte de los individuos de este grupo estuvieron mejor representados para el sur de México y para Guatemala, la especie *T. rufociliatus*, en general estuvo más relacionada con la forma *T. a. brunneicollis*.

Una vez más fue aplicado el análisis de componentes principales para visualizar las relaciones espaciales morfológicas entre las poblaciones de las formas *T. a. aedon* y *T. a. brunneicollis*. El análisis fue efectuado con todas las poblaciones, encontrando que los especímenes de *T. a. aedon* se entremezclan con los individuos de *T. a. brunneicollis* de la Sierra Madre Occidental; esto es, los más cercanos geográficamente (Figuras 53 y 54). En segundo lugar, cuando se graficaron sólo las poblaciones más extremas, encontramos que ellas se separan claramente, tanto para el caso de los machos como de las hembras (Figura 55 y 56).

El análisis de coordenadas principales se utilizó como método alternativo al análisis de componentes principales, para poder analizar los caracteres cualitativos ordinales del plumaje (Figuras 57 y 58). En la gráfica de los machos se presenta una separación clara de las formas de estudio en dos grandes grupos; el primero se encuentra a la izquierda de la figura 57 y está constituido por las unidades norteamericanas **C, D, G, I, J**, los cuales son ejemplares de las formas *aedon* y *brunneicollis* y el segundo está constituido por todas las unidades geográficas sudamericanas, centroamericanas y las formas isleñas. Los resultados obtenidos para las hembras presentaron un patrón similar, esto es la formación de dos grandes grupos; el primero constituido por las unidades geográficas **C, D, E, F, G, I, O, N, n** y **T**. En otras palabras este grupo está constituido por formas del grupo *aedon*, *brunneicollis* y *rufociliatus*. Las OGU's norteañas **A** y **B** se encuentran formando en un punto intermedio entre el grupo anterior y el de la derecha compuesto por todas las OGU's sudamericanas y formas del grupo *musculus* y de la especie *T. ochraceus*.

Otras dos asociaciones relevantes en estos gráficos son las OGU's **N-n** y **k-Z**, ya que se separan de los dos grupos principales formados. En el caso de los machos **k** y **Z** podrían estar separados de los demás porque estas formas son muy pálidas y sin barras. En cuanto a los grupos **N** y **n** en el caso de las hembras, se separan de los demás porque ambas unidades son de la especie *T. rufociliatus* y son las formas con coloración más brillante. El hecho de que estas dos asociaciones

forma, se encontró que la distribución de los valores de estos especímenes estaba en relación con su afinidad geográfica. Así por ejemplo, especímenes de *T. rufociliatus* se encontraron cerca de los *T. brunneicollis* en México; mientras que en Centroamérica, los *T. rufociliatus* estaban más cercanos de los *T. a. musculus*. Debido a ello, y considerando que la mayor parte de los individuos de este grupo estuvieron mejor representados para el sur de México y para Guatemala, la especie *T. rufociliatus*, en general estuvo más relacionada con la forma *T. a. brunneicollis*.

Una vez más fue aplicado el análisis de componentes principales para visualizar las relaciones espaciales morfológicas entre las poblaciones de las formas *T. a. aedon* y *T. a. brunneicollis*. El análisis fue efectuado con todas las poblaciones, encontrando que los especímenes de *T. a. aedon* se entremezclan con los individuos de *T. a. brunneicollis* de la Sierra Madre Occidental; esto es, los más cercanos geográficamente (Figuras 53 y 54). En segundo lugar, cuando se graficaron sólo las poblaciones más extremas, encontramos que ellas se separan claramente, tanto para el caso de los machos como de las hembras (Figura 55 y 56).

El análisis de coordenadas principales se utilizó como método alternativo al análisis de componentes principales, para poder analizar los caracteres cualitativos ordinales del plumaje (Figuras 57 y 58). En la gráfica de los machos se presenta una separación clara de las formas de estudio en dos grandes grupos; el primero se encuentra a la izquierda de la figura 57 y está constituido por las unidades norteamericanas **C, D, G, I, J**, los cuales son ejemplares de las formas *aedon* y *brunneicollis* y el segundo está constituido por todas las unidades geográficas sudamericanas, centroamericanas y las formas isleñas. Los resultados obtenidos para las hembras presentaron un patrón similar, esto es la formación de dos grandes grupos; el primero constituido por las unidades geográficas **C, D, E, F, G, I, O, N, n** y **T**. En otras palabras este grupo está constituido por formas del grupo *aedon*, *brunneicollis* y *rufociliatus*. Las OGU's norteañas **A** y **B** se encuentran formando en un punto intermedio entre el grupo anterior y el de la derecha compuesto por todas las OGU's sudamericanas y formas del grupo *musculus* y de la especie *T. ochraceus*.

Otras dos asociaciones relevantes en estos gráficos son las OGU's **N-n** y **k-Z**, ya que se separan de los dos grupos principales formados. En el caso de los machos **k** y **Z** podrían estar separados de los demás porque estas formas son muy pálidas y sin barras. En cuanto a los grupos **N** y **n** en el caso de las hembras, se separan de los demás porque ambas unidades son de la especie *T. rufociliatus* y son las formas con coloración más brillante. El hecho de que estas dos asociaciones

no se presentaran en ambas gráficas fue debido a la ausencia de especímenes machos para la unidad **n** y la ausencia de hembras para la unidad **Z**. No obstante, la lejanía de las formas **N** y **n** respecto a las demás unidades confirma la fuerte diferenciación que presenta *T. rufociliatus*pa nivel de caracteres del plumaje, en comparación con las otras formas. De hecho, la otra unidad geográfica que esta constituida por esta especie (la OGU **O**), también presenta valores muy bajos. Dicha unidad se encuentra distribuida en las regiones montañosas de la costa de El Salvador (Figura 58).

Análisis de agrupamientos

Del análisis de agrupamientos se obtuvieron dendrogramas de los caracteres cuantitativos continuos, utilizando diferentes distancias (taxonómica, euclidiana y Manhattan), tanto para la matriz de hembras como la de machos. Debido a que la topografía de los fenogramas fue similar, sólo se muestran los obtenidos mediante las distancias Manhattan y el método de agrupamiento UPGMA.

En los dendrogramas resultantes se detectó, al igual que en los análisis de componentes principales, que las formas denominadas *T. a. musculus*, se mezclan con el resto de las formas (Figuras 59 y 60). Al hacer caso omiso de estas formas, principalmente de las centroamericanas; entonces se detecta claramente la formación de tres grupos:

El primer grupo está formado por formas norte y centroamericanas; dentro del cual la OGU **A**, que es del este de Estados Unidos, es la que se encuentra más separada de este grupo y presenta mayor similitud con las formas de tierras bajas de Centroamérica. En cambio, las OGUs norteañas **C, D, E, G, K, I, J** forman un grupo menor pero consistente en ambos dendrogramas.

El segundo grupo está formado por las OGUs sudamericanas **b, c, e, f, g, h, j** e **Y**, y las centroamericanas **Q, R** y **n**.

El tercer grupo está compuesto por las OGUS isleñas **H, P, V, W**, y **X**; las cuales están relacionadas debido a que las formas isleñas son más grandes en dimensiones como la cuerda alar, la longitud de la cola y el tarso.

Al igual que en los análisis de componentes principales, se realizaron algunos análisis de agrupamientos adicionales. El primero fué eliminando las formas isleñas, sin encontrar un patrón definido, pues las formas que constituían a la especie *T. musculus* (*sensu* Chapman y Griscom 1924), se entremezclaban con las demás formas. Más aún existen formas de Sudamérica que se mezclaban

FALLA DE ORIGEN

con las de Centro y Norteamérica; por ello se realizó otro análisis de agrupamientos considerando sólo las formas norte y centroamericanas. En los dendrogramas resultantes, es clara la separación de las unidades norteamericanas de las centroamericanas y es notorio también, que las unidades geográficas centroamericanas que representan distintas especies *sensu* A.O.U. (1983) se entremezclan, principalmente en el caso de los machos (Figuras 61 y 62).

En cuanto a los dendrogramas de similitud de los caracteres de plumaje de machos y hembras (Figuras 63 y 64) no mostraron, alguna agrupación coherente ya que se encuentran agrupamientos formados por OGU's de norte, centro y sur del continente; con lo cual no se puede sospechar algún patrón geográfico. Esto prodría implicar que la coloración y otros patrones del plumaje no son relevantes para separar especies o formas dentro del género; pero podrían estar implicando otros aspectos como adaptaciones al medio.

De los resultados obtenidos mediante los análisis anteriores, se mostró que las formas agrupadas dentro de *T. a. musculus* (OGU's L, M, S, m, Y, Z, a, b, c, d, e, f, h, j y h) presentan cierto grado de similitud con las demás formas de *Troglodytes*; puesto que por cada agrupación formada en los análisis cluster al menos una OGU de las antes mencionadas se encontraba dentro del grupo.

Para ver en detalle las diferencias y/o similitudes entre poblaciones cercanas de formas u especies diferentes se eligieron pares de OGU's que estuviesen bien representadas. Cada miembro de la pareja estaba constituido por ejemplares de taxa diferentes o que se habían determinado como diferentes, los miembros de cada pareja habitan en zonas geográficamente cercanas (o las más cercanas) y de preferencia en cada pareja una forma era de tierras altas y otra de tierras bajas. Los pares de OGU's así elegidos fueron los siguientes:

- **B** (*T. a. aedon*) y **C** (*T. a. aedon*, para otros *T. a. brunneicollis* y para otros (*T. a. vohersi*)).
- **M** (*T. a. musculus*, antes *T. m. intermedius*) y **N** (*T. rufociliatus*)
- **S** (*T. a. musculus*, antes *T. m. intermedius*) y **R** (*T. ochraceus*)
- **Z** (*T. a. musculus*, antes *T. albicans*) y **j** (*T. a. puna*).

La media de los caracteres cuantitativos, más-menos un error estándar fueron graficados contra los caracteres para cada par de OGU's por sexo (Figuras 65-68). Como resultado de ello, se encontró que las OGU's **B** y **C** no presentan diferencias significativas en los caracteres considerados. Por el contrario, las OGU's con mayores diferencias significativas fueron las de Centroamérica, **S**.

FALLA DE ORIGEN

y **R** (Figura 67).

Resumiendo, los resultados de las pruebas pareadas junto con los análisis de procedimientos de pruebas simultáneas y las pruebas de Kruskal-Wallis, se puede detectar que las formas contiguas que habitan en los extremos del continente presentan menos diferencias morfológicas tanto en los caracteres cuantitativos continuos como en las cualitativos del plumaje que las de Centroamérica y además, la variabilidad principalmente en las formas centroamericanas no es sólo entre OGU's; ya que también presentan la mayor variabilidad sexual de todas las formas del género.

DISCUSIÓN

Las formas continentales del género *Troglodytes* exhiben grados de diferenciación relativamente pequeños y con algunas excepciones presentan intergradación de cada forma con sus vecinos, lo cual hizo pensar a Chapman y Griscom (1924) que los caracteres y la distribución de los troglodítidos han sido influidos por las condiciones fisiográficas y climáticas existentes en su hábitat. De hecho, las formas del género *Troglodytes* parecen seguir la regla ecogeográfica de Gloger, las poblaciones de áreas más húmedas están más fuertemente pigmentadas que las de áreas secas (Mayr 1963, Zink y Van Rensen 1986). Si esto efectivamente es verdad, entonces los caracteres del plumaje o coloración del plumaje en el género *Troglodytes*, no deberían ser considerados para separar especies; puesto que las diferencias presentadas representarían sólo adaptaciones al medio.

Por lo mencionado anteriormente, hay que considerar que algunos de los resultados obtenidos en el presente trabajo, podrían ser consecuencia de factores ecológicos y no históricos. No obstante, la presencia de patrones geográficos implica la presencia de factores históricos y de ahí que se puedan considerar los resultados obtenidos para discutir las ideas de Paynter (1957) sobre la formación de complejos de especies dentro del género *Troglodytes*.

Paynter propuso la idea del complejo *aedon* constituido por *T. a. aedon*, *T. a. musculus*, *T. a. brunneicollis* y las formas de las islas de México y las Antillas menores, basándose principalmente en la coloración de los plumajes y la cantidad de barras que presentaban. Él consideró que al no haber caracteres mutuamente excluyentes o grupos de caracteres no había justificación para considerar a *aedon* y a *musculus* como especies diferentes. Sin embargo, él desdeñó las diferencias que encontró a nivel morfométrico donde el tamaño de la cola y la cuerda alar eran diferentes. En el presente trabajo se encontró que la forma *T. musculus intermedius*, se separa claramente de las otras formas del complejo y por el contrario presenta mayor similitud con las especies centroamericanas *T. rufociliatus* y *T. ochraceus*, por todas las poblaciones centroamericanas tienen dimensiones menores.

Los estudios realizados por Skutch (1953) sobre la historia de vida de *T. musculus*, complementan la idea de que esta forma es diferente a *aedon*. Entre las características que

diferencian a *musculus* de las formas norteñas se encuentran: (a) un canto más sonoro y variado, (b) la presencia de poligamia es rara en comparación con las formas norteamericanas. (c) la pareja construye el nido desde el principio y no como en las formas norteñas que el macho comienza a hacer el nido y la hembra lo termina, (d) es más prolífico y (e) los períodos de anidación e incubación son más largos. A pesar de la mayoría de las características mencionadas son el resultado de influencias medioambientales y están aunadas a los ambientes tropicales; algunas, como la variación en el canto podría estar reflejando diferenciación específica.

Paynter (1957) indicó que las formas del grupo *musculus* difieren tan sutilmente entre sí, que distintos investigadores utilizando los mismos especímenes, pueden llegar a conclusiones diferentes. A pesar de que las diferencias entre los *T. a. musculus* de toda América son sutiles sus poblaciones pueden ser divididas en dos grupos principales: las sudamericanas y las de Norte y Centroamérica. Las primeras usualmente se mantuvieron como un grupo coherente y en algunos análisis se asociaron con las OGU's como **Q** y **R** (*T. ochraceus*). El segundo grupo estaría constituido por ejemplares que anteriormente fueron determinados como *T. a. intermedius*, *T. musculus intermedius*, *T. peninsularis* y *T. hypaeadon*; que se encontraban asociadas generalmente con las formas norte y centroamericanas pero no con las sudamericanas (OGU's **L**, **M**, **S** y **m**) y ocupa un área que va desde el sur de Veracruz hasta el noreste de Panamá.

Por otra parte, la forma de *T. m. intermedius* comparte características comunes con *T. brunneicollis* y *T. rufociliatus* debido a su alta variabilidad sexual, la cuál es presentada principalmente en la longitud de la cola y la cuerda alar.

Paynter (1957) consideró que poblaciones aisladas de grandes altitudes que iban desde el sur de México hasta Sudamérica formaban un complejo, pero dentro de este complejo no se debía incluir a *T. a. brunneicollis*; puesto que el único punto en común con las formas del complejo era su rica coloración. De esta manera, *T. rufociliatus* y *T. ochraceus* serían las únicas especies norte y centroamericanas que formarían parte del complejo *solstitialis*. Por el contrario, en este estudio se

encuentra al grupo *T. rufociliatus* es más similar al grupo *brunneicollis* o al grupo *musculus* que a *T. ochraceus*. Hellmayr (1934) enunció que *T. rufociliatus* es más similar a *T. brunneicollis*. Esto es cierto sólo para las poblaciones del suroeste de México, pero no para las centroamericanas, donde las poblaciones de *T. rufociliatus* son más similares a las de *T. musculus intermedius*.

Además, si efectivamente existiese el complejo "*solstitialis*", los grupos "j" y "c" (ejemplares de la determinados como *T. musculus puna* y *T. frater*, *sensu* Oberholser 1924 y considerados por otros -Peters 1960- como parte del grupo *solstitialis*), no deberían de haberse agrupado con las formas sudamericanas

sino con las centroamericanas de

las regiones

montañosas y las

agrupaciones de *T. rufociliatus* se

conjuntarían con las de *T. ochraceus* y no con

T. brunneicollis o *T. a. musculus*. La idea de

Paynter sobre la existencia de estos

complejos implica que

las formas de grandes altitudes habían sido originadas a partir de una población progenitora; mientras que las formas de tierras bajas fueron originadas de otra población progenitora y a su vez todas los complejos tuvieron un origen común. Esto lo podemos transcribir en una pregunta, ¿Las formas de arriba se originaron cada una a partir de las formas de abajo? o bien, ¿las formas de arriba

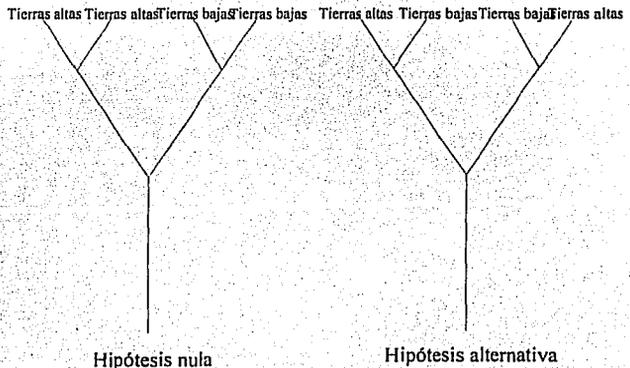


Figura 69. Hipótesis propuestas para establecer las relaciones de similitud morfológica en el género *Troglodytes*.

se originaron de otras formas de arriba? (Figura 69).

Los resultados obtenidos aquí indican que las formas de arriba no son morfológicamente las más similares entre sí; lo cual podría implicar que las formas de las regiones montañosas pertenecen a distintas unidades morfológicas y posiblemente fueron originadas de las formas de tierras bajas. A pesar de que en este estudio no se puede delucidar si las formas de arriba son filogenéticamente más cercanas entre sí, las disimilitudes morfológicas de las formas montañosas no apoyan la hipótesis de Paynter sobre la formación del complejo *solstitialis*.

Por otra parte, el grupo *musculus*, podría estar jugando un papel relevante en la historia del grupo, ya que las formas no barradas (grupo *musculus*), se encuentran distribuidas de manera azarosa, mientras que las formas barradas se encuentran exclusivamente en áreas montañosas. Una posible interpretación de este resultado es que la forma originaria del género *Troglodytes* no tenía barras y su color era claro. Posteriormente, varias poblaciones se diferenciaron, aunque seguían manteniendo un fenotipo sin barras y de coloraciones claras, algunas de esas poblaciones diferenciadas, a su vez, dieron origen a formas barradas; las cuales no tienen conexión entre sí y la presencia de barras y coloraciones brillantes fueron desarrolladas independientemente.

La gran variabilidad que presentan los especímenes del grupo *aedon* no permiten distinguir claramente las subespecies reconocidas anteriormente como *T. a. parkmanii* y *T. a. aedon*. De hecho, los análisis de pruebas simultáneas muestran que un individuo de la OGU A, por ejemplo, pudiera ser determinado como un miembro de la OGU B o de la C. En este aspecto Ridgway (1904) ya había mencionado que después de haber tenido series de más de 250 especímenes, no encontraba diferencias sustanciales entre las medias de los caracteres morfométricos de ambas formas, por lo que era insostenible reconocerlas. A pesar de que la coloración de las partes inferiores. *T. a. parkmanii*, del oeste de Estados Unidos y Canadá, tiende a ser más café y oscuro que *T. a. aedon*, del este de Estados Unidos, tiende a ser más gris que el anterior.

Si esto es así, entonces se podría tener un caso similar a *Chlorospingus pileatus* y

Chlorospingus zeledoni; el primero tiene una coloración gris verdosa y el segundo es amarillo verdosa. Al realizar los análisis de espectrografía de reflectancia y de bioquímica de los pigmentos, se encontró que la diferencia entre ambas especies es la concentración de luteína en las plumas de las bandas del pecho, de los flancos y del dorso. Estos resultados llevaron a la conclusión de que ambas especies no eran sino una especie con dos morfos (Johnson y Brush 1972).

La ausencia de diferenciación entre ambas formas del grupo *aedon* fue confirmada también por los resultados de Lanyon (1960). Él concluyó que las formas grises y las café amarillentas del sur de Arizona hasta Sonora no se diferencian en canto, tamaño de nidada y características de los huevos. Sin embargo, no es válida la unión de *T. aedon* y *T. brunneicollis*, por completo. Ya que una cosa es que las poblaciones de Arizona y de Sonora efectivamente no presenten diferencias estadísticamente significativas, como este estudio también lo respalda, y otra cosa es que este resultado se extrapole para todas las poblaciones de *T. brunneicollis*; que como se pudo observar los individuos de las poblaciones más sureñas del grupo *brunneicollis* son estadísticamente más grandes que el grupo *aedon* y por lo tanto deberían tratarse como formas diferentes.

