



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
SISTEMÁTICA

Variación morfológica de las poblaciones mesoamericanas del  
complejo *Arremon brunneinucha*

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIOL. MARTHA ALEJANDRA GARCÍA HERNÁNDEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO  
SIGÜENZA**

**FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDWOLD  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

MÉXICO, D. F.

MARZO, 2015



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
SISTEMÁTICA

Variación morfológica de las poblaciones mesoamericanas del  
complejo *Arremon brunneinucha*

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**BIOL. MARTHA ALEJANDRA GARCÍA HERNÁNDEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO  
SIGÜENZA**

**FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDWOLD  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

MÉXICO, D. F.

MARZO, 2015



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/034/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **29 de septiembre de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del (la) alumno (a) **GARCÍA HERNÁNDEZ MARTHA ALEJANDRA** con número de cuenta **300247293** con la tesis titulada "**Variación morfológica de las poblaciones mesoamericanas del complejo *Arremon brunneinucha***", realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
Vocal: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ  
Secretario: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS  
Suplente: DR. OCTAVIO RAFAEL ROJAS SOTO  
Suplente: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.



**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 19 de enero de 2015

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf\*

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó gracias al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, a la beca de maestría otorgada por CONACyT (CVU: 385217, no. registro: 254413) y la beca mixta otorgada por CONACyT para la estancia en Filadelfia. Apoyo financiero se obtuvo de los proyectos CONACyT (152060) y DGAPA-PAPIIT (IN217212). Gracias al personal de la Academy of Natural Sciences de Filadelfia, Smithsonian National Museum of Natural History de Washington, American Museum of Natural History de Nueva York, al Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard, Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM; Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología, UNAM; Colección de Aves de la Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo y Colección de Aves de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, por las facilidades otorgadas para la consulta de los ejemplares a su cargo.

Agradezco a mi Tutor: Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza y a los miembros del Comité: Dra. Blanca Estela Hernández B años y Dr. Jorge Ernesto S chondube Friedewold por todo el apoyo brindado.

Comentarios a diversas versiones de este manuscrito así como apoyo logístico se obtuvo de Biól. Alejandro Gordillo Martínez, Dr. Luis Antonio Sánchez González, Dr. Octavio Rafael Rojas Soto, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, M. en C. Fanny Rebón y Dr. Oswaldo Téllez Valdés.

Por último, gracias a mis colegas del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM: Gala Cortés, Marco Ortiz, César Ríos, Erick García, Jesús Rodríguez, Jaime Castro, Tania Kobelkowsky, Claudia Gutiérrez, Diego Roldán y Enrique Arbeláez, por la convivencia y momentos que compartimos.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Gracias a Dios por estar conmigo.

A mi mamá por su apoyo incondicional, por ser el ejemplo y la inspiración en mi vida, para ella es todo mi trabajo.

A mi papá por su amor y apoyo durante el desarrollo de mi carrera.

A mi abuelito por su cariño y apoyo en todo momento.

A mi abuelita, a quien no le dio tiempo verme terminar este proyecto, pero que me cuida desde el cielo.

A mi gemela por que a pesar de seguir caminos diferentes, seguimos queriéndonos y apoyándonos.

A Josué, por su amor infinito y por apoyarme siempre.

## ÍNDICE

RESUMEN-----	8
ABSTRACT-----	9
INTRODUCCIÓN-----	10
OBJETIVOS-----	13
ANTECEDENTES-----	14
MÉTODOS-----	19
Caracteres morfométricos-----	19
Variación dentro de los grupos genéticos-----	23
Caracterización bioclimática-----	23
RESULTADOS-----	25
Variación dentro de los grupos genéticos-----	38
Caracterización bioclimática-----	42
DISCUSIÓN-----	46
Análisis merísticos-----	46
Análisis geográficos-----	49
Variación dentro de los grupos genéticos -----	51
Caracterización bioclimática-----	52
CONCLUSIONES-----	58
LITERATURA CITADA-----	59
APÉNDICE-----	67
ANEXO 1-----	68
ANEXO 2-----	73



## RESUMEN

*Arremon brunneinucha* (Emberizidae) es un taxón con una distribución muy amplia en las regiones montañosas del Neotrópico, que va desde el sur de México hasta Perú. Se sabe que esta especie presenta una gran variación en los patrones de coloración del plumaje y en algunos caracteres genéticos. Sin embargo, hay pocos estudios que analicen su variación morfológica. Por lo tanto, el objetivo de este estudio es analizar la variación morfológica de las poblaciones mesoamericanas del complejo *Arremon brunneinucha*, con base en la hipótesis de variación genética y relacionarla con algunos aspectos ecológicos y geográficos de su distribución. Se trabajó con ejemplares de colecciones ornitológicas, se midieron varios caracteres morfológicos (CA, LC, LP, AP, PP, LT, DT y LUH) y se analizaron a través de análisis multivariados. Además se consideraron algunas características geográficas y climáticas (latitud, temperatura y precipitación anual) con las que fueron correlacionados los caracteres morfológicos. Se midieron 975 ejemplares. Los resultados obtenidos sugieren que las poblaciones de *Arremon brunneinucha* y las de *Arremon virenticeps* son similares morfológicamente, ya que no presentaron una separación clara en ninguno de los caracteres estudiados. Se encontraron los siguientes patrones de variación morfológica: las aves pequeñas se encuentran en su distribución más al norte, representadas por las poblaciones Mexicanas. Se presenta una clina general a aumentar de tamaño de norte a sur, con individuos más grandes en el sureste de México. Posteriormente hay una reducción en tamaño hacia la parte media de Centroamérica, con los individuos más pequeños en Nicaragua. Desde el sur de Centroamérica se presenta un nuevo aumento de tamaño hacia Sudamérica, siguiendo la tendencia general. La tendencia en la variación geográfica que se presenta en el complejo *Arremon brunneinucha* es apoyada por su variación genética y se mantiene probablemente gracias al efecto de la selección natural a través del ambiente (temperatura).

## ABSTRACT

*Arremon brunneinucha* is a taxon with a very wide distribution in the Neotropical montane regions, ranging from southern Mexico to Peru. It is known that this species has a wide variation in plumage coloration patterns and in some genetic traits. However, there are few studies that analyze morphological variation. Therefore, the objective of this study is to analyze the morphological variation of Mesoamerican populations *Arremon brunneinucha* complex, based on the hypothesis of genetic variation and relate some aspects of ecological and geographical distribution. We worked with specimens of ornithological collections, several morphological characters (CA, LC, LP, AP, PP, LT, DT y LUH) were measured and analyzed with multivariate analyses. In addition some geographic and climatic characteristics (latitude, temperature and annual precipitation) with which were correlated meristic characters were considered. A total of 975 specimens were measured. The results suggest that populations of *Arremon brunneinucha* and those of *Arremon virenticeps* are similar morphologically, since they did not show a clear separation in any of the characters studied. The following patterns of morphological variation were found: small birds are at their northernmost distribution, represented by the Mexican populations. A general increase in size cline from north to south, with larger individuals in southeastern Mexico is presented. Thereafter there is a reduction in size towards the middle of Central America, with younger individuals in Nicaragua. A further increase in size occurs from southern Central America to South America, following the general trend. The trend in the geographical variation that occurs in the *Arremon brunneinucha* complex is supported by genetic variation and is probably maintained by the effect of natural selection through the environment (temperature).

## INTRODUCCIÓN

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

La variación se reconoce como un elemento fundamental del proceso evolutivo y se ha reconocido principalmente como de tipo *interpoblacional* (variación geográfica), que comprende las diferencias observables entre distintas poblaciones y del tipo *intrapoblacional* (variación no geográfica), que hace referencia a las diferencias no observadas entre los miembros de una misma población (Mayr 1963).

Históricamente y en la actualidad, la morfología ha provisto valiosa información sobre la evolución y las relaciones filogenéticas de las especies (Lobo y Abdala 2001). Los naturalistas del siglo XIX desarrollaron la idea de que las especies pueden reconocerse fenéticamente con base en la similitud total, la continuidad de la relación morfológica y de la distribución geográfica (García 1997).

Sokal y Rinkel (1963), sugieren la siguiente perspectiva sobre la variación geográfica: “La variación geográfica no se debe probablemente a la adaptación de unos cuantos caracteres a una única variable ambiental, sino que es, sin duda, un proceso multidimensional que implica la adaptación de muchos caracteres a una variedad de factores ambientales independientes cuyos gradientes y rangos se superponen en un gran complejo”.

Los estudios en aves originalmente fueron de tipo morfológico y las primeras descripciones de taxones se basaron en material preservado. Las diferencias dentro o entre los taxones se reconocían y describían como cuestiones de grado (color, tamaño y forma) o por la presencia o ausencia de caracteres anatómicos (Santos-Moreno y Hortelano 1997, Swanepoel y Genoways 1979).

El empleo de técnicas como las de análisis de ADN, han revolucionado el campo de los estudios de variación geográfica en las aves, ya que se puede estudiar

tanto a nivel poblacional como a niveles sistémicos inferiores (Avice 1994). La ventaja de los estudios de este tipo radica en que las variantes en los modelos individuales pueden ser analizadas filogenéticamente, por lo tanto, los estudios de variación genética, que documentan la geografía y permiten realizar inferencias en los procesos evolutivos, han sido temas centrales en los análisis evolutivos de las poblaciones (Zink 1986).

Los estudios de variación geográfica han revelado los mecanismos históricos y ecológicos, así como los patrones fenotípicos y de distribución de muchas especies de aves (Kirchmann *et al.* 2000), por lo que entender los patrones de variación geográfica es el primer paso para inferir los procesos evolutivos de sus poblaciones naturales (Zink y Remsen 1986).

La importancia evolutiva de la variación geográfica ha sido tomada a partir de la suposición de que la selección natural contribuye a aumentar el grado al que las poblaciones se adaptan a ambientes localmente distintos, constituyendo una respuesta adaptativa de los organismos a esos ambientes (Zink 1986). A partir de que la evolución entre especies se observa como una extensión de los eventos a nivel de especie, el fundamento de la mayor parte de la teoría evolutiva se basa en inferencias extraídas de la variación geográfica o en la verificación de las predicciones hechas al respecto (Simpson 1953, Rensch 1959, Schaeffer y Hecht 1965, Bock 1970). La variación geográfica mantiene un rol central en el tema de la naturaleza de las especies y la especiación (Gould y Johnston 1979).

Tradicionalmente, los estudios de variación geográfica han estado enfocados en la descripción de subespecies para distinguir las diferencias fenotípicas entre las poblaciones de una misma especie (Cracraft 1983, Zink y Remsen 1986). Para algunos ornitólogos, la categoría subespecífica representa estadios intermedios en el proceso de especiación (Vuilleumier 1980), implicando a la variación geográfica como una parte de este proceso (Mayr 1970), sin embargo, para otros representan entidades evolutivas independientes (especies, e.g., Zink y McKittrick 1995).

Rojas-Soto (2003) describe a la variación geográfica como un ejercicio cuantitativo que requiere análisis univariados y multivariados, cada descripción cuantitativa de los patrones espaciales de variación proveen una base para realizar inferencias sobre el origen de las diferencias geográficas y su reconocimiento taxonómico. Generalmente es comprensible que las diferencias geográficas deban reflejar la adaptación local, donde la variación se forma en referencia a los regímenes locales de

variación ambiental (Rojas-Soto 2003). Los dos supuestos de la mayoría de los estudios evolutivos de variación geográfica son que las diferencias geográficas representan adaptación local y que esa diferenciación geográfica puede representar un estado en el proceso de especiación (Zink 1989). Sin embargo, la especiación no puede ser considerada como una simple extensión de la variación geográfica (Cracraft 1983, Zink 1989). La mayor frustración del trabajo multivariado surge de la dificultad de distinguir la variación genética de la inducción directa del ambiente cuando se realizan correlaciones que muestran la relación de la forma con el ambiente (Gould y Johnston 1979). Algunos han intentado ignorar este problema argumentando que el fenotipo es la unidad de selección sin importar cómo es producido; sin embargo, la variación fenotípica no necesariamente implica que la selección está actuando en absoluto, por lo que la variación genética debe ser medida más directamente (Gould y Johnston 1979).

## OBJETIVOS

Analizar la variación morfológica de las poblaciones mesoamericanas del complejo *Arremon brunneinucha*, con base en la hipótesis filogenética y relacionarla con algunos aspectos geográficos y ecológicos de su distribución.

### Objetivos particulares

- Analizar la variación en la morfología externa de las poblaciones mesoamericanas de *A. brunneinucha* de acuerdo a la geografía.
- Comparar la variación morfológica encontrada con la hipótesis filogenética, para determinar si existe algún patrón de concordancia entre ambas.
- Analizar si la variación encontrada es tá r elacionada con algunos aspectos geográficos y ecológicos (latitud, longitud, rango de temperatura y precipitación anual) de la distribución de *A. brunneinucha*.

## ANTECEDENTES

El Atlapetes gorra castaña (Escalante et al. 1996) es una especie de ave Passeriforme de la familia Emberizidae. El género *Buarremon* incluía tradicionalmente tres especies: *B. torquatus* que se distribuye del centro de Costa Rica al norte de Argentina, *B. brunneinucha* que va del centro de México al sur de Perú y *B. virenticeps*, endémica al oeste y centro de México (AOU 1998, Remsen et al. 2006). Actualmente este género desapareció y cambió su nombre a *Arremon*, el cual incluye un total de 16 especies (Remsen et al. 2013).

*A. torquatus* y *A. brunneinucha* fueron originalmente descritas en el género *Embernagra*, pero fueron ubicadas en *Arremon* (antes *Buarremon*, Banks et al. 2008) por Bonaparte en 1850, quien, sin un razonamiento claro, erigió el género incluyendo estos dos taxa y otras especies de Emberizidos. *Arremon virenticeps* fue descrita pocos años después también por Bonaparte (1855). Sin embargo, las relaciones entre estos taxa no están bien definidas. Basados en similitudes morfológicas entre juveniles de *A. torquatus* y adultos de *A. virenticeps* Paynter (1970) consideró estos taxa conoespecíficos, pero más tarde los separó como especies distintas (Paynter 1978), lo que ha sido la posición más común entre los sistemáticos.

*Arremon brunneinucha* (Emberizidae) es un taxón con una distribución muy amplia en las regiones montañosas del Neotrópico, que va desde el sur de México hasta Perú (Chapman 1923) (Figura 2). Es un ave común en el sotobosque de los bosques mesófilos de montaña, en una altitud que va de los 900 m a los 2,500 msnm. Es una especie robusta que mide aproximadamente 19 cm de longitud y pesa 45 g. El adulto tiene un característico patrón de coloración en la cabeza: la corona y la nuca castaños bordeadas de amarillo; la cara es negra, con dos pequeñas manchas blancas a cada lado de la frente; la garganta es blanca; el resto de las partes dorsales del cuerpo son verde oliváceo, con las alas aún más oscuras. En el centro del pecho hay una mancha blanca separada de la garganta por una banda negra. Los costados del pecho son grises y los flancos y el bajo vientre son verdes oliváceo (Figura 1).



