

195



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“VARIACION GEOGRAFICA Y LIMITES DE ESPECIES EN LAS POBLACIONES DE *Chlorospingus ophthalmicus* (AVES: THRAUPIDAE) DE MESOAMERICA”

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
LUIS ANTONIO SANCHEZ GONZALEZ



ESTUDIOS DE TESIS
DIRECTOR DE TESIS:

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA

2002 CIENCIAS
REGULAR

TESIS CON
FALTA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Variación geográfica y límites de especies en las poblaciones de *Chlorospingus ophthalmicus* (Aves: *Thraupidae*) de Mesoamérica"

realizado por Luis Antonio Sánchez González

con número de cuenta 9755000-4, quien cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

Propietario M. en C. Laura Margarita Márquez Valdelamar

Propietario M. en C. Pilar Gabriela Ibáñez Hernández

Suplente M. en C. Octavio Rafael Rojas Soto

Suplente Biol. Alejandro Gordillo Martínez

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. JUAN MANUEL RODRIGUEZ CHAVEZ



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

Este trabajo se desarrolló en el Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, como parte de las actividades del taller "Faunística, Sistemática y Biogeografía de vertebrados terrestres e insectos de México", a cargo de los Dres. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza y Jorge Enrique Llorente Bousquets.

Para la realización de diferentes actividades relacionadas con distintas etapas de este trabajo, se contó con el apoyo financiero de CONABIO (E-018 y V-009), CONACYT (R-27961), DGAPA (IN-218598 y 214200), National Science Foundation y la Facultad de Ciencias de la UNAM.

**A MIS PADRES:
ANTONIO SÁNCHEZ PÉREZ Y AMELIA GONZÁLEZ MEDINA
POR TODO SU AMOR, COMPRENSIÓN Y APOYO, Y**

**A MIS HERMANOS:
ERIKA Y ALEJANDRO.**

Agradecimientos

Muchas personas han tenido algo que ver con la realización de esta tesis, desde su concepción y desarrollo, hasta su finalización y apoyo requerido durante esta etapa. Sin embargo, el primero de los agradecimientos es para mis padres: Antonio Sánchez Pérez y Amelia González Medina, quienes nunca me dejaron de apoyar, aún durante algunas de los momentos más difíciles de lo que llevo de vida. A ellos les debo el estar aquí, continuar y tener ganas de seguir adelante. Mis hermanos, Erika y Alejandro, han servido como ejemplo para nunca rendirme, además de que han sido un apoyo constante.

El Dr. Adolfo G. Navarro, además de ser director de esta tesis, es un amigo entrañable que nunca ha dejado de apoyarme y darme "empujones" para seguir adelante. A él le debo mucha de mi formación académica y también mucho de lo que soy como persona. Adolfo, gracias por tu amistad, paciencia y confianza.

Alejandro Gordillo y Fernando Puebla Olivares sufrieron mis constantes presiones para explicarme algunos de los fundamentos de muchas pruebas estadísticas que se tienen que aplicar en estos trabajos. Muchas gracias por su paciencia, sus consejos y su amistad.

Muchas personas en el Museo han tenido la distinción para conmigo de discutir algunos puntos relevantes para complementar y mejorar este trabajo. Agradezco los comentarios recibidos por parte del Dr. Robert M. Zink, Alejandro Gordillo, Octavio Rojas, Samuel López de Aquino, Erick García Trejo y Fernando Puebla Olivares. Igualmente, agradezco la amistad de todos los compañeros del Museo y a los compañeros de la Facultad, quienes pusieron alegría a la carrera.

Agradezco en particular a mis sinodales: el Dr. Adolfo Navarro, Gabriela Ibáñez, Laura Márquez, Alejandro Gordillo y Octavio Rojas, por tomarse la molestia de revisar este trabajo, y por los comentarios y sugerencias recibidos para la mejora del mismo.

Dos personas fueron determinantes para que yo pudiera ingresar al Museo de Zoología: el M. en C. Armando Luis Martínez fue quien primero me animó a entrar; Miriam Torres me apoyó en todo momento y en todo lo que emprendí por primera vez en el Museo.

Distintas personas con colecciones a su cargo, fueron muy importantes para la realización y finalización de este trabajo. Agradezco a la Dra. Patricia Escalante y la M. en C. Noemí Chávez la revisión de los ejemplares a su cargo alojados en el Instituto de Biología de la UNAM. Gracias a un proyecto apoyado por CONABIO (V-009) pude tener acceso a los ejemplares alojados en el Museo de Historia Natural en Tring, Inglaterra. El Dr. Robert Prys-Jones, Michael Walters, E. F. "Effie" Warr y Mark Adams me otorgaron todas las facilidades y me apoyaron de distintas formas. Gracias a todos.

Resumen

Se estudió la variación geográfica y los límites de especies dentro de las poblaciones de la tangarita oftálmica (*Chlorospingus ophthalmicus*) en Mesoamérica, una especie politépica de la cual se reconocen 25 subespecies, nueve de las cuales habitan la región de estudio. Se evaluaron caracteres merísticos y de coloración para las subespecies mesoamericanas y se realizaron análisis univariados y multivariados tendientes a cuantificar la diferenciación dentro de la especie. Se encontró que la variación geográfica responde a un patrón denominado "leap-frog", el cual consiste en la expresión de caracteres similares en poblaciones separadas geográficamente. Los análisis de caracteres merísticos y de coloración, junto con la distribución aislada de las distintas formas, sugieren la existencia de al menos cuatro especies: *Chlorospingus ophthalmicus*, de la Sierra Madre Oriental en México; *C. albifrons*, que se encuentra en la Sierra Madre del Sur, en los estados mexicanos de Guerrero y Oaxaca; *C. postocularis* de los bosques de la Sierra Madre de Chiapas y de las montañas del sur de Guatemala; y *C. wetmorei* en la Sierra de Los Tuxtlas. El estatus específico de algunas formas presentes en Centroamérica no pudo ser determinado debido al bajo número de ejemplares, sin embargo, las subespecies *dwighti* y *honduratus* podrían formar una clina que constituiría a *C. dwighti*. El sur de Centroamérica, estaría habitado por dos especies más: *regionalis*, que se encuentra desde la parte centro y sur de Nicaragua hasta el centro de Costa Rica y *C. punctulatus*, habitante de las provincias panameñas de Veraguas y Coclé.

Abstract

The geographic variation and species limits were studied for the Common-bush Tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*), a polytypic species from Mesoamerica with 25 recognized subspecies, nine of which inhabit the study area. Meristical and coloration characters were assessed, and univariate and multivariate analysis were conducted to understand the amount of differentiation within the species. It was found a pattern of variation called "leap-frog", which consists in the expression of similar features in intervening populations. The analysis from all the characters, plus the isolated distributions of the different forms, suggest the existence of at least four full species in the region: *Chlorospingus ophthalmicus* from the cloud forests of the Sierra Madre Oriental in Mexico; *C. albifrons*, which inhabits the montane forests of the Sierra Madre del Sur in Guerrero and Oaxaca; *C. postocularis* from the Sierra Madre de Chiapas and the mountains in southern Guatemala; the isolated Sierra de Los Tuxtlas is occupied by another endemic species *C. wetmorei*. The species status for some subspecies in Central America is pending because of the scarcity of specimens, however, subspecies *dwighti* and *honduratus* may part of a cline which may constitute to the full species *C. dwighti*. The southern part of Central America, is inhabited by two more probable species: *regionalis*, which is found from central Nicaragua to central Costa Rica, and *C. punctulatus*, which inhabits the provinces of Veraguas and Coclé in Eastern Panama.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. EL GÉNERO <i>Chlorospingus</i>	3
ASPECTOS GENERALES.....	4
III. OBJETIVOS.....	7
IV. MÉTODOS.....	7
V. RESULTADOS.....	11
ANÁLISIS DE LOS CARACTERES MERÍSTICOS.....	11
ANÁLISIS DE LOS CARACTERES CUALITATIVOS.....	17
VI. DISCUSIÓN.....	26
CARACTERES MERÍSTICOS Y DE COLORACIÓN.....	26
VII. DIVERSIFICACIÓN Y BIOGEOGRAFÍA.....	31
VIII. LÍMITES DE ESPECIES.....	33
IX. CONCLUSIONES.....	36
X. BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	38

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

CUADROS

1. DISTRIBUCIÓN Y CARACTERES DE <i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	5
2. CARACTERES EVALUADOS Y SU CODIFICACIÓN.....	8
3. NÚMEROS TOTALES Y POR OGU DE ESPECIMENES UTILIZADOS.....	12
4. CORRELACIÓN MÚLTIPLE DE CARACTERES MERÍSTICOS.....	12
5. EIGENVALORES.....	16

FIGURAS

1. DISTRIBUCIÓN DEL COMPLEJO <i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	5
2. UNIDADES GEOGRÁFICAS OPERACIONALES (OGU's).....	9
3. REPRESENTACIÓN GRÁFICA DE LOS CARACTERES MERÍSTICOS.....	13
4. FENOGRAMA DE LOS CARACTERES MERÍSTICOS.....	15
5. COMPONENTES PRINCIPALES.....	16
6a. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER LÍNEA DE LA FRENTE.....	17
6b. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER COLORACIÓN DE LA CORONA.....	18
6c. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER LÍNEA OCULAR.....	18
6d. FRECUENCIA PARA EL CARÁCTER AURICULARES NEGRAS.....	19
6e. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER COLOR DE LA GARGANTA.....	19
6f. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER COLOR DE LA BANDA PECTORAL.....	20
6g. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER PATRÓN DE LA GARGANTA.....	20
6h. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER "OREJA" BLANQUECINA.....	21
6i. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER "CEJAS" NEGRAS.....	21
6j. FRECUENCIAS PARA EL CARÁCTER LÍNEA POST-OCULAR.....	22
7. FENOGRAMA DE LOS CARACTERES DE COLORACIÓN.....	25
8. REPRESENTACIÓN DE SIMILITUD AVIFAUNÍSTICA.....	31

INTRODUCCIÓN

La variedad de ambientes que se pueden encontrar en el planeta es producto de la compleja historia geológica y climática que ha tenido la Tierra. Dentro de esos ambientes existen variaciones que son consecuencia de fluctuaciones climáticas locales que, aunadas a la topografía del terreno, generan condiciones muy particulares que influyen en las características de los organismos que los habitan (James 1970). Estas características pueden observarse como diferencias morfológicas entre las poblaciones que componen a una especie; esto se denomina variación geográfica. Este fenómeno es consecuencia del cambio en las distribuciones genotípicas y fenotípicas de los individuos que habitan en distintos lugares en el tiempo (Gill 1973, Zink y Remsen 1986).

La importancia evolutiva de la variación geográfica ha sido tomada a partir de la suposición de que la selección natural contribuye a aumentar el grado al que las poblaciones se adaptan a ambientes localmente distintos, constituyendo una respuesta adaptativa de los organismos a esos ambientes (Zink 1986). Tradicionalmente, los estudios de variación geográfica han estado enfocados en la descripción de subespecies para distinguir las diferencias fenotípicas entre las poblaciones de una misma especie (Cracraft 1983, Zink y Remsen 1986). Dichas diferencias son utilizadas para decidir si funcionan o no como elementos que sirvan para los mecanismos de aislamiento reproductivo que permitan la distinción entre especies y subespecies. Igualmente, esas diferencias se utilizan para decidir si las poblaciones alopátricas pertenecen a una única especie (constituyendo subespecies) o si pertenecen a especies distintas reproductivamente aisladas (Mayr 1963). Para algunos ornitólogos, la categoría subespecífica representa estadios intermedios en el proceso de especiación (Vuilleumier 1980), implicando a la variación geográfica como una parte de este proceso (Mayr 1970).

Lo expuesto anteriormente constituye las bases del concepto biológico de especie (Mayr 1963). Actualmente, existen opiniones alternas para este concepto, en las cuales el aislamiento reproductivo no constituye un prerrequisito para la especiación, sino que es visto como una consecuencia de procesos de aislamiento geográfico o ecológico (Gould y Johnston 1972, Cracraft 1983, Zink y McKittrick 1995, McKittrick y Zink 1998).

En la actualidad, los estudios de variación geográfica involucran distintos tipos de análisis que incorporan técnicas estadísticas univariadas y/o multivariadas; en éstas

últimas todos los caracteres pueden ser analizados a la vez, haciendo de estos estudios una herramienta muy poderosa en las decisiones sistemáticas (Gould y Johnston 1972, Sneath y Sokal 1973, Johnson 1980, Brumfield y Remsen 1996).

Dado que muchas especies de aves de México presentan caracteres muy conspicuos que varían geográficamente, existen opiniones alternas sobre los límites de especies entre varios componentes de la avifauna nacional (Navarro y Peterson en prep.). Estudios previos en algunos de los complejos, como los realizados en los complejos *Toxostoma curvirostre* (Rojas-Soto 1998) y *Momotus momota* (Ibáñez 2000) han sugerido la existencia de más de una unidad evolutiva dentro de una misma especie.

Una de las aves que muestra una variación geográfica sorprendente es la tangarita oftálmica (*Chlorospingus ophthalmicus*), especie politípica que se encuentra restringida a los bosques mesófilos de montaña que se extienden entre México y el noroeste de Argentina, mismos que presentan distribución fragmentada, lo cual evita el flujo génico entre las poblaciones que los habitan. Por lo anterior, es necesaria una revisión de la variación geográfica y los límites de especies dentro de este complejo, ya que este tipo de estudios brinda bases sólidas para el entendimiento de los patrones de evolución y diversificación de algunos grupos de aves mexicanas, así como para los esfuerzos de conservación de este grupo tan diverso en nuestro país.

