

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

VARIACIÓN GEOGRÁFICA DE LAS POBLACIONES DE *Toxostoma*  
*curvirostre* (MIMIDAE) DE LAS ZONAS ÁRIDAS DE  
NORTEAMÉRICA

TESIS  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA ANIMAL)  
P R E S E N T A

OCTAVIO RAFAEL ROJAS SOTO

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. ROBERT MARTIN ZINK

MÉXICO D.F.

1998



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

**COMO AÚN ESTÁS AUSENTE,  
ÉSTA VA SÓLO PARA  
LOS CUITLACOCHE PICO-CURVOS  
Y SU MEREcida INDEPENDENCIA**

## INDICE

AGRADECIMIENTOS	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	3
OBJETIVOS	7
MÉTODOS	8
RESULTADOS	13
DISCUSIÓN	31
CONCLUSIONES	39
LITERATURA CITADA	42

## RESUMEN

Los patrones geográficos de los caracteres morfológicos de las poblaciones del Cuitlacoche picocurvo (complejo "*Toxostoma curvirostre*") están pobremente entendidas. Esta carencia de análisis detallados ha permitido la descripción de siete subespecies, la mayoría de ellas con solapamientos en cuanto a su distribución geográfica. El principal objetivo de este trabajo fue el estudiar y entender los patrones de variación geográfica de este complejo, a través del análisis de caracteres tanto morfológicos como de coloración. Para ello se realizaron análisis cuantitativos de 12 caracteres morfológicos, 3 de coloración y dos patrones de coloración; los análisis estadísticos fueron: ANOVA, ACP, Tukey-test y análisis de agrupamiento. Se encontraron dos grandes grupos, el primero (grupo del este o *curvirostre*) fue formado por las poblaciones que se distribuyen en el este de la distribución total del complejo, incluyendo la Planicie Central y los desiertos de Texas, Puebla y Oaxaca, diagnosticados por su menor tamaño, la presencia de manchas blancas en la cola y motas oscuras en el pecho. El segundo grupo (grupo del oeste o *palmeri*) incluye a las poblaciones del suroeste de Estados Unidos y noroeste de México, en Sonora y la vertiente noroccidental del Pacífico Mexicano. Dentro de cada grupo y para algunos caracteres se encontraron patrones clinales de variación y para otros caracteres fueron patrones geográficos discontinuos. Sin embargo, las poblaciones de la Isla Tiburón y San Esteban mostraron una fuerte diferenciación respecto al grupo del oeste en algunos caracteres. Se propone que al menos dos grandes grupos de poblaciones (*curvirostre* y *palmeri*) cumplen con los requerimientos para ser considerados especies independientes.

Palabras clave.- Variación geográfica, *Toxostoma curvirostre*, *Toxostoma palmeri*, subespecies, grupos ecogeográficos.

## ABSTRACT

Geographic patterns of morphological characters in the different populations of the curve-billed thrasher (*Toxostoma curvirostre*) are poorly understood. This lack of detailed analysis has led to the description of seven subspecies, most of them with overlapping distribution ranges. I analyzed geographic patterns of variation of several morphological and coloration characters. Quantitative analyses of standard measurements, as well as three colorimetric characters and color pattern, were performed using a variety of analyses (ANOVA, PCA, Tukey-test, and cluster analysis) to assess geographic variation.

Two major groupings were found, the first one (*curvirostre* group) was formed by the populations of Texas, the Central Plateau and southern Mexico, diagnosed by its smaller size, and the presence of white spots in the tail, and large spots in the breast. The second group (*palmeri* group) includes the populations of southwestern USA and Northwestern Mexico in Sonora and north-west Pacific coast. Within each group, a clinal pattern of variation in most characters was found. However, Tiburon Island's population shows strong differentiation in some characters. At least the two major groupings fulfill the requirements to be considered full species.

Key words.- Geographic variation, *Toxostoma curvirostre*, *Toxostoma palmeri*, subspecies, ecogeographic groups.

## AGRADECIMIENTOS

El primer agradecimiento es para mis padres Rafael Rojas Cordero y Elvira Soto Esparza, que me han sostenido durante los últimos años a pesar de mi ya "avanzada edad", dicha manutención ha sido económica, pero principalmente moral, ya que es a ellos a quien debo mi vida y las ganas de continuarla.

A mis hermanos Víctor y Mirna, de quien he aprendido a seguir adelante. Y a mis hermanos Carlos, Daniel y Víctor que son más que mis amigos para mí.

A mis tíos y primos de Xalapa, quienes son la base y respaldo de muchas de mis decisiones.

A mi abuela, tíos y primos de Mazatlán de quienes siempre seré respaldado, especialmente a Javier Rojas y familia, quienes me brindaron su apoyo durante mi estancia en Los Angeles

Agradezco mucho a los curadores y encargados de las colecciones: Denver Museum of Natural History (DMNH); Field Museum of Natural History (FMNH); University of California, L. A. (UCLA); National Museum of Natural History (NMNH); Museum of Zoology, University of Michigan (UMMZ); Museum of Natural Science, Kansas University (KU); Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ); Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP); San Diego Natural History Museum (SDNHM); Carnegie Museum (CM); Bell Museum of Natural History, University of Minnesota; American Museum of Natural History (AMNH); University of Arizona (UAZ); Moore Laboratory of Zoology (MLZ); Peabody Museum of Natural History, Yale University y Cornell Laboratory of Zoology, por el préstamo de los ejemplares.

En particular agradezco al encargado de la Moore Collection of Zoology James Northern "Jim", por brindarme de una manera desinteresada las facilidades para visitar y utilizar los ejemplares depositados en su colección. Agradezco el apoyo económico brindado a través del "Collection Study Grant" del American Museum of Natural History, en particular al Dr. Alejandro Espinoza que me hospedó y ayudó a moverme en Nueva York. Muy especialmente al Dr. Robert M. Zink, curador del Bell Museum of Natural History por las estancias (tanto en el museo como en su casa) que me permitieron tomar la mayor parte de los datos y realizar los análisis estadísticos.

Al Dr. Robert Sikes, por la desinteresada ayuda durante el análisis e interpretación de los datos.

A CONACyT por la beca otorgada para la realización de los estudios de maestría y a PADEP por los gastos de transporte a USA.

A mi buen amigo y acompañante en la colecta Adam Fry "Sancho" y al resto del equipo ornitológico de Minnesota que me hicieron mis estancias más agradables Jayson W. y John K.

A "Bob" Zink, Susan W., Christopher Zink y al "little pumpkin" Matthew, de quienes estaré eternamente agradecidos por abrirme su casa y su corazón.

A los amigos del Museo de Zoología (sin poner nombres para que nadie se sienta por sí olvidado a alguien). A los "jefes" y amigos: Armando, Oscar y Livia.

A los tutores Luis Medrano y Adrián Nieto que me orientaron y me dieron valiosas sugerencias durante el desarrollo de este trabajo y a los sinodales del mismo: Luis Medrano, Adrián Nieto, Georgina Santos, Blanca Hernández y Alfredo Bueno.

Agradezco mucho en particular a dos personas que además de guiarme académicamente como tutores y directores del trabajo, han soportado todos mis estados de ánimo y me han ayudado en muchos otros aspectos, atreviéndome a llamarlos con agradecimiento y respeto "mis grandes amigos" Adolfo Navarro y Robert Zink y a quienes jamás podré pagar lo que han hecho por mí.

## INTRODUCCIÓN

La variación geográfica dentro de las poblaciones naturales ha sido motivo de atención desde los inicios de la teoría evolutiva. Sin embargo, aún no existe un acuerdo respecto a la caracterización de la misma (Barrowclough, 1982). Por ello, es necesario documentar los patrones de la variación geográfica de los caracteres para entender los procesos evolutivos que causan la diferenciación geográfica, y resaltar que muchas tendencias regionales de la variación trascienden los límites entre las especies (Zink y Remsen, 1986).

La variación geográfica, a pesar de que no debe ser considerada como una simple extensión de la especiación (Cracraft, 1983; Zink, 1989), permite exponer aspectos de los procesos de adaptación y especiación (Zink, 1986), ya sea a través de modelos adaptativos de poblaciones locales a condiciones particulares (Mayr, 1970), o a través de procesos estocásticos como flujo génico y deriva génica (Lande, 1985). Algunos autores han coincidido en la dificultad de la interpretación de la variación geográfica; esto es porque las descripciones detalladas de poblaciones locales y delimitaciones entre subespecies no pueden describir adecuadamente los complejos patrones de variación geográfica en muchas especies de distribución amplia (Haffer y Fitzpatrick, 1985), porque la variación geográfica incluye procesos multidimensionales que envuelven la adaptación de muchos caracteres a una variedad de factores ambientales independientes, donde sus gradientes e intervalos se sobrelapan de manera muy compleja (Sokal y Rinkel, 1963).

Los estudios de variación geográfica en aves tradicionalmente se han enfocado a las implicaciones taxonómicas de las variaciones poblacionales, principalmente de morfología y coloración del plumaje; esto ha provocado una descripción indiscriminada de subespecies, sin embargo, la mala interpretación de lo que se considera una "subespecie", ha llevado al oscurecimiento de los patrones de evolución debido al reconocimiento, en la mayoría de los casos, de entidades artificiales.

Tradicionalmente ha existido una gran polémica acerca de lo que deben considerarse como las unidades evolutivas (Mayr, 1970; Cracraft, 1983; McKittrick y Zink, 1988), esto hace aún más difícil la comprensión del fenómeno de especiación y por ello el estudio de la variación geográfica es necesario para facilitar el entendimiento de los patrones de especiación y para realizar consideraciones en torno a lo que debe entenderse como las unidades evolutivas<sup>1</sup> y el nivel jerárquico que éstas deben recibir.

El principal objetivo de este trabajo es el análisis de la variación geográfica en algunos caracteres morfológicos y de coloración del complejo<sup>2</sup> *Toxostoma curvirostre*; esto servirá para probar la correspondencia entre los límites geográficos de las subespecies descritas, con respecto a los patrones de diferenciación entre las unidades geográficas.

<sup>1</sup> Se considera que la unidad evolutiva es la especie, como se define en la discusión.

<sup>2</sup> Se entiende por "complejo" a un grupo de taxa relacionados entre sí, éstos pueden ser subespecies, especies, géneros, etc.

## ANTECEDENTES

### DISTRIBUCIÓN DEL TAXÓN

El Cuitlacoche pico curvo (*Toxostoma curvirostre*, sensu AOU 1983) tiene una distribución geográfica amplia, que abarca una gran parte de las zonas áridas de Norteamérica, desde el centro y sureste de Arizona, extremo oeste de Oklahoma, oeste y centro de Texas, hacia el sur, incluyendo las islas de San Esteban y Tiburón en Sonora, a través de la Planicie Mexicana hasta Oaxaca (AOU, 1983). Hay registros casuales en el sureste de California, Nevada, Utah, Kansas, Dakota del Sur, Nebraska, Iowa, sureste de Louisiana y en el sur de Wisconsin (Tweit, 1996).

### HÁBITAT

El Cuitlacoche pico curvo, se presenta al parecer en todos los tipos de clima de México, incluyendo aquellos en donde se desarrollan bosques de pino, encino y selva tropical caducifolia, aunque es mucho más común y frecuente en la vegetación árida de zonas abiertas y climas secos (Álvarez-Mondragón, 1997).

### DESCRIPCIÓN GENERAL

Los ejemplares adultos miden de 23 a 29 cm de longitud, sus ojos son de color amarillo a naranja rojizo, su pico es largo y decurvado. Adquieren el plumaje de adulto cuando cumplen aproximadamente un año de edad. Dentro de la distribución total del complejo, las poblaciones del este se caracterizan por tener tallas menores, en las partes superiores tiene tonalidades café pálido, en las inferiores color gris ante con manchas gris oscuro arregladas en rayas longitudinales, la cola es larga de tonalidad igual a la del dorso y con esquinas blancas, tiene barras angostas en las alas. Las poblaciones del oeste tienden a ser de mayor tamaño, con el dorso más pálido, las manchas oscuras del pecho son muy pequeñas o bien carecen de ellas y tampoco presentan las manchas blancas en la punta de la cola (Álvarez-Mondragón, 1997).

### HISTORIA NATURAL

Es un ave que frecuentemente cava con el pico en el suelo y vuela entre los arbustos a bajo nivel en busca de su alimento, que consiste básicamente en semillas e insectos, aunque llega a comer frutos de los cactus, mismos que utiliza para construir sus nidos en forma de una copa voluminosa que construye con ramas y raíces. En ocasiones se postra en la las chollas y garambuyos para producir un canto que consiste en una serie de notas musicales fuertes y sonoras con dos a tres repeticiones (Álvarez-Mondragón, 1997). No presentan movimientos migratorios, de hecho se ha reportado que existen territorios de reproducción donde los adultos permanecen por varios años. Su área de dispersión es de 30 km aproximadamente (Tweit, 1996).

## SUBESPECIES

Las diversas interpretaciones de las diferencias morfológicas y patrones de coloración dentro de las poblaciones que integran este complejo han conducido al reconocimiento de siete subespecies (Miller *et al.*, 1957; Bent, 1964): Figura 1a.

1) *Toxostoma curvirostre palmeri* (Coues, 1872). Las alas y la cola son oscuras, en las rectrices las esquinas son blanquecinas usualmente de 6.5 mm que se contrasta menos en las rectrices externas, cuando presenta barras en las alas éstas son pálidas e inconspicuas. Es pálido del dorso y el vientre aunque blanquecino, tiende a ser oscuro, por ello las manchas del pecho son menos evidentes. El crismum es más pálido que en *T. c. maculatum* (Phillips, 1986). Se distribuye al suroeste y centro de Arizona, oeste de Chihuahua hasta el sur de Sonora y al oeste de las montañas de Santa Rita en Arizona (Miller *et al.*, 1957; Bent, 1964)

2) *T. c. insularum* (Van Rossem, 1930). Muy similar a *T. c. palmeri* pero con coloración completamente pálida, las partes bajas claramente más moteadas que en *palmeri*, por ello similar a *maculatum* del sur de Sonora, aunque el color del cuerpo de esta última subespecie es totalmente diferente. Es una forma endémica de las Islas San Esteban y Tiburón (Van Rossem, 1930; Miller *et al.*, 1957; Bent, 1964; Phillips, 1986).