Por lo antes mencionado, Lanyon debió de abarcar toda el área de distribución de ambas formas y no sólo en el área de hibridación. A pesar de que él no trabajó con las poblaciones del centro y sur de México, sí mencionó la presencia de clinas a lo largo de la distribución de *aedon* y de *brunneicollis*. Esto podría ser otra explicación para determinar las similitudes entre ambos grupos; pero en caso de que así fuese, los resultados al respecto deberían explicarse a un nivel ecológico y no histórico. También se requeriría de estudios adicionales para probar que el grado de diferenciación entre las formas más extremas de ambos grupos podrían conllevar a separarlos a nivel específico o si se debieran considerar grados de diferenciación a nivel infraespecífico.

A pesar de que en este estudio no se tiene bases estadísticas para decir que las poblaciones grises y las café en los Estados Unidos y Canadá son diferentes, hay que considerar que la presencia del grupo *musculus* en los análisis de agrupamientos y en el análisis de coordenadas principales hace

que estas OGUs se comporten de manera diferente. Así la OGU A se encuentra más cercana a las formas de tierras bajas como *T. a. musculus* y las OGUs B y C se encuentran más cerca de las formas altas; lo cual está reflejando que las poblaciones del este de Estados Unidos tienen mayor similitud con las del este de México.

Las formas del Eje Neovolcánico Transversal, Sur del Altiplano Mexicano y la Sierra Madre del Sur formaron una agrupación consistente que generalmente se separó de las OGUs A, B y C (grupo *aedon*); ya que estas últimas en algunos análisis se encontraron más relacionadas con las formas centroamericanas o bien como unidades intermedias entre las otras formas norte-centroamericanas y las sudamericanas. Estas formas en cuestión constituyen parte del grupo *brunneicollis* (*sensu* AOU 1983) cuyos individuos son un poco más grandes de tamaño que las formas antes mencionadas y son de color amarillo pardo intenso, en cambio las formas del grupo *aedon* son de color gris o café-grisáceo.

A pesar de que *T. rufociliatus* es una de las formas mejor reconocidas por su coloración café rojiza, sus flancos bien barrados y el tamaño de los individuos que conforman esta especie es de los menores del género, algunos análisis indicaron mayor similitud morfológica con el grupo *brunneicollis*, mientras que en otros fue con unidades geográficas operativas de *musculus* u *ochraceus*. Cuando se analizaron cuáles individuos de las formas *musculus* y *brunneicollis* se encontraban más cercanos a los *T. rufociliatus* se encontró que los individuos de *T. rufociliatus* se relacionan con las otras formas de acuerdo con su cercanía geográfica. Esto podría implicar que *T. rufociliatus* está constituido por diferentes unidades morfológicas.

Desde Oberholser (1904), *T. rufociliatus* fue separada de *T. brunneicollis* por ser suficientemente distintas y además por estar más relacionada con *T. ochraceus* y *T. solstitialis*. Los resultados de este estudio no apoyan que esta especie se parezca más morfológicamente a *T. ochraceus*.

Por otra parte, las OGUs que representaron a *T. ochraceus* (Q y R) se mantuvieron unidas

en los distintos análisis y usualmente más asociadas con las formas sudamericanas. Estas OGU's se caracterizan por ser de color amarillo ocre, sin barras en las partes inferiores y su tamaño es ligeramente menor al resto de las formas de *Troglodytes*.

Las formas de las islas son las más diferenciadas del género por presentar tamaños mayores que las formas continentales. De hecho la OGU P, que es la población residente de Isla Cozumel, había sido considerada similar a las formas continentales aún por el AOU (1983). A pesar de ello presenta diferencias significativas en sus medidas corporales con respecto a las OGU's aledañas continentales, no así en sus características de plumaje. Sin embargo, además de lo anterior se esperaría que P (de la Isla Cozumel) y L (de la Península de Yucatán) deberían mantenerse juntas, tanto en los análisis de componentes principales, el de componentes y el de agrupamientos lo cual no ocurrió.

Otra unidad geográfica que presentó semejante situación fue la OGU H que es la forma de la isla Clarión; esta no se parece ni en coloración de plumaje ni en las dimensiones a las formas más cercanas geográficamente que serían *T. a. aedon* y *T. a. brunneicollis*. Por el contrario, no presenta caracteres específicos con excepción de su tamaño; ya que se parece más a diferentes formas que han sido agrupadas dentro del taxón *T. a. musculus*.

Asimismo, en varios de los análisis; las formas isleñas fueron agrupadas, independientemente de que se encontraran en el Atlántico o en el Pacífico, lo cual está demostrando que la agrupación de estas unidades está asociado con la historia geográfica de las islas y posiblemente sea el resultado de procesos históricos tal como aislamiento geográfico.

En cuanto a la similitud entre las formas *aedon*, *brunneicollis* y *musculus*, el análisis de componentes principales mostró que estas formas se separan de acuerdo a los caracteres morfométricos; por supuesto el color también es diferente en estas tres formas. En adición a esto, se puede mencionar el estudio de Brummfield y Caparella (en prensa) quienes realizaron análisis electroforéticos de algunas formas del género, encontrando que se pueden distinguir tres especies

de las formas norte y centroamericanas: *aedon*, *brunneicollis* y *musculus* y debido al alto nivel de diferenciación entre grupos *aedon* y *musculus* ellos sugieren que estos grupos sean reevaluados a nivel de especies.

Por lo expuesto anteriormente, el grupo *musculus* pudiese ser considerado como formas separadas de *T. aedon*. Las similitudes que presentan ambas formas, como se observó en los análisis de plumaje es debido a que las formas del este de Estados Unidos no presentan barras o si las tienen son pocas; no obstante en cuanto a caracteres morfométricos las formas de *musculus* tienden a agruparse más con las centroamericanas, que con las del norte.

Por otra parte, algunos autores como Oberholser (1904) y Phillips (1986) han considerado que especies de otros géneros, deberían estar incluidos junto con el género *Troglodytes*; tal es el caso de *Thryiorchilus browni*, el cual fue diferenciado de *Troglodytes* por tener diez plumas en la cola, la cual es corta y las patas proporcionalmente largas, rebasando la longitud de la cola (Oberholser 1904). En el presente estudio fue considerada como la OGU t, dentro del género *Troglodytes*, encontrándose que está altamente diferenciada de las formas continentales tanto por su coloración como por sus dimensiones, por lo que podría seguir manteniéndose como un género aparte.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el presente estudio demuestran que los complejos *aedon* y *soslittialis*, propuestos por Paynter, no son respaldados por caracteres morfométricos ni de coloración, y por lo tanto se requiere de una nueva reevaluación taxonómica para el género *Troglodytes*.

Con base en los resultados obtenidos en el presente trabajo se podrían establecer las siguientes formas morfológicas de Norte y Centroamérica estarían representadas por:

- (1) *Troglodytes troglodytes*, cuya distribución va desde el sureste de Alaska, estados centrales de Canadá hasta el norte de Estados Unidos.
- (2) *T. aedon* que considera las poblaciones del sur de Canadá hasta la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental. Está constituida por individuos grises y café, algunos con barras y otros no.
- (3) *T. aedon brunneicollis* forma parte de una clina junto con *T. a. aedon*. Sin embargo, las poblaciones de la Sierra Madre del Sur hasta el Istmo de Tehuantepec, son completamente diferentes de las poblaciones más norteñas de Estados Unidos por presentar las partes inferiores de color café-amarillento sólido y barras fuertemente marcadas en la región abdominal.
- (4) *T. rufociliatus*, cuyas poblaciones se encuentran desde Chiapas hasta Honduras. Todas las poblaciones presentan coloración café-rojiza y barras en el abdomen. Sin embargo, las unidades geográficas que lo constituyen parecen representar diferencias en tamaño. La antigua forma denominada *T. rufociliatus rheni*, parece ser más pequeña que las formas *T. r. rufociliatus* y *T. r. nannoides*, desgraciadamente el número de especímenes en los museos es insuficiente para llevar a cabo un análisis más detallado.
- (5) *T. ochraceus* presenta poblaciones sólo en Costa Rica y Panamá. Esta forma está claramente definida. Sus individuos son de coloración amarillo ocre, sin barras y se encuentra entre los más pequeños del género.
- (6) Las poblaciones de *T. musculus "intermedius"* se distribuyen desde el sur de Veracruz hasta Panamá y las cuales son una forma diferente de los *musculus* de Sudamérica. Estas formas son de color café, algunas presentan barras tenues y otras no.

LITERATURA CITADA

- A.O.U. (American Ornithologists' Union. 1983. Check list of the North American Birds. 6th ed. Washington D.C. AOU.
- BALDWIN, S.P., H.C. OBERHOLSER and L.C. WORLEY. 1931. Measurements of birds. Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist. 2:9-117.
- BARROWCLOUGH, G.H. 1988. Patterns and evolutionary significance of geographic variation in the Schistacea group of the Fox Sparrow (*Passerella iliaca*). (Review). Wilson Bulletin. 100(1):167-169.
- BENT, C.A. 1964. Life histories of North American nuthatches, wrens, thrashers and their allies. Dover Publications Inc., New York, Estados Unidos .
- BIRKENSTEIN, L.R. and R.E. TOMLINSON. 1981. Native names of Mexican Birds. Fish and Wildlife Service Resource Publ. Washington, D. C. U.S.A. 65-66 pp.
- BORLAND INTERNATIONAL CORPORATION. 1989. Quattro pro ver. 3.0. Scott Valley CA. U.S.A.
- BRODKORB, P. 1943. The rufous-browed wrens of Chiapas, México. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan. 480: 1-3
- BULL, J. and J. FARRAND. 1988. The Audubon Society field guide to North American birds, eastern region. Alfred A. Knopf, Inc. Estados Unidos. Pp. 784.
- CHAPMAN, F.M. and L. GRISCOM. 1924. The house wrens of the genus *Troglodytes*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 50:279-304
- COATES-ESTRADA, R. y A. ESTRADA. 1985. Lista de aves de la Estación de Biología Los Tuxtlas. IBUNAM. México, D.F. Pp. 41
- DEAUTIER, E.A. 1929. Distribución geográfica de las formas de *Troglodytes musculus* en la República Argentina. El Hornero. 4(3):298-301.
- FARRAND, J. 1988. An Audubon Handbook Western Birds. MacGraw Hill Company. 477 pp.
- FUTUYMA, D.P. 1986. Evolutionary biology. Harper and Row. 82-100 pp.
- GABRIEL, K.R. y R.R. SOKAL 1969. A new statistical approach to geographic variation analysis. Systematic Zool., 18:259-278.
- GONZÁLEZ, G.F. y T. TERRAZAS. 1983. Guía de las aves de Xalapa, Veracruz. INIREB-SEDUE. Pp. 65.
- HACKETT, S.I., and K.V. ROSENBERG. 1990. Comparison of phenotypic and genetic

differentiation in South American antwrens (Formicariidae). 107(3): 473-489.

HELLMAYR, C. E. 1934. 1934. Catalogue of the birds of the Americas and the adjacent islands. Field Mus. Nat. Hist. , Zool. Ser., 13.

HOWE, E.F. and J. BICHARD. 1955. A natural history of North American birds of eastern and central North America. Bramhall House. New York. U.S.A. pp. 357-359.

JAMES, F.C. 1983. Enviromental component of morphological differentiation in birds. Science 221: 184-185.

JOHNSTON, R.F., and R.K. SELANDER. 1964. House Sparrows: rapid evolution of races in North America. Science 144:548-550.

JONHSON, N.K. and A.H. BRUSH. 1972. Analysis of polymorphism in the sooty-capped bush tanager. Systematic Zoology. 21(3):245-262.

JONHSON, N.K. and J.A. MARTEN. 1988. Evolutionay genetics of flycatchers II. Differentiation in the *Empidonax difficilis* complex. Auk 105(1):177-191.

LANYON, S.M. 1987. Jackknifing and bootstrapping: Important "New" statistical techniques for ornithologists. Auk, 104(1): 1-154.

LANYON, W.E. 1960. Relationships of the house wren (*Troglodytes aedon*) of North America and the brown-throated wren (*Troglodytes brunneicollis*) of Mexico. Proc. XII International Ornitol. Congr. Helsinki. 2:450-458.

MAYR, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge. New York.

NELSON, E.W. 1901. Descriptions of a new genus and eleven new species and subspecies of birds from Mexico. Proc. Biol. Soc.Wash. 14:169-175.

OBERHOLSER, C.H. 1904. A review of the wrens of the genus *Troglodytes*. Proceedings of the United States National Museum. 27(1354): 197-210.

OBERHOLSER, C.H. 1934. A revision of the North American house wrens. Ohio Jour. Sci. 34:86-96.

PAYNTER, R.A. Jr. 1957. Taxonomic notes on the New World forms of *Troglodytes*. Breviora. 71: 1-15.

PETERS, J.L. 1979. Check-list of Birds of the World. Vol. IX. Museum of Comparative Zoology. Massachusetts, U.S.A. pp. 415-430.

PHILLIPS, A.R. 1986. The Known birds of North and Middle America. Parte I. Denver Museum of Natural History. Denver, Colorado. USA. 135-174 pp.

PLA, L.E. 1986. Análisis multivariado: método de componentes principales. Secretaria

General de la Organización de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C.

PLYLE, P.; S.N.G. HOWELL, R.P. YUNICK and D.F. DESANTE. 1983. Identification guide to North American Passerines. Slate Creek Press. California. E.U. pp. 86.

RALLS, K. and P.H. HARVEY. 1985. Geographic variation in size and sexual dimorphism of North American weasels. Biol. J. Linn. Soc. London. 25:119-167.

RICKLEFS, R.E. 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. Auk. 97:38-49.

RIDGWAY, R. 1904. The birds of North and Middle America. Bull. U.S. Nat. Mus. 3(50):569-577.

ROBINS, J.D. and G.D. SCHNELL 1971. Skeletal analysis of *Ammodramus-ammospiza* grassland sparrow complex: a numerical taxonomic study. Auk. 58: 567-590.

ROHLF, F.J. 1988. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 1.60. Exeter Publ., Ltd., Setauket, New York.

SALVIN, O. and F.D. GODMAN. 1888. Biologia Centrali-Americana Aves (1888-1904). Taylor & Francis. London. 2:1-598.

S.A.S. INSTITUTE, 1987. SAS/STAT Guide for personal computers. ver. 6.04, S.A.S. Institute Inc. Cary, North Carolina.

SIEGEL, S. 1979. Estadística no paramétrica. Aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas. México, D.F. 346 pp.

SKUTCH, A.F. 1953. Life history of the southern house wren. Condor. 55(3): 121-149.

SLUD, P. 1986. The birds of Costa Rica. Distribution and Ecology. Bulletin of the American Museum of Natural History. 128: 190-191.

SOFTWARE PUBLISHING CORPORATION 1991. Harvard Graphics Ver. 3.0. Mountain View, CA. U.S.A.

SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1979. Biometría: principios y métodos estadísticos en la investigación científica. Ediciones Blume. Madrid, España.

STATGRAPHICS. 1985-1989. Statistical graphics system. Ver. 4.0 Educational Institute Edition, UCBER Institution. 77

STILES, F.G and A.F. SKUTCH. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press. p. 358.

VAN ROSSEM, A.J. 1938. Notes on some Mexican and Central American wrens of the genera *Heleodytes*, *Troglodytes* and *Nannorchilus*; and four new races. Bull. Brit. Ornith. Club. 59:10-15.

ZINK, R.M. 1982. Patterns of genic and morphological variation among sparrows in the genera *Zonotrichia*, *Melospiza*, *Junco*, and *Passarella*. *Auk* 99(1):632-649.

ZINK, R.M. 1986. Patterns and evolutionary significance of geographic variation in the Schistacea group of the Fox Sparrow (*Passerella iliaca*) *Ornithological Monographs* 40:1-119.

ZINK, R.M. and J. VAN REMSEN, Jr. 1986 Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. pp.1-69. In: R. F. Johnston. (ed.) 1986. *Current Ornithology*. Volumen 4. Plenum Press. N.Y.

APÉNDICE 1. Algunas modificaciones que ha sufrido el género *Troglodytes*; así como la utilización de éstas en algunas referencias bibliográficas para diferentes regiones de América.

Boucard 1876 Mundial	Oates y Reid 1905 Mundial	Chapman y Griscom 1924 América	Oberholser 1904 América	Ridgway 1904 Norte y Centroamérica	Oberholser 1934 Estados Unidos	Van Rossem 1938 México	Bond 1940 Antillas	Brodkorb 1943 México y Centroamérica
<i>T. parvulus</i> <i>T. nipalensis</i> <i>T. fumigatus</i> <i>T. punctatus</i> <i>T. aedon</i> <i>T. furvus</i> <i>T. tessellatus</i> <i>T. solstitialis</i> <i>T. brunneicollis</i> <i>T. americanus</i> <i>T. magellanicus</i> <i>T. parkmanni</i> <i>T. pallidus</i> <i>T. hyemalis</i>	<i>T. aedon</i> <i>T. parkmanni</i> <i>T. intermedius</i> <i>T. striatulus</i> <i>T. musculus</i> <i>T. hornensis</i> <i>Anorthura troglodytes</i> <i>A. hirtensis</i> <i>A. borealis</i> <i>A. hiemalis</i> <i>A. neglecta</i> <i>Hemiura solstitialis</i> <i>H. brunneicollis</i>	<i>T. aedon parkmanni</i> <i>T. m. peninsularis</i> <i>T. m. musculus</i> <i>T. m. rex</i> <i>T. m. tecellatus</i> <i>T. m. intermedius</i> <i>T. m. inquietus</i> <i>T. m. striatulus</i> <i>T. m. tobaganensis</i> <i>T. m. atopus</i> <i>T. m. albicans</i> <i>T. m. oreopolus</i> <i>T. m. columbae</i> <i>T. m. carabayae</i> <i>T. m. puna</i> <i>T. m. audax</i> <i>T. m. chilensis</i> <i>T. m. bonariae</i> <i>T. m. magellanicus</i> <i>T. cobbi</i>	<i>T. solstitialis solstitialis</i> <i>T. s. macrourus</i> <i>T. s. frater</i> <i>T. auricularis</i> <i>T. ochraceus</i> <i>T. rufociliatus</i> <i>T. brunneicollis brunneicollis</i> <i>T. b. cahooni</i> <i>T. aedon aedon</i> <i>T. m. hypaeadon</i> <i>T. m. intermedius</i> <i>T. aedon aedon</i> <i>T. a. parkmanni</i> <i>T. a. aztecus</i> <i>T. peninsularis</i> <i>T. m. musculus</i> <i>T. m. wiedi</i> <i>T. m. rex</i> <i>T. m. tecellatus</i> <i>T. m. hornensis</i> <i>T. m. acosmus</i> <i>T. m. hypaeadon</i> <i>T. m. intermedius</i> <i>T. m. inquietus</i> <i>T. m. striatulus</i> <i>T. m. tobaganensis</i> <i>T. m. clarus</i> <i>T. m. atopus</i> <i>T. m. albicans</i> <i>T. m. enochrus</i> <i>T. tanneri</i> <i>T. beani</i> <i>T. mesoleucus</i> <i>T. musicus</i> <i>T. martinicensis</i> <i>T. guadeloupensis</i> <i>T. grenadensis</i> <i>T. rufescens</i> <i>T. rufulus</i>	<i>T. ochraceus rufociliatus</i> <i>T. brunneicollis brunneicollis</i> <i>T. b. cahooni</i> <i>T. aedon aedon</i> <i>T. a. parkmanni</i> <i>T. peninsularis</i> <i>T. m. hypaeadon</i> <i>T. m. intermedius</i> <i>T. m. inquietus</i> <i>T. tanneri</i> <i>T. beani</i> <i>T. mesoleucus</i> <i>T. musicus</i> <i>T. martinicensis</i> <i>T. guadeloupensis</i> <i>T. grenadensis</i> <i>T. rufescens</i> <i>Olbiorchilus hiemalis hiemalis</i> <i>O. h. pacificus</i> <i>O. h. helleri</i> <i>O. alascensis</i> <i>O. meligerus</i>	<i>T. domesticus domesticus</i> <i>T. d. baldwini</i> <i>T. d. parkmanni</i>	<i>T. b. guerrerensis</i> <i>T. b. culequita</i> <i>T. b. colimae</i>	<i>T. m. grenadensis</i> <i>T. m. musicus</i> <i>T. m. mesoleucus</i> <i>T. m. martinicensis</i> <i>T. m. rufescens</i> <i>T. m. guadeloupensis</i>	<i>T. rufociliatus chiapensis</i> <i>T. r. rufociliatus</i> <i>T. r. nannoides</i> <i>T. r. rehni</i>

