

00393



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**"VARIACION GEOGRAFICA DE LAS
POBLACIONES DEL TURCO REAL
(*Momotus momota*) MOMOTIDAE, AVES"**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO
ACADEMICO DE**

**MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)**

P R E S E N T A

PILAR GABRIELA IBAÑEZ HERNANDEZ

**DIRECTOR DE TESIS DR.
ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA**

MEXICO, D.F.,

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.



para

Angel y Andrea

AGRADECIMIENTOS

- Al Dr. Adolfo Navarro Sigüenza por su constante estímulo, interés y confianza que siempre me ha brindado y gracias a ello he podido alcanzar esta meta.
-
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT, por su apoyo económico durante la realización de mis estudios, sin el cual no hubieran sido posibles.
-
- A todo el personal del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, por su apoyo incondicional en todo momento.
-
- A los sinodales: Dr. Juan José Morrone Lupi, Dra. Ma del Coro Arizmendi Arriaga, M. en C. Kathleen Babb Stanley, M. en C Octavio Rojas Soto, Dr. Juan Francisco Ornelas y el Biól. Oscar Sánchez, por su revisión, comentarios y sugerencias a este estudio y porque ellos han enriquecido mi formación en el campo de la investigación.
-
- A los Museos de Estados Unidos de América: American Museum of Natural History de Nueva York, National Museum of Natural History de Washington, D.C. y el Field Museum of Natural History de Chicago, por permitirme tener acceso a las colecciones ornitológicas. Muy en especial al Biól. Paul Sweet, a los Doctores John y Shannon Bates y a los Doctores Phil y Claudia Angle, por su invaluable apoyo y orientación durante mi estancia en los museos.
-
- Muy en especial al Dr. Juan Francisco Ornelas, por su apoyo e ideas constantes para el mejoramiento del este estudio
-
- Al Biól. Angel Vega López, por su ayuda en los aspectos estadísticos y por su optimismo y apoyo, además por ser mi mejor amigo y mi esposo.
-
- A ti Andy que con tu alegría y sonrisas sin fin, me impulsas a lograr mis objetivos. TE AMO.
-
- A toda mi familia y amigos, con todo mi agradecimiento.

RESUMEN

El turco real (*Momotus momota*) tiene una amplia distribución en la región neotropical desde el NE de México hacia el sur hasta Bolivia y N de Argentina. Aunado a que es una especie politípica, es indudable que se trata de un complejo formado por varias unidades evolutivas independientes en las que se ha presentado gran conflicto en cuanto a sus límites. Con el objeto de conocer mejor estos límites entre unidades, se revisaron un total de 663 ejemplares adultos (265 hembras y 398 machos) procedentes de 277 localidades de toda el área de distribución. Se aplicó una prueba estadística paramétrica (ANOVA) y resultó que existen diferencias significativas entre los sexos, por lo que los siguientes análisis se hicieron por separado. Los ejemplares fueron agrupados considerando las localidades de colecta en 62 Unidades Geográficas Operativas (OGU) y se emplearon un total de 9 caracteres merísticos y 23 de coloración. Se realizaron análisis de componentes principales para las variables merísticas por sexo y los caracteres que explican mejor la variación son las correspondientes al pico, el tarso, cuerda alar y la longitud de la rectriz central. Se obtuvieron fenogramas para las variables merísticas y de coloración a través de análisis de agrupamientos (UPGMA) que permitieron el reconocimiento de 11 grupos, cada uno de los cuales pudiera representar unidades evolutivas independientes, ya que poseen una combinación muy particular de caracteres. En varios de los caracteres de coloración se observaron clinas de norte-sur.

ÍNDICE

	PAG.
INTRODUCCIÓN.....	1
VARIACIÓN GEOGRÁFICA.....	2
OBJETIVOS.....	4
UBICACIÓN TAXONÓMICA.....	4
DESCRIPCIÓN.....	5
ASPECTOS BIOLÓGICOS	6
DISTRIBUCIÓN.....	7
SITUACIÓN TAXONÓMICA.....	8
MÉTODOS.....	14
RESULTADOS.....	22
DISCUSIÓN.....	32
DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS FENÉTICOS DEL COMPLEJO	
<i>Momotus momota</i>	67
CONCLUSIONES.....	72
BIBLIOGRAFÍA.....	73

INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente, la mayoría de los estudios de variación geográfica estaban mantenidos por el interés taxonómico sobre las descripciones de subespecies. Posteriormente, este tipo de estudios se convirtieron en revisiones más a fondo en las que se hacían análisis espaciales estableciendo mapas de distribución de las subespecies, especies o géneros estudiados. Sin embargo, estos estudios se realizaron bajo criterios muy subjetivos sin considerar algún tipo de aplicación cuantitativa. Actualmente existen innumerables alternativas metodológicas para realizar estudios de variación geográfica con el uso de análisis estadísticos que permiten cuantificar las diferencias observadas. A raíz del desarrollo de la estadística y de la taxonomía numérica se han abierto nuevas alternativas para cuantificar los niveles y patrones de variación y una amplia variedad de métodos de análisis uni y multivariados son frecuentemente usados para representar patrones de variación e hipótesis acerca de la naturaleza de la misma (Sneath y Sokal, 1973; Zink y Remsen, 1986).

Sin embargo, el principal problema sobre la variación geográfica en la ornitología radica en su verdadero significado, no sólo ha sido la descripción indiscriminada de subespecies que muchos taxones han sufrido, sino que bajo el concepto biológico de especie fue tratada como la adaptación de las poblaciones a ambientes variables que causa diferencias fenotípicas y genotípicas; estas diferencias subsecuentemente causan aislamiento reproductivo y eventualmente originan nuevas especies. Análisis recientes han permitido reconsiderar varios tópicos en vista de que tiene implicaciones taxonómicas, biogeográficas y evolutivas (Zink, 1989) que bajo el concepto filogenético de especie definen a la variación geográfica como una de las consecuencias de la especiación (Zink y Remsen, 1986).

La variación geográfica es un campo aún muy amplio para el estudio en Ornitología. Zink y Remsen (1986) señalan que muchos ornitólogos pretenden que los patrones de variación, por lo menos para la mayoría de las especies de Norteamérica, no necesitan de mayores estudios, aunque esto puede someterse a discusión. Sin embargo, esto no ocurre en el Neotrópico, donde la gran mayoría de las especies carecen de este tipo de estudios. En el caso del complejo *Momotus momota*, se carece de un trabajo en el que se establezca claramente la variación geográfica del grupo. Cuenta con la descripción de 26 formas que presentan gran confusión en cuanto a sus descripciones morfológicas y distribución. Particularmente, en especies con un alto grado de polimorfismo, es necesario realizar análisis multivariados que permitan determinar los patrones de variación geográfica. Estos patrones son un primer paso para el entendimiento de los procesos evolutivos en las poblaciones naturales. De esta forma, se cuenta con mayores elementos para el reconocimiento de unidades evolutivas reales y así conocer mejor la historia

evolutiva del grupo. Ya que estudios en otros taxones muestran que a nivel molecular las subespecies descritas no coinciden con los límites genéticos, e incluso las diferencias morfológicas muy marcadas entre algunas poblaciones hacen dudar en el reconocimiento de una sola especie a lo que podría ser un complejo interespecífico con independencia evolutiva entre las poblaciones establecidas.

VARIACIÓN GEOGRÁFICA

La variación geográfica se define como las diferencias fenotípicas y genotípicas presentes entre las poblaciones de una especie con relación a su distribución espacial (Futuyma, 1981). Estos estudios pueden proveer de importante información considerando patrones de adaptación a diferentes hábitats, separación histórica y aislamiento ecológico. El entendimiento de patrones de variación geográfica es por tanto, un primer paso para el entendimiento de procesos evolutivos en poblaciones naturales (Zink y Remsen, 1986).

Hasta hace poco, los trabajos sobre variación geográfica en aves, eran en su mayoría descriptivos y se enfocaban en reconocer las diferencias aparentes entre los plumajes, coloración y otras características. Estos estudios se enfocaban en hacer descripciones de nuevos taxa subespecíficos sin hacer alguna consideración de tipo histórico. Actualmente existe una tendencia a utilizar caracteres diferentes a los morfológicos como los genéticos, etológicos y ecológicos, entre otros, los cuales han aportado información adicional. Sin embargo, a pesar de la necesidad del empleo de esta amplia gama de caracteres, no hay que olvidar que todavía los caracteres morfológicos son a la fecha los más disponibles. En años más recientes, los estudios de variación geográfica emplean análisis numéricos y estadísticos, en los que no se consideran *a priori* las formas descritas previamente, y a través de una metodología establecida, se determinan los patrones morfológicos presentes en el grupo de estudio, los cuales muestran una congruencia geográfica (Benítez-Díaz, 1993; Rojas-Soto, 1998).

En algunos casos, se ha dicho que las diferencias geográficas en algunas especies son muy leves, sin embargo en aquellas con amplia distribución debido a la naturaleza sedentaria y su relación con un hábitat en particular, es de esperarse una diferenciación geográfica más evidente y quizá una adaptación local (Benítez-Díaz, 1993), aunque esto último deberá ser probado, ya que la variación geográfica obedece a una amplia gama de factores. En ocasiones las diferencias morfológicas entre las poblaciones pueden ser muy sutiles o imperceptibles y entonces deben contemplarse un sin número de caracteres que no han sido tomados en cuenta como los ecológicos, etológicos y genéticos, ya que en ellos puede radicar la verdadera diferenciación geográfica. Pero la presencia de variación geográfica en forma y color pueden ser indicadores

cuyo significado histórico puede ser ponderado por la variación en otros tipos de rasgos. A este respecto, Zink y Remsen (1986) mencionan que una razón para preservar principalmente pieles, es que los ornitólogos infieren que caracteres preservados, especialmente los asociados con el plumaje, pico, alas y patas, son el objeto primario de la selección natural. Estos autores señalan también que los patrones morfológicos de la variación geográfica entre las poblaciones, pueden no tener un significado genético, por lo tanto, una especie politípica morfológicamente, puede no estar similarmente dividida genéticamente, por lo que es importante la realización de estudios moleculares para comparar con los resultados obtenidos por el análisis morfológico. La congruencia entre estos estudios es una fuerte evidencia de que el patrón histórico ha sido descubierto y un conflicto puede indicar problemas de procedimiento en uno o en ambos tipos de análisis (Hillis, 1987).

Por otra parte, con relación al concepto de especie empleado, la mayoría de los ornitólogos han estudiado la variación geográfica en el contexto de la especie biológica, el cual, como es sabido, considera el aislamiento reproductivo como un aspecto determinante en la designación de especies y bajo el cual el significado evolutivo de la variación geográfica radica en que las diferencias diagnosticables entre las poblaciones de una misma especie, son el producto evolutivo propio e independiente de cada población y que pueden dar origen a su vez al aislamiento reproductivo y posteriormente a la formación de especies. Ya que en muchos estudios, la variación geográfica de aves que se ve influenciada por patrones históricos de diversificación entre poblaciones, es independiente de los procesos de aislamiento reproductivo y en vista de que este concepto no es aplicable a especies alopátricas, no es posible su empleo en estudios de variación geográfica (McKittrick y Zink, 1988; Zink y Remsen, 1986).

En respuesta a lo anterior, ciertos conceptos no tradicionales de especiación y especie pueden contribuir de mejor manera al entendimiento de la diferenciación geográfica y su significado evolutivo (Zink y Remsen, 1986), por lo que el concepto alternativo de especie, que se seguirá en este trabajo, es el filogenético, propuesto por Cracraft (1983), el cual se define como "el grupo diagnosticable más pequeño de organismos en el cual hay un patrón parental de ancestría y descendencia". Bajo este concepto, la especie puede ser considerada como la unidad básica evolutiva y excluye consideraciones sobre aislamiento reproductivo en la descripción de especies y en los análisis de especiación. Asimismo, se considera que la variación geográfica en una especie politípica es a menudo una consecuencia de la especiación, en lugar de un prerequisite para ella como se establece bajo el concepto biológico de especie (Zink y Remsen, 1986).

OBJETIVOS

Objetivo general

- Determinar los patrones de variación geográfica y los posibles límites taxonómicos de unidades evolutivas que presentan las poblaciones del complejo *Momotus "momota"*, en su área de distribución.

Objetivos particulares

- Determinar y analizar los patrones de variación morfométrica y de coloración en las poblaciones.
- Establecer la correlación entre los patrones de variación determinados en el presente estudio con las distribuciones poblacionales establecidas con el estatus de subespecie.
- Con base en la variación geográfica, establecer los límites poblacionales que definan posibles unidades históricas independientes.

UBICACIÓN TAXONÓMICA

La familia Momotidae pertenece al orden de los Coraciiformes que incluye aproximadamente 195 especies, las cuales se distribuyen en todo el mundo agrupadas en 8 familias que son Alcedinidae (martines pescadores, con 86 especies), Todidae (pájaros tody, 5 especies), Meropidae (abejeros, 24 especies), Coraciidae (pájaros coracios, 16 especies), Leptosomatidae (pájaro cucú, 1 especie), Upupidae (abubilla, 1 especie), Phoeniculidae (pájaros jupo, 6 especies), y Bucerotidae (cálaos, 45 especies) (Van Tyne y Berger, 1974). En un trabajo taxonómico más reciente, las familias Upupidae, Phoeniculidae y Bucerotidae son considerada como ordenes aparte (Sibley y Monroe, 1990).

Particularmente la familia Momotidae se encuentra distribuida sólo en la región Neotropical, desde México hacia el sur hasta el norte de Argentina. Actualmente se considera que incluye un total de 9 especies *Hylomanes momotula* (momoto enano), *Aspatha gularis* (momoto de garganta azul), *Momotus momota* (turco real o momoto corona azul), *Momotus mexicanus* (turco real o momoto corona café), *Electron platyrhynchum* (momoto pico ancho), *Electron carinatum* (momoto pico anillado), *Eumomota superciliosa* (momoto ceja turquesa), *Baryphthengus ruficapillus* (momoto canelo) y *Baryphthengus martii* (momoto canelo mayor) (Howell y Webb, 1995; Blake, 1954; Ridgely y Gwynne, 1989; Sick, 1986 y Stiles y Skutch, 1989).

DESCRIPCIÓN

El turco real es el momótido más grande (38 - 40 cm longitud total); cola con 12 rectrices, el par medio más largo con los bordes despojados de plumas en la porción media distal, excepto en la punta donde las láminas dan la apariencia de una raqueta; pico decurvado, más o menos convexo desde la base a más decurvado en la punta; *tomia* muy fuertes y serradas, excepto en las porciones terminal y basal; región auricular con las plumas elongadas, más bien rígidas formando un conspicuo mechón; alas más bien cortas con la primaria más larga excediendo a la secundaria más larga (Ridgway, 1914).

En cuanto a la coloración, existe una gran variación. Ambos sexos presentan coloración similar. El adulto tiene el iris rojo; pico y patas, negro, el primero a veces más pálido en la base de la mandíbula; regiones loreal, orbital y auricular, porción anterior extrema de la frente, márgen superior de la región malar y parche en la corona, negro; frente y lados de la corona, azul verdoso claro brillante a turquesa, rodeando posteriormente el parche negro de la corona, donde forma una banda azul violeta intenso que a su vez es rodeado posteriormente por una banda en forma de media luna de color negro que confluye con la región superciliar y lores; el negro de las aurículas, marginado por una delgada línea de azul turquesa brillante; parte posterior del cuello, verde olivo claro a verde olivo pardusco, pasando a más verde o verde olivo en el dorso, escapulares, rabadilla y cobertoras superiores de la cola; alas verdes, pasando a azul en las primarias, cobertoras de las primarias y álula; cola verde o verde azulosa, cambiando a más azulosa distalmente, las raquetas terminales azules con una ancha punta negro pálido; barbilla, garganta y porción inferior de la región malar, verde azuloso claro pálido; parte anterior del pecho y cuello de olivo pardusco a verde olivo que continúa hacia el resto de las partes ventrales siendo más claro y más verdoso posteriormente y con un mechón conspicuo de plumas negras delgadas que da la apariencia de una "corbata", con el borde inferior azul verdoso claro en el centro de la parte anterior del cuello (Ridgway, 1914; Blake, 1954; Howell y Webb, 1995).

El juvenil tiene una coloración similar al adulto, pero más pálida; el azul de la frente es reemplazado por café grisáceo; tiene el parche negro de la corona, más grande; partes ventrales más parduscas; mechón negro en la porción anterior del cuello, disminuido; rectrices medias sin las raquetas terminales y textura del plumaje más suelta (Ridgway, 1914).

ASPECTOS BIOLÓGICOS

COMPORTAMIENTO

Es un ave que se encuentra sola o en parejas. No se le ve fácilmente, por lo general, permanece inmóvil en las malezas hasta lo alto de los árboles, pero mueve la cola de lado a lado cuando está inquieto. Toma baños de polvo regularmente y, en la oscuridad se le ve posado en el suelo de caminos poco transitados (Wetmore, 1968; Ridgely y Gwynne, 1989; Fjeldsa y Krabbe, 1990; Stiles y Skutch, 1989; Hilty y Brown, 1986; Phelps y Meyer de Schauensee, 1978). Es silencioso y sedentario y los movimientos de la cola son constantes y violentos formando ángulos de 45 a 60° (Beebe, 1910).

FORMACIÓN DE LAS RAQUETAS

De acuerdo con Beebe (1910), la familia Momotidae presenta un comportamiento raro en las aves, que es la aparente mutilación de plumas. El par central de la cola es unos 70 mm más largo que el par adjunto y en la etapa adulta, el pájaro despluma los bordes de cada lado del raquis de estas rectrices, dejando una raqueta terminal. Este hábito es instintivo y no se necesita de alguna instrucción o imitación de los padres.

Antes de que las plumas sean desnudadas, los bordes en este punto son más delgados que en resto. El proceso de desplume dura una semana y el límite superior del área desnuda parece siempre coincidir con la punta del segundo par más largo de rectrices; este proceso es aparentemente controlado por la debilidad y facilidad de fractura de las barbas más que por la proximidad de otras plumas o la estimación visual del tamaño de las raquetas.

ALIMENTACIÓN

Presenta una dieta mixta (Remsen *et al.*, 1993). Busca en el suelo para capturar grandes arañas, gusanos, insectos, pequeñas lagartijas y serpientes, a veces saltando; también atrapa insectos y toma frutas del follaje (Stiles y Skutch, 1989). Se ha registrado que captura otras aves (Beebe, 1910; Wetmore, 1968). Haverschmidt (1968) en "Las Aves de Surinam", registra que el contenido estomacal de *Momotus momota*, incluía frutas, moluscos e insectos.

El trabajo de Orejuela (1980) que realizó con ejemplares procedentes de la Península de Yucatán, resulta ser un estudio muy completo sobre la dieta de esta especie, señalando que es predominantemente insectívora oportunista a lo largo del año, con un 84.2% de consumo de insectos siendo los órdenes más importantes Coleoptera y Orthoptera; seguidos de Lepidoptera, Homoptera, Hemiptera e Hymenoptera; además se encontraron Gastropoda, Chilopoda y

Arachnida, entre otros; las frutas conformaron el 8.6% y los reptiles sólo el 0.6%. Este autor también menciona que existen marcados cambios estacionales en la dieta. Hay un incremento en la diversidad de presas durante la época lluvia, en la que consume significativamente presas más grandes. En la época de secas hay una menor contribución de coleópteros que es compensada por una mayor proporción de ortópteros y homópteros.

REPRODUCCIÓN

Se han publicado muy pocos datos sobre la actividad reproductiva de *Momotus momota*. Se ha registrado para Oaxaca, el 2 de abril, a una hembra que presentó un óvulo de 12 mm y 4 folículos rotos y el 24 de abril a un macho con testículos de 8x6 mm (Binford, 1989). En Colombia, se han registrado dos hembras provenientes de los Andes en enero y junio, otra de los Montes Macarena en febrero y un nido en Huila en el mes de marzo (Hilty y Brown, 1986).

En los ejemplares del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, se encuentra un macho colectado el 30 de mayo en Chimalapas, Oaxaca, que presentó los testículos de 7.2x4.5 mm y una hembra del 28 de mayo procedente de Xilitla, San Luis Potosí que tuvo ovario de 32x26 mm. En el Instituto de Biología, UNAM, se encuentran dos machos, uno del 18 de junio proveniente de Xpujil, Campeche, que tuvo testículos de 8x4 y 8x6 mm, y otro del 23 de mayo colectado en las cercanías de Tamiahua, Veracruz, que presentó gónadas de 5.8x3.5 y 4.5x2.9 mm, además de una hembra del 6 de mayo, procedente de Zamorina, Tamaulipas, que tuvo ovario de 20x20 mm, óvulos hasta de 12 mm, un huevo de 15 mm y parche de incubación.

En cuanto a su conducta de cortejo, se menciona que, acarrean hojas verdes o pequeños trozos de ramas, materiales que no llevan a sus nidos. Los nidos son madrigueras excavadas en donde ponen unos tres huevos; la excavación empieza en la temporada de lluvias y rara vez es visitado hasta los meses de reproducción entre marzo y abril (Wetmore, 1968; Hilty y Brown, 1986; Fjeldså y Krabbe, 1990). Stiles y Skutch (1989) mencionan que en Costa Rica observaron nidos que son a menudo madrigueras sinuosas de unos 4 a 5 m de largo, en bancos de arroyos o a los lados de madrigueras de mamíferos. La incubación se realiza por ambos padres y dura tres semanas (Wetmore, 1968).

DISTRIBUCIÓN

El turco real (*Momotus momota*, según AOU, 1996), se distribuye desde el noreste de México hacia el sur hasta el noroeste de Perú, Bolivia, norte de Argentina y sur de Brasil (Figura 1); habita zonas boscosas abiertas húmedas a semiáridas, en claros con escasos árboles, plantaciones, vegetación secundaria, bosques de galería y bordes de selvas, en altitudes que van

desde el nivel del mar, hasta los 3100 m (Miller *et al.*, 1957; Paynter, 1955; Meyer de Schauensee, 1970; Ridgely y Gwynne, 1989; Stiles y Skutch, 1989; Phelps y Meyer de Schauensee, 1978; Hilty y Brown, 1986; Fjeldsá y Krabbe, 1990; Howell y Webb, 1995). En México se presenta en la planicie costera del Atlántico, desde el este de Nuevo León y sur de Tamaulipas hacia el sur y sureste hasta Chiapas y la Península de Yucatán, habita principalmente selvas húmedas en tierras bajas y zonas boscosas abiertas, en altitudes desde el nivel del mar hasta los 1600 m (Blake, 1954; Peterson y Chalif, 1973; Binford, 1989; Howell y Webb, 1995). No se le encuentra en grandes concentraciones, aún en los hábitat más adecuados (Paynter, 1955; Fjeldsá y Krabbe, 1990). En México ha sido catalogada como una especie rara en el Diario Oficial de la Federación (1994).

SITUACIÓN TAXONÓMICA

La especie fue descrita originalmente por Linneo en 1766; desde entonces se han descrito 26 subespecies en toda el área de distribución. Sin embargo, la descripción de tantas formas no obedece a un análisis espacial objetivo, ya que la mayoría de ellas presentan un solapamiento de dos o hasta tres subespecies en una misma área (Figura 1). Este solapamiento no se refiere al que se puede presentar en los límites de distribución de las diversas subespecies, sino al solapamiento de una gran porción de áreas, e incluso del total de ellas. Tal situación resultó de las condiciones que antiguamente existían en torno a las descripciones taxonómicas. Los autores describían con base en lo que ellos consideraban como diferencias suficientes para ser nuevas especies o subespecies y en muchos casos desconocían las publicaciones de otros investigadores. De esta forma, las apreciaciones de la coloración y el tamaño fueron muy subjetivas y, al examinar los ejemplares, en muchos casos no es factible identificar las diferencias por las que se asignaron a tal o cual subespecie. Además, en ocasiones las descripciones se hicieron considerando un solo individuo y a la fecha sólo se conocen unos cuantos más (*e. g. M. m. osgoodi*, *M. m. chlorolaemus* y *M. m. cametensis*). Esto ha creado problemas para el entendimiento de la historia evolutiva y biogeográfica del complejo, ya que estas formas no representan unidades evolutivas reales; sólo fueron descritas con base en las aparentes diferencias morfológicas que los autores en su momento consideraron suficientes. Incluso, varios de los ejemplares en colecciones científicas presentan anotaciones dudosas sobre la subespecie a la que ha sido asignada y en algunos casos, ejemplares provenientes de la misma localidad son designados como distintas formas.

Tomando en cuenta esta problemática, varios autores no han considerado válidas algunas subespecies tratando sus nombres como sinónimos (Wetmore, 1943; Paynter, 1955; Wetmore,

Subespecies de *Momotus momota*

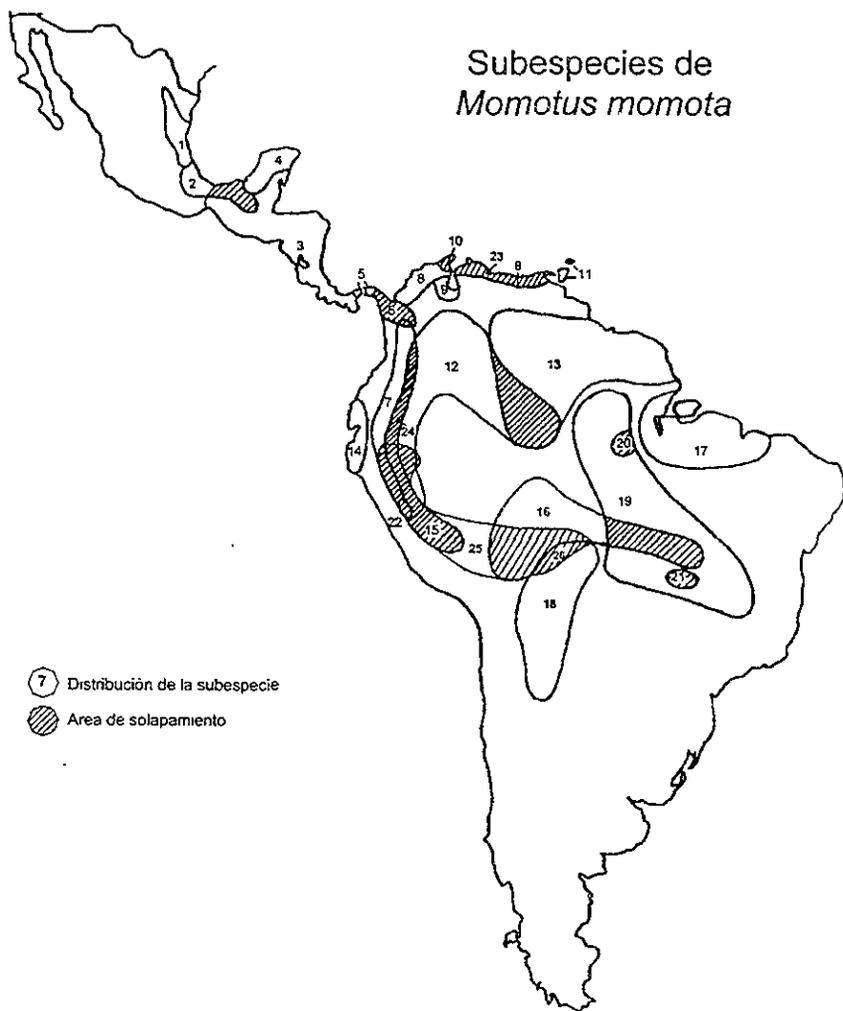


Figura 1.- Áreas de distribución de 26 subespecies descritas para *Momotus momota*, mostrando áreas de solapamiento donde dos o más subespecies han ido asignadas 1.- *coeruliceps*; 2.- *goldmani*; 3.- *lessoni*; 4.- *exiguus*; 5.- *conexus*; 6.- *reconditus*; 7.- *aequatorialis*; 8.- *subrufescens*; 9.- *osgoodi*; 10.- *spatha*; 11.- *bahamensis*; 12.- *microstephanus*; 13.- *momota*; 14.- *argenticinctus*; 15.- *ignobilis*; 16.- *nattereri*; 17.- *parensis*; 18.- *pilcomajensis*; 19.- *simplex*; 20.- *cameiensis*; 21.- *marcgraviae*; 22.- *chlorolaemus*, 23.- *venezuelae*; 24.- *gualeae*; 25.- *bartletti*; 26.- *bolivianus*.

1968; Binford, 1989). Tal es el caso de *M. m. goldmani*, la cual es desconocida por Wetmore (1943) y Binford (1989), quienes la consideran como sinónimo de *lessonii*. De la misma forma, Wetmore (1968) desconoce a *M. m. reconditus*, considerándola sinónimo de *conexus*, mientras que Chapman (1923), asigna a *M. m. bartletti* como sinónimo de *ignobilis* y Peters (194-), considera a *M. m. venezuelae* como sinónimo de *subrufescens*, a *M. m. gualeae* como sinónimo de *aequatorialis*, a *M. m. bartletti* como sinónimo de *ignobilis* y *M. m. bolivianus* como sinónimo de *nattereri*. Paynter (1955) señala que ejemplares de la porción norte de la Península de Yucatán son asignados a *M. m. exiguus*, sin embargo ejemplares del extremo sur de Quintana Roo y Campeche, presentan características intermedias entre esta forma y *M. m. lessonii*.

También es necesario señalar que las distribuciones de las subespecies mostradas en la Figura 1 no coinciden totalmente con las mencionadas por diversos autores, en algunos casos son más extensas y en otros más restringidas (especialmente en las subespecies más sureñas). Esto debido a que para la elaboración del mapa se emplearon, para varias subespecies, sólo las localidades de los ejemplares examinados para este estudio. Cabe señalar que en el caso de las subespecies *marcgraviana* y *spatha*, no fue factible localizar las citas de sus descripciones y no se encontró alguna mención en la literatura. Sólo son referidas en los ejemplares examinados de los museos.

