



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

FILOGEOGRAFÍA DEL CARPINTERO ARLEQUÍN  
*Melanerpes formicivorus* (Aves: Picidae)

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

BIÓL. MAGALI BLANCA ISABEL HONEY ESCANDÓN

DIRECTORA DE TESIS: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS

MÉXICO, D. F.

JUNIO, 2006



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.

Agradecimientos a las siguientes instituciones por las becas de Posgrado de Excelencia otorgadas durante la maestría:

**CONACyT**  
**DGEP**

Sin su apoyo no hubiera podido concluir esta tesis e iniciar otros proyectos en mi vida.

Agradecimientos a los siguientes proyectos por su financiamiento para la realización de este trabajo:

**CONACyT R-27961**  
**Fondo Sectorial SEMARNAT-CONACyT (CO1-0265)**  
**DGAPA-UNAM (IN-233002)**

Agradecimientos a los miembros del Comité Tutorial:

A la **Dra. Blanca Hernández** por el apoyo brindado para la elaboración del proyecto y de la tesis, y de otros proyectos en marcha.

Al **Dr. Luis Eguiarte Fruns** por sus sabias sugerencias para mejorar el escrito.

Al **Dr. Alejandro Espinosa** por su rapidez en la revisión y sus valiosos comentarios a la tesis.

A todos por las asesorías acerca de mi proyecto durante la realización de éste.

### **Agradecimientos:**

Al Dr. Juan José Morrone por su sonrisa siempre presente y sus certeras sugerencias para este escrito. Al Dr. Adolfo Navarro por dar una visión más integral a este manuscrito y por su apoyo en los meses siguientes a la culminación de las becas.

A Hesiquio Benítez y A. Townsend Peterson por la colecta de los tejidos en México y Costa Rica utilizados para este estudio. A John Klicka y Claudia Cicero por el préstamo de tejidos de Honduras, Arizona y California, y John Bates por el resguardo de los tejidos del Museo de Zoología en Chicago y el préstamo de los mismos.

A la M. en C. Laura Márquez Valdelamar por su invaluable ayuda en la secuenciación de todas las muestras obtenidas para este análisis.

A David Salinas por tener siempre la disposición de recibirme en el aula de cómputo, lo que fue primordial para la culminación de esta tesis.

Al Dr. Óscar Flores por su motivación para superarme y sacar lo mejor de mí. A Juan Carlos Zamora por su apoyo en la docencia durante el inicio de esta etapa de mi vida.

A Emman por darme tanto amor, cariño y apoyo durante los años que llevamos juntos. Gracias por estar ahí siempre, gracias por estar conmigo y crecer conmigo. Sin ti no hubiera podido concluir tantos proyectos y ciclos en mi vida. Te amo.

A Mamá por ser mi ejemplo de fortaleza y estar siempre ahí. A Lalo por su insaciabilidad de conocimiento y a Sergio por enseñarme que siempre se puede aprender algo nuevo para llenar nuestras vidas. Son mi inspiración y un ejemplo a seguir. A Vare por enseñarme que la perseverancia rinde frutos. Gracias por su apoyo en momentos desesperados.

A Momo, por recordarme diariamente que la vida puede consistir en un tranquilo paseo por el parque. Eres mi maestra de paciencia. Contigo he aprendido muchas cosas de mí y de lo sorprendentes que son los perros.

A Emilia por darme ocho años de felicidad diaria, por maravillarme con las cosas que un ser vivo puede hacer. Espero que descanses en paz en el cielo de los gorriones. A Micro por sus baños de hasta dos veces por día, un acontecimiento que nunca dejará de enternecerme.

A Nallie, por compartir conmigo el primer año fuera de casa. A mis amigas Mariana, Anahí, Silvia, Kasia y Fifo por hacer perdurar esta amistad; sé que cuento con ustedes aunque nos veamos poco.

A Mike, Peter y Axa por compartir esta nueva etapa de nuestras vidas juntos. Por los viejos tiempos.

A Erick, mi mejor amigo, te agradezco tu amistad desinteresada y sincera desde el inicio de la carrera. Fuiste un gran apoyo durante todo el ciclo de la maestría.

A las molculita Gaby por su amistad y apoyo incondicional, y molculita Nanda por su disposición para trabajar y su linda amistad.

A mis super amigos de la pajarera Sami, Hernán, Chente, Howell, Gordillé, Loco (colado) Gracias por compartir tantas experiencias y sabiduría conmigo.

A Yuri, por mostrarme que todavía pueden encontrarse amigos verdaderos a estas alturas de la vida. A Toño por consertirme siempre con uno de los placeres de la vida: comer.

A Andrés, por ser uno de mis mejores amigos, por sufrir conmigo durante la guía de los buceos, la planeación de cursos, el escrito de la tesis. A Miss por ser incansable, a Chiva por su serenidad, a Man por su comprensión, a Carlos por su gusto de compartir conocimiento, a Gus por su calidad humana.

A mis alumnos de cursos de buceo con los cuales he entablado una bonita relación. Han sido parte fundamental de este periodo que concluye con este escrito.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, que me ha albergado durante tantos años en sus instalaciones, su filosofía y su academia, desde la Guardería, la Escuela Nacional de Música, el Sistema Incorporado, hasta la Facultad de Ciencias como alumna de licenciatura y posgrado, y ahora como profesora.

Has sido y eres el eje formador en mi vida, eres mi segunda casa.

[.....]  
**porque es mejor llorar que traicionar**  
**porque es mejor llorar que traicionarse**  
**llorá**

**pero no olvides**

***Hombre que mira a su hijo***

M. Benedetti

## ÍNDICE

Introducción .....	1
Manuscrito.....	8
Introduction.....	8
Methods.....	12
Results .....	13
1. Genetic variation.....	15
2. Genetic structure .....	16
3. TCS network .....	17
4. Parsimony análisis .....	19
5. Bayesian inference .....	21
6. Mismatch distribution analysis .....	23
Discussion .....	25
Genetic structure .....	25
Phylogeny .....	25
Taxonomy .....	27
Phylogeographic pattern and biogeography.....	31
Literature cited .....	33
Discusión.....	40
Filogenia .....	40
Muestreo y subespecies faltantes .....	41
Conceptos de especie y sistemática del grupo .....	43
Implicaciones para conservación .....	44
Conclusiones .....	46
Literatura citada .....	47

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Subespecies descritas por varios autores y su distribución.....	10
Tabla 2. Secuencia de los primers utilizados para este estudio .....	12
Tabla 3. Número de muestras obtenidas por localidad de cada uno de los haplotipos .....	14
Tabla 4. Diferencias pareadas de las secuencias entre localidades .....	15
Tabla 5. Resumen del polimorfismo genético en cada población .....	16
Tabla 6. Valores de $F_{st}$ entre poblaciones .....	16
Tabla 7. Valores de flujo génico entre poblaciones .....	17

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplos de distribución mismatch .....	4
Figura 1. Distribución y puntos de colecta de <i>Melanerpes formicivorus</i> .....	11
Figura 2. Red de haplotipos construida con TCS .....	18
Figura 3. Cladograma de consenso de mayoría .....	20
Figura 4. Árbol de inferencia bayesiana .....	22
Figura 5. Gráficas de distribución mismatch para los cinco grupos encontrados .....	23
Figura 6. Gráfica de distribución mismatch para la especie.....	24
Figura 7. Número de cambios de nucleótidos y número de secuencias que los presentan .....	26

**APÉNDICES**

Apéndice 1. Número de catálogo, localidades y museos de donde obtuvieron muestras.....37  
Apéndice 2. Secuencias de los 44 haplotipos y el grupo externo .....52

## RESUMEN

El carpintero arlequín es una especie polimórfica que habita bosques de pino-encino de regiones tropicales y templadas de Norte, Centro y Sudamérica. Es un ave territorial con un sistema social complejo, donde se forman grupos para criar a la descendencia y construir graneros de bellotas. El sistema de reproducción es cooperativo, con varias hembras y machos reproductivos. La variación geográfica de la especie ha sido documentada por varios autores y ha sido estudiada recientemente por Benítez-Díaz (1993). Se realizó un estudio filogeográfico con los genes mitocondriales del citocromo b y ND2 donde se utilizaron 98 muestras de tejido provenientes de quince diferentes localidades a lo largo de su distribución. Se encontró estructura filogeográfica apoyada por los árboles filogenéticos y los datos de flujo génico y estructura genética. El patrón filogeográfico hallado es el Tipo 3 con presencia de haplotipos cercanamente relacionados pero localizados geográficamente. Está muy relacionado con la dispersión de las hembras en busca de territorios nuevos de reproducción y con la diversidad y abundancia de encinos (*Quercus*) en sus áreas de distribución. Se encontraron cuatro grupos naturales: Grupo de California, de Baja California Sur, de Centroamérica y de Costa Rica, que corresponden a cuatro unidades morfológicas descritas anteriormente (*M. f. lineatus*, *M. f. angustifrons*, *M. f. striatipectus* y *M. f. bairdi*). Se considera un quinto grupo no natural y muy variable, Grupo de México, que corresponde a la subespecie *M. f. formicivorus*. *Melanerpes formicivorus* es una especie que se encuentra en un periodo de estabilidad genética y poblacional. Sus poblaciones son de divergencia reciente, tienen historias evolutivas independientes y se encuentran también en un periodo estable. La monofilia de la especie se confirma, aunque la relación con su grupo hermano es incierta.

## Abstract

The acorn woodpecker is a polymorphic species that inhabits oak and pine forests of tropical and temperate regions of North, Central and South America. It is a territorial bird with a complex social system where groups are formed to raise siblings and to build acorn granaries. The reproductive system is cooperative with few breeding males and females. The geographical variation of this species has been described by some authors and studied recently by Benítez-Díaz (1993). A phylogeographic study with cyt b and ND2 mitochondrial genes was conducted for this species with 98 tissue samples from 15 different localities along its distributional range. We found phylogeographical structure supported by phylogenetic trees, gene flow and genetic structure data. The phylogeographical pattern falls in Category III, with haplotypes closely related and geographically localized. It is related to the dispersion of females in search of new breeding groups and with the diversity and abundance of oaks (*Quercus*) along its distributional range. We found four natural groups: Group of California, of Baja California Sur, of Central America and of Costa Rica, that correspond to four morphological units previously found (*M. f. lineatus*, *M. f. angustifrons*, *M. f. striatipectus* and *M. f. bairdi*). A fifth no-natural variable group is considered due to genetic data, Group of Mexico, that correspond to subspecies *M. f. formicivorus*. *Melanerpes formicivorus* is a species in a period of genetic and population stability. Its populations diverged recently, have independent evolutionary histories and are also in stable periods. The monophily of the species is confirmed, although the relationship of its sister group is uncertain yet.



## INTRODUCCIÓN

Dentro de las poblaciones naturales existe diferenciación fenotípica y genotípica en relación con su distribución espacial, que se ve reflejada en la variación geográfica de una especie (Futuyma 1998). Esta diferenciación, al estudiarse desde el punto de vista morfológico puede aportar información para detectar estrategias de adaptación al hábitat y fenómenos de aislamiento provocado por barreras (Benítez-Díaz 1993). Al estudiar esta variación desde el punto de vista de la estructura genética de las poblaciones se pueden conocer las asociaciones históricas y procesos de reestructuración genética que pueden conducir a la especiación (Kirchman *et al.* 2000). En ambos casos, es evidente la importancia de la variación geográfica como un paso en el proceso de especiación (Zink 1989).

La estructura genética de las poblaciones se ve afectada por factores biogeográficos históricos, factores ecológicos y la conducta de los organismos (Avice *et al.* (1987), así como por la filogenia los mismos y sus linajes de genes. Los análisis de los componentes históricos y los componentes filogenéticos de las distribuciones espaciales de linajes de genes integran en la filogeografía. Esta disciplina de reciente creación es la rama de la biogeografía que trata de los principios y procesos que rigen las distribuciones geográficas de los linajes filogenéticos, dentro y entre las especies cercanamente relacionadas (Avice 1998). Requiere de estudios provenientes de disciplinas como genética de poblaciones, sistemática filogenética, demografía, etología, paleontología, geología y biogeografía histórica (Avice 2000). Esta disciplina se desarrolló con el advenimiento de las técnicas moleculares nuevas, como la secuenciación automática de DNA y con el uso del DNA mitocondrial como principal marcador para mostrar la estructura filogeográfica, filogenias no reticuladas y divergencia genética de poblaciones en ausencia de flujo génico (Arbogast y Kenagy 2001). La filogeografía se ha utilizado para examinar la estructura geográfica de linajes de genes dentro de una especie o especies cercanas y ha cambiado la forma en que se hacen los estudios biogeográficos de una especie o de un conjunto de especies, en lo que se denomina filogeografía comparada (Bermingham y Moritz 1998).

El método de la filogeografía se basa en la obtención del árbol de genes y en el análisis de la genética de poblaciones de la especie para ubicar el tiempo (presente o pasado) en que se formó la estructura genética. Para ello se toman muestras a lo largo del área de distribución de la especie, se caracteriza su DNA (generalmente mitocondrial) y se infiere la filogenia de los haplotipos encontrados. Al combinar los árboles de genes con la localidad geográfica donde

cada individuo se muestreó, se pueden elucidar las distribuciones geográficas de los clados del árbol de genes (Arbogast y Kenagy 2001).

Dentro de los análisis filogenéticos moleculares, se utilizan diferentes métodos para construir árboles y conocer las relaciones entre las poblaciones de la especie. Entre los más utilizados están los árboles contruidos con neighbor-joining y máxima parsimonia (e.g. Brumfield y Capparella 1996, Kvist *et al.* 1998, Bulgin *et al.* 2003). Actualmente los métodos probabilísticos como la máxima verosimilitud (Hillis *et al.* 1998), han tenido mucho auge debido a que incorporan información del modelo de sustitución de nucleótidos que mejor se ajuste a los datos (e.g. Luchini y Randi 1998, Marks *et al.* 2002, Salzburger *et al.* 2002, Zink *et al.* 2002). Un método probabilístico reciente es el análisis de inferencia bayesiana aplicado a la reconstrucción de árboles (Mau *et al.* 1999). En este método, las inferencias filogenéticas se basan en las probabilidades posteriores de los árboles. El objetivo es buscar el mejor árbol al cual se ajusten los datos (secuencias) que se tienen (Huelsenbeck 2000). Para ello, se obtiene la probabilidad posterior de que, dados los datos, determinado nucleótido se localice en cierta posición en un árbol con cierta longitud de ramas y con determinados nucleótidos como ancestros. Esta probabilidad se calcula con la verosimilitud de la filogenia (donde se utilizan modelos de sustitución de nucleótidos) y la probabilidad a priori del número de árboles posibles. Dado que la probabilidad a posteriori no puede evaluarse analíticamente, se aproxima al realizar muestras de los árboles resultantes a través de las Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) (Yang y Rannala 1997). El método de inferencia bayesiana ha probado ser muy útil y exacto en la reconstrucción de filogenias (Hall 2005), además de facilitar los resultados y poseer ventajas computacionales sobre otros métodos (Huelsenbeck y Ronquist 2001). Sin embargo, su uso dentro de los análisis filogeográficos aún no se ha extendido.

Al incorporar los métodos de análisis de la genética de poblaciones se obtiene una visión más completa de las poblaciones en el momento en que ocurrieron eventos de especiación o diferenciación genética (Avice 2000). La estructura genética de una especie es el resultado de la interacción de procesos microevolutivos y demográficos que actúan entre y dentro de sus poblaciones y de la biogeografía histórica de los linajes genéticos (Wenink *et al.* 1996). La variación del tamaño efectivo de las poblaciones y las dinámicas de extensión y contracción de áreas de distribución, pueden contribuir a crear diferencias geográficas en la frecuencia de alelos o haplotipos a través de la deriva génica, cuellos de botella o efectos de fundador. (Bensch y Hasselquist 1999). El flujo génico puede retardar la divergencia genética de las

poblaciones. En cambio, el aislamiento geográfico, la deriva génica, la filopatría, altas tasas de mutación y la posible selección por adaptación local contribuyen a una estructura filogeográfica pronunciada en especies animales (Wenink *et al.* 1996). Por lo tanto, todos estos estadísticos poblacionales son muy importantes en los estudios filogeográficos.

Los procesos demográficos que incrementan la variación genética de las poblaciones pueden estudiarse en linajes genéticos del presente y ser evaluados históricamente a través de métodos relativamente nuevos (Avice 2000). Con el desarrollo de los estudios de coalescencia se han podido obtener estimaciones de los tiempos de divergencia de las poblaciones o las especies; y además se han podido reconstruir patrones históricos de demografía como los cambios en el tamaño efectivo de la población y la variación temporal en el flujo génico (Barrowclough *et al.* 1999).

Un método útil para hallar cambios de tamaño poblacional es el análisis de las diferencias pareadas de las secuencias, que se comparan, a través de una prueba de  $\chi^2$ , con la distribución de una población que experimentó un crecimiento exponencial reciente (Slatkin y Hudson 1991). Este análisis se basa en la diversidad de secuencias de DNA como instrumento para examinar la demografía prehistórica (Harpending 1994). Los episodios de crecimiento y disminución poblacional dejan huella en la distribución de las diferencias entre los individuos de una población, porque una disminución causa pérdida de la diversidad de secuencias y el crecimiento provoca la retención de secuencias que de otra forma se hubieran perdido (Rogers y Harpending 1992). Estas huellas se observan en histogramas donde se muestran las frecuencias relativas de pares de individuos que difieren en determinados sitios nucleotídicos (mismatch). El cálculo de las frecuencias se realiza considerando una población inicial y final de cierto tamaño con una tasa de mutación determinada. Si una población ha sido estacionaria por mucho tiempo, la distribución de la curva en la gráfica será errática y multimodal. Por el contrario, será lisa y generalmente unimodal en poblaciones que han crecido durante un largo periodo de tiempo (Figura 1, Harpending 1994). Si la población inicial fue pequeña, la caída de la curva será más abrupta. Mientras mayor sea el incremento del tamaño poblacional, será menor la altura de la curva (Rogers y Harpending 1992). Analizar estos patrones permite conocer la antigüedad de la población y los eventos demográficos que la afectaron.