3) *T. c. maculatum* (Nelson, 1900). Muy similar a *T. c. occidentale*, del cual puede ser distinguido por su coloración oscura y menor tamaño. Esta raza es la más oscuras de todas con un café-grisáceo en las partes bajas y un moteado en el pecho muy evidente, el abdomen y bajo las cobertoras de la cola "profundamente leonado brillante lavado con gris" (Nelson, 1900). Se distribuye en el sur de Sonora, norte de Sinaloa y suroeste de Chihuahua (Miller *et al.*, 1957; Bent, 1964; Phillips, 1986).

4) *T. c. occidentale* (Ridgway, 1882). Similar a *T. c. curvirostre* pero con la cola mucho más larga, colores más oscuros y más cafés, las manchas de las partes bajas mejor definidas y regularmente deltoides en el pecho, las partes posteriores bajas cubiertas con un brillo más profundo y las manchas de la cola pálidas de color isabella o blanco-café (Ridgway, 1882). Se distribuye en las tierras bajas del sur de Sinaloa, este de Durango, Nayarit y suroeste de Jalisco. (Miller *et al.*, 1957; Bent, 1964). Phillips, (1986) lo reporta como erróneo en Tepic y Jalisco, donde las manchas de la cola son blancas.

5) *T. c. celsum* (Moore, 1941). Esta raza está más cercana a las razas con puntas blancas en la cola, es decir, *T. c. curvirostre* y *T. c. oberholseri*, pero diferente de éstos por el tamaño, el plumaje del adulto en invierno posee el pecho y el vientre con mayor número de motas, el abdomen y las cobertoras de la cola es más brillante y de color canela, las puntas o manchas de las rectrices son más pequeñas y ciertamente blancas, la parte dorsal es gris oscuro y menos café. Difiere de *oberholseri* por el mayor tamaño, por lo brillante de las partes posteriores bajas y por las motas del pecho, mismas que son más grandes y siempre están presentes. Es evidentemente diferente de las razas del oeste de la Sierra Madre Occidental (*palmeri*, *maculatum* y *occidentale*), por el tamaño y color de las motas del pecho, la cola más corta y las manchas o puntas de la cola

blancas, además tiene las alas más largas (especialmente los especímenes provenientes de Guanajuato y Aguascalientes). Poseen el abdomen menos café de entre todas las razas (Moore, 1941). Se distribuye desde el Noroeste de Oklahoma, oeste de Texas, el este de las montañas de Santa Rita en la parte sureste de Arizona, Nuevo México, oeste de Texas, al noreste de Sonora, Chihuahua, Durango, noroeste de Zacatecas y Coahuila, norte y noreste de Jalisco, Aguascalientes y noroeste de Guanajuato (Moore, 1941; Miller *et al.*, 1957; Bent, 1964). Phillips, (1986) considera que no es separable del grupo de *T. c. curvirostre*.

6) *T. c. curvirostre* (Swainson, 1827). Similar a *T. c. celsum* pero más oscuro en la parte dorsal y en las motas del pecho, particularmente los juveniles (Phillips, 1986). Se distribuyen ampliamente desde el Valle del Río Grande en Texas, Nuevo Mexico, la Planicie Central en sus partes sur y este, incluyendo los estados de Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, Chihuahua, Durango, Zacatecas, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Morelos, Hidalgo, San Luis Potosí, este de Veracruz, Querétaro, Distrito Federal y Oaxaca, esta subespecie se sobrelapa en distribución con *T. c. celsum* en el sur de Zacatecas, Jalisco, Colima y Michoacán (Miller *et al.*, 1957; Bent, 1964). Phillips, (1986) considera que no es separable del grupo de *T. c. celsum*.

7) *T. c. oberholseri* (Law, 1928). Esta es la forma más pequeña de la especie, el pico en los adultos es más angosto, las motas del pecho son las más largas de la especie, las puntas o manchas del tercer y cuarto par de rectrices son abruptamente definidas y blancas, los flancos son cafés y las partes posteriores café brillante (Law, 1928). Se distribuye en el sureste de Texas y noreste de México, abarcando los estados de Coahuila, Tamaulipas, Nuevo León y San Luis Potosí (Law, 1928; Miller *et al.*, 1957; Bent, 1964). Phillips, (1986) lo considera como parte de *T. c. curvirostre*.

Como se podrá observar en la descripción física de cada subespecie, parece ser que las diferencias entre cada grupo no son muy claras, como se resalta en los fragmentos de algunas de las descripciones que a continuación se citan:

-... "las manchas del pecho son menos evidentes y el crissum es más pálido que en *T. c. maculatum*, aunque las aves de este grupo son altamente variables..." (Van Rossem, 1945)

-... "el abdomen y las cobertoras de la cola profundamente leonado brillante lavado con gris"... (Nelson, 1900)

-... "*T. c. insularum* muy similar a *T. c. palmeri* pero con coloración completamente pálida"... (Van Rossem, 1945)

-... "similar a *T. c. curvirostre* pero con la cola mucho más larga, colores más oscuros y más cafés, las manchas de las partes bajas mejor definidas y regularmente deltoides en el pecho, las partes posteriores bajas cubiertas con un brillo más profundo y las manchas de la cola pálidas de color "isabella" o blanco-café"... (Ridgway, 1882)

-... "esta raza está más cercana a las razas con puntas blancas en la cola, es decir, *T. c. curvirostre* y *T. c. oberholseri*, pero diferente de éstos por el tamaño, el plumaje del adulto en invierno posee el pecho y el vientre con mayor número de motas, el abdomen y las cobertoras de la cola son más brillantes y de color canela"... (Moore, 1941)

-... "similar a *T. c. celsum* pero más oscuro en la parte dorsal y en las motas del pecho, particularmente los juveniles"... (Phillips, 1986)

-... "las puntas o manchas del tercer y cuarto par de rectrices son abruptamente definidas y blancas, los flancos son cafés y las partes posteriores café brillante"... (Law, 1928)

Además, la distribución asignada a cada una de las subespecies tampoco posee límites definidos, resultando tanto el solapamiento como la existencia de huecos geográficos entre las formas. A pesar de ello, algunos autores han coincidido en el reconocimiento de dos grandes grupos dentro de este complejo (Moore, 1941; Phillips, 1986; Tweit, 1996): el grupo del oeste, que incluye las subespecies *T. c. palmeri*, *T. c. maculatum*, *T. c. insularum* y *T. c. occidentale*; y el grupo del este, que incluye las subespecies *T. c. oberholseri*, *T. c. celsum* y *T. c. curvirostre*. Sin embargo, las relaciones entre los grupos de este complejo aún son confusas y requieren de más estudios (Tweit, 1996).

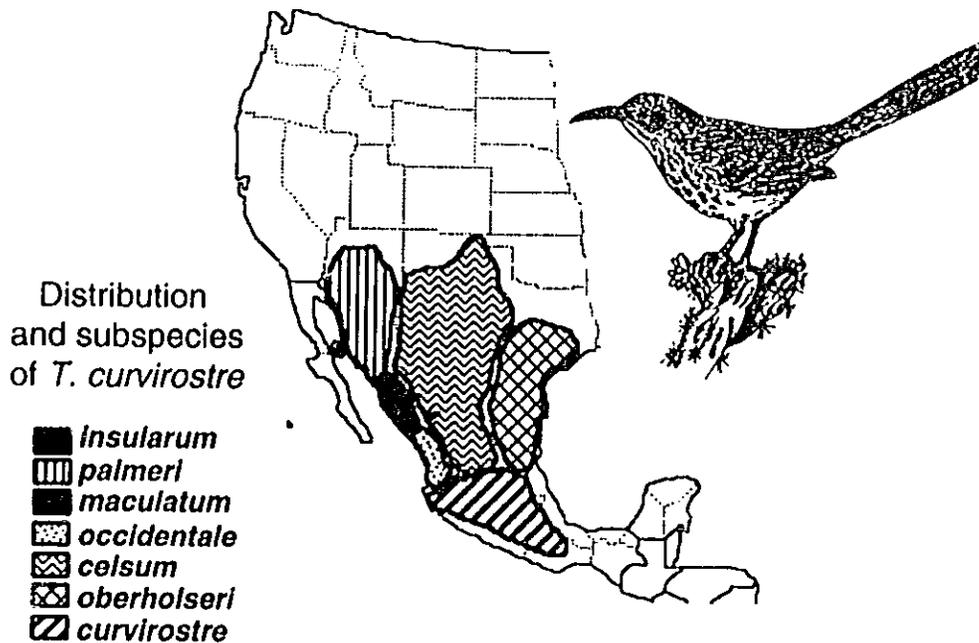


Figura 1a.

## OBJETIVOS

- 1.-Analizar cuantitativamente los patrones de variación geográfica en algunos caracteres morfológicos y de coloración de las poblaciones del complejo "*Toxostoma curvirostre*".
- 2.-Comparar los límites geográficos de los patrones de variación con la distribución propuesta de las diferentes subespecies.
- 3.-Con base en los patrones de variación geográfica, proponer alternativas taxonómicas para el grupo, en especial para el reconocimiento de especies.
- 4.-Determinar otras posibles fuentes de variación morfológica y de coloración en dichas poblaciones.

## MÉTODOS

### Especímenes

Para este estudio se utilizaron en total 821 ejemplares del complejo "*Toxostoma curvirostre*" (Cuadro 1) depositados en 17 colecciones científicas en los Estados Unidos (ver agradecimientos), complementando los ya existentes con la colecta en México de 27 ejemplares pertenecientes a 2 localidades. Se consideró exclusivamente a los machos adultos para evitar posibles fuentes de variación debidas al sexo y a la edad de los individuos (Zink y Remsen, 1986); la selección de los especímenes individuales se realizó de acuerdo a la información de las etiquetas y en la observación directa de los ejemplares.

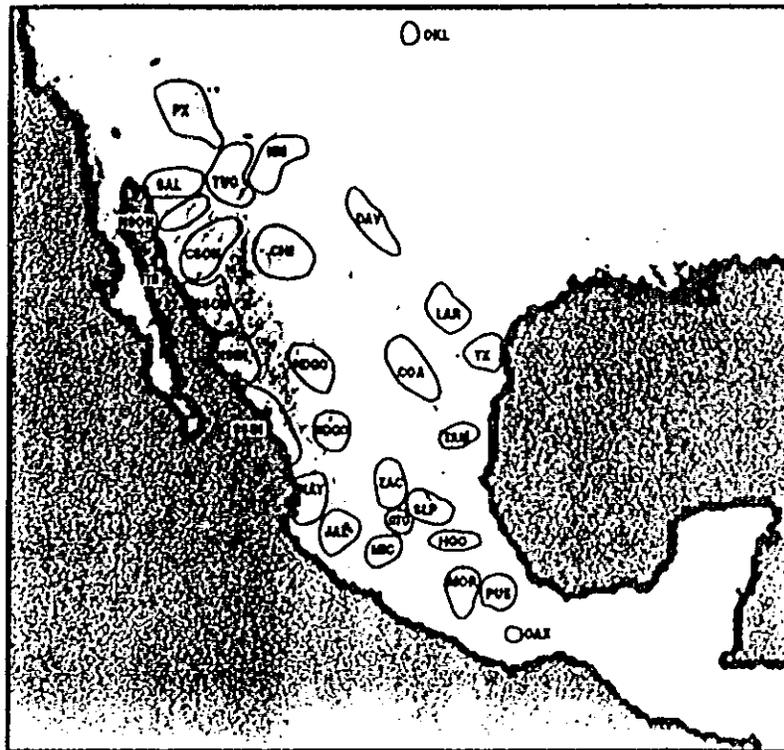
Cuadro 1. Unidades Geográficas Operacionales (OGU's), incluyendo el número de localidades y de especímenes por Unidad.

OGU	Número de localidades	Número de especímenes
CSON (Centro de Sonora)	9	24
NSIN (Norte de Sinaloa)	9	11
* NSON (Norte de Sonora)	6	8
PX (Centro de Arizona)	18	56
SAL (Norroeste de Sonora)	6	12
SSIN (Sur de Sinaloa)	14	32
SSON (Sur de Sonora)	10	45
* TIB (Isla Tiburón)	1	4
TUC (Sur de Arizona)	24	168
CHI (Oeste de Chihuahua)	9	44
COA (Sur de Coahuila)	10	17
DAV (Sureste de Texas)	6	14
GTO (Guanajuato)	7	32
HGO (Hidalgo)	8	18
JAL (Centro de Jalisco)	12	28
LAR (S de Texas y N de Coahuila)	7	27
MIC (Michoacán)	8	12
MOR (Morelos y Guerrero)	8	22
* NAY (Nayarit y N de Jalisco)	7	9
NDGO (Norte de Durango)	9	14
NM (Suroeste de Nuevo Mexico)	11	31
* OAX (Centro de Oaxaca)	2	9
* OKL (Oeste de Oklahoma)	1	4
PUE (Sur de Puebla y N de Oaxaca)	11	13
SDGO (Sur de Durango)	6	14
SLP (Sur de San Luis Potosí)	11	32
TAM (Sur de Tamaulipas)	7	19
TX (Sur de Texas)	11	88
ZAC (Este de Zacatecas)	6	14

\* OGU's que no cumplen con el número mínimo de diez individuos debido a la escasez de especímenes en las colecciones.

## Unidades Geográficas

De acuerdo con la escala de este estudio y a la distribución del complejo, los especímenes fueron agrupados con base en las localidades de colecta en 29 Unidades Geográficas Operacionales (OGU's) (Figura 1b). A pesar de que las Unidades Geográficas no son unidades reales, es decir, no representan poblaciones naturales, se utilizaron en este estudio como entidades geográficas para facilitar el estudio de la variación; éstas se conformaron siguiendo el criterio de cercanía geográfica y procurando a su vez que cada OGU tuviese aproximadamente la misma proporción de área y un mínimo de diez individuos, aunque existieron algunos OGU's que no cumplieron con dicho número de especímenes (Cuadro 1). Cada OGU estuvo contenido dentro de la distribución descrita para cada una de las siete subespecies. El número de ejemplares permitió que se abarcara toda la distribución del complejo. (Figura 1b).



1  
Figura 1b. Distribución aproximada del complejo *Toxostoma curvirostre*. Los círculos representan la distribución de cada una de las unidades geográficas (OGU's).

## Caracteres

Se utilizó un total de 12 caracteres merísticos, 3 de coloración y 2 patrones de coloración. Los caracteres morfológicos externos usados fueron: largo de las rectrices centrales (TAIL), largo de las rectrices más externas (MTAIL2), cuerda alar (WNGLN1), largo de la última primaria (WNGLN2), largo del pico (BLLN), ancho del pico (BLLWD), profundidad del pico (BLLDP) (éstas últimas tres tomadas en el borde anterior de los nostrilos), largo del tarso (TRSUS), ancho del tarso (TARSWD) (la parte media del mismo), largo del dedo medio (MTOE) y largo del hálux (HALX) (en éstas últimas dos sin considerar la uña). Estos caracteres son los más comúnmente utilizados en estudios de variación geográfica en aves (Baldwin, Oberholser y Worley, 1931; Zink y Remsen, 1986), pero además de se midió la curvatura del pico (CURVE), como se ilustra en la Figura 2a.