El género *Chlorospingus*

La familia Thraupidae (Tangaras, 57 géneros y 242 especies, Burns 1997) pertenece al Orden Passeriformes y se encuentra compuesta por aves de talla mediana a pequeña cuya distribución es exclusivamente americana (Storer 1970, Sibley y Monroe 1990). Dentro de esta familia se observan algunas de las aves más coloridas del Neotrópico, aunque también existen muchas especies de colores apagados. Prefieren sobre todo zonas tropicales y subtropicales del continente; aunque algunos de sus miembros se localizan en áreas de bosques templados en el sur de Alaska y Estados Unidos (National Geographic 2000). Sin embargo, las tangaras alcanzan su mayor diversidad en los bosques mesófilos de montaña de las laderas de los Andes, en Sudamérica (Ridgely y Tudor 1989).

Uno de los géneros que alcanza su mayor diversidad en los bosques montanos es *Chlorospingus*, que agrupa aves pequeñas y ruidosas que habitan principalmente en los bosques mesófilos de montaña que se distribuyen desde el sur y este de México hasta el noroeste de Argentina. *Chlorospingus* se compone de alrededor de 10 especies (los números varían de acuerdo a distintos autores), de las cuales sólo una especie se encuentra en los bosques de las montañas de México, *Chlorospingus ophthalmicus*. El género alcanza su mayor diversidad entre las montañas que se localizan en el este de Centroamérica y los Andes de Colombia, y en donde dos especies presentan distribuciones simpátricas ocurren reemplazamientos altitudinales, es decir, las especies habitan intervalos altitudinales distintos (Isler e Isler 1987). Las aves pertenecientes a este género son generalmente de color verde olivo, y algunas de las especies tienen patrones de coloración y caracteres del plumaje distintivos en la zona de la cabeza, la garganta y en el pecho (Ridgely y Tudor 1989, Fjeldsa y Krabbe 1990).

Son aves conspicuas en los bosques que habitan y con frecuencia forman agrupaciones ("flocks" o parvadas) con individuos de otras especies. A menudo, se desplazan en grupos de cuatro a ocho individuos, sin embargo, durante la época de reproducción es notable la ausencia de dichas parvadas, lo que indica que probablemente son territoriales durante este periodo (Phelps y Meyer de Schauensee 1978, Isler e Isler 1987, Ridgely y Gwynne 1989, Stiles y Skutch 1989, Fjeldsa y Krabbe 1990, Howell y Webb 1995).

El nido tiene forma de copa y es construido a partir de materia vegetal, principalmente de musgos y raíces, y es colocado en el suelo (Edwards 1967), en horquetas o en troncos de los árboles, donde es escondido entre formaciones vegetales densas, o dentro de helechos o plantas epífitas. La alimentación se compone principalmente de insectos que obtienen a partir de la cara inferior de las hojas o que buscan dentro de las agregaciones de musgos que crecen en las ramas de los árboles (Isler e Isler 1987), así como de pequeños frutos, los cuales obtiene principalmente en las zonas de sotobosque denso, aunque también frecuenta las copas de los árboles (Phelps y Meyer de Schauensee 1978).

Aspectos generales de *Chlorospingus ophthalmicus*

La tangerita oftálmica (*Chlorospingus ophthalmicus*) es un ave pequeña (13-14 cm) cuyo peso varía entre 13.3 g y 18 g. Habita casi exclusivamente los bosques mesófilos de montaña desde el sur de México hasta el noroeste de Argentina en altitudes que van desde los 1000 hasta los 3500 msnm (Isler e Isler 1987, Ridgely y Tudor 1989, Fjeldsa y Krabbe 1990; Fig. 1). Aunque se trata de una especie sedentaria, la población que se encuentra en la sierra de Los Tuxtlas, *C. o. wetmorei*, al sureste de Veracruz en México realiza movimientos altitudinales durante la época invernal o durante fenómenos climáticos como los huracanes (Binford 1989, Winker *et al.* 1997).

Dado que la distribución de *C. ophthalmicus* se encuentra estrechamente relacionada con la del bosque mesófilo de montaña y debido a que este tipo de vegetación muestra un patrón de distribución a manera de islas como consecuencia de las condiciones necesarias para su desarrollo (Rzedowsky 1986), la distribución de la tangerita oftálmica consta de poblaciones aisladas también, lo anterior ha llevado a la descripción de hasta 25 subespecies (Peters 1951; Isler e Isler 1987). De este modo, se ha dividido al complejo *C. ophthalmicus* en ocho grupos a lo largo de su área de distribución (Cuadro 1, Fig. 1), que se distinguen principalmente por el color del iris, la presencia de una mancha post-ocular y/o de una banda pectoral (Isler e Isler 1987).

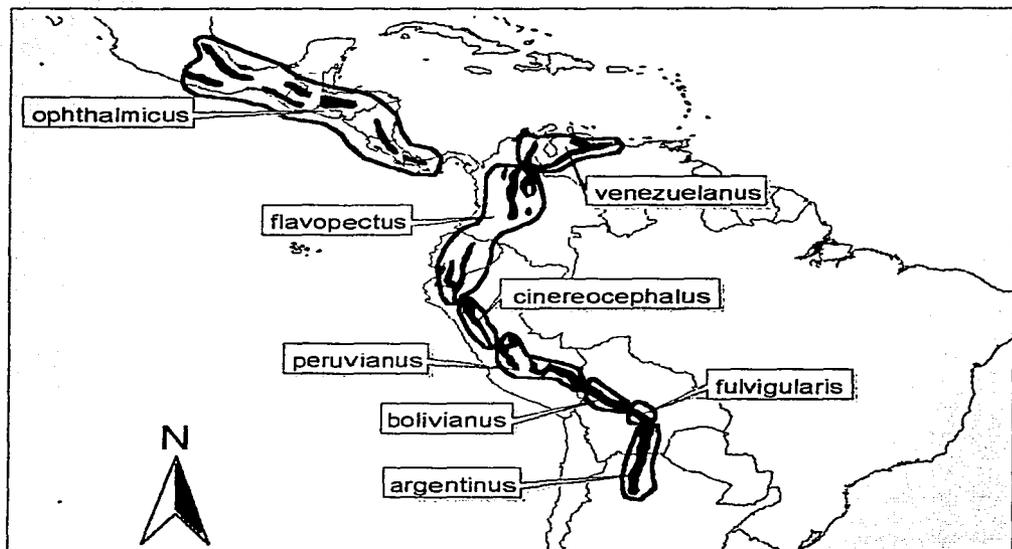


Figura 1. Distribución aproximada del complejo *Chlorospingus ophthalmicus*. Se señalan los grupos formados a partir del cuadro en Isler e Isler (1987).

Cuadro 1. Distribución y caracteres de *Chlorospingus ophthalmicus* tomados para la formación de los grupos. (Modificado de Isler e Isler 1987).

Grupo	Distribución	Núm. Subespecies	Color del Iris	Mancha post-ocular	Banda pectoral
ophthalmicus	México a oeste de Panamá	10	Oscuro	Sí	Sí
venezuelanus	Venezuela a norte de Colombia	5	Claro	Sí	Sí
flavopectus	Colombia a norte de Perú	7	Claro	No	Sí
cinereocephalus	centro de Perú	1	Claro	No	No
peruvianus	sur de Perú	1	Claro	No	Sí
bolivianus	norte de Bolivia	1	Claro	Sí	Sí
fulvicularis	centro de Bolivia	1	Claro/Oscuro	Sí	Sí
argentinus	sur de Bolivia y noroeste de Argentina	1	Oscuro	Sí	Sí

El grupo de estudio de este trabajo corresponde a la agrupación *ophthalmicus* (Cuadro 1) y está caracterizado por la presencia de una mancha post-ocular y una banda pectoral, además de que tiene el iris de color oscuro. Se han descrito diez subespecies en esta región: *C. o. ophthalmicus* habita las montañas de la Sierra Madre Oriental, *albifrons* se encuentra en las montañas de la Sierra Madre del Sur, *C. o. persimilis* de la Sierra de Miahuatlán, la aislada Sierra de los Tuxtlas alberga a la subespecie *wetmorei*, mientras que las montañas del norte de Chiapas y el norte de Guatemala están habitadas por la subespecie *dwrighti*. La subespecie *postocularis* se encuentra en las montañas de la vertiente del Pacífico en Chiapas y Guatemala. En Centroamérica, *honduratus* habita las montañas de Honduras y el noroeste de El Salvador, *regionalis* se encuentra en Nicaragua y el este de Costa Rica, *novicius* habita el suroeste de Costa Rica y el oeste de Panamá y finalmente, la subespecie *punctulatus* se encuentra en las provincias panameñas de Veraguas y Coclé.

Además de la división en grupos propuesta para el complejo, Howell y Webb (1995) dividen a las poblaciones de *Chlorospingus ophthalmicus* de México en tres grupos, los cuales están basados en la coloración de la cabeza y garganta, por lo que las poblaciones mexicanas han sido agrupadas en tres "subgrupos": *ophthalmicus*, que habita los bosques de la Sierra Madre Oriental; *albifrons*, de la Sierra Madre del Sur y Sierra de Miahuatlán y *postocularis* de los bosques de Chiapas y de la Sierra de Los Tuxtlas, en Veracruz.

Las divisiones que se han hecho del complejo *C. ophthalmicus* (los grupos de Isler e Isler 1987) y las subdivisiones dentro del grupo *ophthalmicus* realizadas para las poblaciones mexicanas por Howell y Webb (1995) demuestran que *C. ophthalmicus* presenta características particulares que han permitido la asignación de poblaciones locales a subespecies. Lo anterior, aunado al hecho de que este complejo es prácticamente sedentario y se encuentra casi exclusivamente en bosques montanos que se encuentran aislados, lleva a pensar que entre las poblaciones no existe flujo génico (Peterson *et al.* 1992). Las evidencias sugieren que más de una especie se encuentra involucrada dentro del complejo *C. ophthalmicus* (Howell y Webb 1995, Stotz *et al.* 1996), sin embargo, aún no hay estudios sobre los límites de especies dentro de esta especie politépica.

OBJETIVOS

Determinar los patrones de variación geográfica en las poblaciones del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* que habitan en México y Centroamérica mediante el análisis cuantitativo de la variación morfométrica y de coloración dentro del grupo.

Con base en los patrones encontrados, proponer los posibles límites de especies dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* en México y Centroamérica y formular hipótesis históricas sobre la diversificación dentro del grupo *ophthalmicus*.

MÉTODOS

Se examinaron un total de 343 especímenes (214 machos y 129 hembras) pertenecientes al complejo *Chlorospingus ophthalmicus* provenientes de distintas localidades de México y Centroamérica alojados en el Instituto de Biología y en el Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, ambos de la Universidad Nacional Autónoma de México y en el Museo de Historia Natural en Tring, Inglaterra. Se consideraron sólo individuos adultos de ambos sexos con el fin de evitar fuentes de variación debidos a la edad (Zink y Remsen 1986), y debido a que son aves sedentarias y no presentan variación en el plumaje definitivo, se incluyeron ejemplares de todas las estaciones del año (Johnson 2002). Se analizaron un total de 16 caracteres tanto cuantitativos como cualitativos: seis caracteres merísticos y diez caracteres de coloración. Los caracteres merísticos tomados fueron los siguientes: longitud (NT), ancho (AP) y profundidad del pico (PP) (los tres tomados desde el borde anterior del nostrilo), longitud de la cuerda alar (CA, con el ala plegada), longitud de la cola (COLA) y longitud del tarso (TAR). Los patrones de coloración analizados fueron: forma de las líneas de la frente (4 estados de carácter), color de la corona (6 estados de carácter), forma de la línea postocular (4 estados de carácter), auriculares (2 estados de carácter), color de la garganta (3 estados de carácter), color de la banda pectoral (6 estados de carácter), patrón de la garganta (4 estados de carácter), "oreja" blanquecina (2 estados de carácter) y "cejas" (2 estados de carácter) (Cuadro 2). Todas las medidas fueron tomadas con un calibrador digital con una exactitud de 0.01 mm.

Cuadro 2. Caracteres evaluados y sus estados de carácter. Los nombres de colores fueron tomados de Smithe (1975).

Carácter	Estados de Carácter
1. Forma de la línea de la frente	1.   2.   3. 4.
2. Color de la corona	1. Café canela 2. Café olivo 3. Olivo 4. Café oscuro 5. Sepia 6. Gris medio
3. Forma de la línea ocular	1.   2.   3. 4.
4. Auriculares negras	0. Ausencia 1. Presencia
5. Coloración de la garganta	1. Oscuro 2. Claro 3. Intermedio
6. Color de la banda pectoral	1. Amarillo naranja 2. Amarillo espectro 3. Verde chatreuse 4. Verde olivo 5. Anaranjado cromo 6. Verde lima+ naranja
7. Patrón de barrado de la garganta	1.   2. 3. 4.  
8. "Oreja" blanquecina	0. Ausencia 1. Presencia
9. "Cejas" negras	0. Ausencia 1. Presencia
10. Línea post-ocular	0. Ausencia 1. Presencia

Se crearon 13 unidades geográficas operacionales (OGU por sus siglas en inglés), tratando de cubrir la distribución conocida en México y Centroamérica para el complejo. La creación de las OGU, se realizó con base en el criterio de cercanía geográfica, el

número de ejemplares y considerando continuidad de la topografía de México y Centroamérica (Fig. 2).