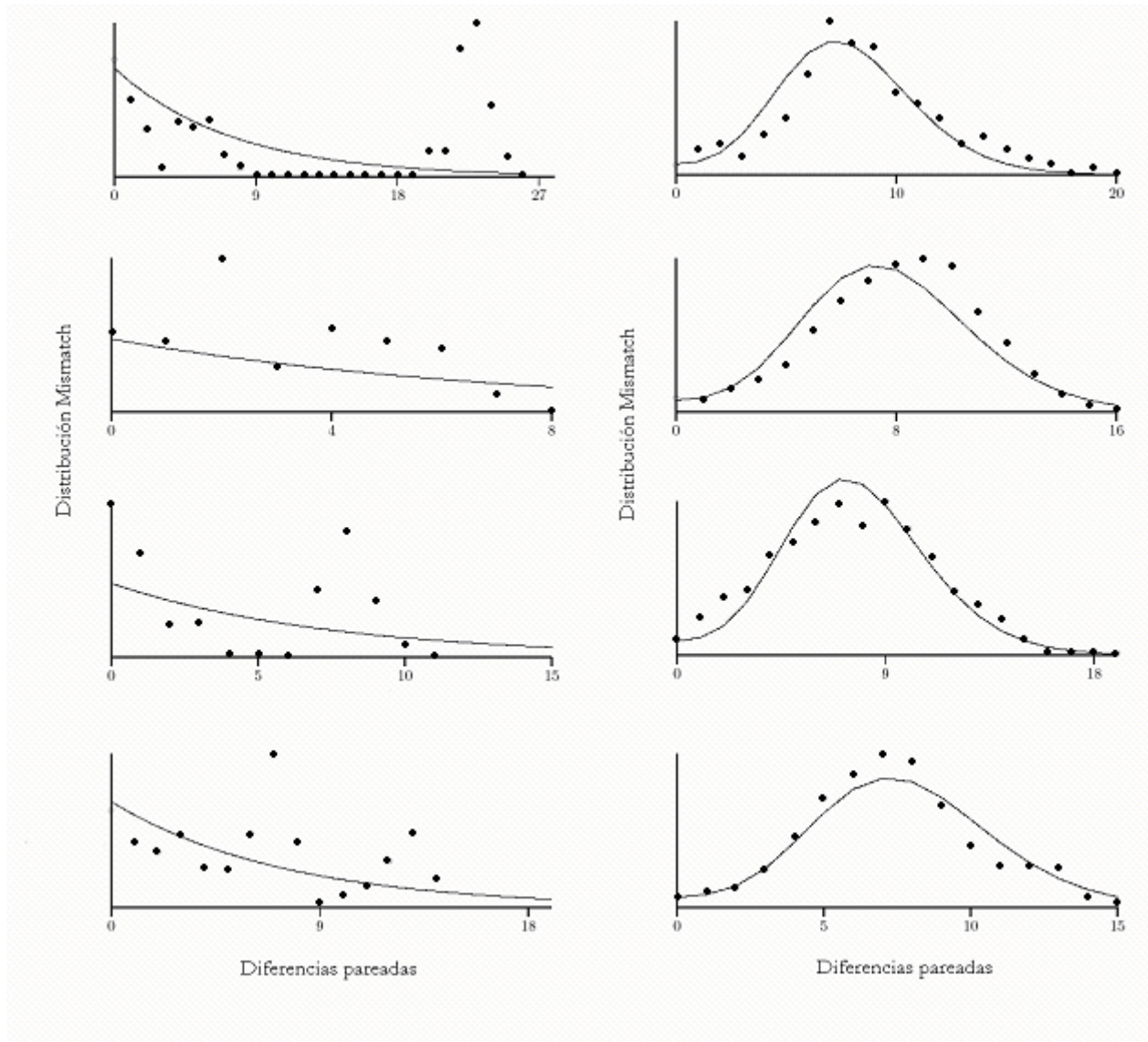


Figura 1. Gráficas con ejemplos de distribuciones "mismatch". Del lado izquierdo, valores observados (círculos) de poblaciones estacionarias comparados con un modelo estable (línea). Del lado derecho, valores observados (círculos) de poblaciones en expansión comparados con un modelo de crecimiento poblacional (Modificado de Rogers 2002).

Al integrar todos estos análisis es posible discernir si la estructura genética presente en los patrones filogeográficos de una especie corresponde a procesos demográficos y eventos históricos antiguos, o si es el resultado de procesos recientes que han continuado a lo largo de la historia de la especie (Avice 2000). Además, nos permite precisar fechas de origen que puedan compararse con eventos geológicos y ecológicos que expliquen la distribución geográfica de la especie o población en la actualidad, así como el origen de su estructura genética.

Los tipos de patrones filogeográficos que podemos encontrar con los métodos arriba mencionados son cinco (Avice 2000):

1. Categoría I. Presencia de haplogrupos circunscritos separados entre sí por distancias mutacionales grandes (linajes alopátridos antiguos).
2. Categoría II. Espacios filogenéticos pronunciados entre algunas ramas del árbol de genes, con los linajes codistribuidos en un área amplia.
3. Categoría III. Mayoría de haplotipos cercanamente relacionados, aunque localizados geográficamente.
4. Categoría IV. Haplotipos cercanamente relacionados, distribuidos en una misma área. Se presenta en especies con mucho flujo génico en ausencia de barreras.
5. Categoría V. Linajes comunes distribuidos ampliamente con linajes cercanamente relacionados confinados a ciertas áreas.

Las aves son uno de los grupos que más se utilizan en estudios filogeográficos. Recientemente se han descubierto gran variedad de patrones de DNA mitocondrial en las poblaciones de muchas especies del mundo (revisiones en Avice 2000). Para el caso de las aves de México, los estudios de este tipo se han limitado a especies con poblaciones que se distribuyen más allá de los límites nacionales (Moore *et al.* 1991, Fletcher y Moore 1992, Johnson y Marten 1992, Johnson 1995, Milot *et al.* 2000, Pruet *et al.* 2000, Bulgin *et al.* 2003). Son pocos los trabajos que se han enfocado a las especies cuya distribución abarque la República Mexicana (Zink y Blackwell-Rago 2000, Mock *et al.* 2002, Kimura *et al.* 2002, Zink *et al.* 2001, Zink 1996) y en menor número se encuentran los realizados por investigadores mexicanos para especies residentes (Hernández-Baños *et al.* En prensa).

Dentro de los estudios realizados en especies de aves residentes a México, se han encontrado varios patrones filogeográficos. Así, podemos encontrar especies donde la estructura genética tiene una correspondencia con la distribución de la especie y con la variación geográfica morfológica. Es decir, la presencia de barreras geográficas explica la diferenciación genética y fenotípica, como en el caso del cuitlacoche *Toxostoma lecontei* (Zink y Blackwell-Rago 1997) y el colibrí garganta amatista *Lampornis amethystinus* (Cortés-Rodríguez 2003). También se pueden encontrar especies cuyo fenotipo y estructura poblacional no se ven afectados aparentemente por la distribución geográfica de la especie. No hay congruencia con las barreras geográficas y al parecer la estructura genética se ha formado en presencia de flujo

génico como el gorrión *Melospiza melodia* (Zink y Dittmann 1993) y la golondrina *Petrochelidon fulva* (Kirchman *et al.* 2000). Sin embargo, son pocas las especies que se han estudiado. Es de gran importancia conocer los patrones filogeográficos de mayor número de especies de aves mexicanas, para poder contribuir al conocimiento de la biogeografía de la ornitofauna del país. Esto abre posibilidades de realizar filogeografías comparadas de varias especies y encontrar zonas geográficas que hayan contribuido a la diversificación de familias o géneros dentro de las aves en el territorio mexicano (Zink 2002). Además, permitiría la identificación de zonas importantes para la conservación de las especies, al localizar poblaciones que presenten una alta variedad genética o poblacional.

El carpintero arlequín es un ejemplo de una especie mexicana cuya distribución se extiende hacia otros países. Se trata de una especie polimórfica con poblaciones aisladas geográficamente, que se distribuye en regiones tropicales, subtropicales y templadas de Norte, Centro y Sudamérica (Figura 1). Habita elevaciones montañosas con vegetación dominante de encinos y pino-encino, desde los 0 hasta los 3000 m.s.n.m. Es un ave de tamaño mediano (21-23.5 cm) que presenta dimorfismo sexual en tamaño y color. El macho tiene ojos blancuzcos o rosáceos, café en algunos adultos; la frente es amarillo pálido unida a la parte baja de la garganta por una franja blanca a través de los lores (Howell y Webb 1995). La garganta va desde amarillo pálido hasta amarillo brillante. La corona y la nuca son rojas y el resto del plumaje en la espalda es negro azulado o verdoso (Ridgway 1914). El pecho es blancuzco atravesado por una ancha banda negra que varía en grosor y va desde ligeramente hasta densamente rayada (Benítez Díaz 1990); el vientre es blanco con rayas negras en los flancos (Howell y Webb 1995). Las alas son negras o café negruzco. En vuelo es visible un parche ancho blanco en la base de las primarias. La rabadilla y las cobertoras superiores de la cola son blancas, y la cola y el pico son completamente negros. La hembra es ligeramente más pequeña que el macho y su corona es negra y la nuca roja. El macho juvenil es muy similar al adulto, con plumaje más opaco y el color del iris puede ser gris o café (Ridgway 1914, Benítez Díaz 1990).

Esta especie presenta variación geográfica documentada en coloración y tamaño (Benítez-Díaz 1990) y un comportamiento social complejo. Forma grupos reproductivos compuestos desde dos hasta dieciséis individuos que incluyen de uno a cuatro machos reproductivos, una o dos hembras reproductivas y hasta diez juveniles de años anteriores (Hooge *et al.* 1999). Las labores del grupo consisten en construir el nido, criar cooperativamente a los jóvenes de un solo nido (Mumme *et al.* 1990) y en guardar bellotas y nueces en cavidades

artificiales construidas es árboles, troncos, postes y otras estructuras de madera utilizadas como almacenes (Ehrlich *et al.* 1988).

Dado que esta especie de carpintero presenta una relación aparentemente estrecha con el tipo de vegetación donde habita, y su distribución no es continua, si no que presenta áreas separadas por la geografía, y por ende, algunas poblaciones aisladas, es interesante conocer si existe una diferenciación genética en estas poblaciones y si presenta un patrón filogeográfico que se vea influido por el tipo de reproducción y el comportamiento social que presenta, que además pudiera estar relacionado con la historia biogeográfica del tipo de vegetación donde habita, específicamente los encinos (género *Quercus*).

Este trabajo se realizó además con el fin de contribuir al conocimiento sobre la filogeografía de las aves de México.

## Phylogeography of the Acorn Woodpecker *Melanerpes formicivorus* (Aves: Picidae)

Honey-Escandón, M.  
Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva,  
Facultad de Ciencias, UNAM  
Apartado Postal 70-399, México, D.F. 04510, México

### INTRODUCTION

The acorn woodpecker (*Melanerpes formicivorus*) is a polymorphic species that occurs in geographically isolated populations distributed in tropical, subtropical and temperate regions of North, Central and South America (AOU 1998). It inhabits open oak woods, pine forests or sometimes forests with dead trees in abundance (Benítez-Díaz 1993). Its distributional area includes mountain ranges from western United States (southwestern Oregon), northern Baja California, the southern Arizona, New Mexico and western Texas, along mountain chains from Mexico and Central America, and isolated mountains in Baja California Sur and the Colombian Andes (Figure 1).

This species is resident and presents a complex social behavior. It makes breeding groups formed by two to sixteen individuals that include one to four breeding males, one or two breeding females and up to ten siblings from previous years (Hooge *et al.* 1999). Incest occurs only in 5% of the reproductive groups; the breeding vacants are covered with birds immigrated from other territories (Koenig *et al.* 1998). In these groups the number of reproductive males is higher than reproductive females, so the breeding dominance is inherited to males from the same territory. The females have to disperse to look for new breeding groups (Koenig *et al.* 2000). The groups are formed during autumn and fall, and they are territorial and permanent. The duties of the group are to build the nest, breed cooperatively the siblings from one nest (Mumme *et al.* 1990) and store nuts and acorns in artificial cavities built in trees, trunks, poles and other wooden structures used as storages (Ehrlich *et al.* 1988). The presence of granaries is not constant along the distribution of acorn woodpecker. In the populations of Colombia and El Salvador, these structures have not been reported, and in some countries of Central America (Honduras, Belize) the woodpeckers store acorns in natural cavities (Stacey 1981). The nests are built in oaks (*Quercus lobata*), sicamores (*Platanus racemosa*) and in trunks or dead branches (Hooge *et al.* 1999). Besides eating acorns during winter, the rest of the year they feed on insects caught at fly (Stacey 1981), fruits, corns and sap (Ehrlich *et al.* 1988).

These populations show an ample geographic variation in coloration and size (Benítez-Díaz 1990). The characters where the main variation is present are the intensity of the yellow in the throat, the width of the band that crosses the chest, the kind of streaks present, the color of the back and eyes and the presence of a crown full red or partially red (in males). Due to the



degree of variation, some authors have divided the species in subspecies or geographic races. The most important were listed in Ridgway (1914), Peters (1948) and Miller *et al.* (1957) (Table 1). In general, seven or eight subspecies are accepted, depending on the inclusion or exclusion of one or more groups. The main differences between the authors are the recognition of the subspecies *aculeatus* in southern-central U. S as a diagnosticable unit apart of the subspecies *formicivorus*; the split and recognition of the subspecies *lineatus* from *formicivorus* and *albeolus* in southeastern Mexico and Central America and the split of the subspecies *martirensis* from the subspecies *bairdi* in northern Baja California.

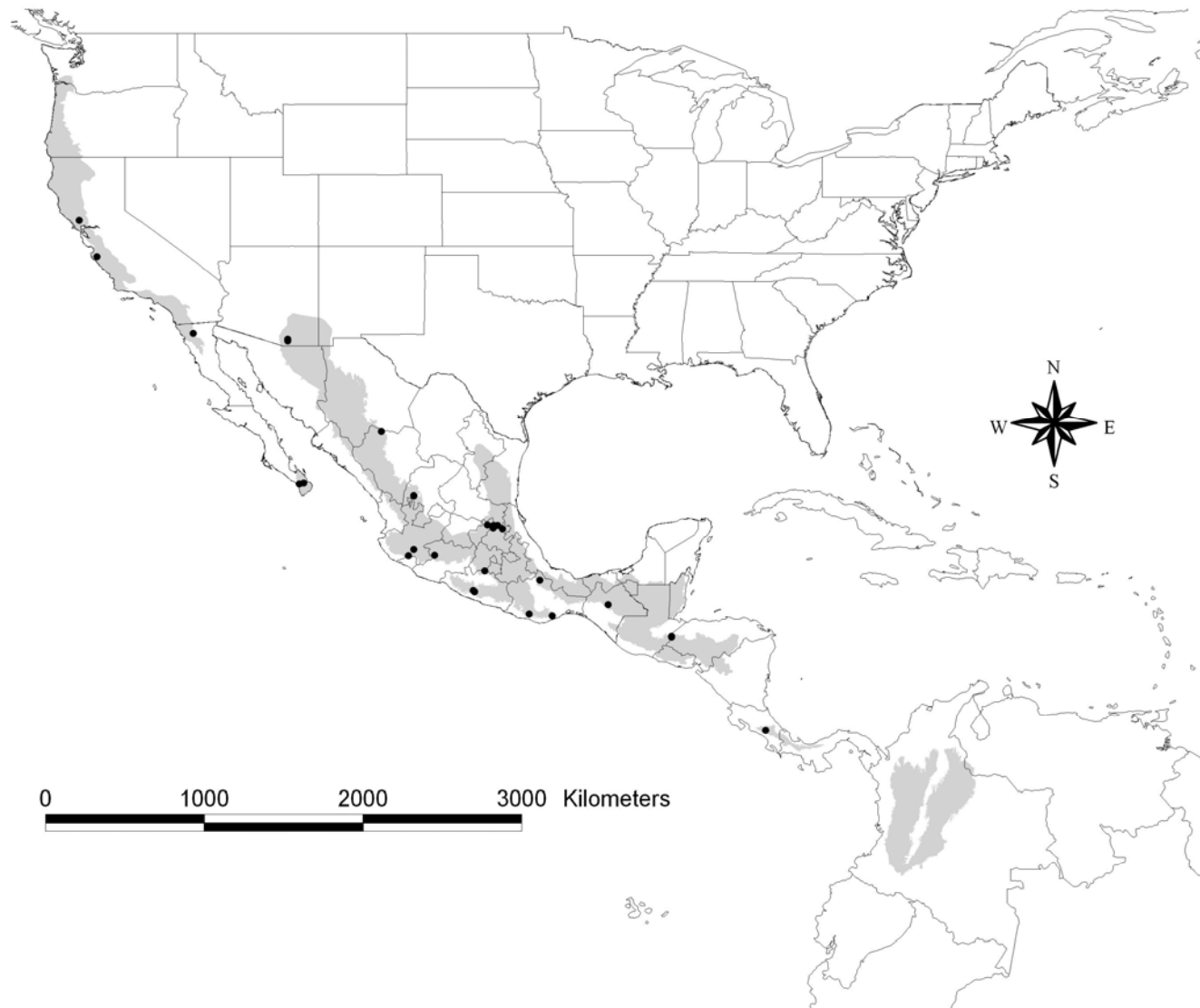
Benítez-Díaz (1993) conducted a morphologic study of geographic variation in this species with the purpose to solve the differences of these classifications and identified seven groups (Figure 1 and Table 1): *formicivorus*, *bairdi*, *angustifrons*, *lineatus*, *albeolus*, *striatipectus* and *flavigula*. Honey-Escandón (2002) with partial ND2 mitochondrial gene sequences only supported three groups listed by Benítez-Díaz (*formicivorus*, *angustifrons* and *striatipectus*), though more base pairs and more samples were needed. Both studies were the basis for Navarro and Peterson (2004) to suggest that two of the subspecies that occur in Mexico should be treated as species. Their proposal includes the species *M. formicivorus* with three subspecies *formicivorus*, *lineatus* and *albeolus*; the species *M. bairdi*, with two subspecies *bairdi* and *martirensis*, and the species *M. angustifrons*. Some years later Howell and Webb (1995) only mention that there is variation, but do not describe it or make taxonomic proposals. Recently, Del Hoyo *et al.* (2003), in the Handbook of the Birds of the World, support the finding of Benítez (1993) presenting the groups as subspecies. All these works suggest that a new study should be done to confirm genetically the units proposed by Benítez-Díaz (1993) and the raising of some subspecies to the level of species, as Navarro and Peterson (2004) stated.

The discontinuous distribution of *Melanerpes formicivorus* separated by geographical barriers, the morphological differences present in each isolated population, the social breeding behavior and its dependence to the presence of oaks for surviving, make this species an interesting object of study. The present study pretends to know if there is a genetic isolation in the populations of this species that match the morphological variation and if there is a phylogeographical structure that might be influenced by the cooperative reproduction and the biogeography of the acorn trees.

Besides the preliminary study of Honey-Escandón (2002), there is no other molecular study in this species. Due to the absence of phylogeographic studies that explain the history of the actual distribution of the populations of *Melanerpes formicivorus*, a complete phylogeographic analysis is accomplished.