Los caracteres de coloración utilizados se tomaron de la parte dorsal de cada espécimen y fueron tres: la brillantez (Y), y dos coordenadas de cromaticidad: la amplitud dominante "hue" (X) y la pureza de excitación "croma" (Y2), las características del instrumento utilizado se describen en Zink *et al.* (1997); además de los caracteres anteriores, se incluyó el patrón de las manchas en el pecho (BRSPT) y de las manchas de la parte distal anterior de las rectrices (TLSPT), mediante la agrupación en intervalos discretos con valores de uno a cuatro y de uno a cinco respectivamente (Figura 2b).

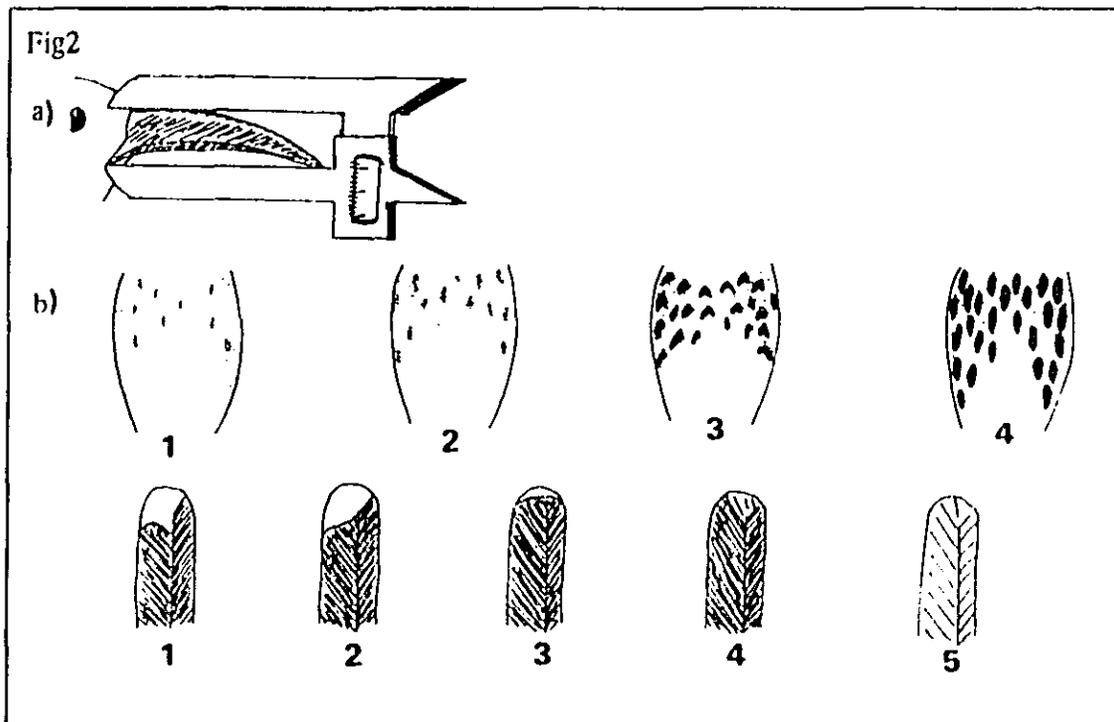


FIGURA 2. a) Representación gráfica de la medida de la curvatura del pico. b) Patrón de coloración de las manchas del pecho y de las rectrices así como el valor asignado a cada uno.

Debido a que existe aporte significativo de variación a causa del error de medición (Bailey y Byrnes, 1990; Yezerinac *et al.* 1992; Sikes y Rojas, en prep.) se midió tres veces cada carácter y se utilizó la media de los valores de cada uno de los ejemplares con el objeto de reducir esta fuente de variación (Yezerinac *et al.*, 1992). Todas las medidas fueron tomadas utilizando un vernier electrónico con una exactitud de 0.01 milímetros conectado a una computadora portátil.

### Análisis de datos

Para los análisis estadísticos se utilizó el paquete estadístico SAS para Windows (SAS Institute, 1989). Se realizaron transformaciones a logaritmo base diez a cada uno de los valores de los caracteres con el fin de corregir las desviaciones de la normalidad de los caracteres (Mosimann y James, 1979), con excepción de los valores asignados a las manchas del pecho y las manchas de las rectorices por tratarse caracteres cualitativos. Se obtuvo la estadística básica como media y desviación estándar para cada carácter y para cada OGU

Se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de tres vías con modelos lineales generales (GLIM), para ver la aportación y los principales efectos de la variación de la geografía, mes del año y año de colecta (éste último sólo para caracteres de coloración), así como las respectivas interacciones entre OGU *versus* año de colecta y OGU *versus* mes del año. Se tomó el ANOVA tipo III ya que el número de muestras no fue el mismo para cada uno de los agrupamientos (OGU, subespecie y mes del año).

Para ver la influencia de la variación mensual en los valores de los caracteres, se realizaron gráficas para el OGU con mayor número de ejemplares (correspondiente al OGU "TUC") de la media de los valores de cada carácter por mes del año.

Con el fin de realizar un análisis exploratorio de la variación geográfica, se hicieron gráficas de la media de los valores de cada carácter para cada OGU. Para observar sólo los efectos de la variación geográfica, se muestran algunos de los caracteres que no presentaron interacción entre la variación geográfica (OGU) y la variación temporal (CM) (OGU\*CM Pr > 0.05).

Para ver la similitud fenética entre las unidades geográficas y a su vez probar la correspondencia con la distribución de las subespecies, se realizó un análisis de agrupamiento de los OGU's, utilizando el NTSYS Ver. 1.7 (Rohlf, J. 1992). Para la obtención de la matriz de distancia se usaron como valores la media de las medias de todos los caracteres de las localidades de cada OGU y se utilizaron distancias taxonómicas.

$$d_{ij} = \sqrt{1/n \sum_k (X_{ki} + X_{kj})^2}$$

donde n = número de caracteres y k = carácter

La matriz de distancia obtenida se transformó a un fenograma con el método UPGMA utilizando el programa SAHN de NTSYS (Sneath y Sokal, 1973).

Con el fin de analizar la variación geográfica de los caracteres en conjunto, se aplicó un análisis de componentes principales (PCA) a las Unidades Geográficas (OGU's), utilizando la media de las medias de los valores mensuales de los caracteres morfométricos de cada localidad para estandarizar el aporte de la variación por mes de colecta, es decir, variación temporal, considerando de tal manera sólo la variación geográfica, (se excluyeron a los caracteres de coloración, debido a que el aporte de variación por año de colecta fue significativo y no se pudo eliminar ni siquiera utilizando los residuos de una regresión por año que se aplicó). Por otro lado, en los análisis de varianza posteriores, los patrones de variación geográfica sí se pudieron analizar independientemente de la variación temporal para los caracteres donde no se presentó interacción entre la geografía (OGU) y el mes de colecta (CM) y entre la geografía (OGU) y año de colecta (COLYR).

Debido a que se encontraron dos grandes grupos (A y B) como producto de los análisis anteriores, se repitió el análisis de varianza (ANOVA) para cada uno de manera independiente; pero se redujo el número a 30 individuos elegidos al azar en aquellos OGU's que tenían más, ya que el número de especímenes en cada OGU era diferente, esto con el fin de hacer las comparaciones estadísticamente más significativas. A pesar de ello nuevamente se tomó el ANOVA tipo III ya que el número de muestras no fue el mismo para cada uno de los agrupamientos (OGU y mes del año para todos los caracteres y año de colecta para los caracteres de coloración). Para cada grupo, se realizaron análisis de Tukey-lines para revelar los máximos agrupamientos homogéneos de las unidades geográficas por cada carácter.

Con el fin de analizar por grupo (A y B) la variación geográfica de los caracteres en conjunto, se aplicó un análisis de componentes principales (PCA) para cada uno de los grupos por separado (A y B) (pero nuevamente considerando todos los individuos, es decir, sin la reducción a 30 especímenes que se hizo en el análisis anterior). Para saber si ambos grupos fueron significativamente heterogéneos geográficamente, a los valores de los PCA de cada grupo se les aplicó nuevamente un análisis de varianza (ANOVA), cuantificando la variación con las pruebas Tukey-lines (a través de los máximos agrupamientos homogéneos) sólo para los tres primeros componentes principales de cada grupo.

## RESULTADOS

### ANÁLISIS DE VARIANZA GENERAL

En el Cuadro 1, se observa que para todos los caracteres, el aporte de variación debido la geografía, es decir, la diferencia entre las muestras, es estadísticamente significativo (OGU Pr < 0.05). También se observa que para la mayoría de los caracteres existe un aporte de variación estadísticamente significativo debido al mes de colecta (CM Pr < 0.05), *excepto para los caracteres* MWNGLN1, MWNGLN2, MBLWD y MTRSUS. Por otro lado, los valores de probabilidad muestran que para los caracteres de coloración (MY, MX y MY2), existe en todos un aporte significativo de variación temporal debido al año de colecta (COLYR Pr < 0.05).

Caracteres de Coloración						
	Y	X	Y2			
Fuente	Valor de F	Valor de F	Valor de F			
OGU	3.13**	1.86*	2.52**			
COLYR	1.46*	1.43*	1.85*			
CM	2.04*	5.77**	6.20**			
OGU*COLYR	1.35	0.93	1.53*			
OGU*CM	1.26	1.06	1.18			
Caracteres Morfométricos						
	TAIL	TAIL2	WNGLN1	WNGLN2	BLLN	BLLND
Fuente	Valor de F					
OGU	14.20**	6.91**	7.81**	3.92**	4.17**	3.56**
CM	2.68*	1.88*	0.60	1.13	5.86**	1.34
OGU*CM	1.26*	1.18	1.25*	1.15	0.92	1.00
	BLLDP	CURVE	TRSUS	TARSHD	MTOE	HALX
Fuente	Valor de F					
OGU	6.33**	3.35**	3.65**	1.89*	2.48**	3.33**
CM	3.46**	2.19*	0.55	3.40*	2.58*	1.96*
OGU*CM	1.34*	1.19	0.23	1.19	1.28*	1.51*
* = P < 0.05, ** = P = 0.0001, la ausencia de asterisco representa una probabilidad mayor a 0.05.						

Cuadro 1. Resultado de la ANOVA de tres vías. Se muestran los aportes de variación geográfica (OGU) y temporal (CM) y las interacciones entre éstos (OGU\*CM) para todos los caracteres (exceptuando los patrones de coloración del pecho y la cola), además de las interacciones entre OGU y año de colecta (OGU\*COLYR) para los caracteres de coloración.

Para algunos caracteres (MTAIL, MWNGLN1, MBLLDP, MMTOE y MHALX), existe una interacción entre la OGU y el mes de colecta ( $OGU*CM Pr < 0.05$ ). Para los caracteres de coloración no existe una interacción entre el año de colecta y el OGU ( $OGU*COLYR Pr > 0.05$ ), excepto para el carácter MY2.

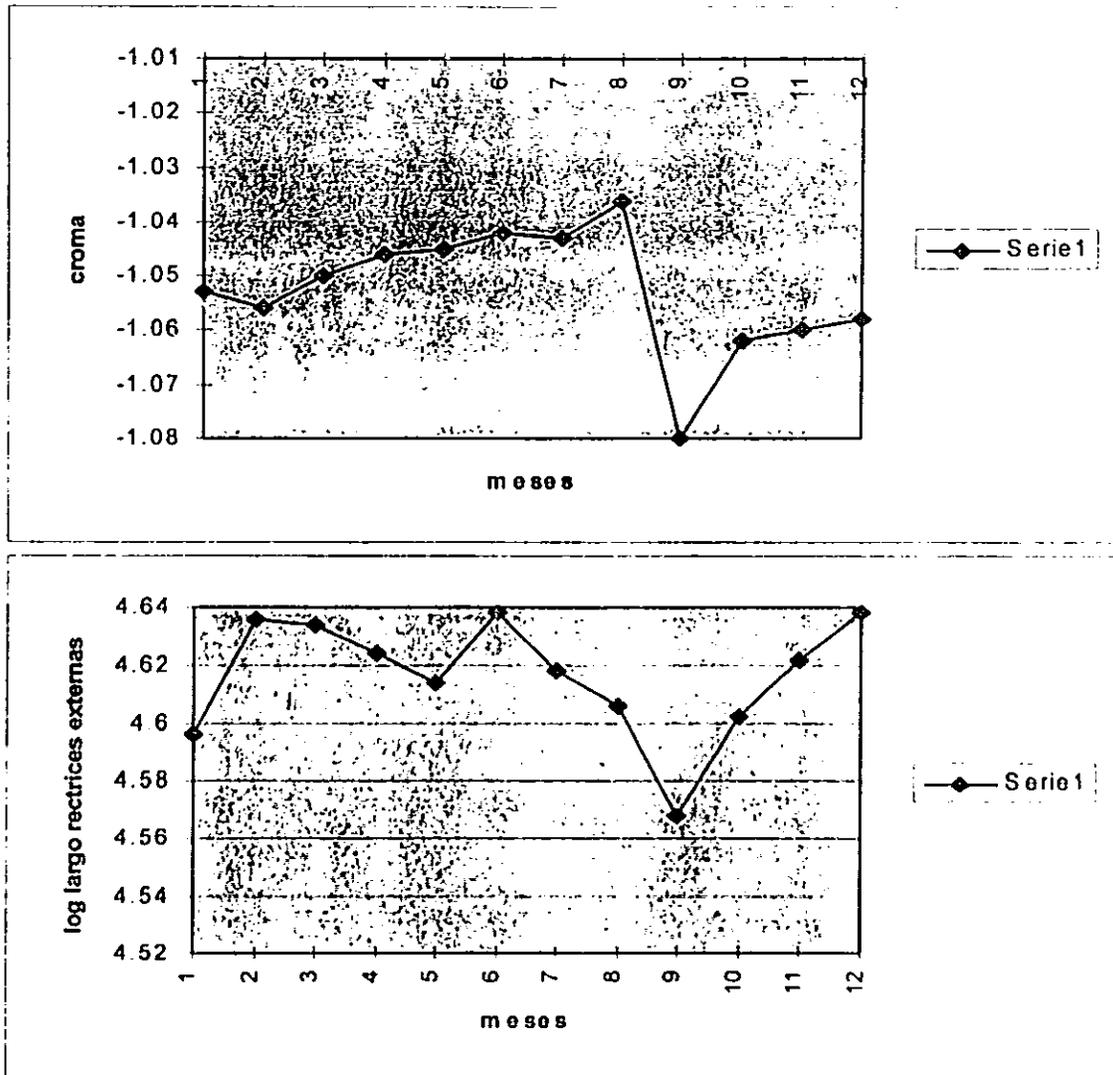


Figura 3. Gráfica de la media de los valores por mes en dos de los caracteres que tuvieron un valor de aporte de variación estadísticamente alto en mes de colecta ( $CM Pr > 0.05$ ) que son el croma (Y2) (Gráfica I) y el largo de la rectrices centrales (TAIL2) (Gráfica II), en la población con mayor número de especímenes ( $OGU *TUC*$ ).