Figura 1. *Arremon brunneinucha* (arriba) y *Arremon virenticeps* (abajo), modificada de Navarro-Sigüenza *et al.* (2013).



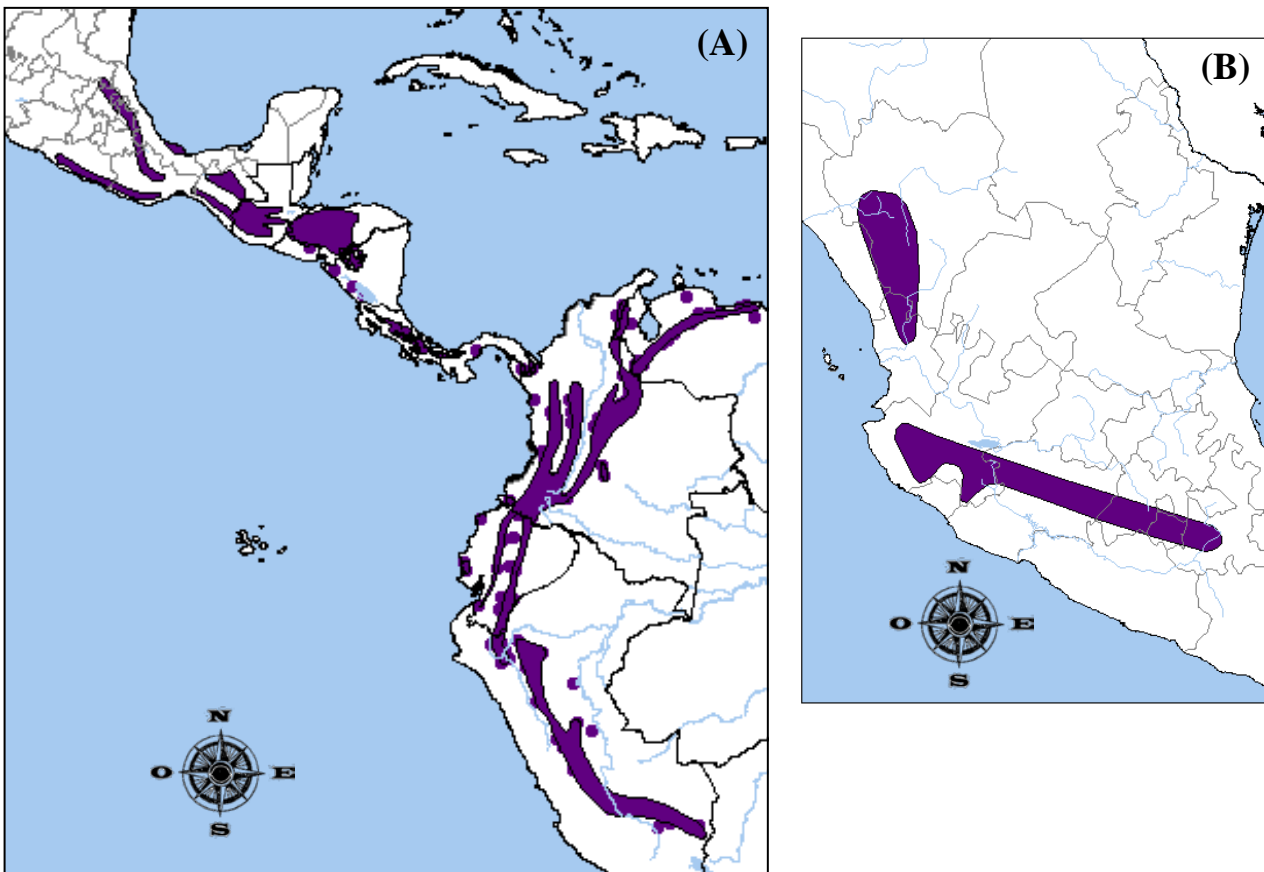


Figura 2. Distribución de *Arremon brunneinucha* (A) y *Arremon virenticeps* (B) (Nature Serve 2014).

Parkes (1954) enfatizó la impresionante inconsistencia en la evolución de plumaje en estas poblaciones, lo que conlleva a cambios impredecibles en los patrones de plumaje y coloración y a una escasa variación morfológica, por lo que la mayoría de los estudios se han enfocado a aspectos relacionados con su variación genética (Peterson *et al.* 1992, Cadena *et al.* 2007, Navarro-Sigüenza *et al.* 2008). En estos trabajos se ha visto cómo la divergencia genética en las poblaciones de Mesoamérica es extrema, separándose varios filogrupos que aparentemente no tienen ni ningún carácter que los distinga (Navarro-Sigüenza *et al.* 2008).

Peterson *et al.* (1992) estudiaron la diferenciación genética en trece poblaciones mexicanas de *Arremon brunneinucha* y *Chlorospingus flavopectus* (antes *ophthalmicus*), usando electroforesis de alozimas. Encontraron una interesante variabilidad entre poblaciones y que hay poca variación genética en algunas poblaciones de las islas-hábitat más pequeñas. La diferenciación no se relacionó con la distancia geográfica entre poblaciones, y los efectos de tamaño de la isla-hábitat y de aislamiento sobre la diferenciación genética fueron inciertos. Sin embargo, encontraron que las

poblaciones de la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, se diferenciaron marcadamente en ambas especies.

Así mismo, ha sido discutido el reconocimiento de límites de especies en *A. brunneinucha*, con algunos autores favoreciendo el tratamiento de la subspecie mexicana *apertus* como una especie separada (Navarro-Sigüenza y Peterson 2004).

Posteriormente, Cadena *et al.* (2007), realizaron un análisis de diferenciación genética poblacional enfocado a relaciones evolutivas y filogeografía de *Buarremon* (actualmente *Arremon*) en las áreas montañosas de México hasta Argentina, por medio de técnicas moleculares. Demostraron que *Buarremon* no es monofilético con respecto a *Arremon* y *Lysurus*. La genealogía y diversidad nucleotídica indicaron que *A. brunneinucha* se originó en México y más tarde se expandió a Sudamérica, donde siguió una ruta de colonización hacia el este y otra a través del oeste del continente. Encontraron que algunas poblaciones colombianas de *A. brunneinucha* tienen afinidades con poblaciones de Venezuela y de la pendiente este de los Andes de Ecuador y Perú, y con otras de la costa del Pacífico de Ecuador.

Navarro-Sigüenza *et al.* (2008) realizaron un análisis filogeográfico del complejo *Arremon* en Mesoamérica. Sus resultados demostraron que existe una fuerte diferenciación entre las poblaciones con una clara estructura geográfica. Encontraron que *A. virenticeps* se localiza como especie hermana de las poblaciones del oeste de México dentro del complejo *A. brunneinucha* en la Sierra Madre del Sur, específicamente en Guerrero, a diferencia de *A. torquatus* del que se separa ampliamente, el cual no está unido al grupo y presenta sus caracteres similares debido a convergencia.

Remsen *et al.* (2010) proponen una nueva clasificación de las especies de aves de Sudamérica (Banks *et al.* 2008) con base en los resultados encontrados por Cadena *et al.* 2007, definiendo un nuevo género ampliado *Arremon* el cual incluye todas las especies que se encontraban en *Arremon* además de *Buarremon torquatus*, *Buarremon brunneinucha* y *Buarremon virenticeps*.

En 2011, Flores-Rodríguez *et al.* reconstruyeron la filogenia del género *Buarremon* (actualmente *Arremon*) y sus parientes cercanos a partir de árboles genéticos individuales. Encontraron resultados muy variables dependiendo del método de reconstrucción utilizado, en algunos casos se apoyó la monofilia de *Buarremon* pero fue incongruente en otros. Asimismo, encontraron relaciones divergentes entre

*Buarremon*, *Arremon* y *Lysurus*, por lo que sugieren que se mantengan dentro del género ampliado *Arremon* el cual presentó una clara monofilia.

Recientemente Navarro-Sigüenza *et al.* (2013) describieron una nueva especie de *Arremon* (*Arremon kuehnerii*) que se localiza en la Sierra Madre del Sur, en el centro de Guerrero, México. Esta nueva especie resulta indistinguible en su fenotipo de las poblaciones adyacentes en el este de Oaxaca, pero es diferente en su ADN-mitocondrial y presenta una relación filogenética como especie hermana de *Arremon viaticipes* (endémica del centro de México), de la cual es muy distinta en genotipo y fenotipo.

Con base en estos antecedentes y por la compleja variación que presenta esta especie, resulta importante realizar más estudios que ayuden a comprender la variación morfológica de *Arremon brunneinucha*, contribuyendo de esta forma al conocimiento de la historia evolutiva de la especie.

## MÉTODOS

### Caracteres morfométricos

Se visitaron diferentes colecciones ornitológicas e internacionales (ver Apéndice) para examinar y medir los ejemplares de *A. brunneninucha* y *A. "virenticeps"* separándolos por sexo (machos y hembras), considerando sólo individuos adultos para evitar fuentes de variación debidos a la edad. Se analizaron ocho caracteres merísticos: longitud (LP), ancho (AP) y profundidad de pico (PP) (los 3 tomados desde el lado anterior del nostrilo), longitud de la cuerda alar (CA) (con el ala plegada), longitud de la cola (LC), longitud (LT) y diámetro del tarso (DT) y longitud de la uña del hálux (LUH). Estos tipos de caracteres son los que se usan más comúnmente en estudios taxonómicos de aves (Zink y Remsen, 1986). Las mediciones se realizaron siguiendo los criterios de Baldwin *et al.* (1931).

Los datos colectados de cada espécimen se compilaron en una tabla del programa Excel (Microsoft 2003) para su ordenamiento y posterior análisis; esta tabla contiene la siguiente información: número de catálogo, especie, museo, país, estado, municipio, localidad, latitud, longitud, sexo y fecha de colecta.

Para facilitar el análisis de variación geográfica, se agruparon los ejemplares considerando las diferentes localidades de colecta en un número determinado de Unidades Geográficas Operativas (OGU's). Se determinaron las localidades únicas y se colocaron en un mapa con ayuda del programa ArcView 3.2 (ESRI, 1998). La agrupación de puntos se realizó siguiendo el criterio de cercanía geográfica, analizando su unión con base en la topografía, relieve, regiones biogeográficas, fisiográficas y a los climas de la región. Se determinaron 336 localidades únicas (Figura 3) y se crearon 36 OGU's (Figura 4, Tabla 1).

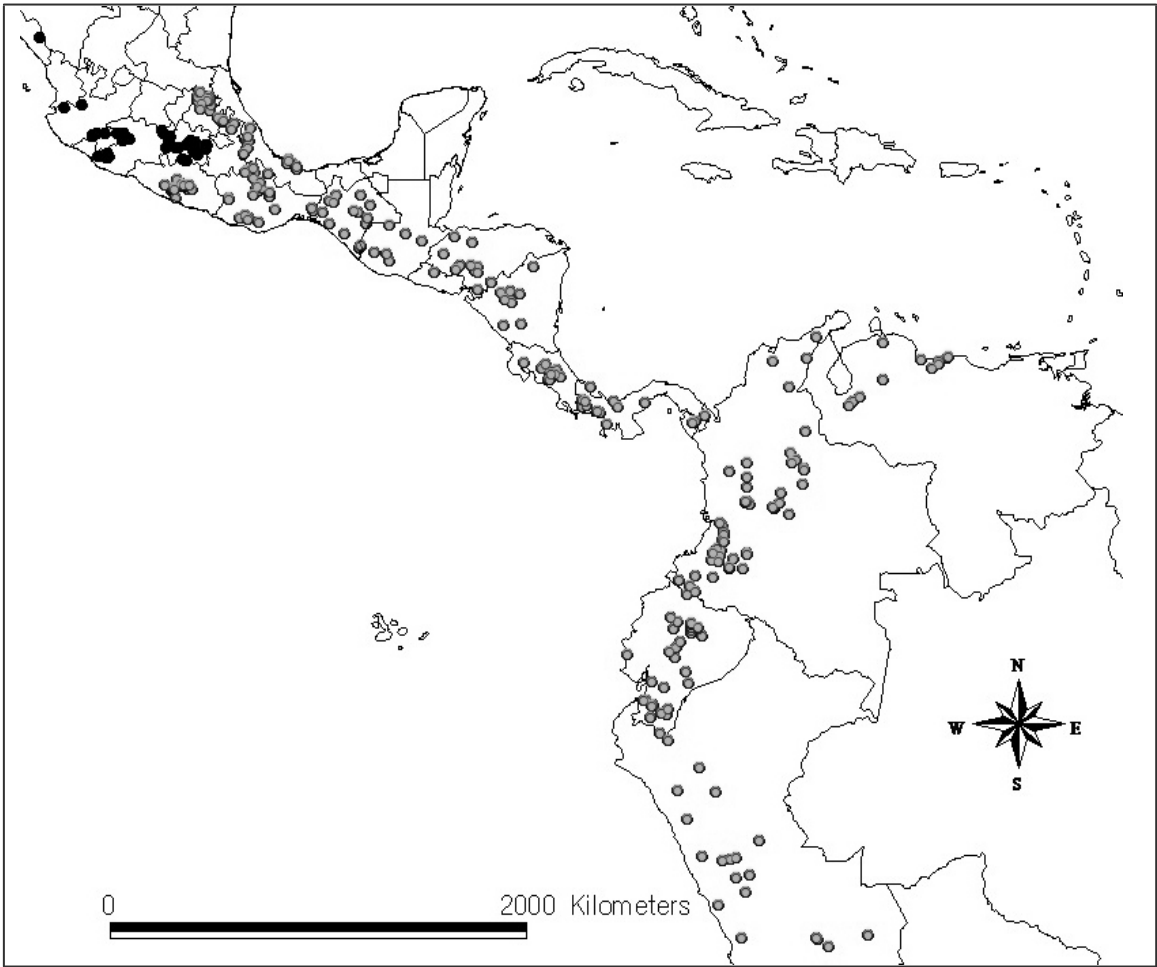


Figura 3. Registros de colecta de de *A. brunneinucha* (gris), *A. virenticeps* (negro).