Por otra parte, hay que mencionar que en distintos tiempos algunas de estas subespecies han sido consideradas como especies por diversos autores como Ridgway (1914), Chapman (1923) y Wetmore (1943). La AOU (1983), considera a *Momotus momota* como una sola especie y menciona que existen varios grupos morfológicamente distinguibles, los cuales en ocasiones son reconocidos como especies separadas. En la última edición (AOU, 1998), se menciona que los grupos *coeruliceps*, *lessonii*, *subrufescens*, *momota* y *aequatorialis*, podrían representar distintas especies. Por su parte, Sibley y Monroe (1990) reconocen que la especie está compuesta por los "grupos" *coeruliceps*, *lessonii*, *subrufescens*, *momota* y *aequatorialis*, esta última distinguible morfológica y ecológicamente y que puede ser una especie separada.

Dentro de la literatura dedicada a *Momotus momota*, existen dos trabajos de gran importancia, ya que no sólo se limitan a la descripción de subespecies sino que realizan un análisis de la situación taxonómica del grupo. El primero de ellos es el de Chapman (1923), en el que define seis especies: *Momotus coeruliceps*; *M. lessonii* (que incluye a *lessonii*, *exiguus* y *goldmani*); *M. aequatorialis* (que incluye a *aequatorialis* y *chlorolaemus*); *M. subrufescens* (que incluye a *subrufescens*, *conexus*, *reconditus* y *osgoodi*); *M. bahamensis* y *M. momota* (que incluye a *momota*, *argenticinctus*, *ignobilis*, *nattereri*, *pilcomajensis*, *simplex*, *cametensis*, *parensis* y

microstephanus). El autor muestra las distribuciones de estas subespecies en mapas y señala algunas zonas con incógnita de donde no se conoce la forma presente; además refiere algunas áreas donde existe intergradaciones y sinonimias que él determina. Posteriormente, Berlioz (1952), después de una serie de comentarios sobre las subespecies, concluye que se trata de sólo una especie (*Momotus momota*) que está conformada por 12 subespecies: *coeruliceps*, *exigguis*, *lessonii* (incluye a *goldmani*), *aequatorialis* (incluye a *chlorolaemus*), *bahamensis*, *subrufescens* (incluye a *conexus*, *reconditus* y *osgoodi*), *argenticinctus*, *microstephanus* (incluye a *ignobilis*), *pilcomajensis*, *nattereri* (incluye a *simplex*), *parensis* (incluye a *cametensis*) y *momota*. Sin embargo, ambos estudios carecen de análisis cuantitativos, lo que resalta la importancia de un análisis espacial que permita el establecimiento de posibles límites poblacionales dentro de este posible complejo de especies.

A continuación se presenta un listado cronológico de la historia de las descripciones taxonómicas relacionadas con *Momotus momota*. Las distribuciones son tomadas de diversos autores y de ejemplares revisados en colecciones científicas.

***M. m. momota* (Linnaeus, 1766)**

Ramphastos momota Linnaeus, 1766, Syst. Nat., p. 152 (Cayenne).

Región entre el Orinoco, Río Negro y Amazonas hacia el W, dudosamente en Colombia, hacia el E hasta el Atlántico.

***M. m. coeruliceps* (Gould, 1836)**

Prionites coeruliceps Gould, 1836, Proc. Zool. Soc. London, pt. 4, p. 18 (Tamaulipas, México).

Zona tropical del NE de México desde Nuevo León hacia el S hasta el N de Veracruz.

***M. m. bahamensis* (Swainson, 1837)**

Prionites bahamensis Swainson, 1837, Anim. In Menag, p. 332 (Trinidad).

Islas de Trinidad y Tobago.

***M. m. lessonii* Lesson, 1842**

Momotus lessonii Lesson, 1842, Rev. Zool., p. 174 (Realejo, Nicaragua).

Desde el extremo S de México, en Chiapas y Oaxaca, hacia el S en Guatemala, Belice, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y W de Panamá en Chiriquí, Veraguas, Los Santos y Herrera.

***M. m. subrufescens* Sclater 1853**

Momotus subrufescens Sclater 1853, Rev. Et Mag. De Zool., V, p. 489 (Santa Marta, Colombia).

En la región costera del Caribe de Colombia y Venezuela.

***M. m. microstephanus* Sclater, 1855**

Momotus microstephanus Sclater, 1855, Proc. Zool. Soc., p. 135 ("Interior of New Grenada"=region about Villavicencio, east of Bogotá).

En el S de Táchira, extremo W de Apure y W de Barinas, Venezuela hacia el sur a Arauca, Colombia, E de los Andes.

***M. m. natteri* Sclater, 1857**

Momotus natteri Sclater, 1857, Proc. Zool. Soc., p. 251 (Yungas, Bolivia).

En Bolivia en la zona tropical al NW de los Andes.

***M. m. aequatorialis* Gould, 1857**

Momotus aequatorialis Gould, 1857, Proc. Zool. Soc., p. 223 (Archidona, E Ecuador).

En los Andes de Colombia y E de Ecuador.

***M. m. ignobilis* Berlepsch, 1889**

Momotus brasiliensis ignobilis Berlepsch, 1889, Journ. Für Orn., p. 307 (Yurimaguas, Perú).

En Yurimaguas y Perené, Perú.

***M. m. argenticinctus* Sharpe, 1892**

Momotus argenticinctus Sharpe, 1892, Cat. Birds Brit. Mus., XX, p. 323, prov. (Babahoyo, Ecuador).

En el W de Ecuador en Esmeraldas y extremo NW de Perú, puede ocurrir en el SW de Nariño, Colombia

***M. m. bartletti* Sharpe, 1892**

Momotus bartletti Sharpe, 1892, Cat. Bds. Brit. Mus., 17, p. 318, p. 320, pl. 9 (Upper Ucayali River, Perú).

En la zona tropical del Amazonas Peruano y probablemente partes adyacentes de Bolivia, seguramente extendido en el W de Brasil.

***M. m. parensis* Sharpe, 1892**

Momotus parensis Sharpe, 1892, Cat. Bird Mus., XVII, p. 320; prov. Descr. (Pará, Brasil).

En la región de Para, E de Tocantins a PamaHYba en Maranhao, Brasil.

***M. m. venezuelae* Sharpe, 1892**

Momotus venezuelae Sharpe, 1892, Cat. Bds. Brit. Mus., 17, p. 321, in text. (San Esteban y Puerto Cabello, Venezuela).

En la región de la costa del Caribe de Colombia y Venezuela.

***M. m. goldmani* (Nelson, 1900)**

Momotus lessonii goldmani Nelson, 1900, Auk, XVII, p. 256 (Motzorongo, Veracruz, México).

En el SE de México. en el S de Veracruz, Oaxaca y Tabasco.

***M. m. chlorolaemus* (Berlepsch y Stolzmann, 1902)**

Momotus aequatorialis chlorolaemus Berlepsch y Stolzmann, 1902, Proc. Zool. Soc., p. 35 (Ocobamba, NW de Cuzco, Perú).

En el E de Perú a La Paz, Bolivia.

***M. m. conexus* Thayer y Bangs, 1906**

Momotus conexus Thayer y Bangs, 1906, Bull. Mus. Comp. Zool., XLVI, p. 215 (Sabana de Panamá).

En la zona del Canal, E de Panamá y hacia el S hasta la porción central S de Colombia.

***M. m. exiguus* (Ridgway, 1912)**

Momotus lessonii exiguus Ridgway, 1912, Proc. Biol. Soc. Wash., XXV, p. 89 (Temax, Yucatán).

En la Península de Yucatán.

***M. m. reconditus* (Nelson, 1912)**

Momotus conexus reconditus Nelson, 1912, Smiths. Misc. Coll., p. 27 (Marragante, E de Panamá).

En el E de Panamá y Valle de Atrato, Colombia.

***M. m. cametensis* Sneathlage, 1912**

Momotus momota cametensis Sneathlage, 1912, Orn. Monatsb., XX, p. 155 (Cameta, lado izquierdo del Río Tocantins).

En Cameta en el E del Río Tocantins, Brasil.

***M. m. osgoodi* Cory, 1913**

Momotus osgoodi Cory, 1913, Field Mus. Pub. 167, p. 285 (El Guayabel, 10m E de Cúcuta, Colombia).

En el E de los Andes, al N de Santander, Colombia, región central de Perijá y región del Lago Maracaibo, Zulia, N de Táchira y W de Mérida, Venezuela.

***M. m. pilcomajensis* Reichenom, 1919**

Momotus pilcomajensis Reichenom, 1919, Jour. Für Orn., p. 334 (Villa Monte, Río Pilcomayo, S Bolivia).

En el S de Bolivia, N de Argentina hacia el E a Urucum y posiblemente W de Sao Paulo, Brasil.

***M. m. bolivianus* Reichenow 1919**

Momotus bolivianus Reichenow 1919, Jour. F. Orn, 67, p. 335, en texto (región entre la Paz y la base de Choquisaca, Bolivia).

Zona tropical en la base NE de los Andes Bolivianos.

***M. m. gualeae* Lönnberg y Rendahl, 1922**

Momotus gualeae Lönnberg y Rendahl, 1922, Ark. F. Zool., 14, No. 25, p. 51 (Gualea, 3000 f. Ecuador).

En la zona subtropical de los Andes de Colombia y la vertiente E de los Andes en Ecuador.

***M. m. simplex* Chapman, 1923**

Momotus momota simplex Chapman, 1923, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XLVIII, p. 44 (Santarem, Brasil).

En Tapajós hacia el W probablemente cerca del límite con Perú hacia el sur en Matto Grosso y probablemente Goyaz, Brasil;

***M. m. marcgraviana* (ver texto)**

En el centro S de Brasil, en Goiânia.

***M. m. spatha* (ver texto)**

En Macuria y E de Guajira, Colombia.

MÉTODOS

EJEMPLARES EXAMINADOS

Para la realización de este estudio se revisó un total de 663 ejemplares (265 hembras y 398 machos) procedentes de 277 localidades (Cuadro 1) del complejo *Momotus momota*, depositadas en tres colecciones científicas de los Estados Unidos de América (American Museum of Natural History de Nueva York, National Museum of Natural History de Washington, D.C. y el Field Museum of Natural History de Chicago). Este número de ejemplares se encuentra sobre la media de ejemplares empleados para este tipo de estudios que es de 595, según Zink y Remsen (1986).

Se consideraron sólo individuos adultos para evitar posibles factores de variación debidos a la edad (Zink y Remsen, 1986). Los ejemplares se revisaron de forma individual para su selección, toma de datos de la etiqueta y codificación de los caracteres. Previamente se revisó la literatura para poder distinguir a los individuos juveniles de los adultos y en los casos en los que existió duda, el ejemplar no fue seleccionado. De la misma forma, los ejemplares de los que se tenía alguna duda sobre su sexo no se consideraron.

UNIDADES GEOGRAFICAS

Los ejemplares fueron agrupados considerando las localidades de colecta en 63 Unidades Geográficas Operativas denominadas OGU (Cuadro 1), abarcando toda el área de distribución

UNIDADES GEOGRAFICAS OPERATIVAS

No. DE OGU	UBICACION	No. DE LOCALIDADES	No. DE HEMBRAS	No. DE MACHOS	No. TOTAL DE EJEMPLARES
1	Tamaulipas y Nuevo León, México	11	11	14	25
2	N de Veracruz y San Luis Potosí, México	6	7	10	17
3	N de la Península de Yucatán, México	5	6	5	11
4	Centro de Veracruz y N de Oaxaca, México	7	5	11	16
5	S de la Península de Yucatán, México	6	1	4	5
6	S de Veracruz y Tabasco, México	8	5	14	19
7	N de Chiapas, México	2	1	2	3
8	E de Oaxaca, México	6	4	10	14
9	N de Honduras	1	-	1	1
10	Centro de Guatemala	4	3	4	7
11	SW de Guatemala y W de El Salvador	8	4	5	9
12	SW de Nicaragua	5	2	8	10
13	Península de la Guajira, Colombia y Venezuela	6	11	9	20
14	Costa Rica	9	1	6	10
15	N de Colombia	5	8	15	23
16	Tobago	5	7	8	15
17	Trinidad	7	9	8	17
18	Cartagena, N de Colombia	3	1	2	3
19	N de Venezuela	2	1	3	4
20	Zona del Canal, Panamá	9	7	9	16
21	S de Costa Rica y W de Panamá	8	4	17	21
22	E de Panamá	6	5	11	16
23	Centro S de Panamá	6	2	8	10
24	NW de Colombia, frontera con Panamá	6	5	6	11
25	NW de Colombia	6	5	9	14
26	N de Colombia	2	2	1	3
27	Centro N de Colombia	6	2	7	9
28	NE de Colombia	3	2	1	3
29	Centro de Venezuela	3	2	8	10
30	N de Guyana Inglesa	6	9	2	11
31	Medellín, Centro NW de Colombia	3	-	3	3
32	SE de Venezuela	1	3	3	6
33	Centro W de Colombia	5	7	5	12
34	Centro de Colombia	4	6	8	14
35	SW de Venezuela	1	-	1	1
36	Sunnam	2	1	3	4
37	Guyana Francesa	2	2	2	4
38	Tepuis, S de Venezuela	6	25	24	49
39	Río Urucocera, N de Brasil	3	2	3	5
40	Calí, W de Colombia	5	4	6	10
41	Amapá, N de Brasil	1	2	2	4
42	Centro SW de Colombia	4	4	2	6
43	Río Negro, N de Brasil	4	2	5	7
44	W de Ecuador	9	7	8	15
45	E de Ecuador	7	11	20	31
46	Río Tocantins, NE de Brasil	4	8	8	16
47	Monte Alegre, N de Brasil	5	14	10	24
48	Sao Luis, NE de Brasil	1	-	1	1
49	Iquitos, N de Perú	3	-	3	3
50	S de Ecuador	6	7	12	19
51	Teresina, E de Brasil	1	-	1	1
52	Imperatriz, E de Brasil	1	-	1	1
53	Centro S de Perú	9	7	9	16
54	N de Bolivia	1	-	3	3
55	S de Perú, NW de Bolivia	6	6	5	11
56	Centro de Bolivia	6	4	12	16
57	Mato Grosso, SW de Brasil	1	-	1	1
58	Río Araguaya, Centro S de Brasil	1	1	1	2
59	Cuiabá, Mato Grosso, Brasil	1	3	9	12
60	E de Bolivia	1	-	2	2
61	Diamantina, SE de Brasil	1	-	1	1
62	S de Bolivia y N de Argentina	5	4	6	10

Cuadro 1.- Unidades Geográficas Operativas definidas para el complejo *Momotus momota* con el número de localidades y de ejemplares (hembras y machos) que incluye cada una.

UNIDADES GEOGRÁFICAS OPERATIVAS
Momotus momota

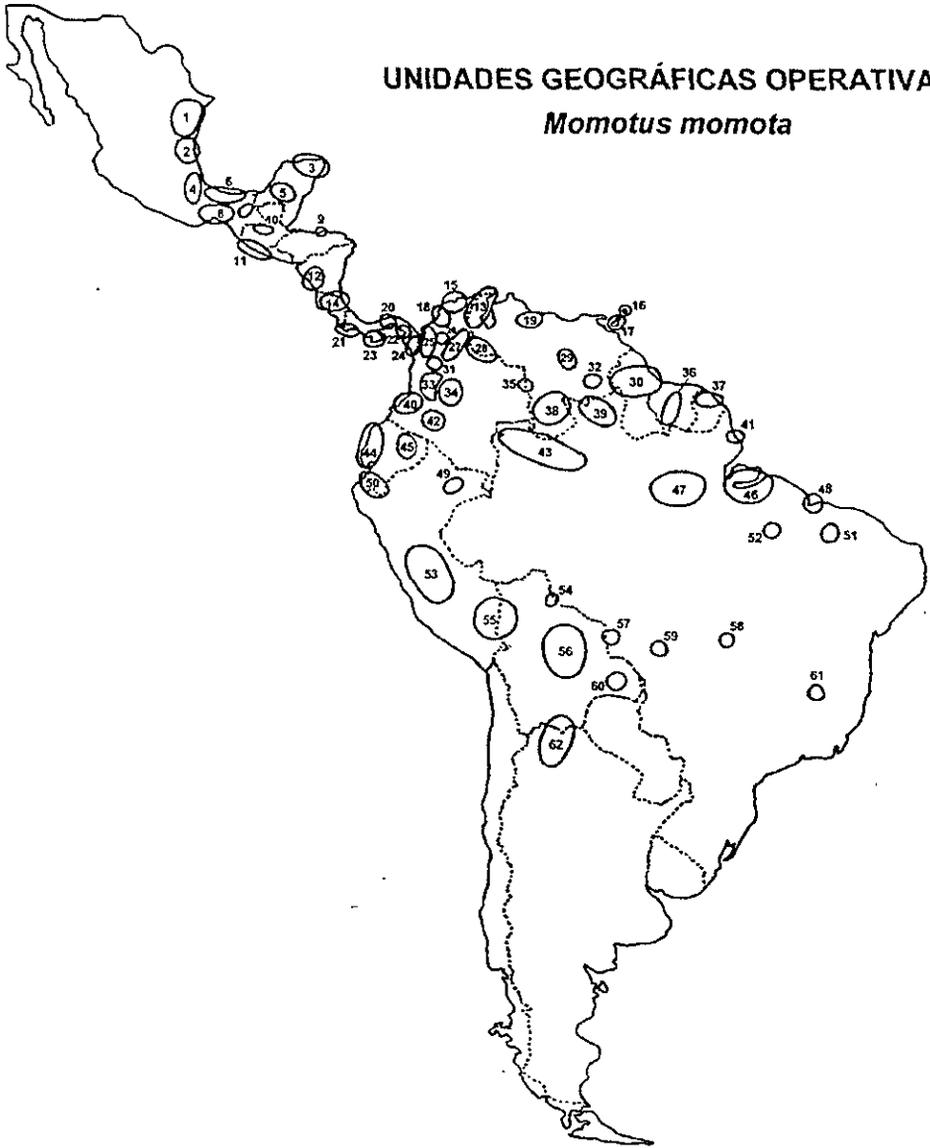


Figura 2.- Mapa que muestra las 62 unidades geográficas operativas (OGUs), formadas bajo el criterio de cercanía geográfica, de acuerdo a las localidades de colecta de los ejemplares examinados del complejo *Momotus momota*.

del complejo (Figura 2). Esta agrupación se produjo bajo el criterio de cercanía geográfica y considerando la topografía de la región. Cada una de estas unidades no representa una unidad natural, sino que son definidas con el fin de facilitar el análisis de la variación geográfica. Aunque debe reconocerse que este procedimiento implica la introducción de cierta cantidad de subjetividad, no obstante, es válido.

El tamaño de cada unidad es muy variable así como el número de ejemplares que incluye (mínimo 1 máximo 49) y no fue posible homogeneizarlas ya que de algunos sitios se contaba con mayor cantidad de ejemplares y de otros sólo se tenían tres o menos, y aunque estadísticamente no sería un número representativo, se optó por incluirlos en los análisis en vista de carecer de más material. En varias OGU's el número de ejemplares fue de 1 (10 OGU's en el caso de los machos y 7 en las hembras), por lo que hay que tener en cuenta que estas unidades tendrán una contribución muy baja en los resultados. Al respecto, Zink y Remsen (1986) señalan que un número adecuado es de 15 ejemplares machos y 15 hembras por localidad, sin embargo, considero que estos valores no tienen un fundamento válido y generalizable, lo que si es cierto es que mientras mayor número de ejemplares se posean para el estudio, será mejor. Otro punto importante es que hay que contemplar que el número de ejemplares de hembras es mucho menor, representando el 66% con relación a los machos, así como el número de OGU's (51 contra 62 en los machos). Por lo que los análisis pueden verse afectados por el número de datos. Por último, en la misma OGU no se incluyeron individuos de una sola subespecie ya que agruparlos por unidades subespecificas *a priori* oscurece los patrones variación geográfica (Zink y Remsen, 1986). La numeración de las unidades sigue el arreglo convencional de norte a sur y de oeste a este.

CARACTERES

Se emplearon inicialmente un total de 14 caracteres merísticos (Cuadro 2) y 23 de coloración (Cuadro 3). Posteriormente a los primeros análisis, los caracteres merísticos se redujeron a 9. Estos tipos de caracteres son los más comúnmente usados en estudios taxonómicos de aves (Baldwin, Oberholser y Worléy, 1931; Zink y Remsen, 1986). Además se midieron el largo de las rectrices centrales derecha e izquierda, largo de los raquis desnudos derecho e izquierdo y largo de las raquetas derecha e izquierda.

Las medidas menores de 154 mm fueron tomadas utilizando un vernier electrónico con una exactitud de 0.01 mm conectado a una computadora portátil. Para medidas mayores, se empleó una regleta con graduación hasta 0.5 mm; con estos valores se obtuvo una base de datos para los análisis posteriores. De forma previa, se ensayó la toma de medidas y la definición de los

patrones de coloración con algunos ejemplares disponibles con el fin de estandarizar estos procesos y reducir lo más posible el margen de error, atribuible a ambigüedad en la forma de medir por parte del investigador.

CARACTER	ABREVIATURA
Longitus del <i>gonys</i>	GONYS
Distancia de la parte anterior del nostrilo a la punta del pico	DNPP
Alto del pico en la parte media del nostrilo	APN
Ancho del pico en la parte media del nostrilo	ANPN
Longitud del tarso	TARSO
Cuerda alar	CA
Longitud de la rectriz central derecha completa	RCDC
Longitud de la rectriz central izquierda completa	RCIC
Longitud de la rectriz central derecha	RCD
Longitud de la rectriz central izquierda	RCI
Longitud del raquis desnudo derecho	RDD
Longitud del raquis desnudo izquierdo	RDI
Longitud de la raqueta derecha	RD
Longitud de la raqueta izquierda	RI

Cuadro 2.- Caracteres merísticos empleados y sus abreviaturas

Los caracteres de coloración utilizados se listan en el Cuadro 3. No fue posible emplear un espectrofotómetro para cuantificar la variación del color. Todos los caracteres fueron cualitativos, multiestado y discretos y codificados de manera ordenada. El número de estados de carácter presentes fue muy variable, siendo de 2 en los casos más simples (binarios) hasta de 10 (carácter 22) en los casos más complejos, son mutuamente excluyentes y claramente definidos. Cada ejemplar fue revisado para cada uno de estos caracteres y se le asignaban las codificaciones correspondientes. Con estos datos y considerando las agrupaciones finales, se elaboraron gráficas de las frecuencias presentes para cada estado de carácter. Cabe mencionar que este tipo de caracteres incluye un cierto grado de subjetividad, la cual debe disminuirse al máximo. Esto fue posible al revisar los ejemplares dentro de un tiempo relativamente corto (5 semanas) de estancias en los museos, lo cual permite mantener más o menos un mismo criterio. Además se asignaron ejemplares de referencia para cada estado de carácter y con ellos se comparaba cada ejemplar revisado; el número de catálogo de cada ejemplar de referencia se muestra en el

CARACTERES DE COLORACION		
CARACTER	ESTADOS DE CARACTER	EJEMPLAR DE REFERENCIA (The Catalogue of Birds)
1 - CORONA	1 - COMPLETAMENTE AZUL 2 - NEGRA MEZCLADA CON AZUL 3 - NEGRA	39335A AMNH 706403 AMNH 157020 AMNH
2 - BANDA QUE RODEA A LA CORONA	1 - LAS PARTES ANTERIOR Y POSTERIOR SON MUY CONTRASTANTES 2 - LAS PARTES ANTERIOR Y POSTERIOR NO SON MUY CONTRASTANTES*	446520 AMNH 706403 AMNH
3 - MITAD ANTERIOR DE LA BANDA QUE RODEA A LA CORONA (PRENTE)	1 - VERDE LIMA 2 - AZUL AZUL 3 - AZUL (EN OCASIONES CON ALGO DE VIOLETA)	393350 AMNH 71224 AMNH 706401 AMNH
4 - MITAD POSTERIOR DE LA BANDA QUE RODEA A LA CORONA	1 - AZUL TURQUESA 2 - AZUL CON VIOLETA 3 - VIOLETA (CON POCO AZUL) 4 - VIOLETA 5 - VIOLETA (BANDA MUY ANCHA QUE SE EXTIENDE HASTA LOS LADOS)	393350 AMNH 119920 AMNH 393532 AMNH 824520 AMNH 460187 AMNH
5 - LINEA NUCAL NEGRA	1 - AUSENTE 2 - INTERRUPTIDA POR LAS PLUMAS AZULES O VIOLETA DE LA BANDA QUE RODEA A LA CORONA 3 - BIEN DEFINIDA	75920 AMNH 393350 AMNH
6 - CASTAÑO ROJIZO DE LA REGION NUCAL	1 - AUSENTE 2 - RESTRINGIDO A LA REGION DORSAL 3 - EXTENSA, ABARCANDO LOS LADOS DE LA CABEZA	272478 AMNH 477925 AMNH
7 - REGION MALAR	1 - NEGRA 2 - AZUL 3 - AZUL CON VIOLETA 4 - VIOLETA	175920 AMNH 157020 AMNH 71224 AMNH 41639 AMNH
8 - AZUL DE LA REGION AURICULAR (EXTENSION)	1 - OSCURO 2 - BIEN DEFINIDO 3 - MUY EXTENSO HASTA UNIRSE CON EL AZUL DEL PILEO	233326 AMNH 706403 AMNH 477939 AMNH
9 - AZUL DE LA REGION AURICULAR	1 - AZUL 2 - AZUL CON VIOLETA	706403 AMNH 393799 AMNH
10 - DORSO	1 - VERDE 2 - VERDE CON LIGERO TONO AMARILLO 3 - VERDE MUY AMARILLENTO 4 - VERDE CON LIGERO TONO OLIVO 5 - VERDE OLIVO 6 - VERDE OLIVO CON CASTAÑO 7 - VERDE OLIVO CON CASTAÑO EN LA PORCION ANTERIOR 8 - VERDE OLIVO OSCURO 9 - OLIVO CASTAÑO	104403 AMNH 393617 AMNH 393357 AMNH 396920 AMNH** 393832 AMNH 706403 AMNH 446520 AMNH 393501 AMNH 460187 AMNH 431872 AMNH
11 - RECTRICES	1 - VERDE 2 - VERDE CON LAS PUNTAS MAS AZULES 3 - AZUL 4 - AZUL CON VIOLETA	393358 AMNH 187020 AMNH 43887 AMNH 393617 AMNH
12 - RAQUETAS	1 - AZUL MAS CLARO (EN OCASIONES CON ALGO DE VERDE) 2 - AZUL (EN OCASIONES CON ALGO DE VIOLETA)	393801 AMNH 187172 AMNH
13 - PUNTA DE LAS RAQUETAS	1 - SIN NEGRO O MUY DELGADO 2 - NEGRO ANCHO	706403 AMNH 71224 AMNH
14 - RAQUIS DESNUDO	1 - AUSENTE (EN ESTA PORCION LAS LAMINAS SON MAS DELGADAS) 2 - COMPLETAMENTE DESNUDO	272478 AMNH 706403 AMNH
15 - PRIMARIAS	1 - VERDE TURQUESA 2 - AZUL TURQUESA (EN OCASIONES CON ALGO DE VIOLETA)	393334 AMNH 106782 AMNH
16 - CORBATA	1 - SOLO NEGRA 2 - CON AZUL 3 - CON VERDE	175920 AMNH 57683 AMNH 136725 AMNH
17 - REGION VENTRAL (PECHO Y ABDOMEN SUPERIOR)	1 - COMPLETAMENTE UNIFORMES 2 - PRESENTAN ALGO DE CONTRASTE 3 - BANDA MAS O MENOS BIEN DEFINIDA EN EL PECHO Y PORCION INFERIOR DE LA GARGANTA	393356 AMNH 393517 AMNH 101145 AMNH
18 - REGION VENTRAL (PECHO Y ABDOMEN SUPERIOR)	1 - VERDE CON TONO AZULADO 2 - VERDE 3 - CASTAÑO VERDOSO 4 - CASTAÑO CLARO 5 - CASTAÑO 6 - CASTAÑO OSCURO 7 - CASTAÑO ROJIZO	43887 AMNH 106762 AMNH 460187 AMNH 71224 AMNH 189924 AMNH 233326 AMNH 57683 AMNH
19 - ABDOMEN INFERIOR	1 - VERDE 2 - VERDE CON TONO COLOR CREMA 3 - VERDE CON ALGO DE CASTAÑO 4 - CASTAÑO CON LIGERO TONO VERDE 5 - CASTAÑO CLARO 6 - CASTAÑO OSCURO 7 - CASTAÑO ROJIZO	393817 AMNH 706405 AMNH 101145 AMNH 115708 AMNH 71224 AMNH 169825 AMNH 57683 AMNH
20 - BARBILLA (CON RELACION A LA GARGANTA)	1 - UNIFORME 2 - MAS AZUL 3 - MAS VERDE 4 - MAS CASTAÑO	57683 AMNH 706405 AMNH 67504 AMNH 106762 AMNH
21 - GARGANTA	1 - VERDE (EN OCASIONES CON LIGERO AZUL) 2 - VERDE CON TONO AZULADO 3 - VERDE CON MUCHO AZUL 4 - VERDE OLIVO 5 - CASTAÑO 6 - CASTAÑO CLARO 7 - CASTAÑO OSCURO 8 - CASTAÑO 9 - CASTAÑO OSCURO 10 - CASTAÑO ROJIZO	706405 AMNH 393358 AMNH 43887 AMNH 393322 AMNH 430366 AMNH 824520 AMNH 233326 AMNH 57683 AMNH
22 - PECHO	1 - VERDE CON TONO AZULADO 2 - VERDE CON LIGERO TONO CASTAÑO 3 - VERDE CON CASTAÑO 4 - VERDE CON LIGERO OLIVO 5 - VERDE OLIVO 6 - CASTAÑO OLIVO 7 - CASTAÑO CLARO 8 - CASTAÑO 9 - CASTAÑO OSCURO 10 - CASTAÑO ROJIZO	43887 AMNH 393356 AMNH 393817 AMNH 119708 AMNH 0187 AMNH 1145 AMNH 71224 AMNH 169825 AMNH 446520 AMNH 57683 AMNH
23 - PLUMAS CRURALES	1 - UNIFORMES CON LAS PARTES VENTRALES 2 - CONTRASTANTES CON LAS PARTES VENTRALES	706403 AMNH 57683 AMNH

Cuadro 3.- Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis de coloración de los ejemplares del complejo *Momotus momota*, así como los ejemplares que se usaron como referencia.