### VARIACIÓN TEMPORAL

En ambas gráficas (I y II) de la figura 3, se observa que existe variación entre los valores logarítmicos mensuales en las características que representan. Para el caso del croma (Y2, gráfica I), se observa una tendencia al incremento gradual de los valores a partir del mes de septiembre, dicho incremento culmina en el mes de agosto, que es cuando alcanza el máximo. En el caso del largo de las rectrices centrales (gráfica II), existe coincidentemente el valor mínimo el mes de septiembre, sin embargo, el incremento en los valores en este caso no es gradual, sino que sube durante los meses de noviembre y diciembre nuevamente baja en enero, posterior a este mes, los valores se incrementan y descienden nuevamente pero siempre manteniendo valores relativamente altos hasta que nuevamente descienden drásticamente en el mes de septiembre.

### MEDIAS POR UNIDAD GEOGRAFICA

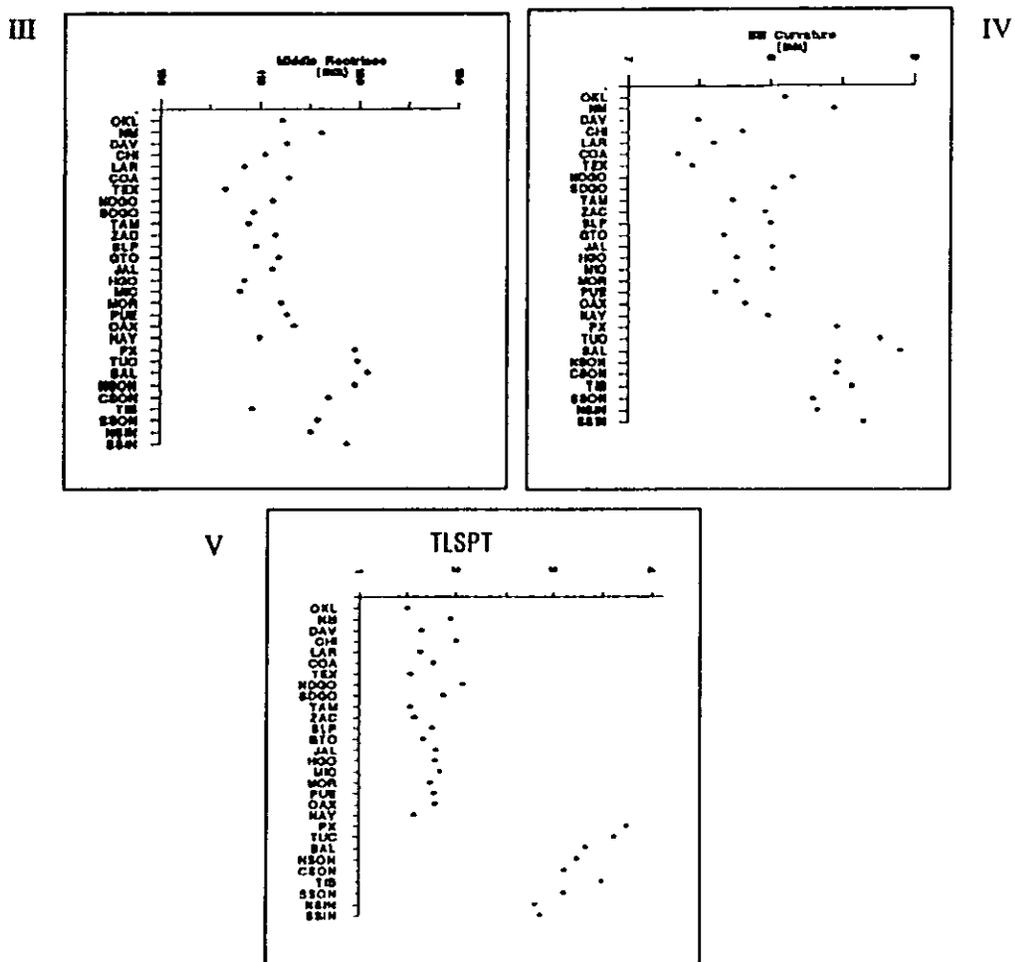


Figura 4. Gráficas de las medias de los valores por Unidad Geográfica (OGU) de los caracteres: TAIL1, CURVE y TLSPT. Gráfica III, media de los valores de las rectrices centrales (TAIL1), Gráfica IV, media de los valores de la curvatura del pico (CURVE), Gráfica V, media de los valores de los patrones de coloración de la cola (TLSPT)

Las gráficas III, IV y V (Figura 4) presentan los valores promedio por OGU del largo de las rectrices (TAIL1) y de la curvatura del pico (CURVE), y los valores promedio de los intervalos asignados a los patrones de las manchas de la parte distal anterior de las rectrices (TLSPT) (ver Figura 2). El orden de las OGU's en el eje, refleja la distribución geográfica de cada una de ellas de este a oeste y de norte a sur para observar los patrones más claramente.

Para el caso del largo de las rectrices (Fig. 4 III) se observan dos grupos, uno formado por las OGU's de la parte este (OGU's: TUC, PX, SAL, NSON, CSON, SSON, TIB, NSIN y SSIN, "Grupo A") y uno integrado por las OGU's de la parte oeste (OGU's: CHI, COA, DAV, GTO, HGO, JAL, LAR, MIC, MOR, NAY, NDGO, NM, OAX, OKL, PUE, SDGO, SLP, TAM, TX y ZAC, "Grupo B"). Sin embargo, la OGU "TIB" -Isla Tiburón- muestra una clara diferencia en el valor respecto a las otras OGU's que integran el grupo A.

Para la curvatura del pico (Fig. 4 IV) se observa que existen nuevamente los mismos dos grandes grupos geográficos: el del este y el del oeste (formados por las mismas OGU's), aunque existe un solapamiento en los valores de la OGU "NM" -Nuevo Mexico- con los valores del grupo del oeste.

El patrón de las manchas de la parte distal anterior de las rectrices (Fig. 4 V), es el que muestra más claramente la diferenciación entre los grupos del este con respecto a los del oeste, ya que no se observa solapamiento alguno entre los valores de ambos grupos, y se observa una clara tendencia de cambio gradual descendente de norte a sur en el grupo del este.

## ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO

Se observa claramente en la Figura 5, la formación de dos grandes agrupamientos correspondientes exactamente a los descritos en la Figura 4. El primero de estos grupos (denominado como grupo del oeste o grupo A) está formado nuevamente por los OGU's: TUC, PX, SAL, NSON, CSON, SSON, TIB, NSIN y SSIN; y el otro (denominado como grupo del este o grupo B) está formado de nuevo por los OGU's: CHI, COA, DAV, GTO, HGO, JAL, LAR, MIC, MOR, NAY, NDGO, NM, OAX, OKL, PUE, SDGO, SLP, TAM, TX y ZAC.

Dentro del grupo A existen dos agrupaciones, la primera de ellas está formada por las poblaciones: CSON, NSON, SSON, NSIN, SSIN y TIB y la segunda formada por las poblaciones: PX, TUC y SAL. Dentro del grupo B no existe una clara diferenciación entre los subgrupos.

Los grupos obtenidos no muestran correspondencia entre las subespecies, salvo en el caso del grupo A, donde el subgrupo integrado por las poblaciones PX, SAL y TUC corresponden todas a la subespecie *T. c. palmeri*.

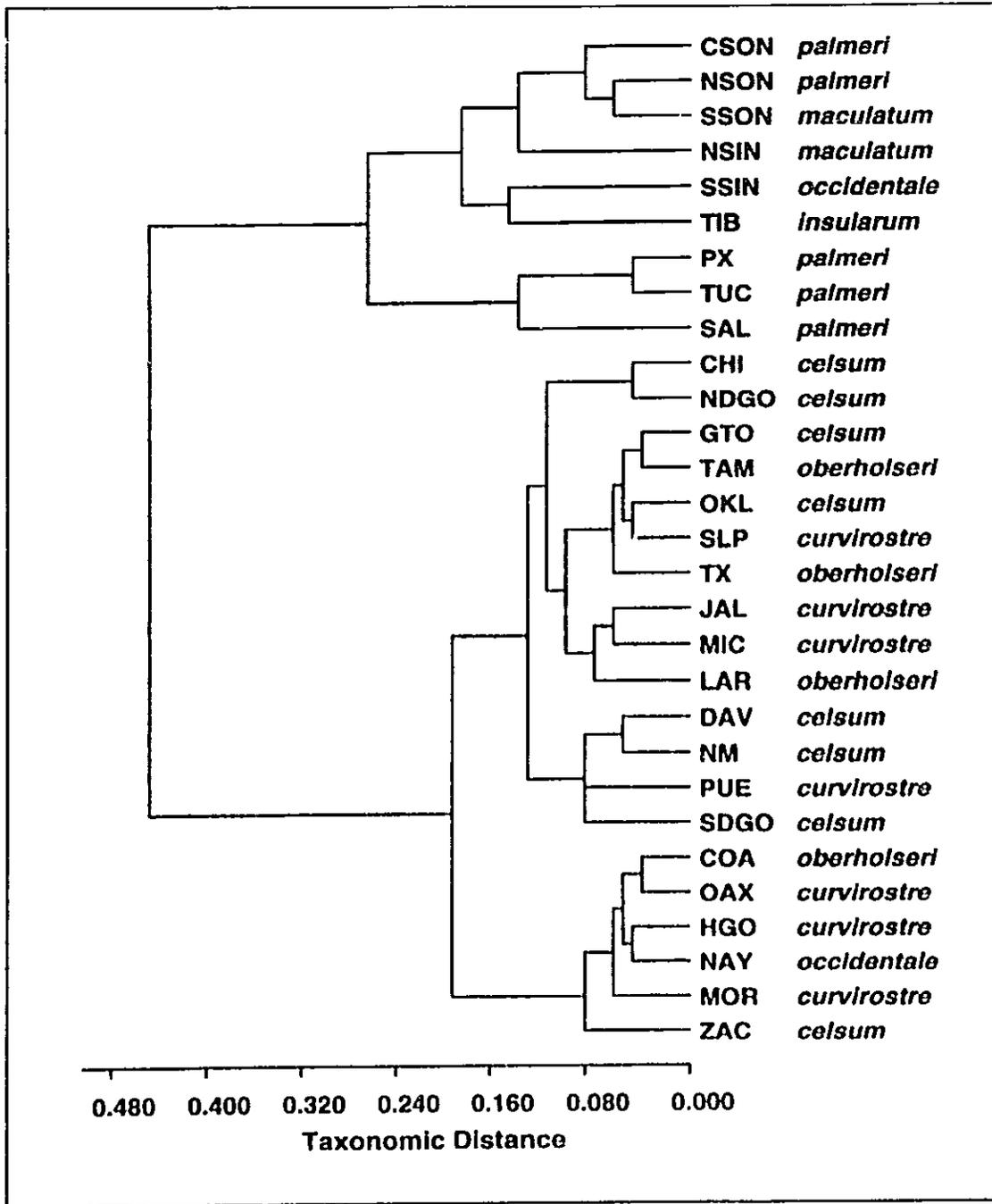


Figura 5. Dendrograma de agrupamiento de las unidades geográficas operacionales (UPGMA).

## COMPONENTES PRINCIPALES

La Figura 6, representa gráficamente los valores de los componentes principales uno y tres para todas las OGU's. Se observa nuevamente que existen dos grupos, el primero integrado por las poblaciones TUC, PX, SAL, NSON, CSON, SSON, NSIN, SSIN Y TIB. El segundo grupo está integrado por las OGU's: CHI, COA, DAV, GTO, HGO, JAL, LAR, MIC, MOR, NAY, NDGO, NM, OAX, OKL, PUE, SDGO, SLP, TAM, TX y ZAC. Estas mismas agrupaciones han sido reveladas en análisis anteriores. Se observa que es el componente principal uno el que produce la diferenciación entre estos grupos.