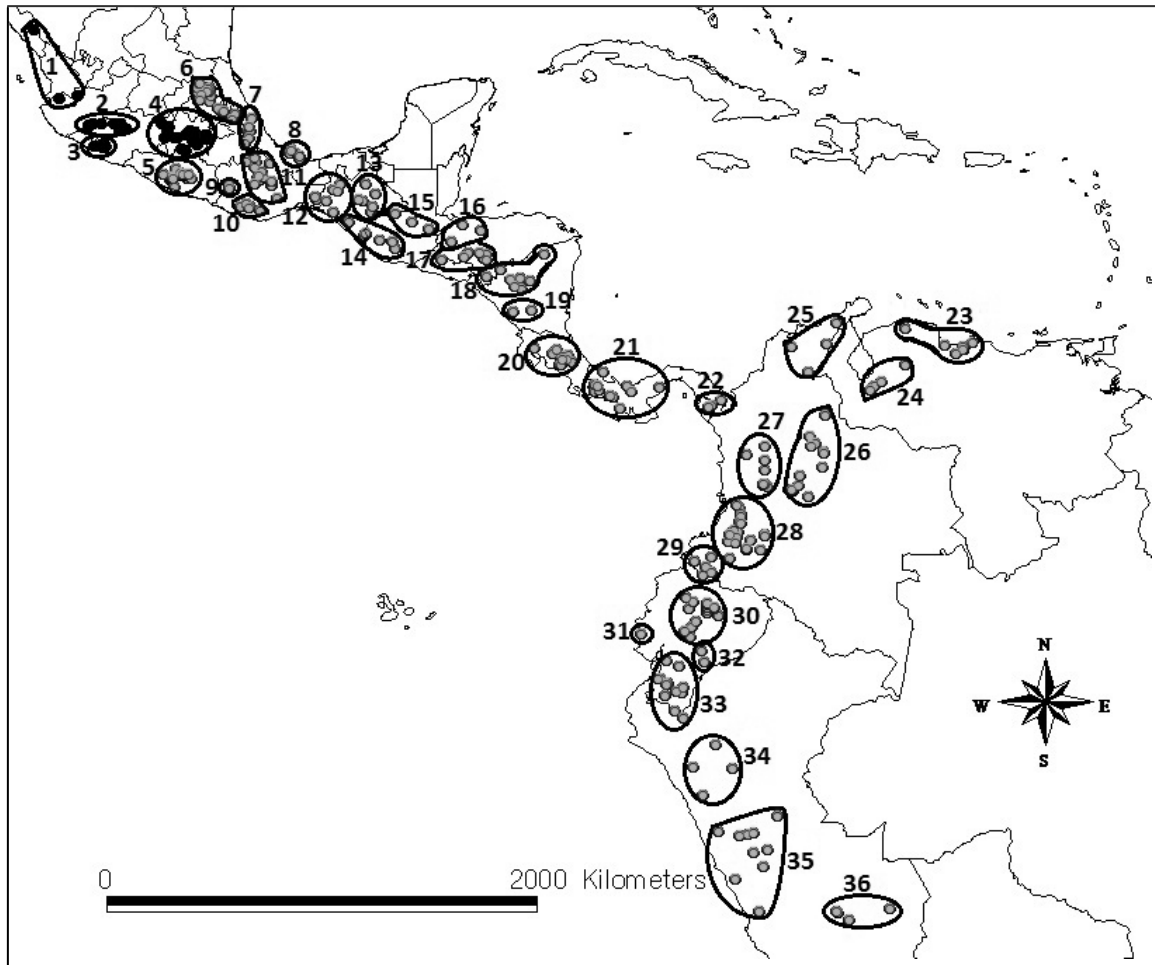


Figura 4. OGU's de terminadas con base en el criterio de cercanía geográfica y la topografía de la región. *A. brunneinucha* (gris) y *A. virenticeps* (negro).

Tabla 1. OGU's determinadas para el complejo *Arremon brunneinucha*.

OGU	ABREVIATURA	DESCRIPCIÓN
1	SMOcN	Norte de la Sierra Madre Occidental, Sinaloa y Jalisco
2	SMOcC	Centro de la Sierra Madre Occidental, Jalisco y Michoacán
3	SMOcS	Sur de la Sierra Madre Occidental, Michoacán
4	Centro	Centro de México, Michoacán, Edo. de Méx., D.F., Morelos
5	SMSG	Sierra Madre del Sur, centro de Guerrero
6	SMO	Sierra Madre Oriental, Hidalgo, Puebla, Querétaro, SLP y Veracruz
7	VER	Centro de Veracruz, sobre la Sierra Madre Oriental
8	TUX	Los Tuxtlas, Veracruz
9	SMSOxW	Oeste de Oaxaca, sobre la Sierra Madre del Sur
10	SMSOxS	Sur de Oaxaca, sobre la Sierra Madre del Sur
11	NOax	Norte de Oaxaca
12	CHIMA	Región de los Chimalapas, Oaxaca y Chiapas

<b>OGU</b>	<b>ABREVIATURA</b>	<b>DESCRIPCIÓN</b>
13	SNChis	Sierra Norte de Chiapas
14	SMChis	Sierra Madre de Chiapas, Chiapas y Guatemala
15	GUAT	Centro de Guatemala
16	NHon	Norte de Honduras
17	SHon	Sierra de Honduras y El Salvador
18	MNic	Montañas de Nicaragua
19	SNic	Sur de Nicaragua
20	CR	Costa Rica
21	PAN	Panamá
22	EPan	Extremo este de Panamá
23	ECVen	Este de la Cordillera de Venezuela
24	WCVen	Oeste de la Cordillera de Venezuela
25	NCOL	Norte de Colombia
26	COCOL	Cordillera Oriental de Colombia
27	CCCOL	Cordillera Central de Colombia
28	COCCOL	Cordillera Occidental de Colombia
29	NPCOL	Nudo de los Pastos de Colombia
30	CEcu	Cordillera de Ecuador
31	WEcu	Oeste de Ecuador
32	EEcu	Este de Ecuador
33	SEcu	Sur de Ecuador
34	NCPER	Norte de la Cordillera de Perú
35	CCPER	Centro de la Cordillera de Perú
36	SCPÉR	Sur de la Cordillera de Perú

Para evaluar si existe variación debida al sexo, se realizó un análisis de varianza no paramétrico ( prueba Mann-Whitney U ) en tre los caracteres métricos para cada OGU con el programa Statistica V.5.1 (1998). Se encontraron diferencias significativas, por lo que los análisis subsiguientes se realizaron por separado (Zink y Remsen, 1986).

Los caracteres métricos fueron sometidos a un análisis de Correlación de Pearson Producto-Momento, con ayuda del programa Statistica V.5.1, (1998), con el fin de conocer la magnitud de la redundancia entre las variables. De presentarse un índice alto (se señala el 100%, Zink y Remsen, 1986) en alguna de las variables, deberá ser eliminada. Para analizar la variación geográfica de estos caracteres se aplicó un análisis

de componentes principales (PCA) a las unidades geográficas con ayuda del programa Statistica V.5.1, (1998), a través de una matriz de correlación.

Un aspecto que se debe tomar en cuenta y que se presenta entre los organismos bajo estudio, es la variación intrapoblacional (Crisci y López, 1983; Zink y Remsen, 1986), por lo que para conocer las tendencias generales de la variación en tre poblaciones, se obtuvieron las medias de los caracteres merísticos en cada OGU y se elaboraron gráficas de cada una de las variables.

Para conocer cómo están distribuidos los individuos en el espacio, según sus medidas morfológicas, se realizó un Análisis Canónico Discriminante, agrupando *a priori* a todos los individuos en las 36 OGU's, con ayuda del programa estadístico SPSS ver. 17.0.

Para observar los patrones de semejanza o la similitud fenética entre las unidades geográficas, se realizó un análisis de agrupamiento de las OGU's, empleando el NTSYS ver. 2.0 (Rohlf, 1992). Para la obtención de la matriz de distancias se usaron las medidas de todos los caracteres para cada OGU y como coeficiente la distancia taxonómica. Esta matriz fue transformada a un fenograma con el método de aglomeración denominado "unweighted pair-group average" (UPGMA, Sneath y Sokal, 1973) utilizando el programa SAHN del NTSYS. Posteriormente estas agrupaciones se representaron sobre el mapa de OGU's del complejo, para visualizar las semejanzas entre poblaciones.

### **Variación dentro de los grupos genéticos.**

Para someter a prueba la relación de la hipótesis filogenética con las medidas morfológicas, se realizó un Análisis Canónico Discriminante con el total de ejemplares, a partir de las variables morfométricas, separando a los individuos *a priori* con base en las agrupaciones encontradas por Navarro-Sigüenza *et. al.* (2008).

### **Caracterización geográfica y bioclimática**

Para el análisis ecológico se reunieron diferentes variables climatológicas, lo que se realizó descargando las coberturas bioclimáticas Bio\_1 a Bio\_19 y la cobertura de Altitud, desde el portal de la base de datos climáticos WORDCLIM (<http://www.biodiversidad.gob.mx/region/geoinformacion.html>), en una resolución de 30s (1 grid = 0.86 km<sup>2</sup>). Posteriormente, fueron recortadas de acuerdo al tamaño del área de distribución de las especies.



Utilizando la extensión BioClim para ArcView 3.2 ( ESRI, 1998 ) y estas coberturas, se obtuvo el valor de cada punto y se construyó el perfil climático. Esta matriz se utilizó en un Análisis de Componentes Principales que se realizó en el programa estadístico SPSS (v. 17.0), con el fin de determinar cuáles son las variables climáticas más importantes que influyen en la distribución de la especie. Se extrajeron los primeros tres componentes que explican la mayoría de la varianza.

Con base en este análisis se eligieron diez variables: Alt (altitud), Bio\_3 (isotermalidad), Bio\_6 ( temperatura mínima del mes más frío), Bio\_7 ( rango de temperatura anual), Bio\_9 ( temperatura promedio del cuarto más seco), Bio\_11 (temperatura promedio del cuarto más frío), Bio\_12 ( precipitación anual), Bio\_15 (precipitación estacional), Bio\_16 ( precipitación del cuarto más húmedo) y Bio\_18 (precipitación del cuarto más seco). Además de las variables latitud y longitud, las cuales se obtuvieron de la base general de datos de cada punto que se formó al inicio de este estudio.

Se realizaron análisis de correlación Pearson Producto-Momento con el programa Statistica V. 5. 1. ( 1998) entre cada una de las variables elegidas y las ocho medidas morfológicas, con el fin de determinar si existe alguna posible influencia de estas variables sobre la morfología de la especie. Se muestran únicamente los resultados significativos, los cuales se obtuvieron con tres de estas variables ( latitud, rango de temperatura anual y rango de precipitación anual).

## RESULTADOS

Se midió un total de 975 ejemplares. 596 machos y 379 hembras.

El análisis de correlación múltiple no encontró un coeficiente de correlación alto entre ninguno de los caracteres analizados, de mostrando que no existen variables redundantes (Zink y Remsen, 1986), obteniendo valores por debajo del 52%, por lo que se utilizaron los ocho caracteres seleccionados (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de Correlación Múltiple entre los ocho caracteres morfológicos. Las correlaciones marcadas son significativas a  $p < 0.05$ ,  $N = 930$ .

Variable	CA	LC	LP	AP	PP	LT	DT	LUH
<b>CA</b>	<b>1.00</b>							
<b>LC</b>	0.52	<b>1.00</b>						
<b>LP</b>	0.25	0.21	<b>1.00</b>					
<b>AP</b>	0.15	-0.05	0.28	<b>1.00</b>				
<b>PP</b>	0.26	0.13	0.33	0.39	<b>1.00</b>			
<b>LT</b>	0.31	0.30	0.38	0.28	0.29	<b>1.00</b>		
<b>DT</b>	0.35	0.10	0.31	0.30	0.29	0.33	<b>1.00</b>	
<b>LUH</b>	0.22	0.19	0.36	0.23	0.22	0.45	0.33	<b>1.00</b>

El análisis de varianza en tres sexos reveló diferencias significativas en todas las variables (Anexo 1), por lo que los análisis siguientes se realizaron por separado. En tres OGU's no se pudo realizar este análisis ya que presentan únicamente uno o ningún dato de alguno de los sexos (1, 19 y 31, ver Tabla 3).

Tabla 3. Números de ejemplares machos y hembras en cada OGU.

OGU	MACHOS	HEMBRAS	TOTAL
<b>1</b>	4	0	4
<b>2</b>	17	3	20
<b>3</b>	15	15	30
<b>4</b>	29	17	46
<b>5</b>	43	30	73
<b>6</b>	32	26	58
<b>7</b>	10	11	21
<b>8</b>	12	12	24
<b>9</b>	1	4	5
<b>10</b>	11	5	16
<b>11</b>	30	23	53

<b>OGU</b>	<b>MACHOS</b>	<b>HEMBRAS</b>	<b>TOTAL</b>
12	5	5	10
13	9	2	11
14	18	9	27
15	8	6	14
16	5	4	9
17	23	10	33
18	12	6	18
19	1	2	3
20	22	13	35
21	60	35	95
22	17	18	35
23	11	8	19
24	9	1	10
25	10	6	16
26	30	18	48
27	22	13	35
28	45	23	68
29	9	5	14
30	33	21	54
31	4	1	5
32	2	2	4
33	11	9	20
34	6	4	10
35	17	7	24
36	3	5	8
<b>TOTAL</b>	596	379	975

La variación intrapoblacional se observa en las siguientes gráficas con las medias de los caracteres merísticos en cada OGU (Anexo 2, Figuras 5 a 8).