Friedmann <i>et al.</i> 1950 México	Paynter 1957 América	Blake 1972 México	Edwards 1972 México	Irby 1972 México y Centroamérica	Peterson 1973 México	Peters 1979 Mundial	Peters 1979 continuación	Peters 1979 continuación
<i>T. a. parkmanii</i> <i>T. a. aedon</i> <i>T. brunneicollis</i> <i>cahooni</i> <i>T. b. brunneicollis</i> <i>T. b. guerrerensis</i> <i>T. b. compositus</i> <i>T. tanneri</i> <i>T. musculus</i> <i>intermedius</i> <i>T. musculus</i> <i>peninsularis</i> <i>T. beani</i> <i>T. rufociliatus</i> <i>chiapensis</i>	Complejo <i>troglodytes</i> <i>T. troglodytes</i> Complejo <i>aedon</i> <i>T. aedon</i> <i>T. brunneicollis</i> <i>T. musculus</i> Complejo <i>solstitialis</i> <i>T. solstitialis</i> <i>T. rufociliatus</i> <i>T. monticola</i>	<i>T. aedon</i> <i>T. tannei</i> <i>T. musculus</i> <i>T. brunneicollis</i> <i>T. rufociliatus</i> <i>chiapensis</i>	<i>T. tanneri</i> <i>T. aedon</i> <i>T. rufociliatus</i> <i>T. musculus</i> <i>T. beani</i>	<i>T. aedon</i> <i>T. musculus</i> <i>T. beani</i> <i>T. brunneicollis</i> <i>T. rufociliatus</i> <i>T. ochraceus</i>	<i>T. aedon</i> <i>T. aedon</i> <i>brunneicollis</i> <i>T. a. musculus</i> <i>T. tanneri</i> <i>T. rufociliatus</i>	<i>T. t. hiemalis</i> <i>T. t. pullus</i> <i>T. t. pacificus</i> <i>T. t. helleri</i> <i>T. t. simioidensis</i> <i>T. t. kiskensis</i> <i>T. t. meligerus</i> <i>T. t. alascensis</i> <i>T. t. pallescens</i> <i>T. t. kurilensis</i> <i>T. t. fumigatus</i> <i>T. t. mosukei</i> <i>T. t. ogawae</i> <i>T. t. taiwanus</i> <i>T. t. dauricus</i> <i>T. t. idius</i> <i>T. t. szetschuanus</i> <i>T. t. talifuensis</i> <i>T. t. nipalensis</i> <i>T. t. neglectus</i> <i>T. t. magrathi</i> <i>T. t.</i> <i>tianschanicus</i> <i>T. t. hyrcanus</i> <i>T. t. cipriotes</i> <i>T. t. juniperi</i> <i>T. t. kabyorum</i> <i>T. t. mülleri</i> <i>T. t. koenigi</i> <i>T. t. troglodytes</i> <i>T. t. indigenus</i> <i>T. t. hirtensis</i> <i>T. t. hebridensis</i> <i>T. t. fridariensis</i> <i>T. t. zellandicus</i> <i>T. t. borealis</i> <i>T. t. islandicus</i>	<i>T. aedon aedon</i> <i>T. a. parkmanii</i> <i>T. a. cahooni</i> <i>T. a. compositus</i> <i>T. a. brunneicollis</i> <i>T. a. intermedius</i> <i>T. a. tanneri</i> <i>T. a. beani</i> <i>T. a. inquietus</i> <i>T. a. carychrous</i> <i>T. a. guadeloupensis</i> <i>T. a. rufescens</i> <i>T. a. martinicensis</i> <i>T. a. mesoleucus</i> <i>T. a. musicus</i> <i>T. a. atopus</i> <i>T. a. striatulus</i> <i>T. a. columbae</i> <i>T. a. albicans</i> <i>T. a. tobaganensis</i> <i>T. a. audax</i> <i>T. a. puna</i> <i>T. a. carabayae</i> <i>T. a. tecellatus</i> <i>T. a. rex</i> <i>T. a. atacamensis</i> <i>T. a. musculus</i> <i>T. a. bonaire</i> <i>T. a. chilensis</i> <i>T. a. cobbi</i>	<i>T. solstitialis</i> <i>chiapensis</i> <i>T. s. rufociliatus</i> <i>T. s. nannoides</i> <i>T. s. rehnt</i> <i>T. s. ochraceus</i> <i>T. s. ligaea</i> <i>T. s. festinus</i> <i>T. s. monticola</i> <i>T. s. solitarius</i> <i>T. s. solstitialis</i> <i>T. s. macrourus</i> <i>T. s. frater</i> <i>T. s. auricularis</i> <i>T. rufulus rufulus</i> <i>T. r. fulvularis</i> <i>T. r. yavii</i> <i>T. r. duidae</i> <i>T. r. wetmorei</i> <i>T. browni ridgwayi</i> <i>T. browni basultoii</i> <i>T. b. basultoii</i> <i>T. b. browni</i>

Ridgely 1981 Panamá	Meyer 1982 Sudamérica	Parker, Pflenge y 1982 Perú	A.O.U. 1983 América	Cuello 1985 Uruguay	Hilty y Brown 1986 Colombia	Slud 1986 Costa Rica	Monroe 1986 Honduras	Phillips (1986) Norte y Centroamérica	Sibley y Monroe 1990 Mundial
<i>T. musculus</i> <i>T. ochraceus</i>	<i>T. aedon</i> <i>T. solstitialis</i> <i>T. rufulus</i>	<i>T. aedon</i> <i>T. solstitialis</i>	<i>T. aedon</i> Grupo <i>aedon</i> <i>brunneicollis</i> Grupo <i>musculus</i> Grupo <i>martinicensis</i> Grupo <i>beani</i> <i>T. tanneri</i> <i>T. rufociliatus</i> <i>T. ochraceus</i> <i>T. troglodytes</i>	<i>T. aedon</i> Incluye: <i>T. a. bonaire</i> <i>T. a. chilensis</i>	<i>T. aedon</i> <i>T. solstitialis</i>	<i>T. m. intermedius</i> <i>T. m. inquietus</i> <i>T. ochraceus</i>	<i>T. aedon</i> Incluye: <i>T. a. intermedius</i> <i>T. a. oreopolus</i> <i>T. rufociliatus</i> Incluye: <i>T. r. rheni</i>	<i>T. t. hiemalis</i> <i>T. t. pullus</i> <i>T. t. helleri</i> <i>T. t. simiedensis</i> <i>T. t. kiskensis</i> <i>T. t. meligerus</i> <i>T. t. alascensis</i> <i>T. t. ochroleucus</i> <i>T. t. pacificus</i> <i>T. t. salebrus</i> <i>T. t. obscurior</i> <i>T. insularis</i> <i>T. tanneri</i> <i>T. domesticus</i> <i>T. d. domesticus</i> <i>T. d. parkmanii</i> <i>T. d. cahooni</i> <i>T. d. brunneicollis</i> <i>T. d. peninsularis</i> <i>T. d. inquietus</i> <i>T. d. carychrous</i> <i>T. d. pallidipes</i> <i>T. beani</i> <i>T. rufociliatus rehni</i> <i>T. r. chiapensis</i> <i>T. r. rufociliatus</i> <i>T. t. nannoides</i> <i>T. solstitialis ochraceus</i> <i>T. s. festinus</i> <i>T. bewickii marinensis</i> <i>T. b. spilurus</i> <i>T. albinucha</i> <i>T. monticola</i> <i>T. browni</i>	<i>T. troglodytes</i> <i>T. (aedon) aedon</i> Incluye: <i>T. aedon aedon</i> <i>T. a. brunneicollis</i> <i>T. a. musculus</i> <i>T. (aedon) tanneri</i> <i>T. (solstitialis)</i> <i>ochraceus</i> <i>T. (solstitialis)</i> <i>monticola</i> <i>T. (solstitialis)</i> <i>solstitialis</i> <i>T. (solstitialis) rufulus</i>

APÉNDICE 2. Listado de museos y colecciones de donde se obtuvo la información de los especímenes del género *Troglodytes*.

AMNH American Museum of Natural History. New York, Estados Unidos.

ANSP Academy of Natural Sciences. Philadelphia, Estados Unidos.

DMNH Delaware Museum of Natural History. Delaware, Estados Unidos.

ENCB-IPN Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN. México, D.F.

FMNH Field Museum of Natural History of Chicago. Chicago, Estados Unidos

IBUNAM Instituto de Biología de la UNAM. México, D.F.

INH Instituto de Historia Natural de San Cristóbal de las Casas. Chiapas, México.

MZFC Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

UK University of Kansas. Kansas, Estados Unidos.

UMMZ University of Michigan Museum of Zoology. Ann Arbor, Estados Unidos.

UMNSNH Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán.

WFZC Western Foundation of Vertebrate Zoology. Los Angeles California, Estados Unidos.

APÉNDICE 3. Listado de Unidades Geográficas Operativas del género *Troglodytes* en el presente estudio. Las Unidades geográficas han sido designadas con letras y los símbolos que aparecen a la derecha de cada unidad son los utilizados en los dendrogramas (figuras 58-63), para designar cada forma.

- A ○ Estados Unidos, Nueva York y alrededores. Poblaciones de *Troglodytes aedon aedon*.
- B ○ Estados Unidos y México. Zona costera del Pacífico. Poblaciones de *T. a. aedon*.
- C ○ Estados Unidos y México. Zona montañosa de la Sierra Madre Occidental. Poblaciones que han sido denominadas por algunos como *T. a. aedon*, por otros como *T. a. brunneicollis* y también como *T. a. vohersi*.
- D ⊙ Estados Unidos y México. Zonas adjuntas a la Sierra Madre Occidental. Poblaciones de *T. a. brunneicollis*.
- E ⊙ México. Zona montañosa de la Sierra Madre Oriental. Poblaciones de *T. a. brunneicollis*.
- F ⊙ México. Montañas de baja altitud dentro de la Altiplanicie Mexicana. Poblaciones de *T. a. brunneicollis*.
- G ⊙ México. Eje Neovolcánico. Poblaciones de *T. a. brunneicollis*.
- H † México. Isla Clarión. Individuos de la especie *T. tanneri*.
- I ⊙ México. Zonas montañosas de la Sierra Madre del Sur. Poblaciones de *T. a. brunneicollis*.
- J ⊙ México. Zonas montañosas de altitudes medias de la Sierra Madre del Sur. *T. a. brunneicollis*.
- K ⊙ México. Unión de la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental. *T. a. brunneicollis*.
- L ⊛ México. Zona costera del Atlántico desde el estado de Veracruz hasta la península de Yucatán. *T. a. musculus* (*T. musculus intermedius* ó *T. a. intermedius*).
- M ⊛ México y Guatemala. Tierras bajas desde el Istmo de Tehuantepec hasta Guatemala. Poblaciones de *T. a. musculus*.
- N ◇ México y Guatemala. Zona montañosa desde el Istmo de Tehuantepec hasta Guatemala. Poblaciones de *T. rufociliatus rufociliatus*.
- n ◇ Costa Rica. Población de *T. a. rehni*.
- O ◇ El Salvador. Zona costera del Pacífico. *T. r. nannoides*.
- P † México. Isla Cozumel. *T. a. beani*.
- Q ⊛ Panamá. Zona montañosa de Panamá. *T. ochraceus ligea*.
- R ⊛ Costa Rica. Zona montañosa de Costa Rica. *T. ochraceus ochraceus*.
- S ⊛ Honduras, Nicaragua y Costa Rica. Tierras bajas desde la Provincia de Gracias a Dios, Honduras hasta el Limón

Costa Rica. Poblaciones de *T. a. musculus*.

- m * Nicaragua y Costa Rica. Tierras altas después del Lago de Nicaragua hasta las tierras altas de Costa Rica. Poblaciones de *T. a. musculus*.
- T ◊ Honduras. Zona montañosa de Honduras. Poblaciones de *T. r. rufociliatus*.
- U † Isla Guadeloupe; *T. guadeloupensis*.
- V † Isla Martinica; *T. martinicensis*.
- W † Isla Santa Lucía; *T. mesoleucus*
- X ☼ Isla Trinidad y Tobago; *T. tobaganensis*.
- Y * Colombia. De la Cordillera Oriental de Colombia hasta el Desierto de Atacama. *T. a. musculus (T. audax)*
- Z ★ Panamá, Colombia y Perú. Tierras bajas desde el Canal de Panamá hasta Perú. *T. a. musculus (T. albicans)*.
- a ★ Colombia, Perú. Tierras bajas interiores. *T. a. musculus (T. albicans)*.
- b * Perú, Bolivia y Argentina. Altiplano principal de Bolivia. *T. a. musculus (T. rex)*.
- c ★ Argentina. Tierras altas de *T. a. musculus (T. frater)*.
- d * Brasil. Tierras bajas de Brasil en la costa del Atlántico. *T. a. musculus (T. bonaire)*.
- e * Uruguay, Paraguay y Argentina. Tierras bajas. *T. a. musculus (T. bonaire)*.
- f * Chile. Desierto de Atacama. *T. a. musculus (T. atacamensis)*.
- g * Chile. Valparaíso y alrededores. *T. a. musculus (T. chilensis)*.
- h * Argentina. Tierra del Fuego y la Patagonia. *T. a. musculus (T. chilensis)*.
- i ★ Tierras bajas de Perú. *T. a. musculus (T. carabayae)*.
- j ☆ Zona montañosa del Perú. Tierras altas de Perú. *T. a. musculus (T. puna)*.
- k * Tierras bajas de la frontera entre Perú y Chile. *T. a. musculus (T. tecellatus)*.
- t ⊙ Costa Rica y Panamá. *Thyorchilus browni*.

CUADROS

Cuadro 1. Análisis de Correlación de Spearman para variables cuantitativas continuas.

	LONG	PROF	ANCHO	TARSO	DIAM	ALA	COLA
LONG	1.000						
PROF	0.109	1.000					
ANCHO	0.339	0.352	1.000				
TARSO	0.174	0.229	0.296	1.000			
DIAM	.057	0.128	0.171	0.109	1.000		
ALA	0.253	0.128	0.203	0.357	0.043	1.000	
COLA	0.079	0.043	-0.070	0.137	-0.030	0.571	1.000

Nota: LONG= longitud del pico, PROF= profundidad o alto del pico, ANCHO= ancho del pico, TARSO= longitud del tarso, DIAM= diámetro del tarso, ALA= longitud del ala o cuerda alar, COLA= longitud de la cola.

FALLA DE ORIGEN

Cuadro 2. Probabilidades obtenidas en las pruebas de normalidad para las variables cuantitativas no transformadas y transformadas con logaritmo natural.

Abreviaturas: LONG= longitud del pico, PROF= profundidad o alto del pico, ANCHO= ancho del pico, TARSO= longitud del tarso, DIAM= diámetro del tarso, ALA= longitud del ala o cuerda alar, COLA= longitud de la cola, MBES= barra más grande en la espalda, MBRA= barra más grande en la rabadilla, MBCO= barra más grande en la cola, MBALA= barra más grande en el ala, MBAB= barra más grande en el abdomen, MBCOB= barra mas grande en las cobertoras.

VARIABLE	MACHOS		HEMBRAS	
	VARIABLES NO TRANSFORMADAS	VARIABLES TRANSFORMADAS A LOGARITMOS NATURALES	VARIABLES NO TRANSFORMADAS	VARIABLES TRANSFORMADAS A LOGARITMOS NATURALES
LONG	0.001	0.001	0.001	0.001
PROF	0.513	0.472	0.931	0.889
ANCHO	0.787	0.002	0.063	0.001
TARSO	0.001	0.001	0.001	0.001
DIAM	0.001	0.001	0.059	0.153
ALA	0.655	0.001	0.126	0.022
COLA	0.005	0.134	0.016	0.174
MBES	0.001	0.001	0.001	0.001
MBRA	0.001	0.003	0.001	0.001
MBCO	0.168	0.002	0.010	0.732
MBALA	0.348	0.001	0.075	0.435
MBAB	0.001	0.012	0.001	0.133
MBCOB	0.001	0.001	0.001	0.635

Cuadro 3. A análisis univariado no paramétrico para determinar la existencia de diferencias sexuales en cada unidad geográfica operativa de estudio (OGU).

OGU	VARIABLE	\bar{x}	P	OGU	\bar{x}	α	OGU	\bar{x}	P
A	LONG	0.5000	0.4795	B	1.4792	0.2239	C	3.8002	0.0512
	PROF	0	0.9999		0.5428	0.4613		2.0213	0.1551
	ANCHO	2.0000	0.1573		0.0111	0.9162		0.0550	0.8145
	TARSO	0.5000	0.4795		0.8713	0.3506		4.7623	0.0291
	DIAM	2.2222	0.1360		0.1769	0.6740		0.7912	0.3737
	ALA	0.5263	0.4682		2.7524	0.0971		5.1717	0.2300
	COLA	0.5000	0.4795		1.7763	0.1826		3.4671	0.0626
	PPES	-	-		0.3578	0.5498		2.0614	0.1511
	MBES	-	-		1.3714	0.2416		1.1160	0.2908
	PPRA	-	-		0.0226	0.8806		0.0867	0.7684
	MBRA	-	-		0.3547	0.5515		4.8238	0.0281
	MBCO	-	-		0.7714	0.3798		0.8348	0.3609
	MBAL	-	-		4.2000	0.0404		0.8348	0.3609
	PPAB	-	-		0.4286	0.5127		0.0026	0.9596
MBCOB	-	-	4.2353	0.0346	0.0004	0.9834			
D	LONG	0.0118	0.9136	E	0.5400	0.4624	G	0.3797	0.5378
	PROF	2.4772	0.1155		0.3043	0.5812		0.5721	0.4494
	ANCHO	0.9529	0.3290		3.8469	0.0498		0.0031	0.9554
	TARSO	0.0597	0.8070		0.1350	0.7133		2.6551	0.1032
	DIAM	0.8525	0.3558		1.0935	0.2957		1.4647	0.2262
	ALA	0.0381	0.8953		0.7350	0.3913		7.2184	0.0072
	COLA	1.1524	0.2831		1.2150	0.2703		5.6881	0.0171
	PPES	0.0353	0.8509		0.0346	0.8504		0.2572	0.6121
	MBES	0.0082	0.9278		0.0600	0.8065		0.1798	0.6715
	PPRA	0.5853	0.4442		2.2533	0.1333		0.0263	0.8713
	MBRA	0.0101	0.9197		0.0038	0.9507		0.0168	0.8969
	MBCO	0.3429	0.5582		0.0600	0.8065		0.6356	0.4253
	MBAL	3.4506	0.0632		0.2404	0.6239		1.7403	0.1871
	PPAB	0.0539	0.8164		0.5621	0.4534		1.3962	0.2374
MBCOB	2.7222	0.0990	0.0600	0.8065	0.0686	0.7933			