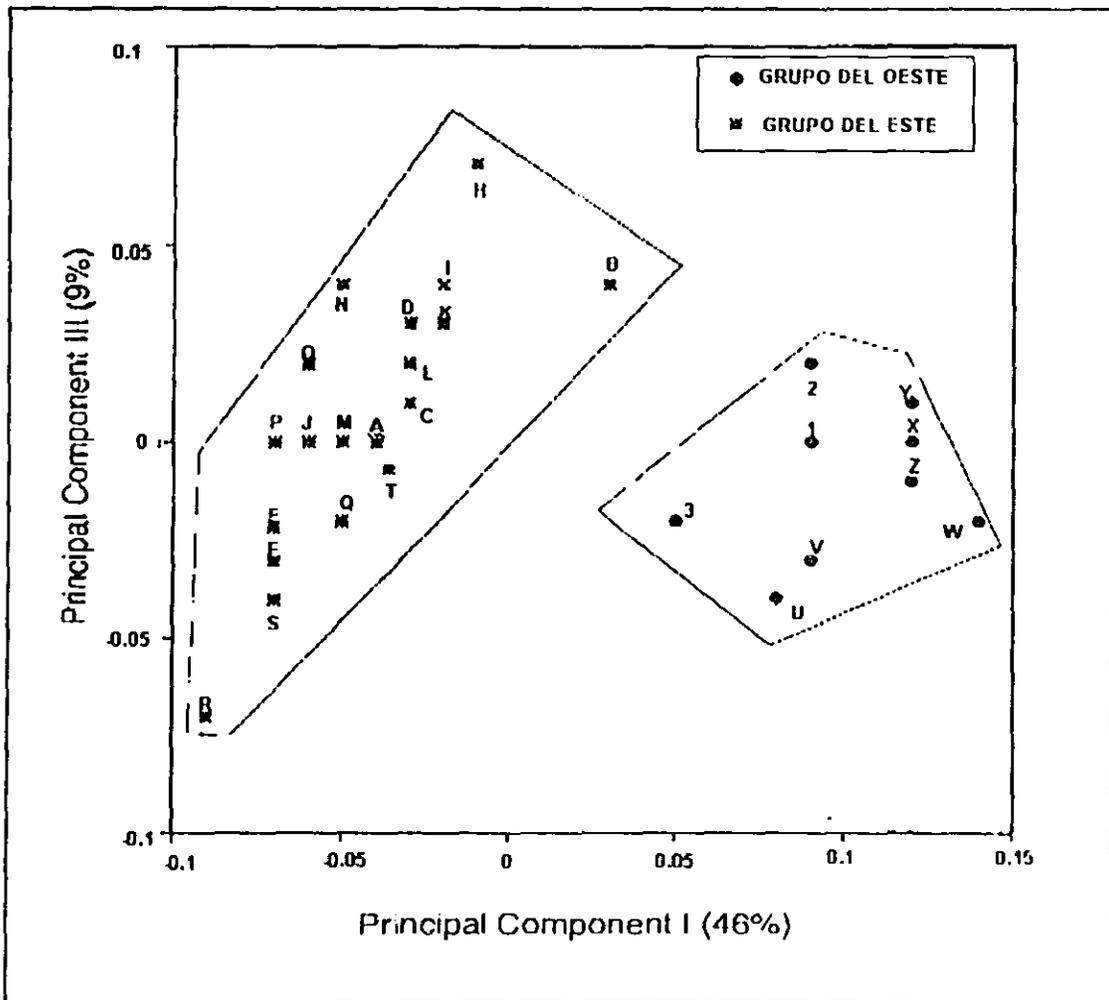


Figura 6. Gráfica del Análisis de Componentes Principales. Las letras y números de la gráfica representan Unidades Geográficas que son: CSON (Y), NSIN (3), NSON (X), PX (U), SAL (W), SSIN (2), SSON (1), TIB (Z), TUC (V), CHI (D), COA (F), DAV (C), GTO (M), HGO (O), JAL (N), LAR (E), MIC (P), MOR (Q), NAY (T), NDGO (H), NM (B), OAX (S), OKL (A), PUE (R), SDGO (I), SLP (L), TAM (J), TX (G), ZAC (K).

El Cuadro 2, representa los Eigen-valores de cada uno de los tres primeros componentes principales, así como el porcentaje de la varianza de cada uno y la acumulada entre los tres, en total existe una varianza acumulada de 82.5 %, repartida en 46%, 27.8% y 8.8% en cada uno de los tres primeros componentes respectivamente. Las principales variables del componente principal uno que separan los grupos, son: la curvatura (M3CURVE), el largo de las rectrices (M3TAIL) y el largo de las rectrices externas (M3TAIL2).

CARACTER	PRIN1	PRIN2	PRIN3
MTAIL	0.378739	0.368649	-.249950
MTAIL2	0.352581	0.348741	-.117976
MWNLN1	-.165648	0.375638	0.222829
MWNLN2	-.126903	0.411921	0.097710
MBLLN	0.264192	0.133747	0.439491
MBLLWD	-.132042	0.174720	0.311963
MBLLDP	-.324761	0.342603	0.451817
MCURVE	0.656143	0.096579	0.202113
MTRSUS	-.022560	0.230890	-.149992
MMTOE	-.208932	0.330379	-.314840
MHALX	-.038259	0.222958	-.340564
MTARSWD	-.140885	0.210722	-.302226
% Varianza	46 %	27.8%	8.8%
Varianza Total (PC1, PC2, PC3):	82.5 %		

Cuadro 2. Eigen Vectores de los primeros tres componentes principales, así como el porcentaje de varianza acumulada de cada uno y total.

### ANOVAS POR GRUPO

Los Cuadros 3 y 4, muestran que para el grupo A y para el grupo B (o grupos del oeste y del este), los valores de aportación de variación debido a la geografía son significativos para todos los caracteres (OGU Pr < 0.05), excepto para el carácter MMTOE en el grupo del oeste y MTRSWD en el grupo del este.

En el grupo del oeste (Cuadro 3), el aporte de variación debido al mes de colecta es significativo (CM Pr < 0.05) en siete de los caracteres; el aporte de variación debido al año de colecta para los caracteres de coloración es significativamente alto en los tres caracteres (COLYR Pr < 0.05); los valores de interacción entre OGU y mes de colecta (CM), son significativamente altos (OGU\*CM Pr < 0.05) en cinco de los caracteres.

Dentro del grupo del este (Cuadro 4), el aporte de variación debido al mes de colecta es significativo (CM Pr < 0.05) en ocho de los caracteres; el aporte de variación debido al año de colecta para los caracteres de coloración es significativo sólo en el carácter MY (COLYR Pr < 0.05). Los valores de probabilidad para la interacción entre OGU y mes de colecta (CM), no son

significativamente altos en todos los caracteres (OGU\*CM Pr > 0.05), excepto para el carácter MHALX.

Caracteres de Coloración			
	Y	X	Y2
Fuente	Valor de F	Valor de F	Valor de F
OGU	2.14*	2.09	4.30*
COLYR	1.91*	2.08*	3.09**
CM	2.32*	4.85**	5.32**
OGU*COLYR	2.49*	2.76*	7.86**
OGU*CM	0.79	1.86*	2.36*

Caracteres Morfométricos						
	TAIL	TAIL2	WNLN1	WNLN2	BLLN	BLLWD
Fuente	Valor de F					
OGU	5.56**	3.58*	6.71**	4.06*	2.87*	5.05**
CM	1.96*	1.65	1.44	2.39*	2.44*	0.99
OGU*CM	1.48*	0.96	1.29	1.02	1.39	0.77

	BLLDP	CURVE	TRSUS	TARSWD	MTOE	HALX
Fuente	Valor de F					
OGU	6.11**	0.31	5.80**	2.27*	1.78	3.36*

Cuadro 3. Resultado de la ANOVA de tres vías para el grupo A. Se muestran los aportes de variación geográfica (OGU) y temporal (CM) y las interacciones entre éstos (OGU\*CM) para todos los caracteres, además de las interacciones entre OGU y año de colecta (OGU\*COLYR) para los caracteres de coloración.

Caracteres de Coloración			
	Y	X	Y2
Fuente	Valor de F	Valor de F	Valor de F
OGU	2.41*	1.71*	2.36*
COLYR	1.43*	1.20	1.34
CM	1.68	4.51**	4.68**
OGU*COLYR	0.99	0.84	0.97
OGU*CM	1.17	0.84	0.93

Caracteres Morfométricos						
	TAIL	TAIL2	WNLN1	WNLN2	BLLN	BLLWD
Fuente	Valor de F					
OGU	5.50**	3.12**	7.14**	4.15**	3.50**	2.43*
CM	2.04*	1.78	0.54	0.39	4.34**	1.22
OGU*CM	1.18	1.24	1.22	1.13	0.80	1.17

	BLLDP	CURVE	TRSUS	TARSWD	MTOE	HALX
Fuente	Valor de F					
OGU	2.94**	1.67*	2.61*	1.60	2.37*	3.03**
CM	3.75**	2.37*	0.51	4.46**	2.08*	1.80

Cuadro 4. Resultado de la ANOVA de tres vías para el grupo B. Se muestran los aportes de variación geográfica (OGU) y temporal (CM) y las interacciones entre éstos (OGU\*CM) para todos los caracteres, además de las interacciones entre OGU y año de colecta (OGU\*COLYR) para los caracteres de coloración.

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: WNGLN1  
Means with the same letter are not significantly different.

Tukey Grouping		Mean	N	OGU
	A	4.68502	30	TUC
	A			
	A	4.68358	12	SAL
	A			
B	A	4.68145	30	PX
B	A			
B	A	4.67555	8	NSON
B	A			
B	A	4.66305	30	SSIN
B	A			
B	A	4.65384	24	CSON
B	A			
B	A	4.64960	11	NSIN
B				
B		4.64330	30	SSON
	C	4.59310	4	TIB

Figura 7a. Gráfica VI. Representa el agrupamiento para el carácter MWNGLN1 del grupo del oeste.

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: BLLWD  
Means with the same letter are not significantly different.

Tukey Grouping		Mean	N	OGU
	A	1.94060	30	SSIN
	A			
B	A	1.91781	11	NSIN
B	A			
B	A	1.89172	30	SSON
B	A			
B	A	1.88563	30	TUC
B	A			
B	A	1.88453	8	NSON
B	A			
B	A	1.88424	24	CSON
B				
B		1.87379	4	TIB
B				
B		1.86655	12	SAL
B				
B		1.86620	30	PX

Figura 7b. Gráfica VII. Representa el agrupamiento para el carácter BLLWD del grupo del oeste.

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: MWNGLN1  
Means with the same letter are not significantly different.

Tukey Grouping	Mean	N	OGU
A	4.71396	14	DAV
A			
A	4.71258	30	GTO
A			
A	4.71186	13	PUE
A			
A	4.71109	28	JAL
A			
B	4.70687	14	NDGO
B			
B	4.70470	9	OAX
B			
B	4.70467	22	MOR
B			
B	4.70199	14	ZAC
B			
B	4.69880	9	NAY
B			
B	4.69292	14	SDGO
B			
B	4.69242	4	OKL
B			
B	4.69203	30	NM
B			
B	4.68835	30	CHI
B			
B	4.68753	12	MIC
B			
B	4.68742	17	COA
B			
B	4.68697	18	HGO
B			
B	4.68614	28	SLP
B			
B	4.66514	19	TAM
D			
D	4.65504	27	LAR
D			
D	4.63090	30	TX

Figura 8a. Gráfica VIII. Representa el agrupamiento para el carácter MWNGLN1 del grupo del este.

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: MBLLED  
Means with the same letter are not significantly different.

Tukey Grouping	Mean	N	OGU
A	1.94079	14	NDGO
A			
A	1.92830	19	TAM
A			
A	1.92829	28	JAL
A			
A	1.92246	14	SDGO
A			
A	1.92130	28	CHI
A			
A	1.91902	9	OAX
A			
A	1.91734	28	SLP
A			
A	1.91582	30	NM
A			
A	1.91455	30	GTO
A			
A	1.91240	17	COA
A			
A	1.90978	13	PUE
A			
A	1.90949	4	OKL
A			
A	1.90776	14	DAV
A			
A	1.90470	22	HOR
A			
A	1.90187	9	HAY
A			
A	1.89901	14	ZAC
A			
A	1.88697	10	TX
A			
A	1.88690	27	LAR
A			
A	1.88411	12	MIC
A			
A	1.88168	18	HGO

Figura 8b. Gráfica IX. Representa el agrupamiento para el carácter MBLLED del grupo del este.

La Figura 7 (gráficas VI y VII) y la Figura 8 (gráficas VIII y IX), representan los máximos agrupamientos homogéneos entre las poblaciones (análisis de Tukey-lines) dentro de los grupos del oeste y este respectivamente; los agrupamientos que se representan son sólo para dos caracteres (MWNGLN1 y MBLLED) para ambos grupos, ya que en estos caracteres no existió una interacción entre geografía y mes de colecta (OGU\*CM Pr > 0.05) y a su vez no fueron significativos en mes (CM Pr > 0.05).

En la Gráfica VI (Figura 7a), se observa que se forman tres grupos homogéneos, uno de ellos (C), separa claramente a la población de la Isla Tiburón del resto de las poblaciones. En la gráfica VII (Figura 7b), se puede observar que no existe la separación entre las poblaciones a pesar de que se forman tres grupos homogéneos.

En la gráfica VIII (Figura 8a), se aprecia que no existe la separación entre las poblaciones a pesar de que se forman cuatro grupos homogéneos, ya que existe solapamiento entre ellos. En la gráfica IX (Figura 8b), se muestra que existe solapamiento en los dos grupos que se forman, por lo que no existe separación entre las poblaciones.

Para el resto de los caracteres, aunque no se muestran en este trabajo, los agrupamientos resultados de los Tukey-lines fueron los mismos que los analizados, en general tampoco muestran patrones gráficos claros dentro de cada grupo.

## 7) COMPONENTES PRINCIPALES POR GRUPO

Eigen Vectores			
	PRIN1	PRIN2	PRIN3
MY	- .716088	0.638072	- .196207
MX	- .041252	0.011973	0.011001
MY2	- .035728	0.014622	0.008819
MTAIL	0.048072	0.126069	0.267288
MTAIL2	0.038067	0.155662	0.380606
MWNLN1	0.006191	0.155425	0.259087
MWNLN2	- .002385	0.234239	0.328624
MBLLN	0.306838	0.202959	- .015586
MBLLWD	0.146893	0.050743	0.212240
MBLLDP	0.108993	0.124176	0.264238
MCURVE	0.583422	0.568202	- .471000
MTRSUS	0.049854	0.080068	0.198979
MMTOE	0.070857	0.145094	0.283692
MHALX	0.057371	0.137665	0.174973
MTARSWD	0.040614	0.211903	0.286775
% Varianza	29%	23%	14%
Varianza Total (PC1, PC2, PC3)	66%		

Cuadro 5. Eigen-vectores de los caracteres producto de los análisis de componentes principales (PCA) del grupo A (grupo del oeste).

El Cuadro 5, muestra los Eigen Vectores de los tres primeros componentes principales de los caracteres del grupo A (del oeste), así como la varianza de cada uno de los componentes y la total acumulada, que es de 66%. En este grupo, las variables del primer componente principal que más aportan variación son la brillantez (MY), la curvatura (MCURVE) y el largo del pico (MBLLN).

	PRIN1	PRIN2	PRIN3	PRIN4	PRIN5
Source	Valor de f				
OGU	5.08**	12.63**	6.53**	1.67	2.37*

\*=P < 0.05 \*\*=P = 0.0001. La ausencia de asterisco representa una probabilidad mayor a 0.05

Cuadro 6. Resultado del ANOVA para los cinco primeros Componentes Principales del grupo A.

El Cuadro 6, representa los resultados del análisis de varianza (ANOVA) de los eigen vectores de los cinco primeros componentes principales del grupo A. El aporte de variación geográfica es muy significativo para los tres primeros componentes.

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: PRIN1

Means with the same letter are not significantly different.

Tukey Grouping	Mean	N	OGU
	0.10689	27	SSIN
	0.07151	11	NSIN
	0.02765	11	SAL
	0.01920	44	SSON
	0.00576	8	NSON
	0.00259	24	CSON
	-0.01294	161	TUC
	-0.04851	53	PX
	-0.06890	4	TIB

Figura 9a. Gráfica X.



un solapamiento entre ellos. La gráfica XII (Figura 9c), muestra que existe la formación de tres grupos, sin embargo, en este caso, existe un grupo homogéneo independiente, que separa la población de la Isla Tiburón.