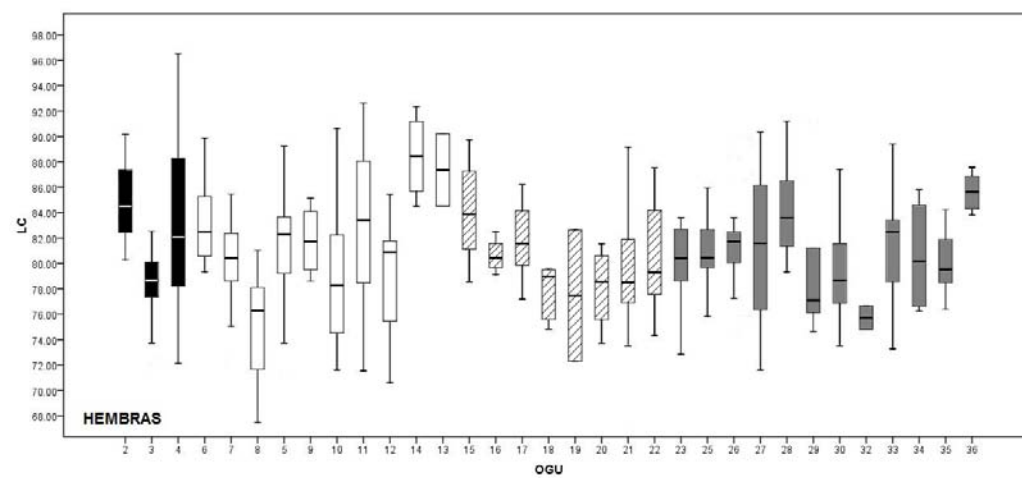
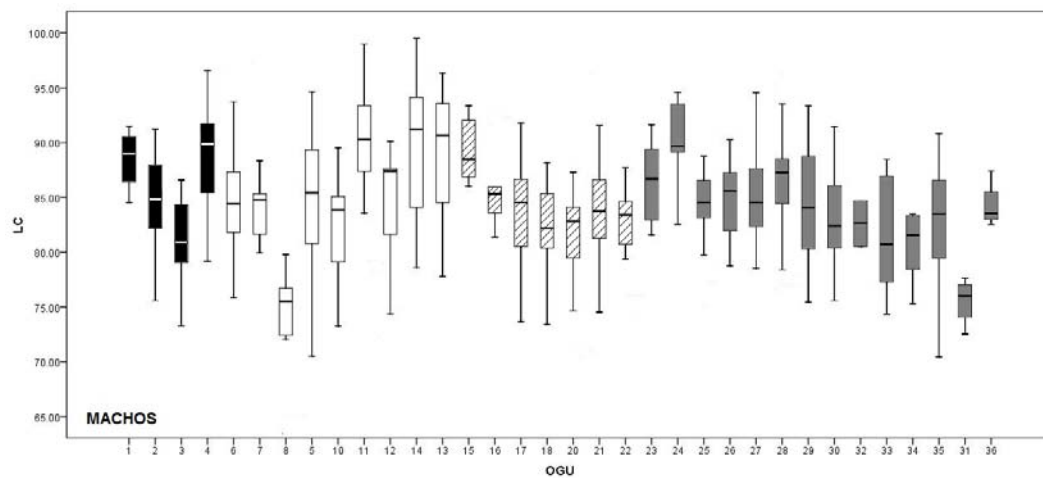
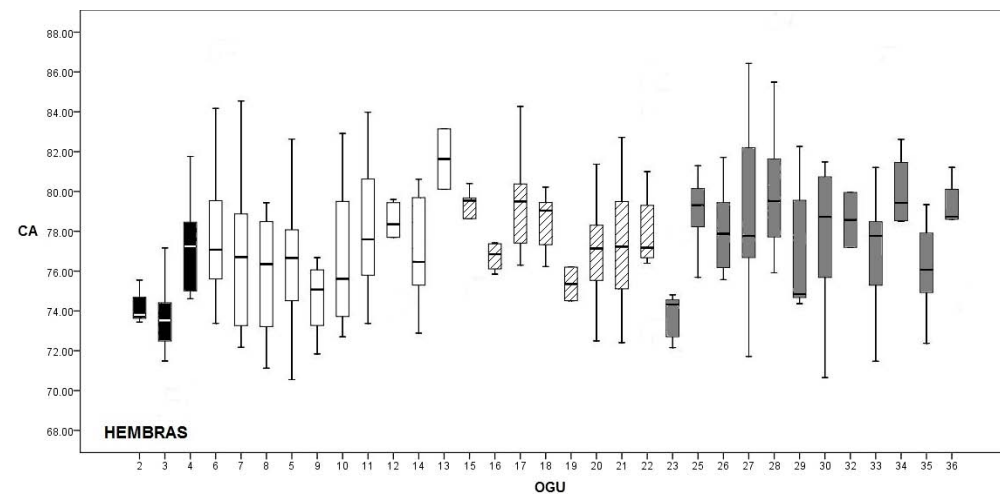
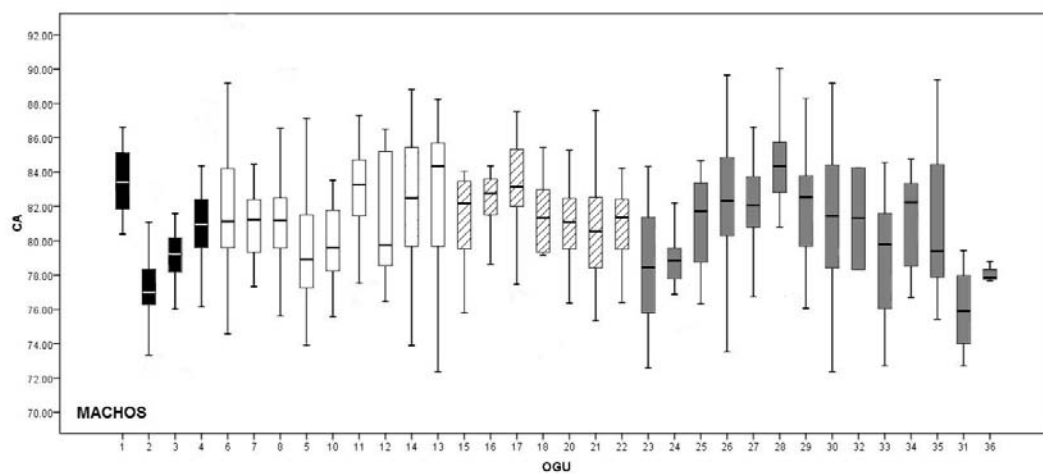


Figura 5. Graficas exploratorias de las variables cuerda alar (CA) y longitud de cola (LC). De izquierda a derecha: *A. virenticeps* (cajas negras), *A. brunneinucha* de México (cajas blancas), *A. brunneinucha* de Centroamérica (cajas rayadas) y *A. brunneinucha* de Sudamérica (cajas blancas). Las medidas están en mm (– media, □ error estándar, ⊥ desviación estándar).

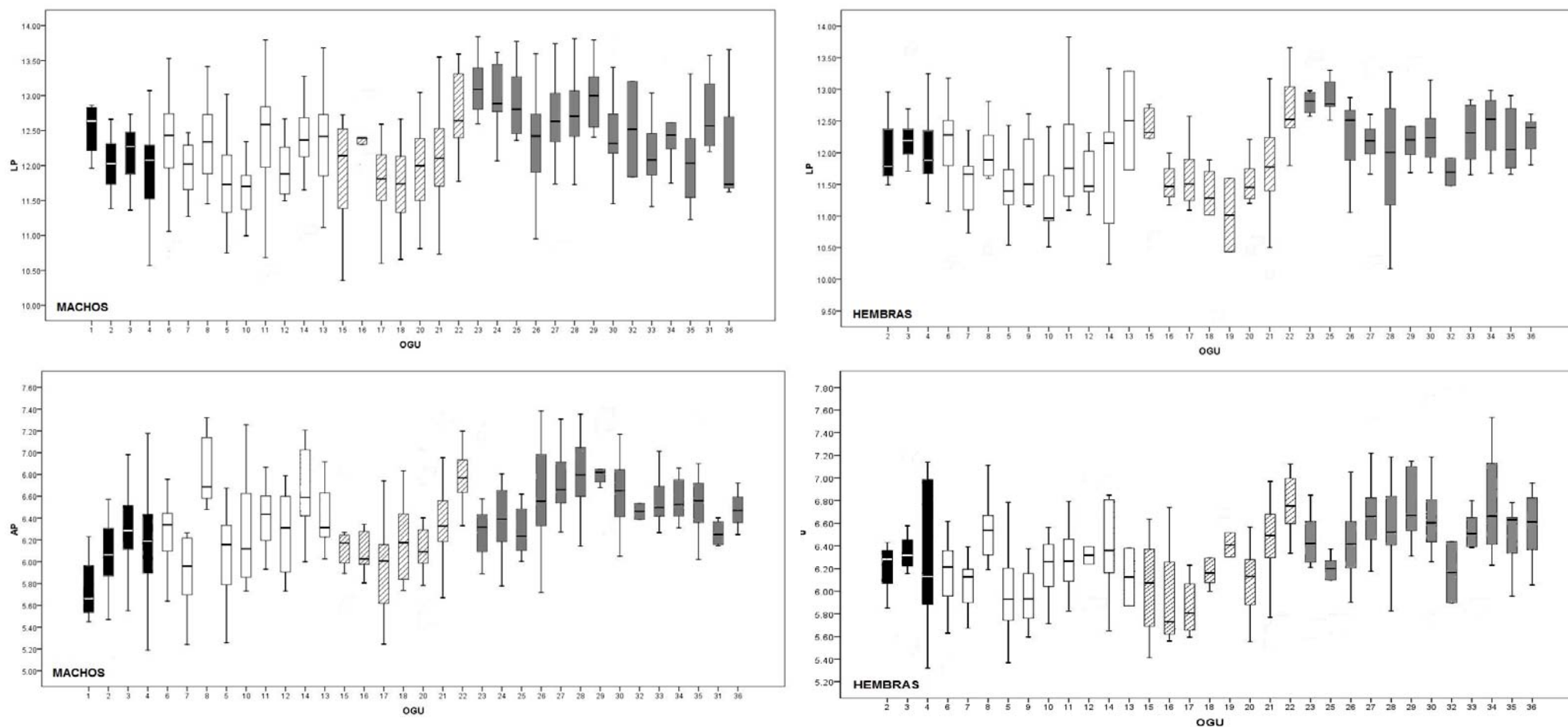


Figura 6. Gráficas exploratorias de las variables longitud (LP) y ancho de pico (AP). De izquierda a derecha: *A. virescens* (cajas negras), *A. brunneinucha* de México (cajas blancas), *A. brunneinucha* de Centroamérica (cajas rayadas) y *A. brunneinucha* de Sudamérica (cajas blancas). Las medidas están en mm (— media, □ error estándar, ⊥ desviación estándar).

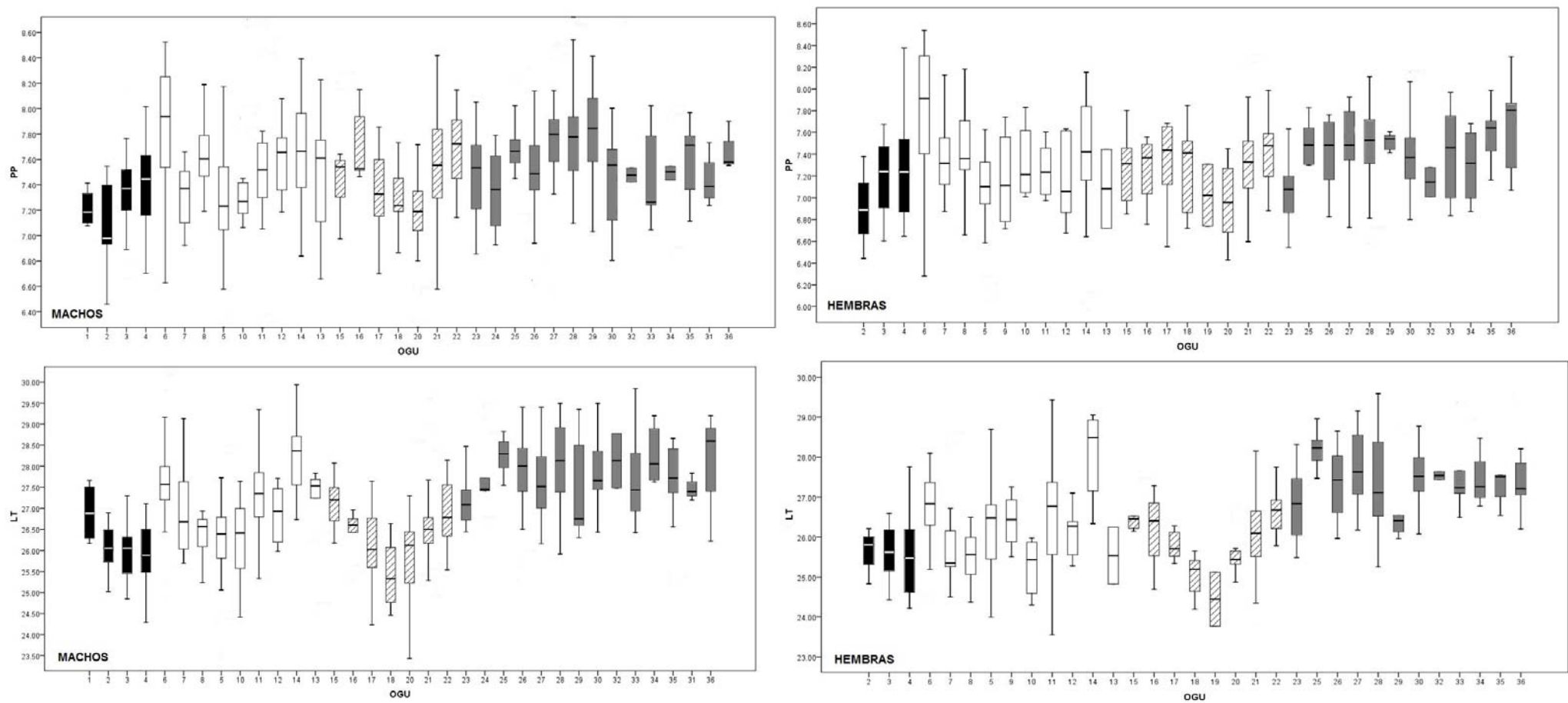


Figura 7. Graficas exploratorias de las variables profundidad de pico (PP) y longitud de tarso (LT). De izquierda a derecha: *A. virenticeps* (cajas negras), *A. brunneinucha* de México (cajas blancas), *A. brunneinucha* de Centroamérica (cajas rayadas) y *A. brunneinucha* de Sudamérica (cajas blancas). Las medidas están en mm (– media, □ error estándar, ⊥ desviación estándar).

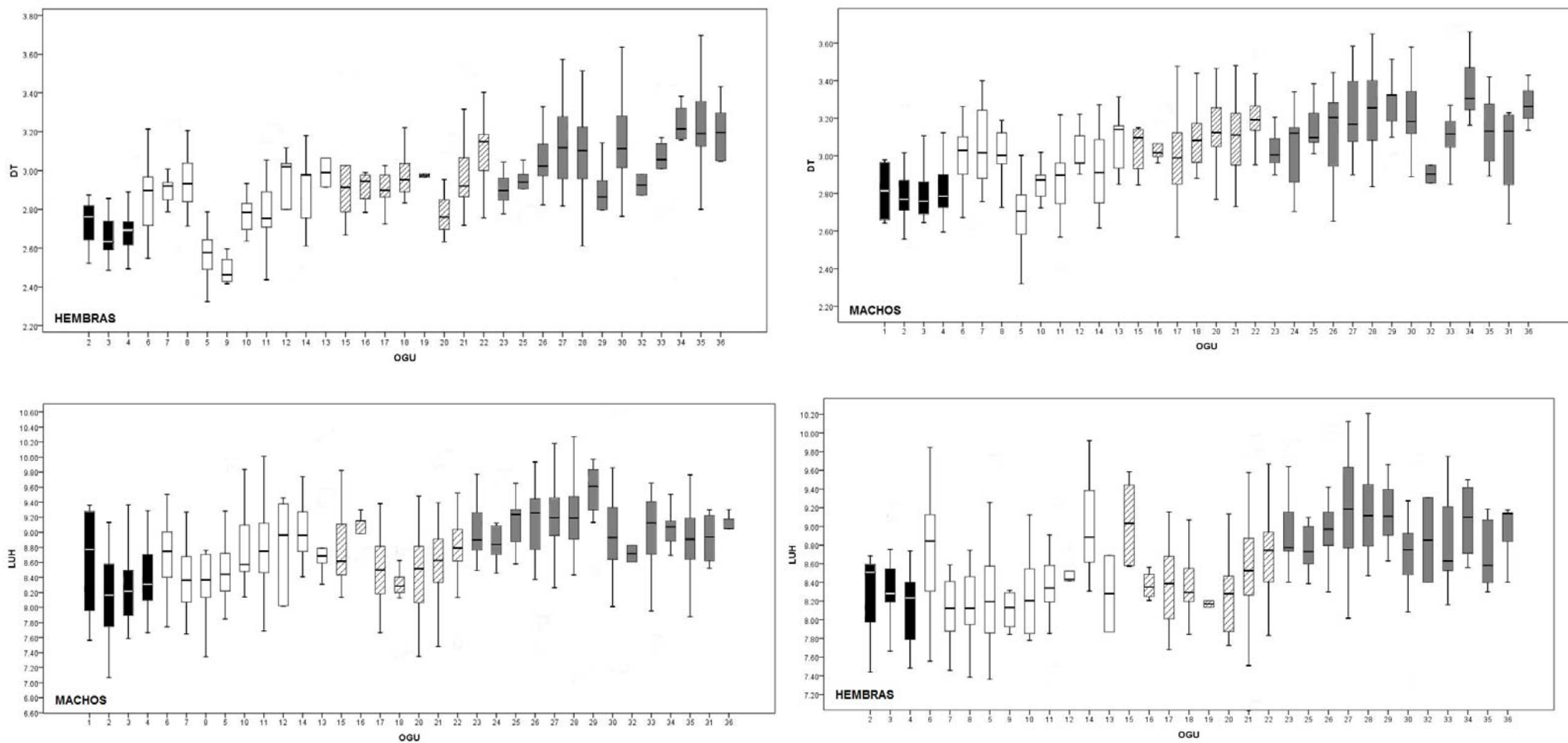


Figura 8. Gráficas exploratorias de las variables diámetro de tarso (DT) y longitud de la uña de la falange (LUH). De izquierda a derecha: *A. virenticeps* (cajas negras), *A. brunneinucha* de México (cajas blancas), *A. brunneinucha* de Centroamérica (cajas rayadas) y *A. brunneinucha* de Sudamérica (cajas blancas). Las medidas están en mm (— media, □ error estándar, ⊥ desviación estándar).