**Table 1.** Described subspecies by different authors and its distribution.

Ridgway (1914)		Peters (1948) Miller <i>et al.</i> (1957)		Benítez (1993)		Howell & Webb (1995)		Del Hoyo <i>et al.</i>		Navarro & Peterson (2004)			
SUBSPECIES	DISTRIBUTION	SUBSPECIES	DISTRIBUTION	SUBSPECIES	DISTRIBUTION	SUBSPECIES	DISTRIBUTION	SUBSPECIES	DISTRIBUTION	SUBSPECIES	DISTRIBUTION		
<i>Balanosphyra formicivorus aculeatus</i>	Arizona, New Mexico and West Texas toward South by Northwest México in Sonora, Chihuahua and Durango	<i>Melanerpes formicivorus formicivorus</i>	Arizona, New Mexico and West Texas toward South by Northeast of México in Sonora, Chihuahua and Durango, and Central and South of Texas through East and Southeast of México, in Tamaulipas, Nuevo León, San Luis Potosí, Guanajuato, Puebla, Veracruz, México, Hidalgo, Morelos, Zacatecas, Jalisco, Sinaloa, Tepic, Michoacán, Guerrero, Oaxaca,	<i>M. f. formicivorus</i>	The same as in Peters (1948) and in Miller <i>et al.</i> (1967)	<i>M. f. formicivorus</i>	Resident on both slopes and in interior from sonora and Coahuila to southern Mexico; also locally on Atlantic Slope from Tamaulipas to the Mosquitia	<i>M. f. formicivorus</i>	Arizona, New Mexico, and West Texas south to Southeastern Mexico (West of Chiapas)	<i>M. formicivorus formicivorus</i>	The same as in Benítez (1993)		
<i>B. f. formicivorus</i>	Central and South of Texas through East and Southeast of México, in Tamaulipas, Nuevo León, San Luis Potosí, Guanajuato, Puebla, Veracruz, México, Hidalgo, Morelos, Zacatecas, Jalisco, Sinaloa, Tepic, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas and Guatemala.		<i>M. f. lineatus</i>	Chiapas, Guatemala, West of Belice, Honduras, El Salvador and North of Nicaragua.	<i>M. f. lineatus</i>	The same as in Peters (1948) and in Miller <i>et al.</i> (1967)	<i>M. f. lineatus</i>	North of Central America to El Salvador and Nicaragua.	<i>M. f. lineatus</i>	Chiapas East to Guatemala and North Nicaragua	<i>M. formicivorus lineatus</i>	The same as in Benítez (1993)	
<i>B. f. bairdi</i>	United States Pacific slope, from Northwest Oregon toward South to North Baja California.	<i>M. f. bairdi</i>	United States Pacific slope, from Northeast Oregon toward South to Southern California	<i>M. f. bairdi</i>	United States Pacific slope, from Northeast Oregon toward South to North Baja California.			<i>M. f. bairdi</i>	Northwestern Oregon south to North Baja California	<i>M. bairdi bairdi</i>	Oregon to South of California		
		<i>M. f. martirensis</i>	North of Baja California							<i>M. bairdi martirensis</i>	North of Baja California		
<i>B. f. angustifrons</i>	Present only in the District of Cabo San Lucas in Baja California.	<i>M. f. angustifrons</i>	The same as in Ridgway (1914)	<i>M. f. angustifrons</i>	The same as in Peters (1948) and Miller <i>et al.</i> (1967)	<i>M. f. angustifrons</i>	Baja California Sur	<i>M. f. angustifrons</i>	Extreme South of Baja California	<i>M. angustifrons</i>	Baja California Sur		
<i>B. f. albeolus</i>	North of Belice and South of Quintana Roo	<i>M. f. albeolus</i>	The same as in Ridgway (1914)	<i>M. f. albeolus</i>	North of Belice			<i>M. f. albeolus</i>	Southeastern México (Eastern Chiapas, probably also Tabasco and Campeche), Northeast Guatemala and Belize	<i>M. formicivorus albeolus</i>	The same as in Benítez (1993)		
<i>B. f. striatipectus</i>	Southeast of Honduras, through Nicaragua and Costa Rica and West of Panamá	<i>M. f. striatipectus</i>	The same as in Ridgway (1914)	<i>M. f. striatipectus</i>	South of Nicaragua, Costa Rica and West of Panamá			<i>M. f. striatipectus</i>	Nicaragua to West Panamá				
<i>B. f. flavigula</i>	Present in Central Colombia.	<i>M. f. flavigula</i>	The same as in Ridgway (1914)	<i>M. f. flavigula</i>	Present in the Colombian Andean Mountains			<i>M. f. flavigula</i>	Colombia (West and Central Andes and West slope of East Andes)				



**Figure 1.** General distribution of *Melanerpes formicivorus* with the points localities where samples were obtained for this study.

## METHODS

We used a total of 98 samples of *Melanerpes formicivorus* from fifteen sampling localities along its distributional range (Fig. 1) and ten more samples for the outgroup, which include five species of the genus: *M. aurifrons*, *M. uropygialis*, *M. pygmaeus*, *M. pucherani* and *M. lewis*, one species of the putative sister genus, *Sphyrapicus nuchalis* and one distant outgroup, *Coracias spatulata*. The institutions that loaned these tissues samples, specimens catalog numbers and collecting localities are on Appendix 1.

### MtDNA sequencing

We extracted DNA from tissue with the DNeasy Tissue Kit (Qiagen) following manufacturers instructions. We used the polymerase chain reaction (PCR) in a GeneAmp 9700 thermocycler (Applied Biosystems) to amplify a 334 base pair (bp) segment of the NADH-dehydrogenase subunit II (ND2) gene and a 608 bp segment of the cytochrome *b* gene (cyt-*b*) of the mitochondrial DNA (mtDNA). We prepared the samples with 25µl of water, 5µl buffer (10x), 5µl (2mM, 10x) of deoxyribonucleotids (dATP, dCTP, dGTP, dTTP), 5µl of each primer (10pmol/µl, described in Table 2), 4µl of magnesium chloride (20x, 30mM), 0.5µl of taq-polimerase (5Units/µl) and 3.0µl of DNA. For ND2 we used a 35-cycle program (95°C 1min; 48°C 2min, and 72°C 3min) with a final extension of 72°C 10 min. For cyt-*b* we used a 27 cycling program (94°C 1min, 50°C 1min, 72°C 2min) and an extension of 7min at 72°C.

We purified with the Geneclean® (Qbiogene, Bio101® Systems) and the Millipore purification kits, following manufacturer's procedures. The purifications were sequenced in automatic sequencer at the Instituto de Biología, UNAM (Applied Biosystems 310). The sequences were cleaned with Chromas 1.45 (McCarthy 1996) and aligned with the ClustalX 1.81 program (Thompson *et al.* 1997).

**Table 2.** Sequences of the primers used to amplify the mitochondrial genes ND2 and cyt-*b* and its corresponding author.

GENE	PRIMER	AUTHOR
ND2	L5215 5' TAT CGG GCC CAT ACC CCG AAA AT 3'	Hackett 1996
	H5578 5' CCT TGA AGC ACT TCT GGG AAT CAG A 3'	Hackett 1996
CIT B	L15413 5' CTG ACA AAA TTC CAT TTC ACC C 3'	Kocher <i>et al.</i> 1989
	H16064 5' CTT CAG TTT TTG GTT TAC AAG ACC 3'	Sorenson <i>et al.</i> 1999

### Statistical analysis

Using the program MEGA 2.0 (Kumar *et al.* 2001) we computed basic sequence statistics. We used the computer program Arlequin ver. 2000 (Schneider *et al.* 2000) to compute Nei's pairwise differences between populations (Nei 1987) and to calculate  $F_{ST}$  values and gene flow (Nm) among populations. With the program DnaSP (Rozas *et al.* 2003) we obtained nucleotide diversity ( $\pi$ ) and haplotype diversity ( $k$ ) for each population and for the whole species,

and the significance of the mismatch distributions (Rogers and Harpending 1992) of the groups obtained from the parsimony and Bayesian analyses.

With the program TCS ver. 1.13 (Clement *et al.* 2000) we obtained the haplotypes for the sequences of *M. formicivorus* and computed a parsimony network, by the calculation of the probability of maximum parsimony for the pairwise differences between haplotypes until the probability exceeds 95%, which is the highest number of mutational connections between pairs of sequences. This analysis results in a graphic network of interconnected haplotypes.

Parsimony analysis included only the haplotypes and the informative characters and were computed using the program PAUP\* version 4 (Swofford 1999). Parsimony searches were done using a heuristic search with 100 replicates with random addition sequence and the options TBR and ACCTRAN optimization. Also we conducted a bootstrap analysis with 100 replicates to obtain the support for the trees.

We used Modeltest version 3.0 (Posada and Crandall 1998) to determine the appropriate model of sequence evolution for the haplotypes of *M. formicivorus*. Bayesian analysis using Metropolis-coupled Markov chain Monte Carlo was performed using MrBayes 3.0 (Huelsenbeck 2000). The DNA substitution model used was GTR (nset=6) for the number of rate parameters and a gamma distribution for the rates in every site (rates=gamma). The analysis consisted of four chains with random starting trees. The chains were run for five million generations, sampling trees every 250 generations and the stationary was determined visually, discarding burn-in trees and the rest used to estimate Bayesian posterior probabilities.

## RESULTS

We obtained 942 base pairs combining both genes, with 586 conserved sites, 356 variable sites from which 231 were parsimony informative. The transition/transversion ratio was 3.4 and the nucleotide composition fitted the standard values for birds (T=0.26, C=0.358, A=0.27 and G=0.112) (Moore and DeFilippis 1997). We found 44 haplotypes from 98 sequences and were distinguishable by 66 polymorphic sites. The distribution of the haplotypes among sampling localities and number of individuals is on Table 3. The overall nucleotide diversity was 0.00482 and the overall haplotype diversity was 0.851.

Forty-one haplotypes (93.18%) occurred in single populations. The haplotypes shared between two or more populations were three: H4 present in Guerrero (GRO) and Hidalgo (HGO) in two individuals, H35 present in Baja California Norte (BCN) and California (CAL) in seven individuals. H29 was the commonest, present in 33 individuals (33.6% of the whole sampling) and in 10 localities: DGO, GRO, HGO, JAL, MICH, OAX, QRO, ZAC, ARI and HON (Table 3).

**Table 3.** Number of individuals and sampling localities for each one of the haplotypes found for *M. formicivorus*. The abbreviations stand for the following localities: DGO Durango, Méx., GRO Guerrero, Méx., HGO Hidalgo, Méx., JAL Jalisco, Méx., MICH Michoacán, Méx., OAX Oaxaca, Méx., QRO Querétaro, Méx., ZAC Zacatecas, Méx., CHIS Chiapas, Méx., BCS Baja California Sur, Méx., BCN Baja California Norte, Méx., ARI Arizona, E.U., CAL California, E. U., HON Honduras, CR Costa Rica.

Haplotype	Sampling locality														Total	
	DGO	GRO	HGO	JAL	MICH	OAX	QRO	ZAC	CHIS	BCS	BCN	ARI	CAL	HON		CR
H1										2						2
H2		1														1
H3			1													1
H4		1	1													2
H5			1													1
H6									1							1
H7									2							2
H8										2						2
H9														1		1
H10														2		2
H11												1				1
H12												1				1
H13				2												2
H14				1												1
H15				1												1
H16				1												1
H17				2												2
H18															4	4
H19															1	1
H20															1	1
H21															1	1
H22															1	1
H23															1	1
H24													1			1
H25													2			2
H26													1			1
H27													1			1
H28													1			1
H29	5	4	6	2	3	5	1	5				1		1		33
H30								2								2
H31								1								1
H32								1								1
H33	1															1
H34	1															1
H35											4		3			7
H36										1						1
H37										5						5
H38										1						1
H39					1											1
H40					1											1
H41					1											1
H42					1											1
H43					1											1
H44						1										1
Total	7	6	9	9	8	6	1	9	3	11	4	3	9	4	9	98

## 1. Genetic variation

The pairwise differences between populations and within each population are in Table 4. The significance was calculated by the program Arlequin (Schneider *et al.* 2000) as follows: the null distribution of pairwise differences under the hypothesis of no difference between the populations was obtained by permuting haplotypes between populations. The p-value of the test was the proportion of permutations leading to value larger or equal to the observed one. The smallest significant value was 0.50067 between Oaxaca (Oax) and Guerrero (GRO) and the largest is 10.88 between Baja California Sur (BCS) and Chiapas (CHIS). We can appreciate in general that the highest differences occurred in the populations of BCS and CHIS with values of 9 and 10, approximately, and in Costa Rica (CR) with values in a range from 6 to 8. Honduras (HON) had lower values (5 and 6), that can be considered as a large value compared to the smallest one (0.50067). Something similar occurred with the corrected average pairwise differences; although the values are lower, the proportions remain almost the same for the populations. Thus, these results showed a larger difference in populations like BCS, CHIS, CR and HON when comparing them with the rest and between them; California (CAL) and Baja California Norte (BCN) are also different but not in the same magnitude.

The differences within each population had values below 2 (diagonal elements of Table 4, shaded in gray), which indicated little differences between samples of the same locality. Exceptions occurred in ARI, BCS, HON and CHIS, which values go from 3.15547 to 8.06929, showing higher differences and more variation in each one of these localities.

**Table 4.** Population average pairwise differences. Above diagonal: average number of pairwise differences between populations (PXY); Diagonal elements (in color gray): average number of pairwise differences within populations (PX); Below diagonal: corrected average pairwise difference  $(PiXY - (PiX + PiY)/2)$  (Nei 1987). Significant values are shown on bold type.

	DGO	GRO	HGO	JAL	MICH	OAX	ZAC	ARI	BCS	HON	CHIS	CR	CAL	BCN
DGO	0.85847	0.76312	0.6518	1.43111	1.30608	0.59614	1.09738	4.45892	9.34739	5.97832	9.86682	7.15072	1.98844	1.43104
GRO	0.00011	0.66754	0.51921	1.33555	1.21055	<b>0.50067</b>	0.96468	4.25002	8.94198	5.62849	9.43058	6.71664	1.89286	1.33552
HGO	0.00007	-0.03706	0.44499	<b>1.22412</b>	1.07126	0.3894	0.89049	4.25101	9.13802	5.76998	9.6573	6.94202	1.78128	1.22405
JAL	<b>0.27844</b>	<b>0.27835</b>	<b>0.27819</b>	1.44686	1.69781	1.1684	<b>1.67014</b>	<b>5.03492</b>	9.10315	6.55626	10.44886	7.72988	2.42557	2.00417
MICH	0.0179	0.01783	-0.01018	0.11543	1.7179	1.04365	1.54507	4.82792	9.80227	6.39845	10.32219	7.60371	2.40952	1.87904
OAX	0.00005	0.00005	<b>0.00005</b>	0.27812	0.01786	0.3337	0.8348	4.19808	9.08132	5.71368	9.60053	6.88558	1.72591	1.16831
ZAC	0.02792	-0.00932	0.02777	<b>0.30648</b>	0.04589	0.02773	1.28046	4.54889	9.01269	6.05025	9.88335	7.16706	2.21541	1.67017
ARI	-0.00496	-0.1184	-0.00613	0.27684	-0.06567	-0.00341	-0.12598	<b>8.06929</b>	<b>10.50965</b>	6.04976	8.98075	8.0652	5.52367	5.0357
BCS	7.34042	7.03047	7.33779	6.80198	7.36558	7.33673	6.79473	4.89727	<b>3.15547</b>	8.95464	10.88651	8.28822	10.18653	9.93192
HON	3.53398	3.27961	3.53237	3.81772	3.52439	3.53172	3.39492	0	5.36179	4.03022	4.86856	6.18124	7.0351	6.55815
CHIS	7.08621	6.74543	7.08343	7.37405	7.11186	7.0823	6.89174	2.59472	6.95739	0.50207	<b>4.70276</b>	8.0716	10.90372	10.45218
CR	6.05342	5.7148	6.05146	6.33839	6.07669	6.05067	5.85876	3.36249	6.04242	3.49806	5.05215	<b>1.33613</b>	8.18204	7.7322
CAL	1.00284	1.00272	1.00242	1.14577	0.9942	1.00269	1.01881	0.93266	8.05243	4.46362	7.99597	6.9576	1.11274	0.55619
BCN	1.0018	1.00175	1.00155	1.28074	1.02009	1.00146	1.02994	1.00105	8.35419	4.54304	8.1008	7.06413	-0.00018	0



The haplotypic and nucleotide diversities for each population are in Table 5. The average haplotypic diversity per site (h) was high (0.88909) and ranged from 0.6 in GRO to 1 in OAX, CHIS, ARI and HON. The average nucleotide diversity was 0.002164 and the lowest values was in BCN and OAX; the highest were in CHIS, HON and ARI.

**Table 5** Summary of the genetic polymorphism in each population for the sequences obtained. The values given are the number of samples (n), number of haplotypes (no. haplotypes), nucleotide diversity (d) and haplotypic diversity (k) per population.

Population	DGO	GRO	HGO	JAL	MICH	OAX	ZAC	CHIS	BCS	BCN	ARI	CAL	HON	CR
n	7	6	9	9	8	6	9	3	11	4	3	9	4	9
No. Haplotypes	3	3	4	6	6	2	4	2	5	1	3	6	3	6
d	0.000911	0.000709	0.000716	0.001773	0.001689	0.000360	0.001617	0.004991	0.003787	0.000000	0.008791	0.001230	0.004435	0.001444
h	0.71429	0.6	0.72222	0.94444	0.96429	1	0.88889	1	0.89091	0.83333	1	0.97222	1	0.91667

## 2. Genetic structure

The  $F_{ST}$  significant values between each population ranged from 0.1819 between HGO and MICH, to 0.8775 between CR and BCN (Table 6). Values close to zero indicated absence of or little genetic differentiation. Low values could be appreciated in populations such as HGO-MICH, DGO-JAL, and JAL-ZAC. In general, they were present in Central Mexico. Higher values were present when comparing ARI with other populations, such as HGO and JAL (0.3197 and 0.2816). The values grew bigger when comparing the populations of BCN and CAL with the rest (values from 0.3032 to 0.8503). These two populations showed no genetic differentiation between them, with a value of -0.11655, which is considered as 0. Then we had HON and BCS with values below 0.7893 (BCS and HGO) with the rest of the populations. The highest values were present in CHIS and CR, with numbers between 0.6772 (CHIS and BCS) and 0.8775 (CR and BCN).

**Table 6.**  $F_{ST}$  values between populations. The values with significance below 0.05 are shown in bold type. The significance was tested similarly to the pairwise sequence differences.

	DGO	GRO	HGO	JAL	MICH	OAX	ZAC	ARI	BCS	HON	CHIS	CR	CAL	BCN
DGO	0													
GRO	-0.00308	0												
HGO	0.01128	-0.06078	0											
JAL	0.18347	0.18189	0.22726	0										
MICH	0.00724	-0.00461	-0.00073	0.06946	0									
OAX	-0.01103	0.0001	-0.00822	0.19376	-0.01187	0								
ZAC	0.01852	-0.02719	0.03119	0.1835	0.03204	-0.00065	0							
ARI	0.22388	0.1741	0.3197	0.28159	0.17623	0.22376	0.21058	0						
BCS	0.76031	0.74869	0.78932	0.73898	0.74114	0.76531	0.74473	0.58238	0					
HON	0.66024	0.64058	0.72779	0.65102	0.60433	0.68296	0.63959	0.03454	0.61823	0				
CHIS	0.80472	0.7966	0.85433	0.78743	0.75797	0.82578	0.78815	0.28892	0.67719	0.1108	0			
CR	0.84235	0.84071	0.87171	0.81998	0.80059	0.86364	0.81746	0.60939	0.71961	0.64128	0.73111	0		
CAL	0.49869	0.5124	0.56275	0.47237	0.41719	0.54638	0.45988	0.41589	0.78133	0.71054	0.82166	0.85035	0	
BCN	0.62422	0.69934	0.74941	0.52673	0.4286	0.82538	0.50046	0.3032	0.76908	0.69273	0.81589	0.87753	-0.11655	0

The gene flow (Table 7) was larger between some pairs of populations like GRO-DGO, HGO-GRO, MICH-GRO, OAX-DGO, OAX-MICH, ZAC-GRO, ARI-GRO, among others, with values from 1.06394 to infinite. On the other hand, the smallest values (below 1), which show little gene flow, were present in CR (between 0.06978 with BCN and 0.32049 with ARI) and in BCS with values from 0.15013 (BCN) to 0.35854 (ARI). Then is CHIS with values below 1.23058 (with ARI), except for the 4.01277 it shared with HON. Something similar happened to HON, which had lower values (below 0.30876) except with ARI which value was 13.97782. CAL and BCN also had lower values with all the populations (below 0.70224 and 1.14905 each one), except for the value they shared between them, which was infinite.