* American Museum of Natural History, NY.

** National Museum of Natural History, Wash., D.C.

Cuadro 3, todos ellos pertenecientes al American Museum of Natural History, NY (excepto en un caso). Se prefirió este método sobre el empleo de las cartas de coloración, en vista de que éstas no presentaron suficiente variación de colores.

ANÁLISIS DE DATOS

CARACTERES MERÍSTICOS

DIMORFISMO SEXUAL

Para determinar si existe dimorfismo sexual o variación no geográfica debida al sexo, se realizó una prueba estadística de análisis de varianza (ANOVA) con los caracteres merísticos, ya que si existe diferencia significativa entre los sexos, los análisis subsiguientes deberán hacerse por separado (Zink y Remsen, 1986). La variación debida a la edad se eliminó al considerar sólo individuos adultos y no fue posible evaluar la variación estacional, en vista de la ausencia de ejemplares para todas las épocas del año en las localidades. Pero revisando ejemplares de diversas fechas procedentes de la misma región, no se observó algún patrón macroscópico detectable de variación, por lo que se considera que la variación entre las OGU's es mayor que la que se presenta dentro de ellas.

Se utilizaron solamente los ejemplares que presentaron las 12 medidas empleadas (se eliminaron la RCDC y RCIC, ya que sólo se presentaron en algunos ejemplares) para disminuir el margen de error; de esta forma se utilizaron 243 ejemplares (88 hembras y 155 machos), provenientes de toda el área de distribución del complejo, esto con el fin de abarcar la mayor variación posible. Para la aplicación de la prueba, se emplearon los siguientes algoritmos y se obtuvieron los valores de F_0 que fueron comparados con F de tablas para un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$ o 95% de confiabilidad. Debido a que en varias de las medidas hubo diferencia significativa, los siguientes análisis fueron realizados de forma separada para cada sexo.

Análisis de varianza

FUENTE DE VARIACIÓN	SUMA DE CUÁDRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	MEDIA DE CUÁDRADOS	F_0
TRATAMIENTO	$SS_{\text{TRATAMIENTOS}}$	$a - 1$	$MS_{\text{TRATAMIENTOS}}$	$MS_{\text{TRATAMIENTOS}}/MS_E$
ERROR	SS_E	$N - a$	MS_E	
TOTAL	SS_T	$N - 1$		

$$SS_T = \sum_{i=1}^a \sum_{j=1}^n Y_{ij}^2 - \frac{Y^2}{N}$$

$$MS_{\text{tratamientos}} = \frac{SS_{\text{tratamientos}}}{a - 1}$$

$$SS_{\text{Tratamientos}} = \sum_{i=1}^a \frac{Y_i^2}{n} - \frac{Y^2}{N}$$

$$MS_E = \frac{SS_E}{N - a}$$

$$SS_E = SS_T - SS_{\text{tratamientos}}$$

CORRELACIÓN ENTRE VARIABLES

Con el fin de conocer la magnitud de la redundancia entre las 14 variables merísticas utilizadas, se aplicó una prueba de correlación entre variables para cada sexo. En el par de variables que presentaron un valor de correlación alto, es decir, mayor del 80% (aunque Zink y Remsen, (1986), señalan que debe ser del 100%), una de ellas fue eliminada, aquella que presentó un mayor margen de error (menor índice de repetitividad) o dificultad para ser tomada. De esta forma se eliminaron 5 medidas, con lo cual quedaron 9 caracteres que fueron utilizados para hacer los análisis posteriores. El análisis de correlación fue procesado con el programa Statistica V.4.5, (1994) para una Correlación de Pearson Producto-Momento, con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$ o el 95 % de confiabilidad.

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

Para analizar la variación geográfica de los caracteres merísticos en conjunto para cada sexo, se aplicó un análisis de componentes principales (PCA) a las unidades geográficas. Este análisis fue ejecutado con el programa NTSYS ver. 1.7 (Rohlf, 1992), a través de una matriz de correlación. Se extrajeron los tres primeros componentes así como su porcentaje de contribución y se realizaron las gráficas correspondientes.

ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO

Para observar los patrones de semejanza o la similitud fenética entre las unidades geográficas y a su vez probar la correspondencia con las subespecies descritas, se realizó un análisis de agrupamiento de las OGU, empleando el NTSYS ver. 1.7 (Rohlf, 1992). Para la obtención de la matriz de distancias se usaron las medias de todos los caracteres para cada OGU y se usó como coeficiente la Distancias Taxonómica. La matriz de distancia obtenida se

transformó a un fenograma con el método UPGMA utilizando el programa SAHN del NTSYS, para cada sexo.

CARACTERES DE COLORACIÓN

La matriz original de datos, está formada por los 23 caracteres de coloración con un total de 93 estados de carácter y a cada ejemplar se le asignó una sola codificación. De esta forma, los datos eran cualitativos y para transformarlos a cuantitativos, el número de ejemplares que codificaron para cada carácter se transformó a frecuencia respecto a un 100%, con los que se construyó otra matriz. El análisis de agrupación se realizó de la misma forma que para los caracteres merísticos, sólo que para la obtención de la matriz de Distancia Taxonómica se usaron las frecuencias para cada estado de carácter para cada OGU, con lo que se produjo un fenograma para cada sexo.

Finalmente, considerando los fenogramas obtenidos, éstos se analizaron y se determinó cuáles agrupaciones presentaron una congruencia geográfica y de acuerdo a la topografía de las regiones, se delimitaron grupos de OGUs. Dichas agrupaciones fueron denominadas como grupos fenéticos y nombradas de acuerdo a la subespecie que incluyera cuya descripción fuera la más antigua, obedeciendo al principio de autoridad; estos agrupamientos se tradujeron en un mapa. Con base en estos grupos fenéticos, se realizó un análisis de los caracteres merísticos y de coloración para definir los patrones de variación geográfica, Con los datos de los caracteres merísticos se elaboró una tabla con los promedios y desviación estándar para cada grupo con los que se elaboraron gráficas. Para los caracteres de coloración se realizó un cuadro en el que se incluyen las frecuencias por estado de carácter presente en cada grupo. Con estos datos se hicieron gráficas para cada carácter en las que se muestran las frecuencias en %. Finalmente se realizó la propuesta taxonómica en la que se incluyen la descripción, distribución, medidas y coloración.

RESULTADOS

DIMORFISMO SEXUAL

A los datos se les calculó la media y desviación estándar, y se observó que en todos los promedios, las hembras presentaron menores valores con respecto a los machos (Cuadro 4). Además con la prueba estadística de ANOVA aplicada a los caracteres merísticos para conocer si existe diferencia estadísticamente significativa entre machos y hembras, resultó que en 4 de los

12 caracteres empleados (se eliminó para esta prueba la RCDC y RCIC) si existió esta diferencia (Cuadro 5). Dichos caracteres fueron GONYs, DNPP, ANP y RCD.

Se calculó el estadístico F_0 para cada carácter y después fue comparado con el F de tablas para un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$ o 95% de confiabilidad. En todos los casos, el F de tablas fue el mismo ya que los grados de libertad se mantuvieron constantes. Se consideró que existía diferencia estadísticamente significativa cuando el valor calculado fue mayor que el de tablas. De esta manera, se puede afirmar que las hembras son significativamente de menor tamaño que los machos por lo menos en los 4 caracteres ya mencionados.

SEXO	CARACTER MERISTICO PARA EL COMPLEJO <i>Momotus momota</i>											
	GONYs	DNPP	ANP	ANPN	TARSO	CA	RCD	RCI	RDD	TDI	RD	RI
H N = 88	26.24 1.90 (21.31- 32.72)	29.33 2.19 (23.27- 36.79)	11.90 0.82 (9.88- 13.88)	10.62 0.87 (8.68- 13.77)	28.16 1.71 (22.34- 32.11)	134.27 9.42 (117- 163)	150.22 18.78 (122.32- 207)	149.61 18.75 (121.5- 212)	30.34 8.85 (6.92- 54.77)	30.36 8.62 (12.08- 51.34)	53.26 7.53 (38.63- 72.23)	53.28 7.49 (36.58- 73.2)
M N = 155	27.43 2.10 (21.72- 34.25)	30.67 2.38 (25.41- 39.96)	12.23 0.78 (10.63- 14.21)	10.84 0.87 (8.98- 13.61)	28.55 1.47 (25.39- 33.46)	136.08 13.77 (31.78- 165.5)	156.16 20.51 (123.39- 235)	154.25 26.27 (29.53- 236)	31.90 8.80 (9.28- 59.05)	32.17 8.72 (10.34- 53.9)	53.98 7.09 (39.73- 76.63)	53.80 7.29 (38.11- 76.42)

Cuadro 4.- Tabla que muestra los promedios para hembras y machos (negritas), desviación estándar, valores mínimos y máximos (entre paréntesis) y el número de ejemplares (N) utilizados para la prueba de ANOVA. Los ejemplares provienen de toda el área de distribución del complejo.

RESULTADOS DE LA PRUEBA DE ANOVA		
GLn = 1 GLd = 241		
VARIABLE	F_0	F DE TABLAS
		$\alpha=0.05$
GONYs	19.1235	3.84
DNPP	18.7831	3.84
ANP	9.65404	3.84
ANPN	3.70431	3.84
TARSO	3.61206	3.84
CA	1.20218	3.84
RCD	4.99154	3.84
RCI	2.12891	3.84
RDD	1.75799	3.84
TDI	2.4324	3.84
RD	0.5551	3.84
RI	0.27574	3.84

Cuadro 5.- Tabla que muestra los resultados obtenidos en la prueba de ANOVA aplicada a los ejemplares para determinar si existe diferencia significativa entre los sexos. En los casos en donde existió dicha diferencia, los valores de F_0 se muestran con negritas.

CORRELACIÓN DE LAS VARIABLES MERÍSTICAS

Con la aplicación de la prueba de Correlación de Pearson Producto-Momento, se obtuvieron las matrices en las que se muestran los valores de la correlación para cada par de

variables (Cuadro 6) en cada sexo. Los valores mayores a 0.80 fueron considerados como una correlación alta, por lo que algunas de las variables fueron eliminadas. Resultó que existen correlaciones muy similares entre las variables para cada sexo. En ambas matrices, los pares de caracteres que presentaron altas correlaciones fueron los mismos. De esta manera, se eliminó la medida GONYS, ya que tuvo un valor de correlación de 0.892 en el caso de las hembras y de 0.912 en los machos, con relación a la DNPP, además de que tiene un menor índice de repetitividad. Las siguientes medidas que tuvieron altos valores de correlación, fueron las que se tomaron en los lados derecho e izquierdo de los ejemplares: RCDC, RCIC, RCD, RCI; RDD, RDI y RD, RI. En estos casos, las medidas que permanecieron fueron las correspondientes al lado derecho. De esta forma, de las 14 medidas iniciales, se redujeron a 9 caracteres merísticos los cuales fueron empleados en los análisis siguientes.

CORRELACION DE LOS CARACTERES MERISTICOS EN HEMBRAS (N=88)														
CARACTERES	GONYS	DNPP	APN	ANPN	TARSO	CA	RCDC	RCIC	RCD	RCI	RDD	RDI	RD	RI
GONYS	1.00													
DNPP	0.852	1.00												
APN	0.518	0.620	1.00											
ANPN	0.619	0.751	0.564	1.00										
TARSO	0.551	0.555	0.484	0.519	1.00									
CA	0.611	0.684	0.616	0.672	0.557	1.00								
RCDC	0.431	-0.92	0.232	0.181	0.114	-0.185	1.00							
RCIC	0.587	0.516	0.626	0.235	0.363	0.714	0.961	1.00						
RCD	0.461	0.567	0.479	0.589	0.506	0.824	0.202	0.151	1.00					
RCI	0.488	0.570	0.487	0.586	0.521	0.608	0.004	0.000	0.985	1.00				
RDD	0.070	0.158	0.234	0.143	-0.073	0.196	0.263	-0.246	-0.042	-0.028	1.00			
RDI	0.035	0.101	0.199	0.069	-0.128	0.168	0.016	0.007	-0.070	-0.109	0.893	1.00		
RD	0.107	0.150	0.194	0.144	0.178	0.298	0.337	0.892	0.573	0.583	-0.334	-0.364	1.00	
RI	0.133	0.203	0.251	0.237	0.207	0.369	0.001	0.017	0.629	0.639	-0.269	-0.347	0.963	1.00
MEDIA	26.24	29.33	11.90	10.62	28.16	134.27	238.88	237.64	150.22	149.61	30.34	30.36	53.26	53.28
DESV. EST.	1.90	2.19	0.82	0.87	1.71	9.42	13.15	12.67	18.78	18.75	8.85	8.62	7.53	7.49
CORRELACION DE LOS CARACTERES MERISTICOS EN MACHOS (N=155)														
CARACTERES	GONYS	DNPP	APN	ANPN	TARSO	CA	RCDC	RCIC	RCD	RCI	RDD	RDI	RD	RI
GONYS	1.00													
DNPP	0.912	1.00												
APN	0.590	0.658	1.00											
ANPN	0.640	0.666	0.667	1.00										
TARSO	0.493	0.537	0.565	0.569	1.00									
CA	0.402	0.415	0.398	0.438	0.412	1.00								
RCDC	0.38	0.09	0.26	0.09	0.03	0.12	1.00							
RCIC	0.43	0.24	0.38	0.13	0.50	0.60	0.982	1.00						
RCD	0.485	0.543	0.540	0.606	0.444	0.467	-0.073	0.260	1.00					
RCI	0.407	0.476	0.503	0.538	0.364	0.394	0.001	-0.041	0.838	1.00				
RDD	0.149	0.157	0.105	0.073	0.108	0.043	0.202	0.203	-0.001	-0.047	1.00			
RDI	0.098	0.103	0.049	0.020	0.101	0.030	0.033	0.003	-0.016	-0.084	0.897	1.00		
RD	0.139	0.218	0.226	0.195	0.043	0.237	0.245	0.963	0.568	0.452	-0.229	-0.262	1.00	
RI	0.147	0.224	0.215	0.193	0.042	0.186	0.002	0.000	0.542	0.44	-0.189	-0.297	0.963	1.00
MEDIA	27.43	30.67	12.23	10.84	28.55	136.08	241.36	240.5	156.16	154.25	31.90	32.17	53.98	53.80
DESV. EST.	2.10	2.38	0.78	0.87	1.47	13.77	13.15	12.89	20.51	26.27	8.80	8.72	7.09	7.29

Cuadro 6.- Tabla que muestra los valores obtenidos en la correlación múltiple de los caracteres merísticos en hembras y machos de *Momotus momota*, así como la media y desviación estándar para cada variable y número de ejemplares (N). Se emplearon un total de 14 caracteres y el valor crítico absoluto de correlación fue de 0.80. Los valores en negritas y subrayados indican una correlación alta. Las abreviaturas se explican en la metodología.

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

El Cuadro 7 muestra los eigenvalores de cada uno de los tres primeros componentes principales obtenidos para cada sexo, así como el porcentaje de la varianza de cada uno y la acumulada entre los tres. En total, estos tres componentes acumulan una varianza similar para cada sexo, del 87.88% en el caso de los machos y del 84.36% en las hembras, repartidas en porcentajes muy similares. Los principales caracteres que explican la mayor variación en el primer componente para ambos sexos son: DNPP, APN, ANPN, TARSO, CA Y RCD; mientras que los dos caracteres restantes son explicados por el segundo componente.

La Figura 3, representa gráficamente los valores de los componentes principales 1 y 2 para 52 OGU en el caso de los machos y 39 OGU en el caso de las hembras. Esta reducción de unidades geográficas se debió a que se eliminaron aquellas que no contaban con la totalidad de las medidas, para disminuir el sesgo que pudieran presentar. También, en las variables se eliminó RCDC ya que está ausente en la mayoría de las unidades. Se observa que en el caso del

HEMBRAS			
CARACTER	FACTOR 1	FACTOR 2	FACTOR 3
DNPP	0.851*	0.245	0.145
APN	0.884*	-0.033	0.050
ANPN	0.904*	0.107	0.200
TAROS	0.789*	0.079	0.217
CA	0.905*	0.125	-0.030
RCD	0.820*	-0.371	-0.290
RDD	0.220	0.784*	-0.556
RD	0.386	-0.822*	-0.326
% DE LA VARIANZA	57.55%	19.03%	7.78%
VARIANZA TOTAL	F1 + F2 + F3 = 84.36%		
MACHOS			
CARACTER	FACTOR 1	FACTOR 2	FACTOR 3
DNPP	0.875*	0.288	0.053
APN	0.867*	0.004	0.054
ANPN	0.921*	0.081	0.089
TARSO	0.773*	0.396	0.322
CA	0.936*	0.038	-0.079
RCD	0.864*	-0.356	-0.126
RDD	-0.009	0.702*	-0.708
RD	0.535	-0.653*	-0.465
% DE LA VARIANZA	60.90%	16.25%	10.72%
VARIANZA TOTAL	F1 + F2 + F3 = 87.88%		

Cuadro 7.- Valores de los primeros tres componentes principales para las variables merísticas en machos y hembras, así como el porcentaje de varianza que explica cada uno y la varianza total acumulada. Los asteriscos indican los caracteres que explican la mayor variabilidad.

PCA para los machos, se presenta una agrupación de OGU correspondientes a México, Centro América y Trinidad y Tobago, excepto la OGU 3 del Norte de la Península de Yucatán que se une al resto de las unidades pertenecientes a Sudamérica. De igual forma las unidades 52 del E de Brasil, y 54 del N de Bolivia, se agrupan con las unidades más norteñas, quizá porque presentaron muy pocos ejemplares (1 y 3 respectivamente). El componente principal 2 es el que produce la diferenciación de estos grupos. En cambio en la gráfica del PCA para las hembras, no se presenta una agrupación de unidades tan clara como la que se obtuvo con los machos, ya que

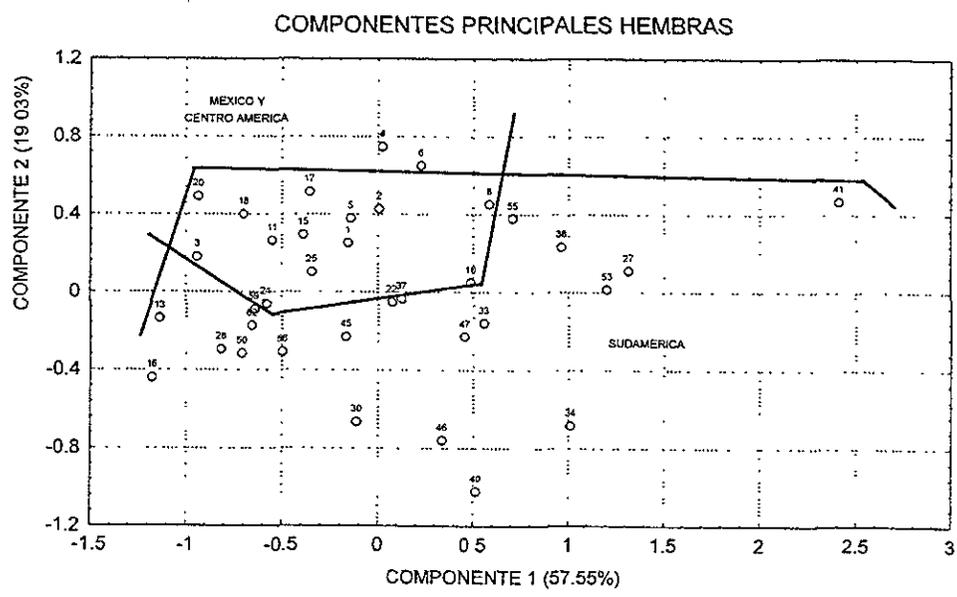
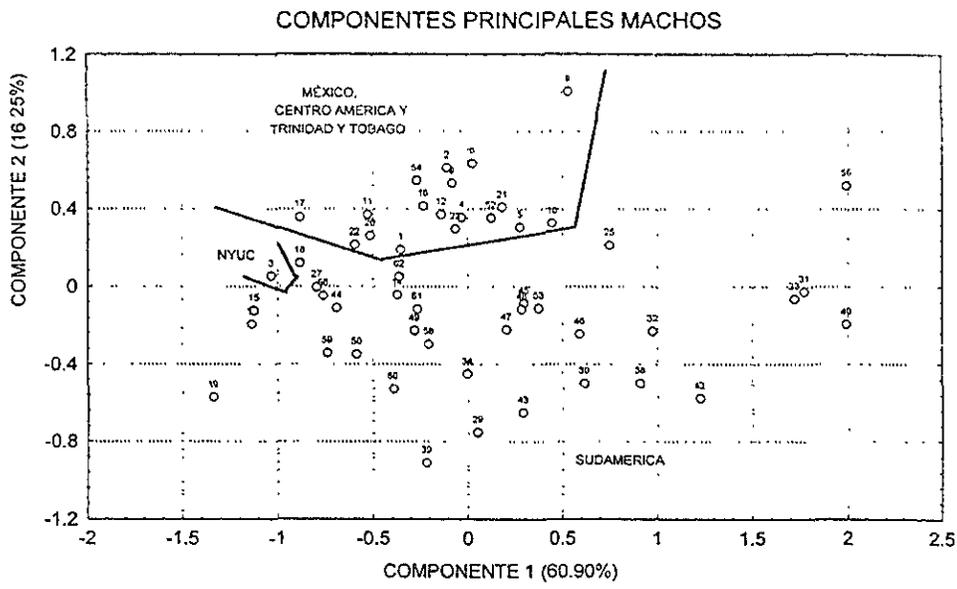


Figura 3.- Gráficas de los componentes principales 1 y 2 para machos y hembras con 52 y 39 Unidades Geográficas Operativas, respectivamente. Los números se refieren a las OGUs.

existió mucho solapamiento. Lo anterior, debido quizá a que el número de OGU's empleadas para este análisis fue menor que en los machos así como el número de ejemplares en la mayoría de ellas. Al igual que en los machos, el componente 2 es el que produce la diferenciación de grupos.

ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO PARA LAS VARIABLES MERÍSTICAS

En la Figura 4 se observa el fenograma obtenido para los machos. De la misma forma que en el PCA, se observa la formación de un grupo que incluye a las OGU's de México, Centro América (excepto el E de Panamá) y Trinidad y Tobago y otras agrupaciones que conjuntan a las unidades de Sudamérica, excepto las OGU's 24, 28 Y 54 del NW y NE de Colombia y N de Bolivia respectivamente, que se unen con las del primer grupo; la primera de ellas con 6 ejemplares, la segunda sólo con uno y la tercera con tres. Esto indica que los ejemplares de México, Centro América y Trinidad y Tobago presentan mayor similitud en las medidas que con las de Sudamérica. Sin embargo, dentro de cada uno de estos grupos, no existe la formación de subgrupos que reflejen alguna correspondencia geográfica más definida. Por otro lado, en el caso del fenograma obtenido para las hembras (Figura 5), las agrupaciones de OGU's no tienen una clara correspondencia geográfica, el grupo que tiende a conjuntar las unidades de México y Centro América, agrupa también a unidades de Sudamérica y viceversa.

ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO PARA COLORACIÓN

En la Figura 6 se observa el fenograma obtenido para los machos que muestra la formación de tres grupos principales; el primero de ellos formado por las OGU's 1 y 2, del noreste de México, el segundo por las unidades 3, 4, 6, 8, 5, 10, 12, 21, 23 y 14, que corresponde al sureste de México y Centro América, excepto la porción E de Panamá, y el tercero formado por el resto de las unidades que corresponden a los grupos de Sudamérica. El primer grupo está claramente definido y muy separado del resto, mientras que el segundo y tercer grupo presentan la formación de subgrupos. Estas agrupaciones son concordantes con las obtenidas en los PCA, ya que existe una clara diferenciación de los grupos para México y Centro América y otra para los de Sudamérica. En el fenograma obtenido para las hembras (Figura 7), se observa que las agrupaciones no son similares a las presentes en los machos, excepto para una cuantas unidades. Esto se debe a dos posibles causas: que las hembras presenten una coloración diferente de los machos o que el número de ejemplares de hembras por OGU sea muy bajo. En este contexto, se analizaron las matrices de coloración para cada sexo. Se encontró que revisando la matriz por renglones, es decir, por caracteres, sí existía diferencia entre los sexos, teniendo las hembras una coloración más uniforme ya que codificaba más comúnmente para

FENOGRAMA POR MEDIDAS PARA MACHOS

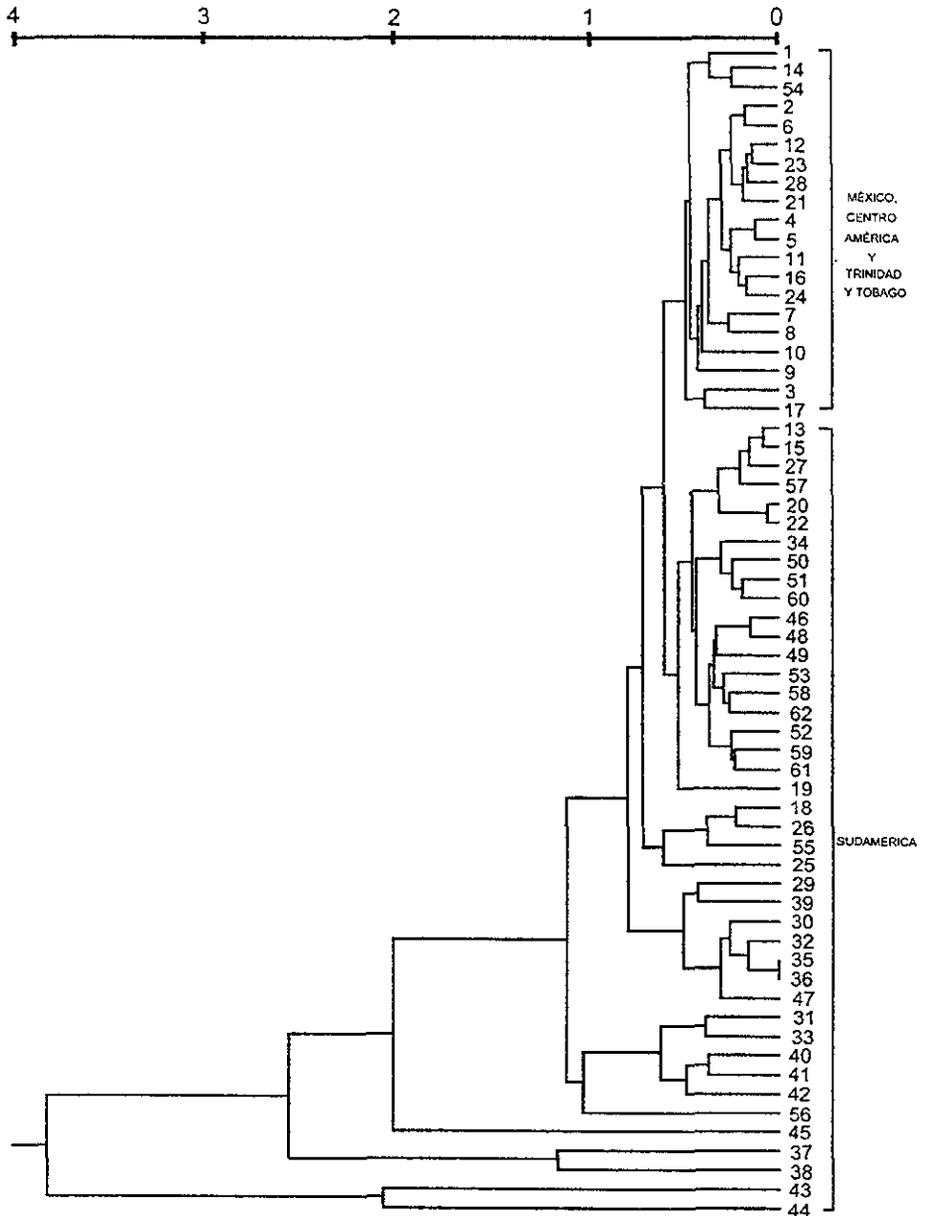


Figura 4.- Fenograma que muestra las agrupaciones de las unidades geográficas operativas obtenidas a través del empleo de caracteres merísticos para machos. Se observa la formación de dos grupos geográficos, el de México, Centro América y Trinidad y Tobago y el de Sudamérica.