En la gráfica del carácter cuerda al ar (CA) (Figura 5) se observa que las poblaciones presentan tamaños relativamente similares, sin que se aprecie algún patrón claro. El carácter longitud de cola (LC) (Figura 5) presenta una clina, que es más clara en la gráfica de las hembras, donde las poblaciones del sur de México (OGU 13) y norte de Centroamérica (OGU 14) tienen cola larga y su tamaño va disminuyendo hacia el sur, hasta las poblaciones del centro de Centroamérica (Nicaragua, OGU's 18 y 19) las cuales presentan la cola un poco más corta.

Las gráficas de la longitud de pico (LP) y ancho de pico (AP) (Figura 6) muestran que las poblaciones de Sudamérica presentan un pico ligeramente más grande. Se observa una ligera tendencia a aumentar de tamaño desde Centroamérica hacia las poblaciones del norte de Sudamérica. En cuanto a la profundidad de pico (PP) (Figura 7) no se observa alguna tendencia.

El carácter longitud de tarso (LT) (Figura 7) presenta una clina de aumento de tamaño desde las poblaciones de Nicaragua (OGU 19) con los valores más chicos, hacia el norte y hacia el sur. Así mismo se observa que las poblaciones de Sudamérica son las que presentan una mayor longitud de tarso.

Finalmente, en las gráficas del diámetro del tarso (DT) y longitud de la uña del hálux (Figura 8) se observa una ligera clina, con las poblaciones más pequeñas en México y las más grandes en Sudamérica.

Para el análisis de componentes principales se extrajeron los tres primeros componentes, que en total explican el 77.7% (machos) y el 77.5% (hembras) de la variación dentro del complejo. Los eigenvalores obtenidos se muestran en la Tabla 4 (machos) y en la Tabla 5 (hembras). La distribución de las OGU's con base en los tres componentes se muestran en las Figuras 9 (machos) y 10 (hembras).

Tabla 4. Eigenvalores para los componentes principales de machos. Las variables que explican la mayor cantidad de variación se marcan en negritas ( $p > 0.70000$ ).

Carácter	Componente 1	Componente 2	Componente 3
CA	0.436133	-0.645605	-0.561859
LC	0.207449	<b>-0.895993</b>	0.226300
LP	<b>0.741730</b>	-0.032918	0.398701
AP	0.694407	0.431754	-0.127633
PP	<b>0.794390</b>	0.037631	-0.273543
LT	<b>0.836587</b>	0.011352	0.283335
DT	<b>0.724743</b>	0.244463	-0.319968
LUH	<b>0.878904</b>	-0.027895	0.231152
Var. Expl.	3.894269	1.469191	0.853065
Prp. Total	0.486784	0.183649	0.106633



Tabla 5. Eigenvalores para los componentes principales de hembras. Las variables que explican la mayor cantidad de variación se marcan en negritas ( $p > 0.70000$ ).

Caracter	Componente 1	Componente 2	Componente 3
CA	0.604077	0.517346	-0.425293
<b>LC</b>	0.396020	<b>0.760929</b>	0.174838
LP	0.660621	-0.158220	0.607528
AP	0.602023	-0.669564	-0.015566
PP	0.697738	-0.033162	-0.267963
<b>LT</b>	<b>0.842564</b>	0.175445	0.256135
<b>DT</b>	<b>0.723147</b>	-0.279166	-0.436311
<b>LUH</b>	<b>0.901772</b>	-0.032215	0.091342
Var. Expl.	3.853478	1.430862	0.916896
Prp. Total	0.481685	0.178858	0.114612

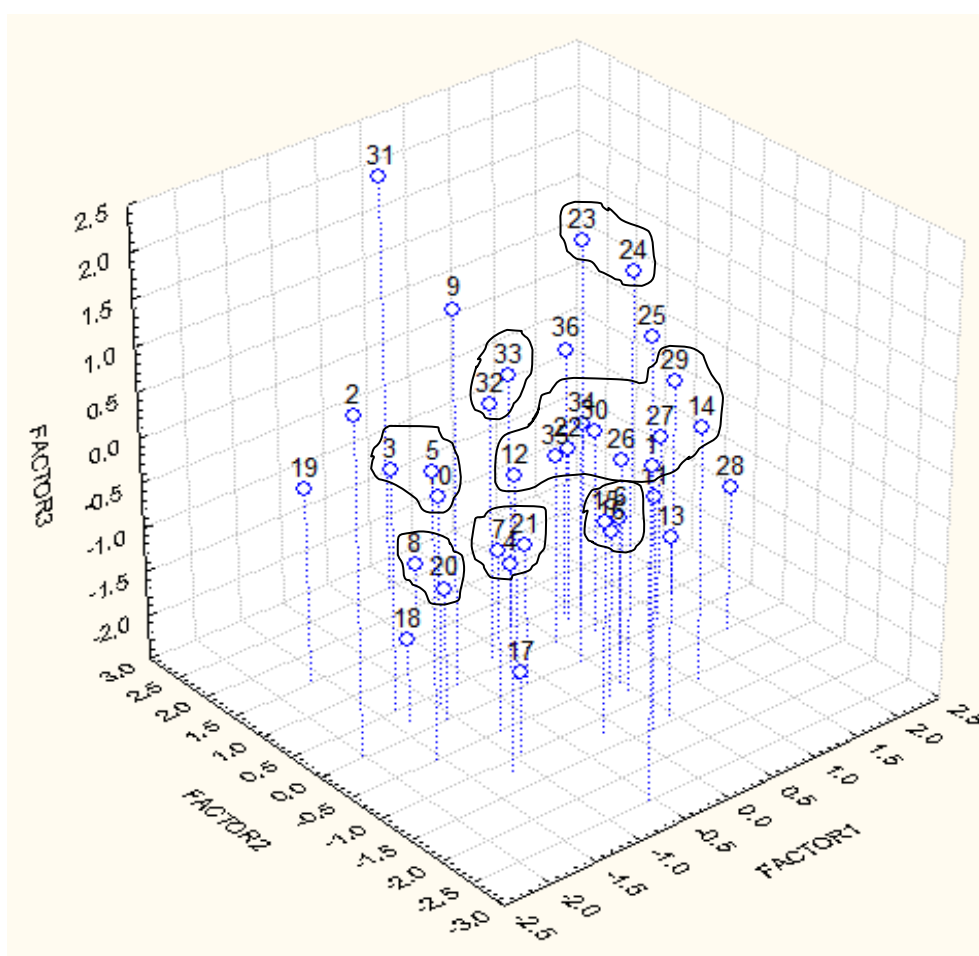


Figura 9. Análisis de componentes principales para los machos. Los conjuntos representan las agrupaciones de OGU's más cercanas.

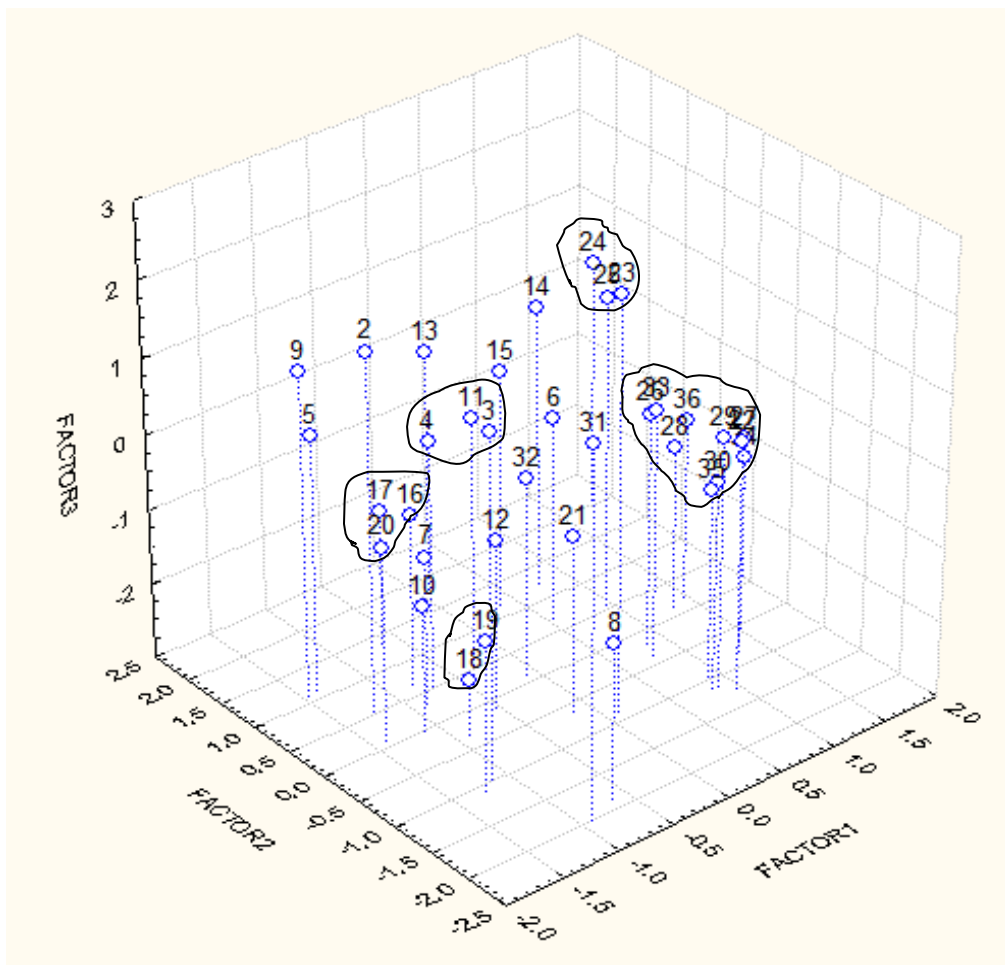


Figura 10. A nálisis d e co mponentes p rincipales p ara l as h embras. Los c onjuntos representan las agrupaciones de OGU's más cercanas.

Los caracteres que explican la mayor cantidad de la variación en los machos son (por orden de importancia): longitud de cola, longitud de la uña del hálux, longitud de tarso, profundidad de pico, longitud de pico y diámetro de tarso. En el caso de las hembras son: longitud de la uña del hálux, longitud de tarso, longitud de cola y diámetro de tarso (Tablas 4 y 5). Estos resultados sugieren que lo importante para la agrupación de las OGU's es el tamaño de las patas y cola en ambos sexos, además de la forma y el tamaño del pico en los machos.

En la gráfica del PCA de los machos (Figura 9), se observa que las poblaciones de la sierra de Chiapas y algunas de Sudamérica (OGU's 12, 14, 22, 26, 29, 30, 34 y 35) mantienen una ubicación cercana en el espacio, por lo que son más similares entre sí. Así mismo se encuentran relativamente cerca de las poblaciones de Ecuador (OGU's 32 y 33). Este patrón coincide con el presentado en las gráficas de

valores promedio del carácter LT, más perceptible en el caso de los machos. En cambio, en la gráfica de las hembras (Figura 10) se observa un mayor número de OGU's cercanas del lado derecho, en la que todas las poblaciones corresponden a Sudamérica (OGU's 22, 26 a 30 y 33 a 36). Este patrón es similar al encontrado en las gráficas de las medias de los caracteres LT, DT y LUH donde estas poblaciones presentan un tamaño más grande. Las poblaciones de Honduras y Costa Rica se ubican con cierta cercanía (OGU's 16, 17 y 20) ya que mantienen relativamente las mismas dimensiones. Algo similar ocurre con las poblaciones de Nicaragua (OGU's 18 y 19) las cuales se ubican muy cercanas entre sí; este patrón es apoyado por algunas de las gráficas de las medias (LP y LT) en donde se observan como poblaciones de tamaño pequeño. Las poblaciones que se ubican sobre la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico Transversal y la Sierra Norte de Oaxaca (OGU's 3, 4 y 11 respectivamente) también aparecen en la gráfica relativamente cerca y en las gráficas exploratorias se observan con tamaños similares. Las poblaciones de Venezuela y Colombia (OGU's 23, 24 y 25) se encuentran también cercanas entre sí, son similares en tamaño con poblaciones más grandes hacia Colombia, éstas se ubican en el norte de Sudamérica sobre la Cordillera de Venezolana.

Se muestra así mismo una separación de las OGU's 8 (Los Tuxtlas, Veracruz) en el caso de las hembras (Figura 10) y de la 31 (oeste de Ecuador) en los machos (Figura 9). Lo que concuerda con lo que se presentó en las gráficas promedios de los caracteres LC y AP.

El Análisis Discriminante aplicado a cada sexo no mostró un patrón claro de separación de las OGU's, sin embargo, en ambos fue significativo. En el caso de los machos, las tres primeras Funciones Canónicas explican el 77.07% de la varianza (Tabla 6). El análisis fue significativo en las tres funciones (Función 1,  $\lambda$  Wilks= 0.189,  $gl= 224$ ,  $p= 0.00$ ; Función 2,  $\lambda$  Wilks= 0.343,  $gl= 186$ ,  $p= 0.00$ ; Función 3,  $\lambda$  Wilks= 0.461,  $gl= 150$ ,  $p= 0.00$ ). Las variables más importantes que influyeron en la discriminación de los grupos en las Funciones 1 y 3 fueron AP y DT, mientras que en la Función 2 fue solamente el DT (Tabla 7).

En las hembras, las tres primeras Funciones Canónicas explican el 79.49% del total de la varianza (Tabla 6). El análisis fue significativo en las tres funciones (Función 1,  $\lambda$  Wilks= 0.179,  $gl= 217$ ,  $p= 0.00$ ; Función 2,  $\lambda$  Wilks= 0.299,  $gl= 180$ ,  $p= 0.00$ ; Función 3,  $\lambda$  Wilks= 0.458,  $gl= 145$ ,  $p= 0.00$ ). Las variables más importantes que

influyeron en la discriminación de los grupos en la Función 1 fueron AP y DT, en la función 2 fue únicamente el DT y en la Función 3 fueron LP, PP y DT (Tabla 7).