FALLA DE ORIGEN

OGU	VARIABLE	x^2	P	OGU	x^2	P	OGU	x^2	P
II	LONG	0.0607	0.8054	I	2.8113	0.0936	J	2.3333	0.1266
	PROF	0.1410	0.7073		0.01956	0.6583		2.3614	0.1244
	ANCHO	0.1880	0.6646		3.6337	0.0566		1.5909	0.2072
	TARSO	0.3338	0.5634		0.0054	0.9415		0.04762	0.8273
	DIAM	0.9684	0.3251		3.5959	0.0579		1.1905	0.2752
	ALA	0.2700	0.6033		3.5860	0.0583		0.0476	0.8273
	COLA	8.0033	0.0047		3.7303	0.0534		0.4286	0.5127
	PPES	1.1575	0.2820		0.0002	0.9884		1.3158	0.2513
	MBES	0.2252	0.6351		0.2057	0.6502		1.2048	0.2724
	PPRA	0.0000	0.9999		0.0790	0.7786		1.4286	0.2320
	MBRA	0.0000	0.9999		0.42545	0.5142		1.3514	0.2450
	MBCO	0.5702	0.4502		0.4348	0.5096		1.7349	0.1878
	MBAL	3.8144	0.0508		3.1343	0.0767		0.0476	0.8273
	PPAB	1.0909	0.2963		0.86298	0.3529		0.04819	0.8262
MBCOB	0.8548	0.3552	0.0678	0.7946	0.0476	0.8273			
K	LONG	5.0000	0.0253	L	1.9286	0.1649	M	2.2552	0.1332
	PROF	0.42017	0.5169		0.4835	0.4869		0.3333	0.5637
	ANCHO	0.6000	0.4386		0.0000	0.9999		0.0046	0.9457
	TARSO	0.2667	0.6056		4.5000	0.0339		1.5380	0.2149
	DIAM	4.5000	0.0339		1.1796	0.2774		1.8086	0.1787
	ALA	2.4000	0.1213		0.1800	0.6714		6.0533	0.0139
	COLA	0.1111	0.7389		0.1800	0.6714		1.2870	0.2566
	PPES	1.4727	0.2249		0.5182	0.4716		0.0096	0.9219
	MBES	0.0168	0.8969		2.0222	0.1550		0.4671	0.4943
	PPRA	0.1250	0.7237		2.0687	0.1503		0.2173	0.6411
	MBRA	3.2941	0.0695		0.36491	0.5458		0.7674	0.3810
	MBCO	0.2864	0.5926		0.0289	0.8651		0.0487	0.8254
	MBAL	0.2667	0.6056		0.0000	0.9999		1.3632	0.2430
	PPAB	0.0000	0.9999		0.1974	0.6569		0.1849	0.6672
MBCOB	0.2143	0.6434	0.0800	0.7773	0.0496	0.8258			

FALLA DE ORIGEN

OGU	VARIABLE	X'	P	OGU	X'	P	OGU	X'	P
N	LONG	0.5889	0.4428	O	2.4000	0.1213	P	2.82352	0.0929
	PROF	0.0854	0.7700		2.4000	0.1213		0.1205	0.7285
	ANCHO	1.8169	0.1777		0.6000	0.4386		0.9969	0.3181
	TARSO	4.9227	0.0265		0.0000	0.9999		2.1618	0.1415
	DIAM	1.0263	0.3110		0.6000	0.4386		0.3356	0.5624
	ALA	12.9100	0.0003		0.0000	0.9999		0.0441	0.8336
	COLA	11.4680	0.0007		0.6000	0.4386		0.0993	0.7527
	PPES	0.0081	0.9283		1.0000	0.3173		0.0000	0.9999
	MBES	0.0320	0.8580		0.0000	0.9999		0.0000	0.9999
	PPRA	0.1077	0.7428		0.0000	0.9999		1.0000	0.3173
	MBRA	0.0060	0.9381		0.1667	0.6831		1.0000	0.3173
	MBCO	0.2662	0.6059		0.6000	0.4386		0.6231	0.4299
	MBAL	0.5281	0.4679		2.4000	0.1213		0.1767	0.6742
PPAB	0.1288	0.7197	0.0000	0.9999	0.0083	0.9273			
MBCOB	0.1234	0.7253	-	-	1.4848	0.2230			
Q	LONG	1.0000	0.3173	R	0.3333	0.5637	S	4.0453	0.0443
	PROF	2.5000	0.1336		1.1020	0.2938		10.648	0.0011
	ANCHO	0.2500	0.6171		0.0000	0.9999		4.5398	0.0331
	TARSO	0.2500	0.6171		2.6889	0.1011		0.5788	0.4468
	DIAM	0.0000	0.9999		2.6889	0.1011		1.8588	0.1728
	ALA	2.2500	0.1336		1.0889	0.2967		9.7788	0.0018
	COLA	2.2500	0.1336		1.8000	0.1797		4.4813	0.0343
	PPES	0.0000	0.9999		0.6000	0.4386		5.6649	0.0173
	MBES	0.0000	0.9999		0.6000	0.4386		0.2702	0.6032
	PPRA	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		4.7441	0.0294
	MBRA	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		5.0235	0.0250
	MBCO	0.0000	0.9999		1.0889	0.2967		0.0263	0.8711
	MBAL	2.2500	0.1336		1.8000	0.1797		0.5792	0.4466
PPAB	0.0000	0.9999	0.0000	0.9999	5.0352	0.0248			
MBCOB	0.7714	0.3798	0.0222	0.8815	0.0133	0.9083			

FALLA DE ORIGEN

OGU	VARIABLE	\bar{x}	P	OGU	\bar{x}	P	OGU	\bar{x}	P
U	LONG	1.1250	0.2888	V	-	-	W	0.3333	0.5637
	PROF	0.0318	0.8584		0.0000	0.9999		1.3333	0.2482
	ANCIO	2.0000	0.1573		-	-		1.3333	0.2482
	TARSO	0.7500	0.3865		0.2000	0.6547		1.3333	0.2482
	DIAM	0.3333	0.5637		1.8000	0.1797		0.3333	0.5637
	ALA	2.0833	0.1489		1.8000	0.1797		0.0000	0.9999
	COLA	0.4286	0.5127		0.2000	0.6547		0.3333	0.5637
	PPES	0.0000	0.9999		0.2000	0.6547		0.6667	0.4142
	MBES	0.0833	0.7728		1.8000	0.1797		0.0000	0.9999
	PPRA	0.1000	0.7518		0.0000	0.9999		0.0000	0.9999
	MBRA	0.0946	0.7584		0.0000	0.9999		0.0000	0.9999
	MBCO	0.0833	0.7728		0.2000	0.6547		0.3333	0.5637
	MBAL	1.1250	0.2888		1.8000	0.1797		0.3333	0.5637
	PPAB	2.1084	0.1465		2.0000	0.1573		0.0000	0.9999
MBCOB	0.3333	0.5637	0.2000	0.6547	0.3333	0.5637			
X	LONG	0.7143	0.3980	Y	0.6251	0.4292	a	5.5078	0.0189
	PROF	2.3143	0.1282		0.7911	0.3738		2.8342	0.0923
	ANCIO	1.8286	0.1763		0.0098	0.9212		0.0177	0.8943
	TARSO	1.4571	0.4990		0.1333	0.7150		0.6356	0.4253
	DIAM	0.2614	0.6091		0.3000	0.5839		0.0005	0.9823
	ALA	0.4571	0.4990		1.2000	0.2733		2.3344	0.1265
	COLA	0.6923	0.4054		0.5333	0.4652		1.7973	0.1800
	PPES	0.7449	0.3881		0.6964	0.4040		0.0799	0.7774
	MBES	2.0700	0.1502		0.5441	0.4607		0.0912	0.7626
	PPRA	3.3333	0.0679		0.0000	0.9999		1.7737	0.1829
	MBRA	3.3333	0.0679		0.0000	0.9999		0.6566	0.4178
	MBCO	0.1146	0.7350		2.1380	0.1437		0.1590	0.6901
	MBAL	0.4584	0.4984		1.2000	0.2733		2.0726	0.1500
	PPAB	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		0.7057	0.4008
MBCOB	0.4851	0.9861	0.7622	0.3826	0.9079	0.3407			

FALLA DE ORIGEN

OGU	VARIABLE	\bar{x}	P	OGU	\bar{x}	P	OGU	\bar{x}	P
b	LONG	0.0833	0.7728	c	0.0000	0.9999	e	0.0150	0.9025
	PROF	0.1001	0.7517		0.0254	0.8735		1.1756	0.2782
	ANCIO	4.3693	0.0366		1.8295	0.1762		0.1513	0.6973
	TARSO	6.1923	0.0128		1.6134	0.2040		0.4083	0.5228
	DIAM	0.4543	0.5003		0.9102	0.3401		0.5223	0.4694
	ALA	1.7781	0.1824		4.9412	0.0262		0.0123	0.9115
	COLA	1.1497	0.2836		4.1538	0.0415		3.3611	0.0668
	PPES	0.0009	0.9765		0.6979	0.4635		0.0009	0.9762
	MBES	0.1919	0.7064		0.6962	0.4041		0.0401	0.8413
	PPRA	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		0.9244	0.3363
	MBRA	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		0.9244	0.3363
	MBCO	0.1001	0.7517		4.1613	0.0414		0.0934	0.7599
	MBAL	0.0189	0.8906		0.0568	0.8116		2.5975	0.1070
PPAB	0.0000	0.9999	0.0000	0.9999	0.0000	0.9999			
MBCOB	5.8295	0.0158	4.8610	0.0275	0.0000	0.9999			
f	LONG	0.1674	0.6824	g	1.1343	0.2869	h	0.0367	0.8480
	PROF	0.6417	0.8383		1.6834	0.1945		0.0209	0.8850
	ANCHO	1.0417	0.3674		0.6700	0.4131		0.1138	0.3358
	TARSO	0.6364	0.4250		0.0362	0.8491		1.8170	0.1777
	DIAM	0.1169	0.7324		0.0014	0.9696		0.2822	0.5953
	ALA	1.0417	0.3070		4.2226	0.0399		1.5648	0.2110
	COLA	0.3750	0.5403		4.1728	0.0411		2.3704	0.1237
	PPES	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		0.0000	0.9999
	MBES	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		0.0000	0.9999
	PPRA	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		0.0000	0.9999
	MBRA	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		0.0000	0.9999
	MBCO	0.0417	0.8383		2.8701	0.0902		2.0910	0.1482
	MBAL	3.3750	0.0662		2.4361	0.1186		0.5933	0.4211
PPAB	0.0000	0.9999	0.0000	0.9999	0.0000	0.9999			
MBCOB	0.0000	0.9999	3.5000	0.0614	0.7535	0.3854			

OGU	VARIABLE	\bar{X}	P	OGU	\bar{X}	P	OGU	\bar{X}	P
i	LONG	1.8000	0.1797	j	0.1616	0.6877	m	1.4848	0.2230
	PROF	1.8000	0.1797		4.0503	0.0442		0.0000	0.9999
	ANCHO	0.2000	0.6547		1.4545	0.2278		1.1227	0.7261
	TARSO	0.2000	0.6547		1.4825	0.2234		0.0305	0.8614
	DIAM	0.2000	0.6547		1.8500	0.1738		0.7576	0.3841
	ALA	1.8000	0.1797		4.2456	0.0394		1.4848	0.2230
	COLA	1.8000	0.1797		1.4825	0.2234		2.4545	0.1172
	PPES	1.8000	0.1797		0.8347	0.3604		1.5705	0.2101
	MBES	0.2000	0.6547		0.6410	0.4233		0.2795	0.5970
	PPRA	3.0000	0.0833		0.0000	0.9999		0.7911	0.3738
	MBRA	3.0000	0.0833		0.0000	0.9999		0.1250	0.7237
	MBCO	0.2000	0.6547		3.6940	0.0546		1.4848	0.2230
	MBAL	1.8000	0.1797		0.3725	0.5416		0.2727	0.6015
	PTAB	0.0000	0.9999		0.0000	0.9999		0.9615	0.3268
MBCOB	2.8000	0.1573	0.5000	0.4795	1.4848	0.2230			

Cuadro 4. Diferencias entre las unidades geográficas de estudio del género *Troglodytes* para cada variable. Los valores de χ^2 son el resultado de aproximaciones del valor H a χ^2 (de la prueba de Kruskal-Wallis). Para 14 variables P fue menor a 0.0001; exceptuando la variable mas ancha de las cobertoras inferiores de la cola.

VARIABLES	HEMBRAS		MACHOS	
	H	$\chi^2_{\alpha=0.05,34}$	H	$\chi^2_{\alpha=0.05,37}$
NO	135.86	49.8	221.66	55.8
PR	140.44	49.8	230.52	55.8
AN	116.07	49.8	187.27	55.8
TA	158.37	49.8	231.16	55.8
DI	128.07	49.8	233.30	55.8
AL	132.90	49.8	213.94	55.8
CO	210.70	49.8	425.13	55.8
PPES	148.71	49.8	275.35	55.8
MBES	116.14	49.8	234.19	55.8
PPRA	140.70	49.8	286.46	55.8
MBRA	128.94	49.8	280.88	55.8
MBCO	65.06	49.8	90.51	55.8
MBAL ₇	84.43	49.8	156.76	55.8
PPAB	220.03	49.8	394.76	55.8
MBCOB	132.89	49.8	250.73	55.8

Cuadro 5. Proporción de la variación explicada por los componentes principales, basándose en la matriz de correlación.

Componente Principal	HEMBRAS			MACHOS		
	Eigenvalores	% traza	Acumulación de %	Eigenvalores	% Traza	Acumulación de %
1	3.6893	24.60	24.60	3.9094	26.06	26.06
2	3.1647	21.10	45.69	2.5349	16.90	42.96
3	1.4835	9.89	55.58	1.7231	11.49	54.45
4	1.0448	6.97	62.55	1.0652	7.10	61.55
5	0.9001	6.00	68.55	0.9605	6.40	67.95
6	0.8294	5.53	74.08	0.8209	5.47	73.43
7	0.7965	5.31	79.39	0.7165	4.78	78.20
8	0.6298	4.20	83.59	0.5976	3.98	82.19
9	0.5290	3.53	87.11	0.5427	3.62	85.81
10	0.4355	2.90	90.02	0.4762	3.17	88.98
11	0.3763	2.51	92.53	0.4050	2.70	91.68
12	0.3471	2.31	94.84	0.3854	2.56	94.24
13	0.2791	1.86	96.70	0.3393	2.26	96.50
14	0.2591	1.73	98.43	0.2996	2.00	98.50
15	0.2359	1.57	100	0.2252	1.50	100

Cuadro 6. Peso de cada variable en los primeros cuatro componentes principales, para los machos y las hembras del género *Troglodytes*.

Caracter	Hembras				Machos			
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
NO	-0.12397	0.59513	-0.28990	0.18079	-0.05283	0.53971	0.06741	0.24504
PR	0.20248	0.82336	-0.13493	0.01978	0.44465	0.67867	-0.08519	-0.07660
AN	0.10798	0.75041	-0.30969	0.04384	0.14521	0.76083	-0.19893	0.00045
TA	-0.11554	0.57649	-0.11392	-0.10398	0.05734	0.55956	0.29291	-0.10687
DI	0.16307	0.71788	-0.07259	-0.18078	0.23637	0.68661	-0.13994	0.04944
AL	-0.30347	0.64639	0.48637	0.20516	-0.13136	0.41511	0.74574	-0.03558
CO	-0.22199	0.31055	0.81442	0.13560	-0.00568	-0.4076	0.87042	-0.15655
PPES	0.68169	0.16898	0.25614	-0.00262	0.77196	0.02331	0.12718	0.04045
MBES	0.72443	0.07669	0.18931	0.03912	0.71486	-0.06101	0.05450	0.16328
PPRA	0.81313	0.00777	0.16169	-0.19338	0.80460	-0.17857	0.10081	-0.17496
MBRA	0.79665	0.02197	0.17329	-0.04073	0.80027	-0.19848	0.08089	-0.09488
MBCO	0.20039	-0.02636	-0.13947	0.88468	0.16652	-0.05885	0.21074	0.85696
MBAL	0.44222	-0.40963	-0.06634	0.28667	0.36562	-0.35047	0.21000	0.27333
PPAB	0.77572	-0.00420	0.08498	-0.00841	0.79257	-0.17167	0.03480	-0.26537
MBCOB	0.56326	0.06355	-0.42260	-0.01935	0.65347	0.11985	-0.35643	0.11060

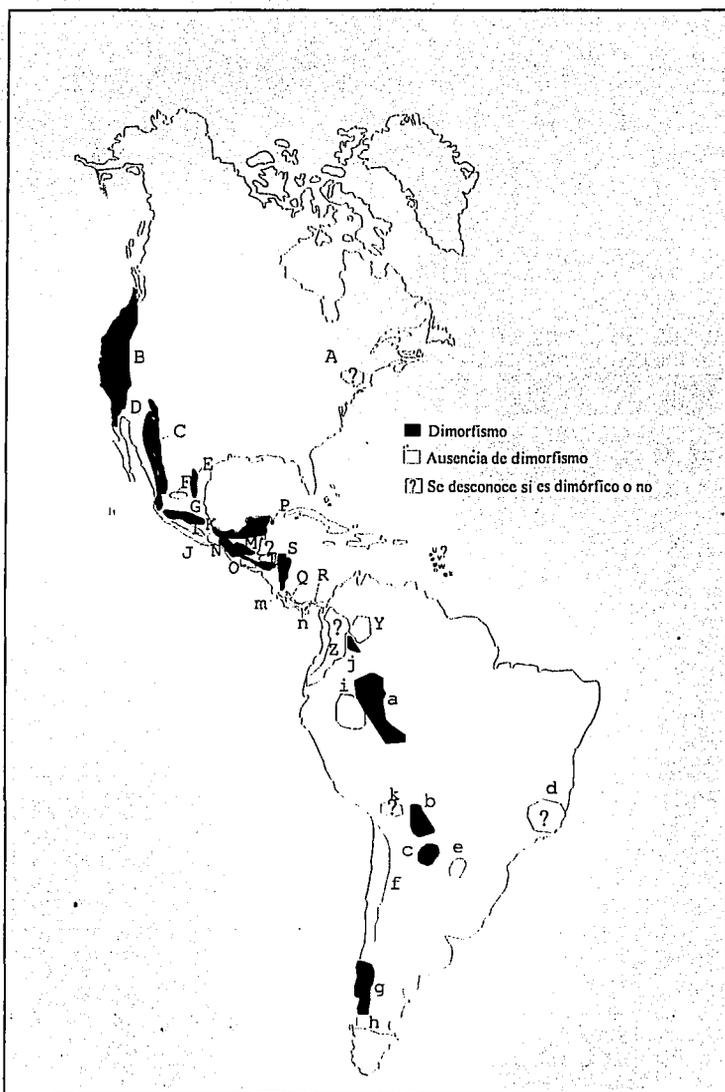


Figura 17 . Distribución espacial de las unidades geográficas sexualmente dimórficas y monomórficas del género *Troglodytes* en el presente trabajo. A las unidades que no se determinó si eran monomórficas o dimórficas, por insuficiencia de especímenes, se les asignó un signo de interrogación.

Figuras 18-39. Gráficos resultantes del análisis de pruebas de procedimientos simultáneos.

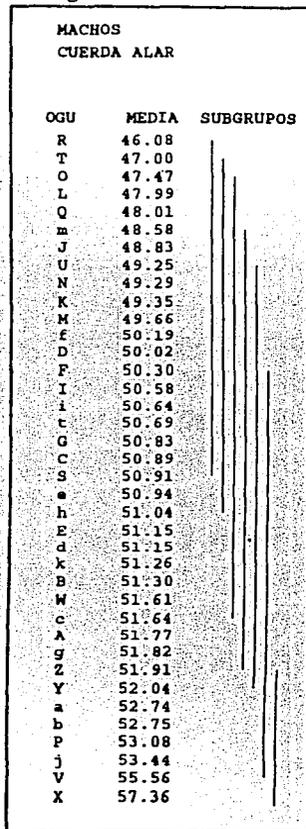


Figura 18.

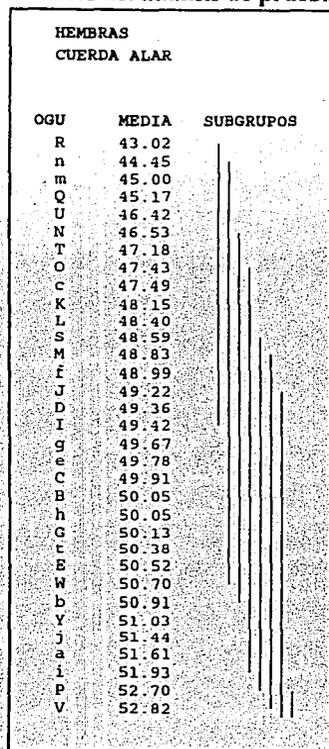


Figura 19.

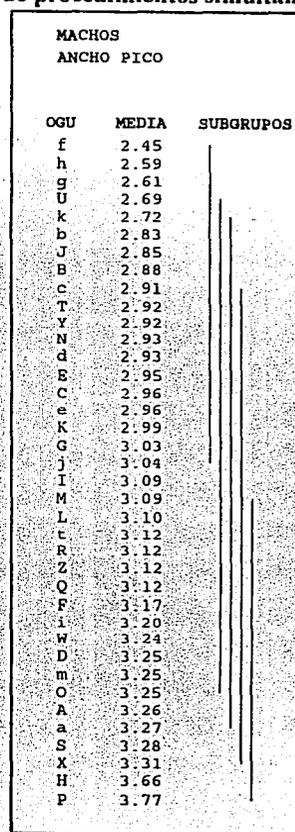


Figura 20.