FENOGRAMA POR MEDIDAS PARA HEMBRAS

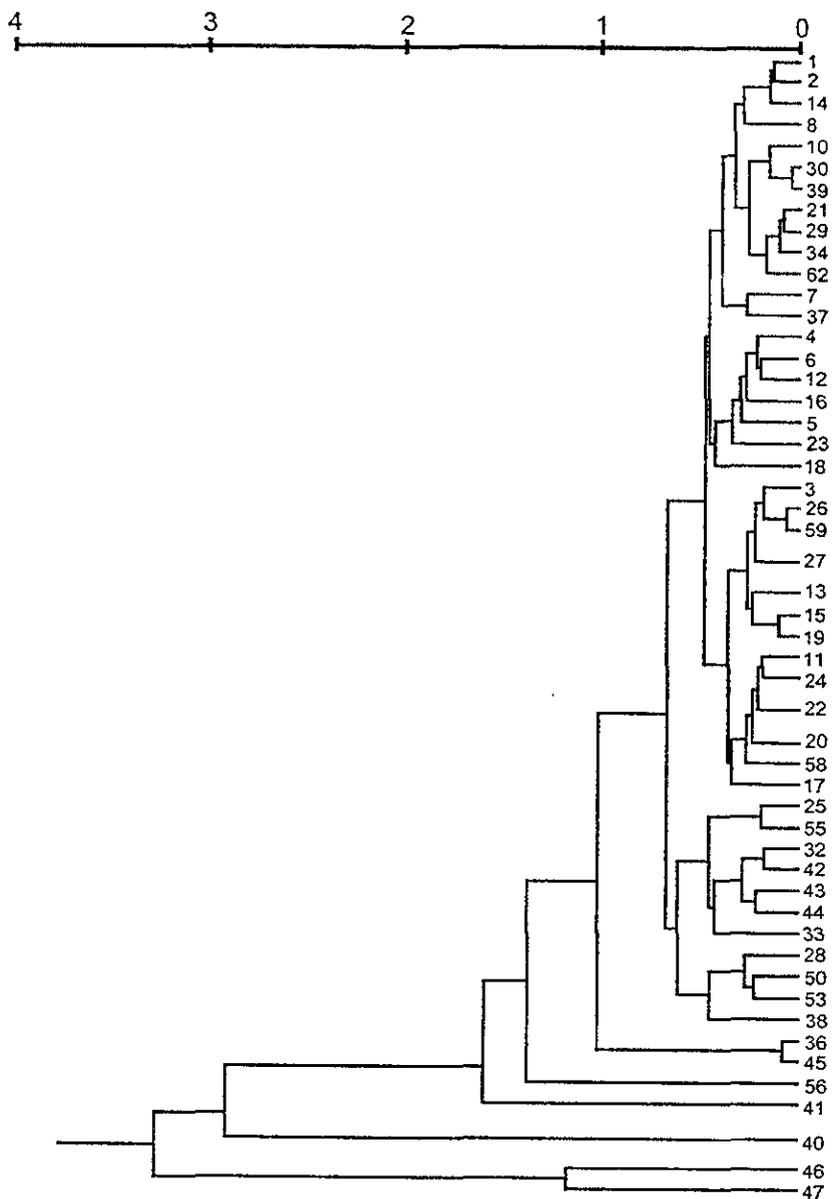


Figura 5.- Fenograma que muestra las agrupaciones de las unidades geográficas operativas obtenidas a través del empleo de caracteres merísticos para hembras. En este caso, la formación de grupos geográficos no es clara.

FENOGRAMA POR COLORACIÓN PARA MACHOS

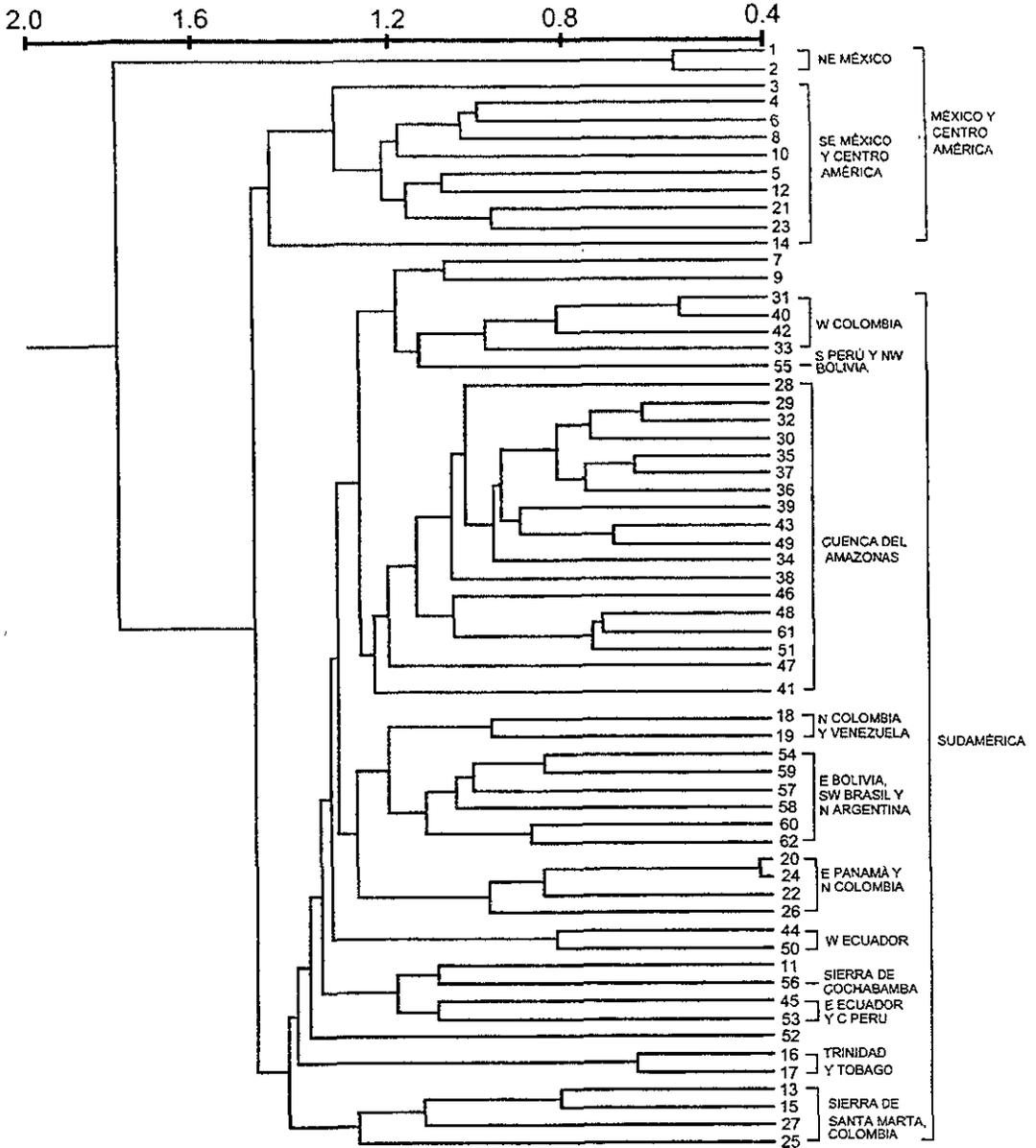


Figura 6.- Fenograma que muestra las agrupaciones de las unidades geográficas operativas obtenidas a través de caracteres de coloración para machos. Se observa la formación de dos grupos geográficos principales, el de México y Centro América y el de Sudamérica, así como las agrupaciones que definen a los grupos fenéticos del complejo *Momotus momota*.

FENOGRAMA POR COLORACIÓN PARA HEMBRAS

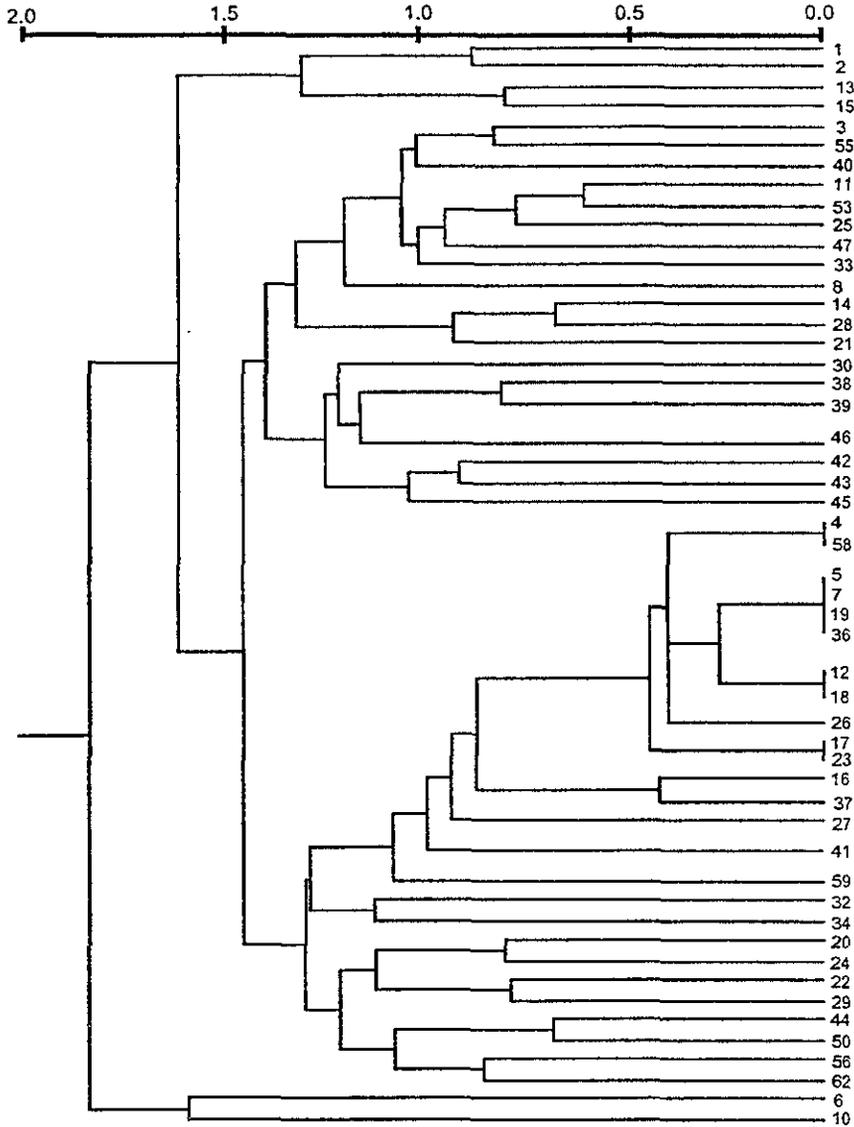


Figura 7.- Fenograma que muestra las agrupaciones de las unidades geográficas operativas obtenidas a través del empleo de caracteres de coloración para hembras. En este caso, no se observa la formación de grupos geográficos.

frecuencias de 1, mientras que en los machos las frecuencias fueron más fraccionadas. Sin embargo al analizar la matriz por columna, es decir, por OGU, se encontró que en unidades con cantidades iguales o similares de machos y hembras, la variación de color era la misma. Por lo tanto, las diferencias en los resultados obtenidos para ambos sexos, está dada por la relativa baja cantidad de ejemplares examinados de hembras, lo que explica que codificara más para frecuencias de 1.

DISCUSIÓN

FORMACIÓN DE GRUPOS FENÉTICOS

Con los análisis realizados para las hembras, se ha mencionado en varias ocasiones que debido al menor número de ejemplares y OGUs, la información aportada para la formación de grupos fenéticos es menor aunque, por lo menos para los caracteres merísticos, es concordante con respecto a los machos. Por esta razón, la definición de los grupos fenéticos se realizó *considerando los resultados obtenidos sólo para los machos*.

De esta forma el complejo *Momotus momota* puede ser dividido en once grupos fenotípicos, cada uno de los cuales presenta características propias bien definidas. Dentro de la *primera agrupación que corresponde a México, Centro América y Trinidad y Tobago*, se observa que hay una clara segregación por coloración y medidas en las unidades 1 y 2 del NE de México (grupo 1), otra para las unidades 16 y 17 de Trinidad y Tobago (grupo 4) y otra para las unidades del SE de México y Centro América, excepto E de Panamá, (grupo 2). En las unidades de Sudamérica, las agrupaciones son muy evidentes en algunos casos pero en otros no tanto. Los grupos mejor definidos son: las OGUs 44 y 50, del W de Ecuador (grupo 7); las OGUs 31, 33, 40 y 42, del W de Colombia (grupo 5); las OGUs 28, 29, 30, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 43, 46, 47, 48, 49 y 51 de la Cuenca del Amazonas (grupo 6) y las OGUs 54, 57, 58, 59, 60, y 62 del N de Argentina, E de Bolivia y SW de Brasil (grupo 9). La OGU 55 del S de Perú y NW de Bolivia, se agrupa con las OGUs del W de Colombia tanto por coloración como por medidas, así que se definió como un grupo independiente (grupo 11). De la misma forma, la OGU 56 del Centro de Bolivia, se agrupó con las unidades del Centro de Perú y E de Ecuador por coloración, y por medidas también está segregada quedando más relacionada con las unidades del N de Colombia y Venezuela, por lo que también se definió como un grupo independiente (grupo 10).

El resto de las unidades no presentaron agrupaciones tan claras. Las OGUs 45 y 53, del E de Ecuador y Centro de Perú respectivamente, se agrupan por coloración; aunque geográficamente están distantes y no se contó con ejemplares de localidades intermedias, se definieron como un grupo independiente. Por medidas, se agrupan muy cerca entre sí pero

quedan dentro de la agrupación de OGU's de la Cuenca del Amazonas (grupo 8). Las OGU's 18 y 19 del N de Colombia y N de Venezuela respectivamente, se agruparon por un lado, 20, 24, 22 y 26, del E de Panamá y Centro de Colombia, se agruparon por otro lado y las OGU's 13, 15, 27 y 25 del del N de Colombia, formaron otro grupo con base en la coloración, sin embargo, por medidas tienen una agrupación conjunta, excepto la OGU 25 del NW de Colombia que tuvo medidas mayores y se separó mucho. Ya que no se cuenta con mayores elementos, este conjunto de unidades se definió como otro grupo (grupo 3). Estos 11 grupos fenéticos están representados en el mapa de la Figura 8.

Con el fin de nombrar estos grupos, se les asignó el nombre de la subespecie que incluyen cuyo nombre sea el más antiguo, obedeciendo al principio de prioridad. De esta forma, el grupo 1 es nombrado *coeruleiceps*, el grupo 2 *lessonii*, el grupo 3 *subrufescens*, el grupo 4 *bahamensis*, el grupo 5 *aequatorialis*, el grupo 6 *momota*, el grupo 7 *argenticinctus*, el grupo 8 *microstephanus*, el grupo 9 *simplex*, el grupo 10 *nattereri* y el grupo 11 *ignobilis*. Por último, en cuanto a la correspondencia con las subespecies, los grupos fenéticos no muestran en su mayoría dicha correspondencia, sólo en los casos de las unidades 1 y 2 que corresponden a la subespecie *coeruleiceps*; las unidades 16 y 17 que corresponden a la subespecie *bahamensis* y las unidades 44 y 50 que corresponden a la subespecie *argenticinctus*.

ANALISIS DE LOS CARACTERES MERISTICOS

Según Zink y Remsen (1986), debido a que los ejemplares preservados en piel conservan primariamente los elementos corporales periféricos, su utilidad en estudios de forma está limitada a caracteres como alas y pico, mientras que el acceso a esqueletos permite análisis cuantitativos de la variación entre varias regiones corporales. De acuerdo con James (1970), la variable de mayor valor como indicador del tamaño del cuerpo para comparaciones intraespecíficas en aves es generalmente la longitud del ala. El aumento en esta medida representa aumento en la longitud de los componentes del esqueleto así como de las alas y por lo tanto del peso del cuerpo (libre de grasa) y considera que otras medidas son relativas a la alometría del tamaño del cuerpo. Sin embargo, Freeman y Jackson (1990) mencionan que la masa o la longitud del tarso o la combinación de ambos, es la mejor variable que estima el tamaño corporal en su conjunto y sugieren que otras medidas combinadas sólo explican del 40 al 60 % del total de la varianza y recomiendan no usar sólo una medida. Por su parte Zink y Remsen (1986) señalan que usar la longitud del ala para evaluar el tamaño es erróneo y que el peso se ve afectado por las condiciones reproductivas y la deposición de grasa estacional, además de que es un dato ausente en la mayoría de los ejemplares.



Figura 8.- Mapa que muestra la distribución de los 11 grupos fenéticos, obtenidos a partir de los análisis de agrupamientos para los caracteres merísticos y de coloración de los ejemplares machos para el complejo *Momotus momota*.

En el caso de este estudio, se contó sólo con ejemplares preservados en piel ya que la cantidad de esqueletos disponibles no es representativa. Por otro lado, con relación a las medidas empleadas, se utilizaron un total de 9 como se ha mencionado, es decir, el tamaño está considerado basándose no sólo en una medida en vista de que, a pesar de que aparentemente el peso es una de las mejores variables para determinar el tamaño. La gran mayoría de los ejemplares examinados no cuentan con este dato.

Se emplearon las medias de cada carácter por OGU para obtener los promedios para cada grupo (Cuadro 8) y luego se elaboraron las gráficas correspondientes (Figuras 9 a 13). En ellas se observa que existe solapamiento, aunque algunos grupos están mejor definidos como *aequatorialis* e *ignobilis*, que son los de mayor tamaño en la mayoría de los casos. El resto de los grupos varían en cuanto a la magnitud de los diversos caracteres, pero tomando en cuenta el PCA (Figura 3), resulta que el componente principal 1 que define a los grupos por tamaño, conjunta a las OGUs del grupo *subrufescens* como las de menor tamaño, luego en un tamaño intermedio encontramos a la mayoría de los grupos y los grupos de tamaño mayor son *aequatorialis* e *ignobilis*.

PROMEDIOS DE LOS CARACTERES MERÍSTICOS POR GRUPO											
CARACTER	GRUPO										
	COER	LESS	SUBR	BAHA	AEQ	MOM	ARG	MICR	SIM	NATT	IGN
DNPP	30.8 0.5	30.59 1.55	29.08 1.57	29.02 1.04	32.63 1.22	30.45 1.29	28.72 0.66	31.57 0.18	29.07 1	28.53	35.2
APN	11.69 0.42	12.18 0.58	11.77 0.52	12.24 0.5	13.34 0.39	12.56 0.44	11.49 0.02	12.33 0.08	12.03 0.37	11.34	13.34
ANPN	10.73 0.05	10.89 0.39	10.06 0.6	10.56 0.13	12.29 0.45	10.93 0.45	10.47 0.36	10.89 0.06	10.34 0.29	10.1	12.27
TARSO	28.85 0.88	28.96 0.82	27.7 0.87	28.1 0.72	29.76 0.39	28.89 0.83	27.98 0.09	28.88 0.29	28.1 0.79	27.55	30.44
CA	139.5 1.77	136.58 3.3	128.87 5.86	132.49 3.46	154.43 2.83	140.29 4.94	127.83 1.46	139 0.59	133.95 1.2	132.67	160.2
RCDC						245.06 13.85		228	231 12.73		
RCD	146.2 2.59	149.04 7.94	147.21 10.45	136.34 4.81	195.19 11	168.55 12.07	143.21 7.35	165.78 0.74	155.74 7.22	150.25	194.6
RDD	28.49 5.76	32.4 3.57	36.53 5.46	34.16 1.23	32.9 8.13	24.73 7.66	30.62 4.46	29.09 2.32	32.03 5.06	33.07	43.72
RD	44.76 0.47	48.57 2.2	55.71 2.09	46.68 3.77	67.78 1.65	59.16 2.81	59.93 0.5	58.75 0.96	55.15 4	53.04	62.42

Cuadro 8.- Tabla de los promedios de los 9 caracteres merísticos para cada uno de los 11 grupos, así como su desviación estándar.

En la Figura 9A, se observa que el que presenta la mayor distancia del nostrilo a la punta del pico es el grupo *ignobilis*, seguido por el grupo *aequatorialis*. En la Figura 9B, también los

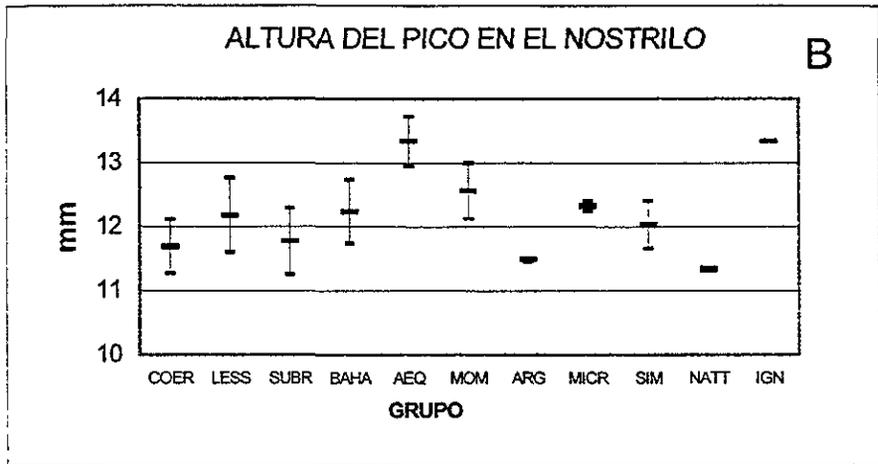
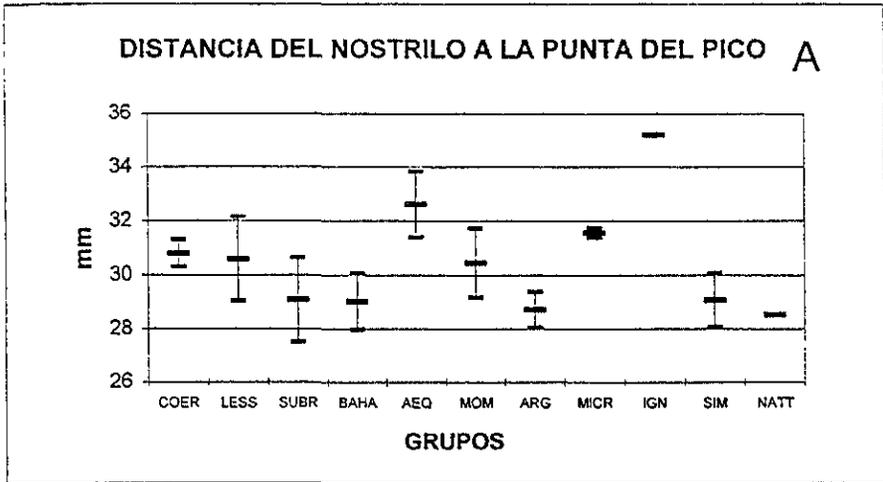


Figura 9.- Gráficas de los promedios de las variables merísticas para los machos por grupos fenéticos.

A) Distancia del Nostrilo a la Punta del Pico (DNPP).

B) Alto del Pico en el Nostrilo (APN).

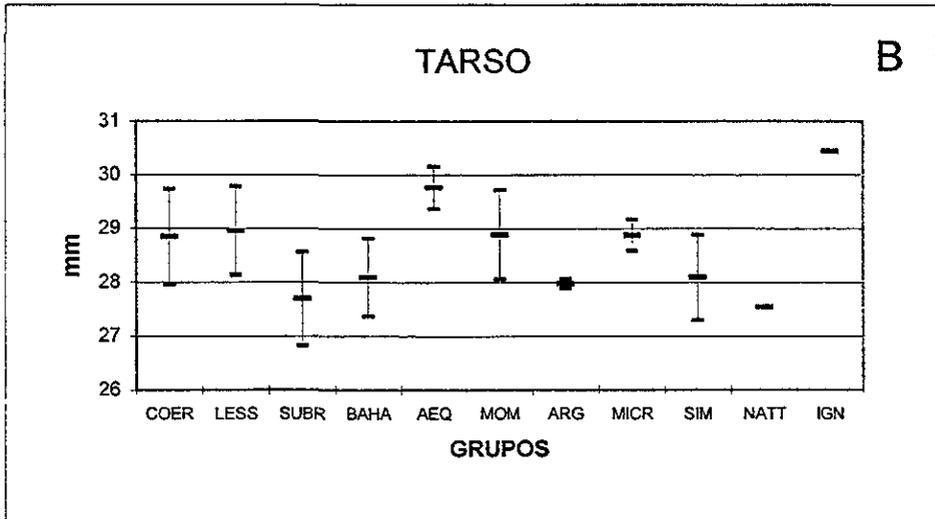
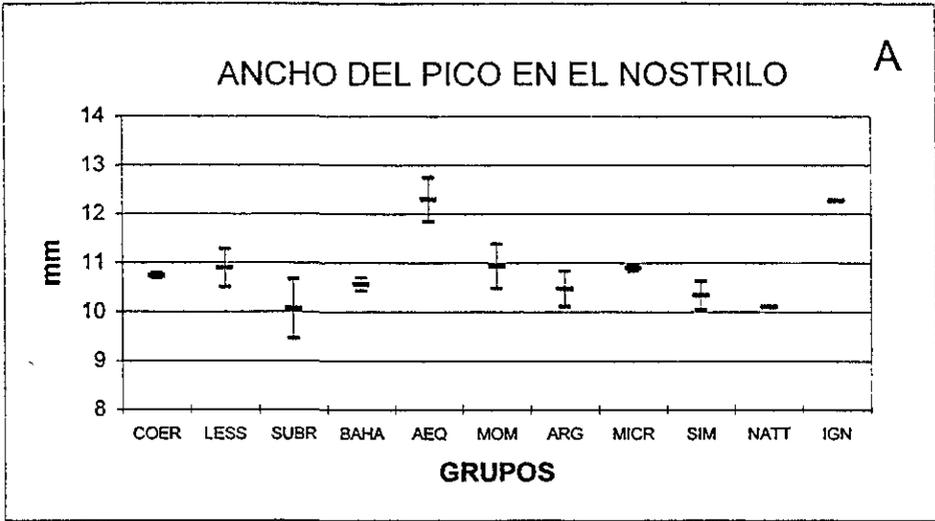


Figura 10.- Gráficas de los promedios de las variables merísticas para los machos por grupos fenéticos.

A) Ancho del Pico en el Nostrilo

B) Tarso

grupos *ignobilis* y *aequatorialis* son los de mayores promedios en la altura del pico en el nostrilo, mientras que los grupos *argenticinctus* y *nattereri* son los de menores valores. La Figura 10 A y B, muestra que en el ancho del pico en el nostrilo y tarso, respectivamente, los grupos *ignobilis* y *aequatorialis* vuelven a ser los de mayores promedios y los grupos *subrufescens* y *nattereri* los de menor tamaño. La Figura 11A muestra que para la cuerda alar los grupos *ignobilis* y *aequatorialis* son los de mayores valores, mientras que los grupos *subrufescens* y *argenticinctus* como los de promedios menores. La Figura 11B muestran los promedios para la rectriz central derecha completa que estuvo presente sólo en tres grupos, de los cuales el grupo *momota* presentó los mayores valores. En la Figura 12A para la rectriz central derecha, se observa que los grupos de mayor tamaño son *aequatorialis* e *ignobilis* y *bahamensis* es el menor valor. La Figura 12B muestra que para el raquis desnudo derecho, el grupo *ignobilis* es el de mayor tamaño, mientras que el grupo *momota* es el de menor valor. Por último, en la Figura 13 se observa que para la raqueta derecha, el grupo *aequatorialis* tiene el valor mayor y los grupos *coeruliceps* y *bahamensis* tienen los menores promedios.

ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE COLORACIÓN

En el estudio taxonómico de las aves los patrones del plumaje han jugado un papel muy importante. Sin embargo, hoy en día es sabido que representan un conjunto de caracteres difíciles de cuantificar por lo que en muchos casos se observan de manera subjetiva, y debido a esto muchos investigadores no los consideran adecuados y prefieren el empleo de otros caracteres. Es factible caer en cuestiones subjetivas cuando se trabaja con coloración y patrones de plumajes, pero en el caso de estudios de variación geográfica de especies con una amplia distribución, las diferencias en los patrones de coloración son fáciles de apreciar y de asignar a estados de carácter. Es posible que en algunos casos exista confusión, pero considerando que la revisión de los ejemplares se hace sin tener ninguna consideración *a priori* como subespecie o localidad a la que pertenecen y que después de un proceso de análisis con programas estadísticos y taxonómicos, se observa que existe una serie de agrupaciones lógicas bajo un contexto geográfico y muy probablemente biogeográfico y evolutivo, es indudable que el plumaje sigue siendo una de las principales fuentes de caracteres para la taxonomía en este caso, del complejo *Momotus momota*.

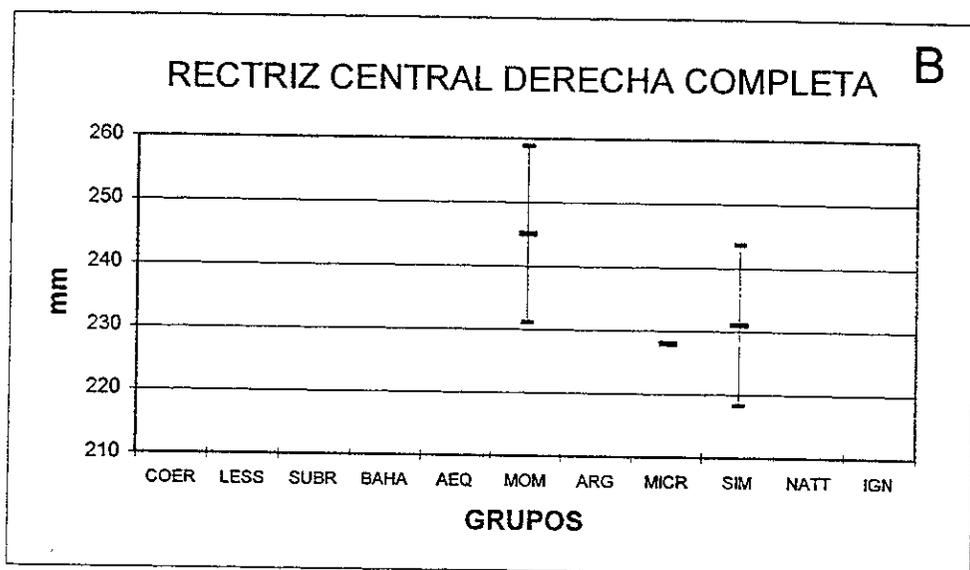
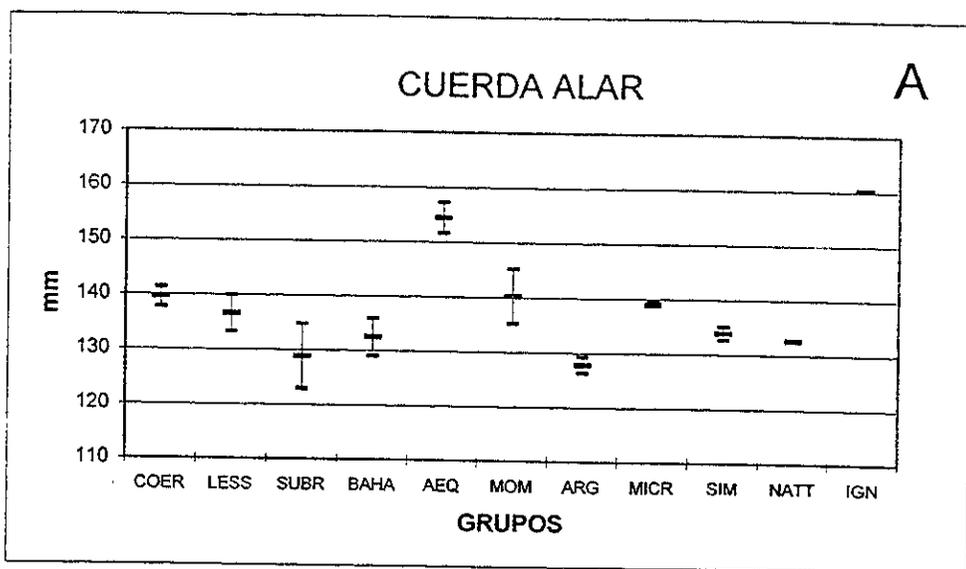


Figura 11.- Gráficas de los promedios de las variables merísticas para los machos por grupos fenéticos.