Tabla 6. Resultados del análisis discriminante de las OGU's para machos y hembras.

SEXO	Función	Valores Propios	% de Varianza	% Acumulado
Machos	1	1.6953	0.459	0.459
	2	0.808	0.2187	0.6777
	3	0.34351	0.093	0.7707
SEXO	Función	Valores Propios	% de Varianza	% Acumulado
Hembras	1	2.09802	0.5055	0.5055
	2	0.66751	0.1609	0.6664
	3	0.53353	0.1285	0.7949

Tabla 7. Coeficientes de las Funciones Discriminantes Canónicas. El porcentaje se refiere a la variación explicada por cada Función Canónica en el hiperespacio. Los números en negritas indican las variables con mayor importancia en el análisis.

SEXO	VARIABLES	FUNCIÓN 1	FUNCIÓN 2	FUNCIÓN 3
Machos	CA	0.0531	-0.1038	-0.18326
	LC	-0.0674	0.1708	-0.0657
	LP	0.2496	0.0742	0.82119
	<b>AP</b>	<b>1.2856</b>	0.4404	<b>1.45903</b>
	PP	-0.2302	0.6595	-0.9965
	LT	0.5442	0.5017	0.02846
	<b>DT</b>	<b>2.5773</b>	<b>-3.2953</b>	<b>-1.80653</b>
	LUH	0.5083	0.3070	-0.20567
	(Constante)	-35.1301	-20.9508	15.05083
	Hembras	CA	-0.02888	0.02285
LC		0.06000	-0.13971	0.04508
<b>LP</b>		-0.03114	0.31372	<b>1.34443</b>
<b>AP</b>		<b>-1.08668</b>	0.79163	0.78855
<b>PP</b>		0.44186	-0.50695	<b>-1.05299</b>
LT		-0.55968	-0.66277	0.09382
<b>DT</b>		<b>-3.76343</b>	<b>2.08464</b>	<b>-1.38158</b>
LUH		-0.76912	-0.43986	-0.01658
(Constante)		33.86148	19.82780	3.41646

En el fenograma obtenido con los valores promedio de los caracteres merísticos de los machos (Figura 11 y 13) se observan dos grupos, el primero une todas las OGU's de México y Centroamérica con la del oeste de Ecuador y el segundo grupo está formado por prácticamente todas las OGU's de Sudamérica. Destaca el caso de la OGU 8 (Los Tuxtlas, Veracruz), la cual se separa totalmente de las OGU's de México y es similar a las de Centroamérica, específicamente a la población del sur de Nicaragua. Sin embargo, la población del norte de la Sierra Madre Occidental (SMOcN) aparece

excluida de ambos grupos. Estos resultados sugieren que las poblaciones de México y Centroamérica son más similares entre sí con respecto a las de Sudamérica.

En el fenograma de las hembras (Figura 12 y 14) se forman dos grupos, sin embargo no aparecen tan claramente definidos como en el caso de los machos. Ambos grupos contienen OGU's de Centroamérica, la diferencia entre ellos es que las OGU's de México se encuentran en uno y las de Sudamérica en el otro. Por lo tanto, se puede deducir que en el caso de las hembras, las poblaciones que presentan una menor similitud son las de México con las de Sudamérica. Y ambas comparten similitudes con las poblaciones de Centroamérica.

En ambos casos (machos y hembras), las poblaciones de *A. vi renticeps* (OGU's 1 a 4) son similares a las poblaciones mexicanas de *A. brunneinucha*, ya que aparecen mezcladas y no forman un solo grupo. Del análisis de ambos fenogramas se obtiene que las poblaciones de Sudamérica presentan menor similitud con las poblaciones mexicanas. A su vez, las poblaciones mexicanas y centroamericanas poseen mayor similitud entre sí. Estos resultados concuerdan con los obtenidos, de manera general, en las gráficas de promedios de cada variable.

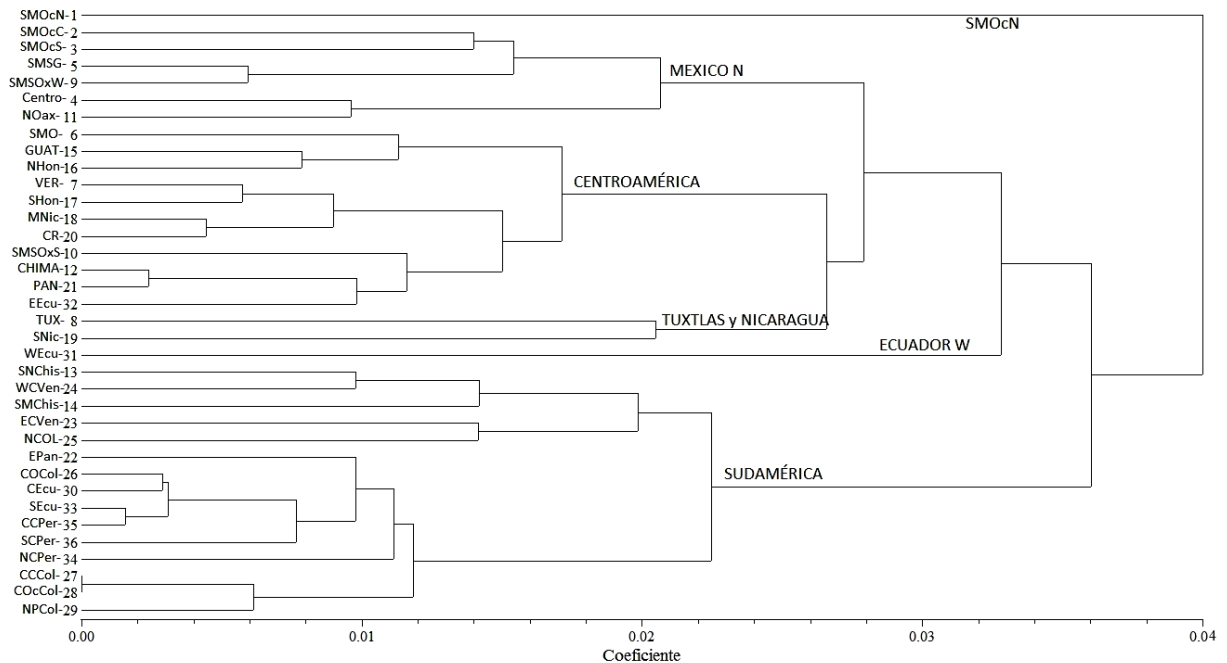


Figura 1 1. A agrupaciones de OGU's obtenidas de los caracteres morfológicos para los machos.

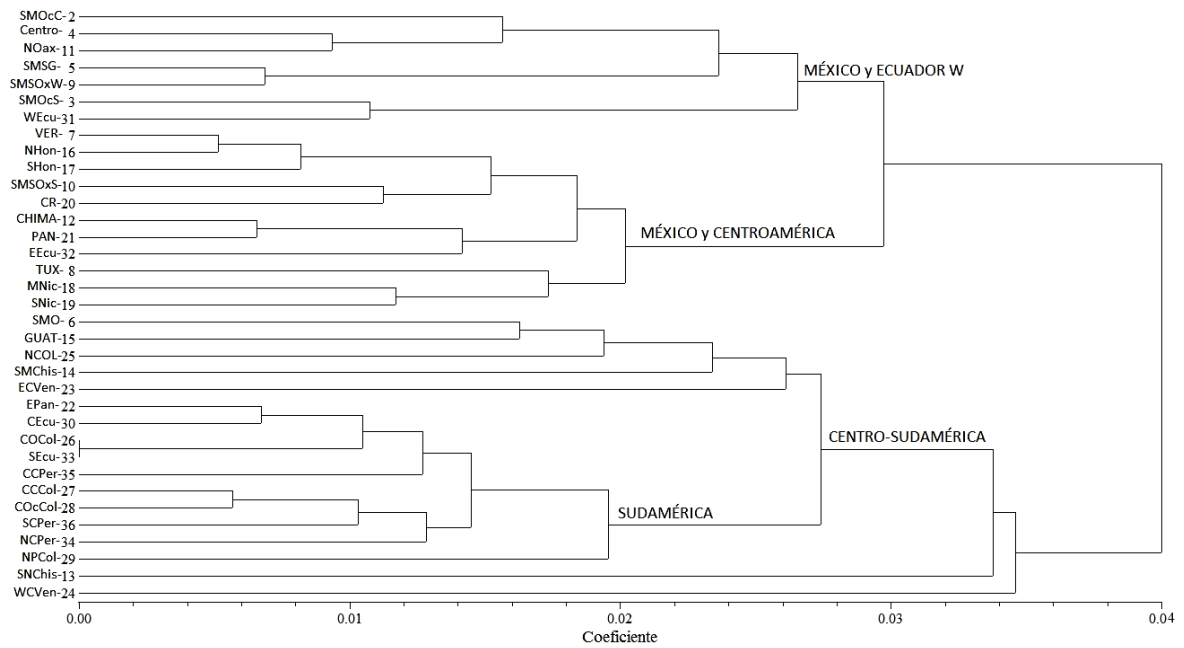


Figura 1 2. A agrupaciones d e OGU's o bttenidas de los ca racteres m erísticos p ara l as hembras.

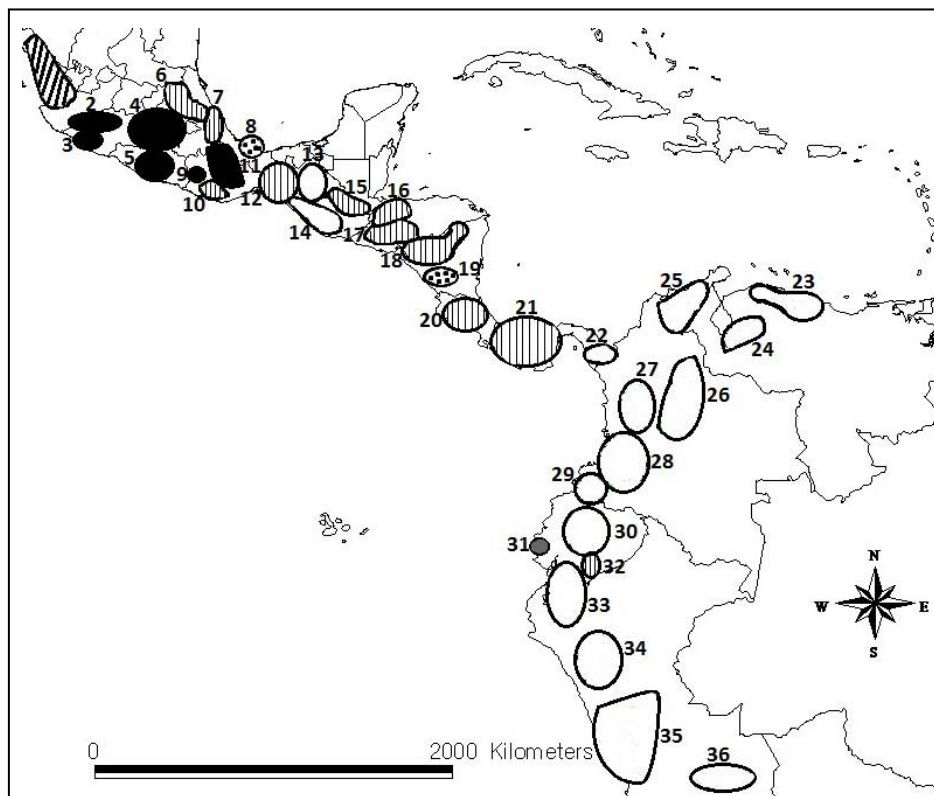


Figura 13. Similitud entre OGU's con base en el fenograma m erístico de los machos. Los símbolos y colores iguales identifican OGU's similares.

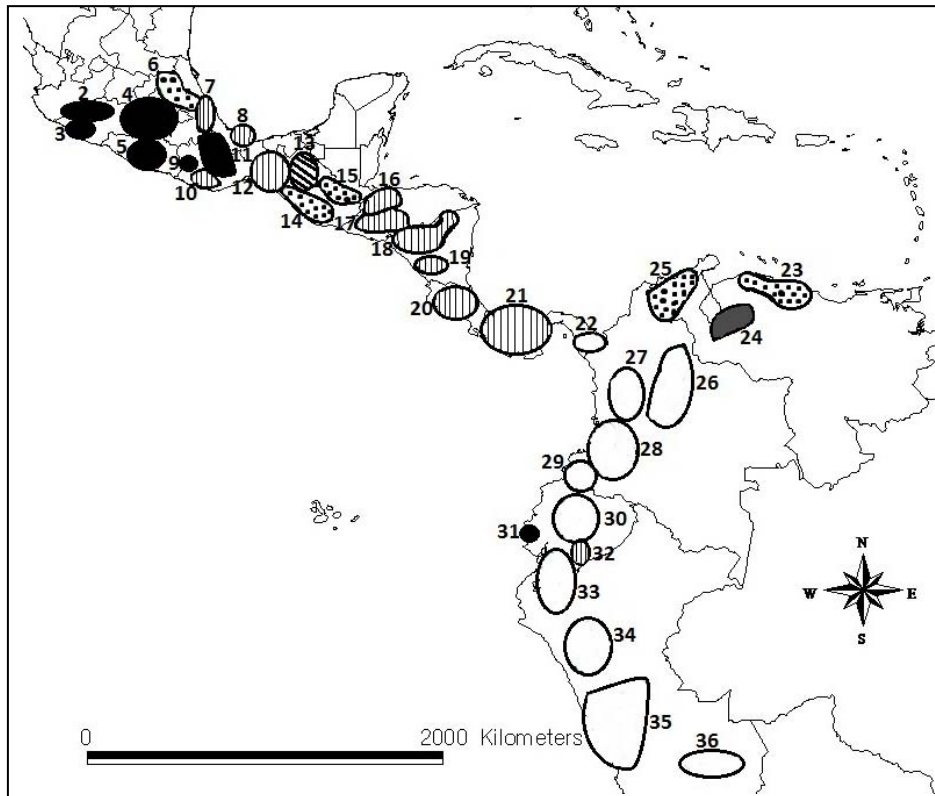


Figura 14. Similitud entre OGU's con base en el fenograma merístico de las hembras. Los símbolos y colores iguales identifican OGU's similares.

### Variación dentro de los grupos genéticos.

Para abordar el aspecto genético, se tomó como referencia el cladograma obtenido a través de caracteres genéticos por Navarro-Sigüenza *et. al.* (2008), en el que se analizaron las relaciones filogenéticas en tre *Arremon br unneinucha* y *A. vi renticeps* (Figura 15).