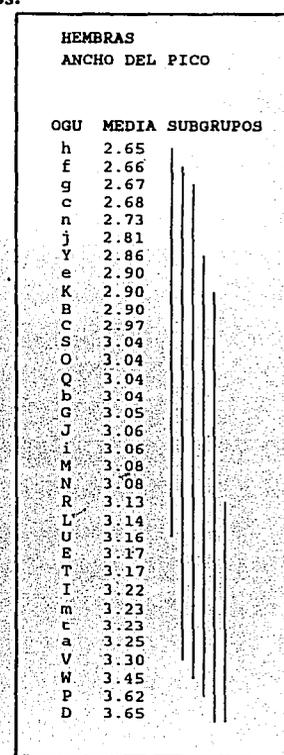


Figura 21.

MACHOS
LONGITUD DE LA COLA

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
R	31.63	
Q	31.67	
T	32.78	
t	32.88	
Z	34.11	
O	34.18	
m	34.46	
S	36.00	
N	36.39	
M	36.50	
L	36.98	
V	37.14	
U	37.77	
W	37.84	
J	39.00	
X	39.56	
i	39.82	
k	40.03	
K	40.12	
a	40.31	
A	40.32	
e	41.34	
y	41.53	
F	41.61	
P	42.09	
D	42.40	
d	42.45	
c	42.56	
I	42.71	
G	42.82	
f	43.11	
C	43.56	
E	43.94	
b	44.22	
j	44.69	
g	45.32	
B	45.44	

Figura 22.

HEMRAS
LONGITUD DE LA COLA

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
m	28.26	
Q	29.10	
R	29.27	
n	31.07	
N	32.59	
t	32.70	
c	33.27	
S	34.29	
T	34.51	
O	34.65	
U	35.67	
L	35.89	
V	35.91	
M	36.18	
W	36.23	
X	38.40	
K	38.83	
a	38.92	
D	40.40	
B	40.57	
O	41.08	
I	41.44	
J	41.61	
Y	41.86	
C	42.27	
P	42.48	
b	42.50	
i	42.59	
E	42.83	
f	42.98	
j	43.33	
g	43.44	

Figura 23.

MACHOS
DIÁMETRO DEL TARSO

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
Q	1.28	
O	1.29	
f	1.29	
c	1.32	
R	1.34	
A	1.37	
B	1.39	
g	1.40	
C	1.41	
h	1.41	
b	1.42	
W	1.45	
U	1.48	
Y	1.49	
e	1.49	
k	1.52	
F	1.53	
J	1.53	
d	1.53	
i	1.54	
D	1.57	
E	1.57	
N	1.58	
I	1.59	
Z	1.59	
T	1.59	
G	1.60	
M	1.61	
J	1.63	
S	1.64	
a	1.66	
t	1.68	
L	1.68	
m	1.69	
X	1.71	
V	1.71	
P	1.77	

Figura 24.

HEMRAS
DIAMETRO DEL TARSO

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
f	1.27	
R	1.28	
n	1.30	
Q	1.30	
g	1.41	
J	1.41	
h	1.41	
c	1.43	
B	1.43	
O	1.44	
C	1.45	
e	1.45	
b	1.46	
E	1.49	
j	1.50	
U	1.51	
I	1.51	
Y	1.52	
N	1.52	
S	1.54	
t	1.54	
W	1.57	
L	1.57	
K	1.57	
M	1.58	
T	1.59	
G	1.64	
V	1.64	
D	1.66	
a	1.67	
I	1.69	
P	1.74	
X	1.74	

Figura 25.

MACHOS
LONGITUD DEL TARSO

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
A	15.62	
B	16.00	
Q	16.14	
R	16.14	
e	16.55	
d	16.71	
C	16.74	
f	17.01	
i	17.04	
T	17.05	
W	17.08	
J	17.21	
D	17.32	
L	17.32	
M	17.37	
O	17.38	
b	17.43	
U	17.44	
W	17.45	
Y	17.47	
F	17.52	
g	17.55	
k	17.64	
a	17.64	
c	17.76	
E	17.92	
h	17.95	
S	17.96	
N	18.14	
G	18.18	
K	18.27	
I	18.29	
Z	18.34	
j	18.42	
X	19.07	
V	19.66	
P	19.67	

Figura 26.

HEMBRAS
LONGITUD DEL TARSO

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
Q	15.95	
L	16.08	
B	16.27	
n	16.27	
C	16.28	
e	16.53	
b	16.91	
O	16.99	
N	16.99	
R	17.10	
m	17.17	
M	17.18	
D	17.32	
Y	17.32	
h	17.37	
f	17.43	
E	17.48	
W	17.63	
g	17.67	
S	17.69	
U	17.74	
J	17.79	
K	17.80	
j	17.92	
G	18.00	
a	18.00	
T	18.27	
I	18.92	
c	18.59	
i	18.66	
X	18.91	
V	19.73	

Figura 27.

MACHOS
LONGITUD DEL NOSTRILLO
A LA PUNTA DEL PICO

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
N	8.49	
h	8.59	
g	8.62	
T	8.76	
O	8.82	
L	8.95	
F	8.96	
I	9.13	
G	9.20	
J	9.38	
K	9.41	
E	9.42	
A	9.46	
c	9.51	
C	9.55	
M	9.58	
e	9.65	
B	9.70	
R	9.70	
b	9.71	
i	9.74	
j	9.74	
m	9.80	
D	9.87	
F	9.95	
k	10.00	
Q	10.02	
d	10.08	
t	10.21	
S	10.21	
Y	10.37	
Z	10.43	
H	10.63	
a	10.63	
U	11.33	
X	11.53	
P	11.72	

Figura 28.

HEMBRAS
LONGITUD DEL NOSTRILLO A
LA PUNTA DEL PICO

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
J	8.18	
N	8.37	
I	8.42	
g	8.60	
M	8.70	
t	8.79	
f	8.89	
L	9.22	
C	9.24	
E	9.31	
m	9.33	
H	9.37	
B	9.41	
G	9.41	
c	9.45	
e	9.51	
d	9.58	
n	9.58	
R	9.65	
j	9.69	
b	9.81	
D	9.94	
P	9.95	
Q	9.96	
Y	9.99	
a	10.00	
K	10.03	
h	10.61	
i	11.12	
O	11.27	
T	11.55	
S	11.71	
X	12.21	
U	12.26	
W	12.83	

Figura 29.

MACHOS
BARRA MÁS ANCHA DEL
ABDOMEN

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
H	0.00	
j	0.00	
t	0.00	
b	0.00	
c	0.00	
d	0.00	
e	0.00	
f	0.00	
g	0.00	
h	0.00	
k	0.00	
Q	0.00	
R	0.00	
W	0.00	
X	0.00	
Y	0.00	
Z	0.00	
i	0.00	
A	0.00	
a	0.04	
P	0.08	
m	0.28	
L	0.36	
M	0.44	
S	0.47	
U	0.56	
B	0.60	
C	0.70	
F	0.70	
G	0.73	
D	0.77	
E	0.77	
T	0.78	
J	0.79	
K	0.81	
I	0.83	
O	0.84	

Figura 30.

HEMBRAS
BARRA MÁS ANCHA DEL
ABDOMEN

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
j	0.00	
a	0.00	
b	0.00	
c	0.00	
e	0.00	
f	0.00	
g	0.00	
h	0.00	
H	0.00	
Q	0.00	
R	0.00	
W	0.00	
X	0.00	
Y	0.00	
i	0.00	
P	0.05	
S	0.11	
M	0.39	
L	0.42	
E	0.51	
m	0.52	
B	0.59	
U	0.67	
T	0.67	
D	0.70	
G	0.75	
C	0.82	
E	0.83	
J	0.85	
n	0.88	
K	0.89	
I	0.94	

Figura 31.

MACHOS
BARRA MÁS ANCHA DEL ALA

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
H	0.47	
V	0.51	
Q	0.60	
R	0.65	
P	0.66	
W	0.89	
c	0.94	
i	1.02	
E	1.02	
d	1.03	
U	1.04	
T	1.04	
Y	1.06	
O	1.07	
a	1.07	
Z	1.08	
F	1.14	
M	1.14	
L	1.16	
b	1.16	
g	1.18	
m	1.18	
S	1.20	
h	1.21	
D	1.21	
X	1.23	
j	1.24	
N	1.27	
E	1.28	
J	1.29	
G	1.34	
e	1.37	
F	1.41	
k	1.43	
B	1.52	
A	1.53	
I	1.56	

Figura 32.

HEMBRAS
BARRA MÁS ANCHA DEL ALA

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
H	0.00	
Q	0.19	
n	0.55	
P	0.64	
c	0.89	
R	0.94	
j	1.08	
L	1.10	
W	1.11	
b	1.14	
V	1.14	
e	1.74	
a	1.18	
X	1.20	
M	1.21	
E	1.23	
S	1.30	
h	1.30	
B	1.31	
K	1.31	
I	1.34	
m	1.35	
J	1.35	
Y	1.35	
N	1.36	
O	1.40	
f	1.42	
g	1.44	
G	1.46	
C	1.50	
D	1.67	
T	1.68	

Figura 33.

MACHOS
BARRA MÁS ANCHA DE LA COLA

OGU MEDIA SUBGRUPOS

P	0.57
A	0.60
W	0.66
R	0.73
Z	0.75
b	0.76
F	0.77
Q	0.77
d	0.81
J	0.84
S	0.84
V	0.84
M	0.86
i	0.87
X	0.87
c	0.87
j	0.88
L	0.89
H	0.90
K	0.91
Y	0.93
r	0.94
e	0.95
h	0.96
D	0.97
e	0.97
C	0.99
O	1.00
E	1.02
T	1.04
m	1.06
a	1.09
H	1.14
N	1.23
B	1.25
i	1.28

Figura 34

HEMRAS
BARRA MÁS ANCHA DE LA COLA

OGU MEDIA SUBGRUPOS

j	0.55
J	0.58
Y	0.61
R	0.64
P	0.67
W	0.75
h	0.76
m	0.80
E	0.81
C	0.81
S	0.81
b	0.81
I	0.82
X	0.83
O	0.85
L	0.87
C	0.88
M	0.89
K	0.91
V	0.91
D	0.95
i	0.95
e	0.96
t	0.99
a	1.02
E	1.02
n	1.10
B	1.12
g	1.15
H	1.18
O	1.23
N	1.25

Figura 35

MACHOS
BARRA MÁS ANCHA DE LA ESPALDA

OGU MEDIA SUBGRUPOS

t	0.00
f	0.00
g	0.00
h	0.00
P	0.00
Q	0.00
W	0.00
C	0.14
R	0.16
b	0.21
Y	0.23
T	0.26
d	0.27
V	0.29
X	0.31
m	0.33
S	0.33
e	0.35
H	0.37
J	0.39
k	0.40
Z	0.40
M	0.42
i	0.43
L	0.43
F	0.45
a	0.47
N	0.54
J	0.56
B	0.58
O	0.59
D	0.61
A	0.62
G	0.62
C	0.63
K	0.70
U	0.73

Figura 36

HEMRAS
BARRA MÁS ANCHA DE LA ESPALDA

OGU MEDIA SUBGRUPOS

c	0.00
f	0.00
g	0.00
h	0.00
P	0.00
Q	0.00
R	0.00
W	0.00
b	0.23
Y	0.29
S	0.30
H	0.31
V	0.35
e	0.35
B	0.40
m	0.40
Y	0.40
t	0.41
i	0.42
M	0.43
j	0.44
a	0.45
n	0.52
C	0.53
C	0.54
D	0.60
K	0.60
O	0.61
L	0.64
G	0.65
T	0.68
U	0.67

Figura 36

MACHOS
BARRA MÁS ANCHA DE LAS
COBERTORAS INFERIORES DE
LA COLA

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
t	0.00	
d	0.00	
e	0.00	
f	0.00	
g	0.00	
j	0.09	
b	0.21	
h	0.28	
i	0.33	
c	0.48	
y	0.62	
R	0.72	
P	0.74	
H	0.86	
Q	0.92	
B	0.93	
X	0.93	
k	0.93	
N	1.09	
C	1.18	
L	1.18	
a	1.19	
S	1.20	
W	1.21	
M	1.27	
A	1.29	
Z	1.29	
C	1.36	
I	1.37	
K	1.38	
T	1.38	
m	1.45	
J	1.48	
V	1.48	

Figura 38.

HEMBRAS
BARRA MÁS ANCHA DE LAS
COBERTORAS INFERIORES DE
LA COLA

OGU	MEDIA	SUBGRUPOS
j	0.00	
t	0.00	
y	0.00	
e	0.00	
f	0.00	
h	0.08	
g	0.16	
X	0.54	
b	0.64	
H	0.74	
R	0.87	
a	0.93	
D	1.01	
n	1.05	
i	1.06	
L	1.09	
G	1.16	
S	1.17	
P	1.20	
M	1.29	
W	1.31	
E	1.34	
C	1.36	
N	1.38	
J	1.45	
I	1.49	
T	1.56	
V	1.57	
Q	1.62	
c	1.68	
K	1.77	
U	1.83	
m	1.85	
O	1.97	

Figura 39.

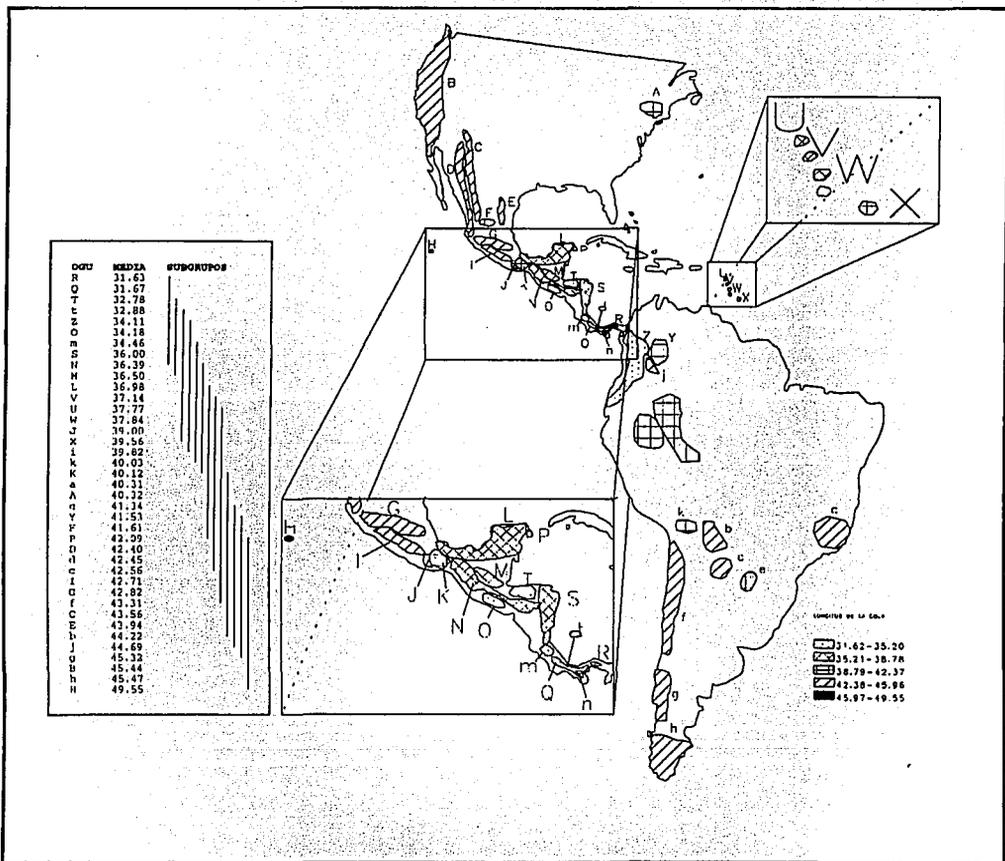


Figura 40. Variación geográfica en la longitud de la cola en las poblaciones de machos del género *Troglodytes*.

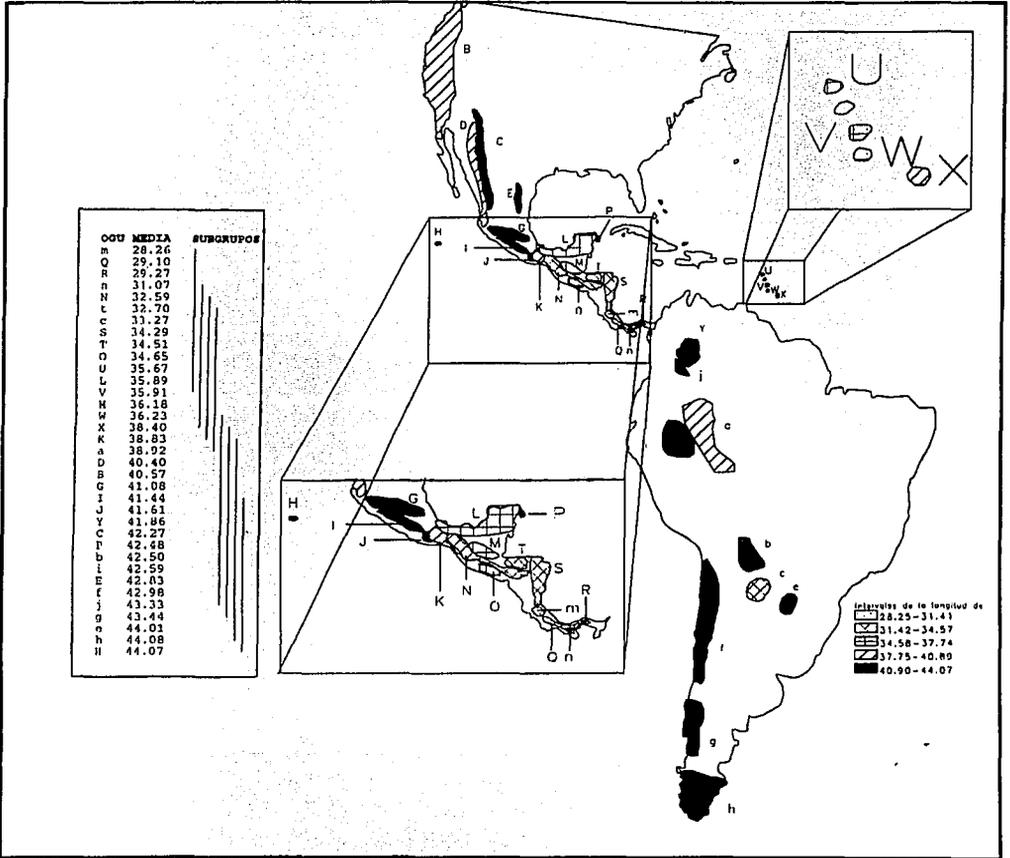


Figura 41. Variación geográfica de la longitud de la cola en las poblaciones de hembras del género *Trogodytes*.

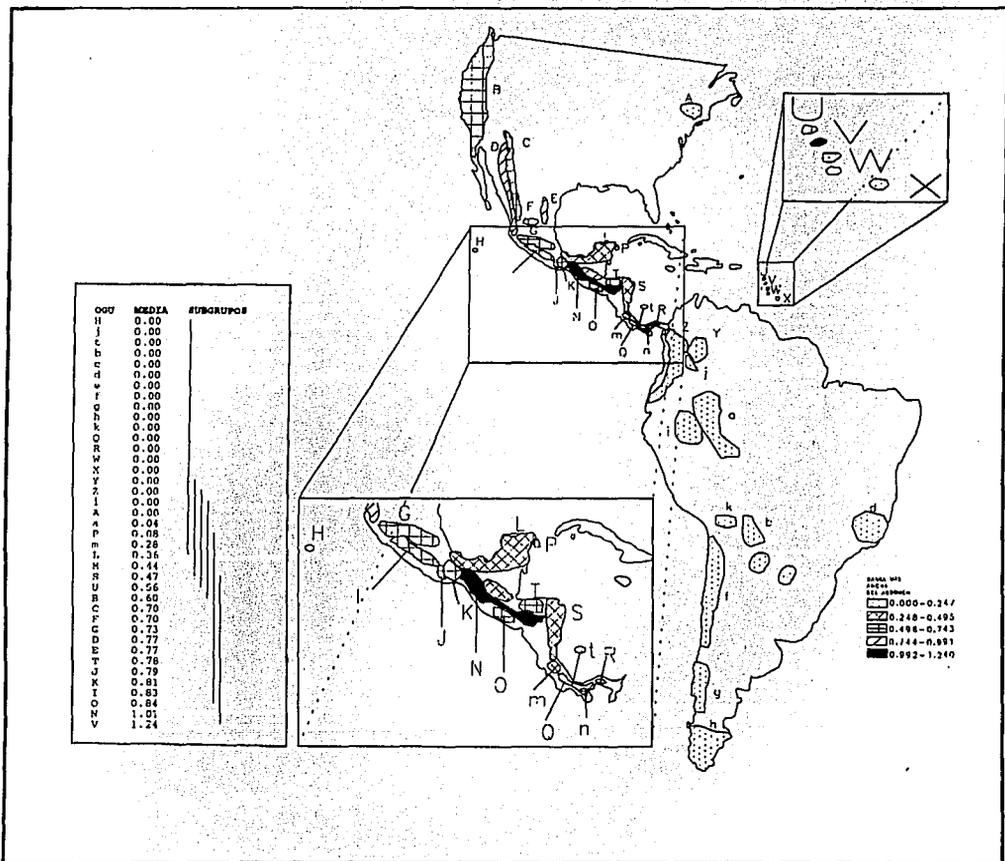


Figura 42. Variación geográfica de la barra más ancha del abdomen en las poblaciones de machos del género *Troglydytes*.