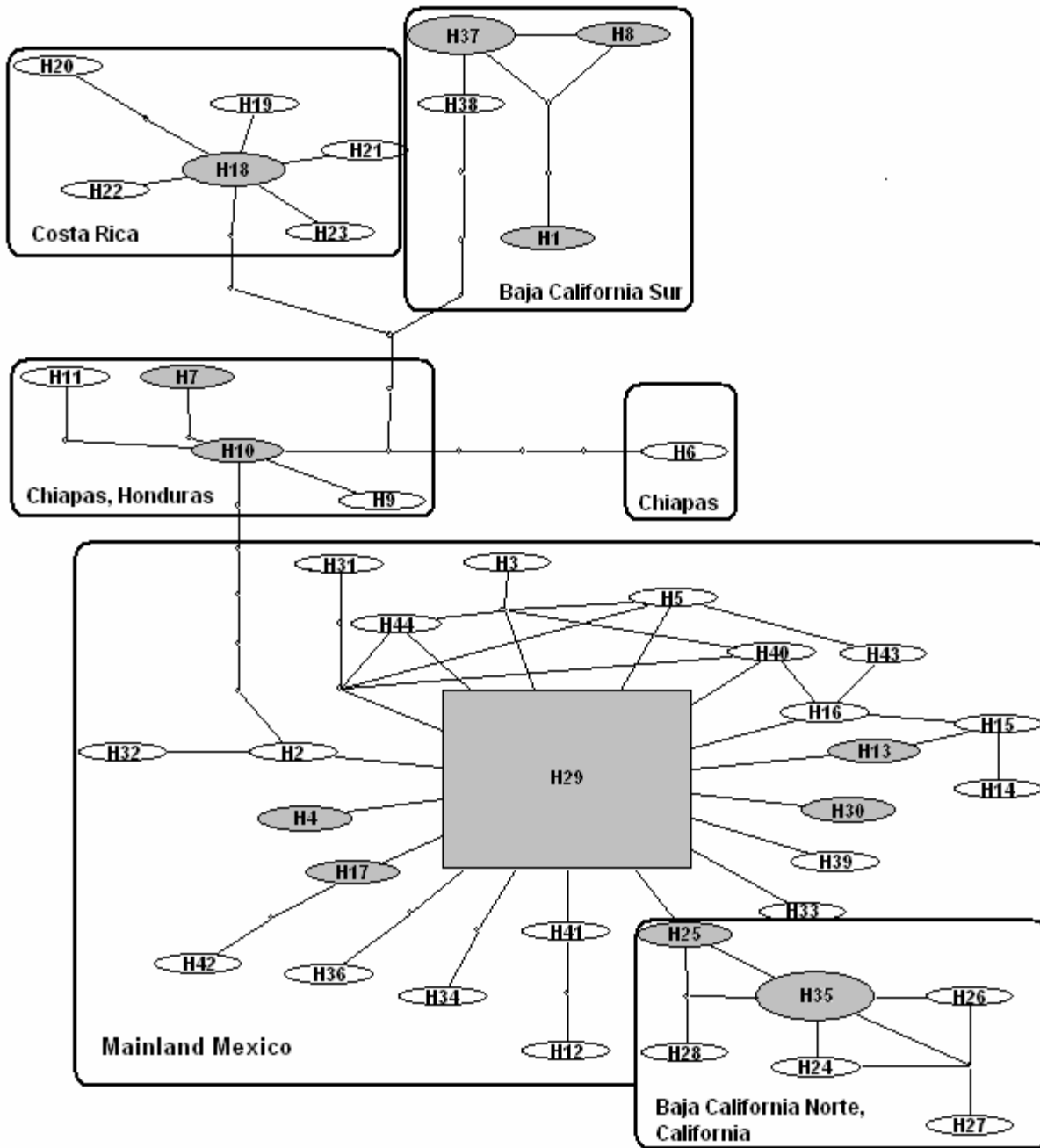
**Table 7.** Values for  $M = Nm$  between each population to compare the gene flow.

	DGO	GRO	HGO	JAL	MICH	OAX	ZAC	ARI	BCS	HON	CHIS	CR	CAL	BCN
DGO														
GRO	inf													
HGO	43.83025	inf												
JAL	2.22528	2.24893	1.70015											
MICH	68.53958	inf	inf	6.69846										
OAX	inf	5109.4341	inf	2.08057	inf									
ZAC	26.50197	inf	15.53306	2.22473	15.10748	inf								
ARI	1.73338	2.37185	1.06394	1.27565	2.33726	1.73451	1.87436							
BCS	0.15763	0.16783	0.13345	0.1766	0.17464	0.15333	0.17138	0.35854						
HON	0.2573	0.28054	0.18701	0.26803	0.32736	0.2321	0.28175	13.97782	0.30876					
CHIS	0.12133	0.12767	0.08526	0.13497	0.15965	0.10549	0.1344	1.23058	0.23834	4.01277				
CR	0.09358	0.09473	0.07358	0.10977	0.12454	0.07894	0.11165	0.32049	0.19483	0.27969	0.18389			
CAL	0.50263	0.4758	0.38849	0.55849	0.69849	0.41511	0.58725	0.70224	0.13994	0.20369	0.10852	0.08799		
BCN	0.30099	0.21496	0.16719	0.44925	0.6666	0.10578	0.49909	1.14905	0.15013	0.22178	0.11283	0.06978	inf	

### 3. TCS network

Figure 2 shows the commonest haplotype, H29, as the ancestral from which the others have probably evolved. We can see three groups at the top, obtained by eye. Six mutational steps from a sequence from GRO (H2) separate the first one, and it comprehends haplotypes from CHIS and HON, and one haplotype from ARI (H11); next to it, one haplotype from CHIS is separated by five mutations. The other two groups correspond to the haplotypes of CR and BCS separated from the first group by five and six mutational steps each one. In the lower part of the three, we found another group just separated one mutation from the ancestral haplotype, formed by the haplotypes of CAL and BCN. This separation is not as evident as the other groups, but the sequences stick together.

Above the ancestral haplotype a network formed by samples from JAL and MICH is present; they do not form a group, but they form an interesting web of mutational changes. The haplotypes that connect directly with H29 come from different localities from Mexico and ARI; and one comes from BCS (H36). This is the only haplotype not joined with its corresponding group. All these haplotypes do not clearly constitute a whole unit.



**Figure 2.** Network obtained with the TCS program for the sequences of *M. formicivorus*. The solid lines represent one mutational change and the little circles, absent haplotypes. The shaded cells represent haplotypes with more than one individual.

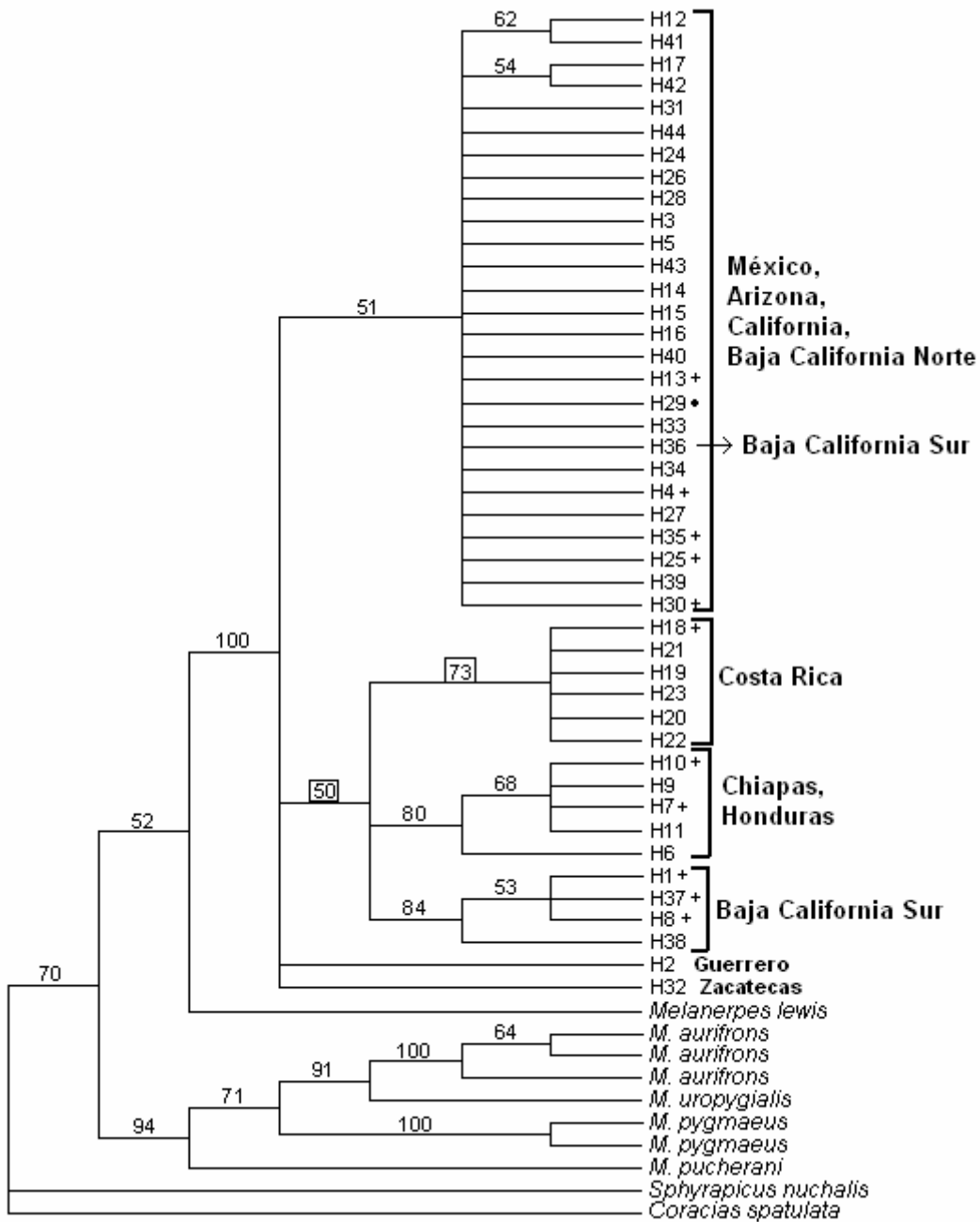
#### 4. Parsimony analysis

We obtained 500 equally parsimonious trees of 532 steps, with a CI of 0.5940 and a RI of 0.8118. We computed a 50% majority rule consensus tree present in Figure 3, with the bootstrap values for each node. The tree showed the species of the genus *Melanerpes* in a single clade, suggesting monophyly of the genus, with a bootstrap value of 70. Inside the genus, two groups were formed, one composed by the species *M. lewis* and *M. formicivorus* (suggesting they are sister groups) with a low bootstrap value (52) and the other composed by the rest of the species of the genus considered for this analysis, with a higher value (94).

All the haplotypes of *M. formicivorus* appeared grouped in a single clade, supporting its monophyly. Within this clade, we appreciate four groups, but the relationships between them were not solved. The biggest group had a low value (51) and contained sequences from mainland Mexico, Arizona, California and Baja California Norte, and one haplotype from BCS (H36). Within this clade, we had two subgroups with low values, formed by haplotypes from Arizona and Michoacán, and Jalisco and Michoacán, respectively.

The haplotypes from Costa Rica, the haplotypes from Chiapas and Honduras, and the haplotypes from Baja California Sur form the other three groups joined in one clade. It is important to mention that the clade that unified these three groups and the one that supported the group of Costa Rica were not present in the strict consensus tree (not shown), but the rest of the cladogram was exactly the same. The bootstrap value was low for the former clade (50), which means it is poorly supported by the data. On the other hand, the value for the CR clade was higher (73), suggesting it could be a natural group. The clade formed by CHIS and HON had a bigger value (80) and contained one sequence that belongs to the locality of ARI. The clade of BCS also had a bigger value of bootstrap (84).

Finally, two basal sequences not grouped here (H2 and H32) from GRO and ZAC joined the ancestral haplotype to the group of CHIS and HON in the network tree. It seems they shared apomorphies with many haplotypes so the analysis could not locate them as part of any of the groups with the maximum parsimony.



**Figure 3.** 50% majority rule consensus cladogram for the haplotypes of *Melanerpes formicivorus* and ten outgroups. The values in the nodes are bootstrap support; the values inside a box represent clades not present in the strict consensus cladogram (not shown); the crosses shows haplotypes with more than one individual; the dot shows the commonest haplotype with 33 individuals.

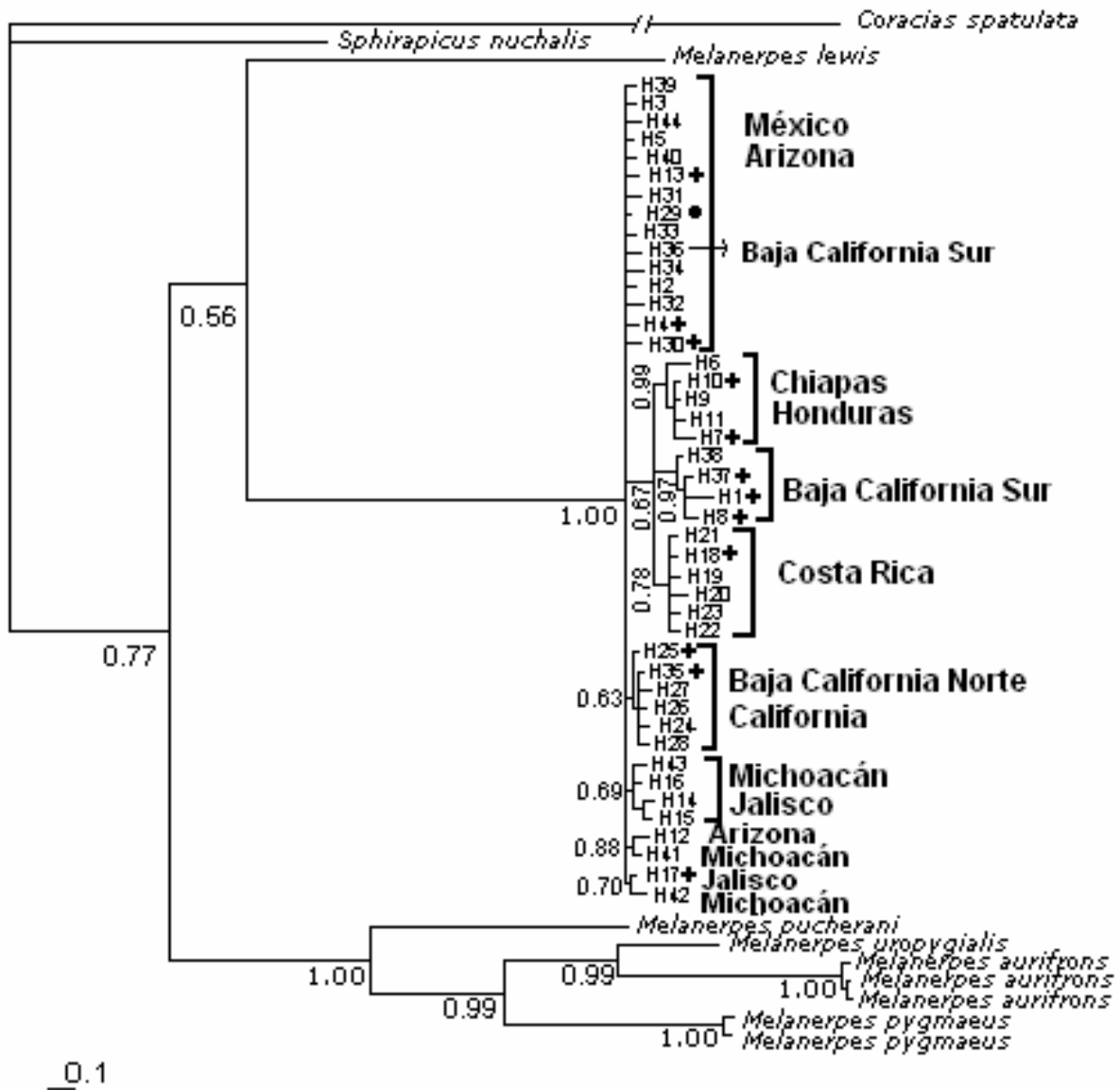
## 5. Bayesian Inference

The model of sequence evolution obtained was the transversion model with a gamma distribution and a proportion of invariable sites (TVM+I+G). The consensus tree obtained from the Bayesian analysis (Fig. 4) showed a topology similar to the parsimony analysis in the relationships of the outgroup. Within the ingroup, the relationships were different, although similar groups appear. Besides, the values of the posterior probability of each clade were similar to the bootstrap values of the cladogram (Fig. 4).

In the tree we have one major clade formed by the species of the genus *Melanerpes* with a posterior probability of 0.77. Within the clade are formed two groups, one with *M. lewis* and *M. formicivorus* with a low value of support (0.56) and the other with the rest of the *Melanerpes* species used for this study, with the major posterior probability (1.0).

The *M. formicivorus* clade has a big support (1.00). Within this clade, the biggest group we find (which has a low support, 0.67) contains three smaller groups in a polytomy, which are CHIS and HON, BCS and CR. Of these three groups, the latter has the lowest support with 0.78.