A) Cuerda Alar (CA).

B) Rectriz Central Derecha Completa (R CDC).

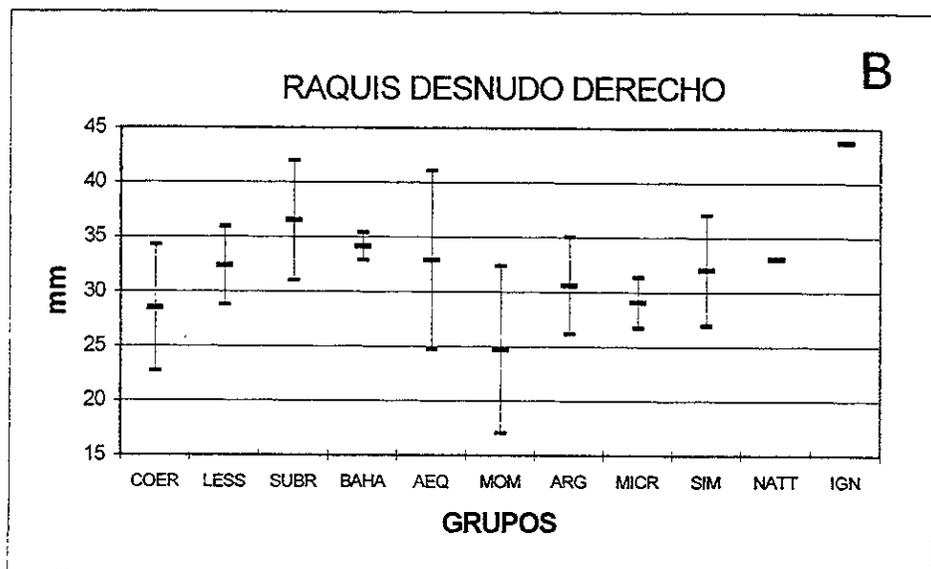
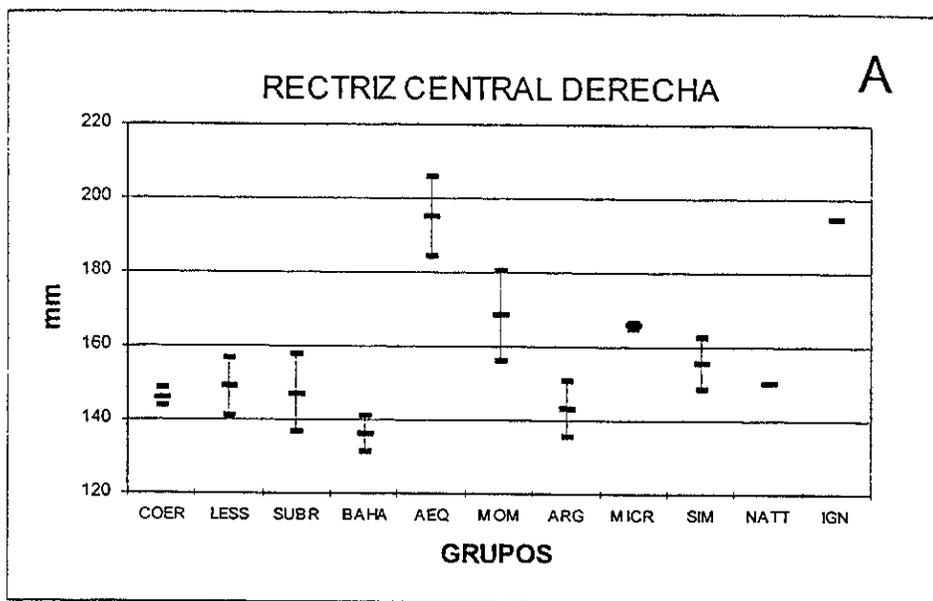


Figura 12.- Gráficas de los promedios de las variables merísticas para los machos por grupos fenéticos.

A) Rectriz Central Derecha (RCD).

B) Raquis Desnudo Derecho (RDD).

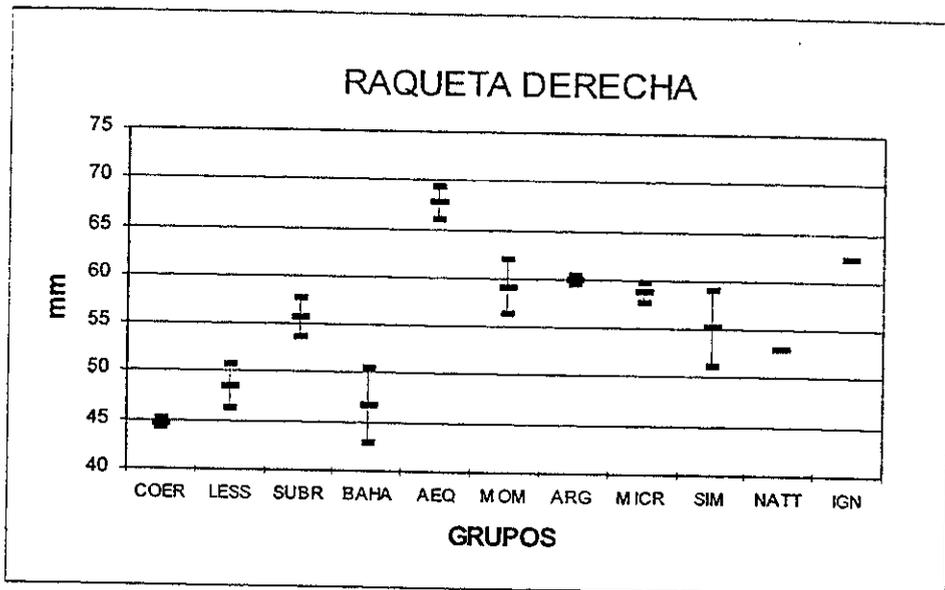


Figura 13.- Gráficas de los promedios de las variables merísticas para los machos por grupos fenéticos. Raqueta Derecha (RD).

Para los 11 grupos fenéticos, se elaboró una tabla con las frecuencias de cada uno de los estados de carácter por grupo (Cuadro 9) de tal manera que al graficarlos (Figuras 14 a 25) se observa la variación de cada carácter en un contexto geográfico norte-sur, algunos de los cuales mostraron clinas muy claras. Las frecuencias de los caracteres tienen mucha variación ya que se presentaron aquellos que sólo codificaron para un solo estado de carácter (frecuencia del 100%) y otros en los que codificaron para todos o casi todos los estados de carácter definidos. Los grupos mostraron una combinación de caracteres muy particular a cada uno de ellos. Se presentaron caracteres exclusivos a algún grupo que en algunos casos los define y otros caracteres fueron muy variables en todos los grupos o más definidos en unos grupos y más variables en otros. Varios de ellos mostraron clinas definidas de norte a sur, aunque en algunos casos, en los grupos sureños reaparecen las codificaciones de grupos más norteños. Con el fin de entender mejor estos patrones de coloración, a continuación se analizan cada uno de los caracteres y sus estados de carácter con relación a los grupos.

CORONA. Se presenta una clina norte-sur. La corona azul define al grupo *coeruliceps*; la corona negra mezclada con azul es en general es escasa pero presentó su mayor frecuencia en el grupo *lessonii* y fue rara en *subrufescens*, *aequatorialis* y *momota*; en el resto de los grupos se presenta sólo la corona negra (Figura 14A).

BANDA QUE RODEA A LA CORONA. En los grupos donde la parte posterior presentó violeta, generalmente fue muy contrastante con la parte anterior como en los grupos *subrufescens*, *bahamensis*, *momota*, *microstephanus*, *simplex* y *nattereri*. Cabe resaltar que en todos los ejemplares del grupo *ignobilis* las partes anteriores y posteriores de la banda no fueron contrastantes a diferencia de los grupos geográficamente adyacentes (Figura 14B).

MITAD ANTERIOR DE LA BANDA QUE RODEA A LA CORONA (FRENTE). Se presenta una clina norte-sur. La frente de color verde lima tiene su mayor frecuencia en el grupo *coeruliceps* y rara vez en *lessonii*; la frente azul aqua se presentó con mayor ocurrencia en los grupos *coeruliceps* y *subrufescens* y rara vez en *lessonii* y *simplex*; la frente azul se presentó en el resto de los grupos (Figura 15A).

MITAD POSTERIOR DE LA BANDA QUE RODEA A LA CORONA. Se presenta una clina norte-sur. La coloración azul turquesa se presenta con mucha frecuencia en el grupo *coeruliceps* y rara vez en los grupos *lessonii* y *subrufescens* y vuelve a presentarse con frecuencia baja en *ignobilis*; las coloraciones azul con violeta y violeta con poco azul se presenta principalmente en los grupos *lessonii*, *bahamensis*, *aequatorialis*, *argenticinctus* e *ignobilis*; la coloración violeta presenta su mayor frecuencia en el grupo *subrufescens*; la coloración violeta que forma una banda muy ancha que se extiende hasta los lados se presenta en casi la totalidad del grupo *momota*, con frecuencia

ESTADO DE CARÁCTER	FRECUENCIAS DE LOS CARACTERES POR GRUPO										
	GRUPO										
	COER	LESS	SUBR	BAHA	AEQ	MOM	ARG	MICRO	SIM	NATT	IGN
1,1	100										
1,2		20,2	1,0		12,0	2,0					
1,3		79,8	99,0	100	88,0	98,0	100	100	100	100	100
2,1	53,5	43,7	94,5	100	49,0	100	47,5	85,0	100	100	
2,2	46,5	56,3	5,5		51,0		52,5	15,0			100
3,1	68,0	5,7									
3,2	32,0	9,1	41,8						13,6		
3,3		85,2	58,2	100	100	100	100	100	86,4	100	100
4,1	88,5	8,9	3,4								20,0
4,2	13,5	70,5	3,2	12,5	69,3		65,0	10,0	9,1		80,0
4,3		20,6	13,9	81,5	8,2	8,5	35,0	7,5	45,5	41,7	
4,4			79,5	6,0	10,0			16,5	13,6	8,3	
4,5					12,5	91,5		66,0	31,8	5,0	
5,1			94,5	81,5	17,5	87,5	73,5	70,0	50	66,6	
5,2	95,0	38,9	2,2	18,5	12,0	12,5	26,5	17,5	50	33,4	20,0
5,3	5,0	81,1	3,3		70,5			12,5			80,0
6,1	100	100	100	100	100	19,9	100	57,5	100	100	100
6,2						71,8		42,5			
6,3						8,3					
7,1	31,5	8,5	6,5		82,5	6,6	4,0	10,0			60,0
7,2	36,5	84,4	3,1			27,4	10,0	5,0			
7,3	32,0	7,1	62,0	12,5	12,5	62,6	82,0	85,0	86,4	100	40,0
7,4			28,4	87,5	5,0	3,4	4,0		13,6		
8,1	58,5	1,9	75,3		5,0	32,3	29,0		13,6		
8,2	41,5	98,1	24,7	6,0	95,0	56,3	71,0	100	54,6	8,4	100
8,3				94,0		1,4			31,8	91,6	
9,1	100	73,8	92,4	100	86,8	92,6	100	92,5	100	100	100
9,2		26,2	7,6		13,2	7,4		7,5			
10,1		21,1		37,5			56,0	7,5	4,5	16,8	
10,2	100	11,3	13,6				31,5		4,5		
10,3			13,8								
10,4		23,4		62,5	83,0	56,0	12,5	70,0	36,5	41,6	40,0
10,5		15,4	1,1		8,2	0,7		2,5	13,6		
10,6		1,1	47,4		5,0			5,0			
10,7		18,7				1,3		7,5			60,0
10,8		8,5	23,0		3,8	26,3		7,5	27,3	41,6	
10,9		0,5	1,1			14,6			13,6		
11,1	100	21,4	67,3			13,1	42,0	21,5	61,9	80,0	
11,2		47,2	20,8	87,5	35,5	69,0	58,0	64,5	38,1	20,0	75,0
11,3		9,6	3,1	12,5		0,6		11,0			25,0
11,4		21,8	8,8		64,5	17,3		3,0			
12,1	100	19,2	60,1	6,0		13,6	43,0	20,5	50	81,8	
12,2		80,8	39,9	94,0	100	86,4	57,0	79,5	50	18,2	100
13,1	16,0	43,0	5,0		95,0	87,0		80,5	86,7	54,5	100
13,2	84,0	57,0	95,0	100	5,0	13,0	100	19,5	13,3	45,5	
14,1						48,9		10	9,5		
14,2	100	100	100	100	100	51,1	100	90	90,5	100	100
15,1	100	38,1	69,9	6,0	10,0	16,4	50,0	22,5	63,6	83,3	20,0
15,2		61,9	30,1	94,0	90,0	83,6	50,0	77,5	36,4	16,7	80,0
16,1	44,0	22,9	10,0		26,7	24,5	68,5	5,5			
16,2	22,0	68,4	78,2	100	17,5	72,9	31,5	74,0	100	100	
16,3	34,0	8,7	11,8		55,8	2,5		20,5			100
17,1	59,0	24,8	47,0	100	87,5	75,3	77,5	87,5	59,1	58,3	60,0
17,2	41,0	53,5	53,0		12,5	24,7	22,5	12,5	40,9	41,7	40,0
17,3		21,7									
18,1	80,0	32,7				1,8	5,5	5,0			
18,2	20,0	21,5	1,1		52,5	8,0	5,5	15,0	4,5	16,7	80,0
18,3		35,8	7,0		42,5	67,3	71,0	25,0	50,0	75,0	20,0
18,4			31,7			0,7	18,0		4,5		
18,5		10,0	39,3			22,2		42,5	41,0	8,3	
18,6			20,9		5,0			12,5			
18,7				100							

Cuadro 9.- La tabla muestra el valor de frecuencia (en %) para cada uno de los estados de carácter empleados en los grupos. El valor de 100 indica que todos los ejemplares de ese grupo presentaron esa codificación (y por lo tanto ninguna otra dentro de ese mismo carácter), mientras que las celdas vacías indican lo contrario.

19.1	64.0	46.6	2.2		8.2	24.2		12.5			60.0
19.2	36.0	2.8									
19.3		26.8	4.7		86.8	24.5	58.5	25.0		8.3	40.0
19.4		21.8				32.6		42.5	54.5	83.4	
19.5			39.2				41.5		45.5		
19.6			36.7			9.7		20.0		8.3	
19.7			17.2	100	5.0	9.0					
20.1	100	32.5	76.4	100	95.0	81.3	69.0	67.5	54.6	41.7	80.0
20.2		55.5	7.1			2.1	25.0	10.0	22.7	50.0	20.0
20.3		12.0	13.7		5.0	11.1	6.0	22.5	22.7	8.3	
20.4			2.8			5.5					
21.1	27.0	40.7	1.0				10.0		22.7	58.4	
21.2	64.0	5.5									
21.3		19.8	1.5				30.0	5.0		8.3	
21.4	5.0	21.7	18.8		82.5	11.1	44.0	25.0	59.1	25.0	100
21.5		3.8	10.5			34.3					
21.6	4.0	3.5	18.0			4.1	10.0	12.5	18.2		
21.7		5.0	50.2		17.5	45.6	6.0	50.0		8.3	
21.8				100		2.8		7.5			
22.1	4.0	5.0									
22.2	72.0										40.0
22.3	24.0	30.7			56.8	2.5		12.5	13.6	58.4	60.0
22.4						8.5	83.0	5.0			
22.5		1.5	2.2		12.5	48.5	6.0	20.0			
22.6		31.2	5.5		25.7	4.7		7.5	31.8	25.0	
22.7		6.7	29.1			6.3	11.0		41.0		
22.8		17.8	14.9			13.7		50.0	4.5	8.3	
22.9		1.5	48.3		5.0	13.1		5.0	9.1	8.3	
22.10		5.6		100		2.7					
23.1	100	100	9.7		95.0	71.3	31.0	47.5	36.4	50.0	100
23.2			90.3	100	5.0	28.7	69.0	52.5	63.6	50.0	

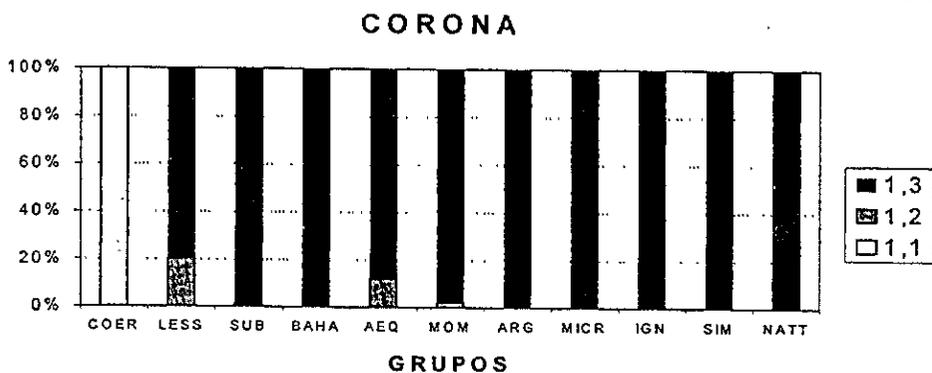
Cuadro 9 (continuación).- La tabla muestra el valor de frecuencia (en %) para cada uno de los estados de carácter empleados en los grupos. El valor de 100 indica que todos los ejemplares de ese grupo presentaron esa codificación (y por lo tanto ninguna otra dentro de ese mismo carácter), mientras que las celdas vacías indican lo contrario.

alta en los grupos *microstephanus* y *nattereri*, menor en *simplex* y rara vez en *aequatorialis*. Cabe señalar que *ignobilis* presentó este carácter más similar con los grupos del norte que con los que son geográficamente adyacentes (Figura 15B).

LÍNEA NUCAL NEGRA. Esta línea está ausente en frecuencia alta en los grupos *subrufescens* (casi en su totalidad), *bahamensis*, *momota*, *argenticinctus*, *microstephanus*, con frecuencia media en *simplex* y *nattereri* y bajas en *aequatorialis*; la línea interrumpida está en casi la totalidad del grupo *coeruliceps* y con frecuencia media en *simplex*; la línea bien definida es muy frecuente en los grupos *lessonii*, *aequatorialis* e *ignobilis* y rara en *coeruliceps*, *subrufescens* y *microstephanus*. De nuevo, es importante señalar que el grupo *ignobilis* presenta este carácter más similar con grupos más norteños que con los geográficamente adyacentes (Figura 16A).

CASTAÑO ROJIZO DE LA REGION NUCAL. Presente sólo en dos grupos: *momota*, donde la mayor frecuencia lo presenta restringido a la porción dorsal y rara vez es extenso abarcando los lados de la cabeza, y en *microstephanus* poco menos de la mitad de los ejemplares lo presentaron restringido a la porción dorsal (Figura 16B).

A



B

BANDA QUE RODEA A LA CORONA

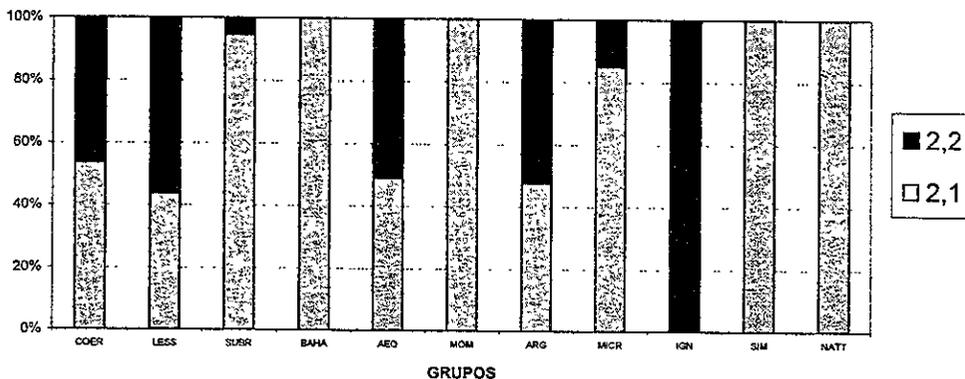


Figura 14.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 1,1 completamente azul; 1,2 negra mezclada con azul; 1,3 negra

B) 2,1 las partes anterior y posterior son muy contrastantes; 2,2 las partes anterior y posterios no son muy contrastantes.

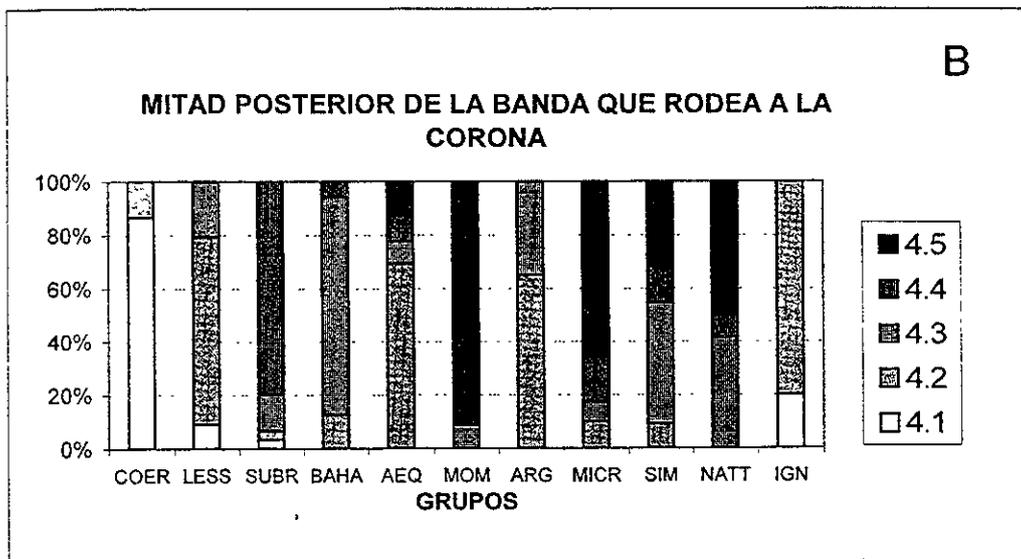
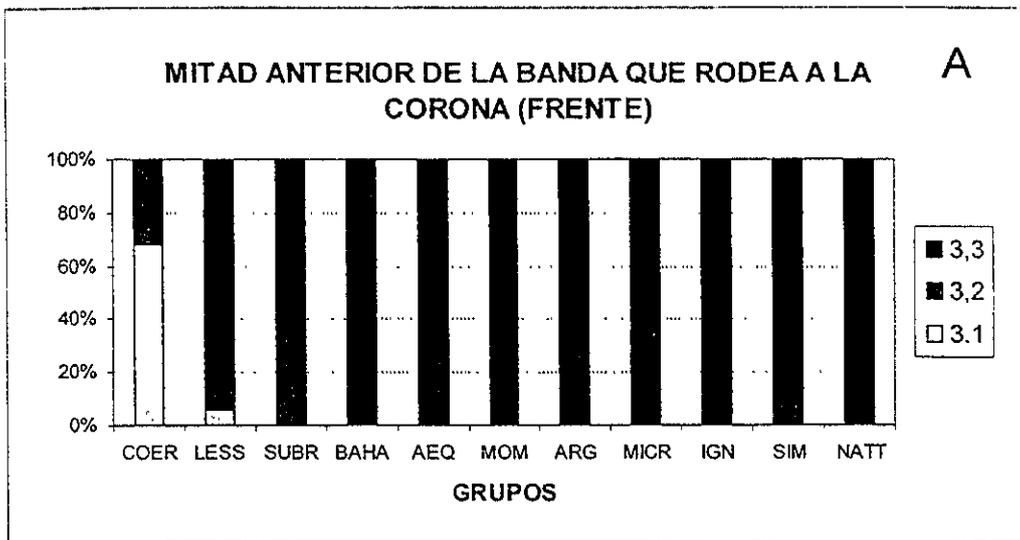


Figura 15.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 3,1 verde lima, 3,2 azul aqua; 3,3 azul (en ocasiones con algo violeta)

B) 4,1 azul turquesa, 4,2 azul con violeta; 4,3 violeta (con poco azul); 4,4 violeta; 4,5 violeta (banda muy ancha que se extiende hasta los lados)

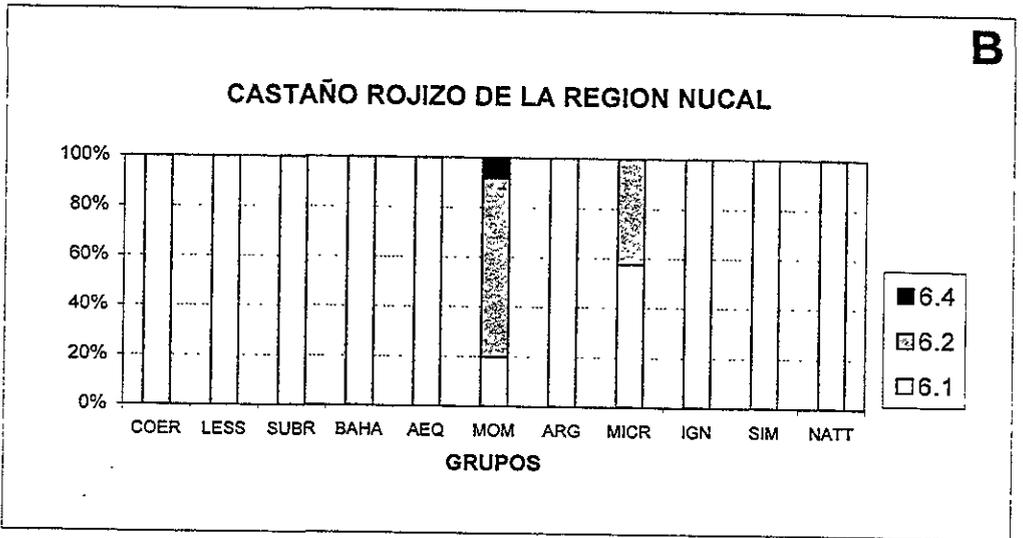
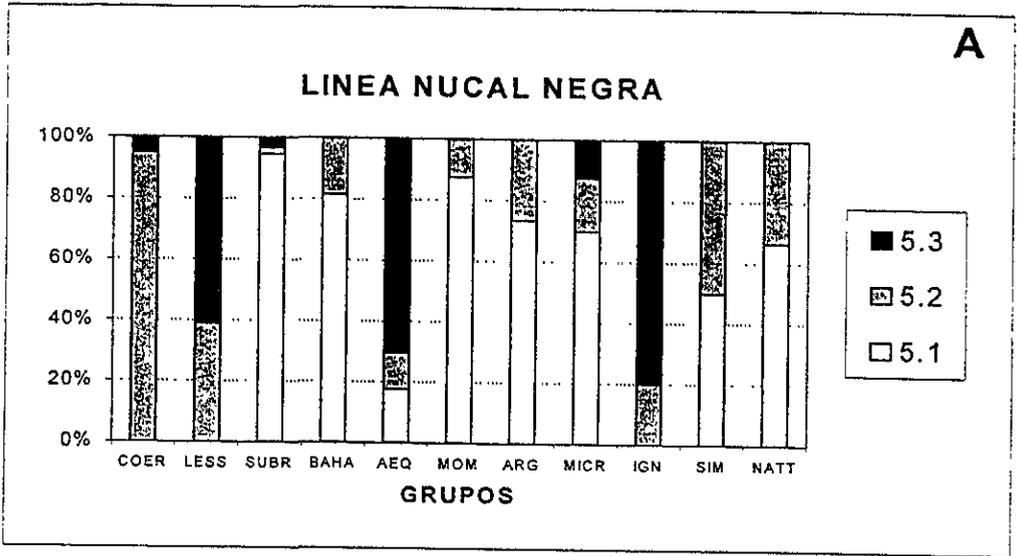


Figura 16.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 5,1 ausente; 5,2 interrumpida por las plumas azules o violetas de la banda que rodea a la corona; 5,3 bien definida
 B) 6,1 ausente; 6,2 restringida a la parte dorsal; 6,3 extensa abarcando los lados de la cabeza

REGIÓN MALAR. Esta región es completamente negra principalmente en los grupos *aequatorialis* e *ignobilis*, en los otros grupos es poco frecuente o rara; presenta azul con mayor frecuencia en el grupo *lessonii*, con menor ocurrencia en *coeruliceps* y *momota* y raro en otros grupos; presenta azul con violeta con mayor frecuencia en los grupos *subrufescens*, *momota*, *argenticinctus*, *microstephanus* y *simplex* y en la totalidad de *nattereri* y con menor ocurrencia en *coeruliceps* e *ignobilis*; presenta violeta con muy alta frecuencia en *bahamensis*, menos frecuente en *subrufescens* y rara vez en otros grupos (Figura 17A).

AZUL DE LA REGIÓN AURICULAR (EXTENSION). Es escaso con alta frecuencia en los grupos *coeruliceps* y *subrufescens*; está bien definido en casi la totalidad de los ejemplares de los grupos *lessonii* y *aequatorialis* y en la totalidad de los grupos *microstephanus* e *ignobilis*; y es muy extenso hasta unirse con el azul del píleo en casi todo el grupo *bahamensis* y *nattereri*, menos frecuente en *simplex* y muy raro en *momota* (Figura 17B).