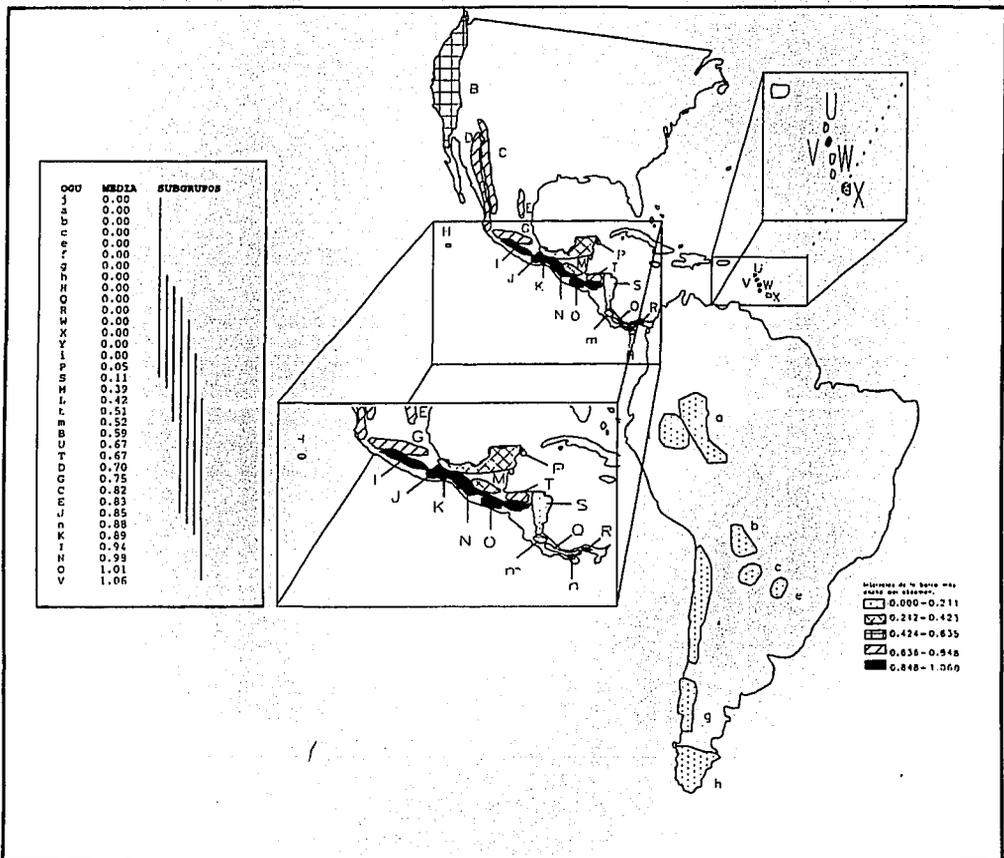


Figura 43. Variación geográfica de la barra más ancha del abdomen en las poblaciones de las hembras del género *Trogodytes*.

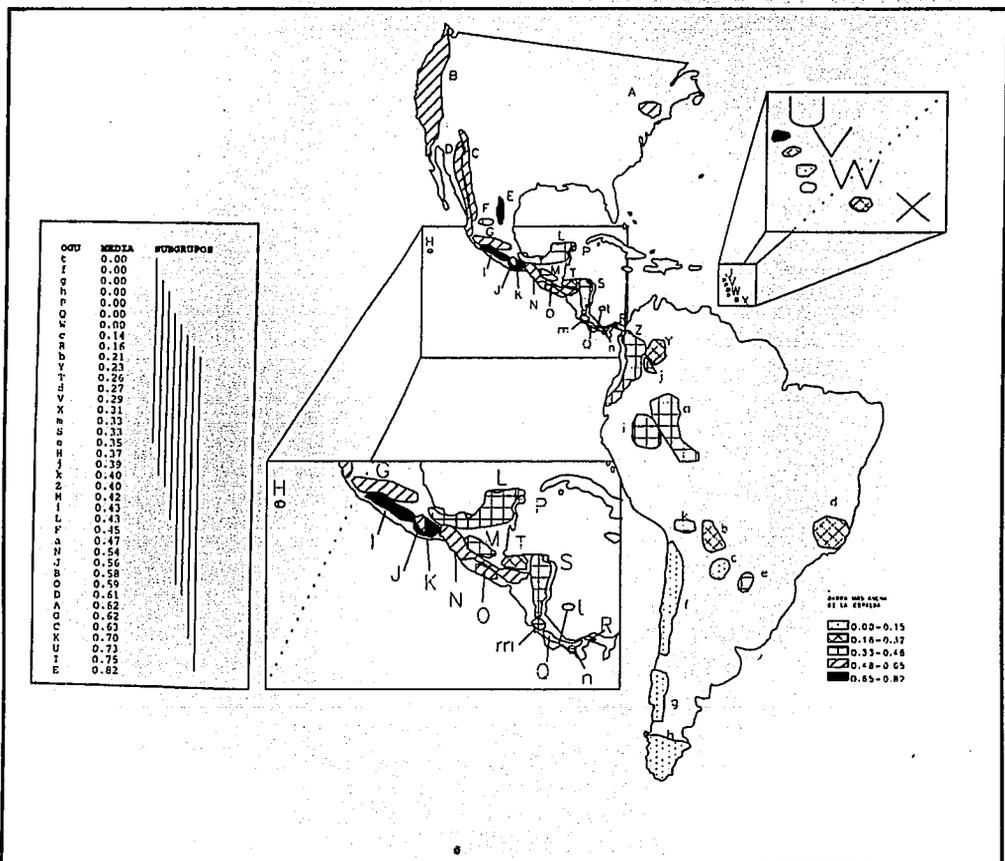


Figura 44. Variación geográfica de la barra más ancha de la espalda en las poblaciones de los machos del género *Troglodytes*.

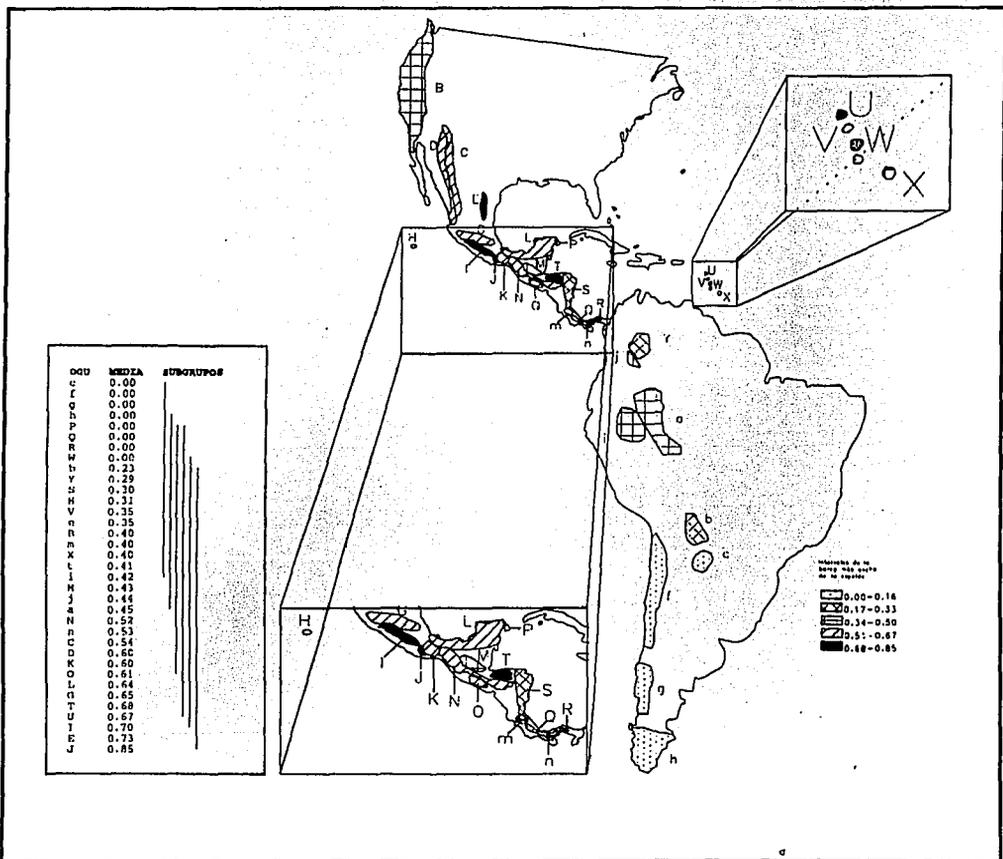


Figura 45. Variación geográfica de la barra más ancha de la espalda en las poblaciones de hembras del género *Trogodytes*.

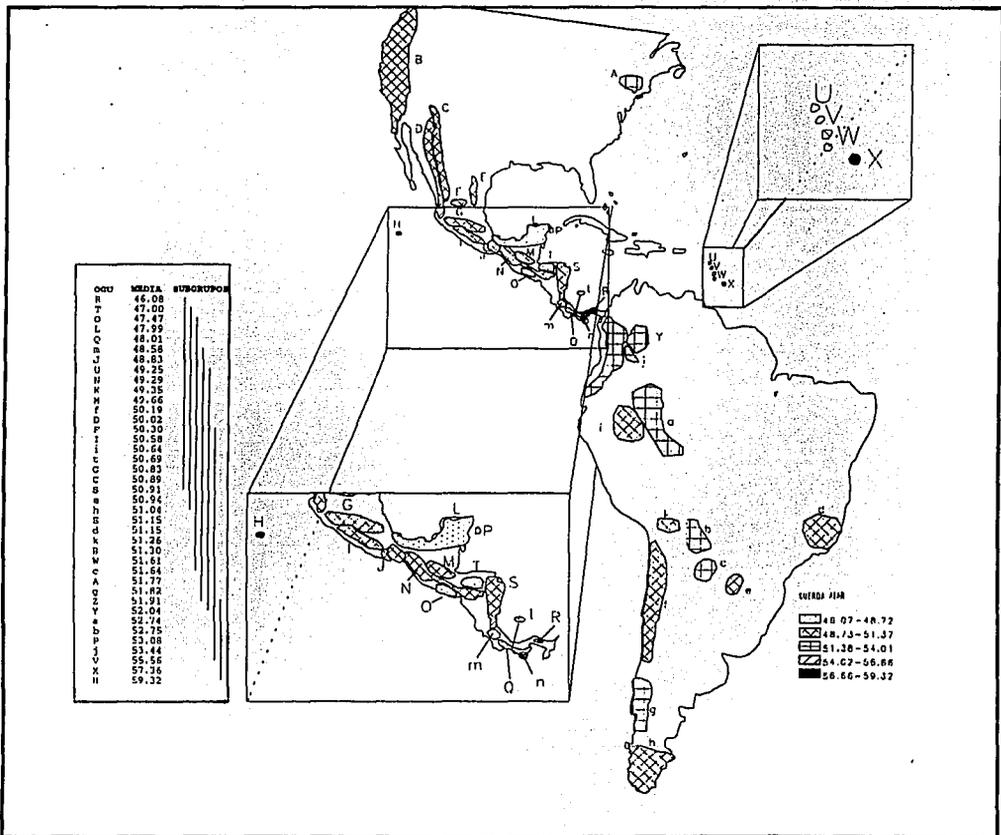


Figura 46. Variación geográfica de la cuerda alar en los machos del género *Troglodytes*. A la izquierda se muestran los resultados de las pruebas de análisis simultáneos.

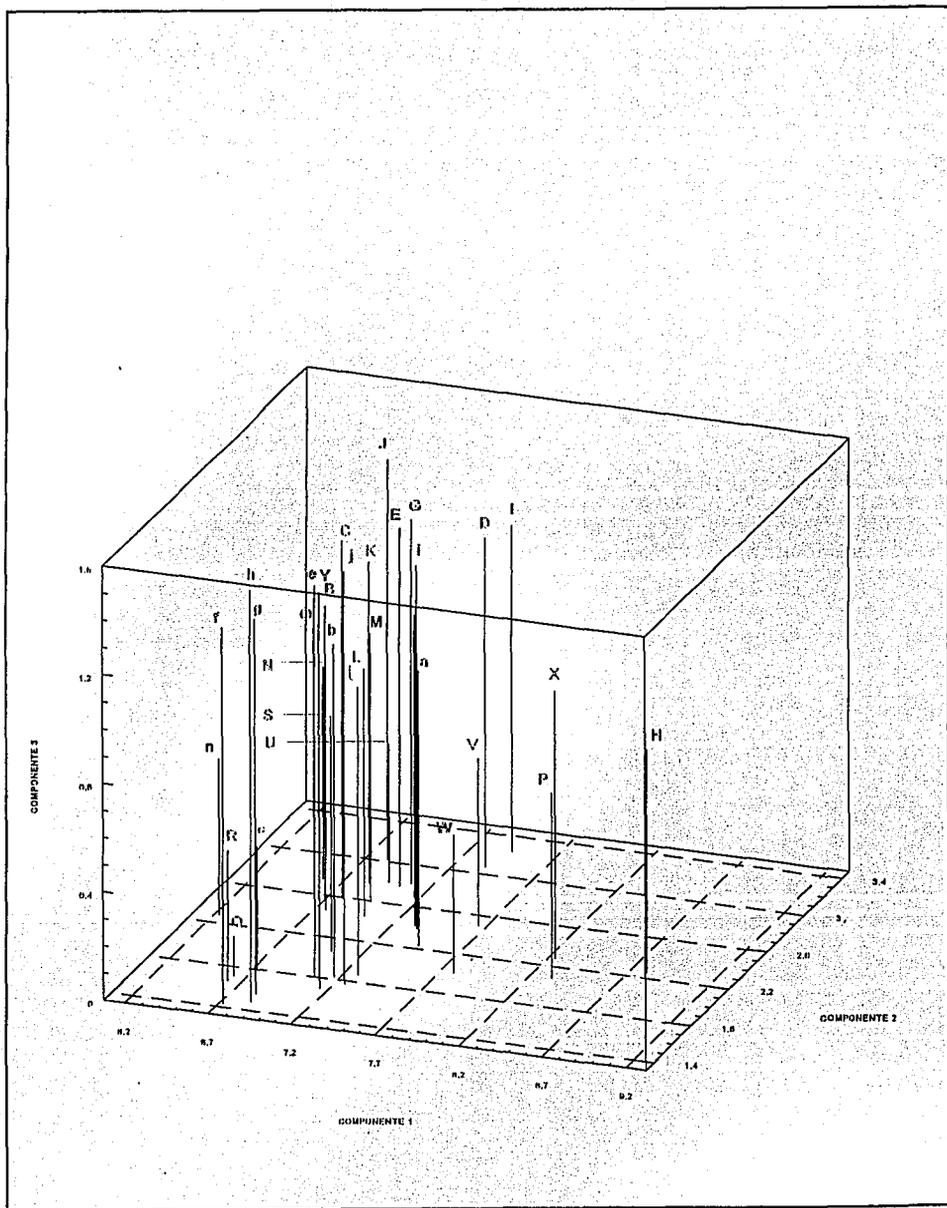


Figura 47. Gráfica de componentes principales para las hembras de *Trogodytes* basada en la matriz de correlación.

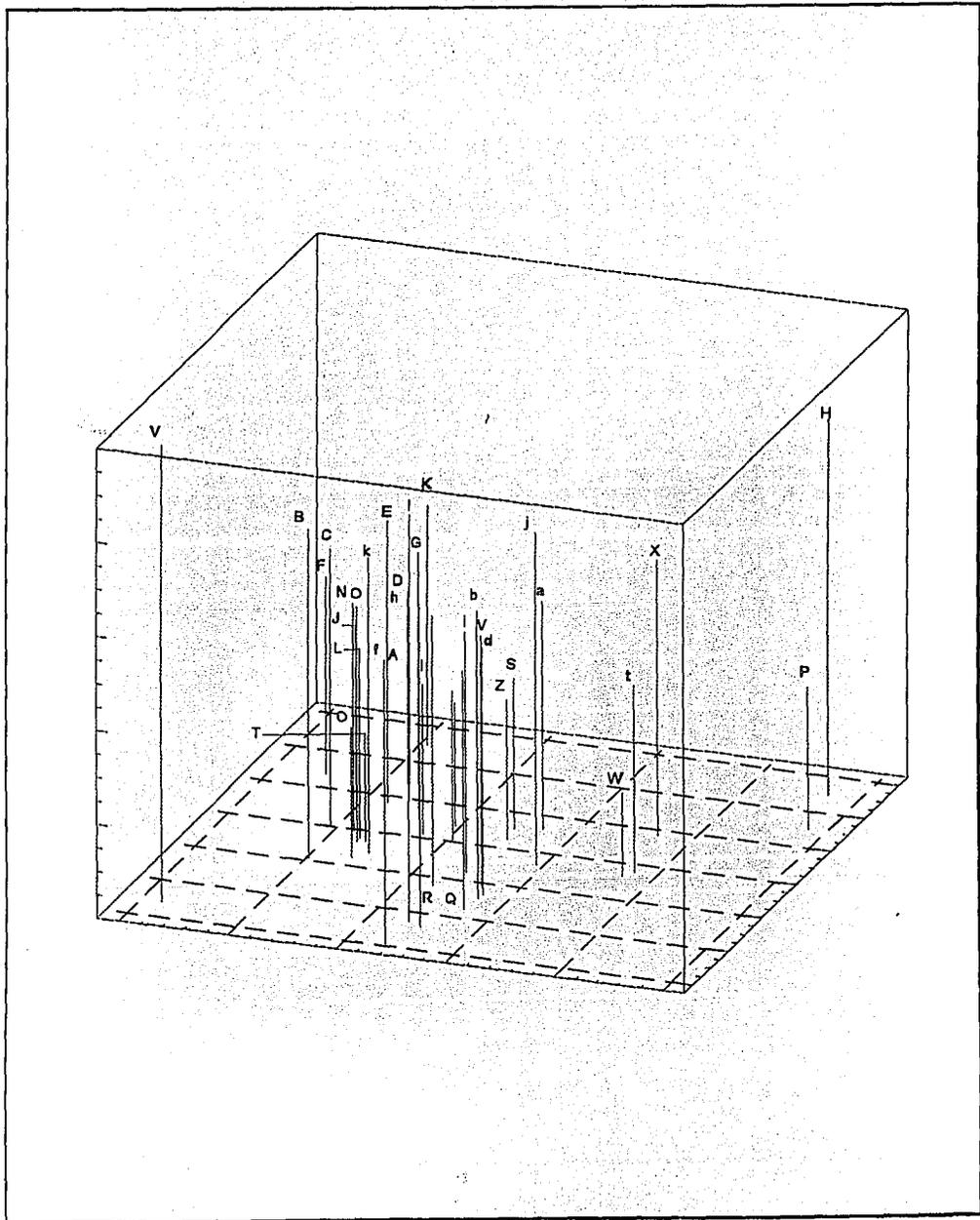
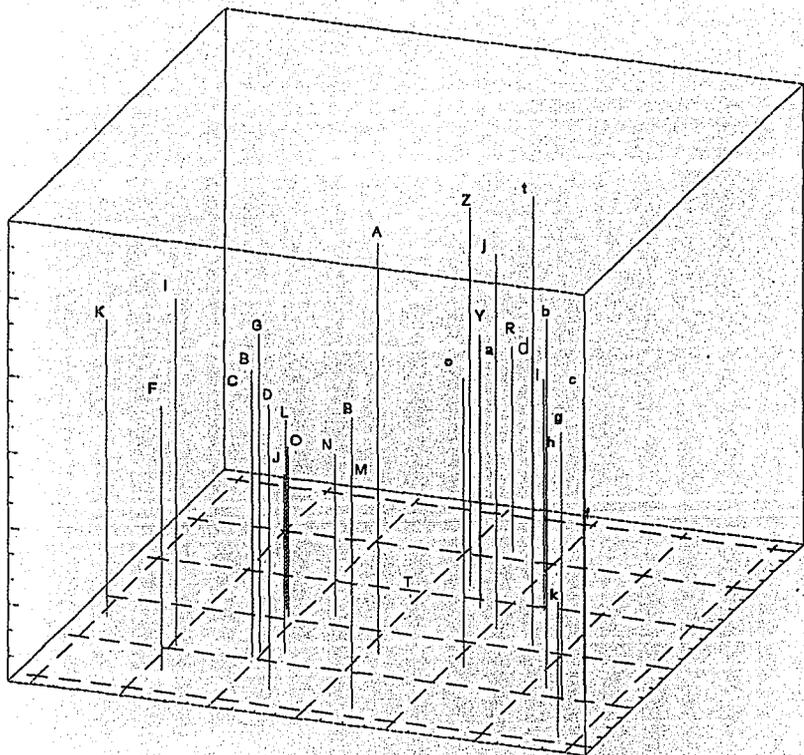
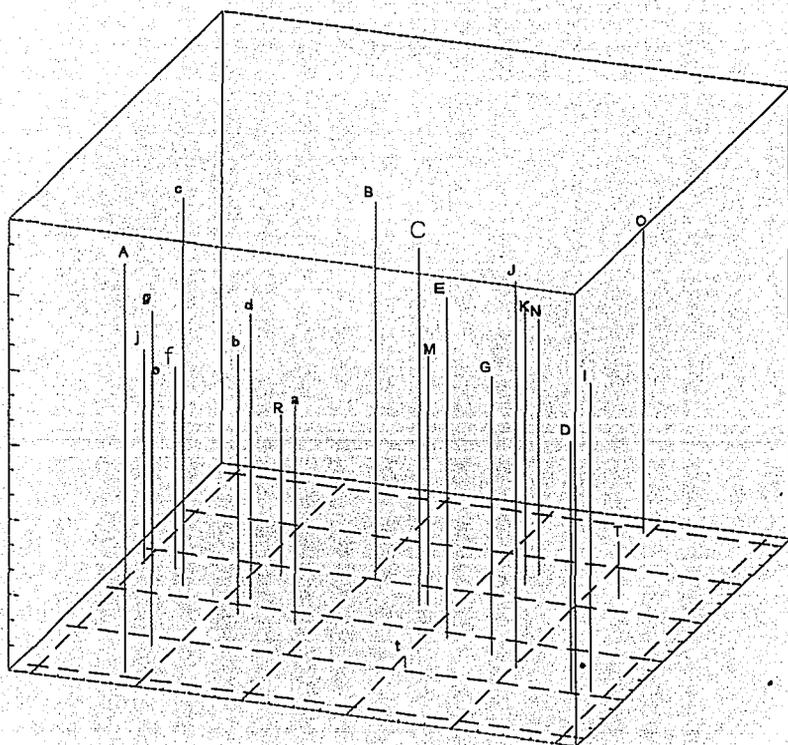