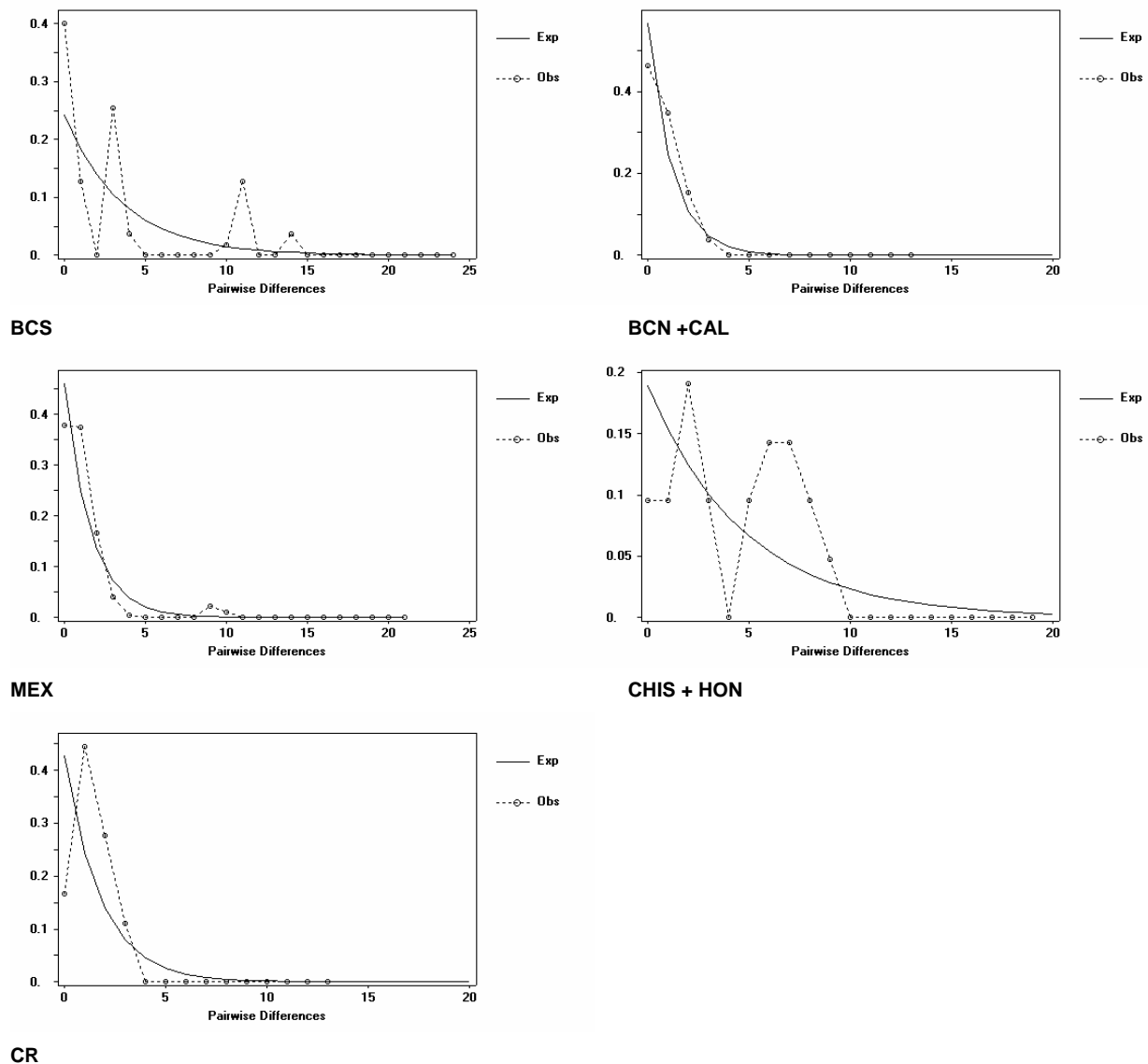
In the basal clade of *M. formicivorus* we find the majority of the haplotypes from different localities of Mexico (including one from BCS, H36) and ARI not grouped, and also some small groups. BCN and CAL formed one of these groups with a support of 0.63; and MICH and JAL formed another one with low support (0.69). Notice these clades did not exist in the parsimony tree; but the group BCN and CAL did exist in the network tree, although separated only by one mutation from the ancestral haplotype. Finally, the last two groups formed by pairs of sequences, one that join ARI and MICH and other that joins JAL and MICH are groups present in the parsimony analysis, although they are included in another clade.



**Figure 4.** Fifty percent majority rule consensus of the trees recovered in the Bayesian analysis for the haplotypes of *Melanerpes formicivorus* and ten outgroups. Clade credibility values bigger than 50% are present in main nodes. The crosses show haplotypes with more than one individual; the dot shows the commonest haplotype with 33 individuals.

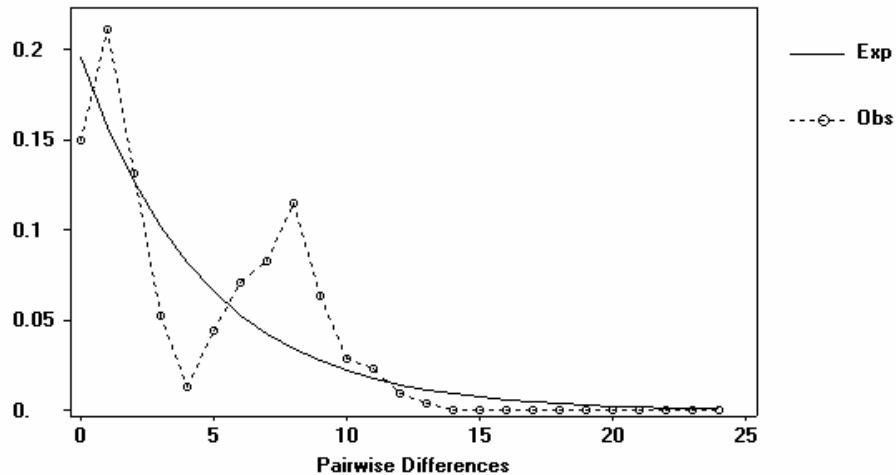
## 6. Mismatch distribution analysis

With the information of the genetic structure and the groupings obtained from the phylogenetic analyses, we can confirm the units present within *M. formicivorus* are: BCS, CR, CHIS + HON, CAL + BCN, and DGO+ GRO+ HGO+ MICH+ OAX+ QRO+ ZAC+ JAL + ARI (MEX).



**Figure 5.** Graphics of mismatch distribution analyses for each subspecies of *M. formicivorus*. The comparison was made with a stable population and the values did not differ significantly ( $p=0.999$ ).





*M. formicivorus*

**Figure 6.** Graphics of mismatch distribution analyses for the species *M. formicivorus*.

Using these units, we conducted mismatch distribution analysis that compares the pairwise differences in the sequences obtained with a theoretical distribution of pairwise differences assuming a stationary model. We included the graphics for each group (Fig. 5) and also one for the whole species, *M. formicivorus* (Fig. 6). According to the distribution of the differences in the graphics, we can assume either expansion or stationary models for the populations.

The graphics from the populations of BCS and CHIS+HON clearly show a ragged curve, with multiple peaks for the observed values, like in a population of constant size over a long period of time. The curves from BCN+CAL and MEX do not show multiple peaks, but the distribution is not perfectly unimodal nor smooth; also suggesting a stationary population (Harpending *et al.* 1993). Finally, the graphic from CR is more like a population with a sudden expansion, but the only peak present is represented by one point; it's not a smooth distribution of points. So, we concluded that all populations have been stationary for a while and this is supported by the statistics. We conducted a chi square test to compare the significance of the expected and observed values. In all the populations,  $P > 0.999$ , showing the values do not differ significantly with the stable population model.

With the whole species, we can see a graphic with a multiple peak distribution, suggesting the species is in equilibrium; this is supported by the chi square test, which showed not significant difference from the stationary model ( $P > 0.999$ ).

We can tell from these results that the species has finished a period of expansion and has been in a stationary period for long time and, that all its populations, even though they have

been isolated for a while, are on a stable period too. This explains why all these variation is present in each one of the populations; in absence of periods of decreasing populational size, the variability is retained.

## **DISCUSSION**

All the results reveal medium levels of genetic differentiation in the populations of *Melanerpes formicivorus*. These suggest that the lineages have been isolated genetically from all others for sufficient periods of time to produce morphological and molecular differentiation.

### **Genetic structure**

The  $F_{ST}$  values were highly variable, sign of a genetic structure, and the values of gene flow supports this genetic differentiation. Between the populations of HGO, MICH, DGO, JAL, ZAC, OAX, GRO and ARI there is little genetic differentiation as well as high gene flow. The same happens to HON and CHIS together, and CAL and BCN, suggesting they all constitute three different units. Populations that show large genetic differentiation and low gene flow with the other populations and between each other are BCS and CR, suggesting they are two independent units.

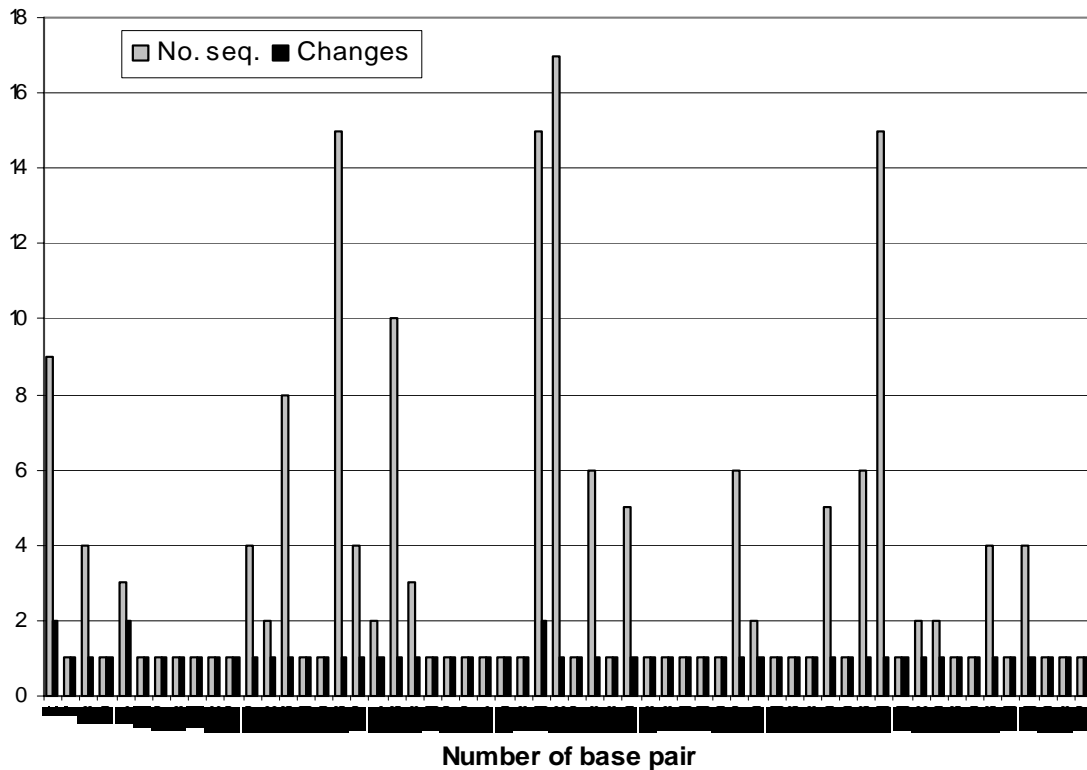
HON shows little genetic differentiation and medium gene flow with ARI, but we do not consider them as a unit because ARI is not totally differentiated with the other localities from mainland Mexico, and HON does differ. The reason for these values is they share the commonest haplotype (H29, Table 3) and one haplotype from ARI always join together with HON and CHIS (see the trees obtained). Finally, although BCS has one haplotype that stays out of the group, it remains a unique genetic unit.

This genetic structure is given in part because of the isolation of the populations. These units are separated by vicariant events, like valleys or deserts. In the North we have the desert of Sonora separating Mexico from California and Baja California Norte; in the South, the Isthmus of Tehuantepec divides the mountains isolating Chiapas and the rest of Central America. The mountains of Costa Rica are isolated by lowlands, and the Sierra of Baja California Sur is also isolated by lowlands, besides the presence of deserts and the sea.

### **Phylogeny**

The trees obtained from the parsimony and Bayesian analyses are similar only partially in topology, but the support values for the clades they share are very similar. This shows the data are consistent in fitting the tree, and we can obtain similar groups from the trees.

In the parsimony analysis, we obtained low bootstrap values for the clades within the species *Melanerpes formicivorus*. The reason for these low values is that, although the species is genetically structured, the divergence of the groups is very recent and there are very little differences between DNA sequences and groups. Only 66 polymorphic sites distinguish the 44 haplotypes, which means in average each haplotype differ by 1.5 base pairs, and the 54% of this variation is present in single haplotypes, as shown in Figure 7. The value of the nucleotide diversity (0.005145) for the whole species confirms the low level of differences. Consequently, the little molecular differentiation increases the homoplasy in the parsimony tree, as the consistency index shows (CI = 0.594), generating a low resolution in the cladogram. Within the consensus tree, the homoplasy is evident in the absence of a clade that supports the haplotypes from mainland Mexico as a natural group; no synapomorphies exist to join these sequences in a single group.



**Figure 7.** Graphic showing the number of nucleotide changes by base pair and the number of haplotypes (sequences) that present them compared to the ancestral haplotype (H29). The base pairs not shown in the graphic have the same nucleotide than the ancestral haplotype, which means these sites do not have changes.

Comparing both the parsimony and the Bayesian tree with the network tree, we have four groups formed within the species *M. formicivorus* that are supported by the genetic data and by morphological characteristics. One is the Group of Baja California Sur (GBCS) that has

haplotypes from BCS, the second is the Group of Costa Rica (GCR) present in CR, the third is the group of Central America (GCA) with haplotypes from CHIS and HON and the fourth is the group of California (GCAL) with haplotypes from BCN and CAL. These groups are well supported by the values of gene flow and genetic structure. The rest of the haplotypes do not seem to be a natural clade, neither in the parsimony nor in the bayesian tree. Nevertheless, the genetic values suggest they are a group. So, we consider a fifth one labeled as Group of Mexico (GMEX) formed by the localities of DGO, GRO, HGO, MICH, OAX, QRO, ZAC, JAL and ARI.

It is important to mention that in both trees and the network tree the groups of GBCS, GCR and GCA were joined in a clade, but the values of support of this clade are very low, so we think this relationship is not true at all and do not constitute a natural clade. Therefore, the relationships of the groups inside *M. formicivorus* are not solved. Besides, only the groups GCR and GCAL are monophyletic; the others share haplotypes with other populations. This supports the idea of recent divergence of these groups because the separation of lineages is not completely fulfilled; there is still evidence of lineage sorting.

Nevertheless, the genes used for this study did give resolution at the specific level. The trees obtained showed insights on the relationships between the members of the outgroup. The species *Melanerpes pucherani*, *M. uropygialis*, *M. aurifrons* and *M. pygmaeus* are joined in a solved clade strongly supported in both trees. *M. pucherani* on the base of the clade, *M. uropygialis* and *M. aurifrons* as sister groups and *M. pygmaeus* as sister of both species. These results support what we had found for the phylogeny of the genus (García-Trejo *et al.* In prep.). On the other hand, although *Melanerpes lewis* appears as the sister group of *M. formicivorus*, the statistical support for this clade is low. Finally, the whole genus *Melanerpes* appears as a monophyletic group with an acceptable level of statistical support. Nevertheless, this is a partial result; therefore the relationships of the North American species of this genus will be revised in another study.

## **Taxonomy**

The five groups found in this study have the same distribution and morphological characteristics than five of the seven groups proposed by Benítez-Díaz (1990), which are the following: the GBCS group corresponds to the *M. f. angustifrons* group, GCA to *M. f. lineatus*, GCR to *M. f. striatipectus*, GCAL to *M. f. bairdi* and GMEX to *M. f. formicivorus*.

The GCA group supports the presence of a unit in Central America as Peters (1949), Miller *et al.* (1957), Howell & Webb (1995) and Navarro & Peterson (2004) suggested. With seven individuals and five haplotypes is one of the groups with higher nucleotide and haplotype

diversities (Table 5). Morphologically, it has more number of stripes and red spots on the chest than the rest of the groups. This group in the analysis always appeared with one haplotype from ARI (H11) that may be the result of a long-distance dispersal of one or few individuals from the south. This kind of movements has not been reported for acorn woodpeckers, but they are documented for the Red-cockaded woodpecker, *Picoides borealis* (Moser 1988, Ferall 1997, Conner *et al.* 1997). This species has social reproductive groups and live in elevated (pine) forests like *Melanerpes formicivorus*. The females tend to disperse more than the males to look for nesting vacancies. It has been reported a maximum distance of 260 km. The distance between Central America and Arizona is larger than that, but it is possible for a resident bird to travel very long distances (up to 2600 km, Moore and Dolbeer 1989).

The GCAL group is composed by six haplotypes in thirteen samples from BCN and CAL. Although it is not well defined in the parsimony tree, the genetic confirm it as a unit and morphologically has the biggest values of morphometric measures in the bill, the wing and the tarsus and the most solid black band in the chest (Benítez 1993). This group corresponds to the subspecies *bairdi* listed also by Ridgway (1914), although Peters (1948) and Miller *et al.* (1957) listed this group divided it in two: *M. f. martirensis* located in BCN and *M. f. bairdi* present only in the Pacific slope of United States. Since these two populations in our study behave as a whole unit, we cannot support a unit similar to the *martirensis* group. The unique haplotype from BCN was present in four individuals, and was identical to one of the six haplotypes present in the population of California (Table 3), so we consider the GCAL group in the sense of Ridgway (1914) and Benítez (1993) (Table 1). On the other hand, Navarro and Peterson (2004) suggested this group could be at the level of species (*M. bairdi bairdi* and *M. bairdi martirensis*) based on the presence of a broad chest band and white irises. Our results may support this proposal.

The unit formed by GBCS is equivalent to the subspecies *angustifrons* listed by Ridgway (1914) and Peters (1957). With five haplotypes present in eleven individuals this population is one of the most differentiated and has lower gene flow with the rest of the populations. The gene flow could be lower, but the presence of one haplotype from BCS in the GMEX clade in all the trees, increased this value. Possibly, this is an ancestral polymorphism of the time these two populations were together. It has characters that define it, like smaller overall size, shorter wings and a brown iris instead of white. Morphologically it is more similar to the continental populations (GCA, GCR) than the northern ones (GCAL); at the DNA level it is apparently more related to the GCA and GCR groups than to the rest. This result could support the proposal of Navarro and

Peterson (2004) that defines this group as a different species based on the presence of brown irises.

The GCR group includes the nine individuals from Costa Rica with six haplotypes. It has the lowest values of gene flow and the highest in the pairwise differences. This group is listed by Ridgway (1914), Peters (1948) and Miller *et al.* (1957) as the *striatipectus* subspecies and morphologically is also supported by the color pattern, which is bright yellow in the throat and a blue color in the back (Benítez Díaz 1990). Besides, in this group as well as in *M. f. lineatus* the populations do not build acorn granaries like the northern populations do (Baja California Norte, north and central Mexico).

The GMEX group is equivalent to the subspecies *formicivorus* also listed by Peters (1948), Miller *et al.* (1957) and Navarro & Peterson (2004). It has the major distribution area of the subspecies and where we found 21 haplotypes in 57 individuals. The variation within this group consisted mostly of singletons, so the analyses could not group these sequences together in a unique branch with bootstrap support. Eventhough at the morphological level, it is a group difficult to define. Benítez-Díaz (1993) could not find characters that defined this group; he found cline variation in morphology, which results in a separation between individuals of the north and the south of Mexico. Ridgway (1914) defines *M. f. formicivorus* with ambiguous characteristics, like lower throat medium tinged with yellow and sides and flanks more broadly streaked with black. The results of this study support the fact of the variation within this group, although we did not find a difference between north and south, neither we found a northern group as suggested by Ridgway (1914) which corresponds to the subspecies *M. f. aculeatus*. Our results indicate no difference between the localities of ARI and DGO (where the *aculeatus* group occurs, Table 1) with the ones that conforms the GMEX group. So, genetically we do not support this unit as something independent. We can suggest, instead, the presence of an incipient unit in the state of Jalisco. JAL appeared grouped with MICH and/or with ARI, even it is no clearly a separated unit in the phylogenetic and Bayesian trees, it is quite different from the rest of the populations that constitute the GMEX group. You can appreciate this in the values of the pairwise distances, the genetic structure and the gene flow; all these values are lower or higher from the rest of the unit it belongs to. These suggest that even it is part of a greater unit, there might be a process of differentiation locally.