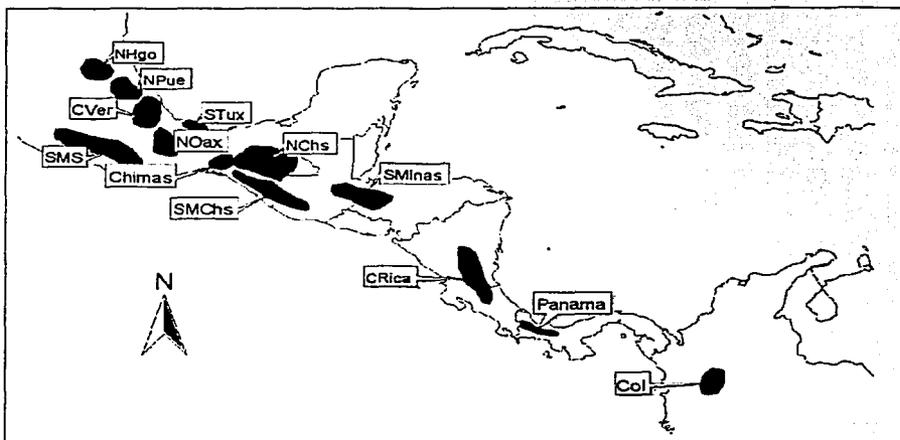


Figura 2. Unidades Geográficas Operacionales (OGU) determinadas para el complejo *Chlorospingus ophthalmicus* en México y Centroamérica.

Para determinar si el grupo *ophthalmicus* se comporta como una unidad, se incluyó una OGU con ejemplares de la subespecie *C. o. nigriceps* (OGU COL) de la parte noroeste de Colombia. Se seleccionó a esta subespecie porque se contó un mayor número de ejemplares.

Los caracteres merísticos obtenidos fueron sometidos a un análisis de correlación de Producto-Momento de Pearson para conocer la magnitud de la redundancia entre estas variables. De presentarse un índice de correlación alto (se señala el 100%, Zink y Remsen 1986) alguna de las variables en donde se presentó esta correlación deberá ser eliminada. A cada OGU se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para verificar la normalidad de los datos.

Existe un componente de variación que puede ser originado por las posibles diferencias en tamaño entre hembras y machos. Con el objeto de evaluar si existía variación debida al sexo, los caracteres merísticos fueron sometidos a una ANOVA

(Apéndice 1.). De encontrar esta fuente de variación en el grupo de estudio, los análisis deben realizarse para los sexos por separado (Zink y Remsen 1986). Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa STATISTICA V. 4.5. (Statsoft 1998), con un nivel de significancia de $K=0.05$ ó el 95% de confiabilidad.

Un problema adicional a trabajar con los caracteres merísticos, es la variabilidad intrapoblacional que se presenta entre los organismos bajo estudio. Uno de los métodos para eliminar dicha fuente de variación, es la obtención de valores promedio para cada una de las poblaciones bajo análisis (Crisci y López 1983, Zink y Remsen 1986) utilizando la mayor cantidad de ejemplares posibles. Para evitar esta fuente de variación, se obtuvieron las medias de los caracteres merísticos de cada OGU y se elaboraron gráficas de cada una de las variables del estudio para conocer las tendencias generales de variación entre las poblaciones. Los resultados de las gráficas obtenidas fueron ordenados geográficamente de manera norte-sur y oeste-este; de este modo puede conocerse la variabilidad de esos caracteres en el espacio geográfico.

Para conocer la similitud de los caracteres merísticos entre las OGU, se generó un fenograma con ayuda del programa NTSyS (Rohlf 1992). Para la obtención del fenograma se utilizó distancia taxonómica como medida de similitud y el método de aglomeración denominado "unweighted pair-group average" (UPGMA, Sneath y Sokal 1973) para el cual ninguna de las variables es ponderada. Además, se realizó un análisis de componentes principales para analizar la variación geográfica de los caracteres en conjunto, así como para determinar las relaciones entre las OGU, mismas que son establecidas por su proximidad en el espacio delimitado por los componentes; a mayor cercanía, mayor relación (Crisci y López 1983). Esas dos técnicas son complementarias porque el análisis de componentes principales define claramente los agrupamientos principales, mientras que el fenograma revela similitudes en la longitud de las ramas (Johnson 1980).

Con el objeto de eliminar la subjetividad asignada a las distintas tonalidades observadas, los caracteres de coloración fueron estandarizados con base en la tabla de colores propuesta por Smithe (1975). El nombre de los colores utilizados en estas tablas se aplicó a los colores detectados directamente de las pieles de estudio.

Los caracteres de coloración fueron agrupados en intervalos discretos de los que se obtuvieron las frecuencias porcentuales de los estados de carácter por OGU, es decir,

si un carácter se presenta fijo en todos los individuos, su valor es igual a 1, si se encuentra en la mitad de la población, su valor es de 0.5, etc. Con estos datos, se realizaron gráficas en las cuales, al igual que para los caracteres merísticos, las OGU fueron agrupadas con un criterio norte-sur y oeste-este, lo anterior con el fin de poder observar, a través de las gráficas, la existencia de patrones de variación clinales y los rompimientos o discontinuidades en el comportamiento de los caracteres evaluados. Al igual que para los caracteres merísticos, se obtuvo un fenograma con el programa NTSyS (Rohlf 1992). El método de aglomeración fue UPGMA y las distancias utilizadas fueron las de tipo taxonómico.

RESULTADOS

Análisis de los caracteres merísticos

El análisis de las medias de los caracteres merísticos entre machos y hembras reveló que los primeros tienen un tamaño ligeramente mayor (ver Apéndice), presentando diferencias significativas entre las variables cuerda alar (CA) y cola (COLA) por lo que, en lo subsecuente, los análisis merísticos se llevaron a cabo solo para los machos. En este trabajo, se muestran únicamente los resultados obtenidos para los machos del complejo, debido a que algunas de las OGU's no contenían un número suficiente de hembras que permitiera la realización de los análisis estadísticos (Cuadro 3).

El análisis de correlación múltiple demostró que entre los caracteres merísticos evaluados no existen variables redundantes (Zink y Remsen 1986) obteniendo valores por debajo del 56%, por lo que se utilizaron los seis caracteres merísticos seleccionados (Cuadro 4).

En la gráfica de la Figura 3a correspondiente al nostrilo (NT) los valores más bajos para la longitud del carácter corresponden a la OGU SMChs, mientras que la OGU SMS presentó la mayor longitud. En general, la longitud del pico no permite distinguir agrupaciones formadas por longitudes distintas. Esto permite agrupar a la población colombiana (COL) con el resto de las OGU's en Mesoamérica.

Cuadro 3. Números por OGU y totales para los machos y hembras en este estudio.

OGU	Machos	Hembras	Total por OGU
NHgo	19	11	30
NPue	14	14	28
CVer	17	8	25
NOax	32	25	57
SMS	43	32	75
STux	18	5	23
Chimas	4	1	5
SMChs	36	8	44
NChs	8	5	13
SMinas	3	5	8
CRica	14	13	27
Panama	3	1	4
COL	3	1	4
Total	214	129	343

Cuadro 4. Resultados de la correlación múltiple entre los caracteres merísticos evaluados. Las correlaciones marcadas son significativas a $p < .05000$, $N=152$.

Carácter	Nostrilo (NT)	Profundidad del Pico (PP)	Amplitud del Pico (AP)	Cuerda Alar (CA)	Cola (COLA)	Tarso (TAR)
NT	1					
PP	0.29030585	1				
AP	0.2664193	-0.01169743	1			
CA	0.06735566	0.19907256	-0.04427094	1		
COLA	0.14789341	0.098746	0.18790008	0.56	1	
TAR	0.12881158	-0.02536315	0.48938221	0.13	0.27	1

Las gráficas obtenidas demuestran la separación de la OGU SMinas con una profundidad del pico menor a la del resto de las OGU's. La variabilidad de este carácter en las OGU's centroamericanas es notable, en donde se observa un incremento en las dimensiones con dirección norte-sur. La población colombiana se encuentra nuevamente dentro de la agrupación principal (Figura 3b).

La amplitud del pico es un carácter que se mantiene más o menos constante en todas las OGU que se encuentran al norte del Istmo de Tehuantepec (OGU's NHgo a NOax, SMS, incluida Chimas). En las OGU's al sur de Tehuantepec se observa un incremento desde SMChs a Panama. (Figura 3c).

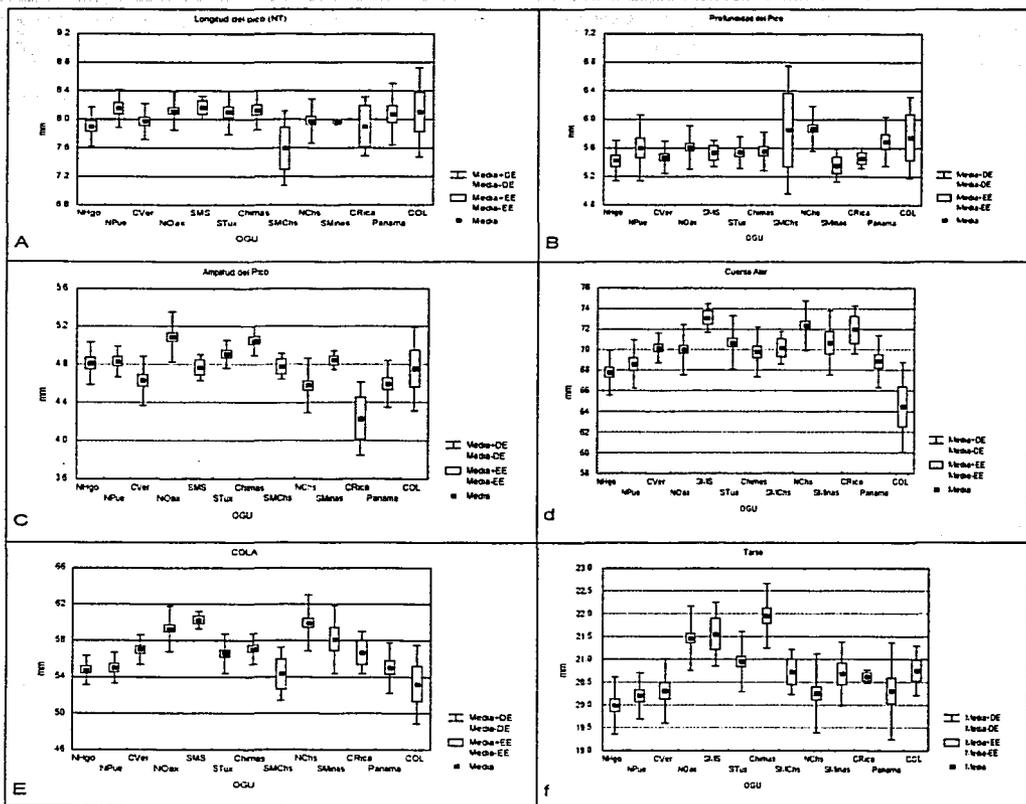


Figura 3. Medias, desviación estándar (DE) y error estándar (EE) para la longitud del pico (a), profundidad del pico (b), ancho del pico (c), cuerda alar (d), cola (e) y tarso (f) para el grupo *ophthalmicus*.

La cuerda alar es un carácter que se mantiene más o menos constante dentro de todas las OGU's, con excepción de COL, NHgo y NPue, donde es notable la presencia de valores pequeños para este carácter. La OGU Panama se muestra como una población muy divergente, al presentar una longitud pequeña con respecto a las otras en el grupo bajo análisis (Figura 3d).

La longitud de la cola en la OGU COL es corta con respecto a la de las poblaciones de Mesoamérica, en donde, las dimensiones aumentan en las OGU's que se encuentran al norte del Istmo de Tehuantepec (OGU's NHgo a NOax y SMS). Por otra parte, las OGU's en Centroamérica (NChs a Panama), muestran un decremento en la longitud de este carácter (Figura 3e).

La longitud del tarso muestra dos patrones interesantes: un incremento en tamaño en las poblaciones mesoamericanas al norte del Istmo de Tehuantepec (NHgo a Chimas) y un tamaño constante entre las OGU que se encuentran al sur del Istmo (Figura 3f).

En general, pueden observarse algunos patrones generales en el comportamiento de algunos de los caracteres graficados cuando éstos son relacionados con la geografía. Es notable el aumento en tamaño de norte a sur que se observa en las poblaciones que se encuentran al norte del Istmo de Tehuantepec, mientras que al este de esta misma barrera geográfica para especies de hábitat montanos, el aumento de tamaño es inverso, es decir, muestra una tendencia a la disminución en tamaño con dirección norte a sur.

Para todos los caracteres es evidente el aumento en tamaño en las OGU's NHgo, NPue, CVer y NOax, que corresponden a las poblaciones que se encuentran en la Sierra Madre Oriental. En los caracteres merísticos en las OGU's del norte de Centroamérica compuestas por las OGU's NChs y SMinas se observa una tendencia general de aumento de tamaño de sur a norte. En las OGU del sur de Centroamérica (CRica y Panama), las variables que expresan las dimensiones del pico aumentan en dirección al sur, mientras que las restantes (CA, COLA y TAR) presentan un aumento hacia el norte.