Figura 48. Componentes principales obtenidos de la matriz de correlación de machos del género *Troglodytes*.





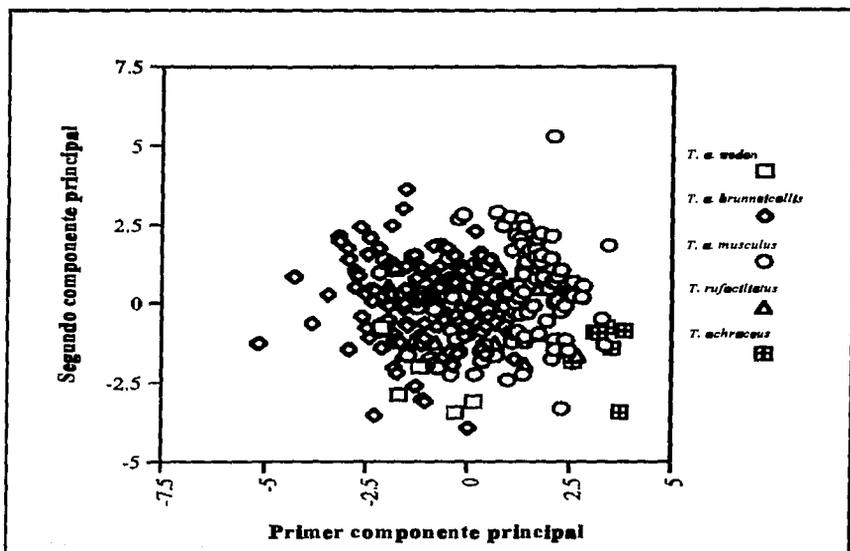


Figura 51. Componentes principales para las poblaciones norte y centroamericanas de machos del género *Troglodytes*.

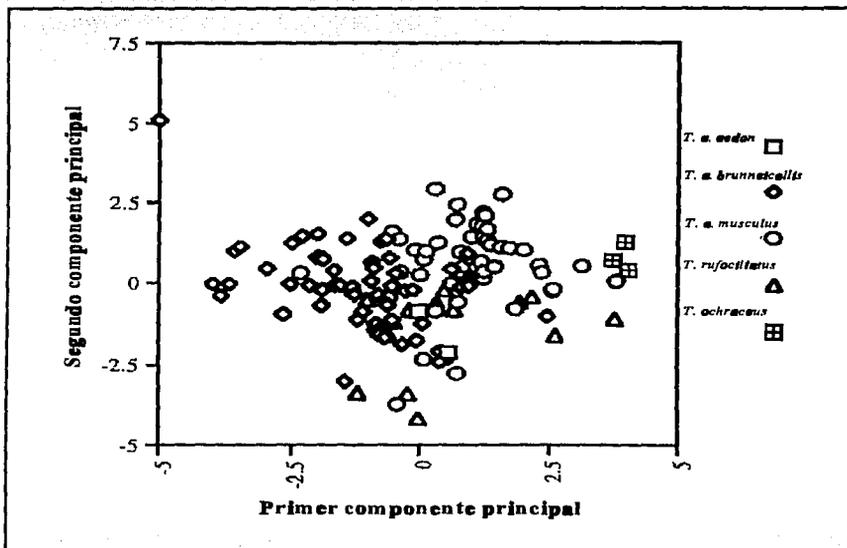


Figura 52. Componentes principales para las poblaciones norte y centroamericanas de hembras del género *Troglodytes*.

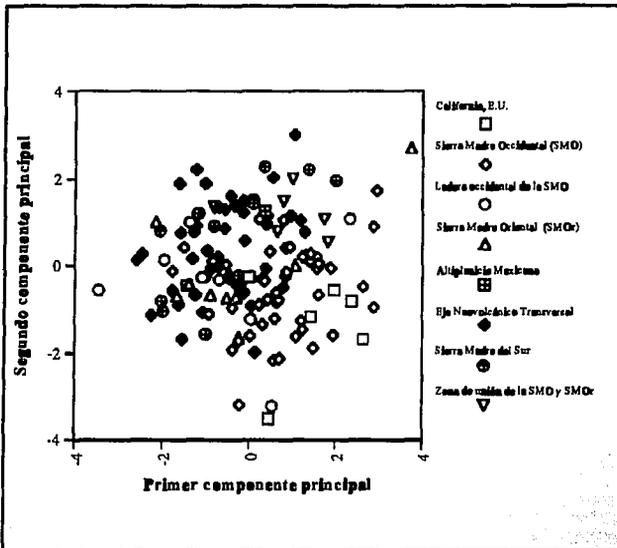


Figura 53. Componentes principales de las poblaciones de machos de las formas *Troglodytes aedon aedon* y *T. a. brunneicollis*.

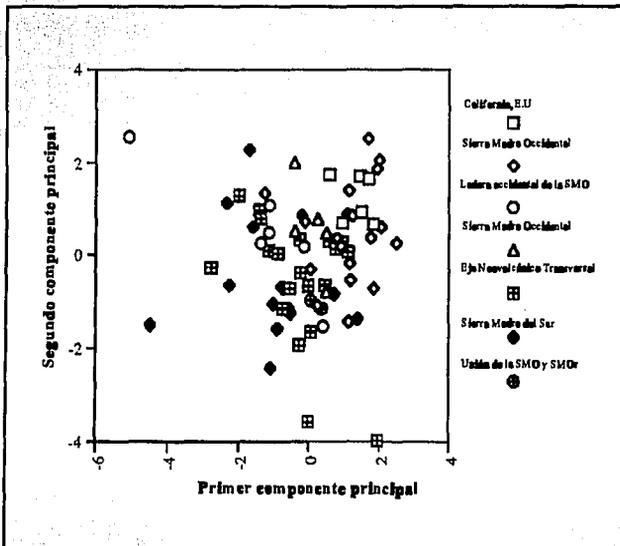
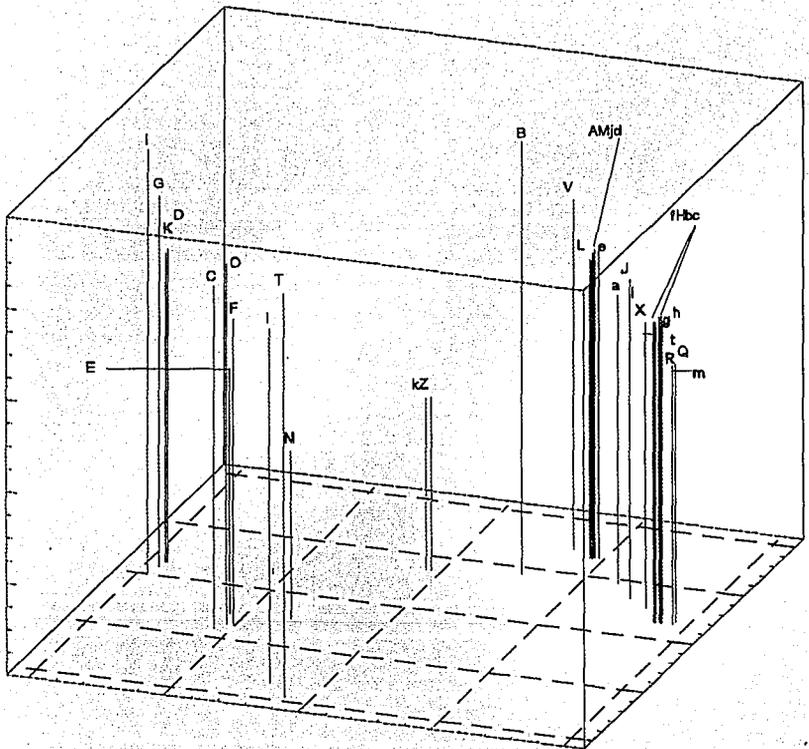
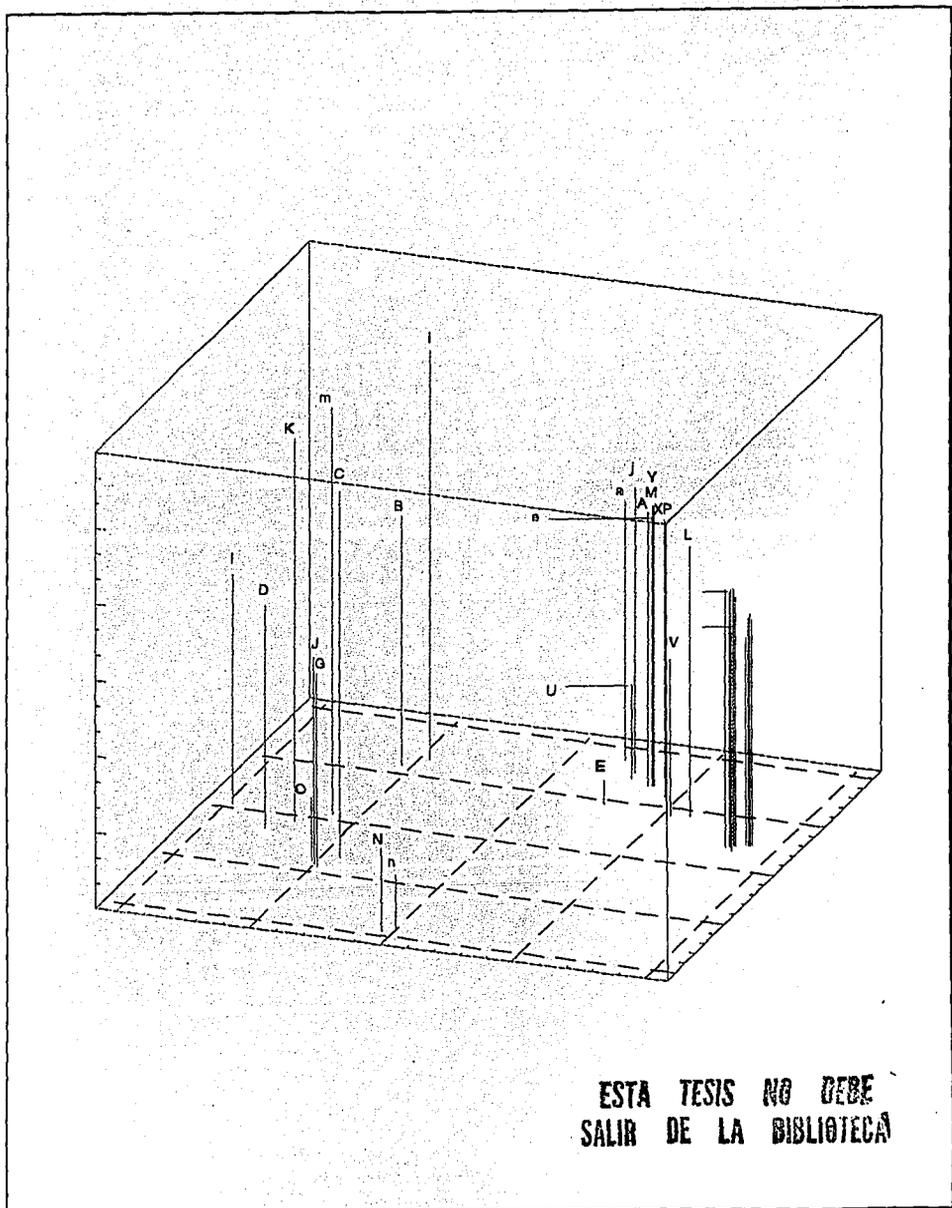


Figura 54. Componentes principales de las poblaciones de hembras, de las formas *T. a. aedon* y *T. a. brunneicollis*.





**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

Figura 58. Coordenadas principales para la matriz de datos cualitativos de las hembras del género *Troglodytes*.

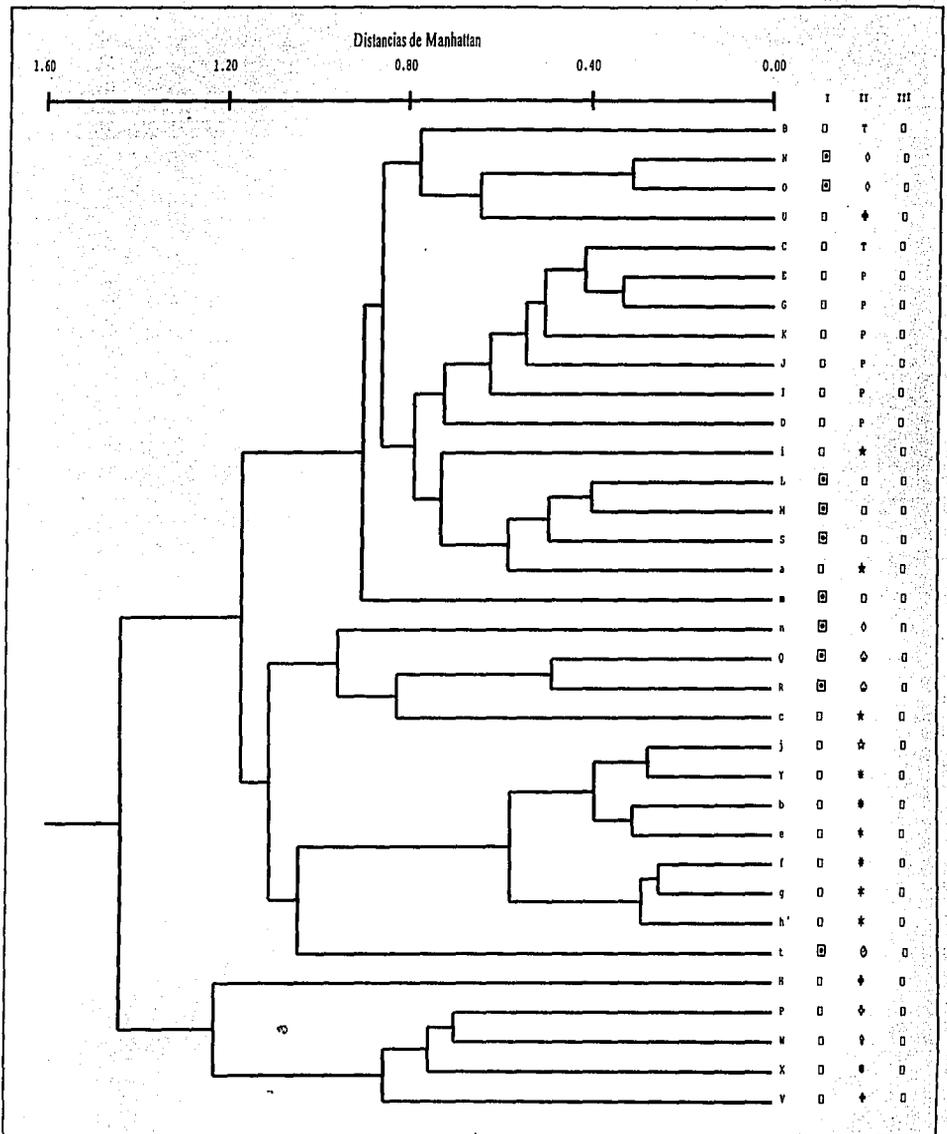


Figura 59. Dendrograma de similitud entre las OGUS de hembras del género *Troglodytes*, basado en los caracteres cuantitativos, obtenido mediante el UPGMA.

I.-Región geográfica: ● Norteamérica, □ Centroamérica, ○ Sudamérica, ■ Isla. II.-Especie (según Chapman y Griscom 1924, Apéndice 3). III.-Habitat: — Tierras bajas (aprox. desde 0 hasta los 1750 msnm), △ regiones montañosas altas (más de los 1800 msnm).

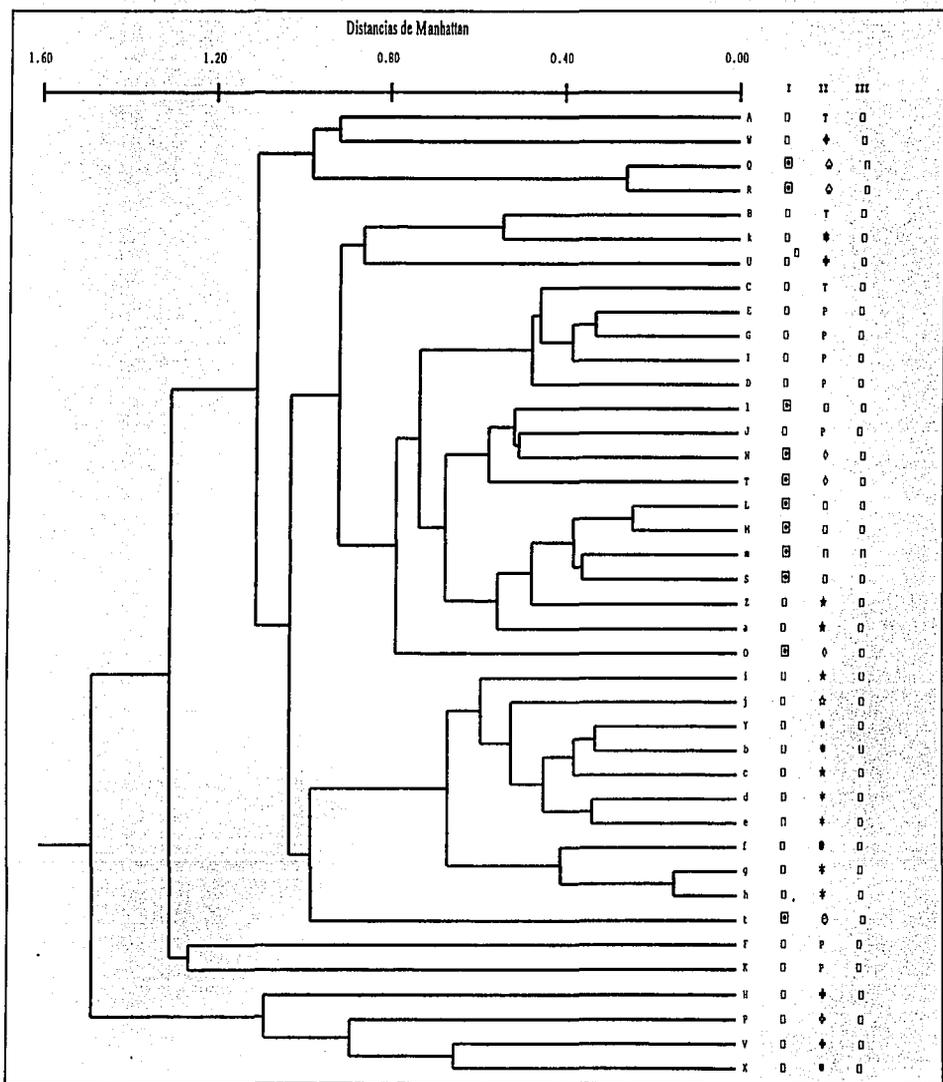


Figura 60. Dendrograma de similitud entre las OGUs de machos del género *Troglodytes*, basados en caracteres cuantitativos y obtenido mediante el UPGMA.