#### Eigenvectors

	PRIN1	PRIN2	PRIN3
MY	-.791982	0.604934	-.013356
MX	0.006131	0.004127	0.020022
MY2	0.000981	0.009614	0.013497
MTAIL	0.080292	0.120726	0.301514
MTAIL2	0.062680	0.140553	0.353378
MWNLN1	0.110273	0.107708	0.297415
MWNLN2	0.079434	0.091743	0.379315
MBLLN	0.258234	0.283067	-.052501
MBLLWD	0.067783	0.152649	0.157226
MBLLDP	0.179427	0.215702	0.154753
MCURVE	0.469204	0.623726	-.467215
MTRSUS	0.067792	0.052785	0.180008
MMTOE	0.098084	0.129911	0.374243
MHALX	0.058059	0.059575	0.216807
MTARSWD	0.051655	0.131889	0.248867
% Varianza	34%	21%	13%
Varianza Total (PC1, PC2, PC3)	67%		

Cuadro 7. Resultados de los análisis de componentes principales (PCA) del grupo B.

El cuadro 7, muestra los Eigen Vectores de los tres primeros componentes principales de los caracteres del grupo B (del este), así como la varianza de cada uno de los componentes y la total acumulada que es de un 67%. En este grupo, al igual que en el grupo A, las variables del primer componente principal que más aportan variación son la brillantez (MY), la curvatura (MCURVE) y el largo del pico (MBLLN).

	PRIN1	PRIN2	PRIN3	PRIN4	PRIN5
Source	Valor de F				
OGU	9.65**	3.43**	6.27**	4.98**	1.61*

\*=P < 0.05 \*\*=P = 0.0001. La ausencia de asterisco representa una probabilidad mayor a 0.05

Cuadro 8. Resultado del ANOVA para los cinco primeros Componentes Principales del grupo B.

El cuadro 8, representa los resultados del análisis de varianza (ANOVA) de los eigen vectores de los cinco primeros componentes principales en el grupo B. El aporte de variación geográfica es muy significativo para los cuatro primeros componentes.

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: PRIN1

Means with the same letter are not significantly different.

Tukey Grouping		Mean	N	OGU
	A	0.11958	31	SLP
	A			
	A	0.11522	13	ZAC
	A			
B	A	0.10887	12	MIC
B	A			
B	A C	0.09399	28	JAL
B	A C			
B	A C	0.06332	9	NAY
B	A C			
B	A C	0.06197	21	MOR
B	A C			
B	A C	0.05024	28	NM
B	A C			
B	A C	0.04722	9	OAX
B	A C			
B	D A C	0.02235	14	SDGO
B	D A C			
B	D A C	0.01526	14	NDGO
B	D A C			
B	D A C	0.01366	17	TAM
B	D A C			
B	D A C	0.01287	17	HGO
B	D A C			
B	D A C	0.01116	27	GTO
B	D A C			
B	D A C	-0.00403	23	LAR
B	D A C			
B	D A C	-0.01422	13	PUE
B	D A C			
B	D A C	-0.02443	12	DAV
B	D A C			
B	D A C	-0.02694	3	OKL
B	D C			
B	D C	-0.05593	16	COA
D	C			
D	C	-0.06329	38	CHI
D				
D		-0.11969	85	TX

Figura 10a. Gráfica XIII

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: PRIN2

Means with the same letter are not significantly different.

Tukey Grouping	Mean	N	OGU
	0.08869	28	NM
B	0.06885	3	OKL
B	0.06109	14	NDGO
B	0.05790	38	CHI
B	0.05627	12	DAV
B	0.02672	13	PUE
B	0.02534	9	OAX
B	0.02299	14	SDGO
B	0.00949	27	GTO
B	-0.01379	21	MOR
B	-0.01535	16	COA
B	-0.01735	28	JAL
B	-0.02218	23	LAR
B	-0.02541	85	TX
B	-0.02889	13	ZAC
B	-0.03050	9	NAY
B	-0.03072	17	TAM
B	-0.03092	17	HGO
B	-0.04321	31	SLP
B	-0.07047	12	MIC

Figura 10b. Gráfica XIV

Tukey's Studentized Range (HSD) Test for variable: PRIN3  
Means with the same letter are not significantly different.

Tukey Grouping	Mean	N	OGU
			A
	0.11168	13	PUE
			A
B	0.09125	9	OAX
B			A
B	0.06034	21	MOR
B			A C
B	0.05438	27	GTO
B			D A C
B	0.05217	16	COA
B			D A C
B	0.04457	12	DAV
B			D A C
B	0.02402	28	JAL
B			D A C
B	0.00079	13	ZAC
B			D C
B	0.00063	14	NDGO
B			D C
B	-0.00267	14	SDGO
B			D C
B	-0.00278	9	HAY
B			D C
B	-0.00819	31	SLP
B			D C
B	-0.01000	38	CHI
B			D C
B	-0.01222	28	NM
B			D C
B	-0.01351	17	TAM
B			D C
D	-0.02842	3	OKL
D			C
D	-0.02933	17	HGO
D			C
D	-0.02951	23	LAR
D			C
D	-0.03857	12	MIC
D			C
D	-0.04794	85	TX

Figura 10c. Gráfica XV

La Figura 10 (gráficas XIII, XIV y XV) representa, a través de los Tukey-lines, los resultados de los ANOVAS de los valores de los tres primeros componentes principales del grupo B (o del este). La gráfica XIII (Figura 10a), muestra la formación de cuatro agrupaciones, pero todas ellas con un gran solapamiento. En la gráfica XIV (Figura 10b), se forman dos grupos muy solapados. La gráfica XV (Figura 10c), muestra que existe la formación de cuatro grupos pero nuevamente muy solapados.

## DISCUSIÓN

Los resultados de la ANOVA (Cuadro 1), demuestran que existe un aporte muy significativo de variación debido a la geografía en todos los caracteres. Por otro lado, para la mayoría de ellos existe un aporte de variación muy alto debido al mes de colecta y para los caracteres de coloración existe un aporte de variación muy alto debido al año de colecta. Lo anterior sugiere que la variación en cada una de las características se debe principalmente a dos fuentes: el aporte de la variación debida a la geografía (OGU) y el aporte de la variación temporal, es decir, al mes de colecta (CM) y año de colecta (COLYR) (este último sólo para los caracteres de coloración). Sin embargo, el hecho de que se presenten interacciones entre la variación geográfica y la temporal (OGU\*CM y OGU\*COLYR), hace difícil la interpretación de la variación para los caracteres donde se presentan tales interacciones; algunas alternativas para la eliminación y/o estandarización de la variación temporal se discuten posteriormente.

Hasta la fecha la mayoría de los estudios de variación geográfica se habían concentrado en las diferencias de los caracteres entre poblaciones geográficamente separadas, sin embargo, existe otro tipo de variación que debe de ser considerada, como es el caso de la variación temporal, que se refiere al cambio de los caracteres a través de los meses del año dentro de una misma población.

Como una prueba del aporte de variación debida a la temporalidad, es decir, al mes de colecta, la Figura 3 muestra que los valores de croma del color del dorso (Y2) (gráfica I), así como el largo de las rectrices centrales (TAIL2) (gráfica II), cambian a través de los meses del año en la población con mayor número de especímenes, que en este caso corresponde a la OGU "TUC".

Estas diferencias pueden ser explicadas debido a dos factores principalmente, el primero es la muda y el segundo el desgaste. Para el caso del croma, se observa que el valor máximo se presenta durante el mes de septiembre y disminuye gradualmente a través del resto de los meses del año. Tweit (1996), describe que la muda en las plumas del cuerpo de *T. curvirostre* se presenta durante los meses de julio, agosto y septiembre, por lo tanto para este último mes, las plumas de la parte dorsal son nuevas (que es donde se tomó la medición del croma), sin embargo, a partir de este mes comienzan las plumas a desgastarse por el uso bajo diversos factores ambientales, como pueden ser el sol, la lluvia, el polvo etc.; el desgaste es gradual a lo largo del año, lo que produce la reducción en los valores del croma de la coloración del plumaje, cosa que coincide con los patrones obtenidos para este carácter. Thompson (1991), discute acerca de la influencia de la presencia de los recursos para el favorecimiento de la muda en *Passerina ciris*, esto podría apoyar la hipótesis de que el medio influye en los patrones de muda.

Para el caso de la longitud de la cuerda alar, las diferencias encontradas no son tan claramente explicadas por la muda y el desgaste de las plumas, ya que los patrones no son graduales como en la característica discutida anteriormente, de tal manera que resulta difícil dar una explicación para este caso, sin embargo, cabe la posibilidad de que existieran adultos de menor

edad relativa que otros, o bien simplemente se deba por la distribución al azar de los ejemplares a través de los meses.

Independientemente de las razones de la variación a lo largo del año, ya sea la muda, el desgaste, etc. estos resultados demuestran que para los estudios de variación geográfica en aves, se debe considerar que los caracteres de plumaje, poseen un gran componente de variación temporal a lo largo del año además de la variación geográfica.

Como lo sugirieron Gould y Johnson (1972), los datos temporales de pequeña escala (esto es la variación estacional a través del año) son útiles como un tipo de corrección para estimar y remover los efectos temporales dejando sólo la variación geográfica. Una manera de eliminar el aporte de variación temporal en los estudios de variación geográfica es utilizar especímenes colectados en el mismo período del año, estación o unidad temporal y en el mismo año, dependiendo de la muda o las condiciones del plumaje de la especie bajo estudio; aunque esto limita el número de especímenes.

Otra manera de mostrar exclusivamente los patrones de variación debidos a la geografía, es tomando la media de las medias por mes por población, esto no elimina la variación temporal debido al mes de colecta, pero sí la estandariza en todas las poblaciones permitiendo observar sólo la variación geográfica. Aunque ello requiere preferentemente de la existencia de un número equitativamente igual de especímenes en cada uno de los meses del año.

El aporte de variación de los caracteres debido al año de colecta, se aplica particularmente a los caracteres de coloración, ya que el color se modifica a través de los años, a pesar de que los especímenes se encuentran bajo oscuridad absoluta; sin embargo, los caracteres morfométricos no cambian una vez que han sido colectados los especímenes, al contrario del color del plumaje. Es por ello que se analizó la variación debido al año de colecta (COLYR) sólo para los caracteres de coloración.

La variación debida al año de colecta en los caracteres de coloración, en ocasiones puede removerse realizando una regresión entre los valores de los caracteres y el año de colecta y utilizando los residuos, o bien eliminando definitivamente dichos caracteres del análisis.

Una última alternativa para analizar la variación geográfica exclusivamente, es utilizar sólo los caracteres donde no existe una interacción entre la variación geográfica y la temporal, de tal manera que ambos patrones se pueden interpretar de manera independiente. La variación temporal será discutida a fondo posteriormente en Sikes, Rojas-Soto y Zink (en prep.).

La Figura 4 (gráficas III, IV y V), que representa la medias por unidad geográfica, demuestra coincidentemente la existencia de dos grandes grupos geográficos, el del oeste, formado por las OGU's: TUC, PX, SAL, NSON, CSON, SSON, TIB, NSIN y SSIN, mismas que corresponden al desierto de Sonora; y grupo del este, formado por las OGU's: CHI, COA, DAV, GTO, HGO, JAL, LAR, MIC, MOR, NAY, NDGO, NM, OAX, OKL, PUE, SDGO, SLP,

TAM, TX y ZAC, que corresponden a las zonas áridas de la Planicie Central Mexicana (incluyendo en su mayor parte el desierto Chihuahuense) y las zonas áridas del sur de México.

En la gráfica III, se observa que el valor de la OGU "TIB" (Isla Tiburón), es claramente diferente para el largo de las rectrices respecto al resto de las poblaciones que integran su grupo geográficamente (oeste), pero el hecho de que se encuentre separada geográficamente de las poblaciones del este a pesar de poseer valores similares a los de este grupo, sugiere que puede existir una diferenciación de esta población respecto a los dos principales agrupamientos.

En la gráfica IV, que representa los valores de la curvatura del pico, se nota que el valor de la OGU "NM" -Nuevo México- es muy similar al de la OGU "PX" -Phoenix-, éstas se encuentran juntas geográficamente, lo que permite formular dos hipótesis, la primera es que quizá sean factores ecológicos (desconocidos aún) los que determinan esta convergencia en la curvatura; la segunda hipótesis es que el hecho de que ambas poblaciones se encuentren juntas geográficamente y difieran en muchos caracteres pero no en la curvatura, podría explicarse por un fenómeno de diferenciación geográfica, con la permanencia sin cambio en este carácter, sin embargo, en aves el pico es uno de los caracteres que más influencia tienen del medio ambiente y que más frecuentemente sufre cambios, por lo que resulta más probable la primer hipótesis, aunque habría que darle mayor soporte a través de otro tipo de estudios como los genéticos.

La Gráfica V, muestra que dentro de las poblaciones que integran el grupo del este, no existe visualmente un patrón aparente de cambio, sin embargo, dentro del grupo del oeste, existe una clara tendencia de variación gradual descendente de norte a sur para las manchas de la parte distal anterior de las rectrices. Lo anterior sugiere que para esta característica en el grupo del oeste existe una variación de tipo clinal latitudinalmente.

El análisis de agrupamiento (Figura 5) demostró la existencia de dos grandes grupos formados exactamente por las poblaciones que sugirieron los análisis anteriores (Figura 4). Dentro del grupo A, o grupo del oeste existe la formación de dos subgrupos; las poblaciones que integran el primer subgrupo se encuentran geográficamente en la parte sur del grupo del oeste y las poblaciones del segundo subgrupo se encuentran en la parte norte de la distribución de este mismo grupo, correspondiendo principalmente al desierto de Sonora (Ver Figura 11), lo anterior puede interpretarse como la existencia de dos grandes grupos ecogeográficos reflejados así por su morfología y coloración, de hecho, las poblaciones que integran el subgrupo del norte (PX, SAL y TUC), corresponden todas a la subespecie *T. c. palmeri*, lo que puede sustentar esta idea. Sin embargo, las subespecies que han sido descritas para el resto de las poblaciones del grupo del oeste, no corresponden en distribución a los subgrupos del grupo A. (Ver Figura 1).