AZUL DE LA REGIÓN AURICULAR. Es completamente azul en la gran mayoría de los grupos y está mezclado con violeta en frecuencia baja a rara en *lessonii*, *subrufescens*, *aequatorialis*, *momota* y *microstephanus*, grupos que geográficamente están contiguos, la mayoría de las unidades donde se presentó se ubican desde Oaxaca, México, hasta las cordilleras de Colombia (Figura 18A).

DORSO. Es un carácter muy variable y casi todos los grupos presentaron más de una codificación. La coloración verde con ligero tono amarillo está en la totalidad del grupo *coeruliceps*; la coloración verde muy amarillento sólo se presentó en el grupo *subrufescens* con bajas frecuencias; la coloración verde olivo con castaño en la porción anterior tuvo la más alta frecuencia en el grupo *ignobilis* y la coloración que mayores frecuencias tuvo fue el verde con ligero olivo que se presentó en casi todos los grupos; el resto presentó gran variación entre los grupos y sus frecuencias (Figura 18B).

RECTRICES. La coloración verde se presentó en la totalidad del grupo *coeruliceps*; la coloración verde con las puntas más azules tuvo frecuencias medias y altas en todos los grupos; las rectrices azules presentaron frecuencias bajas y raras en varios grupos y las azules con violeta aparecen con frecuencias bajas a raras en *lessonii*, *subrufescens*, *aequatorialis*, *momota* y *microstephanus*, que son grupos adyacentes, pero que la distribución de este estado de carácter no es geográficamente lógica ya que se presenta en casi todas las unidades de *lessonii*, sólo el sur del grupo *subrufescens* (OGU 25), todo el grupo *aequatorialis*, el norte de *microstephanus* (OGU 45) y la región central del grupo *momota*, es decir, no hay un continuo geográfico en la presencia de esta coloración (Figura 19A).

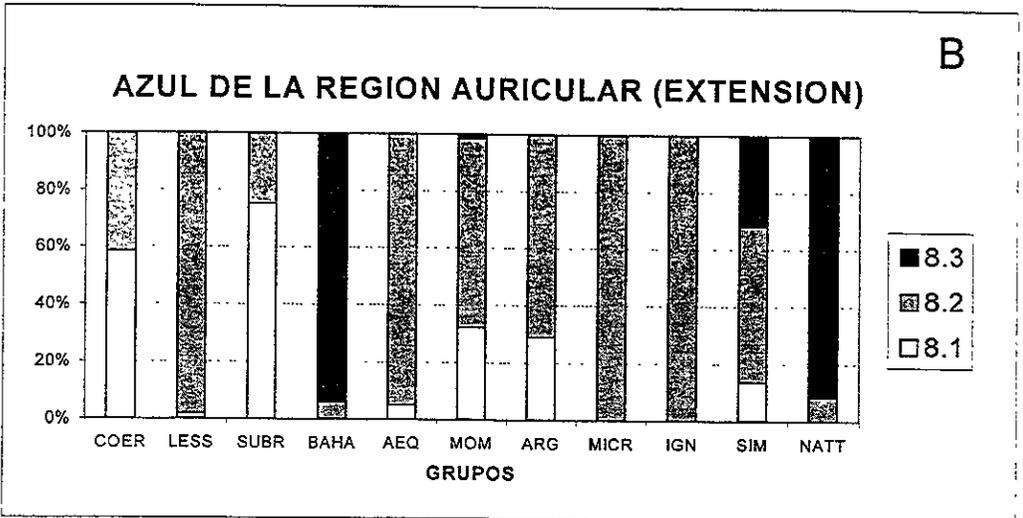
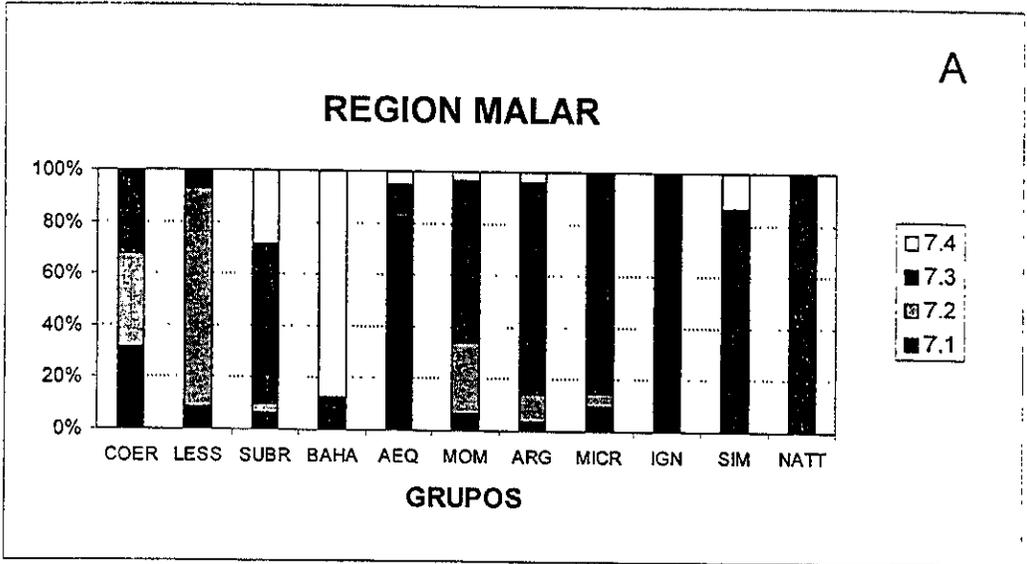


Figura 17.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 7,1 negra, 7,2 azul; 7,3 azul con violeta; 7,4 violeta

B) 8,1 escaso, 8,2 bien definido; 8,3 muy extenso hasta unirse con el azul del pileo

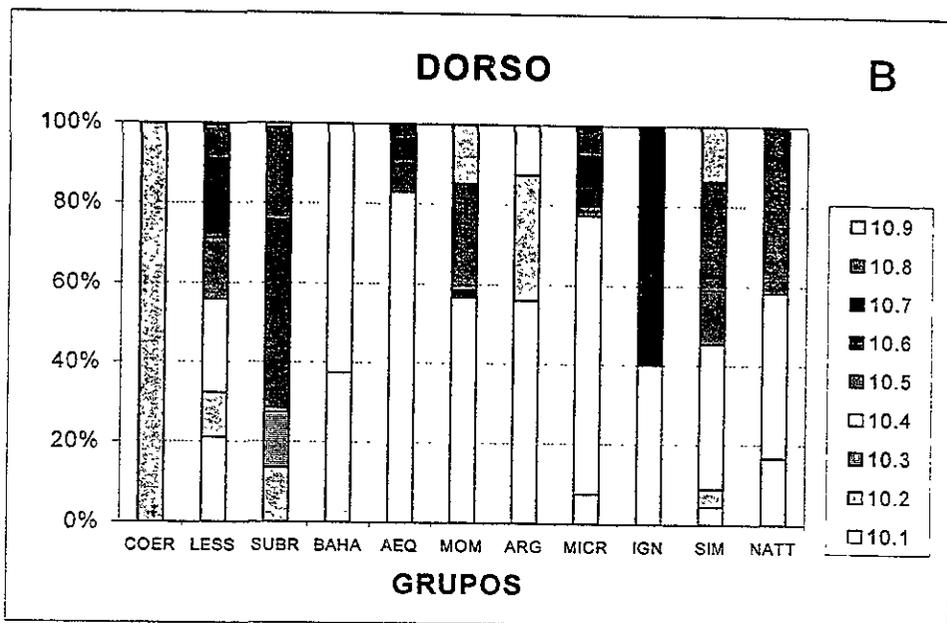
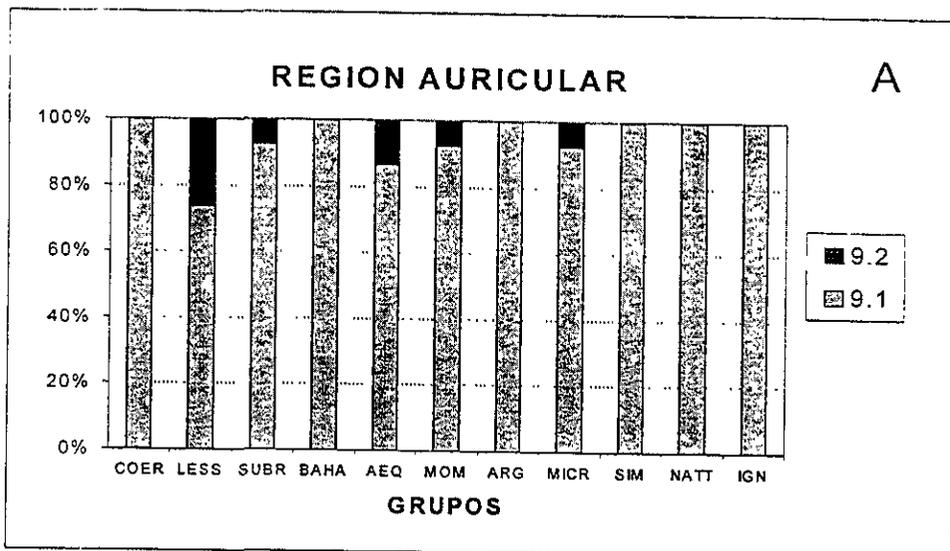


Figura 18.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 9,1 con azul, 9,2 con azul y violeta

B) 10,1 verde; 10,2 verde con ligero tono amarillo; 10,3 verde muy amarillento; 10,4 verde con ligero tono olivo; 10,5 verde olivo; 10,6 verde olivo con castaño; 10,7 verde olivo con castaño en la porción anterior; 10,8 verde olivo oscuro; 10,9 olivo castaño

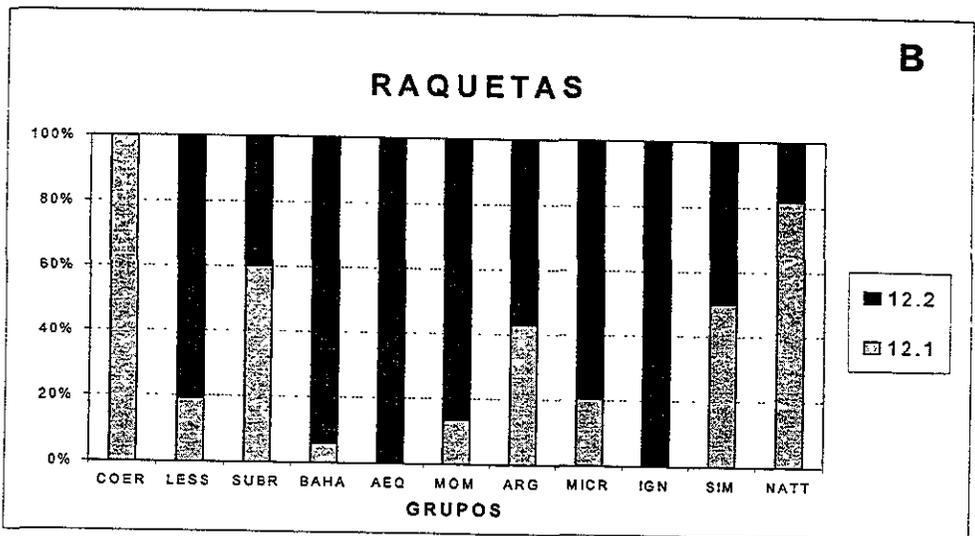
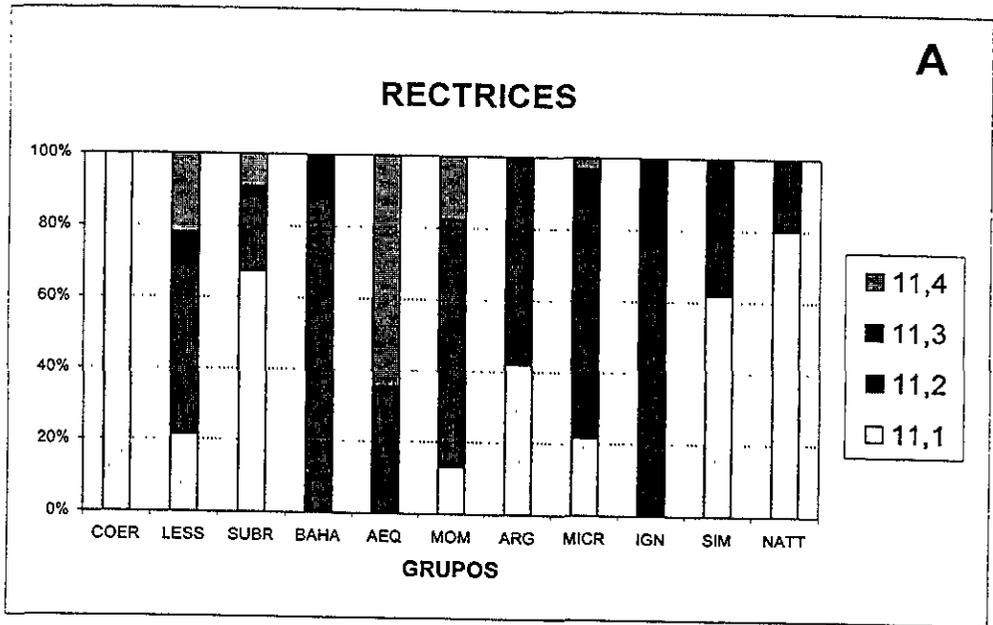


Figura 19.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 11,1 verde; 11,2 verde con las puntas más azules; 11,3 azul; 11,4 azul con violeta

B) 12,1 azul más claro (en ocasiones con algo de verde), 12,2 azul (en ocasiones con algo de violeta)

RAQUETAS. Las raquetas azules con algo de verde se presentaron en la totalidad del grupo *coeruliceps* y con frecuencias medias en *subrufescens* y *nattereri*, las raquetas azules con algo de violeta están en la totalidad de *aequatorialis* e *ignobilis* y con altas frecuencias en el resto de los grupos (Figura 19B).

PUNTA DE LAS RAQUETAS. Las raquetas presentan negro muy delgado o está ausente con una frecuencia alta en los grupos del sur: *aequatorialis*, *momota*, *microstephanus*, *simplex* y en la totalidad de *ignobilis*; el negro de las puntas es muy ancho en la totalidad de los grupos *bahamensis* y *argenticinctus* y con muy alta ocurrencia en *coeruliceps* y *subrufescens* (Figura 20A).

RAQUIS DESNUDO. Sólo en tres grupos existe el raquis que no está desnudo en ejemplares adultos: el grupo *momota* que presentó prácticamente la mitad de los ejemplares analizados con esta codificación y en los grupos *microstephanus* (dos ejemplares de la OGU 45) y *simplex* (tres ejemplares de las OGUs 59 y 60) lo que resultó una frecuencia muy baja; existe la posibilidad de que fueran individuos que hubieran perdido las rectrices centrales y estuvieran en el proceso de formación de raquetas (Figura 20B).

PRIMARIAS. Las primarias son verde turquesa en la totalidad del grupo *coeruliceps* y con frecuencias medias en *subrufescens*, *argenticinctus*, *simplex* y *nattereri*; la coloración azul turquesa se presentó en todos los grupos (excepto *coeruliceps*) con frecuencias variables pero las más altas estuvieron en los grupos *bahamensis*, *aequatorialis*, *momota*, *microstephanus* e *ignobilis* (Figura 21A).

CORBATA. La corbata fue completamente negra con frecuencias bajas en varios grupos; con coloración azul se presentó en la totalidad de los grupos *bahamensis*, *simplex* y *nattereri* y con verde en la totalidad del grupo *ignobilis*, el resto de los grupos presentó mucha variación (Figura 21B).

REGIÓN VENTRAL (PECHO Y ABDOMEN SUPERIOR). Estas partes se presentaron de forma completamente uniforme en todos los grupos con frecuencias medias y altas, en la totalidad del grupo *bahamensis* y presentaron algo de contraste en los grupos *lessonii*, *subrufescens*, *simplex*, *nattereri* e *ignobilis* con frecuencias medias y se presentó una banda más o menos definida en el pecho y porción inferior de la garganta sólo en el grupo *lessonii* con una frecuencia baja (Figura 22A).

REGIÓN VENTRAL (PECHO Y ABDOMEN SUPERIOR). Se observa una tendencia clinal norte-sur donde la coloración más verde predomina en el norte y la más castaña en el sur. La coloración verde con tono azulado presentó su mayor frecuencia en los grupos *coeruliceps* y *lessonii*; el color verde tiene mayor ocurrencia en *ignobilis* y variable en otros grupos; el castaño

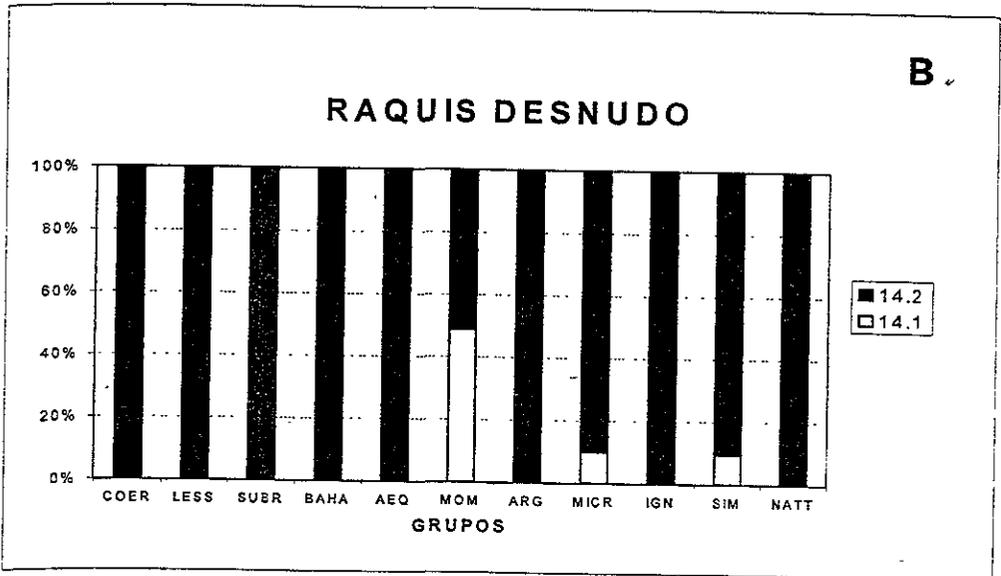
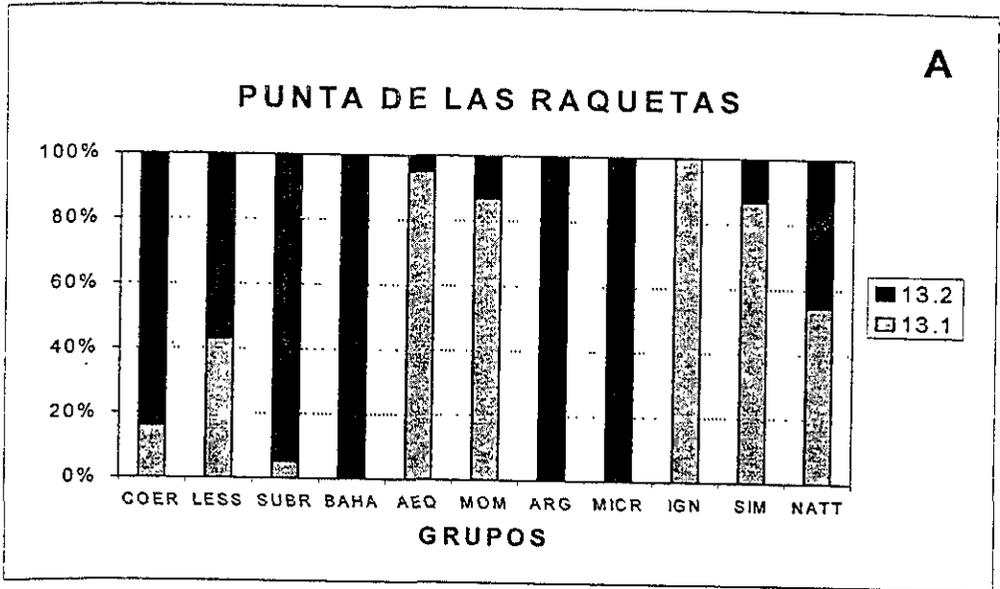


Figura 20.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 13,1 sin negro o muy delgado; 13,2 negro ancho

B) 14,1 ausente (en esta porción las láminas son más delgadas); 14,2 completamente desnudo

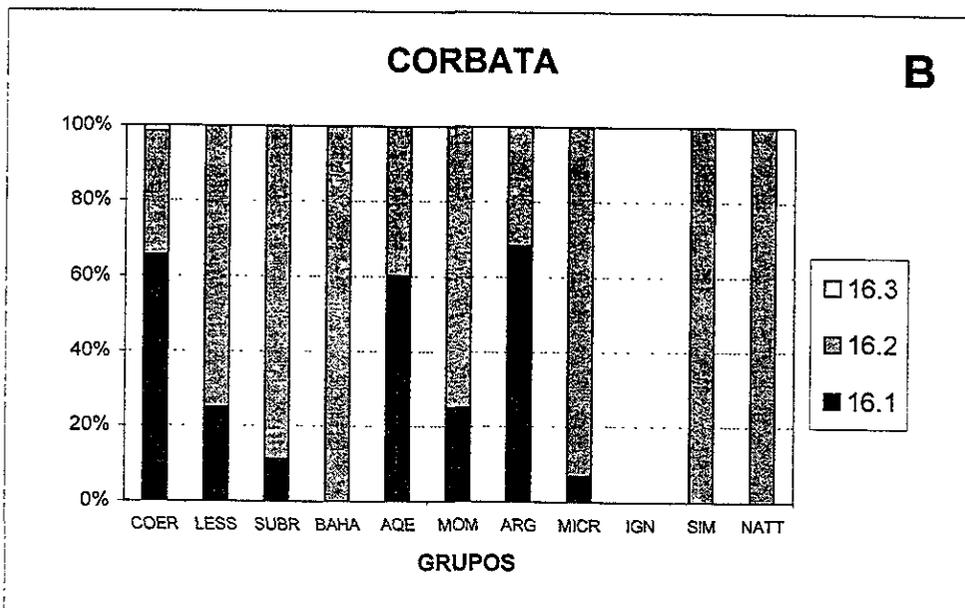
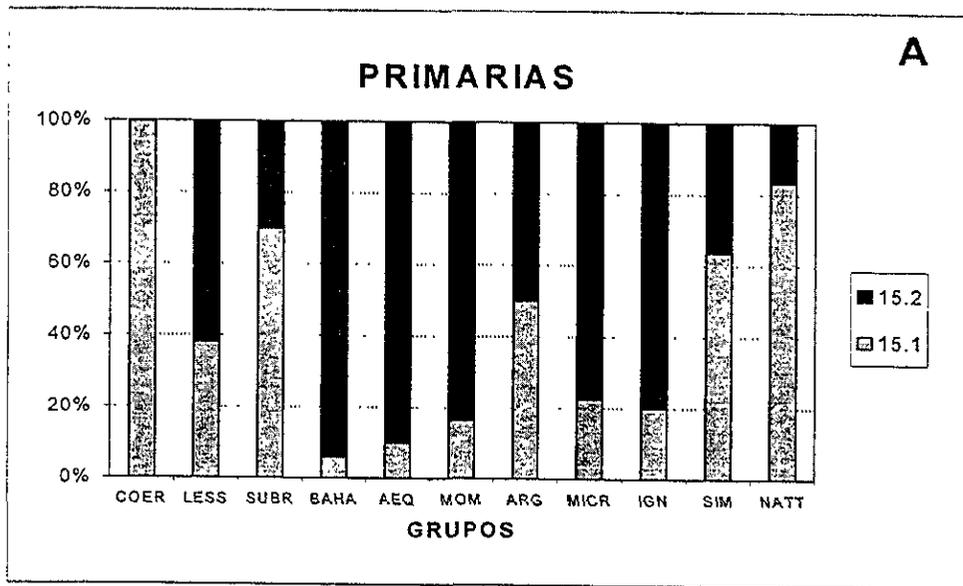


Figura 21.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 15,1 verde turquesa; 15,2 azul turquesa (en ocasiones con algo violeta)

B) 16,1 sólo negra; 16,2 con azul; 16,3 con verde

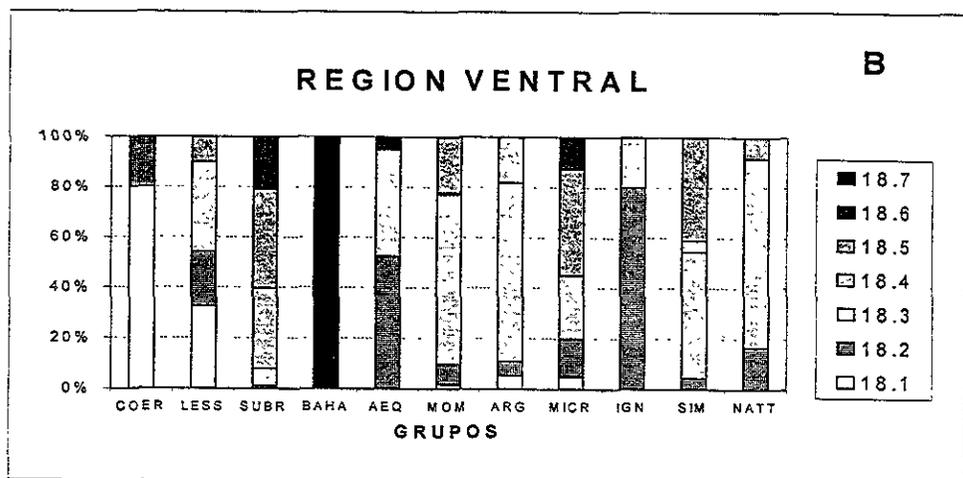
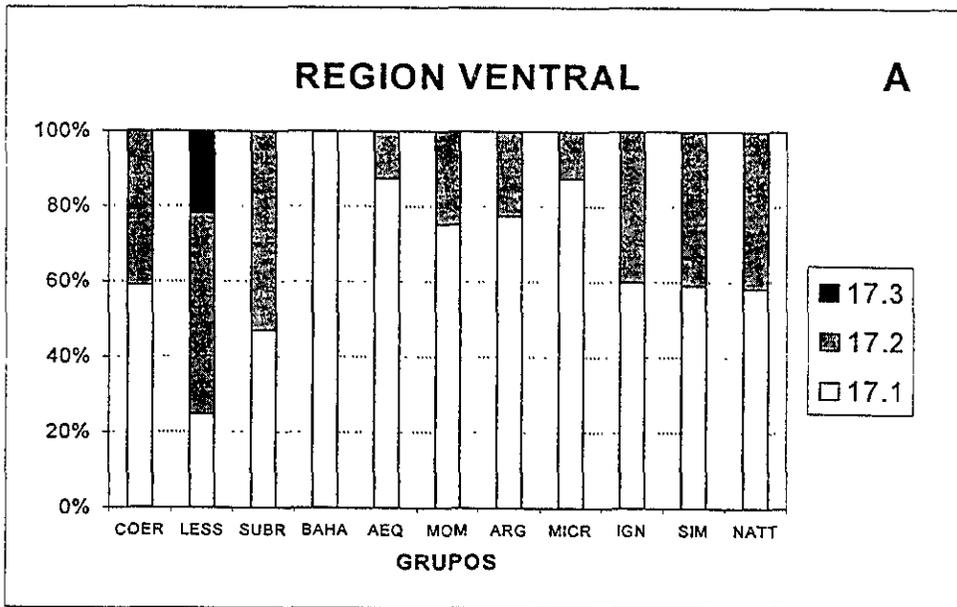


Figura 22.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.
 A) 17,1 completamente uniformes; 17,2 con algo de contraste; 17,3 banda más o menos bien definida en el pecho y porción inferior de la garganta.
 B) 18,1 verde con tono azulado; 18,2 verde; 18,3 castaño verdoso; 18,4 castaño claro; 18,5 castaño; 18,6 castaño oscuro; 18,7 castaño rojizo.

verdoso se presentó con las frecuencias más altas en *momota* y *argenticinctus*; las coloraciones castañas se presentaron con frecuencias variables en todos los grupos (excepto *coeruliceps*) y el grupo *bahamensis* fue en su totalidad de color castaño rojizo (Figura 22B).

ABDOMEN INFERIOR. Al igual que el carácter anterior, se observa una tendencia a que los grupos del norte tengan más coloración verde y los del sur más castaña. El color verde tiene las mayores frecuencias en los grupos *coeruliceps*, *lessonii* e *ignobilis*; el color verde con ligero tono castaño tiene mayor ocurrencia en *aequatorialis* y algo menor en *argenticinctus* e *ignobilis*; el castaño con ligero tono verde se presenta con frecuencias medias y altas en *microstephanus*, *simplex* y *nattereri*, el castaño claro y el castaño oscuro están en frecuencias medias y bajas en varios grupos; el castaño rojizo se presentó en la totalidad del grupo *bahamensis* y con muy baja frecuencia en otros grupos. Cabe resaltar que en el grupo *ignobilis* se vuelve a presentar la coloración verde con frecuencia alta (Figura 23A).

BARBILLA (CON RELACIÓN A LA GARGANTA). Fue uniforme en la totalidad de los grupos *coeruliceps* y *bahamensis* y con altas frecuencias en otros grupos; la barbilla más azul fue más frecuente en el grupo *lessonii* y *nattereri*; más verde con frecuencias muy bajas, las mayores en *microstephanus* y *simplex*; la barbilla más castaña fue muy rara y sólo se presentó en *subrufescens* y *momota* (Figura 23B).