### **Phylogeographic pattern and Biogeography**

The phylogeographic pattern found on acorn woodpecker corresponds to the Category III of Avise's classification of patterns (Avise 2000). The haplotypes of *M. formicivorus* are very

closely related and located geographically in isolated populations. This implies that contemporary gene flow has been low enough to permit lineage sorting and random drift to promote genetic divergence among populations.

It has been documented in molecular markers inherited by uni or biparental line of descent, that the phylogeographical pattern can be affected by differential gender dispersal (Hare 2001). *M. formicivorus* has a polyandric and polygynic reproduction and might be influenced by this phenomenon. This species has social groups with a higher number of males than females, and when a vacancy of the breeding couple is available, it is occupied more quickly by a male than a female (Koenig *et al.* 1998). So, the female must disperse a longer distance to find an available breeding group (Koenig *et al.* 2000). This behavior may alter the genetic structure of the species, because the mtDNA is of maternal heritage. Therefore, the higher values of gene flow and the presence of a widespread haplotype might be caused by the dispersion of the females. Besides, due to the fact that is a cooperatively breeder, it is more probable that individuals from the same locality have the same mitochondrial DNA and the same haplotype. So, it will be convenient to complement this study incorporating some nuclear genes or a gene linked to sex, to compare a phylogeographical pattern given by the males of the species.

It has been observed in phylogeographical studies done with nuclear markers (microsatellites or AFLPs) that the coincidence with the patterns obtained with mtDNA can vary greatly in birds. We can find studies where both markers (nuclear and mitochondrial) give the same resolution in the tree and genetic structure (Pierson *et al.* 2000, Ódeen y Björklund 2003, Scribner *et al.* 2003, Pearce *et al.* 2004); papers where the greater genetic structure is suggested by mtDNA and the nuclear only gives sign of a genetic cline (Jones *et al.* 2005, Tiedemann *et al.* 2004); and studies where the structure in both markers coincide only in a small percentage (Kirchmann *et al.* 2000, Ottvall *et al.* 2005, Pearce *et al.* 2005). These differences in the information obtained are due to differences in breeding behavior. For example, natal fidelity (colonies) in females causes the structure can be observed in mtDNA, and migration in males produce high genic flow between populations, so a genetic cline is present in nuclear DNA (Tiedemann *et al.* 2004, Pearce *et al.* 2004, 2005). The breeding behavior of *Melanerpes formicivorus* suggests a strongly marked genetic structure if a nuclear marker linked to sex is used, because the males stay closer to the natal site, limiting the distance of genic flow. Therefore, this structure might be given by the males' behavior in general, and not by the females, which phylopatry is lower. This is observed in the mitochondrial DNA that shows, in the



present study, a marked structure in isolated areas (BSC and CR) but a lower structure in bigger geographical areas (distribution of the GMEX group and adjacent units, GCAL and GCR).

The basis for the creation of social groups in acorn woodpeckers is a successful reproduction and the gathering of acorns during autumn to survive the winter. Therefore, it is intimately related to the oak species that produce acorns. Koenig and Haydock (1999) found for the populations of U.S. that this relationship depends on the abundance and species diversity of oaks. Acorn populations are denser where oaks are more abundant, but they are more stable annually in zones with higher oak species diversity, due to the asynchrony of crop production. The distributional limits are given when a single species of oak is present in the forest. These conclusions are important when observing the distribution of oak species of the genus *Quercus* in America. The diversity of oaks is higher in mainland Mexico (135-150 species) than in the United States (87 species), and the diversity falls from Chiapas towards south in Central America (30 species). Finally, in Colombia, where the distributional limit of the genus occurs, only one species is present (Nixon 1993). Since the diversity of oaks species is higher in Mexico, we can infer that the density of acorn woodpeckers in this zone (for the GMEX group) and in Baja California Norte (GCAL group) will be similar to the populations in the U. S. But, in the southern groups (GCA and GCR) the diversity of oaks diminishes dramatically. So, we can think that, since these groups do not build acorn granaries for the winter because this season is not strongly marked, the dependency upon acorn crops is due to its abundance rather than to the diversity. For group of GBCS something similar happens; the diversity of oaks falls to only 19 species but the relationship is tighter because they are present a smaller area so a reduction in abundance or diversity of oaks, may affect in similar proportion the density and stability of the population of acorn woodpeckers in this zone.

According to the degree of differentiation and taking the relative ages of the creation of the barriers of isolation, we can make a simplified and approximated history of the formation of the groups, due to the lack of accurate dates of divergence. According to the dates of diversification of the genus *Quercus* in North America (between 40 to 15mya) (Manos *et al.* 1999), the majority of the species occupied almost the actual distribution when the acorn woodpecker began the divergence of its different populations. Most probably, the expansion of *M. formicivorus* toward south when Central America rises would have been in a tight relationship with the oak and pine-oak forests expansions. This relationship remains so close, that the southern limit of the distribution of the acorn woodpecker and the oaks is the Colombian Andes.

We can assume that the GCR group, although it occurs in a recently formed geographic zone (Central America, 5 million years ago) was one of the first to be differentiated because of

the isolation in the high mountains of Panama and Costa Rica. At the same time, the GBCS group began its divergence when separation of southern part of Baja California peninsula ( $> 4$  my, Riddle *et al.* 2000) was taking place and the isolation in a small area was evident. Then, the population of GCA that began a part of its isolation with the formation of the mountains of Southeastern Mexico and Central America and completed it when the mountains of the Mexican transition zone were formed, so the Istmo of Tehuantepec remained as a vicariant event. Although surely GCAL has been present in western United States and north of Baja California a larger time, it can be considered from recent isolation because its distribution area is bigger and the genetic flow continuous, so the formation of the Sonora and Rio Colorado Deserts as a vicariant event is more recent. So it took more time than the other ones to develop genetic differences; therefore its divergence is not quite large but reached soon its stable period. Finally GMEX could be the ancient group where the gene flow is maintained so the population is stable and variable at the same time, and practically no differentiation has occurred. Exception made of the populations in Jalisco and Michoacan, with an incipient differentiation need to be studied.

## LITERATURE CITED

American Ornithologist's Union. 1998. Check-list of North American Birds. AOU, USA.

Avise, J.C. 2000. Phylogeography. The history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge. 340 pp.

Barrowclough, G.F., R.J. Gutiérrez y J.G. Groth. 1999. Phylogeography of spotted owl (*Strix occidentalis*) populations based on mitochondrial DNA sequences: gene flow, genetic structure and a novel biogeographic pattern. *Evolution* **53**(3): 919-931.

Benítez Díaz, H. 1990. Variación geográfica del carpintero arlequín *Melanerpes formicivorus* (Aves: Picidae). Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, División de Ciencias y Humanidades, Escuela de Biología.

Benítez-Díaz, H. 1993. Geographic variation in coloration and morphology of the acorn woodpecker. *The Condor* **95**: 63-71.

Bensch, S. & D. Hasselquist. 1999. Phylogeographic population structure of great reed warblers: an analysis of mtDNA control region sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* **66**: 171-185.

Clement, M., D. Posada & K.A. Crandall. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* **9**: 1657-1659.

Conner, R. N., D. C. Rudolph, R. R. Schaefer & D. Saenz. 1997. Long-distance dispersal of Red-cockaded woodpeckers in Texas. *The Wilson Bulletin* **109**(1): 157-160.

Del Hoyo, J., A. Elliot & J. Sargatal (eds). 2002. Handbook of the birds of the world. Vol. 7. Jacamars to woodpeckers. Lynx Editions, Barcelona.

Ehrlich, P.R., D.S. Dobkin & D. Wheye. 1988. The Birder's handbook. A field guide to the Natural History of North American Birds. Simon & Schuster Inc., USA.

Ferral, D. P. 1997. Long-distance dispersal of Red-cockaded woodpeckers. *Wilson Bulletin* **109**(1): 154-157.

Hackett, S. J. 1996. Molecular phylogenetics and biogeography of Tanagers in the genus *Ramphocelus* (Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**(2): 368-382.

Hare, M. P. 2001. Prospects for nuclear gene phylogeography. *Trends in Ecology and Evolution* **16**(12): 700-706.

Harpending, H.C. 1994. Signature of ancient population growth in a low resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Human Biology* **56**(4): 591.

Haydock, J. & W.D. Koenig. 2002. Reproductive skew in the polygynandrous Acorn Woodpecker. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**(10): 7178-7183

Honey Escandón, M. 2002. Filogeografía de las poblaciones del carpintero arlequín *Melanerpes formicivorus* (Aves: Picidae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

- Hooge, P.N., M.T. Stanback & W.D. Koenig. 1999. Nest-site selection in the Acorn Woodpecker. *The Auk* **116**(1): 45-54.
- Howell, S.N.G. & S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford Univ. Press. USA.
- Huelsenbeck, J. P. 2000. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. Distributed by the author. Department of Biology. University of Rochester.
- Jones, K. L., G. L. Krapu, D. A. Brandt y M. V. Ashley. 2005. Population genetic structure in migratory sandhill cranes and the role of Pleistocene glaciations. *Molecular Ecology* **14**: 2645-2657.
- Kirchman, J.J., Whittingham, L.A. y F. H. Sheldon. 2000. Relationships among Cave Swallow populations (*Petrochelidon fulva*) determined by comparisons of microsatellite and cytochrome *b* data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **14**(1): 107-121.
- Kocher, T. D., W. K. Thomas, A. Meyer, S. V. Edwards, S. Pääbo, F. X. Villablanca & A. C. Wilson. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **86**: 6196-6200.
- Koenig, W. D. y J. Haydock. 1999. Oaks, acorns and the geographical ecology of acorn woodpeckers. *Journal of Biogeography* **26**(1): 159-165.
- Koenig, W. D., J. Haydock y M. T. Stanback. 1998. Reproductive Roles in the Cooperatively Breeder Acorn Woodpecker: Incest Avoidance versus Reproductive competition. *The American Naturalist* **151**(3): 243-255.
- Koenig, W. D., P. N. Hooge, M. T. Stanback y J. Haydock. 2000. Natal dispersal in the cooperatively breeding Acorn woodpecker. *The Condor* **102**: 492-502.
- Kumar, S., K. Tamura, I.G. Jakobsen & M. Nei. 2001. MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software 2.1, Arizona State University, Tempe, Arizona, USA
- Manos, P. S., J. J. Doyle and K. C. Nixon. 1999. Phylogeny, biogeography and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**(3): 333-349.
- McCarthy, C. 1996. Chromas 1.45. Computer program distributed by the Griffith University, Gold Coast Campus, Southport, Queensland, Australia.
- Miller, A.H., H. Friedmann, L. Griscon & R.T. Moore. 1957. Distributional check-list of the Birds of Mexico.
- Moore, W. S. & R. A. Dolbeer. 1989. The use of banding recovery data to estimate dispersal rates and gene flow in avian species: case studies in the Red-winged blackbird and Common grackle. *The Condor* **91**: 242-253.
- Moore, W. S. & V. R. DeFilippis. 1997. The window of taxonomic resolution for phylogenies based on mitochondrial cytochrome *b*. *In*: Mindell, D.P. (ed.). Avian Molecular Evolution and Systematics. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Moser, E. B. 1988. Long-distance dispersal of an adult Red-cockaded Woodpecker. *The Wilson Bulletin* **100**(3): 494-496.

- Navarro, A.G. & A. T. Peterson. 2004. An Alternative Species Taxonomy of the Birds of Mexico. *Biota Neotropica* v4 (n2) – <http://www.biotaneotropica.org.br/v4n2/pt/abstract?taxonomic-review+BN03504022004>
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York, 512 pp.
- Nixon, K. C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. *In*: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds). *Biological diversity of Mexico: origins and distributions*. Oxford University Press, New York, p. 447-458.
- Ödeen, A. y M. Björklund. 2003. Dynamics on the evolution of sexual traits: losses and gains, radiations and convergence in yellow wagtails (*Motacilla flava*). *Molecular Ecology* **12**: 2113-2130.
- Otvall, R., J. Höglund, S. Bensch y K. Larsson. 2005. Population differentiation in the redshank (*Tringa trotanus*) as revealed by mitochondrial DNA and amplified fragments length polymorphism markers. *Conservation Genetics* **6**: 321-331.
- Pearce, J. M., S. L. Talbot, M. R. Petersen y J. R. Rearick. 2005. Limited genetic differentiation among breeding, molting and wintering groups of the threatened Steller's eider: the role of historic and contemporary factors. *Conservation genetics* **6**: 743-757.
- Pearce, J. M., S. L. Talbot, B. J. Pierson, M. R. Petersen, K. T. Scribner, D. L. Dickson y A. Mosbech. 2004. Lack of spatial genetic structure among nesting and wintering king eiders. *The Condor* **106**: 229-240.
- Peters, J. L. 1948. *Check-list of the Birds of the World*. Vol. VI. Cambridge, Harvard Univ. Press.
- Pierson B. J., J. M. Pearce y S. L. Talbot. 2000. Molecular genetic status of Aleutian Canada geese from Buldir and the Semidi Islands, Alaska. *The Condor* **102**: 172-180.
- Posada, D. & K. A. Crandall. 1998. MODEL TEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* **14**(9): 817-818.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner, L. F. Alexander and J. R. Jaeger. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **97**(26): 14438-14443.
- Ridgway, R. 1914. *The Birds of North and Middle America*. Bulletin of the United States Natural Museum 50, Part IV.
- Rogers, A.R. & H. Harpending. 1992. Population growth make waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* **9**(3): 552-569.
- Rozas J., J.C Sánchez DelBarrio, X. Messeguer & R. Rozas. 2003. DnaSP: DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* **19**: 2496-2497.
- Schneider, S., D. Roessli & L. Excoffier. 2000. Arlequin ver. 2000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.

- Scribner, K. T., S. L. Talbot, J. M. Pearce, B. J. Pierson, K. S. Bollinger y D. V. Derksen. 2003. Phylogeography of Canada geese (*Branta canadensis*) in western North America. *The Auk* **120**(3): 889-907.
- Slatkin, M. & R. R. Hudson. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* **129**: 555-562.
- Sorenson, M. D., J. C. Ast, D. E. Dimcheff, T. Yuri & D. P. Mindell. 1999. Primers for a PCR-Based Approach to Mitochondrial Genome Sequencing Birds and Other Vertebrates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**(2): 105-114.
- Swofford, D.L. 1999, PAUP\* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tiedemann, R., K. B. Paulus, M. Sheer, K. G. Von Kistowski, K. Skírnisson, D. Bloch y M. Dam. 2004. Mitochondrial DNA and microsatellite variation in the eider duck (*Somateria mollissima*) indicate stepwise postglacial colonization in Europe and limited current long-distance dispersal. *Molecular Ecology* **13**: 1481-1494.
- Thompson, J.D., T.J Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmouguin & D. G. Higgins. 1997. The Clustal\_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* **24** (25): 4876-4882.
- Wenink, P.W., A.J. Baker, H-U. Rösner & M.G.J. Tilanus. 1996. Global mitochondrial DNA phylogeography of holarctic breeding dunlins (*Calidris alpina*). *Evolution* **50**: 318-330.

Appendix 1. Museums, catalog numbers and localities for the 98 samples of *Melanerpes formicivorus* and the ten outgroups used in this study. The abbreviations for the Museums are: Ornithological Collection of the Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC; Mexico, D. F.); Field Museum of Natural History (FMNH; Chicago); Barrick Museum of Natural History (BMNH; Las Vegas) and the Museum of Vertebrate Zoology (MVZ; Berkeley)

Museum number	Catalog number	Species		Subspecies	Locality	State	Country
FMNH 394306	H18	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 394308	H19	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 394309	H20	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 394310	H21	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 394311	H22	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 394312	H23	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 394313	HBD21	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 394314	HBD22	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 394315	HBD23	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>striatipectus</i>	Villa Mills, Cerro de la Muerte	San Jose	Costa Rica
FMNH 356616	MXJ274	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	La Rosa de Castilla, 4 km N	Baja California Norte	Mexico
FMNH 393841	H35	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	La Rosa de Castilla, 4 km N	Baja California Norte	Mexico
FMNH 393842	MXJ272	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	La Rosa de Castilla, 4 km N	Baja California Norte	Mexico
FMNH 395782	MXJ271	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	La Rosa de Castilla, 4 km N	Baja California Norte	Mexico
FMNH 356617	H37	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	La Burrera, 6 km N, 18 km E Todos Santos, Sierra de la Laguna	Baja California Sur	Mexico
FMNH 356618	H38	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	La Burrera, 6 km N, 18 km E Todos Santos, Sierra de la Laguna	Baja California Sur	Mexico
FMNH 356619	MXJ318	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	La Burrera, 6 km N, 18 km E Todos Santos, Sierra de la Laguna	Baja California Sur	Mexico
FMNH 395783	H36	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	La Burrera, 6 km N, 18 km E Todos Santos, Sierra de la Laguna	Baja California Sur	Mexico
FMNH 395784	MXJ315	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	La Burrera, 6 km N, 18 km E Todos Santos, Sierra de la Laguna	Baja California Sur	Mexico
FMNH 395785	MXJ316	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	La Burrera, 6 km N, 18 km E Todos Santos, Sierra de la Laguna	Baja California Sur	Mexico
FMNH 395787	MXJ319	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	La Burrera, 6 km N, 18 km E Todos Santos, Sierra de la Laguna	Baja California Sur	Mexico
FMNH 395788	MXJ320	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	La Burrera, 6 km N, 18 km E Todos Santos, Sierra de la Laguna	Baja California Sur	Mexico
MZFC	H8	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	Rancho San Dionisio	Baja California Sur	Mexico
MZFC	CO708B	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	Rancho San Dionisio	Baja California Sur	Mexico
MZFC	H1	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>angustifrons</i>	Rancho San Dionisio	Baja California Sur	Mexico
FMNH 356609	MXJ207	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Villa Ocampo, 3 km N, 2 km E	Durango	Mexico
FMNH 356614	H34	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Villa Ocampo, 3 km N, 2 km E	Durango	Mexico
FMNH 393836	MXJ205	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Villa Ocampo, 3 km N, 2 km E	Durango	Mexico
FMNH 393838	H33	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Villa Ocampo, 3 km N, 2 km E	Durango	Mexico
FMNH 393839	MXJ228	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Villa Ocampo, 3 km N, 2 km E	Durango	Mexico
FMNH 395776	MXJ208	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Villa Ocampo, 3 km N, 2 km E	Durango	Mexico
FMNH 395777	MXJ213	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Villa Ocampo, 3 km N, 2 km E	Durango	Mexico
FMNH 356624	MXJ469	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Toro Muerto, Sierra de Atoyac	Guerrero	Mexico
FMNH 356626	MXJ475	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Nueva Delhi, Sierra de Atoyac	Guerrero	Mexico
FMNH 393849	MXJ472	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Nueva Delhi, Sierra de Atoyac	Guerrero	Mexico
FMNH 394194	H2	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	El Falsanal	Guerrero	Mexico
FMNH 394195	BMM050	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	El Falsanal	Guerrero	Mexico