En la misma Figura 5, se observa que para el grupo del este o grupo B, no existe un patrón que permita relacionar los subgrupos con la posición geográfica de cada una de las poblaciones ni mucho menos con las subespecies. A pesar de que dentro de este grupo existen dos principales divisiones, dentro de cada una no existe una correspondencia geográfica entre las poblaciones por lo tanto tampoco entre las subespecies, como ejemplo se observa que la población "COA" (Coahuila) tiene una mayor similitud con la población "OAX" (Oaxaca), sin embargo, ambas

poblaciones se encuentran muy separadas geográficamente, ya que representan casi los extremos de la distribución del grupo del este.

Los subgrupos que pueden considerarse como consistentes con la distribución geográfica de cada una de las poblaciones dentro del grupo del este, sólo son los formados entre las poblaciones: CHI (Chihuahua) y NDGO (norte de Durango), JAL (Jalisco) y MIC (Michoacán) y DAV (Suroeste de Texas) y NM (Nuevo México), sin embargo, entre sí éstos no forman un agrupamiento mayor. Por ahora para el grupo del este, resulta difícil realizar hipótesis que permitan explicar la falta de correspondencia entre los resultados del análisis de similitud y la geografía, aunque pudiese explicarse por fenómenos de recolonización en distintas etapas en la historia reciente del taxón y/o fenómenos de convergencia, pero hacen falta otro tipo de estudios para probarlo o analizar otro tipo de caracteres.

Los análisis de componentes principales (Figura 6), muestran nuevamente la existencia de dos grupos, éstos están formados geográficamente por las poblaciones del este (puntos U, V, W, 3, Z, 1, X, Y y 2) y las poblaciones del oeste (puntos R, S, F, E, Q, M, J, A, P, T, C, O, L, K, D, N, I, B, y H), esta división es exactamente la misma que resultó de análisis anteriores.

En esta misma figura el componente principal uno, además de separar marcadamente las poblaciones del este y las del oeste, refleja una estrecha relación entre las poblaciones del estado de Sonora al agrupar con valores más altos a las poblaciones SAL, TIB, NSON y CSON, lo que puede sugerir un grupo ecogeográfico. Resulta interesante observar además que se mantienen juntos los puntos U y V, correspondientes a las poblaciones de Phoenix y Tucson, ambas se encuentran geográficamente juntas en el suroeste de Estados Unidos (Ver Figura 1); esto puede también soportar la idea de los grupos ecogeográficos diferenciados en las zonas del oeste, donde uno de ellos estaría formada por las poblaciones antes mencionadas. En el resto de las poblaciones del oeste no existe un patrón geográfico aparente.

Para el grupo del este, el componente principal uno muestra todas las poblaciones muy similares entre sí, excepto la población "NM" (Nuevo México), representado por la letra B en la figura 6, que es a su vez la que más se relaciona a las poblaciones del grupo del oeste; esto puede explicarse geográficamente ya que es la población que se encuentra más cercana al grupo del oeste, en particular en la parte norte de la distribución (Ver Figura 1). De hecho durante la selección de los especímenes, en algunas localidades, se encontraron individuos con características típicas de ambos grupos (y descritas como pertenecientes a diferentes subespecies), como en el caso de las Montañas de Santa Rita en Arizona, sin embargo, para fines del análisis geográfico se decidió agrupar a estas localidades en la OGU "NM" por que la mayoría de los especímenes de esta localidad habían sido descritos dentro de la subespecie *T. c. celsum* y poseían características del grupo del este, aunque existían especímenes con características diferentes y descritos para la subespecie *T. c. palmarum*. Dentro del grupo del este el primer componente principal no muestra ningún patrón geográfico.

Dentro de cada uno de los grupos existe una variación clinal para el componente tres; en el grupo del oeste las poblaciones de menor valor para este componente son las de los OGU's PX

y TUC que son la de distribución más norteña y la de mayor valor es la población SSIN, que corresponde a la población más sureña. Para este mismo componente, en el grupo del este, las poblaciones que se encuentran en los extremos son PUE y OAX con los valores más bajos y NDGO y NM con los valores más altos, estas poblaciones respectivamente se encuentran a su vez en los extremos en la distribución geográfica del grupo del este. Lo anterior sugiere que el componente tres refleja un cambio gradual de norte a sur dentro de cada grupo.

En resumen, entre los dos grupos (oeste y este), no existe solapamiento entre las poblaciones para el primer componente principal que permita reunir a ambos grupos dentro de uno solo, lo que produce un argumento a favor de que se trata de dos taxa independientes, uno formado por las poblaciones del este y otro formado por las poblaciones del oeste.

Los Cuadros 3 y 4, que representan los resultados de los ANOVAS para ambos grupos, muestran que aún existe aporte de variación debido a la geografía en ambos grupos; sin embargo, a pesar de que este aporte de variación se redujo al realizar la división en dos grupos, en los caracteres del grupo del oeste aún se presentaron interacciones entre la geografía y la temporalidad ( $OGU*CM Pr < 0.05$ ), esto quizá puede deberse a dos factores, el primero es la presencia de alguna población que no pertenece (al menos estadísticamente) a este mismo grupo, en este caso la población de la Isla Tiburón, como lo demuestra la Figura 7a (gráfica VI), además esta misma población ha mostrado una tendencia a la separación en otros análisis, como se discute posteriormente; el segundo factor puede ser que las muestras geográficas sean de distintos meses.

Por su parte, en el grupo del este se perdieron todas las interacciones entre OGU y mes de colecta ( $OGU*CM Pr > 0.05$ ), excepto para el carácter MHALX; éste era un resultado que podría esperarse después de la separación de ambos grupos (las poblaciones del oeste respecto a las del este), además, esto puede demostrar que en el grupo del este no existen poblaciones que no formen parte de este grupo (al menos estadísticamente).

Dentro de cada uno de los agrupamientos para los caracteres que se representan con los Tukey-lines (Figuras 7 y 8), no existe una clara tendencia de variación geográfica de los caracteres, ya que no existe un patrón geográfico claro con respecto a la variación de los caracteres que forman los grupos homogéneos (gráficas VII, XIII y IX), salvo en el caso de la cuerda alar (WNGLN1) en el grupo del oeste (gráfica VI), ya que existe la separación de la población de la Isla Tiburón como grupo homogéneo diferente del resto de las poblaciones del grupo. Esto nuevamente concuerda con algunos de los análisis con relación a la separación de esta población del resto.

Coincidentemente las variables del primer componente principal que más aportan variación en ambos grupos (A y B), son la brillantez (MY), la curvatura (MCURVE) y el largo del pico (MBLLN) (Cuadros 5 y 7). Desde un punto de vista ecológico, estos tres caracteres son los que más frecuentemente se encuentran bajo presiones ambientales, ello sugiere que quizá las diferencias geográficas dentro de cada grupo se deban principalmente a factores de tipo ecológico particulares de cada una de las áreas geográficas y que sean los caracteres antes mencionados los que más sufran el efecto de dichos factores ambientales, lo que promueve de la variación

geográfica dentro de cada grupo, aunque es necesario probar dicha hipótesis midiendo y correlacionando los factores ecológicos con los patrones de variación.

A pesar de que se desconoce el o los principales factores causantes de la variación dentro de cada uno de los grupos, no cabe duda del gran aporte de variación debido a la geografía, como lo demuestran los Cuadros 6 y 8, que presentan que la variación geográfica es significativamente alta en el grupo A para los tres primeros componentes principales (Cuadro 6) y significativamente alta para el grupo B para los cuatro primeros componentes (Cuadro 8).

Los patrones de variación producto del análisis de varianza (ANOVA) aplicada a los componentes principales (Figuras 9 y 10), demuestran que la variación geográfica dentro de cada uno de los grupos no posee un patrón geográfico aparente para ninguno de los componentes principales, excepto para el componente principal tres del grupo A (o grupo del oeste), por tanto la variación dentro de ambos grupos no tienen una respuesta a condiciones medioambientales que cambien clinalmente, sino que la variación es discontinua geográficamente; esto puede explicarse mediante la existencia de ecorregiones sobrelapadas que influyan de manera independiente sobre los diferentes caracteres, que a su vez no permitan la identificación de ningún patrón geográfico dentro de ambos grupos.

Dentro del grupo del oeste, el componente principal tres muestra para el caso de la población de la Isla Tiburón, una separación del resto de las poblaciones del grupo nuevamente (gráfica XII), como se ha observado en análisis anteriores, esto viene a reforzar la idea de la posible independencia histórica de dicha población.

## **SUBESPECIES Y GRUPOS ECOGEOGRÁFICOS**

**Las Unidades Evolutivas y su categoría taxonómica.** El principal problema en el entendimiento de lo que son las unidades evolutivas, radica en la diferencia entre el reconocimiento de las mismas y la categoría que se les asigne. Desde la publicación de "El Origen de las Especies" (Darwin, 1859), y en particular en los últimos años, la visión histórica de lo que constituyen las unidades evolutivas ha cambiado y junto con ellas la reconstrucción de los patrones de evolución. Una parte importante de lo que constituye a las unidades evolutivas es el nivel jerárquico que se les asigna, es decir, "especie", "subespecie", etc. Algunos autores seguidores del concepto filogenético de especie (Cracraft, 1983; McKittrick y Zink, 1988; Zink, 1997), han coincidido en que las unidades evolutivas son las especies, por tanto, el nivel jerárquico menor es la "especie". Si tomamos esta idea, no cabe la posibilidad de encontrar subdivisiones que permitan asignar alguna categoría menor a la de "especie", debido a que las unidades evolutivas son las especies y las jerarquías taxonómicas deben de reflejar la evolución.

Existe otro punto de vista respecto a ello y que es defendido por los seguidores del concepto biológico de especie (Mayr, 1942), mismo que es muy aceptado actualmente en la ornitología (ver AOU, 1983). Bajo este concepto sí se admite la existencia de agrupaciones que reciben una jerarquía menor a la de especie, que son las "subespecies". Si pensamos, bajo el

concepto biológico de especie, que las unidades evolutivas son las especies, éstas carecerían de un valor histórico real, ya que las subespecies representarían subunidades de las unidades (especies) y esto pondría en riesgo el reconocimiento de los patrones históricos. Si por el contrario consideramos a las subespecies como las unidades históricas, quizá el reconocimiento de los patrones históricos sería similar a aquellos encontrados bajo el concepto filogenético (que toma a las especies como las unidades evolutivas). Sin embargo, esto último sería cierto siempre y cuando se estuviese asignando la categoría de subespecie bajo el concepto biológico a lo que el concepto filogenético asigna a la categoría de especie. Desafortunadamente esto no sucede en muchos de los casos en ornitología, ya que el principal problema bajo el concepto biológico de especie radica en el mal reconocimiento de las subespecies y por lo tanto en el mal reconocimiento de las unidades evolutivas.

Por lo anterior, uno de los principales objetivos de este estudio fue el probar la existencia real de las subespecies como unidades geográficas dentro del "complejo" *Toxostoma curvirostre*. Sin embargo, la mayoría de los análisis como el análisis de agrupamiento, el análisis de componentes principales, e incluso la simple graficación de las medias por unidad geográfica, demostraron que no existe una correspondencia real de ninguna de las siete subespecies descritas para el complejo *Toxostoma curvirostre*, con la variación de los caracteres de las unidades geográficas, lo que pone en duda la existencia real de las subespecies descritas (el caso de la Isla Tiburón se discute adelante). Por otro lado, estudios genéticos también han puesto en duda la existencia real de las subespecies, ya que tampoco existe correspondencia entre éstas con el grado de diferenciación genética (Ball y Avise, 1992).

Con relación a las dos principales agrupaciones producto de este estudio, es decir, el grupo del oeste y el grupo del este (denominados en el presente escrito también como grupo A y grupo B), éstos deben ser considerados como unidades evolutivas independientes, es decir, como especies, que en este caso recibirían el nombre de *Toxostoma palmeri* para el grupo del oeste y *Toxostoma curvirostre* para el grupo del este. El soporte para esta aseveración es que la variación de los caracteres morfológicos y de coloración entre ambos grupos es discontinua, incluso en las zonas de contacto entre ambas formas al sureste de Arizona (ver Figura 1), además desde el punto de vista geográfico, hay una clara separación entre los grupos por la Sierra Madre Occidental (ver Figura 1), ésta podría ser quizá el factor principal que ha favorecido dicha diferenciación. Por otro lado, estudios preliminares de DNA mitocondrial, muestran el mismo patrón de diferenciación (Zink, *com. pers.*).

**Grupos Ecogeográficos.** Existen muchas opiniones respecto al uso de las subespecies como grupos ecológicos, ajenos a la designación de categorías taxonómicas, algunos autores (Haffer y Fitzpatrick, 1985), han sugerido el uso de las "subespecies" dentro de poblaciones continuas para designar a las poblaciones extremas dentro de una clina, o bien cuando dos poblaciones ampliamente distribuidas poseen diferente expresión de caracteres uniformes en cada una, pero que están conectadas por una estrecha zona donde ocurre el cambio en los caracteres; sin embargo, el uso de la palabra "subespecies" bajo este contexto podría malinterpretarse y considerarse como una categoría taxonómica, es decir, como una unidad natural, cuando sólo representa variaciones de tipo ecológicas. Para evitar posibles confusiones respecto al mal entendimiento de lo que es una

unidad evolutiva respecto a lo que son simplemente grupos ecológicamente distintos, basándome en los resultados obtenidos en este estudio, sugiero que a las agrupaciones que se forman dentro de cada uno de los grupos mayores, y que representan variaciones exclusivamente de tipo ecológicas, se les denomine "grupos ecogeográficos", mismos que pueden ser definidos como poblaciones o grupo de ellas que comparten una misma área geográfica y que en algunos de los caracteres varían respecto a otras poblaciones, ya sea de manera discontinua o clinal, pero que en otros caracteres no varían, o bien, lo hacen pero con patrones diferentes. Las siguientes evidencias producto de los análisis realizados en este trabajo dan soporte a esta idea (Wiens, 1982).

1) Los resultados del análisis de agrupamiento (Figura 5), muestran que en el grupo A, existe un subgrupo integrado por las OGU's PX, SAL y TUC, mismas que están juntas geográficamente y corresponden todas a la parte central del Desierto de Sonora, permitiendo el reconocimiento de un grupo ecogeográfico en esta zona.

2) Los resultados del análisis de componentes principales (Figura 6), muestran que el componente uno refleja una estrecha relación entre las poblaciones del estado de Sonora al agrupar con valores muy altos a las poblaciones: SAL, TIB, NSON y CSON (ver Figura 1). En esta misma figura (6), se mantienen juntos los puntos U y V, correspondientes a las poblaciones de Phoenix y Tucson, ambas se encuentran geográficamente juntas en el suroeste de Estados Unidos (Ver Figura 1), esto puede confirmar la idea de los grupos ecogeográficos diferenciados en las zonas del oeste, donde cada una de ellas estaría formada por las poblaciones antes mencionadas.