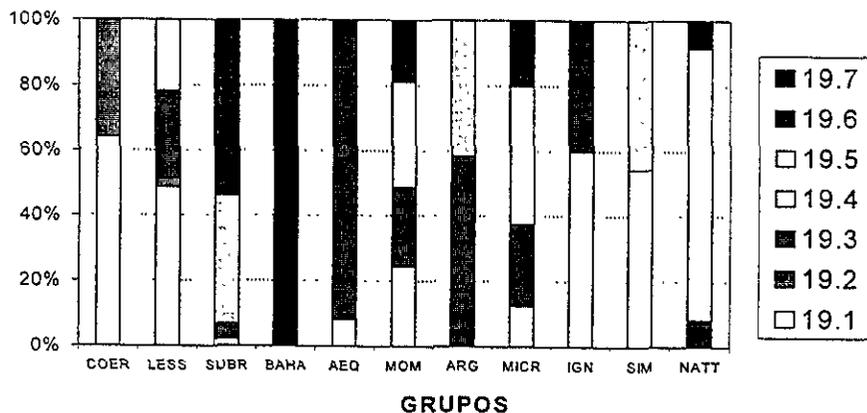
GARGANTA. También en este carácter se observa cierta tendencia a que los grupos del norte presenten la coloración más verde y los del sur más castaña. La coloración verde con ligero tono azul tuvo frecuencias bajas en varios grupos y medias en *lessonii* y *nattereri*; el verde con mucho azul fue escaso y tuvo las mayores frecuencias en *lessonii* y *argenticinctus*; los colores castaños se presentaron con frecuencias medias y bajas en varios grupos; el castaño rojizo estuvo en la totalidad del grupo *bahamensis* y muy raro en *momota* y *microstephanus*; el grupo *ignobilis* presentó en su totalidad el color verde olivo (Figura 24A).

PECHO. Fue el carácter más variable tanto en estados de carácter como en la codificación para los grupos. Los grupos *lessonii* y *momota* fueron los que presentaron mayor variación (de verde a castaño); una variación baja se presentó en *coeruliceps* e *ignobilis* y sólo el grupo *bahamensis* tuvo todos los ejemplares con la coloración castaño rojizo. Aún así, se observa que la población más norteña presenta coloración más verde y hacia el sur es más castaña, y es importante señalar que en todo el grupo *ignobilis* vuelven a presentarse más verdes (Figura 24B).

PLUMAS CRURALES En la totalidad de los grupos *coeruliceps*, *lessonii* e *ignobilis* se presentaron de forma uniforme con las partes ventrales y casi en todo el grupo *aequatorialis*; se presentó un

A

ABDOMEN



B

BARBILLA

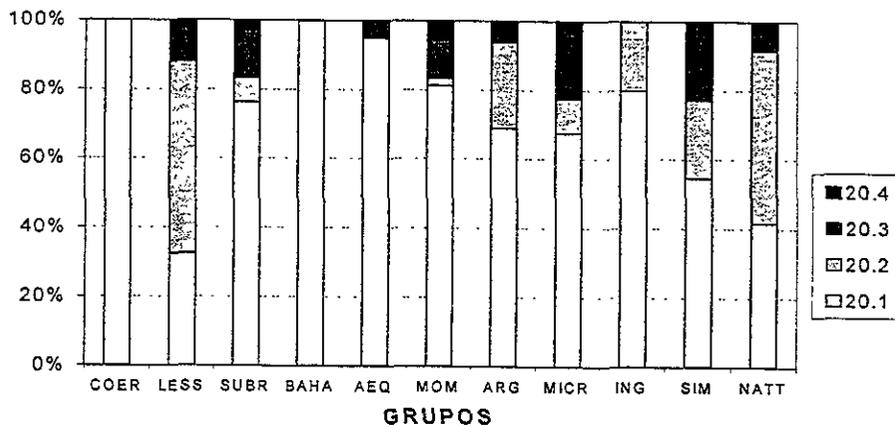


Figura 23.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.

A) 19,1 verde; 19,2 verde con tono color crema; 19,3 verde con algo de castaño, 19,4 castaño con ligero tono verde; 19,5 castaño claro; 19,6 castaño oscuro; 19,7 castaño rojizo

B) 20,1 uniforme; 20,2 más azul; 20,3 más verde; 20,4 más castaña

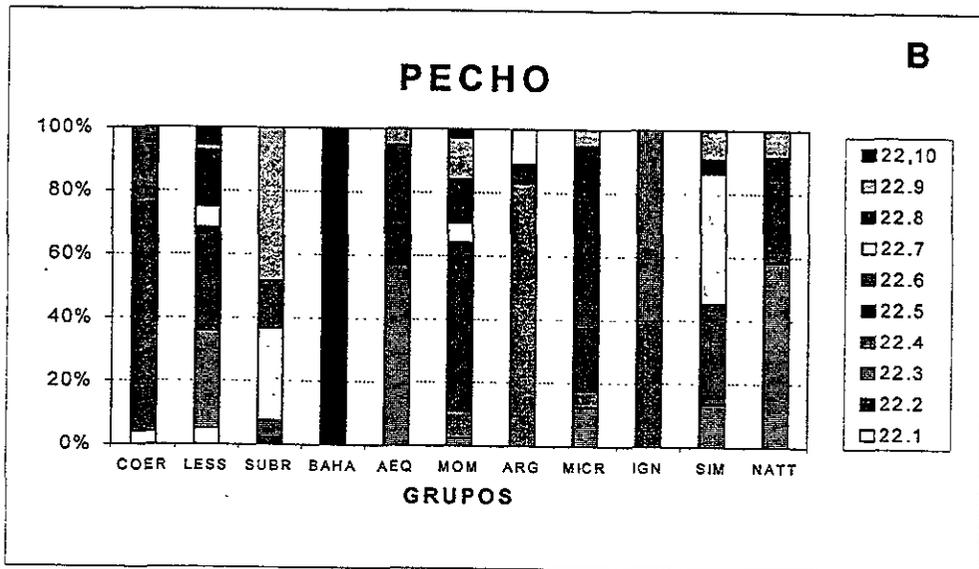
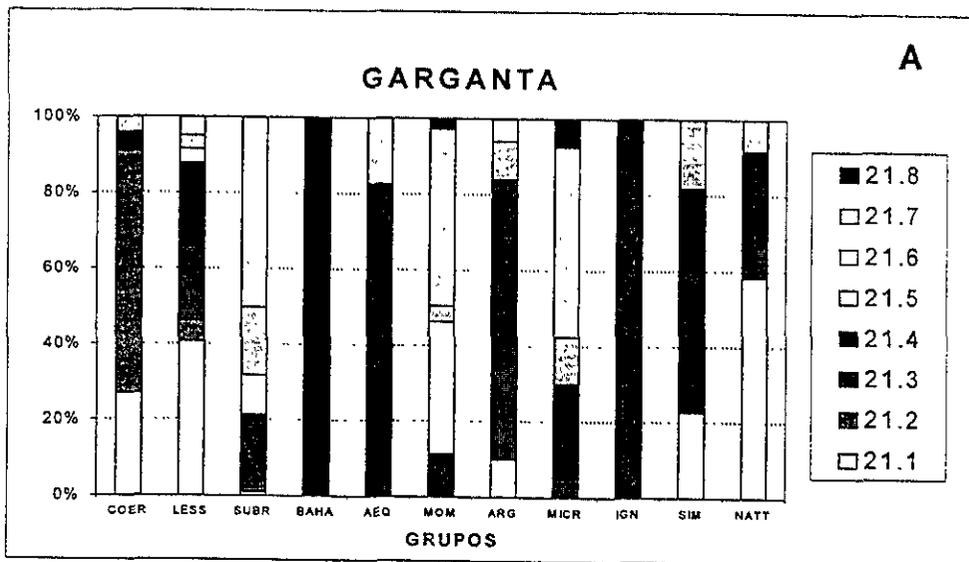


Figura 24.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.
 A) 21,1 verde (en ocasiones con ligero azul); 21,2 verde con tono azulado; 21,3 verde con mucho azul; 21,4 verde olivo; 21,5 castaño; 21,6 castaño claro; 21,7 castaño oscuro; 21,8 castaño rojizo
 B) 22,1 verde con tono azulado; 22,2 verde con ligero tono castaño; 22,3 verde con castaño; 22,4 verde con ligero olivo; 22,5 verde olivo; 22,6 castaño olivo; 22,7 castaño claro; 22,8 castaño; 22,9 castaño oscuro; 22,10 castaño rojizo

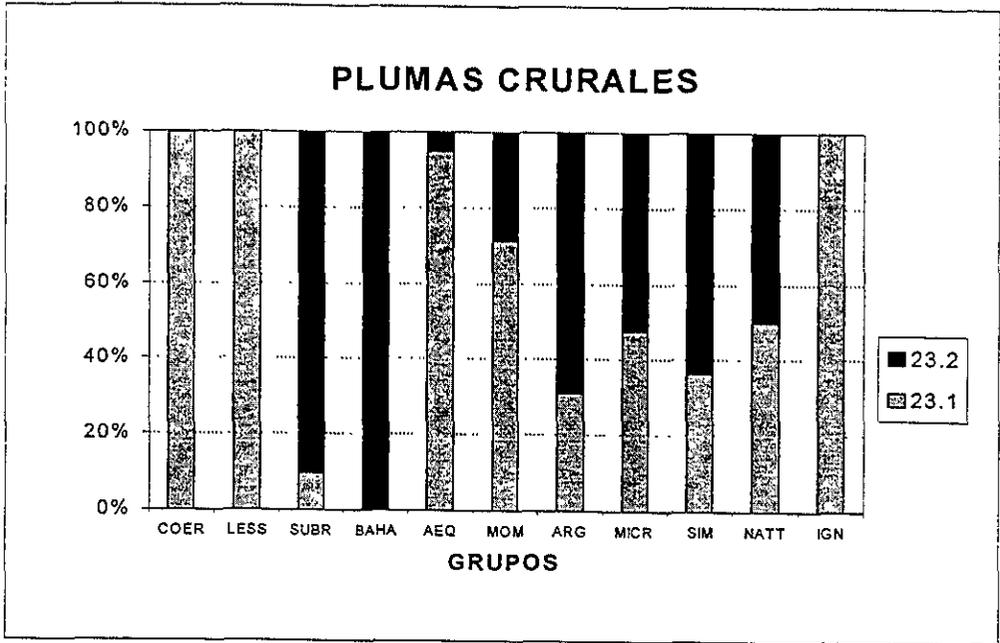


Figura 25.- Gráficas de los caracteres de coloración. Las barras muestran la frecuencia de cada estado de carácter presente en el grupo.
 23,1 uniformes con las partes ventrales; 23,2 contrastantes con las partes ventrales

contraste con las partes ventrales en todo el grupo *bahamensis* y casi en todo el grupo *subrufescens*; en el resto de los grupos, las frecuencias fueron medias para ambas codificaciones (Figura 25).

ANÁLISIS GEOGRÁFICO

De acuerdo a los análisis anteriores y considerando el área de distribución del complejo, el grupo más norteño es *coeruliceps*. Este grupo está muy bien definido presentando varios caracteres exclusivos y es muy homogéneo. Todos los ejemplares examinados estaban asignados a la subespecie *coeruliceps*. Se distribuye en el noreste de México abarcando la mitad norte del estado de Veracruz, posiblemente hasta la región del volcán Pico de Orizaba.

El siguiente grupo es *lessonii*, que presentó gran variación en sus caracteres, incluye ejemplares asignados a las subespecies *lessonii*, *goldmani* y *exiguus*. Se distribuye desde el sureste de México hasta el oeste de Panamá en la Sierra de Tabasará, coincidiendo con la distribución de la subespecie *lessonii* en esta zona. Este grupo se definió claramente en el fenograma por coloración, excepto que las OGU 7 y 9 formaron un subgrupo que se unió con el grupo *aequatorialis*, lo que se explica probablemente por el mínimo número de ejemplares (2 y 1 respectivamente), de igual forma la OGU 11 se agrupó con otras unidades; sin embargo por medidas, estas unidades se agruparon claramente con el resto de las OGU del grupo. Por otra parte, la OGU 3 del Norte de la Península de Yucatán, es la más diferente del grupo tanto en coloración como en medidas. En el fenograma de coloración es la penúltima en unirse al grupo y en el fenograma de medidas, aunque forma parte del grupo de Centro América, se agrupa con una unidad de Trinidad y Tobago, mientras que en el PCA, se observa en la gráfica de la Figura 3 que se agrupa más bien junto con las unidades de Sudamérica. Los ejemplares presentaron una coloración más clara que el resto del grupo, y considerando que provienen de la porción más árida de la Península de Yucatán, obedecen a la regla ecogeográfica de Gloger que establece que las poblaciones tienden a ser más densamente pigmentadas en áreas húmedas que las de áreas áridas. Esto se presenta en muchas de las formas presentes en la Península de Yucatán, probablemente también influenciado por la existencia de suelos calcáreos en toda la región, los cuales son de color muy claro. Sería conveniente examinar mayor número de ejemplares de toda esta región y establecer claramente si existe algún tipo de diferenciación. Por otro lado, en la OGU 4 por cercanía geográfica, se incluía un ejemplar procedente de Jalapa, Veracruz, el cual estaba asignado y codificado para *coeruliceps*, por lo que fue eliminado para evitar conflicto, sin embargo esto nos da indicio de suponer que estos dos grupos pueden estar bien diferenciados a pesar de que su distribución presenta solapamiento.

El siguiente grupo es *subrufescens* que presentó gran variación en sus caracteres, lo cual explica que incluya ejemplares asignados a seis subespecies: *subrufescens*, *osgoodi*, *spatha*, *conexus*, *reconditus* y *aequatorialis*. La formación de este grupo resultó problemática en cuanto a coloración como ya se comentó anteriormente, ya que en el fenograma se encuentra seccionado en tres partes, sin embargo, por medidas presenta una mayor congruencia, excepto la OGU 25 que se separa mucho, sin embargo la formación de estos subgrupos no es geográficamente congruente por lo que fueron conjuntados para formar un sólo grupo tentativo el cual requiere de más estudios para confirmar la posible presencia de varios grupos, atendiendo también a la topografía tan accidentada que se presenta en esta zona ya que se encuentran las cordilleras Occidental, Central y Oriental de Colombia y la Sierra de Santa Marta. Lo anterior aunado a que existe la probabilidad de que por lo menos tres grupos estén presentes en esa zona según las diferencias en canto que se han detectado (Stiles, com. pers.). El límite oeste del grupo es claro, dado que su distribución en esta zona comienza en la porción oeste del canal de Panamá, coincidiendo con la distribución de la subespecie *conexus*. En el sureste limita con la cordillera Oriental y en el noreste pudiera limitar con la cordillera de Mérida hasta las tierras bajas de la costa.

El grupo *bahamensis* es muy homogéneo y todos los ejemplares examinados están asignados a esta subespecie. Se definió claramente en el fenograma con la agrupación de las unidades 16 y 17, no así para el fenograma de medidas en el que aparecen en diferentes subgrupos. Cabe mencionar que a pesar de que todos los ejemplares examinados de este grupo tuvieron codificaciones muy homogéneas, se detectó que existen diferencias en cuanto a la coloración de los ejemplares examinados. Al tener series de ejemplares procedentes de ambas islas es factible observar que los provenientes de Tobago son ligeramente más oscuros ventralmente que los de Trinidad. Esto da origen a plantear que probablemente estas dos poblaciones están aisladas ya que si se considera que este es una unidad evolutiva independiente hay que tomar en cuenta que existe mayor distancia de separación entre estas islas que la que existe entre Trinidad, la isla más próxima al continente, y tierra firme. Dicha distancia puede representar una barrera geográfica tomando en cuenta la poca vagilidad de la especie, por lo que se requiere de un estudio más a fondo.

La coloración es la más oscura de todos los grupos y podría estar relacionada a la coloración que pudieran presentar las islas Trinidad y Tobago, ya que Jonhston (1972) observa que las subespecies endémicas de las Islas Channel fueron más oscuras que aquellas de la tierra firme adyacente; dichas islas, comenta el autor, son más oscuras en aspecto general que la tierra firme adyacente debido a su clima presumiblemente más húmedo y nebuloso. Esto puede estar

asociado a la regla ecogeográfica de Gloger. Se tendrían que definir las condiciones climáticas de las islas de Trinidad y Tobago y compararlas con las de tierra firme para determinar si se cumple con esta regla ecogeográfica, aunque según Bretagnolle (1993), para el estudio de la coloración en aves, en la mayoría de los casos se analiza la influencia de un sólo factor, cuando se requieren de análisis multifactoriales para entender la función biológica de la coloración.

El grupo *aequatorialis* está claramente definido en el fenograma, excepto que la última OGU que se une es la 55, la cual geográficamente está muy distante, por lo que fue tratada como otro grupo como ya se mencionó anteriormente. Presentó poca variación en sus caracteres y se formó por ejemplares asignados a las subespecies *aequatorialis*, *conexus* y *microstephanus*. Se ubica en la mitad sur de las cordilleras Occidental y Central de Colombia y en el extremo sur de la cordillera Oriental. Aparentemente no existe una barrera que delimite a este grupo en la región norte del grupo adyacente *subrufescens* y hacia el sur su distribución parece terminar junto con las cordilleras. Sibley y Monroe (1990) lo denominan "momoto de tierras altas" y mencionan que algunas formas de tierras bajas parecen semejarse más a esta especie que a *momota* o a *subrufescens*. Este grupo junto con el grupo *ignobilis* son los de mayor tamaño y ambos se distribuyen en zonas montañosas en donde el clima puede ser más extremo por eso la existencia de un mayor tamaño de acuerdo a la regla de Bergmann. Esta regla se refiere a que la tendencia del tamaño del cuerpo en homotermos está positivamente correlacionada con el decremento de la temperatura y la humedad, es decir, cuerpos más grandes en climas más severos. Sin embargo, en aves existen numerosas excepciones a esta regla (Zink y Remsen, 1986) y en este caso existen otros grupos que habitan zonas montañosas y sin embargo no presentan este incremento en el tamaño y hasta podrían estar en contra de la regla. Según estos autores, existen datos que demuestran que en aves un alto porcentaje de las poblaciones están en contra de la regla de Bergmann, otro porcentaje muestran patrones caóticos y sólo una mínima parte sigue la regla. Según James (1970) esta variación geográfica en el tamaño a menudo sigue el contorno de las variables climáticas y topográficas, a lo que Zink y Remsen (1986) señalan que establecer la causa de la covariación tamaño/ambiente puede ser difícil de determinar; y que es un error buscar explicaciones simples para los patrones del tamaño del cuerpo, por lo que la variabilidad en los patrones de estas variaciones sugiere que no es una simple respuesta fisiológica a las variables del clima sino que es más complejo.

El grupo *momota* es el que presenta mayor área de distribución y está claramente definido en el fenograma de coloración pero en el de medidas, las unidades están dispersas en varios subgrupos. En el PCA (Figura 3), las OGUs de este grupo aparecen más o menos agrupadas, con excepción de la OGU 52 que resultó muy separada, debido a que incluye sólo un ejemplar,

pero por su cercanía geográfica se incluye en este grupo. De igual forma, la OGU 61 que se unió a este grupo, está integrada por sólo un ejemplar y debido a que geográficamente se localiza muy distante y aislada, no se incluye en ningún grupo y será necesario la revisión y análisis de mayor número de ejemplares de esta zona. El grupo presentó gran variación en los caracteres lo que explica que incluya ejemplares asignados a las subespecies *microstephanus*, *osgoodi*, *momota*, *parensis*, *simplex*, *cametensis* e *ignobilis*. La distribución de este grupo está bien delimitada ya que abarca por completo la cuenca del Río Amazonas, limitando al oeste con la vertiente oriental de la cordillera de los Andes.

El grupo *argenticinctus* estuvo formado sólo por las unidades 44 y 50 que se agruparon en el fenograma de coloración, aunque en el de medidas están en subgrupos diferentes. En el PCA (Figura 3) se agrupan relativamente cerca. Su distribución es de las más restringidas del complejo y aparentemente se encuentra aislada en la vertiente occidental de la cordillera de los Andes en Ecuador y el extremo norte de Perú. Incluyó sólo ejemplares asignados a la subespecie *argenticinctus* y tuvo poca variación en los caracteres de coloración.

El grupo *microstephanus* estuvo formado sólo por las unidades 45 y 53 que se agruparon en el fenograma de coloración, pero en el de medidas están en subgrupos diferentes. En el PCA (Figura 3) se agrupan muy cercanamente. La distribución de este grupo abarca la vertiente oriental de la cordillera de los Andes desde Ecuador hasta la región central de Perú. Presentó gran variación en los caracteres lo que explica que incluya ejemplares asignados a las subespecies *aequatorialis*, *microstephanus*, *ignobilis* y *chlorolaemus*. A pesar de que estas unidades fueron agrupadas, cabe señalar que geográficamente están distantes como se mencionó anteriormente, y que una revisión de ejemplares provenientes de localidades intermedias sería adecuada.

El grupo *simplex* presenta también una amplia distribución y se agrupó claramente en el fenograma de coloración y en el de medidas sus unidades están dispersas en varios subgrupos, debido muy probablemente a que varias de ellas tienen muy pocos ejemplares. De igual forma, en el PCA (Figura 3) no están muy claramente agrupadas. Se distribuye en las tierras más bajas que rodean por el norte, este y sur a la Sierra de Cochabamba en la porción central de Bolivia y la región Mato Grosso en Brasil. Incluyó ejemplares asignados a las subespecies *nattereri*, *simplex* y *pilcomajensis*.

El grupo *nattereri* estuvo formado sólo por la OGU 56 que en los fenogramas de coloración y medidas se agrupó con unidades geográficamente muy distantes de ella y en el PCA (Figura 3) se agrupó más cercanamente con las unidades del grupo *subrufescens*. Se localiza en las tierras altas de la porción central de Bolivia, en la denominada Sierra de Cochabamba,

aparentemente aislada de los grupos adyacentes *ignobilis* al oeste y *simplex* al este, lo cual es lógico ya que según García-Moreno (com. pers.) esta es una zona aislada que presenta alto endemismo. Incluyó ejemplares asignados a la subespecie *nattereri* y sólo un ejemplar de *pilcomajensis*.

Por último el grupo *ignobilis* estuvo formado sólo por la OGU 55 que en el fenograma de coloración se agrupó con las unidades del grupo *aequatorialis*, pero como geográficamente se encuentran muy distantes, permanece como un grupo independiente. En el PCA (Figura 3) resalta esta unidad por ser una de las que más se aparta, ya que es de las de mayor tamaño. Se ubica en las tierras altas del límite de Perú con Bolivia, al norte del Lago Titicaca, aparentemente aislada de los grupos adyacentes, *microstephanus* al oeste y *nattereri* al este, esto biogeográficamente lógico ya que estas áreas presentan un alto nivel de endemismos debido a su aislamiento (García-Moreno, com. pers.). Incluyó ejemplares asignados a las subespecies *aequatorialis*, *ignobilis* y *nattereri*.

SUBESPECIES Y GRUPOS FENETICOS

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 le asigne (Rojas-Soto, 1998). De aquí la gran problemática que ha existido durante muchos años sobre si las especies descritas (bajo el concepto biológico de especie) representan o no unidades evolutivas reales, esto íntimamente relacionado al problema de la definición de especie, temas que han sido centro de gran cantidad de literatura.

Tradicionalmente, bajo el concepto biológico de especie (Mayr, 1942), los diversos autores han considerado que una especie reconocida como unidad evolutiva, puede estar formada por dos o más grupos denominados subespecies, obedeciendo a un "cierto grado" de diferencias morfológicas observables. De esta forma, la descripción de las subespecies se realizaba sin algún criterio que el morfológico y carecía de análisis cuantitativos y geográficos, por lo existe gran problemática en muchas especies, sobre todo aquellas con alto polimorfismo y amplia distribución. Actualmente, la revisión de la variación por todo el ámbito geográfico de la especie biológica detectará la existencia de unidades evolutivas y estas deben ser las unidades usadas en análisis históricos de filogenia, biogeografía y especiación (Zink y Remsen, 1986).

Tomando en cuenta lo anterior y siguiendo uno de los conceptos de especie que, por lo menos en ornitología ha tomado fuerza en tiempos recientes y ha resultado más adecuado para interpretaciones evolutivas, especialmente en las reconstrucciones filogenéticas, el concepto filogenético de especie CFE (Cracraft, 1983), reconoce a la especie como la menor categoría

taxonómica, desconociendo el término de subespecie y considera entonces que la especie debe ser la unidad que permita reconstruir la evolución. Atendiendo a esto, la problemática que se presenta es el reconocimiento de estas unidades, para lo cual es necesario una serie de estudios taxonómicos que permitan definir las objetivamente obedeciendo a una serie de análisis cuantitativos en los que se emplea la totalidad de la información disponible del taxón bajo estudio. En ese momento, cuando se diagnostican las unidades, es posible nombrarlas como especies y hacer inferencias taxonómicas, evolutivas y biogeográficas. El problema que existe es que la mayoría de las subespecies descritas no pueden elevarse a nivel específico ya que, como se mencionó, carecen de un contexto geográfico que las soporte, por lo que es necesario la realización de estudios morfológicos y moleculares, entre otros, dentro de los cuales el estudio de la variación geográfica es el primer paso en el entendimiento de los procesos evolutivos en poblaciones naturales (Zink y Remsen, 1986).

Se han realizado una gran cantidad de trabajos con diversos grupos taxonómicos que han demostrado que en la mayoría de los casos no existe una correspondencia total entre las subespecies descritas y los grupos encontrados con los análisis empleados (Rojas-Soto, 1998; Ball y Avise, 1992). Por lo tanto la categoría subespecífica es cada vez más cuestionada y tiende a ser menos empleada, sin embargo, todavía mucha de la comunidad científica de ornitólogos simpatiza con el término además de que mucha de la literatura tradicional sobre aves está basada en el concepto biológico de especie, tal es el caso del Check-list para Norte América de la AOU, 1983, 1998.

De esta forma, en el complejo *Momotus momota*, se resalta la problemática taxonómica que representa la gran cantidad de subespecies descritas, que sólo en dos casos coincidieron totalmente (*coeruliceps* y *bahamensis*) con los grupos fenéticos obtenidos, por lo demás, no existe correspondencia. Por otra parte, los grupos fenéticos representan unidades evolutivas independientes con barreras geográficas que las delimitan y una combinación de caracteres muy particulares para cada uno, los cuales pudieran ser llamados especies una vez realizados más estudios. Sin embargo, en varios de ellos existe la posibilidad de que el grupo fenético no represente a una especie, en el sentido del CFE, pero sí representa una unidad evolutiva independiente de otras, sino que quizá más de una especie esté involucrada. Como en los casos de los grupos *lessonii* y *subrufescens*, donde hay indicios de que probablemente haya una diferenciación en sus poblaciones (estos grupos presentaron problemas en el análisis de agrupamiento y en los caracteres merísticos), para lo cual sería necesario realizar una mayor cantidad de estudios que incluyan análisis moleculares y biogeográficos y de ser posible mayor número de ejemplares. Zink y Remsen (1986) señalan que grupos de individuos pueden tener

historias diferentes pero no diferir completamente de otros grupos debido a que las diferencias genéticas ocurren en un rasgo poligénico en el cual el promedio fenotípico no difiere, por lo que será necesario verificar qué rasgos deben ser usados para circunscribir especies filogenéticas que tengan una base genética.

DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS FENÉTICOS DEL COMPLEJO

Momotus momota

Momotus coeruliceps (Gould 1836)

Distribución. NE de México, desde Nuevo León hacia el S hasta el N de Veracruz.

Medidas. ♂ DNPP 30.79; APN 11.68; ANPN 10.72; TARSO 28.84; CA 139.5; RCD 146.2; RDD 28.48; RD 44.76

Coloración. Es uno de los grupos más homogéneos y que presentó mayor cantidad de estados de carácter únicos. Es el único grupo que presentó la corona de color azul; la frente es principalmente verde lima (casi exclusiva del grupo) y en algunos es azul aqua; la mitad posterior de la banda que rodea a la corona es azul turquesa y pocas veces con violeta; la línea nugal negra es interrumpida en casi la totalidad de los ejemplares; la región malar va de negro a azul y azul con violeta en proporciones similares; la extensión azul de la región auricular puede ser escasa o bien definido y es solamente azul; el dorso es en todo el grupo verde con un ligero tono amarillento, es el único grupo que codificó para un solo estado de carácter; las rectrices son verdes; las raquetas son azul más claro (en ocasiones con algo de verde); la punta de las raquetas tienen negro muy ancho; las primarias son verde turquesa; la corbata presenta negro, azul o verde; la región ventral puede ser completamente uniforme o tener algo de contraste y es verde con tono azulado y en algunos casos es verde; el abdomen es verde y en ocasiones con tono crema; la barbilla es uniforme con la garganta, esta última de color verde con tono azul; el pecho va de verde con tono azulado a verde con castaño; las plumas cruales son uniformes con las partes ventrales. En la mayoría de los casos sus medidas fueron intermedias con los otros grupos y en la raqueta presentaron los menores valores.

Comentarios: Incluye ejemplares asignados solamente a la subespecie *coeruliceps* (Gould 1836).

Momotus lessonii Lesson 1842

Distribución. SE de México desde el S de Veracruz y Oaxaca, incluyendo la Península de Yucatán hacia el S hasta el W de Panamá.