Además de los análisis univariados presentados en las gráficas anteriores, se aplicaron dos análisis multivariados para conocer la agrupación resultante para las OGU's del complejo. El primero de ellos consistió en la realización de un análisis de agrupamiento (UPGMA), mientras que el segundo fue el análisis de componentes principales.

En el fenograma obtenido con los valores promedio de los caracteres merísticos por OGU (Figura 4), se observan dos grupos principales a bajos niveles de similitud: el primero está constituido por la OGU Panama, que se encuentra separada de todas las

demás en Mesoamérica, las cuales forman la segunda agrupación. Para aquellas OGU en donde se encuentran los ejemplares más pequeños (NHgo, NPue, CVer, CRica y Chimas), el fenograma muestra su similitud en tamaño, concentrándolas en un grupo separado de aquellas de tamaño mayor, lo cual es congruente con los análisis univariados. La OGU COL se agrupó con las OGU del norte de Centroamérica (SMChs y SMinas), revelando un tamaño mayor dentro de estas tres OGU's con respecto a las demás.

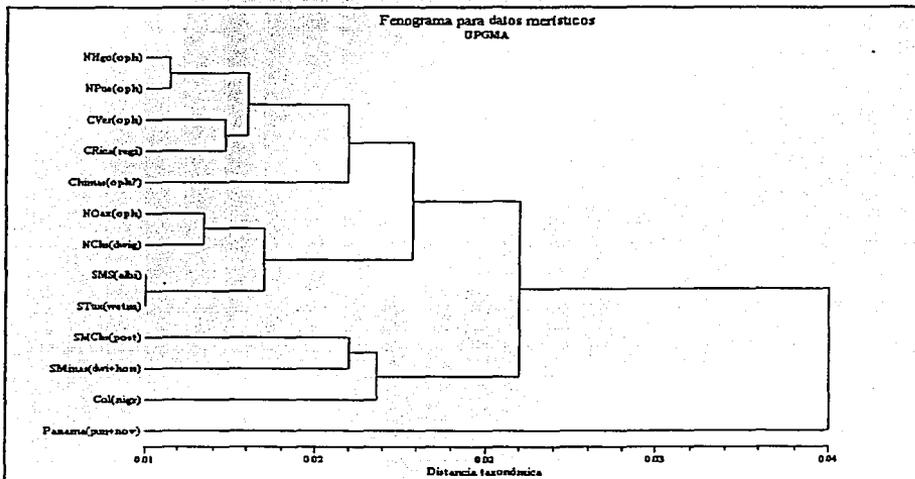


Figura 4. Agrupaciones obtenidas mediante el uso de los caracteres merísticos para los machos. Entre paréntesis se encuentran las primeras tres letras del nombre subspecífico. El índice de correlación cofenética es $r = 0.87107$.

Las OGU con tamaño mediano se encuentran agrupadas en una sola rama del fenograma. De acuerdo con el fenograma, la población contenida en la OGU NOax se relaciona con NChs y ambas a su vez con una rama que contiene a las muy similares en tamaño STux y SMS, para las cuales prácticamente no existe diferencia.

Para el análisis de componentes principales se extrajeron solo dos componentes que en total explican el 68.33 % de la variación dentro del complejo. Los eigenvalores obtenidos se muestran en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Se muestran los eigenvalores para los dos componentes obtenidos para el análisis de componentes principales. Las variables que explican la mayor cantidad de variación se encuentran en negritas ($p > .700000$).

Caracter	Componente 1	Componente 2
NT	-0.5450768	0.38373407
PP	-0.7571481	-0.24010299
AP	-0.55969026	0.6630619
CA	0.89843602	0.19717173
COLA	0.67631643	0.42245908
TAR	-0.07267664	0.88586778
Var Expl.	2.45350823	1.64666245
Prp. Totl	0.40891804	0.27444374

Los caracteres que explican la mayor cantidad de variación son la profundidad del pico (PP), la cuerda alar (CA) y la longitud del tarso (TAR). Los dos últimos caracteres revelan que el tamaño es importante en la agrupación de las OGU del complejo, mientras que la profundidad del pico es más importante con respecto a la forma del mismo.

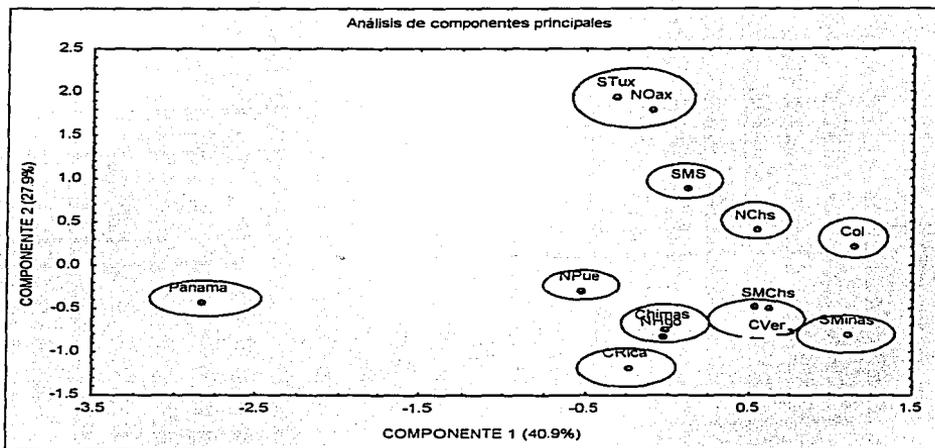


Figura 5. Componentes principales para los machos del grupo *ophthalmicus*.

La separación de la OGU Panama es evidente en la gráfica de componentes principales (Figura 5). Nuevamente, las poblaciones de tamaño pequeño se agrupan en la parte baja al centro de la figura (NHgo, NPue, Chimas y CRica), seguidas de aquellas con tamaños mayores. La OGU COL de Sudamérica se encuentra muy cercana a SMinas de Guatemala y Honduras.

Análisis de los caracteres cualitativos

Dentro del complejo *C. ophthalmicus*, no existe diferenciación sexual en cuanto a la coloración entre hembras y machos (Graves 1985, Peterson y Chalif 1987, Howell y Webb 1995), por lo que los análisis de este tipo de caracteres fueron realizados considerando a los dos sexos en conjunto (Figuras 6 a-j).

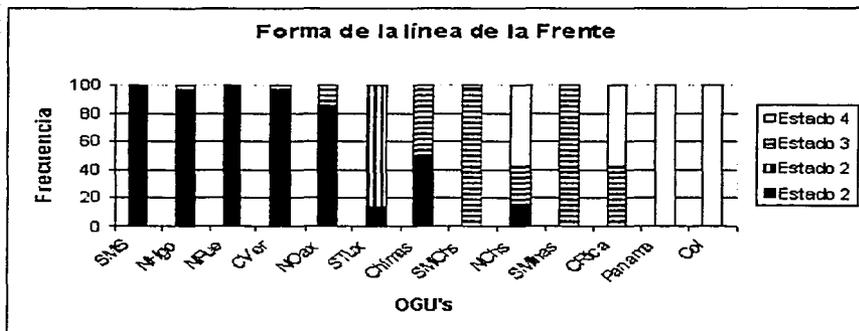


Figura 6a. Frecuencias encontradas en la evaluación del carácter forma de la línea de la frente en el grupo *ophthalmicus*. Se observa que el estado de carácter 2 es exclusivo de la OGU STux.

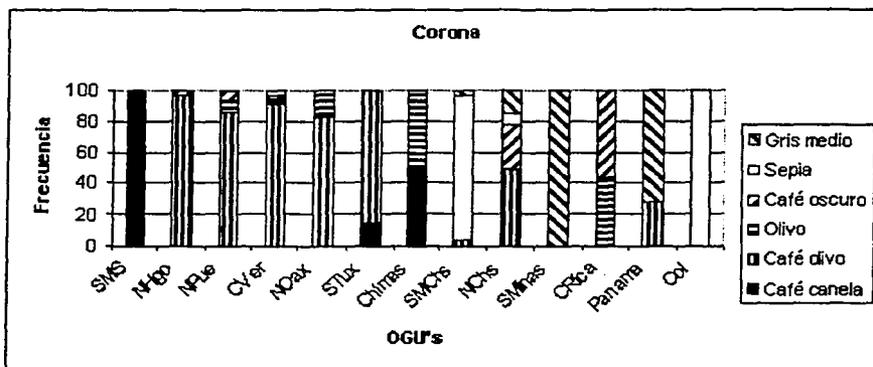


Figura 6b. Frecuencias y estados de carácter determinados para la corona en el grupo *ophthalmicus*.

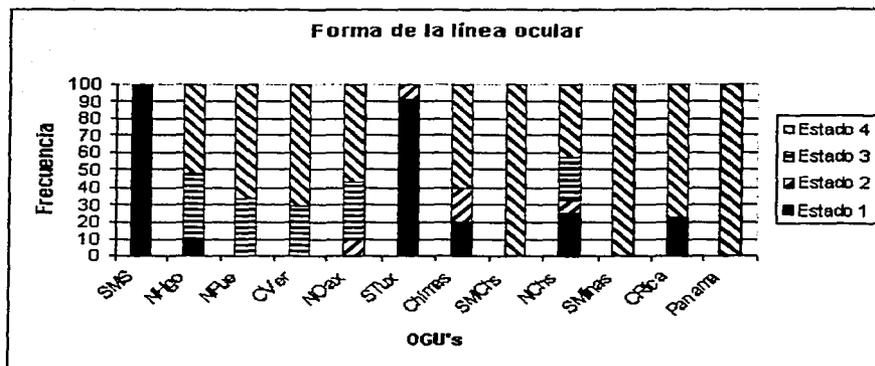


Figura 6c. Se muestran las frecuencias de la forma de la línea ocular entre las distintas OGU. La OGU 16 (COL) no aparece, debido a que carece de este carácter.

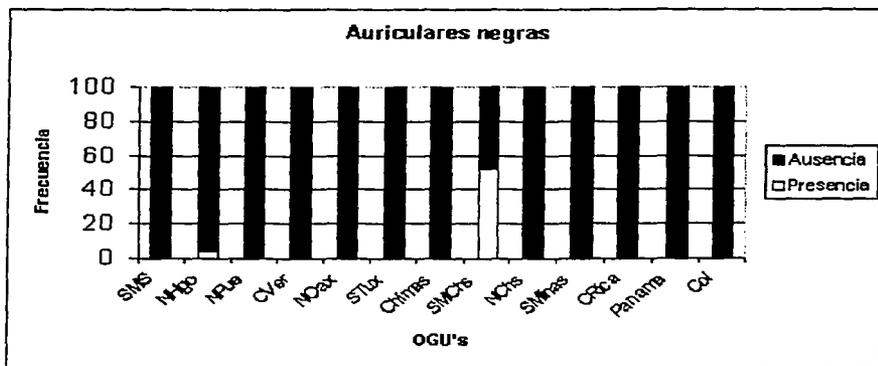


Figura 6d. Presencia/Ausencia de auriculares.

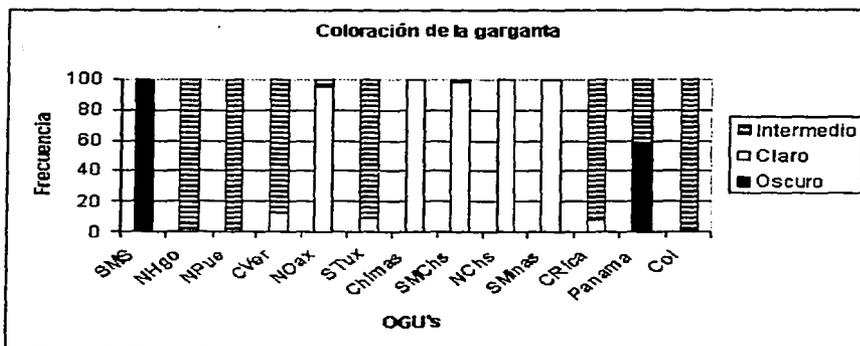


Figura 6e. Frecuencias para la coloración de la garganta.

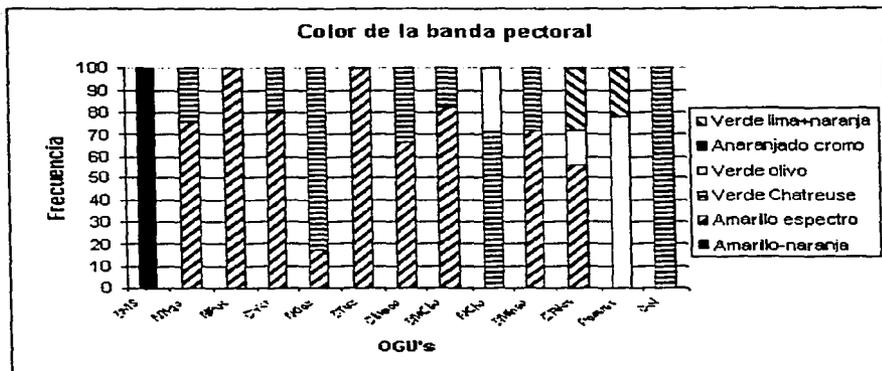


Figura 6f. Frecuencias obtenidas para la coloración de la banda pectoral.