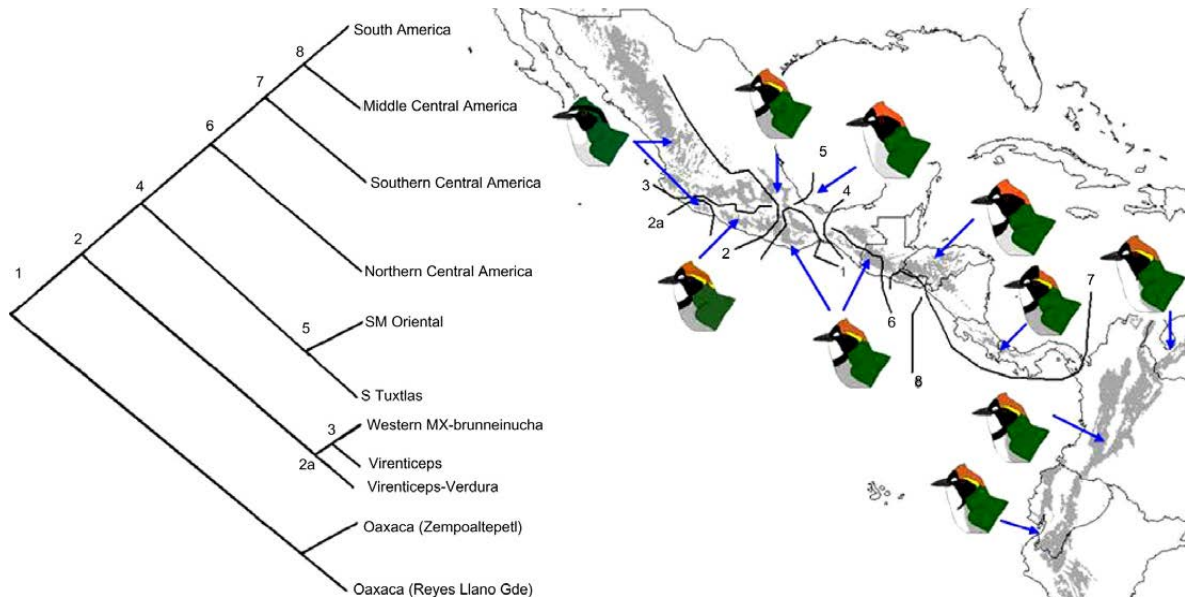


Figura 15. Relaciones filogenéticas entre *Arremon brunneinucha-virenticeps* ligadas a los patrones de plumaje. Los números en los nodos denotan eventos de divergencia (Navarro-Sigüenza *et. al.* 2008).

Para probar la relación entre los grupos genéticos y los morfológicos, se realizó un Análisis Canónico Discriminante con el total de ejemplares, separando a los individuos en grupos *a priori* con base en la hipótesis filogenética de Navarro-Sigüenza *et. al.* (2008).

En el caso de los machos, las tres primeras funciones canónicas explicaron el 87.9% del total de la varianza (Tabla 8). El análisis fue significativo para las tres funciones (Función 1:  $\lambda$  Wilks= 0.206,  $p=0.00$ ,  $gl=72$ ; Función 2:  $\lambda$  Wilks= 0.457,  $p=0.00$ ,  $gl=56$ ; Función 3:  $\lambda$  Wilks= 0.656,  $p=0.00$ ,  $gl=42$ ). Para la Función 1 las variables más importantes que influyeron en la separación de los grupos fueron AP y DT, para la Función 2 fueron el LT y DT y en la Función 3 fueron AP, PP y DT (Tabla 9).

En el caso de las hembras, las tres primeras funciones canónicas explicaron el 89% del total de la varianza (Tabla 8). El análisis fue significativo en las tres funciones (Función 1,  $\lambda$  Wilks= 0.203,  $p=0.00$ ,  $gl=72$ ; Función 2,  $\lambda$  Wilks= 0.482,  $p=0.00$ ,  $gl=56$ ; Función 3,  $\lambda$  Wilks= 0.672,  $p=0.00$ ,  $gl=42$ ). Para la Función 1 las variables más importantes que influyeron en la separación de los grupos fueron AP, DT y LUH, para la Función 2 fueron AP y DT y en la Función 3 fueron AP, PP y DT (Tabla 9).



Tabla 8. Resultados del análisis discriminante para machos y hembras.

SEXO	Función	Valores Propios	% de Varianza	% Acumulado	Correlación Canónica
Machos	1	1.223	58.0	58.0	0.742
	2	0.435	20.6	78.6	0.551
	3	0.197	9.3	87.9	0.405
Hembras	1	1.373	62.6	62.6	0.761
	2	0.395	18.0	80.6	0.532
	3	0.184	8.4	89.0	0.394

Tabla 9. Coeficientes de las Funciones Discriminantes Canónicas obtenidas a partir de las 8 variables morfométricas. El porcentaje se refiere a la variación explicada por cada Función Canónica en el hiperespacio. Los números en negritas indican las variables con mayor importancia en el análisis.

SEXO	VARIABLES	FUNCIÓN 1	FUNCIÓN 2	FUNCIÓN 3
Machos	CA	-0.002	-0.097	0.115
	LC	-0.048	0.135	0.000
	LP	0.241	-0.066	-0.343
	<b>AP</b>	<b>1.002</b>	0.054	<b>-2.399</b>
	<b>PP</b>	-0.413	0.458	<b>1.472</b>
	<b>LT</b>	0.481	<b>0.604</b>	0.259
	<b>DT</b>	<b>3.032</b>	<b>-3.044</b>	<b>1.706</b>
	LUH	0.568	0.403	-0.284
	(Constante)	-29.256	-17.059	-10.580
<b>SEXO</b>	<b>VARIABLES</b>	<b>FUNCIÓN 1</b>	<b>FUNCIÓN 2</b>	<b>FUNCIÓN 3</b>
Hembras	CA	0.049	-0.008	0.055
	LC	-0.082	0.104	-0.033
	LP	0.042	-0.469	-0.366
	<b>AP</b>	<b>0.748</b>	<b>-1.139</b>	<b>-1.825</b>
	<b>PP</b>	-0.623	0.406	<b>1.920</b>
	LT	0.536	0.705	-0.344
	<b>DT</b>	<b>3.421</b>	<b>-1.489</b>	<b>2.469</b>
	<b>LUH</b>	<b>0.735</b>	0.339	0.160
	(Constante)	-28.361	15.258	0.865

En la gráfica del análisis discriminante para los machos (Figura 16), todos los grupos aparecen con una gran superposición, sin embargo, se puede ver una ligera separación del grupo Sudamérica, cuyos individuos se distribuyen en su mayoría en el lado derecho de la gráfica. Los grupos Virenticeps y WMX-brunnei parecen estar muy relacionados y aparecen casi con la misma distribución, en el lado izquierdo. De igual forma, la mayoría de los individuos de los grupos Oaxaca N (Zem) y Norte de Centro Amé tienen una distribución similar, ubicándose en la parte superior. El grupo de los Tuxtla a pesar de contar con pocos individuos, se distribuye en la parte inferior, ligeramente hacia la derecha. Los demás grupos no presentaron alguna discriminación

del resto, sus individuos se distribuyen a lo largo de las dos Funciones Discriminantes, totalmente superpuestos con los demás.

En el caso de las hembras (Figura 17), también el grupo de Sudamérica presenta una clara distribución en el lado derecho. Los Tuxtlas solamente en la parte inferior. Los grupos de W MX-brunnei, Virenticeps, Oaxaca N (Zem) y Oaxaca S (Rey) sólo se distribuyen en el lado izquierdo de la gráfica, con valores negativos respecto a la primera Función Discriminante. El resto de los grupos se distribuyen por todo el espacio bidimensional de las dos funciones.

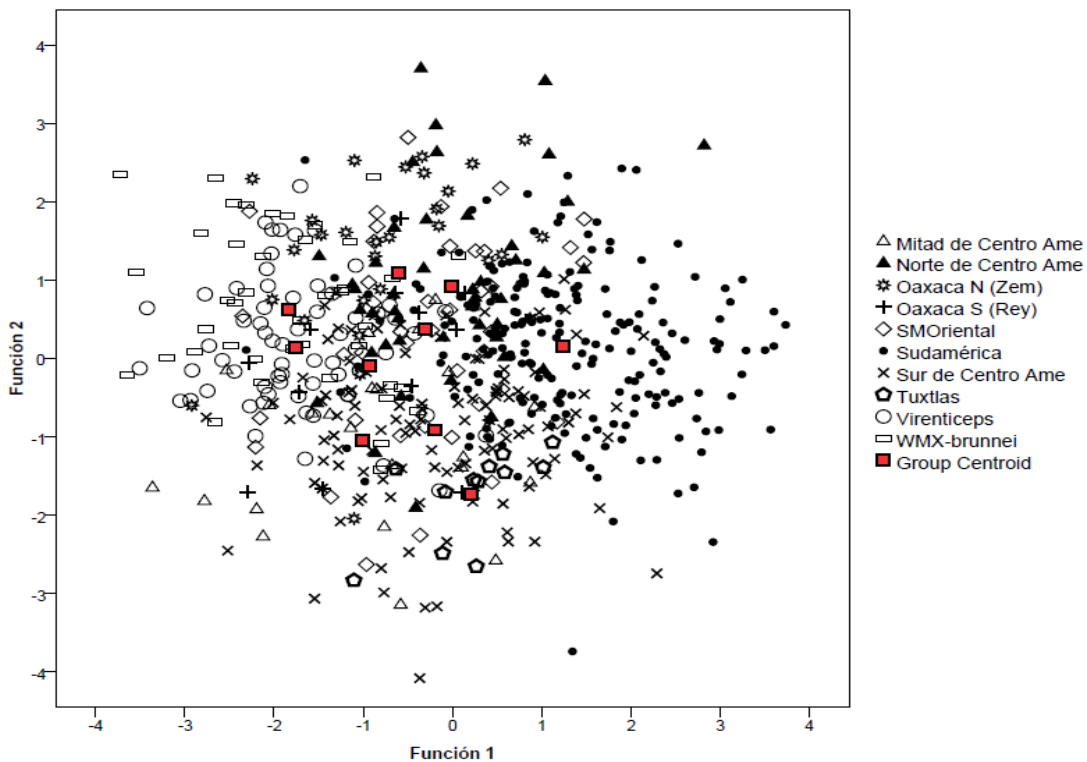


Figura 16. Análisis canónico discriminante para los machos, obtenido a partir de las medidas morfológicas de todos los ejemplares, agrupados con base en la hipótesis filogenética.

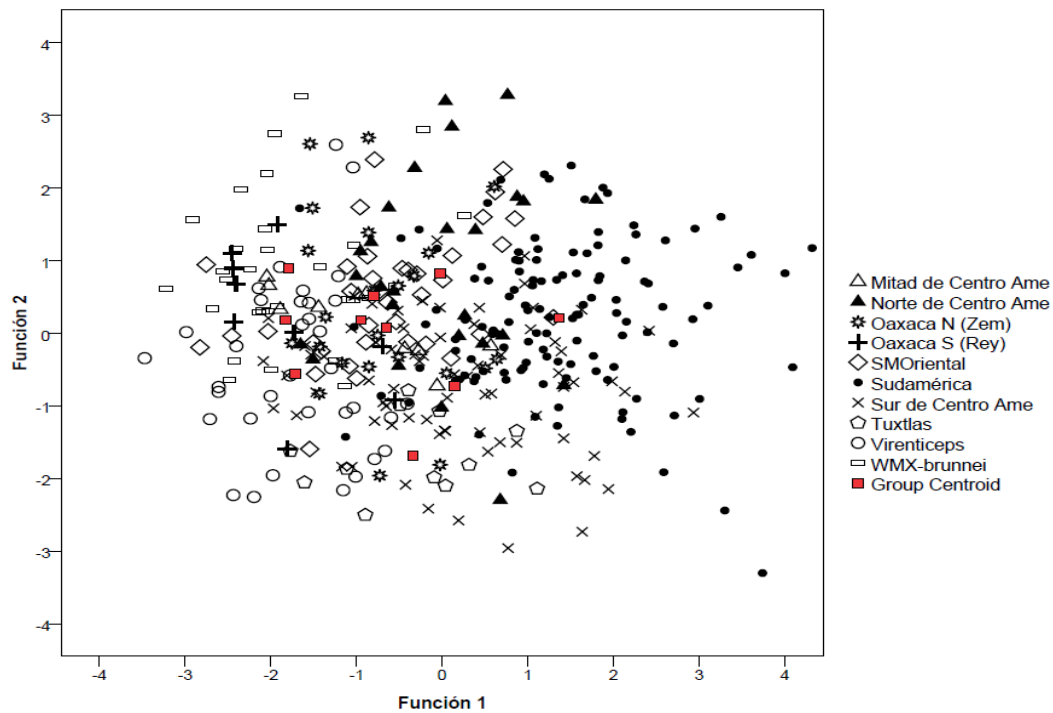


Figura 17. Análisis canónico discriminante para las hembras, obtenido a partir de las medidas morfológicas de todos los ejemplares, a agrupados con base en la hipótesis filogenética.

### Caracterización bioclimática

Con el análisis de componentes principales se extrajeron los primeros tres componentes, los cuales explicaron el 85.47% del total de la varianza. Los eigenvalores se presentan en la Tabla 10.

Tabla 10. Eigenvalores para los componentes principales de las variables climáticas. Las variables que explican la mayor cantidad de variación se marcan en negritas.

VARIABLE	COMPONENTE 1	COMPONENTE 2	COMPONENTE 3
<b>Alt (Altitud)</b>	<b>-0.900</b>	-0.369	0.100
Bio_1 (Temp. media anual)	0.896	0.397	-0.193
Bio_2 (Rango diurno medio de temp.)	-0.495	0.557	0.121
<b>Bio_3 (Isotermalidad)</b>	0.147	<b>-0.719</b>	-0.487
Bio_4 (Temp. estacional)	-0.159	0.697	-0.476
Bio_5 (Temp. máx. del mes más cálido)	0.727	0.660	-0.068
<b>Bio_6 (Temp. mín. del mes más frío)</b>	<b>0.945</b>	0.065	-0.295

VARIABLE	COMPONENTE 1	COMPONENTE 2	COMPONENTE 3
<b>Bio_7 (Rango anual de temp.)</b>	-0.430	<b>0.743</b>	0.335
Bio_8 (Temp. media del cuarto más húmedo)	0.859	0.478	-0.132
<b>Bio_9 (Temp. media del cuarto más seco)</b>	<b>0.915</b>	0.301	-0.235
Bio_10 (Temp. media del cuarto más cálido)	0.851	0.505	-0.117
<b>Bio_11 (Temp. media del cuarto más frío)</b>	<b>0.915</b>	0.254	-0.287
<b>Bio_12 (Precipitación anual)</b>	0.695	-0.389	<b>0.565</b>
Bio_13 (Precipitación del mes más húmedo)	0.574	-0.012	0.733
Bio_14 (Precipitación del mes más seco)	0.517	-0.664	0.173
<b>Bio_15 (Precipitación estacional)</b>	-0.348	<b>0.766</b>	0.210
<b>Bio_16 (Precipitación del cuarto más húmedo)</b>	0.557	-0.034	<b>0.735</b>
Bio_17 (Precipitación del cuarto más seco)	0.534	-0.694	0.157
<b>Bio_18 (Precipitación del cuarto más cálido)</b>	0.420	-0.308	<b>0.595</b>
Bio_19 (Precipitación del cuarto más frío)	0.621	-0.581	0.096
Var. Expl.	45.029	26.656	13.792
<b>Prp. Total</b>	45.029	71.685	85.47

Después de realizar los análisis de correlación con las variables (bioclimáticas y geográficas) más importantes, se obtuvieron los siguientes resultados:

Se encontró una correlación negativa con la latitud y las variables LP, AP, LT, DT y LUH tanto en los machos como en las hembras. Además de la variable CA en el caso de las hembras (Tabla 11).