Museum number	Catalog number	Species		Subspecies	Locality	State	Contry
FMNH 395792	MXJ470	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Toro Muerto, Sierra de Atoyac	Guerrero	Mexico
FMNH 394196	H3	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Tlanchinol, 5 km E	Hidalgo	Mexico
FMNH 394197	BMM104	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Tlanchinol, 5 km E	Hidalgo	Mexico
FMNH 394199	BMM106	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Tlanchinol, 5 km E	Hidalgo	Mexico
FMNH 394201	H4	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Tlanchinol, 5 km E	Hidalgo	Mexico
FMNH 394204	BMM392	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Tlanchinol, 5 km E	Hidalgo	Mexico
FMNH 394205	H5	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Tlanchinol, 5 km E	Hidalgo	Mexico
FMNH 394208	BMM396	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Tlanchinol, 5 km E	Hidalgo	Mexico
MZFC	HGSL23	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Cerro Jarros, 1 km E El Sótano	Hidalgo	Mexico
FMNH 394317	MXJ060	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Jacala, 4 km N, 2 km E	Hidalgo	Mexico
FMNH 394297	HBD02	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 394298	H13	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 394299	H14	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 394300	H16	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 394302	H17	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 394303	HBD10	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 395807	HBD01	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 395808	HBD03	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 395809	H15	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Las Joyas, Sierra de Manantlan	Jalisco	Mexico
FMNH 356620	H41	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Periban, 5 km S, Cerro de Tancitaro	Michoacan	Mexico
FMNH 356621	H42	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Periban, 5 km S, Cerro de Tancitaro	Michoacan	Mexico
FMNH 356622	H43	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Periban, 5 km S, Cerro de Tancitaro	Michoacan	Mexico
FMNH 356623	MXJ350	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Periban, 5 km S, Cerro de Tancitaro	Michoacan	Mexico
FMNH 395789	MXJ347	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Periban, 5 km S, Cerro de Tancitaro	Michoacan	Mexico
FMNH 393844	H39	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Periban, 5 km S, Cerro de Tancitaro	Michoacan	Mexico
FMNH 393845	H40	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Periban, 5 km S, Cerro de Tancitaro	Michoacan	Mexico
FMNH 393847	MXJ343	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Periban, 5 km S, Cerro de Tancitaro	Michoacan	Mexico
FMNH 356627	MXJ604	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	El Zacatal	Oaxaca	Mexico
FMNH 393850	MXJ602	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	El Zacatal	Oaxaca	Mexico
FMNH 393851	MXJ603	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	El Zacatal	Oaxaca	Mexico
FMNH 393853	MXJ611	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	El Zacatal	Oaxaca	Mexico
FMNH 395795	H44	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	El Zacatal	Oaxaca	Mexico
FMNH 394192	BMM319	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Santa Rosa, 2 km S	Oaxaca	Mexico
MZFC	ORO104	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Santa Inés, 2 km W	Queretaro	Mexico
FMNH 356603	MXJ172	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico
FMNH 356604	H31	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico
FMNH 356605	H32	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico
FMNH 356606	MXJ192	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico



Museum number	Catalog number	Species		Subspecies	Locality	State	Contry
FMNH 356607	MXJ194	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico
FMNH 356608	MXJ195	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico
FMNH 393835	H29	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico
FMNH 395772	MXJ170	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico
FMNH 395773	H30	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Valparaiso, 9 km N, 6 km W	Zacatecas	Mexico
MZFC	H6	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>lineatus</i>	San Cristóbal de las Casas	Chiapas	Mexico
MZFC	H7	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>lineatus</i>	San Cristóbal de las Casas	Chiapas	Mexico
MZFC	CHIS08	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>lineatus</i>	San Cristóbal de las Casas	Chiapas	Mexico
BMNH	H10	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>lineatus</i>	Ruinas de Copán, 10 km ENE	Copán	Honduras
BMNH	H9	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>lineatus</i>	Ruinas de Copán, 15 km ENE	Copán	Honduras
BMNH	DB3169	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>lineatus</i>	Ruinas de Copán, 15 km ENE	Copán	Honduras
BMNH	DB3576	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>lineatus</i>	Ruinas de Copán, 15 km ENE	Copán	Honduras
BMNH	H11	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Santa Rita Mountains, Garner Canyon	Arizona	USA
BMNH	DB3588	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Santa Rita Mountains, Temporal Gulch	Arizona	USA
BMNH	H12	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>formicivorus</i>	Santa Rita Mountains, Garner Canyon	Arizona	USA
H28	H28	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	2.5 mi E of Jamesburg, Hastings Natural History Reservation	California	USA
H26	H26	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	2.5 mi E of Jamesburg, Hastings Natural History Reservation	California	USA
MVZ853	MVZ853	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	2.5 mi E of Jamesburg, Hastings Natural History Reservation	California	USA
MVZ857	MVZ857	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	2.5 mi E of Jamesburg, Hastings Natural History Reservation	California	USA
H25	H25	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	2.5 mi E of Jamesburg, Hastings Natural History Reservation	California	USA
H27	H27	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	Jamesburg	California	USA
H24	H24	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	Hwy. 12 at Oakmont, Santa Rosa	California	USA
MVZ856	MVZ856	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	ca. mile marker 18, Carmel Valley Rd.	California	USA
MVZ854	MVZ854	<i>Melanerpes</i>	<i>formicivorus</i>	<i>bairdi</i>	0.5 mi N and 1 mi W Red Rock	California	USA
MZFC	CHI068	<i>Melanerpes</i>	<i>pucherani</i>	<i>perileucus</i>	San Isidro La Gringa, a 1 km SE de San Francisco, La Paz	Oaxaca	México
MZFC	CHI506	<i>Melanerpes</i>	<i>aurifrons</i>	<i>grateloupsis</i>	Chalchijapa, 2.3 km antes del pueblo en Galera	Oaxaca	México
MZFC	CON109	<i>Melanerpes</i>	<i>pygmaeus</i>				México
MZFC	CON160	<i>Melanerpes</i>	<i>pygmaeus</i>				México
MZFC	CO99036	<i>Melanerpes</i>	<i>aurifrons</i>	<i>grateloupsis</i>	Estación de Vida Silvestre Hampolol, 12 Km N Campeche	Campeche	México
MZFC	MEX095	<i>Melanerpes</i>	<i>aurifrons</i>	<i>grateloupsis</i>	Sierra de Santa Martha, --km ---El Bastonal	Veracruz	México
MZFC	MEX185	<i>Melanerpes</i>	<i>uropygialis</i>	<i>sulfuriventer</i>	Rancho Bequillos, ---km ---Mocorito	Sinaloa	México
BMNH	DB2274	<i>Melanerpes</i>	<i>lewis</i>				
MZFC	QRO196	<i>Sphyrapicus</i>	<i>nuchalis</i>				
Genebank AY274057, AF082060	CORSPA	<i>Coracias</i>	<i>spatulata</i>				

## DISCUSIÓN

*Melanerpes formicivorus* es una especie monofilética con gran variación morfológica y genética que se ve reflejada en un patrón filogeográfico evidente con la presencia de cinco unidades de historia: Grupo de México, Grupo de Baja California Sur, Grupo de California, Grupo de Centroamérica y Grupo de Costa Rica. Este patrón está dado por la dispersión de la hembra del lugar de nacimiento y está íntimamente relacionado con la geografía de la especie y la dependencia ecológica con el tipo de vegetación que habita, en especial con los encinos que producen bellotas del género *Quercus*.

En esta sección se abarcan puntos no desarrollados en el manuscrito que se discuten con mayor profundidad. Incluye aspectos de algunos de los resultados de la filogenia de los grupos obtenidos, los conceptos de especie utilizados, así como una predicción del estado de las poblaciones con fines de conservación.

## FILOGENIA

### VALORES BAJOS DE BOOTSTRAP

Dentro del árbol de parsimonia, se explicaron los valores bajos de bootstrap por la divergencia reciente de los grupos y por lo tanto, por las pocas diferencias entre las secuencias. Otra explicación puede ser la presencia de recombinación en el DNA mitocondrial que no permite la obtención de una sola filogenia de las secuencias, si no que generan un mosaico de genes (Berlin *et al.* 2004). Se ha probado la existencia de este fenómeno en el reino animal (Ladoukakis y Zouros 2001) y en cuatro especies de aves (Piganeau *et al.* 2004), aunque no se ha reportado para carpinteros. Está comprobado que esta recombinación es vital para la replicación y la maquinaria de reparación del material genético de la mitocondria (Rokas *et al.* 2003). Sin embargo, lo importante no es la presencia de recombinación en aves, sino el grado en que puede afectar los patrones de variación genética, y aparentemente no lo hace (Berlin *et al.* 2004). Por lo tanto, si existiera recombinación mitocondrial en *Melanerpes formicivorus*, no afectaría en gran medida su estructura genética y filogenética. Además de la recombinación, la transmisión de DNA mitocondrial paterno a sus descendientes también generaría patrones reticulados en la estructura genética de las poblaciones. Es sabido que en general en todos los animales y en aves esta transmisión es matrilineal (Ladoukakis y Zouros 2001). Sin embargo, este fenómeno de filtración del linaje paterno existe y se ha reportado en un pequeño número de especies (Rokas *et al.* 2003), una de ellas un passeriforme (Kvist *et al.* 2003). Debido a que

es un fenómeno poco común, es muy poco probable que esto suceda con las secuencias de DNA mitocondrial del carpintero arlequín.

#### GRUPO HERMANO

Por otro lado, en el árbol bayesiano se aprecian a dos grupos externos muy alejados del nodo que une al género en un solo clado. La opción de considerar estos grupos tuvo las siguientes razones. La primera es que se quería comprobar si *M. lewis* es el grupo hermano de *M. formicivorus*, como se ha sugerido con evidencia morfológica. Por lo que se decidió incluir el género hermano (*Sphyrapicus*) como un grupo externo un poco más alejado. Sin embargo, la inclusión de esta especie alteró las relaciones dentro del género y los árboles resultantes mostraban a *Melanerpes* como un grupo no natural, lo cual no coincidía con resultados preliminares obtenidos para la filogenia del género (García-Trejo *et al.* en preparación). Debido a ello, se optó por incluir un grupo externo todavía mas alejado (*Coracias spatulata*) para observar el comportamiento de las relaciones al interior del género. Es probable que el enraizamiento sea por atracción de ramas largas, dada la lejanía de este último grupo. Sin embargo las relaciones del grupo externo (*M. aurifrons*, *M. pucherani*, *M. uropygialis* y *M. pygmaeus*) no se alteran de ningún modo y coinciden con lo obtenido previamente (García-Trejo *et al.* en preparación, Honey-Escandón 2002). Y por el contrario, no se soluciona el problema del grupo hermano de *M. formicivorus* debido a que, aunque en los árboles obtenidos aparezca formando un grupo monofilético con *M. lewis*, los valores de apoyo a las ramas son muy bajos, por lo que es altamente probable que esta relación cambie cuando se construya la filogenia del género.

#### MUESTREO Y SUBESPECIES FALTANTES

Las muestras obtenidas para este estudio abarcaron gran parte de la distribución de cinco de las siete subespecies de *Melanerpes formicivorus* que se han propuesto. Las subespecies faltantes son *M. f. albelolus*, que se distribuye en el norte de Belice y *M. f. flavigula*, que se encuentra en tres porciones aisladas de los andes de Colombia. Estas muestras fueron imposibles de obtener debido a las políticas restrictivas de colecta y de exportación de tejidos de ambos países. Dados los resultados obtenidos, donde se observa una estructura genética correspondiente al aislamiento geográfico de las poblaciones, que además es congruente con la diferenciación morfológica (las más evidentes en los grupos de BCS y Costa Rica), es posible predecir que las poblaciones faltantes tendrán un comportamiento similar. Esto es más seguro

para el grupo *M. f. flavigula*, ya que morfológicamente es el grupo más diferente de todos. El tamaño de la corona roja se reduce hasta presentarse únicamente en la nuca, y las hembras carecen totalmente de ella; además no construyen graneros como las poblaciones norteadas. El grupo *M. f. albeolus*, aunque también se encuentra aislado, es más difícil de diagnosticar morfológicamente. El color de la garganta es amarillo muy pálido, casi blanco, y el rayado de los flancos y pecho es menor, con mayor dominancia del color blanco. Incluso, algunos autores afirman que es difícil de distinguir de *M. f. lineatus* (Benítez-Díaz 1990). Este grupo no construye graneros, pero llega a utilizar cavidades naturales como almacenes (Stacey 1981). A pesar de su poca diferenciación morfológica, puede llegar a presentar estructura genética posiblemente no tan marcada como en otras poblaciones más aisladas.

En cuanto a la distribución del resto de las subespecies, donde sí fue posible obtener tejidos, se encuentran aún grandes zonas sin muestrear especialmente en el norte de la distribución de la especie. En el área donde se distribuye el Grupo de California (oeste de Estados Unidos), no se tuvieron muestras de la porción más norteadá (sur de Oregon) y de un área entre las dos localidades obtenidas (Reserva Natural Hastings en California y Baja California Norte). Esta subespecie no representa problemas por falta de muestreo, debido a que los datos poblacionales y la presencia de los mismos haplotipos en ambas localidades, apoyaron la presencia de esta unidad. Además, morfológicamente, es un grupo sólido sin dificultades para diagnosticar (Benítez Díaz 1990), por lo que seguramente la inclusión de muestras del estado de Oregon y otras zonas de California apoyarían este resultado. En cuanto a la zona de los estados de Arizona, Nuevo México y oeste de Texas en Estados Unidos, y de los estados de Chihuahua, Sonora, y una porción de Durango y Sinaloa en México, únicamente se obtuvieron muestras de una localidad en Arizona (con tres individuos) y otra en Durango (con diez individuos). Es posible que el resultado de no apoyar la subespecie *M. f. aculeatus* (sugerida por Ridgway 1914) que se distribuye en esta zona debido a la ausencia de estructura genética, sea por la falta de muestras; y, posiblemente si se incluyeran muestras de estas áreas, podríamos observar alguna clina genética o algún tipo de estructura incipiente dentro del Grupo de México (como en el caso de Jalisco). Sin embargo, ante la ausencia de una barrera geográfica evidente y debido a que ambas localidades presentaron el haplotipo más común, no parece haber un aislamiento suficiente como para poder encontrar una unidad histórica independiente del resto de la distribución sureña.

## CONCEPTOS DE ESPECIE Y SISTEMÁTICA DEL GRUPO

De los resultados obtenidos se organizaron las poblaciones de *M. formicivorus* en cuatro grupos naturales bien definidos, Grupo de Centroamérica (GCA), Grupo de Baja California Sur (GBCS), Grupo de California (GCAL) y Grupo de Costa Rica, además de un grupo aparentemente no natural, pero cuyo flujo poblacional sugiere que puede comportarse como una unidad, Grupo de México. Como se mencionó anteriormente, a pesar de que se ha sugerido que dos de estos grupos (GCAL y GBCS) deban ser reconocidos como especies (Navarro y Peterson 2004), no se han aceptado como tales en este estudio. Los autores que proponen este cambio se basan en los conceptos filogenético (CFE) y evolutivo de especie (CEE). El primero define a la especie como el grupo más pequeño de organismos individuales que poseen un patrón parental de ancestría-descendencia (Cracraft 1983). El segundo concepto (CEE), revisado por Wiley (1978), se refiere a la especie como un linaje de poblaciones ancestro-descendientes que mantiene su identidad de otros linajes y posee tendencias evolutivas y destino histórico propios. Estos conceptos de especie han sido ampliamente discutidos y utilizados desde su propuesta (Cracraft 1983, McKittrick y Zink 1988, Peterson 1998) debido a la inaplicabilidad del concepto biológico de especie en poblaciones alopátridas, y por que la aplicación de éste último en muchos casos ha conducido a la aceptación de grupos no naturales como especies (Zink y McKittrick 1995). Navarro y Peterson (2004) combinaron estas definiciones para considerar la aplicación operativa del primero y el fundamento teórico del segundo.

Bajo las definiciones anteriores los cuatro grupos obtenidos en este estudio podrían ser elevados a la categoría de especie. Todos tiene caracteres tanto morfológicos como moleculares (basados en DNA mitocondrial) que los diagnostican; además, representan unidades naturales de historia, ya que en los árboles filogenéticos obtenidos indican que son grupos monofiléticos en su mayoría, lo que los identifica como linajes independientes. Sin embargo, la divergencia genética es muy pequeña como para apoyar desde el punto de vista molecular la separación de estos grupos. El hecho de que las relaciones entre los grupos no se resolvieron puede ser una señal de que los grupos formados en los árboles son producto de una estructura o diferenciación genética apenas suficiente para separarlos, pero no como para indicar una diversificación antigua y resuelta de linajes. Se trata de grupos surgidos muy recientemente, por lo las diferencias son muy pequeñas y debido al sorteo de linajes, los grupos no son completamente monofiléticos. En general, en estudios filogeográficos de especies donde se sugiere que alguna unidad encontrada sea considerada como una nueva especie (Friesen *et al.*

1996, García-Moreno *et al.* 2004), las unidades halladas tienen gran resolución en el árbol filogenético. Además se considera que los grupos deben ser recíprocamente monofiléticos y tener una divergencia mayor al 2% entre los linajes para poder considerarlos como especies diferentes (Riddle y Hafner 1999, Zink y Blacwell-Rago 2000, Zink *et al.* 1997, Zink *et al.* 2002) y esto no sucede para las unidades halladas. Dentro de *M. formicivorus* el porcentaje de divergencia mayor es de 1.07% entre GBCS y GCAL.

Para poder realizar el cambio de nivel taxonómico para los grupos GCAL y GBCS, que corresponden a las subespecies *M. f. bairdi* y *M. f. angustifrons*, sería necesario contar con mayor evidencia molecular proveniente de genes mitocondriales que evolucionan más rápido e incluir información del DNA nuclear, que pudiera ayudar a resolver las relaciones dentro de la especie y sustentar con mayor cantidad de evidencia, la divergencia genética de los grupos.

El concepto biológico de especie establece que una especie son grupos de poblaciones naturales que se entrecruzan o potencialmente pueden hacerlo y se encuentran aislados reproductivamente de otros grupos similares (Mayr 1942). Debido a *M. formicivorus* tiene poblaciones aisladas que no entran en contacto y por lo tanto no se puede determinar la posibilidad de entrecruzamiento más que a juicio del taxónomo, este concepto de especie no se puede aplicar. Por lo tanto, el concepto bajo el cual se definió que *M. formicivorus* es una especie natural es el CFE y el CEE. Sin embargo, las unidades halladas para esta especie no se han denominado como subespecies. La definición de subespecie como se ha manejado en los trabajos taxonómicos de aves (subdivisión geográfica localizada de la especie que difiere genética y taxonómicamente de otras subdivisiones de la especie; Mayr 1942), se deriva del concepto biológico de especie y se establece subjetivamente con límites arbitrarios tanto morfológicos como genéticos. Por estas razones y debido a que el CEE y el CFE no sustentan la existencia de las subespecies (McKittrick y Zink 1988), no se aplica esta denominación a los grupos hallados y se opta, en cambio, por una nominación que haga referencia a la distribución geográfica de la unidad de historia hallada.