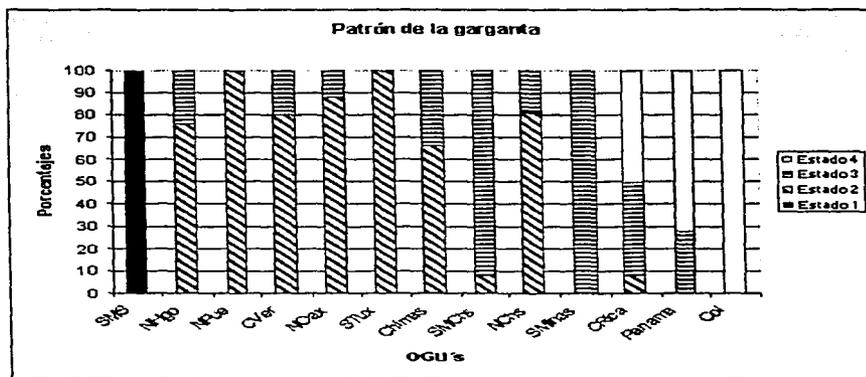


Figura 6g. Frecuencias obtenidas para el patrón del barrado de la garganta.

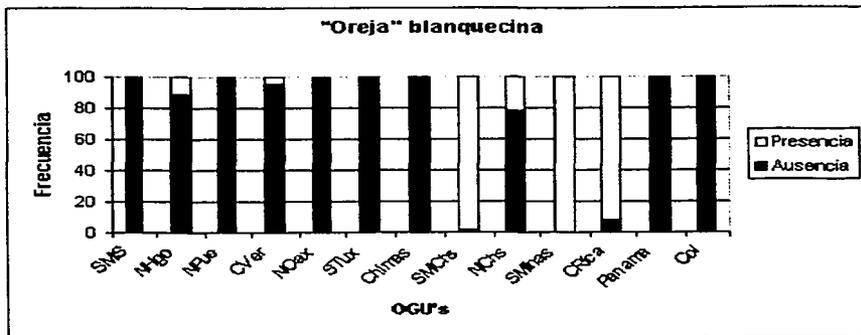


Figura 6h. Presencia/Ausencia de una "oreja" blanquecina.

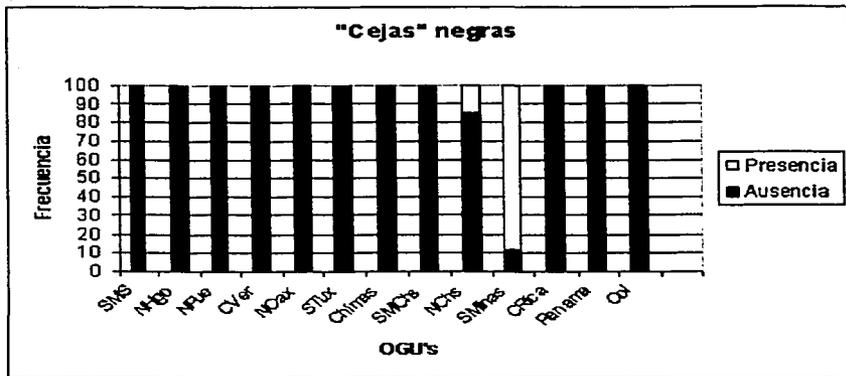


Figura 6i. Presencia/Ausencia de "cejas" negras.

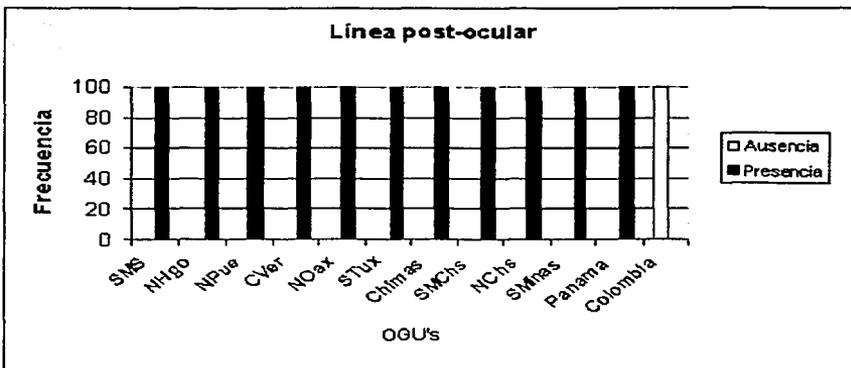


Figura 6j: Presencia/Ausencia de línea post-ocular.

Para el carácter forma de la línea de la frente, es notable en la OGU 7 STux la presencia de un estado de carácter exclusivo para el 86% de los ejemplares revisados. El reemplazo del estado de carácter es fácilmente observable en la gráfica, por ejemplo, la frecuencia del estado de carácter 1 (Cuadro 1) va presentando una ligera disminución hacia el sur, mientras que el estado 4 muestra una frecuencia que se incrementa (Figura 6a).

La figura 6b muestra los estados de carácter determinados para la coloración de la corona en el grupo de estudio. Es notable que la OGU COL presente un color de la corona que es compartido, únicamente por la OGU SMChs en Centroamérica. Las poblaciones de la Sierra Madre del Sur, agrupadas en la OGU SMS presentan un estado de carácter fijo y sólo es compartido por la población en los Chimalapas (Chimas, 50%), y en menor proporción por las poblaciones en la Sierra de Los Tuxtlas (STux, 15%).

El carácter forma de la línea ocular presenta poca variación entre las OGU's del estudio. Aunque en la mayoría de éstas se observa la predominancia de sólo un estado de carácter, las OGU's de México y del norte de Centroamérica (NOax, Chimas y NChs) presentan hasta tres estados de carácter entre las formas de la línea ocular que se pudieron registrar, aunque en todas predomina el estado 4 (Figura 6c).

En la figura 6d se puede observar el comportamiento del carácter binario presencia/ausencia de auriculares negros. Dicho carácter se presenta casi fijo en la población de la OGU SMChs (52%) y con una muy baja frecuencia en la OGU NHgo (4%).

Dentro del grupo de estudio, la coloración de la garganta es un carácter que presentó también poca variación dentro de las OGU's determinadas. Las poblaciones de la Sierra Madre del Sur (SMS) muestran una coloración que aparece nuevamente en las poblaciones del sur de Centroamérica (OGU Panama). Las OGU's centroamericanas (Chimas-SMinas) presentan solo un estado de carácter. Los extremos de las OGU's mencionadas (STux y CRica), presenten estados de carácter distintos (estado de carácter 3, Figura 6e).

El color registrado en la banda pectoral dentro del grupo *ophthalmicus* es muy variable. Sin embargo, estados de carácter fijos se encuentran en las poblaciones de los extremos, amarillo naranja en SMS y verde Chatreuse en la OGU COL (Figura 6f).

Al igual que con el carácter anterior, el patrón de las barras de la garganta presenta estados de carácter fijos en las OGU con las poblaciones del extremo (SMS y COL). La población de la OGU COL presenta mayor similitud con la OGU Panama. Casi todas las poblaciones mexicanas tienen el mismo patrón de barrado, sin embargo, las poblaciones de la OGU SMChs localizada en Chiapas y Guatemala presenta un barrado que muestra mayor similitud con aquellas de Centroamérica, como SMinas (Figura 6g).

Las frecuencias del carácter "oreja" blanquecina revelaron la tendencia de las poblaciones centroamericanas (SMChs a CRica) a presentar este carácter. La excepción es la población del NChs, en cuya mayoría (78%) predominan individuos que no presentan esta característica distintiva. La población colombiana (OGU COL) también carece por completo de dicha característica (Figura 6h).

El carácter descrito gráficamente en la figura 6i se refiere a la posesión de un par de líneas negras que bordean la corona, a modo de "cejas" en algunas OGU's, específicamente de SMinas y en muy pequeña proporción (alrededor del 15 %) de los ejemplares de la OGU NChs. Este carácter sólo se detectó en las OGU's localizadas en el norte de Centroamérica.

El carácter presencia de línea post-ocular, se presentó de manera constante en todo el grupo *ophthalmicus*, localizado en Mesoamérica, faltando únicamente en la OGU COL (Fig. 6j), que fue usada con fines de agrupamiento. Es necesario mencionar que en Sudamérica, algunas de las poblaciones no presentan línea post-ocular, la presencia de línea post-ocular, junto con la presencia de la banda pectoral y el color del iris, fueron usados en la elaboración de los grupos mayores en los que Isler e Isler (1987) dividieron al complejo *Chlorospingus ophthalmicus*.

Al igual que con los caracteres merísticos, cuando los caracteres de coloración son relacionados con la geografía, emergen patrones generales en la expresión de los caracteres en el espacio. Nuevamente, algunos caracteres presentan disminución en las frecuencias de expresión hacia el sur, siendo sustituidos de manera gradual a medida que se avanza hacia al sur en el área de estudio. Tal es el caso de la forma de la frente, en la cual el estado 1 disminuye de manera gradual hasta presentarse muy poco en la OGU NChs. A su vez, el estado de carácter 4 comienza a presentarse desde la OGU SMChs hasta ocurrir completamente en las OGU Panama y Col. El mismo comportamiento ocurre para el carácter coloración de la corona. Se puede observar en las gráficas la posesión de estados fijos de carácter para algunas OGU, tales como la coloración de la corona, la coloración de la garganta, el color de la banda pectoral y el patrón de barrado en la garganta para la OGU SMS. También puede observarse que la expresión de los caracteres de coloración no es continua, es decir, existen casos en donde la expresión se encuentra interrumpida por alguna OGU intermedia, es el caso de la forma de la línea ocular y de la corona.

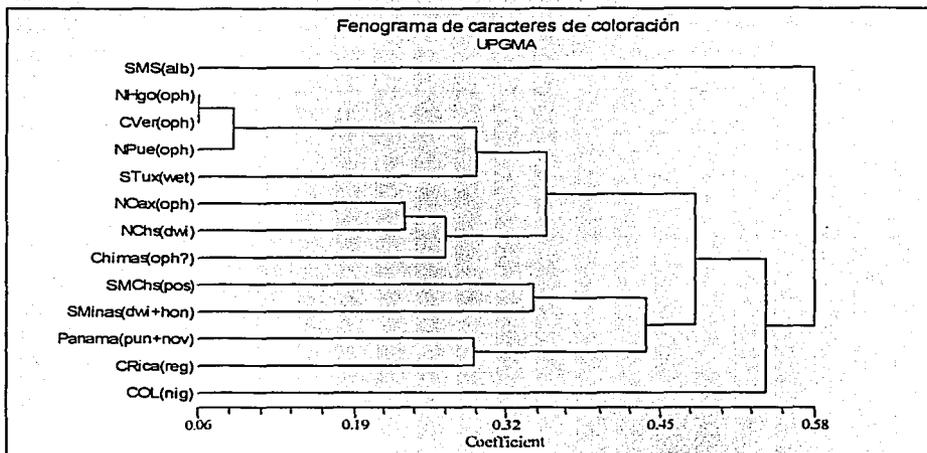


Figura 7. Se muestran las relaciones fenéticas para los caracteres de coloración dentro del Grupo *ophthalmicus*. Entre paréntesis se encuentran las primeras tres letras del nombre subespecífico. El índice de Correlación cofenética es $r=0.91793$.

El fenograma de los caracteres de coloración (Fig. 7) mostró la formación de dos grupos principales; el primero de ellos formado por la OGU SMS (subespecie *albifrons*) y el otro formado por el resto de las OGU's del estudio, incluyendo a la OGU COL (subespecie *nigriceps*). Dentro del segundo grupo, se encuentra un clado en el que se incluyen todas las OGU's de la Sierra Madre Oriental (OGU's NHgo, NPue, CVer y NOax), y dentro de este se agruparon las OGU's Chimas (subespecie *ophthalmicus*) y STux (subespecie *wetmorei*). A continuación se encuentra un clado formado por las OGU's que incluyen a las subespecies de Centroamérica. En este clado, la OGU SMChs (*postocularis*) se unió a la OGU SMinas (subespecies *dwrighti* y *honduratus*); a este grupo se unió un clado que incluye a las OGU's Panama (*punctulatus* + *novicius*) y CRica (*regionalis*). Finalmente, la OGU COL (*nigriceps*) se encuentra en una rama en donde se incluyen todas las poblaciones mesoamericanas, a excepción de la OGU SMS, la cual incluye a la población más distintiva de todas las analizadas en este estudio.

DISCUSIÓN

Caracteres merísticos y de coloración

La presencia de polimorfismo dentro de *C. ophthalmicus* es notable aún a pequeña escala (considerando las OGU's) como puede observarse en las gráficas de los caracteres merísticos y de los patrones de coloración (Figuras 3 y 6). Las múltiples subespecies que se han descrito a lo largo de la distribución de la especie encuentran fundamento al observar las gráficas de coloración obtenidas para aquellas que habitan en la parte de su distribución que corresponde a México y Centroamérica. Aún cuando todas las formas de México y Centroamérica forman un subgrupo dentro de los ocho que componen al complejo (Isler e Isler 1987), dentro de esta agrupación existen poblaciones que muestran un grado de divergencia que puede ser comparado con el de especies congenéricas distintas.