3) Los patrones de variación producto del análisis de varianza (ANOVA) aplicada a los componentes principales (Figuras 9 y 10), demuestran que la variación de las características dentro de ambos grupos (oeste y este) tienen una respuesta a condiciones medioambientales que aunque no cambian clinalmente, lo hacen a manera de mosaico, es decir, que la variación entre algunos caracteres es discontinua, esto sugiere que puedan existir ecorregiones que permitan la discontinuidad de los caracteres y que a su vez no formen ningún patrón geográfico aparente.

**Islas Tiburón y San Esteban.** En las Islas Tiburón y San Esteban, ambas situadas geográficamente en el Mar de Cortés frente de las costas del Estado de Sonora, fue descrita una "subespecie" endémica a estas islas (*T. c. insularum*). Durante este trabajo se encontró que la población o unidad geográfica de la Isla Tiburón (OGU "TIB"), mostró cierta diferenciación en algunos de los caracteres con relación al resto de las poblaciones adyacentes (las que integran el grupo del oeste, es decir, las que se encuentran a lo largo de todo el desierto de Sonora hasta Nayarit). La evidencia que sugiere esta diferenciación es:

1) Para el largo de las rectrices (gráfica 1), se observa que el valor de la OGU "TIB", posee una clara diferenciación respecto al resto de las poblaciones que integran su grupo geográfico (oeste), y aunque este valor es similar a los del grupo de este, el hecho de que se encuentren separadas geográficamente dichas poblaciones, sugiere que puede existir una diferenciación de esta población respecto a los dos principales agrupamientos.

2) Los análisis de componentes principales (Figura 6), demuestra que existe una clara tendencia a la separación del OGU "TIB", correspondiente a la Isla Tiburón.

3) Los análisis de varianza representados a través de los análisis de Tukey-lines en el grupo del oeste (figura 7), para la característica NWNGLN1 (gráfica VI), muestran que existe una clara tendencia a la separación del OGU "TIB", correspondiente a la Isla Tiburón.

4) Los patrones de variación de Tukey-lines producto del análisis de varianza (ANOVA) aplicada a los componentes principales dentro del grupo del oeste (Figura 9, gráfica XII), para el componente principal tres, la población de la Isla Tiburón muestra una separación del resto de las poblaciones del grupo.

Lo anterior sugiere que la población de la Isla Tiburón podría ser considerada como una unidad evolutiva independiente, por tanto una especie independiente (*Toxostoma insularis*) ya no una "subespecie" ni un grupo ecogeográfico, debido a la correspondencia de discontinuidad en la variación de algunos caracteres; sin embargo, la carencia de un número significativo de ejemplares (sólo 4), impiden por ahora tener suficiente evidencia estadística que pruebe que esta población constituya en sí un grupo por separado. Por lo anterior se requiere de un mayor número de ejemplares que faciliten el entendimiento en la diferenciación de los caracteres para esta población o bien, otro tipo de estudios como los genéticos, podrían ayudar a entender la variación y la posible diferenciación de esta población respecto del resto de las poblaciones que integran este complejo.

## CONCLUSIONES

El uso de caracteres morfológicos ha demostrado ser una herramienta útil para el entendimiento de la variación geográfica, sin embargo, la utilización cuantitativa de los caracteres de coloración demuestra que éstos pueden ser interpretados de la misma manera que los morfológicos ya que muestran los mismos tipos de variación. Por otro lado el uso de los patrones cualitativos de la coloración (los patrones de las manchas del pecho y de la parte anterior distal de la cola en este caso) demostraron, tal como lo sugirieron Zink y Remsen (1986), que la variación discontinua de los patrones cualitativos del plumaje pertenece a fenómenos interespecíficos, donde los caracteres cuantitativos variables geográficamente pueden estar distribuidos continuamente entre las especies. A pesar de que el complejo *T. curvirostre*, es un grupo sedentario, se encontró una variación significativa en los caracteres morfológicos y de coloración dentro de los meses del año y entre los años. Por lo tanto, es importante considerar esta fuente de variación y controlarla a través de ANOVAS de tres vías. Algunas posibles causas de dicha variación pueden deberse a la muda y el desgaste, o a razones aún desconocidas, pero no necesariamente debido a un componente geográfico.

Los patrones de variación en caracteres de morfología y coloración en este estudio, no corresponden a las siete subespecies descritas, incluso usando los mismos caracteres que fueron utilizados en las descripciones iniciales de cada una de las subespecies, por lo que en mi opinión,

los análisis cuantitativos muestran que muchas subespecies de aves no son grupos evolutivos y no merecen nombres taxonómicos formales.

A pesar de que aún se requieren estudios de tipo biogeográfico y genético, la clara separación y diferenciación morfológica y de coloración entre las poblaciones en dos grandes grupos y la manera en que están variando geográficamente, sugiere que es quizá un elemento orográfico, en este caso la Sierra Madre Occidental, el que favoreció la posterior diferenciación.

Si bien es cierto que existen actualmente otros caracteres que pueden utilizarse para entender los procesos de variación geográfica y especiación, como son las proteínas y los caracteres moleculares; los caracteres morfológicos y de coloración complementan significativamente las lagunas del conocimiento a este nivel y permiten hacer interpretaciones taxonómicas, biogeográficas y ecológicas de manera directa, incluso pueden sugerir y/o probar hipótesis acerca de los procesos que han intervenido en la evolución de dichos patrones de manera independiente a los patrones genéticos (Zink y Remsen, 1986). En este caso se propone el reconocimiento de dos especies independientes, una especie formada por las poblaciones del este

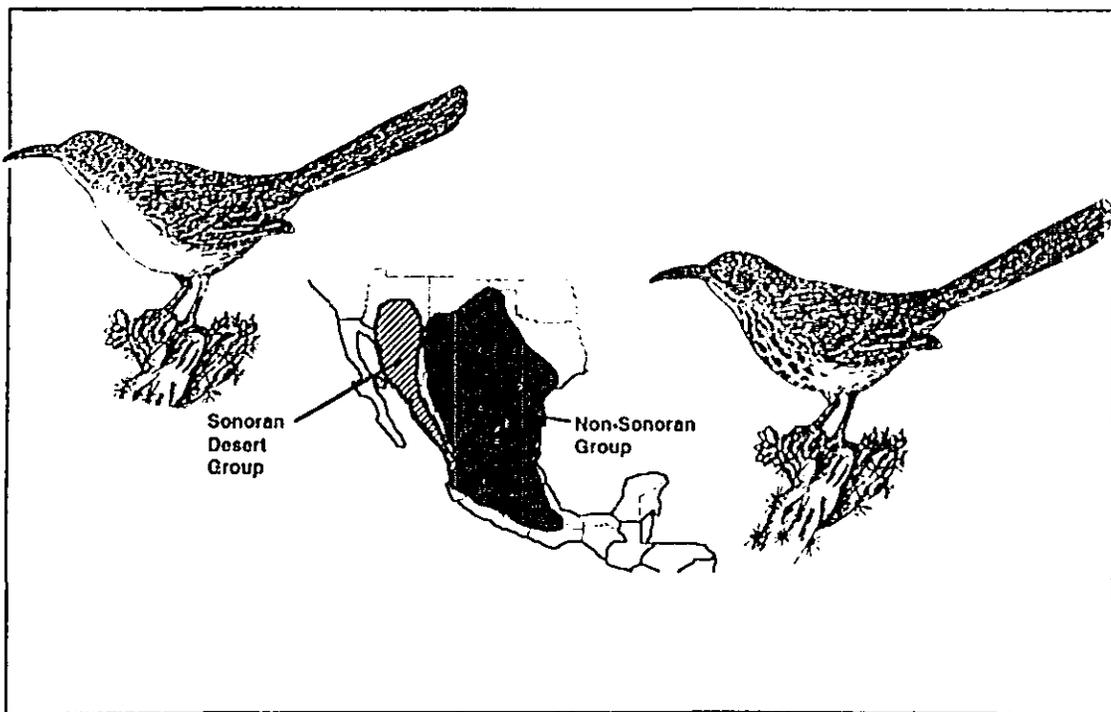


Figura 11. Distribución de las dos especies filogenéticas propuestas.

de México, llamada *Toxostoma curvirostre*, reconocida por la presencia de "motas" o manchas oscuras en el pecho y manchas blancas en la parte anterior distal de las rectrices y otra formada por las poblaciones del oeste de México, llamada *Toxostoma palmarum* que puede ser reconocida

por la carencia de los caracteres antes mencionados, ambas separadas por la Sierra Madre Occidental.

Con relación al reconocimiento de las unidades históricas o evolutivas, opino que el concepto filogenético de especie es más adecuado ya que reconoce los patrones históricos de una manera más clara. Cualquier categoría inferior a la especie carece por tanto de valor taxonómico real, incluyendo a las subespecies, ya que no representan unidades históricas y en contraposición de la opinión de Phillips (1982) que expresa "no debemos ser esclavos ciegos de la estadística", considero que en estudios de variación geográfica, es la estadística la que nos abre los ojos y nos retira de la ceguera de las viejas ideas. Cuando se trate de variación geográfica, ya sea discontinua o clinal en algunos caracteres, propongo el empleo de los "grupos ecogeográficos", que no representan una categoría taxonómica, sino exclusivamente una diferenciación ecológica entre las poblaciones, de tal manera que se facilite el reconocimiento práctico de las poblaciones que integran a las especies, pero que a su vez no oscurezcan el reconocimiento de los patrones reales de diferenciación entre las unidades históricas, es decir, las especies.

## LITERATURA CITADA

- Alvarez-Mondragón, E. 1997. Patrones de distribución y endemismo de la familia Mimidae (Aves: passeriformes) en México. Tesis Profesional, Fac. Ciencias, UNAM.
- Bailey, R. C. y J. Byres. 1990. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Syst. Zool.* 39:124-130
- Baldwin, S. P.; H. C. Oberholser y L. G. Worley. 1931. Measurements of birds. *Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist.* 2:9-107.
- Ball, R. M. y J. C. Avise. 1992. Mitochondrial DNA phylogeographic differentiation among avian populations and the evolutionary significance of subspecies. *Auk* 109(3):626-636.
- Barrowclough, G. F. 1982. Geographic variation, predictiveness, and subspecies. *Auk* 99:601-603.
- Coues, K. N. 1872. *Harporhynchus curvirostris* Var, *palmeri*. *Am Birds*, 351.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Pp 159-187, *In* R. F. Johnston (ed.) *Current Ornithology*, Vol. 1 Plenum Press, New York.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of the Species*. John Murray, London.
- Friedman, H.; L. H. Griscom y R. T. Moore. 1950. Distributional Check list of the birds of Mexico (Part I). Cooper Ornithological Club. Berkeley, Calif. USA.
- Gould, S. J. y R. F. Johnson. 1972. Geographic variation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3:457-498.
- Haffer J. y J. W. Fitzpatrick. 1985. Geographic Variation in some Amazonian Forest Birds. *In* Buckley, P. A.; M. S. Foster; E. S. Morton; R. S. Ridgely, y F. G. Buckley (eds.) *Neotropical Ornithology*. Ornithological Monographs No. 36. American Ornithologist Union, Washington D. C.
- Lande, R. 1985. Expected time for random genetic drift of a population between stable phenotypic states. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82:7641-7645.
- Law, J. E. 1928. *Toxostoma curvirostris*: Description of a new subspecies from the Lower Rio Grande. *Condor* 30:151-152.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- McKittrick, M. y R. M. Zink. 1988. Species concepts in ornithology. *Condor* 90:1-14
- Miller, A. H.; L. H. Friedmman; L. H. Griscom y R. T. Moore. 1957. Distributional Check list of the birds of Mexico (Part II). Cooper Ornithological Club. Berkeley, Calif. USA.
- Mosimann, J. E. y F. C. James. 1979. New statistical methods for allometry for aplicaciones to Florida Red-winged Blackbirds. *Evolution* 33:444-459.
- Moore, R. T. 1941. Notes on *Toxostoma curvirostre* of Mexico, with description of a new race. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 54:211-216.
- Nelson, E. W. 1900. Descriptions of thirty new North American Birds in the Biological Survey Collection. *AUK* 17 (3):253-270.
- Phillips, A. 1982. Subspecies and Species: fundamentals, needs, and obstacles. *Auk* 99:612-615.
- Phillips, A. 1986. *The Know Birds of North and Middle America*, part I. A. R. Phillips, Denver, Co.
- Ridgway, R. 1882. Description of several new races of American Birds. *Proceeding of United States National Museum*, pp 9-12.
- Rohlf J. 1992. *Numerical Taxonomy and Multivariate Analisis System (NTSYS)*. Exeter Software. New york.
- SAS Institute Inc. 1989. *SAS/STAT user's guide*, ver. 6, 4th ed., vol. 1. SAS Institue, Inc., Cary, NC.
- Sneath, P. H. A y R. R. Sokal. 1973. *Taxonomía numérica*. W. H. Freeman y Co., San Francisco California.
- Sokal, R. R. y R. C. Rinkel. 1963. Geographic variation of the alate *Pemphigus populi-transversus* in east North America. *Univ. Kans. Sci. Bull.* 44:467-507
- Swianson. 1827. *Orpheus curvirostris*. *Philos. Mag.* (n. s.), 1:368.
- Thomson, C. W. 1991. Is the Painted Bunting actually two species? Problems determining species limits between allopatric populations. *Condor* 93:987-1000.
- Tweit, R. C. 1996. Curve-billed Thrasher. *The Birds of North America*, No. 235.
- Van Rossem, A. J. 1930. New Sonora races of *Toxostoma* and *Pheugopedius*. *Trans San Diego Soc. Nat. Hist.* 6 (11): 207

Wiens, J.A. 1982. Forum: avian subspecies in the 1980's. *Auk* 99:593-615.

-Yezerinac, S. M.; S. C. Loughheed y P. Handford. 1992. Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience. *Syst. Biol.* 41(4):471-182.

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

-Zink R. M. y J. V. Remsen Jr. 1986. Evolutionary processes and paterns of geographic variation in birds. In: R. F. Johnson (ed.) *Current Ornithology*. Vol 4. Plenum Press. N. Y.

-Zink, R. M. 1989. The study of geographic variation. *Auk* 106:157-160.

-Zink, R. M.; R. C. Blackwell y O. Rojas-Soto. 1997. Species limits in the Le Conte's Thrasher. *Condor* 99:132-138

-Zink, R. M. 1997. Species concepts. *Bull B. O. C.* 117 (2).