## **IMPLICACIONES PARA CONSERVACIÓN**

Las gráficas de distribuciones pareadas de las frecuencias ("mismatch") de este estudio mostraron que todos los grupos, incluyendo la especie completa, se encuentran en un periodo estable, es decir, no existe un crecimiento o decremento poblacional. Sin embargo es muy probable que esto pueda cambiar en un futuro. Se ha observado que *M. formicivorus* necesita

bosques donde haya varias especies de encinos y abundancia de los mismos para que pueda alimentarse y reproducirse (Koenig y Haydock 1999) y su distribución se ve limitada en lugares donde sólo predomina una especie de encino. Con la reducción de los bosques por la tala inmoderada, es probable que los lugares disponibles para anidar se reduzcan y los individuos tengan que migrar en busca de zonas más grandes para la alimentación y reproducción. Ya se ha reportado una drástica disminución de una población por la tala excesiva en bosques de Durango (Koenig y Williams 1979), y lo más probable es que esto ocurra actualmente en muchos otros estados. Esto traerá como consecuencia un aislamiento de poblaciones en pequeños parches de vegetación, lo cual disminuirá el flujo génico entre grupos y podría llegarse a una depresión por endogamia en la especie. Esto ocurre actualmente con un pájaro carpintero, *Picoides borealis*, endémico al sureste de Estados Unidos (Walter *et al.* 1992). Esta especie se encuentra amenazada de extinción y sus poblaciones han disminuido drásticamente en los últimos 30 años debido a la destrucción de su hábitat. La mayoría de las poblaciones existentes se encuentran aisladas y hay un serio riesgo de extinción relacionado con el aumento de la endogamia (Shiegg *et al.* en prensa). *Melanerpes formicivorus* se encuentra distribuido en regiones mucho más amplias que las de *Picoides boreales*. Sin embargo, *M. f. angustifrons*, *M. f. striatipectus* y en cierta medida *M. f. lineatus* son grupos aislados cuyas áreas de distribución son pequeñas y es probable que en un futuro sus poblaciones se vean disminuidas. Por lo tanto, deberán de tomarse consideraciones para que se evite con estos grupos lo que actualmente sucede con *Picoides borealis*.

## CONCLUSIONES

- ❑ La especie *Melanerpes formicivorus* es un grupo natural, que presenta estructura morfológica y genética estrechamente relacionada con su patrón de distribución.
- ❑ El patrón filogeográfico hallado para esta especie corresponde a la Categoría III, con los grupos separados por distancias mutacionales pequeñas y los linajes localizados geográficamente.
- ❑ Se hallaron cinco grupos, los cuales corresponden con cinco de las siete unidades halladas por Benítez-Díaz (1990): Grupo de California, Grupo de México, Grupo de Baja California Sur, Grupo de Centroamérica y Grupo de Costa Rica.
- ❑ De estos grupos, cuatro son naturales y presentan características morfológicas y genéticas que los distinguen y se encuentran aislados entre sí por grandes barreras geográficas.
- ❑ Sólo un grupo (Grupo de México) se considera como no natural y carece de caracteres (morfológicos y moleculares) que lo definan, pero su presencia se confirma por los valores de flujo génico y estructura genética.
- ❑ El patrón filogeográfico puede estar dado por la forma de reproducción social de la especie, donde la hembra se dispersa para buscar la reproducción, y se encuentra estrechamente relacionado con el tipo de vegetación donde habita (encino y pino-encino).
- ❑ Mayor evidencia molecular es necesaria para poder elevar a la categoría de especie los grupos de California y de Baja California Sur, que corresponden a las subespecies *M. f. bairdi* y *M. f. angustifrons* respectivamente.
- ❑ Ante la tala inmoderada y la reducción del hábitat, se debe buscar la conservación de los grupos más aislados (Baja California Sur y Costa Rica) para evitar la disminución de las poblaciones.
- ❑ Los genes utilizados para este estudio tuvieron suficiente resolución para resolver relaciones en el grupo externo y mostrar algunas agrupaciones en el grupo interno.
- ❑ Se estableció que *Melanerpes lewis* es el grupo hermano de *M. formicivorus* aunque esta relación es muy débil.
- ❑ Se comprobó la monofilia del género de manera parcial, ya que hace falta incluir el resto de las especies, lo cual será realizado más adelante.



Apéndice 2. Secuencias de los genes ND2 y citocromo b del DNA mitocondrial de los 44 haplotipos de *Melanerpes formicivorus* obtenidos para este estudio y de las diez especies del grupo externo. MLW = *Melanerpes lewis*, Mau = *M. aurifrons*, Mur = *M. uropygialis*, MPY= *M. pygmaeus*, Mpu = *M. pucherani*, Snu = *Sphyrapicus nuchalis* y Csp = *Coracias spatulata*.

	ATC	CCC	ATG	CAA	AAC	TAA	TCA	CTC	TAA	CAA	GCC	TCG	CCA	TTG	GAA	CCA	CCA	TCA	CAA	TCT	CAA	GCA	ACC	ACT	GAG	CAA	TAG	CTT	GAA	CTG	GCT	TAG	AAA	
H29	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H3	.	A.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H5	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
H12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H13	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H40	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
H30	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H31	.	.	G.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A.	.	.	.	.	.	.	.	.
H33	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H34	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H36	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H39	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H44	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
H41	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H42	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H43	.	.	.	.	.	.	.	G.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H14	.	.	.	.	.	.	.	G.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H15	.	.	.	.	.	.	.	G.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H16	.	.	.	.	.	.	.	G.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H17	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H32	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H35	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H24	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
H25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H26	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
H27	.	A.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G.	.	.	.	.	.	.	.	.
H28	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	C	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
H6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H10	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H11	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	A.	---	---	---	---	---	---	---	---
H1	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
H8	.	A.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H37	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H38	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H18	.	C.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H19	.	C.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H20	.	C.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H21	.	C.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H22	.	C.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H23	.	C.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
MLW	.	T.	.	.	T	.	.	A.	C.	.	.	T.	C	C.	.	T.	.	T.	.	.	.	.	.	T.	.	.	C.	G	C.	.	C	.	C	
Mau	C.	AT	C.	.	T	G.	T.	A.	.	.	.	T.	C	A.	.	T.	.	T.	.	.	.	.	.	.	.	TC	.	.	.	.	.	.	C	
MAU	C.	AT	C.	.	T	G.	T.	A.	.	.	.	T.	C	A.	.	T.	.	T.	.	.	.	.	.	.	.	TC	.	.	.	.	.	.	C	
MAU	C.	AT	C.	.	T	G.	T.	A.	.	.	.	T.	C	A.	.	T.	.	T.	.	.	.	.	.	.	.	TC	.	.	.	.	.	.	C	
MUR	C.	GT	.	.	T	.	.	A.	.	.	.	T.	C	C.	.	T.	.	T.	.	.	.	.	.	.	.	TC	.	.	.	.	.	.	C	
MPY	C.	GT	.	.	T	.	.	AT	.	.	.	.	C	.	.	.	.	T.	.	.	.	.	.	.	.	TC	.	.	.	.	.	.	C	
MPY	C.	GT	.	.	T	.	.	AT	.	.	.	.	C	.	.	.	.	T.	.	.	.	.	.	.	.	TC	.	.	.	.	.	.	C	
Mpu	C.	.	.	.	T	.	G.	A.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	T.	.	.	.	.	.	.	.	TC	.	.	.	.	.	.	C	
SNU	C.	.	.	.	T	T.	A.	A.	.	T.	.	A	C	C.	.	.	.	T.	.	.	.	A	T.	.	.	TC	G	.	.	.	C	T	.	
CSP	G.	T.	C.	.	.	.	T	T	GCC	T.	.	AC	TAC	A.	C.	.	.	T.	T.	.	.	.	.	.	A	T.	TC	.	.	.	C	.	C	







```

H31 .....
H33 .....
H34 .....
H36 .....
H39 .....
H44 .....
H41 .....
H42 .....
H43 .....
H14 .....
H15 .....
H16 .....
H17 .....
H2 .....
H32 .....
H35 .....
H24 .....
H25 .....
H26 .....
H27 .....
H28 .....
H6 .....
H7 .....
H9 .....
H10 .....
H11 .....
H1 .....
H8 .....
H37 .....
H38 .....
H18 .....
H19 .....
H20 .....
H21 .....
H22 .....
H23 .....
MLW .....
Mau .....
MAU .....
MAU .....
MUR .....
MPY .....
MPY .....
Mpu .....
SNU .....
CSP .....

```

```

H29 GGT TTT ACA CTT ATA CTC CTC CCC CTT ACA GCC CTA GCA CTA TTC TCA CCC AAC CTC TTA GGC GAC CCA GAA AAT TTT ACG CCA GCC AAC CCG CTA GTC
H3 .....
H4 .....
H5 .....
H12 .....
H13 .....
H40 .....
H30 .....
H31 .....

```













## LITERATURA CITADA

Arbogast, B. S. y G. J. Kenagy. 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography* **28**: 819-825.

Avise, J. C., 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Evolution* **7**:371-379.

Avise, J.C. 2000. Phylogeography. The history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge. 340 pp.

Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, Jr, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb y N. C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Reviews Ecology and Systematics* **18**:489-522.

Berlin, S., N. G. C. Smith y H. Ellegren. 2004. Do Avian Mitochondria Recombine? *Journal of Molecular Evolution* **58**: 163-167.

Bermingham, E. y C. Moritz. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* **7**: 367-369.

Brunfield R. T. y A. P. Capparella. 1996. Genetic differentiation and taxonomy in the house wren species group. *The Condor* **98**: 547-556.

Bulgin, N. L., Gibbs, H. L., Vickery, P. y A. J. Baker. 2003. Ancestral polymorphisms in genetic markers obscure detection of evolutionarily distinct populations in the endangered Florida grasshopper sparrow (*Ammodramus savannarum floridanus*). *Molecular Ecology* **12**: 831-844.

Cortés Rodríguez, M.N. 2003. Filogeografía de *Lampornis amethystinus* Swainson (Aves: Trochilidae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. En Johnston, R. F. (ed). *Current Ornithology* **1**: 159-187. Prenum Press, Nueva York.

Fletcher, S.D. y W.S. Moore. 1992. Further analysis of allozyme variation in the Northern Flicker, in comparison with mitochondrial DNA variation. *The Condor* **94**: 988-991.

Friesen, V. L., J. F. Piatt y A. J. Baker. 1996. Evidence from cytochrome *b* sequences and allozymes for a "new" species of alcid: the long-billed murrelet (*Brachyramphus perdis*). *The Condor* **98**: 681-690.

Futuyma, D. J. 1998. Evolutionary biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

García-Moreno, J., A. G. Navarro-Sigüenza, A. T. Peterson y L. A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**: 186-196.

García-Trejo, E., M. Honey-Escandón, A. G. Navarro-Sigüenza y B. E. Hernández-Baños. En preparación. Filogenia del género *Melanerpes* de Norteamérica.

Hall, B. G. 2005. Comparison of the Accuracies of Several Phylogenetic Methods Using Protein and DNA Sequences. *Molecular Biology and Evolution* **22**(3): 792-802.

Hernández-Baños, B.E., M. Honey-Escandón, M.N. Cortés-Rodríguez y G.García-Deras. Filogeografía de aves mexicanas. Aceptado. En: Eguiarte, L. y V. Souza. Ecología Molecular (en revisión).

Hooge, P. N., M. T. Stanback and W. D. Koenig. 1999. Nest-site selection in the Acorn Woodpecker. *The Auk* **116**(1): 45-54.

Huelsenbeck, J. P. 2000. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. Distributed by the author. Department of Biology. University of Rochester.

Huelsenbeck, J.P. and F. R. Ronquist. 2001. Mr Bayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* **17**: 754-755

Johnson, N. K. 1995. Speciation in vireos I. Macrogeographic patterns of allozymic variation in the *Vireo solitarius* complex in the contiguous United States. *The Condor* **97**: 903-919.

Johnson, N. K. y J.A. Marten. 1992. Macrogeographic patterns of morphometric and genetic variation in the Sage Sparrow complex. *The Condor* **94**: 1-19.

Kimura, M., Clegg, S.M., Lovette, I. J., Holder, K. R., Girman, D. J., Milá, B., Wade, P. y T. B. Smith. 2002. Phylogeographical approaches to assessing demographic connectivity between breeding and overwintering regions in Nearctic-Neotropical Warbler (*Wilsonia pusilla*). *Molecular Ecology* **11**: 1605-1616.

Kirchman, J.J., Whittingham, L.A. y F. H. Sheldon. 2000. Relationships among Cave Swallow populations (*Petrochelidon fulva*) determined by comparisons of microsatellite and cytochrome *b* data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **14**(1): 107-121.

Koenig, W. D. y J. Haydock. 1999. Oaks, acorns and the geographical ecology of acorn woodpeckers. *Journal of Biogeography* **26**(1): 159-165.

Koenig, W. D. y P. L. Willams. 1979. Notes on the status of Acorn Woodpeckers in Central Mexico. *The Condor* **81**: 317-318.

Koenig, W. D., J. Haydock y M. T. Stanback. 1998. Reproductive Roles in the Cooperatively Breeder Acorn Woodpecker: Incest Avoidance versus Reproductive competition. *The American Naturalist* **151**(3): 243-255.

Koenig, W. D., P. N. Hooge, M. T. Stanback y J. Haydock. 2000. Natal dispersal in the cooperatively breeding Acorn woodpecker. *The Condor* **102**: 492-502.

Kvist, L., J. Martens, A. A. Nazarenko y M. Orell. 2003. Paternal Leakage of Mitochondrial DNA in the Great Tit (*Parus major*). *Molecular Biology and Evolution* **20**(2): 243-247.

Kvist, L., M. Ruokonen, A. Thessing, J. Lumme y M. Orell. 1998. Mitochondrial control region polymorphism reveal high amount of gene flow in Fennoscandian willow tits (*Parus montanus borealis*). *Hereditas* **128**: 133-143.

Ladoukakis, E.D. y E. Zouros. 2001. Recombination in Animal Mitochondrial DNA: Evidence from Published Sequences. *Molecular Biology and Evolution* **18**(11): 2127-2131.

Luchini, V. y E. Randi. 1998. Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeographical structure of rock partridge (*Alectoris graeca*) populations. *Heredity* **81**: 528-536.

Marks, B. D., S. J. Hackett y A. P. Capparella. 2002. Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within the Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorhynchus spirurus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **24**: 153-167.

Mau, B., M. Newton y B. Larget. 1999. Bayesian phylogenetic inference via Markov chain Monte Carlo methods. *Biometrics* **55**:1-12.

Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, Nueva York, 334 pp.

McKittrick, M. y R. M. Zink. 1988. Species concepts in ornithology. *The Condor* **90**(1): 1-14.

Milot, E., Gibbs, H. L. y K. A. Hobson. 2000. Phylogeography and genetic structures of northern populations of the Yellow Warbler (*Dendroica petechia*). *Molecular Ecology* **9**: 667-681.

Moore, W.S., Graham, J. H. y J. T. Price. 1991. Mitochondrial DNA variation in the Northern Flicker (*Colaptes auratus*, Aves). *Molecular Biology and Evolution* **8**(3): 327-344.

Mumme, R. L., W. D. Koenig and F. A. Pitelka. 1990. Individual contributions to cooperative nest care in the Acorn Woodpecker. *The Condor* **92**: 360-368.

Peterson, A. T. 1998. New species and new species limits in birds. *The Auk* **115**(3): 555-558.

Piganeau, G., M. Gardner y A. Eyre-Walker. 2004. A Broad Survey of Recombination in Animal Mitochondria. *Molecular Biology and Evolution* **21**(12): 2319-2325.

Pruett, C. L., Henke, S.E., Tanksley, S. M., Small, M. F., Hogan, K.M. y J. Roberson. 2000. Mitochondrial DNA and morphological variation of white-winged doves in Texas. *The Condor* **102**: 871-880.

Riddle, B. R. y D. J. Hafner. 1999. Species as units of analysis in ecological and biogeography: time to take the blinders off. *Global Ecology and Biogeography* **8**: 433-441.

- Rogers, A. R. 2002. The Theoretical Mismatch Distribution. Lecture Notes on Gene Genealogies: 30-46.
- Rogers, A. R. y H. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* **9**:552-569.
- Rokas, A., E. Ladoukakis y E. Zouros. 2003. Animal mitochondrial DNA recombination revisited. *Trends in Ecology and Evolution* **18**(8): 411-417.
- Salzburger, W., J. Martens, A. A. Nazarenko, Y-H. Sun, R. Dallinger y C. Sturmbauer. 2002. Phylogeography of the Eurasian Willow Tit (*Parus montanus*) based on DNA sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **24**: 26-34.
- Schiegg, K., S. J. Daniels, J. R. Walters, J. A. Priddy y G. Passinelly. 2006. Inbreeding in red-cockaded woodpeckers: effects of natal dispersal distance and territory location. *Biological Conservation* (in press).
- Slatkin, M. y R.R. Hudson. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* **129**: 555-562.
- Stacey, P. B. 1981. Foraging behavior of the Acorn Woodpecker in Belize, Central America. *The Condor* **83**: 336-339.
- Walter, J. R., P. D. Doerr y J. H. Carter III. 1992. Delayed dispersal and reproduction as a life-history tactic in cooperative breeders: fitness calculations from Red-cockaded woodpeckers. *The American Naturalist* **139**(3): 623-643.
- Wenink, P.W., Baker, A.J., Rösner, H-U. y M.G.J. Tilanus. 1996. Global mitochondrial DNA phylogeography of holarctic breeding Dunlins (*Calidris alpina*). *Evolution* **50**: 318-330.
- Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology* **27**:17-26.
- Yang, Z. Y B. Rannala. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution* **14**: 717-724.
- Zink, R. M. 1989. The study of geographic variation. *The Auk* **106**: 157-160.
- Zink, R. M. 1996. Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution* **50**(1): 308-317.
- Zink, R. M. 2002. Methods in comparative phylogeography, and their application to study evolution in the North American aridlands. *Integrated Comparative Biology* **42**: 953-959.
- Zink, R. M. y R. C. Blackwell-Rago. 2000. Species limits and recent population history in the Curve-billed Trasher. *The Condor* **102**:881-886.

Zink, R. M. y D. L. Dittmann. 1993. Gene flow, refugia and evolution of geographic variation in the Song Sparrow (*Melospiza melodia*). *Evolution* **47**(3): 717-729.

Zink, R. M. y M. C. McKittrick. 1995. The debate over species concepts and its implications for ornithology. *The Auk* **112**(3): 701-719.

Zink, R. M. y J. V. Remsen Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. En: Johnson, R. F. (ed.). *Current Ornithology* **4**: 1-69. Penum Press, Nueva York.

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

Zink, R. M., A. E. Kessen, T. V. Line y R. C. Blackwell-Rago. 2001. Comparative phylogeography of some ariland bird species. *The Condor* **103**: 1-10.

Zink, R. M., S. Rohwer, S. Drovetski, R. C. Blackwell-Rago y S. L. Farrell. 2002. Holartic phylogeography and species limits of three-toed woodpeckers. *The Condor* **104**: 167-170.