Debido a esta gran variabilidad y a su distribución aislada en correspondencia con el bosque mesófilo de montaña, es de esperarse que la taxonomía dentro de *Chlorospingus ophthalmicus* sea muy compleja. Por ejemplo existen formas en Sudamérica que son muy diferentes morfológicamente de otras que son consideradas de la misma especie, y que se encuentran caracterizadas por carecer de algunos de los más conspicuos caracteres de la especie, tales como la línea post-ocular, la banda pectoral y el color del iris (O'Neill y Parker 1981, Olson 1983, Isler e Isler 1987).

A partir de los análisis merísticos realizados para las poblaciones de México y Centroamérica, se puede observar la formación de hasta tres grupos en los que se pueden detectar clinas (dadas por el aumento en tamaño entre OGU adyacentes) y rompimientos claros en los cambios de los promedios de las medidas evaluadas. Las poblaciones de la Sierra Madre del Sur (SMS) forman una unidad en cinco de las seis variables medidas; las poblaciones de la Sierra Madre Oriental (NHgo, NPue, CVer y NOax) forman otro grupo dentro del cual también se observa una clina en aumento de tamaño de norte a sur.

Aunque algunas de las poblaciones aumentan sus dimensiones a en dirección norte-sur (OGU's al norte del Istmo de Tehuantepec), se observan cambios importantes

limitados por las áreas de tierras bajas tales el istmo de Tehuantepec y la depresión de Nicaragua como que sirven como barrera para la dispersión de estas aves. Las poblaciones agrupadas en las OGU's de Centroamérica presentan un aumento en dimensiones de sur a norte, contrario al presente en las aves mexicanas. Este decremento en tamaño en dirección sur a norte que algunas poblaciones de estas aves presentan parece obedecer a la regla ecogeográfica de Bergmann, misma que ya ha sido reportada para aves de montañas en el Neotrópico (Graves 1991). Sin embargo, la tendencia contraria de las aves mexicanas coincide con lo reportado para especies del género *Cinnycerthia* en los Andes (Brumfield y Remsen 1997).

En Panamá, el istmo delimita la distribución del denominado grupo *ophthalmicus* en Mesoamérica. La ausencia de *Chlorospingus ophthalmicus* en las montañas del este de Panamá se desconoce, a pesar de la aparente existencia de hábitat disponible para la especie, sin embargo, poblaciones de esta especie aparecen nuevamente en los Andes de Colombia. Las montañas del este de Panamá alojan dos especies endémicas pertenecientes al género *Chlorospingus*: *C. inornatus* y *C. tacarcunae*. Aunque en distintas ocasiones algunos autores las han tratado a como subespecies dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* (Zimmer 1947), generalmente se les reconoce como especies debido a sus características muy distintas, como la ausencia de barra pectoral y línea post-ocular, y sus coloraciones ventrales (Meyer de Schauensee 1966, AOU 1983, 1998). También existen evidencias de una diferencia aparente entre los llamados de *C. inornatus* y *C. ophthalmicus* (Robbins et al. 1985).

En los resultados obtenidos para los análisis de caracteres de coloración es posible observar estados de carácter que se encuentran en unas poblaciones, desaparecen en poblaciones adyacentes y aparecen en poblaciones alejadas. Este patrón de variación en los caracteres de coloración principalmente, dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* corresponde al denominado "leap-frog" (salto de rana), el cual consiste en la expresión de caracteres similares en poblaciones que se encuentran separadas por poblaciones de la misma especie que a su vez, expresan caracteres muy distintos. Este patrón de variación fue descrito a partir del estudio de la variación geográfica en especies que se distribuyen a lo largo de los Andes, en Sudamérica (Remsen 1984). Esto se explica por la capacidad independiente de expresión de caracteres, misma que, sin embargo, está sujeta a las presiones de selección similares

que las aves sufren en su hábitat (Remsen 1984, García-Moreno y Fjeldsa 2000, Johnson 2002), que en este caso se trata únicamente del bosque mesófilo de montaña.

Los resultados obtenidos para las frecuencias de coloración para el complejo *C. ophthalmicus* en México y Centroamérica, apoyan la idea de la existencia del patrón "leap-frog" para esta especie en la parte mesoamericana de su distribución. Ejemplos de lo anterior lo constituyen los caracteres de las coloraciones de la corona, de la garganta y de la banda pectoral. Dicho patrón de variación, al igual que ocurre con las poblaciones sudamericanas, únicamente se observa donde la especie presenta una distribución lineal, es decir, al igual que en los Andes, las poblaciones de la tangarita oftálmica que se encuentran entre el sureste de México y la región del Istmo de Panamá muestran tendencia hacia este patrón.

Un patrón de variación similar se detectó también entre las OGU NHgo y CVer, las cuales constituyen el grupo de la Sierra Madre Oriental, formado por la subespecie nominal *ophthalmicus*. La población de la OGU NOax mostró un mayor parecido con las OGU's NChs y Chimas, pero constituye la parte final de una clina muy clara entre las OGU's de los bosques de esta Sierra. Su mayor variabilidad, evidenciada en algunos de los resultados (forma de la línea ocular y coloración de la garganta), puede estar siendo originada por la extrema complejidad topográfica del Nudo de Zempoaltépetl en Oaxaca (Ferrusquia 1998), la cual podría estar promoviendo diferenciación debida a catástrofes naturales que provocan fragmentación de las poblaciones en pequeños grupos cohesivos (Graves 1985). Por su parte, el mayor parecido en los caracteres de plumaje de la OGU STux (subespecie *wetmorei*) con la población en la parte este de Hidalgo y norte de Puebla, agrupada en la OGU NPue, demuestra que *wetmorei* tiene una relación más estrecha con aquellas poblaciones en la Sierra Madre Oriental que con las que se encuentran al sur del Istmo de Tehuantepec (*contra* Howell y Webb 1995). Sin embargo, la población de la STux presenta en la forma de línea de la frente un estado de carácter único que se encuentra en alrededor del 86% de los individuos evaluados, lo cual en congruencia con el aislamiento geográfico y diferenciación genética (Peterson *et al.* 1992) indican que se trata de una especie distinta dentro del complejo *ophthalmicus*.

Unida a las OGU de Sierra Madre Oriental y Sierra de Tuxtlas, se encuentra la OGU Chimas, la cual habita el macizo montañoso de Chimalapas, aislado entre las montañas del norte de Oaxaca y la Sierra Madre de Chiapas. El mayor parecido en el

plumaje de los individuos pertenecientes a esta OGU con aquellos en la Sierra Madre Oriental, podría ser indicio de que esta población puede ser agrupada dentro de la subespecie nominal *ophthalmicus* (Binford 1989). Sin embargo, esta población está caracterizada por un tamaño pequeño, lo cual no corresponde con el incremento en el tamaño que se observa entre las poblaciones de la Sierra Madre Oriental. Lo anterior, aunado al hecho de que se encuentra aislada en el área y separada de las poblaciones de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra Madre de Chiapas por zonas de tierras bajas que no posibilitan el flujo génico, podría indicar la existencia de una especie distinta, caracterizada por su pequeño tamaño y la presencia de caracteres intermedios, algunos de ellos parecidos a las poblaciones en el sur de Centroamérica.

El siguiente agrupamiento está constituido por una OGU cuya población habita el norte de Centroamérica (OGU SMinas). Dentro de SMinas, se encuentran representantes de dos subespecies distintas (*dwrighti* y *honduratus*), ambas caracterizadas por la presencia de "cejas" negras que bordean la corona, cuya intensidad de gris es variable. La coloración de la corona y la posesión de una "oreja" blanquecina son los caracteres que unen al grupo antes mencionado con las poblaciones en la Sierra Madre de Chiapas y la vertiente del Pacífico de Guatemala, pertenecientes a la subespecie *postocularis*. Sin embargo, esta última carece de las "cejas" negras conspicuas, el patrón de barrado de la garganta es completamente distinto (Fig. 6g), y a diferencia de las poblaciones de la vertiente del Caribe presenta auriculares negras.

Aunque la subespecie *dwrighti* se continúa en su distribución hacia el sureste de México (Peters 1951, Miller *et al.* 1957, Howell y Webb 1995), los individuos de la Sierra de Las Minas en Guatemala son muy distintos, y fueron clasificados por Griscom (1935) como *Chlorospingus ophthalmicus richardsoni*. La revisión de un mayor número de ejemplares pertenecientes a estas subespecies podría revelar su posible diferenciación o su pertenencia a una clina definida por la amplitud de las "cejas" negras. En consecuencia, la subespecie *dwrighti*, de acuerdo a este estudio, se encuentra dividida en dos poblaciones distintas, por lo cual el análisis de una mayor número de ejemplares es fundamental para establecer la naturaleza de esas diferencias, así como para poder determinar si corresponden a especies distintas o son parte de una clina.

Las OGU's CRica y Panama, correspondientes a las subespecies *regionalis* y *novicius* + *punctulatus* ambas procedentes del sur de Centroamérica, se agruparon en un

clado de acuerdo con este estudio. Olson (1993) encontró en el oeste de Panamá individuos que consideró intermedios entre las subespecies *regionalis* y *punctulatus*. Ante esto, consideró que *punctulatus* reconocida por algunas autoridades taxonómicas como una especie más dentro del género (Peters 1951), debía ser reconocida únicamente como una subespecie más del complejo. Estos individuos intermedios constituyen, de acuerdo con Olson (1993) la subespecie *novicius*, por lo cual dicha subespecie no existe, sino que únicamente son híbridos entre las subespecies mencionadas. Debido a la carencia de series adecuadas, en este estudio las dos subespecies panameñas fueron agrupadas dentro de la OGU Panama, sin embargo, ambas presentan caracteres muy distintivos. El bajo número de ejemplares de ambas impidió un análisis más detallado, mismo que podría revelar la diferenciación de ambas y sugerir con esto el posible estatus específico para cada una de ellas. Es oportuno mencionar que la subespecie *regionalis* se encuentra dividida en poblaciones que no son continuas, debido a que la Depresión de Nicaragua se encuentra entre su área de distribución. En los resultados de coloración puede observarse que dentro de la OGU CRica existe variabilidad para algunos de los caracteres. Al igual que con la subespecie *dwrighti*, el examen de un número mayor de ejemplares podría revelar diferenciación o pertenencia a una clina.

Existe una rama separada de todas las demás que contiene a la OGU SMS, en la cual se encuentran agrupadas las subespecies de la Sierra Madre del Sur (*albifrons* y *persimilis*). La poca diferencia detectada entre los ejemplares analizados en los museos, desacredita, con base en los caracteres morfológicos examinados, la existencia de la subespecie *persimilis*, descrita por A. R. Phillips (1966) con base en la tonalidad "más oscura" de la corona y su aislamiento en la Sierra de Miahuatlán.

LA OGU COL, con la subespecie *nigriceps*, formó una agrupación con las demás OGU's de este estudio. Fenéticamente, la unión de esta OGU demuestra que a pesar de no presentar línea post-ocular, y por lo cual no se le incluye dentro del grupo *ophthalmicus* de Isler e Isler (1987), presenta mayor parecido con todas las poblaciones mesoamericanas, a excepción de la OGU SMS, la cual se agrupó en una rama distinta, que demuestra su mayor grado de divergencia con respecto a las demás, confirmándolo con su aislamiento geográfico y con la posesión de estados de carácter únicos

DIVERSIFICACIÓN Y BIOGEOGRAFÍA DEL COMPLEJO *Chlorospingus ophthalmicus* EN MESOAMÉRICA

De acuerdo a un estudio realizado por Hernández-Baños *et al.* (1995), los patrones fenéticos de interconexiones entre las áreas de bosques montanos de Mesoamérica son como se muestra en la Figura 8. Aunque el esquema que presentan proviene de análisis fenéticos, los autores consideran la similitud avifaunística como un reflejo de las relaciones históricas entre las áreas de bosques montanos (Hernández-Baños *et al.* 1995).

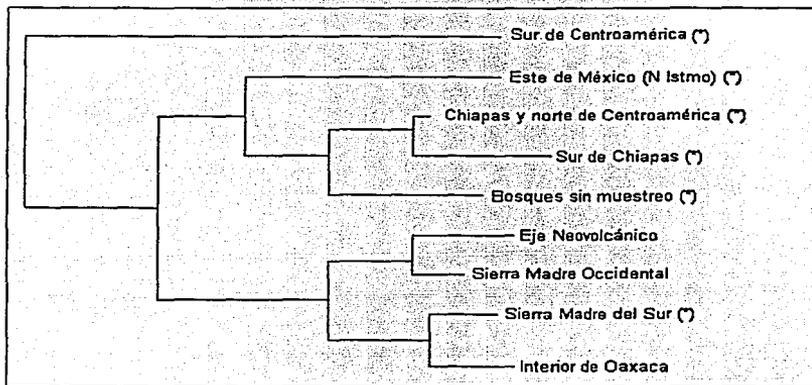


Figura 8. Representación de la similitud avifaunística de los bosques montanos de Mesoamérica. Los asteriscos indican la presencia de representantes del complejo *C. ophthalmicus*. Los bosques sin muestreo se refieren a áreas en el norte de Oaxaca y el norte de Nicaragua (Modificado de Hernández-Baños *et al.* 1995).

Ajustando el fenograma de la figura anterior a los patrones de distribución de *C. ophthalmicus* en Mesoamérica, pueden sugerirse hipótesis históricas sobre los modos de aislamiento de cada una de las poblaciones del complejo en los bosques montanos del área.