I.-Región geográfica: ● Norteamérica, □ Centroamérica, ○ Sudamérica, ■ Isla. II.-Especie (según Chapman y Griscom 1924, Apéndice 3). III.-Habitat: — Tierras bajas (aprox. desde 0 hasta los 1750 msnm), △ regiones montañosas altas (más de los 1800 msnm).

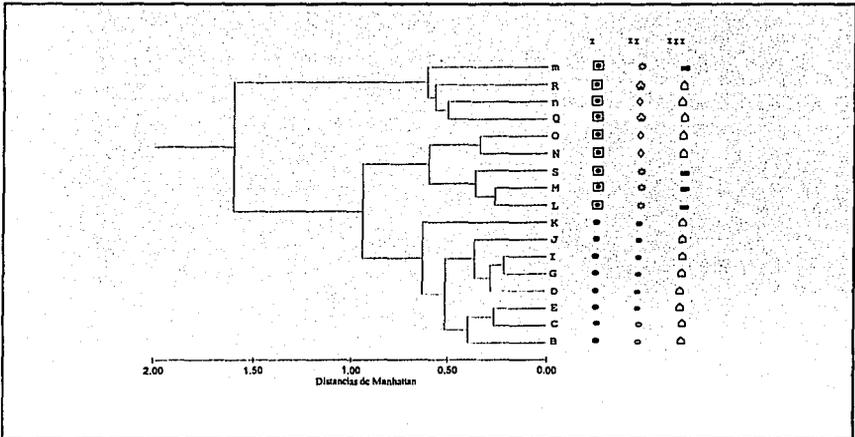


Figura 61. Dendrograma de similitud entre las OGUS norte y centroamericanas constituidas por hembras del género *Troglodytes*, basado en los caracteres cuantitativos, obtenido mediante el UPGMA.

I.-Región geográfica: ● Norteamérica, □ Centroamérica. II.-Especie (según Chapman y Griscom 1924, Apéndice 3). III.-Habitat: = Tierras bajas (aprox. desde 0 hasta los 1750 msnm), △ regiones montañosas altas (más de los 1800 msnm).

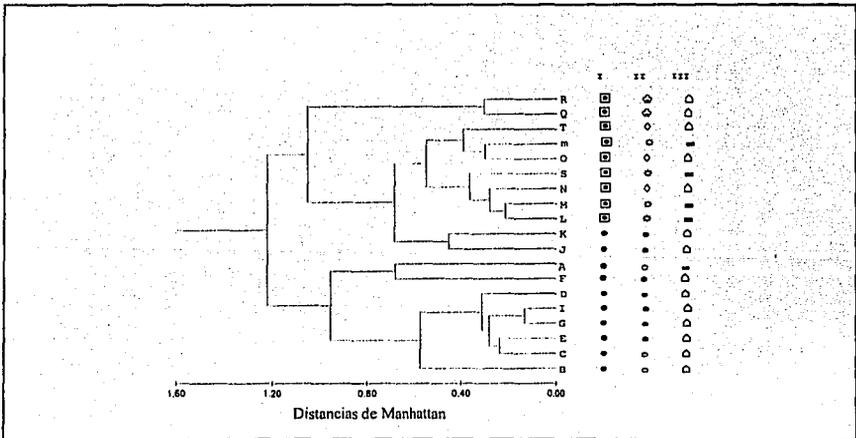


Figura 62. Dendrograma de similitud entre las OGUS norte y centroamericanas constituidas por machos del género *Troglodytes*, basado en los caracteres cuantitativos, obtenido mediante el UPGMA.

I.-Región geográfica: ● Norteamérica, □ Centroamérica. II.-Especie (según Chapman y Griscom 1924, Apéndice 3). III.-Habitat: = Tierras bajas (aprox. desde 0 hasta los 1750 msnm), △ regiones montañosas altas (más de los 1800 msnm).

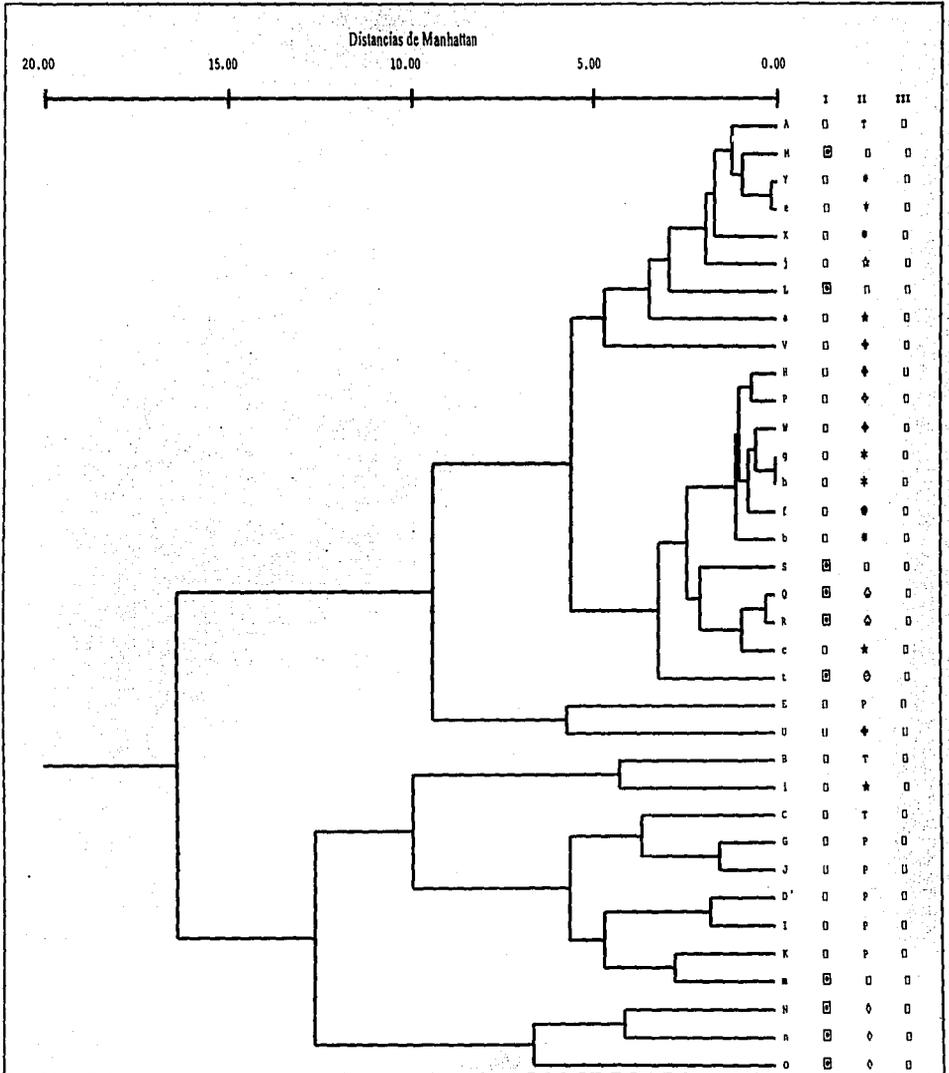


Figura 63. Dendrograma de similitud entre las OGU de hembras género *Troglodytes*, basadas en caracteres cualitativos del plumaje y obtenido mediante el UPGMA.

I.-Región geográfica: ● Norteamérica, □ Centroamérica, ○ Sudamérica, ■ Isla. **II.-Especie** (según Chapman y Griscom 1924, Apéndice 3). **III.-Habitat:** — Tierras bajas (aprox. desde 0 hasta los 1750 msnm), △ regiones montañosas altas (más de los 1800 msnm).

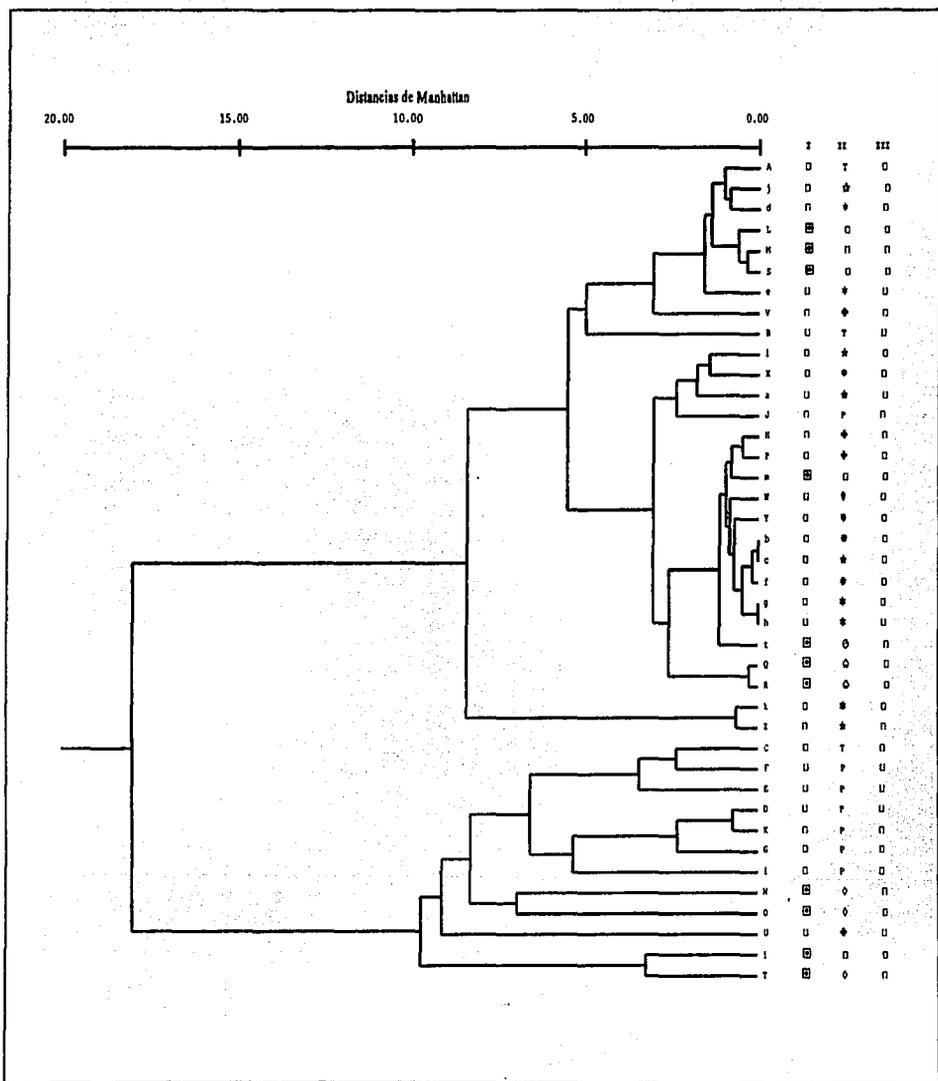


Figura 64. Dendrograma de similitud entre los machos del género *Troglodytes*, basadas en caracteres cualitativos del plumaje y obtenido mediante el UPGMA.

I.-Región geográfica: ● Norteamérica, □ Centroamérica, ○ Sudamérica, ■ Isla. II.-Especie (según Chapman y Griscom 1924, Apéndice 3). III.-Habitat: — Tierras bajas (aprox. desde 0 hasta los 1750 msnm), △ regiones montañosas altas (más de los 1800 msnm).

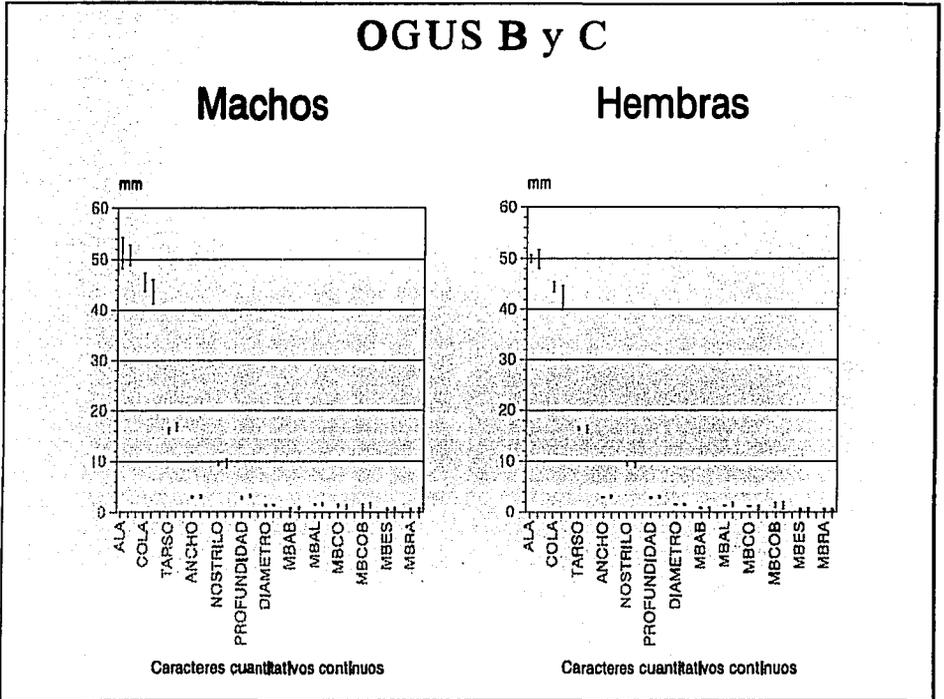


Figura 65. Comparaciones pareadas entre OGUs B y C. Para cada caracter las medias que se encuentran a la izquierda de cada pareja son de la OGU B y los de la derecha de la OGU C.

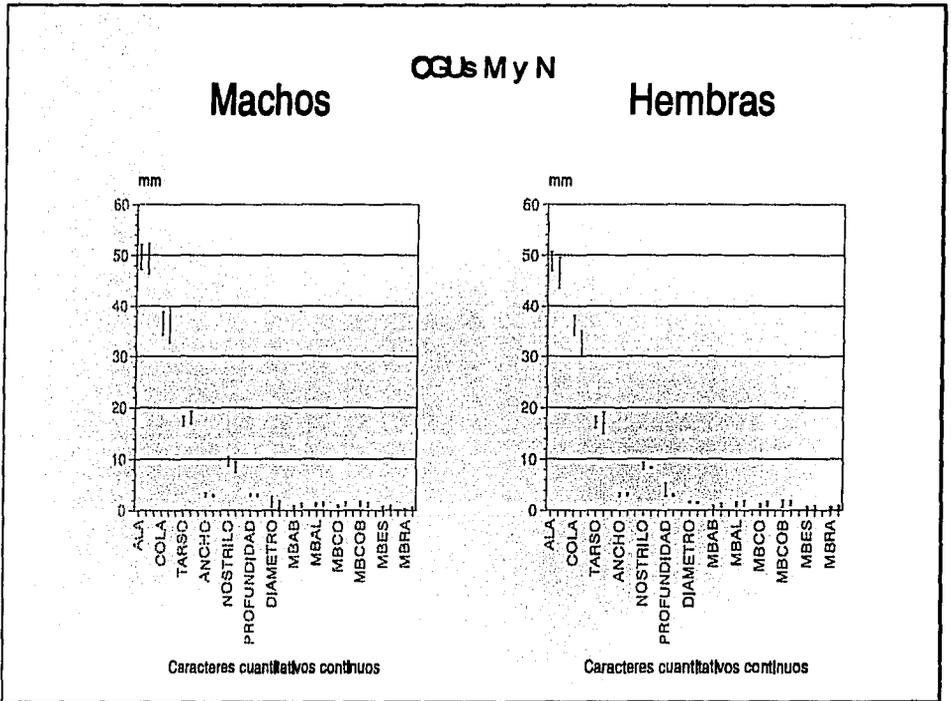
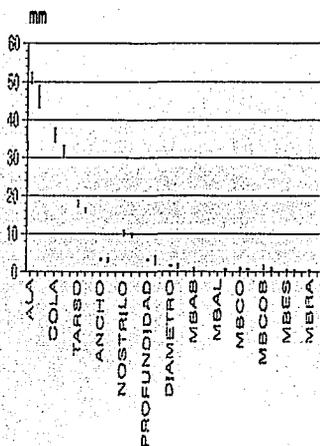


Figura 66. Comparaciones pareadas entre las OGUs M y N. Los valores a la izquierda de cada pareja pertenecer a la OGU M y los de la derecha a la OGU N.

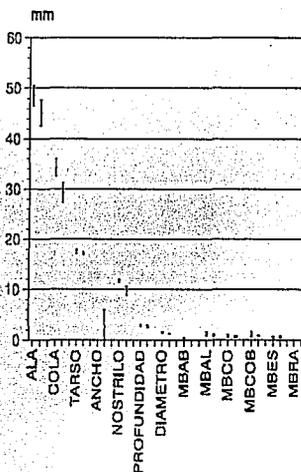
OGUs S y R

Machos



Caracteres cuantitativos continuos

Hembras



Caracteres cuantitativos continuos

Figura 67. Comparaciones pareadas entre las OGU S y R. A la izquierda de cada pareja se encuentran los valores de la OGU S y a la derecha los de la OGU R.

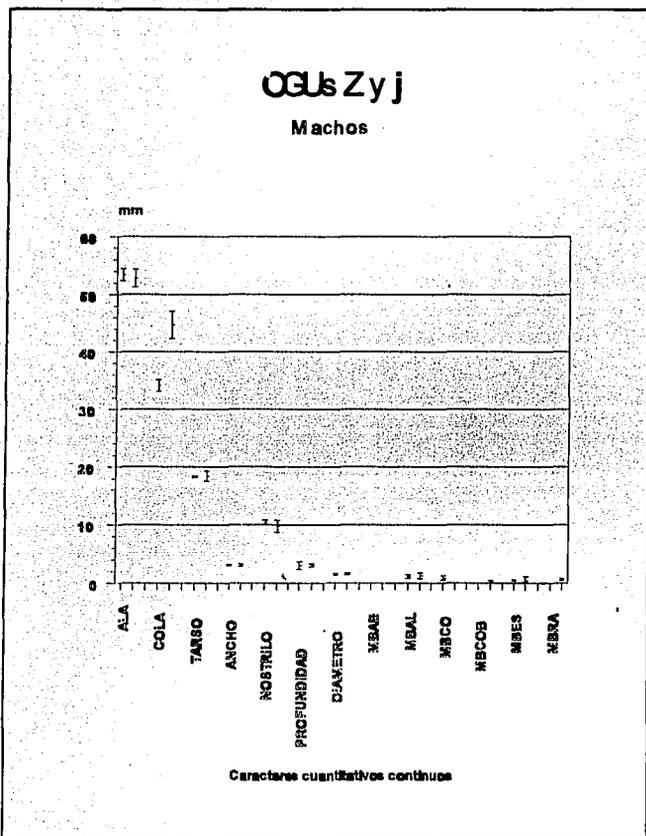


Figura 68. Comparaciones pareadas entre las OGU's Z y j. A la izquierda de cada pareja se encuentran los valores de la OGU Z y a la derecha los de la OGU j.