Medidas. ♂ DNPP 30.58; APN 12.2; ANPN 10.89; TARSO 28.96; CA 136.58; RCD 149.04; RDD 32.39; RD 48.57

Coloración. Es uno de los grupos que presentó mayor variación en los caracteres, abarcando en algunos casos todas las codificaciones establecidas. La corona es principalmente negra ya veces mezclada con azul; la frente es azul con violeta y rara vez azul turquesa; la línea nugal negra está bien definida aunque a veces está interrumpida por las plumas de la banda que rodea a la corona; la región malar es azul con violeta y rara vez azul o negra; el azul de la región auricular está bien definido en casi la totalidad del grupo y a veces presenta violeta; el dorso varía mucho, abarcando casi todas las codificaciones, siendo las de mayor frecuencia el verde y verde con ligero tono olivo; las rectrices también varían mucho pero son principalmente verdes con las puntas más azules; las raquetas son en su mayoría azules con algo de violeta; las puntas de las raquetas pueden tener negro ancho o delgado; las primarias son principalmente azul turquesa (a veces con algo de violeta); la corbata tiene azul y a veces es sólo negra y rara vez tiene verde; la región ventral presenta algo de contraste y a veces es uniforme y es el único grupo que presenta una banda más o menos bien definida en el pecho y porción inferior de la garganta, con una frecuencia baja; la coloración varía de verde con tono azulado y castaño verdoso principalmente y a veces verde o castaño; el abdomen es verde y a veces verde con castaño o castaño con verde y muy rara vez verde con tono crema; la barbilla tiene azul y a veces es uniforme; la garganta es muy variable pero principalmente es verde (en ocasiones con ligero tono azul); el pecho también varía mucho pero las frecuencias más altas fueron en el verde con castaño y castaño olivo; las plumas cruales son uniformes con las partes ventrales. Es uno de los grupos que presentó mayor variación en las medidas, en general con valores medios y en el caso de las rectrices centrales y las raquetas tuvo valores bajos. Cabe señalar que en el caso de OGU 3, como se observa claramente en las gráficas, presentó los valores más bajos de las frecuencias más altas fueron en el verde con castaño y castaño olivo; las plumas cruales son uniformes con las partes ventrales. Es uno de los grupos que presentó mayor variación en las medidas, en general con valores medios y en el caso de las rectrices centrales y las raquetas tuvo valores bajos. Cabe señalar que en el caso de OGU 3, como se observa claramente en las gráficas, presentó diferencias en coloración dentro del grupo como ya se mencionó, resalta la importancia de realizar mayores estudios en esa zona para tratar de definir los procesos de diferenciación existentes.

Comentarios: Incluye ejemplares asignados a tres subespecies: *exiguus* (Ridgway 1912), de la Península de Yucatán; *lessonii* Lesson 1824, desde el extremo sur de México hacia el sur hasta el W de Panamá y *goldmani* (Nelson 1900), en el S de Veracruz, Oaxaca y Tabasco, México.

***Momotus subrufescens* Sclater 1853**

Distribución. E de Panamá, N de Colombia y NE de Venezuela

Medidas. ♂ DNPP 29.08; APN 11.77; ANPN 10.06; TARSO 27.7; CA 128.87; RCD 147.2; RDD 36.53; RD 55.71

Coloración. Es uno de los grupos que presentó mayor variación en los caracteres, abarcando en algunos casos todas las codificaciones establecidas. La corona es negra, las porciones anterior y posterior de la banda que rodea a la corona son casi en la totalidad del grupo muy contrastantes; la frente es azul aqua o azul; la mitad posterior de la banda que rodea a la corona es violeta y rara vez es azul; la línea nugal negra está ausente en prácticamente todo el grupo; la región malar tiene azul y a veces violeta; la región auricular tiene azul muy escaso; el dorso va de verde con ligero tono amarillo a olivo castaño pero la mayor frecuencia fue verde con olivo castaño; las rectrices son verdes y a veces con las puntas más azules; las raquetas son azul más claro y a veces azul con algo de violeta; el negro de las puntas de las raquetas es ancho en casi la totalidad del grupo; las primarias son verde turquesa y a veces azul turquesa; la corbata tiene azul y a veces es sólo negra o con verde; la región ventral es uniforme y a veces con algo de contraste y su coloración va de verde a castaño rojizo, teniendo las mayores frecuencias en el castaño claro y castaño; el abdomen varía de verde a castaño rojizo pero es principalmente castaño claro o castaño oscuro; la barbilla es uniforme con la garganta y esta última varía de verde con azul a castaño oscuro, este último con la mayor frecuencia; el pecho varía de verde olivo a castaño oscuro; las plumas crurales son en casi todo el grupo muy contrastantes con las partes ventrales. Es uno de los grupos de menor tamaño pero con raquetas relativamente grandes. Es necesario mencionar que en el caso de la OGU 25 se presentaron los valores más altos dentro del grupo en casi todas las medidas y aunado a que en el análisis de coloración este grupo fue conflictivo, es importante la realización de estudios más específicos en estas áreas con el fin de determinar los procesos existentes.

Comentarios: Incluye ejemplares asignados a seis subespecies: *subrufescens* Sclater 1853, de la costa del Caribe de Colombia y Venezuela; *osgoodi* Cory 1913, al W Lago de Maracaibo, Venezuela y Península de La Guajira, Colombia; *spatha*, Macurija y E de Guajira, Colombia; *conexus* Thayer y Bangs 1906, Canal de Panamá, E de Panamá y NW Colombia; *reconditus* (Nelson 1912), E de Panamá y Valle de Atrato, Colombia y *aequatorialis* Gould 1857, NW Colombia.

***Momotus bahamensis* Swainson 1837**

Distribución. Islas de Trinidad y Tobago.

Medidas. ♂ DNPP 29.02; APN 12.24; ANPN 10.56; TARSO 28.1; CA 132.49; RCD 136.34; RDD 34.16; RD 46.68

Coloración. Es uno de los grupos más homogéneos y que presentó mayor cantidad de estados de carácter únicos. La corona es negra y la banda que la rodea tiene las partes anterior y posterior muy contrastantes; la frente es azul (en ocasiones con algo de violeta); la mitad posterior de la banda que rodea a la corona es violeta y a veces con azul; la línea nugal está ausente y a veces se presenta en forma interrumpida por las plumas de la banda que rodea a la corona; la región malar tiene violeta y pocas veces azul; la región auricular tiene solamente azul y casi en todo el grupo es muy extenso hasta unirse con el azul del pileo; el dorso es verde con ligero olivo y a veces sólo verde; las rectrices son verdes con las puntas más azules y muy pocas veces son azules; las raquetas son en casi todo el grupo azules (a veces con algo de violeta); las raquetas tienen negro ancho en las puntas; las primarias, en casi todo el grupo, son azul turquesa (en ocasiones con algo de violeta); la corbata tiene azul en todo el grupo; la región ventral es uniforme y junto con el abdomen son de color castaño rojizo; la barbilla es uniforme con la garganta, esta última de color castaño rojizo; las plumas crurales son muy contrastantes con las partes ventrales. Es uno de los grupos de menor tamaño, especialmente en las rectrices centrales y las raquetas.

Comentarios: Incluye solamente a ejemplares asignados a la subespecie *bahamensis* (Swainson, 1837).

***Momotus aequatorialis* Gould 1857**

Distribución. W de Colombia.

Medidas. ♂ DNPP 32.63; APN 13.33; ANPN 12.28; TARSO 29.76; CA 154.43; RCD 195.18; RDD 32.89; RD 67.78

Coloración. Es un grupo que presentó poca variación en los caracteres. La corona es negra y rara vez mezclada con azul; la frente es azul (en ocasiones con algo de violeta); la mitad posterior de la banda que rodea a la corona es azul con violeta, a veces violeta y en pocos casos es violeta formando una banda muy ancha que se extiende hasta los lados; la línea nugal está bien definida y a veces está ausente o

interrumpida, la región malar es negra y a veces tiene azul y muy rara vez violeta; la región auricular tiene azul y a veces azul con violeta, bien definido y muy rara vez escaso; el dorso es verde con ligero tono olivo; las rectorices son azules con violeta y a veces verdes con las puntas más azules; las raquetas son azules (con algo de violeta) en la totalidad del grupo; el negro de las puntas de las raquetas es delgado o está ausente en casi todo el grupo; las primarias son azules (en ocasiones con algo de violeta) en prácticamente todo el grupo; la corbata tiene verde y a veces azul o sólo negra; la región ventral es uniforme y pocas veces con algo de contraste y es de color verde a castaño verdoso; el abdomen es verde con algo de castaño; la barbilla es uniforme con la garganta en casi todo el grupo y esta última es color verde olivo o a veces castaño oscuro; el pecho varía de verde castaño a castaño oscuro pero las mayores frecuencias fueron en el verde con castaño y castaño olivo; las plumas crurales son uniformes con las partes ventrales en casi todo el grupo. Este es uno de los grupos de mayor tamaño; presentó las mayores medidas en todos los caracteres. Comentarios: Incluye ejemplares asignados a tres subespecies: *aequatorialis* Gould, 1857, del W Colombia; *conexus* Thayer y Bangs 1906, del W Colombia y *microstephanus* Sclater 1855, del SW Colombia.

***Momotus momota* Linnaeus, 1766**

Distribución. E de Colombia, mitad S de Venezuela, Guyanas, N de Brasil y NE de Perú.

Medidas. ♂ DNPP 30.45; APN 12.56; ANPN 10.93; TARSO 28.89; CA 140.29; RCDC 245.06; RCD 168.55; RDD 24.73; RD 59.15

Coloración. Es uno de los grupos que presentó mayor variación en los caracteres, abarcando en algunos casos todas las codificaciones establecidas, pero presentó algunos caracteres exclusivos. La corona es negra y muy rara vez está mezclada con azul; las partes anterior y posterior de la banda que rodea a la corona son muy contrastantes; la frente es azul (en ocasiones con algo de violeta); la mitad posterior de la banda que rodea a la corona es violeta formando una banda muy ancha que se extiende hasta los lados y rara vez es más delgada y con azul; la línea nugal negra está ausente pero pocas veces está interrumpida; el castaño rojizo de la región nugal se presenta restringido a la porción dorsal y en algunos casos está ausente y es el único grupo en que se presentó muy extenso abarcando los lados de la cabeza (frecuencia muy baja); la región malar tiene azul y a veces con violeta; la región auricular tiene sólo azul en casi todo el grupo y lo presenta bien definido, a veces está ausente y rara vez es muy extenso hasta unirse con el azul del pileo; el dorso va de verde con ligero olivo (frecuencia más alta) a olivo castaño; las rectorices presentan gran variación, son verdes con las puntas más azules y a veces verdes o azul con violeta; las raquetas son azules (en ocasiones con algo de violeta) y pocas veces son azul más claro; el negro de las puntas de las raquetas es delgado o está ausente y rara vez es ancho; el raquis desnudo se presentó en la mitad de los ejemplares y es el de menor longitud de todos los grupos; las primarias son azul turquesa y pocas veces son azul turquesa; la corbata tiene azul y a veces es sólo negra; la región ventral es uniforme y sólo a veces tiene algún contraste, variando de verde con tono azulado a castaño, predominando el castaño verdoso; el abdomen va de verde a castaño con ligero tono verde y rara vez es castaño oscuro o rojizo; la barbilla es uniforme con la garganta y rara vez es más azul, más verde o más castaño; la garganta va de verde olivo a castaño rojizo, predominando el castaño y castaño oscuro; el pecho varía mucho desde verde con castaño hasta castaño rojizo, predominando el verde olivo; las plumas crurales son uniformes con las partes ventrales y pocas veces presentan contraste. Este grupo presentó una de las mayores variaciones en tamaño y en general presentó valores intermedios; la mayor variación la presentó en el raquis desnudo.

Comentarios Incluye ejemplares asignados a siete subespecies: *momota* (Linnaeus 1766), de la Cuenca del Amazonas; *microstephanus* Sclater 1855, del NE Perú, NW Brasil, C y NE Colombia; *osgoodi* Cory 1913, del NW Cucuta, Venezuela; *parensis* Sharpe 1892, del NE Brasil; *simplex* Chapman 1923, de Santarém y centro N Brasil; *cametensis* Snethlage 1912, del E Santarém y centro N Brasil e *ignobilis* Berlepsch 1889 del NE Perú.

***Momotus argenticinctus* Sharpe 1892**

Distribución W de Ecuador y extremo N de Perú

Medidas. ♂ DNPP 28.72; APN 11.48; ANPN 10.46; TARSO 27.97; CA 127.83; RCD 156.82; RDD 30.61; RD 59.92

Coloración. Este grupo presentó variación media en los caracteres. La corona es negra y la frente es azul (en ocasiones con violeta); la mitad posterior de la banda que rodea a la corona es azul con violeta y a veces violeta con poco azul; la línea nugal negra está ausente y en ocasiones se presenta interrumpida; la región malar tiene azul y rara vez es negra o con violeta; la región auricular tiene azul bien definido y a veces escaso; el dorso es verde o con muy ligero tono amarillo y rara vez con tono olivo; las rectorices pueden ser

verdes o con las puntas más azules, las raquetas son azul con violeta o azul más claro y el negro de las puntas es muy ancho; las primarias son verde o azul turquesa; la corbata es sólo negra pero en ocasiones presenta azul; la región ventral es uniforme y en ocasiones con algo de contraste y la coloración va de verde con tono azulado a castaño claro, predominando el castaño verdoso; el abdomen es verde con algo de castaño a castaño claro; la barbilla es uniforme con la garganta pero a veces es más azul y rara vez es más verde; la garganta vana de verde con ligero azul a castaño oscuro pero las mayores frecuencias fueren en el verde con mucho azul y verde olivo; el pecho es verde con ligero olivo y rara vez verde olivo o castaño claro, las plumas crurales son contrastantes con las partes ventrales pero a veces son uniformes. Es uno de los grupos de menor tamaño y en algunas medidas tuvo valores intermedios.

Comentarios: Incluye sólo a ejemplares asignados a la subespecie *argenticinctus* Sharpe 1892, del W de Ecuador.

***Momotus microstephanus* Sclater 1855**

Distribución. E de Ecuador hacia el S hasta el centro de Perú.

Medidas. ♂ DNPP 31.57; APN 12.32; ANPN 10.88; TARSO 28.87; CA 138.99, RCDC 228; RCD 165.77; RDD 29.09; RD 58.75

Coloración. Este grupo presentó amplia variación en los caracteres. La corona es negra y la banda que la rodea es contrastante en casi todo el grupo; la frente es azul con algo de violeta; la mitad posterior de la banda que rodea a la corona es violeta formando una banda ancha que se extiende hasta los lados, a veces no es tan ancha y es de color azul con violeta o sólo violeta; la línea nugal negra está ausente pero en ocasiones es interrumpida o bien definida; el castaño rojizo de la región nugal puede estar ausente o estar restringido a la porción dorsal; la región malar tiene azul y rara vez es sólo negra o tiene azul con violeta; la región auricular tiene azul bien definido y rara vez es azul con violeta; el dorso varía de verde a verde olivo oscuro pero predomina el verde con ligero tono olivo, las rectrices son verdes con las puntas más azules y en ocasiones son verdes o bien azules; las raquetas son azules con algo de violeta pero a veces son verdes; el negro de las puntas de las raquetas está ausente o es delgado y pocas veces es ancho; el raquis no estuvo desnudo sólo en un porcentaje muy bajo (10%); las primarias son azul turquesa y en ocasiones son verde turquesa; la corbata tiene azul, pocas veces verde y rara vez es sólo negra; la región ventral es uniforme y rara vez contrastante y va de verde con tono azulado a castaño oscuro, predominando el castaño claro; el abdomen va de verde a castaño oscuro, predominando el castaño con ligero tono verde; la barbilla es uniforme con la garganta pero a veces es más verde y rara vez más azul, la garganta va de verde con mucho azul a castaño rojizo, predominando el castaño oscuro; el pecho varía de verde con castaño a castaño oscuro, predominando el castaño; las plumas crurales pueden o no contrastar con las partes ventrales. Es un grupo de tamaño medio ya que casi todas las medidas tuvieron valores intermedios.

Comentarios: Incluye ejemplares asignados a cuatro subespecies: *aequatorialis* Gould 1857, *microstephanus* Sclater 1855 e *ignobilis* Berlepsch 1889, del E Ecuador y C Perú y *chlorolaemus* (Berlepsch y Stolzmann 1902), del C Perú.

***Momotus simplex* Chapman, 1923**

Distribución. N, E y S de Bolivia, N de Argentina y centro W de Brasil en la región de Mato Grosso.

Medidas. ♂ DNPP 29.07; APN 12.02; ANPN 10.33; TARSO 28.09; CA 133.95; RCDC 231; RCD 155.74; RDD 32.02; RD 55.15

Coloración. Este grupo presentó variación media en los caracteres. La corona es negra y la banda que la rodea tiene las partes posterior y anterior muy contrastantes; la frente es azul; la parte posterior de la banda que rodea a la corona es violeta y en la mitad de los ejemplares forma una banda muy ancha que se extiende hasta los lados; la línea nugal negra está ausente en la mayoría de los casos pero en algunos está interrumpida, la región malar tiene azul con violeta o sólo violeta; el azul de la región auricular está bien definido y en varios casos es muy extenso hasta unirse con el azul del pileo, rara vez es escaso; el dorso varía de verde a olivo castaño, pero es principalmente verde con tono olivo y verde olivo oscuro; las rectrices son verdes o verdes con las puntas más azules; las raquetas son azules, en ocasiones con algo de violeta, o azul más claro; las puntas de las raquetas carecen de negro o es muy delgado y pocas veces es ancho; el raquis no está desnudo sólo en el 10% de los ejemplares; las primarias son verde turquesa o azul turquesa; la corbata sólo presenta azul; las partes ventrales son uniformes o presentan algo de contraste; la región ventral va de castaño verdoso a castaño; el abdomen es castaño con ligero tono verde a castaño claro, la barbilla con relación a la garganta es uniforme o presenta más azul o más verde; la garganta es verde olivo y a veces verde con ligero tono azul o castaño claro; el pecho va de verde con castaño a castaño oscuro pero

es principalmente castaño olivo o castaño claro; las plumas crurales pueden o no ser contrastantes con las partes ventrales. En tamaño presentó valores intermedios con los otros grupos y tuvo las raquetas centrales completas de menor tamaño que en el grupo *momota*.

Comentarios: Incluye ejemplares asignados a tres subespecies; *nattereri* Sclater 1857, del N y NE Bolivia y centro S Brasil; *simplex* Chapman 1923, del SW Brasil y *pilcomajensis* Reichenom 1919, del E y S Bolivia, N Argentina.

***Momotus nattereri* Sclater 1857**

Distribución. Tierras altas del centro de Bolivia.

Medidas. ♂ DNPP 28.53; APN 11.34; ANPN 10.10; TARSO 27.55; CA 132.67; RCD 150.25; RDD 33.07, RD 53.04

Coloración. Este grupo presentó variación media en los caracteres. La corona es negra y la banda que la rodea tiene las partes posterior y anterior muy contrastantes; la frente es azul; la parte posterior de la banda que rodea a la corona es violeta y puede formar una banda muy ancha que se extiende hasta los lados; la línea nugal negra está ausente o puede estar interrumpida; la región malar tiene sólo azul con violeta; el azul de la región auricular es muy extenso hasta unirse con el azul del pileo; el dorso es verde con ligero tono olivo o verde olivo oscuro; las rectrices son verdes y pocas veces tienen las puntas más azules; las raquetas son azul más claro y pocas veces son azul con algo de violeta; las raquetas pueden o no tener negro ancho en las puntas; el raquis está desnudo en todos los ejemplares; las primarias son verde turquesa y pocas veces son azul turquesa; la corbata tiene sólo azul; las partes ventrales son uniformes o presentan algo de contraste; la región ventral va de verde a castaño verdoso y rara vez es castaño; el abdomen es castaño con ligero tono verde y rara vez es verde con algo de castaño o castaño oscuro; la barbilla con relación a la garganta es uniforme o más azul y rara vez más verde; la garganta es verde en ocasiones con algo de azul y rara vez con mucho azul o verde olivo y rara vez con castaño oscuro; el pecho es verde con castaño y a veces castaño olivo y rara vez es castaño o castaño oscuro; las plumas crurales pueden o no ser contrastantes con las partes ventrales. En tamaño presentó valores intermedios con los otros grupos y a pesar de que tuvo medidas similares al grupo *simplex*, en casi todos los casos, sus valores fueron ligeramente menores. Cabe resaltar la necesidad de la realización de mayores estudios en esta zona para determinar qué procesos existen en la diferenciación de estos grupos.

Comentarios: Incluye ejemplares asignados a las subespecies: *nattereri* Sclater 1857, en las tierras altas del centro de Bolivia y *pilcomajensis* Reichenom 1919, del C Bolivia.

***Momotus ignobilis* Berlepsch 1889**

Distribución. S de Perú y NW de Bolivia.

Medidas ♂ DNPP 35.20; APN 13.32; ANPN 12.27; TARSO 30.44; CA 160.20; RCD 194.60; RDD 43.72; RD 62.42

Coloración. Este fue uno de los grupos más homogéneos. La corona es negra, la banda que la rodea no es muy contrastante y la frente es azul con algo de violeta; la mitad posterior de la banda que rodea a la corona es azul con violeta pero en ocasiones es azul turquesa; la línea nugal negra está bien definida y a veces está interrumpida; la región malar es sólo negra pero puede presentar azul; la región auricular tiene azul bien definido; el dorso es verde olivo con castaño o verde con ligero tono olivo; las rectrices son verdes con las puntas más azules y en ocasiones son sólo azules; las raquetas son azul con algo de violeta y el negro de las puntas está ausente o es muy delgado; las primarias son azul turquesa y en ocasiones son verde turquesa; la corbata presenta sólo verde; las partes ventrales son uniformes o pueden presentar contraste y la coloración es verde y pocas veces castaño verdoso; el abdomen es verde o verde con algo de castaño; la barbilla es uniforme con la garganta pero a veces es más azul; la garganta es verde olivo; el pecho es verde con castaño y las plumas crurales son uniformes con las partes ventrales. Es uno de los grupos de mayor tamaño, excepto en las raquetas en donde sus medidas fueron más bajas, similares a otros grupos.

Comentarios: Incluye ejemplares asignados a tres subespecies: *ignobilis* Berlepsch 1889 y *aequatorialis* Gould 1857, del S Perú y NW Bolivia y *nattereri* Sclater 1857, del NW Bolivia.

CONCLUSIONES

El complejo *Momotus momota* está formado por lo menos por 11 grupos fenéticos que podrían representar unidades evolutivas independientes que bajo el concepto filogenético de especie pueden ser denominados como especies filogenéticas, cada uno con un área de distribución definida y una combinación de caracteres muy particulares que los definen. Existe la posibilidad de que algunos de estos grupos estén integrados por más de una especie, por lo que será necesario la realización de más estudios.

En el complejo, existe un dimorfismo sexual significativo en algunos caracteres merísticos en el que los machos son de mayor tamaño. Será conveniente, una vez que los grupos fenéticos han sido establecidos, realizar estudios particulares y definir si existe este dimorfismo sexual en todos los grupos, tanto en caracteres merísticos como de coloración.

Con este estudio, una vez más se corrobora que las subespecies descritas no coinciden ni con la distribución ni con la descripción de los patrones de variación en caracteres merísticos y de coloración por lo menos para el complejo *Momotus momota*, por lo que se muestra que las subespecies pueden no ser unidades evolutivas reales en muchos casos y de ser así, no deben ser válidas en la taxonomía del grupo bajo estudio.

Considerando que los límites de las distribuciones de los grupos coinciden en muchos casos con barreras geográficas tales como cordilleras, cuencas y zonas montañosas, será necesario realizar un estudio biogeográfico que permitirá definir si la aparición de tales barreras ha propiciado la separación y diferenciación de los grupos. A pesar de que todavía se requieren estudios de biogeografía y genética, está claro que existe una diferenciación merística y de coloración entre las poblaciones en 11 grupos que está asociada a la presencia de elementos orográficos. Por otro lado, aunque actualmente existe un gran número de otro tipo de caracteres como los moleculares, lo cierto es que los caracteres merísticos y de coloración continúa ofreciendo ser una base esencial en los estudios taxonómicos.

Es muy importante señalar que para este tipo de estudios, el número de ejemplares es determinante para definir los patrones de variación geográfica. Si bien no se podría establecer un número fijo de ejemplares por unidad de estudio, es cierto que mientras más ejemplares se incluyan, es probable que se abarque la mayor parte de la variación existente. Por último, las metodologías empleadas para la realización de estudios de variación geográfica, demuestran ser adecuadas en un primer intento de comprender los procesos evolutivos de diferenciación que se han llevado y se llevan a cabo en un conjunto de poblaciones. Esto porque permiten definir los grupos morfológicos presentes los cuales pueden representar unidades evolutivas independientes.

BIBLIOGRAFIA

- A. O. U. 1983. Check-list of North American Birds. 6a. ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- A. O. U. 1998. Check-list of North American Birds. 7a. ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Baldwin, S. P., H. C. Oberholser y L. G. Worley. 1931. Measurements of Birds. Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist., 2:9-117.
- 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
- Beebe, C. W. 1910. Racket Formation in Tail-Feathers of the Motmots. *Zoologica*, 1(5-6):139-149
- Berlioz, J. 1952. Etude Critique des Formes de *Momotus momota* (L.). *L'Oiseau et la Revue Francaise D'Ornithologie*, V. XXII, 1er. Tr. P. 20-33.
- Binford, L. C. 1989. A Distributional Survey of the Birds of the Mexican State of Oaxaca. Ornithological Monographs No. 43, 418 pp.
- Benítez-Díaz, H. 1993. Geographic Variation in coloration and morphology of the Acorn Woodpecker. *The Condor*, 95:63-71.
- Blake, E. R. 1953. Birds of Mexico. A Guide for Field Identification. Univ. of Chicago Press, I-XXX + 1-644 p.
- Bretagnolle, V. 1993. Adaptive Significance of Seabird Coloration: The Case of Procelariiforms. *The American Naturalist*, 142(1):141-173.
- Chapman, F. M. 1923. The Distribution of the Motmots of the Genus *Momotus*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 48:27-59.
- Cracraft, J. 1983. Species Concept and Speciation Analysis. P. 159-187. In R. F. Johnston [de], *Current Ornithology*. Vol. 1. Plenum Press, New York.
- Diario Oficial de la Federación. 1994. 16 de mayo.
- Fjeldså, J. y N. Krabbe. 1990. Birds of the High Andes. Zoological Museum, University of Copenhagen y Apollo Books, Svendborg, Denmark, 1-876 p.
- Freeman y Jackson, 1990. Univariate Metrics are not Adequate to Measure Avian Body Size. *The Auk*, 107:69-74.
- Futuyma, D. J. 1981. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates Inc. Massachusetts, U.S.A.
- Gould, S. J., y R. F. Johnston. 1972. Geographic Variation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3:457-498.
- Haverschmidt, F. 1968. *Birds of Surinam*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular Versus Morphological Approaches to Systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18:23-42.
- Hilty, S. L. y W. L. Brown. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press, I-XII + 1-836 p.
- Howell, N. G. y S. Webb. 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford Univ. Press, i-xvi + 1-851 p.
- James, F. C. 1970. Geographic Size Variation in Birds and its Relationships to Climate. *Ecology*, 51(3):365-390.
- Johnston, N. K. 1972. Origin and Differentiation of the Avifauna of the Channel Islands, California. *Condor*, 74:293-315.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press.
- McKittrick, M. y R. M. Zink. 1988. Species Concept in Ornithology. *The Condor*, 90:1-14.
- Meyer de Schauensee, R. 1970. *A Guide to the Birds of South America*. The Academy of Natural Science of Philadelphia. Reprinted by the PAN AMERICAN SECTION, THE INTERNATIONAL COUNCIL FOR BIRD PRESERVATION, I-XIV + 1-498.
- Miller, A. H., H. Friedmann, L. Griscom y R.T. Moore. 1957. Distributional Check-List of the Birds of Mexico. Part II Pacific Coast Avifauna, (33):1-436.
- Paynter, Jr. R. A. 1955. The Ornithogeography of the Yucatan Peninsula. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, 9:1-347.
- Orejuela, J. E. 1980. Niche Relationships Between Turquoise-browed and Blue-crowned Motmots in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Wilson Bull.*, 92(2):229-244.
- Peters, J. L. 194. *Check-list of Birds of the World*. Harvard University Press. Vol. V, 306 p.

- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1973. A Field Guide to Mexican Birds. The Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin Co. Boston, 298 pp.
- Phelps, W. Jr. y R. Meyer de Schauensee. 1978. Una Guía de las Aves de Venezuela. Princeton University Press. Edición Venezolana - Gráficas Armitano, C. A., I-XXV + 1-484 p.
- Ridgely, R. S. y J. A. Gwynne, Jr. 1989. A Guide to the Birds of Panama. Princeton University Press, 2a. ed., I-XVI + 1-534 p.
- Ridgway, R. 1914. Birds of North and Middle America. Part VI. Smithsonian Institution. U.S. Nat. Mus., 50.1-882.
- Rohlf, J. 1992. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (NTSYS). Exeter Software. New York
- Rojas-Soto, O. 1998. Variación Geográfica de las Poblaciones de *Toxostoma curvirostre* (Mimidae) de las Zonas Áridas de Norteamérica. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM
- Selander, R. K. y R. F. Johnston. 1967. Evolution in the House Sparrow. Y. Intrapopulation variation in North America. Condor, 69:217-258.
- Sibley, C. G. y B. L. Monroe, Jr. 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. Yale Univ. Press, i-xxiv, 1-1111 p.
- Sick, H. 1987?. Birds in Brazil. Princeton University Press, 703 p.
- Sneath, P. H. y R.R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy. W.H. Freeman y Co., San Francisco.
- Statistica V. 4.5, 1994. Statsoft.
- Stiles, F. G. y A. F. Skutch. 1989. A Guide to the Birds of Costa Rica. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, I-IX + 1-511 p.
- Van Tyne, J. y A. J. Berger. 1974. Fundamentals of Ornithology. John Wiley & Sons. 2a. ed., 808 p.
- Wetmore, A. 1943. The Birds of Southern Veracruz, Mexico. Proc. U. S. Natl. Mus., 93:215-340.
- Wetmore, A. 1968. Birds of the Republic of Panama. Part II. Columbidae (Pigeons) to Picidae (Woodpeckers). Wash., D. C. Smiths. Inst. Press.
- Zink, R. M. 1989. The Study of Geographic Variation. The AUK, 106:157-160.
- Zink, R. M. y J.V. Remsen, Jr. 1986. Evolutionary Processes and Patterns of Geographic Variation in Birds. p. 1-69. In F. Johnston, [ed.], Current Ornithology. Vol. 4. Plenum Press, New York.