Las poblaciones del sur de Centroamérica habrían sido las primeras en separarse, quedando aisladas de todas las demás en México y el norte de Centroamérica por la Depresión de Nicaragua, cuya elevación máxima es de 34 msnm aproximadamente

(Graham 1998). La compleja topografía y los cambios climáticos globales dieron origen a las subespecies *regionalis*, *novicius* y *punctulatus*.

El surgimiento del Istmo de Tehuantepec habría separado a las poblaciones de la Sierra Madre Oriental (asignadas a la subespecie nominal *ophthalmicus*) y a las de la Sierra Madre del Sur (*albifrons*) de aquellas que se encuentran en los bosques del norte de Chiapas y el norte de Centroamérica (*dwrighti* y *honduratus*) y la que se presenta en la vertiente pacífica de Chiapas y Guatemala (*postocularis*).

Las poblaciones que habitan en macizos montañosos aislados como *C. o. wetmorei* en la Sierra de los Tuxtlas al sur de Veracruz, y *C. o. ophthalmicus* (?) en los Chimalapas se encuentran, de acuerdo a la figura 8, muy relacionadas con las poblaciones de la Sierra Madre Oriental y de Chiapas (incluyendo la vertiente del Pacífico) y norte de Centroamérica. Nuevamente, el Istmo de Tehuantepec habría sido el responsable del aislamiento.

Debido a que *C. ophthalmicus* es una especie que se encuentra casi totalmente confinada a bosques mesófilos, la secuencia de fragmentación, junto con periodos desfavorables para este tipo de bosques, provocaron su aislamiento en poblaciones separadas restringidas a un tipo de vegetación que requiere de condiciones muy especiales para su desarrollo, tales como laderas inclinadas y un constante aporte de humedad (Rzedowski 1986, Terborgh 1971, Graves 1985, Hernández-Baños 1995).

La distribución de las distintas subespecies de *C. ophthalmicus* en los bosques montanos de Mesoamérica corresponde a zonas de endemismo determinadas de acuerdo a las distribuciones que distintas especies tienen en común (Cracraft 1985, Hernández-Baños *et al.* 1995), lo cual podría ser un indicio de la historia común de la avifauna en esas regiones.

En el área de estudio, las subespecies *regionalis*, *novicius* y *punctulatus* se encuentran dentro del área de endemismo Costa Rica y oeste de Panamá, en donde se distribuyen especies como *Pyrrhura hoffmani*, *Selasphorus ardens*, *Parula gutturalis*, *Troglodytes ochraceus* y dos especies de pinzones del género *Pselliophorus*, entre otros (Hernández-Baños *et al.* 1995). En el norte de Chiapas y norte de Centroamérica, las especies *Lampornis sybillae*, *Amazilia luciae*, *Otus barbarus* y *Cyanocorax*

melanocyaneus conforman otra área de endemismo. En esta región, se localizan las subespecies *C. o. dwighti* y *C. o. honduratus*. Otra área de endemismo se localiza en la vertiente del Pacífico en Chiapas y Guatemala, aquí *C. o. postocularis* comparte su distribución con especies como *Oreophasis derbianus* y *Tangara cabanisi* (Hernández-Baños et al. 1995). La Sierra Madre Oriental cuenta con especies como *Dendrortyx barbatus*, *Glauucidium sanchezi* y *Cyanolyca nana*, en donde se encuentra la subespecie nominal *ophthalmicus*, mientras que la Sierra Madre del Sur y la subespecie *albifrons* son un área de endemismo determinada, entre otras especies, por *Eupherusa cyanophrys* y *Eupherusa poliocerca* (Hernández-Baños et al. 1995). En Sudamérica, algunas subespecies de *C. ophthalmicus*, como *falconensis* del norte de Venezuela, *venezuelensis* de la Cordillera de Mérida y *ponsi* en la Cordillera de Perijá fueron utilizadas por Cracraft (1985) para determinar distintos centros de endemismo en zonas montanas.

El hecho de que la distribución de muchas subespecies del grupo *ophthalmicus* esté restringida a zonas de endemismo con faunas bien diferenciadas, podría sugerir un tiempo de aislamiento prolongado, quizás anterior al Pleistoceno (Cracraft 1985), durante el cual el intercambio genético entre las especies que habitan áreas montanas podría haber sido casi nulo, conduciendo a la diferenciación genética y morfológica entre algunas de las formas del complejo *Chlorospingus ophthalmicus*. Además de este estudio, los análisis filogenéticos y filogeográficos serán determinantes para establecer los límites de especies y los tiempos de divergencia dentro de especies politípicas que se encuentran en distintas zonas de endemismo.

LÍMITES DE ESPECIES

A partir de los fenogramas obtenidos de las mediciones, de los patrones detectados en los caracteres de coloración obtenidos, la distribución geográfica y algunos datos moleculares (en prep.), se propone la existencia de al menos cuatro especies dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* para Mesoamérica:

Chlorospingus albifrons Salvin y Godman

Chlorospingus albifrons Salvin and Godman, Ibis, 1889, 237 (Omitteme, Sierra Madre del Sur, Guerrero, México; type in the Brit. Mus.).

Diagnosis. Se caracteriza por presentar la corona de color café canela, la garganta es de tonalidad oscura, la banda pectoral es amarillo-naranja y el patrón del barrado de

la garganta presenta un bigote conspicuo con manchas laterales (carácter 1, Cuadro 2).

Distribución. Habita la Sierra Madre del Sur en Guerrero y Oaxaca, existe una población disyunta en la Sierra de Miahuatlán, en el estado de Oaxaca.

Ssp. incluidas. *albifrons* y *persimilis*.

Notas. La población de la Sierra de Miahuatlán, en Oaxaca, fue originalmente descrita como *C. o. albifrons*, con base en la "coloración más oscura de la corona" (Phillips 1966). En este estudio, ambas poblaciones fueron agrupadas en la OGU SMS, debido a que no se detectó ninguna diferencia en la coloración de la corona o en otros caracteres en los ejemplares analizados de la subespecie *albifrons*

***Chlorospingus ophthalmicus* (Du Bus).**

Arremon ophthalmicus Du Bus, Bull. Acad. Roy. Soc. Sci. Lettr. Beaux-Arts Belg., 14, pl. 2, 1847, 106 (Mexico; type in Brussels Mus.); type locality restricted to Jalapa, Veracruz, México, by Lowery and Newman (Occas. Papers Mus. Zool. Louisiana State Univ., no. 22, 1949, 8).

Diagnosis. Esta especie presenta clinas en el tamaño y en la coloración de la corona, que va desde café olivo hasta café oscuro y sepia, así como en la tonalidad de la garganta que presenta colores intermedios en las poblaciones norteñas y un color oscuro en las poblaciones del norte de Oaxaca. La banda pectoral es de color verde Chatreuse o amarillo espectro.

Distribución. Se distribuye en la Sierra Madre Oriental, desde el SE de San Luis Potosí (Xilitla) hasta el norte de Oaxaca y el oeste de Chiapas (Montserrate).

Ssp. incluidas. *ophthalmicus*.

***Chlorospingus wetmorei* Lowery y Newman**

Chlorospingus wetmorei Lowery and Newman, Occas. Papers Mus. Zool. Louisiana State Univ., no. 22, 1949, 8 (Volcán San Martín, Sierra de Tuxtla, Veracruz, México; altitude 2,500-3,500 feet; type in the U. S. Nat. Mus.).

Diagnosis. Los miembros de esta especie son prácticamente idénticos a los de las poblaciones de la Sierra Madre Oriental. Sin embargo, la forma de las líneas que constituyen el frente se encuentra como una carácter único para esta especie (Cuadro 2).

Distribución. Esta especie se encuentra restringida a la Sierra de Los Tuxtlas, en el sur del estado de Veracruz, México.

Ssp. incluidas. *wetmorei*.

Notas. Se ha encontrado diferenciación genética de esta especie con respecto a las poblaciones de la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur. (Peterson *et al.* 1992). De acuerdo a este estudio, los caracteres de coloración colocan a esta especie dentro del grupo fenético que contiene la clina observada en Sierra Madre Oriental, por lo que puede considerarse parte del grupo de poblaciones que se encuentran al norte del Istmo de Tehuantepec (*contra* Howell y Webb 1995).

***Chlorospingus postocularis* Salvin y Godman**

Chlorospingus postocularis Cabanis, Jour. für Ornith., 14, 1866, 163 (Guatemala=Sierra above Costa Cuca, Pacific slope of Guatemala; type in Berlin Mus.).

Diagnosís. Esta especie se caracteriza por presentar la corona de color sepia, la banda pectoral es de color amarillo espectro y presenta una mancha blanquecina detrás de la línea postocular y el patrón del barrado de la garganta se caracteriza por la ausencia de líneas negras (bigote), y por presentar manchas en toda el área gular (estado 3, Cuadro 2).

Distribución. Se encuentra en las montañas de la Sierra Madre del Sur, en el estado de Chiapas, México y en las montañas de la vertiente del Pacífico en Guatemala.

Ssp. Incluidas. *postocularis*.

Tres poblaciones son agrupadas debido al color de la corona, el cual es de color gris oscuro. Sin embargo, las poblaciones *divighii* de Sierra de las Minas en Guatemala, y *honduratus* en Honduras y El Salvador podrían formar una especie independiente. Aunque ésta última presenta estados de carácter distintos (p.e. el color de la banda pectoral) a los de su contraparte en Guatemala, la presencia de un par de "cejas" conspicuas podría ser decisiva en su delimitación. Por su parte, la población de la vertiente del Pacífico en Chiapas y Guatemala, aunque comparte el carácter de coloración de la cabeza, en su mayoría no presenta las "cejas" conspicuas de las dos anteriores. Sin embargo, aunque se propone sea reconocida como *Chlorospingus postocularis*, estudios detallados de distribución en la parte central y oriental de Guatemala son necesarios para definir el estatus real de esta población.

En Centroamérica, las subespecies que se encuentran en el sur podrían corresponder a especies distintas. Este es el caso de las subespecies *regionalis* y *novicius*. El número de ejemplares estudiados impide realizar una correcta asignación de su estatus taxonómico. La subespecie del centro-oeste de Panamá *punctulatus*, que ha

sido reconocida como una especie distinta, presenta estados de carácter particulares y convergentes con las poblaciones de Sierra Madre del Sur, en México. Aunque hace falta mucho más material de estudio, los pocos ejemplares revisados son lo suficientemente distintos de cualquier población en Centroamérica. La revisión de series completas de ejemplares podrían aclarar la situación, ya que los datos hasta ahora disponibles sugieren que podría ser parte de una clina que comprende las poblaciones que se encuentran entre Nicaragua y Panamá. Estas tres poblaciones se encuentran separadas por áreas de tierras bajas de aquellas en Centro y Sudamérica, por lo cual podrían formar una especie.

Todos los resultados llevan a la conclusión de que los límites de especies dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* deben ser redefinidos. Dentro del grupo *ophthalmicus* (Isler e Isler 1987, reconocen ocho), al menos cuatro poblaciones muestran suficiente diferenciación para ser reconocidas como especies filogenéticas, o inclusive como especies biológicas (Navarro y Peterson, en prep.). La determinación de otras posibles especies permanece aún por ser definida, y el estudio de mayor número de ejemplares indudablemente aclarará la situación. Los estudios genéticos ayudarán a determinar los límites de especies dentro del complejo.

CONCLUSIONES

Indudablemente, uno de los factores que han promovido la diversificación de esta especie es su restricción casi completa a los bosques mesófilos de montaña, los cuales a su vez se encuentran distribuidos en forma de islas, debido a las condiciones requeridas para su desarrollo. Lo anterior ha impedido el flujo génico entre las poblaciones de este complejo, que aunado al hecho de que muestran caracteres conspicuos muy distintos, permite una reevaluación de los límites de especies.

El análisis de caracteres tanto merísticos como de coloración del plumaje revelaron la presencia de más de una especie dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* en Mesoamérica. Los patrones de variación geográfica para los caracteres de coloración mostraron un comportamiento muy especial en la expresión de los mismos, el denominado "leap-frog" (Remsen 1984), el cual consiste en la expresión de caracteres similares en poblaciones que se encuentran separadas por una población con caracteres distintos. Los análisis sugieren el reconocimiento de cuatro especies dentro del complejo *Chlorospingus ophthalmicus* en Mesoamérica.

Tres posibles especies permanecen pendientes debido a la escasez de ejemplares revisados, todas ellas se encuentran en Centroamérica.

- *Chlorospingus dwighti*, la cual parece estar formada por las subespecies *dwighti* y *honduratus*.
- *Chlorospingus regionalis*, que se encuentra desde el centro de Nicaragua hasta el centro de Costa Rica y posiblemente el O de Panamá.
- *Chlorospingus punctulatus*, de las montañas del centro-oeste de Panamá, reconocida como especie por algunos autores (Peters 1951, Isler e Isler 1987), pero de la cual sin embargo no puede hacerse una correcta evaluación debido a su aparente reproducción con la subespecie *novicius*, la cual a su vez es más parecida a *regionalis*.

La compleja historia geológica y climática de Mesoamérica ha modelado las condiciones necesarias para el desarrollo de una avifauna muy diversificada en el área. De este modo, de acuerdo a algunas interpretaciones sobre la fragmentación del bosque mesófilo, es posible reconstruir la historia de diversificación del complejo *C. ophthalmicus*.

Es notable el hecho de que los patrones de distribución de las cuatro especies que conforman el complejo *C. ophthalmicus*, correspondan con algunas zonas de endemismo determinadas por las distribuciones coincidentes de distintas especies. Esto podría estar reflejando historias comunes para muchos de los taxones que componen dichas áreas, es decir, podría implicar eventos de fragmentación de la misma edad para la avifauna que las compone, en los cuales podría no haber habido flujo génico entre las especies de áreas adyacentes.

LITERATURA CITADA

- American Ornithologists' Union (A. O. U.). 1983. Check-list of North American birds, 6th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- American Ornithologists' Union (A. O. U.). 1998. Check-list of North American birds, 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Binford, L. C. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. Ornithological Monographs 43: 1-418.
- Brumfield, R. T. y J. V. Remsen Jr. 1996. Geographic variation and species limits in *Cinnycerthia* wrens of the Andes. Wilson Bull. 108: 205-227.
- Burns, K. J. 1997. Molecular Systematics of Tanagers (Thraupinae): Evolution and Biogeography of a diverse radiation of Neotropical birds. Molecular Phylogenetics and Evolution 8: 334-348.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Current Ornithology 1: 159-187.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Ornithological Monographs 36:49-84.
- Crisci, J. V. y M. F. López Armengol. 1983. Introducción a la teoría de la teoría práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, D.C.
- Edwards, P. E. 1967. Nests of the Common Bush-Tanager and the Scaled Antpitta. Condor 69:605
- Ferrusquía, V. I. 1998. Geología de México: una sinopsis. Pp: 3-108. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Comps.). Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

- Fjeldsa, J. y N. Krabbe. 1990. Birds of the High Andes. Svendborg, Denmark: Zoological Museum, University of Copenhagen and Apollo Books.
- García-Moreno, J. y J. Fjeldsa. 2000. Chronology and mode of speciation in the Andean Avifauna. Pp. 25-46. *In* Rheinwald, G. (ed.). Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. Proc. 4th Int. Symp. Bonn. Bonn Zool. Monogr. 46.
- Gill, F. B. 1973. Intra-island variation in the Mascarene White-eye, *Zosterops borbonica*. Ornithol. Monogr. No. 12.
- Gould, S. J., y R. F. Johnston. 1972. Geographic variation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 457-498.
- Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Comps.). Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Graves, G. R. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographical variation in plumage of Andean forest birds. Auk 105: 47-52.
- Graves, G. R. 1991. Bergmann's rule near the equator: Altitudinal clines in body size of an Andean passerine bird. Proc. Natl. Acad. Sci. 88: 2322-2325.
- Griscom, L. 1935. The birds of the Sierra de Las Minas, eastern Guatemala. Ibis 77: 801-37.
- Hernández-Baños, B. E., A. T. Peterson, A. G. Navarro S. y P. Escalante-Pliego. 1995. Bird faunas of the humid montane of Mesoamerica: biogeographic patterns and priorities for conservation. Bird. Conserv. Intern. 5: 251-277.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Reino Unido.

Ibáñez Hernández, P. G. 2000. Variación geográfica de las poblaciones del Turco real (*Momotus momota*), Momotidae, Aves. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Isler, M. L. y P. R. Isler. 1987. The tanagers. Natural history, distribution and identification. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

James, F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationships to climate. *Ecology* 51: 365-390.

Johnson, N. K. 1980. Character variation and evolution of sibling species in the *Empidonax difficilis-flavescens* Complex (Aves: Tyrannidae). University of California Publications in Zoology 112. University of California Press, California.

Johnson, N. K. 2002. Leapfrogging revisited in Andean birds: geographical variation in the Tody-tyrant superspecies *Poecilatriccus ruficeps* and *P. luluae*. *Ibis*: 69-84.

Mayr, E. 1963. Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Mayr, E. 1970. Populations, Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

McKittrick, M. y R. M. Zink. 1988. Species concepts in Ornithology. *Condor* 90: 1-14.

Meyer de Schauensee, R. 1966. The species of birds of South America and their distribution. Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania.

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 No. 33. Cooper Ornithol. Society.

National Geographic Society. 2000. A field guide to the Birds of North America, 2nd Edition. National Geographic Society.

- Navarro-Sigüenza, A.G. y A.T. Peterson, en prensa. An alternative species taxonomy of the Birds of Mexico
- Olson, S. L. 1983. Geographic variation in *Chlorospingus ophthalmicus* in Colombia and Venezuela (Aves: Thraupidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 96: 103-109.
- Olson, S. L. 1993. Intergradation between the Bush-Tanagers *Chlorospingus punctulatus* and *C. ophthalmicus* in Western Panama (Aves: Thraupidae). The Auk 110(1): 148-150
- O'Neill, J. P. y T. A. Parker III. 1981. New subspecies of *Pipreola riefferii* and *Chlorospingus ophthalmicus* from Peru. Bull. Brit. Ornithol. Club: 294-299.
- Peters, J. L. 1951. Check-list of the Birds of the World. Vol. XIII. Harvard University Press, Cambridge, Massachussets.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1987. Aves de México. Guía de Campo. Editorial Diana, México.
- Peterson, A.T., P. Escalante P. y A. Navarro S., 1992. Genetic variation and differentiation in Mexican populations of Common bush-tanagers and Chestnut-capped Brush-Finches. Condor 94: 244-253.
- Phelps, W. H. Jr y R. Meyer de Schauensee. 1978. A guide to the birds of Venezuela. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Phillips, A. R. 1966. Further systematic notes on Mexican birds. Bull. Brit. Ornith. Club 86: 148-159.
- Remsen, J. V., Jr. 1984. High incidence of "leap-frog" pattern of geographic variation in Andean birds: Implications for the speciation process. Science 244: 171-173.
- Ridgely, S. y J. A. Gwynne Jr. 1989. A guide to the Birds of Panama with Costa Rica, Nicaragua, and Honduras. 2nd Ed. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey

- Ridgely, R. S. y G. Tudor. 1989. The Birds of South America. Vol. 1: The Oscine Passerines. University of Texas Press. Austin, Texas.
- Robbins, M. B., T. A. Parker III, y S. E. Allen. 1985. The avifauna of Cerro Pirre, Darién, eastern Panama. Ornithological Monographs 36: 198- 232.
- Rohlf, J. 1992. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (NTSYS). Exeter Software, New York.
- Rojas-Soto, O. R. 1998. Variación geográfica de las poblaciones de *Toxostoma curvirostre* (Mimidae) de las zonas áridas de Norteamérica. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rzedowsky, J. 1986. Vegetación de México. Limusa, México, D. F.
- Sibley, C. G., y B. L. Monroe. 1990. Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Smithe, F. B. 1975. Naturalist's color guide. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, New York.
- Sneath, P. H. y R. R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman & Co. San Francisco, California
- StatSoft, Inc. (1998). STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK, WEB: <http://www.statsoft.com>.
- Stiles, F. G. y A. Skutch. 1989. A guide to the Birds of Costa Rica. Cornell Univ. Press. New York.
- Storer, R. W. 1970. Subfamily Tharupinae, pp 246-408. In Check-list of the birds of the world, Vol. 13. R. A. Paynter Jr. (ed.), Mus. Comp. Zool. Cambridge, Massachusetts.

- Stotz, D. W., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moscovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on enviromental gradients: theory and preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- Vuilleumier, F. 1980. Reconstructing the course of speciation. Pp. 1296-1301. *In* Acta XVII Congr. Intern. Ornithol., Berlin.
- Winker, K. P. Escalante, J. H. Rappole, M. A. Ramos, R. J. Oehlenschlager y D. W. Warner. 1997. Periodic migration and lowland forest refugia in a "sedentary" Neotropical bird, Wetmore's Bush-Tanager. *Conservation Biology* 11: 692-697.
- Zimmer, J. T. 1947. Studies of Peruvian birds. No. 52. Notes on the genera *Sericossypha*, *Chlorospingus*, *Cnemoscopus*, *Hemispingus*, *Conothraupis*, *Chlorornis*, *Lamprospiza*, *Cissopis*, and *Schistochlamys*. Amer. Mus. Novitates 1367.
- Zink, R. M. 1986. Patterns and evolutionary significance of geographic variation in the *schistacea* group of the Fox sparrow (*Passerella iliaca*). Ornithological Monographs No. 40. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Zink, R. M. y M. C. McKittrick. 1995. The debate over species concepts and its implications for Ornithology. *Auk* 112: 701-719.
- Zink, R. M. y Remsen, J. V., Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds, 1-69. *In* F. Johnston (ed.) *Current Ornithology*, Vol. 4. Plenum Press, New York

OGU	Carácter	Mean sqr Effect	Mean sqr Error	F(df1,2) 1,16	p
OGU 1 NHgo	NT	8.4451	0.00024	0.35188439	0.56134069
	PP	0.00038183	0.00052969	0.72085917	0.40838635
	AP	0.00014587	0.00037632	0.38763118	0.54231966
	CA	0.00337485	0.00022876	14.7529869	0.00144256
	COLA	0.00467839	0.00020403	22.9300289	0.00020097
	TARSO	1.3732	0.00033833	0.00405869	0.949992
OGU 2 NPue	NT	0.00045851	0.00027403	1.67318499	0.21218637
	PP	7.6528	0.00116634	0.0065614	0.93633389
	AP	1.0887	0.00016619	0.0065507	0.93638569
	CA	0.00477154	0.00018219	26.1898365	7.2029
	COLA	0.00153485	0.00024722	6.20838165	0.02269781
	TARSO	0.00077955	0.00020784	3.75072384	0.0686438
OGU 3 CVer	NT	4.31	0.00018042	0.02388814	0.87871897
	PP	0.00010508	0.00040969	0.25649184	0.61807823
	AP	0.0001839	0.00056537	0.32527345	0.57480764
	CA	0.00593731	0.00016629	35.7048111	7.6467
	COLA	0.00230189	0.00025166	9.14672375	0.00669808
	TARSO	0.00111383	0.0003016	3.69306135	0.06900409
OGU 4 SMS	NT	8.0666	0.000189	0.0042681	0.94812435
	PP	3.3165	0.0005878	0.00564219	0.94036943
	AP	0.00183461	0.00045399	4.04106951	0.04883316
	CA	0.01055723	0.00021808	48.4105835	2.7384
	COLA	0.00270641	0.00021926	12.3434887	0.00083999
	TARSO	0.00030092	0.00023991	1.25427508	0.26712781
OGU 6 NOax	NT	3.3329	0.00028613	0.11648419	0.73732036
	PP	0.00094214	0.0002607	3.61388898	0.07546668
	AP	1.9001	0.0002699	0.07039904	0.79414481
	CA	0.00425281	0.0001512	28.1268425	7.1343
	COLA	0.00200233	0.0001552	12.9019327	0.00244049
	TARSO	0.00050213	0.0001844	2.72303557	0.11839978

OGU 7 STux	NT	4.5036	0.00019203	0.23452511	0.63402861
	PP	7.3356	0.00037271	0.00196816	0.96510273
	AP	0.00012418	0.00015784	0.78670549	0.38679588
	CA	0.00081245	0.00022793	3.5644486	0.07525799
	COLA	0.00043767	0.00019328	2.26449895	0.14971453
	TARSO	4.8693	0.00017602	0.02766273	0.86975819
OGU 8 Chimas	NT	0.00094496	0.00109044	0.86658931	0.42056933
	PP	0.000821	0.00345865	0.23737523	0.65948945
	AP	4.7139	0.0002683	0.1756933	0.70330441
	CA	0.00225103	7.6785	29.3161545	0.01235644
	COLA	0.0008799	0.00036662	2.4000001	0.21910203
	TARSO	8.217	0.00017169	0.47860578	0.53878832
OGU 9 SMChs	NT	8.2735	0.00028209	0.29329342	0.5919891
	PP	0.00317125	0.00047521	6.67339659	0.01472669
	AP	0.0006612	0.00052368	1.26258945	0.26978803
	CA	0.00425974	0.0002134	19.9612465	9.8087
	COLA	0.00066664	0.0004512	1.47748268	0.233345
	TARSO	0.000126	0.00031178	0.40414575	0.52962154
OGU 10 SMinas	NT	2.1526	0.00018457	0.00116628	0.97439307
	PP	0.00019174	0.00031601	0.60676265	0.47951961
	AP	2.1452	6.6695	0.32164273	0.6009351
	CA	0.00064228	0.00028186	2.2787106	0.20566885
	COLA	0.00382254	0.00110524	3.45854807	0.13644512
	TARSO	3.3864	4.2555	0.79577792	0.42277312
OGU 13 CRica	NT	0.00183197	0.00038199	4.79580641	0.04055122
	PP	5.0627	0.00076075	0.06654878	0.79906559
	AP	9.1787	0.00081196	0.11304448	0.74020624
	CA	0.00307166	0.00052091	5.8967185	0.02472682
	COLA	0.00044862	0.00044741	1.00270796	0.32861826
	TARSO	0.00019144	0.00023909	0.80071092	0.38152391
OGU 16 Col	NT	4.5633	5.2797	0.08643099	0.79646796
	PP	7.9236	0.00049658	0.15956421	0.72817796
	AP	0.00093607	0.00102918	0.90952682	0.44089088
	CA	0.0002363	0.00011255	2.09943485	0.2843689
	COLA	0.00033961	0.0003368	1.00835538	0.42104843
	TARSO	0.00071125	0.00051393	1.38395166	0.36048847

Apéndice 1. Resultados de la ANOVA para comprobar diferencias significativas entre los sexos ($p < 0.05$).