Tabla 11. Correlación entre latitud y las variables morfológicas.

SEXO	VARIABLE	$r^2$	$r$	$p$
Machos	LP	0.05	-0.24	0.00
	AP	0.15	-0.38	0.00
	LT	0.18	-0.43	0.00
	DT	0.32	-0.57	0.00
	LUH	0.13	-0.36	0.00
Hembras	CA	0.02	-0.14	0.03
	LP	0.06	-0.25	0.00
	AP	0.18	-0.42	0.00
	LT	0.23	-0.48	0.00
	DT	0.34	-0.58	0.00
	LUH	0.18	-0.43	0.00

Se encontró una correlación positiva con el rango de temperatura anual (Bio\_7) y las variables CA, LP, AP, LT, DT y LUH en los machos. En el caso de las hembras la correlación fue positiva con los caracteres AP, LT, DT y LUH y una ligera correlación negativa con la LC (Tabla 12).

Tabla 12. Correlación entre el rango de temperatura anual y las variables morfológicas.

SEXO	VARIABLE	$r^2$	$r$	$p$
Machos	CA	0.01	0.12	0.04
	LP	0.08	0.28	0.00
	AP	0.08	0.28	0.00
	LT	0.06	0.24	0.00
	DT	0.20	0.45	0.00
	LUH	0.08	0.29	0.00
Hembras	LC	0.04	-0.21	0.00
	AP	0.10	0.32	0.00
	LT	0.05	0.23	0.00
	DT	0.12	0.35	0.00
	LUH	0.07	0.27	0.00

Se encontró una correlación positiva, en los machos, entre la precipitación anual y las variables CA, LC, AP, PP y DT y una correlación negativa con la variable LC. En cuanto a las hembras, la correlación positiva se encontró únicamente en los caracteres AP y DT (Tabla 13).

Tabla 13. Correlación entre la precipitación anual y las variables morfológicas.

<b>SEXO</b>	<b>VARIABLE</b>	$r^2$	$r$	$p$
Machos	CA	0.02	0.14	0.02
	LC	0.01	-0.12	0.04
	AP	0.02	0.15	0.01
	PP	0.01	0.12	0.04
	DT	0.01	0.12	0.04
Hembras	AP	0.04	0.21	0.00
	DT	0.05	0.22	0.00

## DISCUSIÓN

### *Análisis merísticos*

La presencia de variación dentro de *A. brunneinucha* es notable, como puede observarse en las gráficas de los caracteres merísticos. Debido a esta gran variabilidad y a su distribución geográfica aislada en correspondencia con el bosque mesófilo de montaña (Brown y Kappelle 1995, Webster 1995, Foster 2001), es de esperarse que la taxonomía dentro de *Arremon brunneinucha* sea muy compleja (Parkes 1954, 1957, 1959; Paynter 1978, Peterson *et al.* 1992, Dickinson 2003).

Las diferencias entre sexos dentro de este taxón muestran el patrón general que se conoce en la mayoría de las aves, con los machos ligeramente más grandes que las hembras. Estos resultados concuerdan con el estudio morfológico realizado por Parkes (1954) con ejemplares de esta misma especie, el cual encontró que en la mayoría de las medidas registradas, los machos son ligeramente más grandes que las hembras. Sin embargo, no realizó ningún análisis estadístico que determinara si estas diferencias eran significativas. Se ha encontrado este mismo patrón en *Passer domesticus* y *Turdus migratorius* a través de estudios con caracteres morfométricos (Blem 1975, Aldrich y James 1991). En el caso de *A. brunneinucha*, se encontró dimorfismo sexual en todos los caracteres pero no en todas las OGU's (Anexo 1), lo que podría deberse al bajo número de ejemplares machos y hembras en cada una de estas OGU's, ya que la mayoría de ellas contenían entre 5 y 11 ejemplares de alguno de los sexos o incluso menos. Se presentaron diferencias entre sexos en la cuerda alar dentro de la mayoría de las OGU's, así como en la longitud de cola y el diámetro de tarso, lo que concuerda con el estudio de Aldrich y James (1991), siendo los caracteres cuerda alar y longitud de cola, los que varían entre sexos en ambas especies. En *A. brunneinucha* prácticamente no hay diferencias entre sexos en la longitud, ancho y profundidad de pico, longitud de tarso y longitud de la uña del hálux. Este patrón concuerda con el del Mirlo americano en el que tampoco se encontraron diferencias entre sexos en los caracteres pertenecientes al tarso y al pico.

Las diferencias en algunos caracteres dimórficos en aves han sido explicadas como consecuencia de la especialización en diferentes dietas de machos y hembras, dándoles un significado ecológico (Selander 1966); sin embargo, no siempre existe dimorfismo y hasta el momento no se han realizado estudios que pongan a prueba la especialización en dietas en las poblaciones de *A. brunneinucha*.

Cuando se analizan las tendencias poblacionales generales, se observa que los caracteres: cuerda alar (CA) y profundidad de pico (PP) son los menos informativos ya que presentan menor variación, mientras que, los más importantes para diferenciar entre poblaciones fueron los pertenecientes a las patas (longitud de tarso LT, diámetro de tarso DT y longitud de la uña del hálux LUH). Estos resultados son semejantes a los encontrados por Aldrich y James (1991), quienes al analizar la variación geográfica en siete caracteres de tamaño del Mirlo americano (*Turdus migratorius*) en Norteamérica, encontraron que los porcentajes de variación en ambos sexos fueron más altos en el carácter longitud de tarso y longitud de culmen. Sin embargo, a diferencia de *A. brunneinucha*, el carácter longitud de ala presentó también altos porcentajes de variación.

Los resultados de un análisis de variación del carácter “cuerda alar” en el presente estudio muestran que no es buen representante de la variación geográfica que se presenta en *Arremon brunneinucha*, siendo uno de los caracteres menos informativos, en el que no se reflejan los principales patrones. Esto se ve apoyado por algunos estudios donde se afirma que el carácter “longitud de ala” (nombrada aquí “cuerda alar”) resulta un pobre estimador del tamaño del cuerpo comparado con otras medidas más precisas (Scholander 1955, Rising 1988). Existen varios factores que pueden afectar la toma de medidas de este carácter, Rising y Somers (1989) argumentaron que cuando se mide la longitud del ala puede haber algunos errores y algunos factores que modifican la medición de esta, por ejemplo, las plumas del ala están sujetas al desgaste y al proceso de muda, por lo que la fiabilidad de la medida decrece cuando las plumas están más desgastadas. Esto puede ser especialmente importante en estudios de dimorfismo sexual, debido a que en muchas especies las diferencias en el comportamiento entre sexos llevan a diferencias sexuales en los rangos de desgaste de las plumas. Y segundo, la longitud de ala de un individuo varía de un año al otro, incluso cuando el esqueleto del ave está completamente osificado. Sin embargo, estos factores pueden afectar no sólo a este carácter, sino a cualquier medida que sea tomada en una zona donde intervengan plumas, por ejemplo, en la cuerda alar y en la longitud de la cola. Por otro lado, existen estudios en los que este carácter resultó con proporciones de varianza altas (Mosimann y James 1979, Aldrich y James 1991, Mayr 1992), además de otros estudios que defienden su uso por ser una medida fácil de tomar en pieles de museo y ejemplares vivos (James 1970, Lack 1971, Snyder y Wyley 1976, Payne 1984, Jehl y Murray 1986, Zink y Remsen 1986, Aldrich y James 1991).



En cuanto al carácter longitud de pico, en 1983 James realizó un estudio para analizar la diferenciación morfológica regional del Tordo s argento (*Agelaius phoeniceus*) en Estados Unidos, donde encontró que los ejemplares del este que se localizan en Florida son más pequeños y tienen una longitud de pico mayor que los del oeste en el centro de Colorado, cuyos ejemplares son más grandes pero presentan una longitud de pico dos milímetros menor. La variación de este carácter en *A. brunneinucha* presenta un ligero patrón similar, en ambos sexos, donde los ejemplares con el pico más grande se encuentran en el este en Sudamérica y los ejemplares con el pico más corto se localizan en las poblaciones de Nicaragua al oeste. Así mismo, Aldrich y James (1991) encontraron que el carácter longitud de pico del Mirlo americano *Turdus migratorius* presentó una variación geográfica muy baja, igual que en el caso de *A. brunneinucha*.

Uno de los caracteres más informativos de *A. brunneinucha* fue la longitud de tarso, con una gran variación a lo largo de su distribución, lo que apoya los resultados obtenidos por Rising y Somers (1989) quienes encontraron que la medida de longitud de pata (longitud de tibiotarso) es la mejor aproximación para estimar el tamaño total del cuerpo de un ave. Afirmaron que si se requiere una única variable para estimar el tamaño total del cuerpo, la longitud del tibiotarso (o posiblemente cualquier otra medida de la longitud de la pata) se aproxima mucho a las medidas multivariadas y es consistente en ambos sexos, por lo que sería la mejor opción. En el caso de *A. brunneinucha* las medidas que fueron más informativas en el estudio morfométrico fueron las de las patas. Aldrich y James (1991) encontraron que el patrón de diferenciación de este carácter no es el mismo que la tendencia general de tamaño, con una tendencia a disminuir de tamaño de norte a sur en ambos sexos. Estos resultados son parecidos a los presentados por *A. brunneinucha* únicamente en la región que va del sur de México hacia la parte media de Centroamérica.

Cabe resaltar la importancia que tuvieron las medidas del diámetro del tarso y longitud de la uña del hálux en el presente estudio, ya que han sido muy poco usadas en los estudios morfológicos de aves (Blem 1975, James 1982, James 1983, Graves 1985, Murphy 1985, Rising y Somers 1989, Aldrich y James 1991, Blackburn *et al.* 1999a, Cadena y Cuervo 2010). Estos caracteres presentaron, de una forma más marcada, el patrón general de la variación geográfica de *A. brunneinucha*. Por su parte, el carácter diámetro de tarso fue la única medida en la que se presentó un patrón claro de aumento de tamaño de norte a sur. Los resultados muestran que la longitud de la uña del hálux es

una medida que podría ser tomada en cuenta en futuros estudios morfológicos al ser tan relevante como las medidas de las patas, en cuanto al porcentaje de variación que representa.

### *Análisis geográficos*

En algunos de los caracteres analizados, resultan importantes las OGU's 18 y 19, que se localizan en la parte media-central de Centroamérica. Ambas poblaciones pertenecen a las zonas montañosas de Nicaragua y representan individuos de tamaño pequeño, sobretodo en la medida de longitud de tarso. Estas poblaciones se ubican sobre la latitud 12° N, la cual parece ser un determinante que divide los patrones de variación geográfica de *Arremon brunneninucha*, aumentando de tamaño hacia el norte y hacia el sur a partir de este punto.

A partir de los análisis métricos se puede observar la formación de dos grupos, en los que se detectan clinas dadas por el aumento o disminución de tamaño entre OGU's adyacentes. Las poblaciones de México y Centroamérica forman una unidad en tres de las ocho variables medidas (LP, LT y LUH), dentro de la cual se observan dos clinas de variación en sentido opuesto, con una disminución de tamaño de norte a sur desde Chiapas y Guatemala hasta Nicaragua seguida de un aumento de tamaño de sur a norte desde Nicaragua hasta Panamá. Las poblaciones de Sudamérica forman otro grupo en cuatro de las ocho variables medidas (LP, LT, DT y LUH) dentro del cual se aprecia una ligera tendencia a aumentar de tamaño de norte a sur desde Venezuela hasta Perú.

A pesar de que la mayoría de las poblaciones aumentan sus dimensiones en dirección norte-sur (OGU's al este de las mesetas y llanuras de la Depresión Central de Chiapas) se observan cambios importantes limitados por las áreas de tierras bajas tales como la Depresión Central de Chiapas (Priego-Santander 2003) y la depresión de Nicaragua, las cuales sirven como barrera para la dispersión de estas aves (Sánchez-González *et al.* 2008). Al sur de la depresión de Nicaragua, las poblaciones agrupadas en las OGU's de Centroamérica presentan un aumento en dimensiones de sur a norte, contrario al presente en las aves mexicanas. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en el estudio realizado por Sánchez-González *et al.* (2008), quienes analizaron la variación geográfica en las poblaciones del Cerquero verde *Chlorospingus flavopectus* y encontraron prácticamente el mismo patrón de variación norte-sur y sur-norte que *Arremon brunneninucha*, con el istmo de Tehuantepec y la depresión de

Nicaragua como barreras para la dispersión de estas aves. Este patrón también ha sido reportado por Graves (1991) para aves montanas en el Neotrópico. La tendencia reportada en las aves mexicanas por estos autores y en el presente estudio, coincide con lo reportado para especies del género *Cinnycerthia* en los Andes, en Sudamérica (Brumfield y Remsen 1996).

En Panamá, el istmo delimita la distribución de las poblaciones de Centroamérica con las de Sudamérica, debido a que se observan ligeras diferencias entre las ocho variables medidas entre las OGU's al oeste del istmo de Panamá y las OGU's al este en ambos sexos (LP, AP y LT), lo que sugiere que funciona como una barrera más para la dispersión de estas aves. Estos resultados coinciden nuevamente con los patrones de variación del Cerquero verde *Cholospingus flavopectus* (Sánchez-González *et al.* 2008), separando las poblaciones de ambas especies en dos grupos.

Con los métodos multivariados como los análisis de componentes principales pueden estudiarse muchas variables simultáneamente y las gráficas resultantes pueden expresar la covariación entre grupos de caracteres (James 1982). El análisis de componentes principales (PCA) resume los patrones de variación presentados en los datos morfométricos, para producir variables compuestas independientes que se pueden interpretar libremente como ejes de tamaño y forma (Pimentel 1979, Bookstein *et al.* 1985). Un PCA de matriz de varianzas-covarianzas con datos transformados logarítmicamente, generalmente indica la variación de tamaño alométrico en el primer componente asociado (Rising y Somers 1989). En este análisis se usó el promedio de las variables transformadas logarítmicamente ya que se sabe que es una manera de resumir la variación en el tamaño total de un ave (Mosimann 1970).

En ambos sexos el componente que resumió una mayor proporción del total de la variación fue el componente 1 o el eje de "tamaño", lo que implica que en esta especie existe mayor variación en tamaño que en forma. Así mismo, en los machos fue donde se resumió una mayor proporción del total de la variación en este mismo componente, lo que indica que los machos exhiben relativamente mayor variación en tamaño que las hembras. En un estudio morfométrico realizado por Rising y Somers (1989) concluyeron que el componente 1 (PC1) de cualquiera de los modelos de componentes principales proporciona la misma información sobre el tamaño relativo del cuerpo que cualquiera de las variables únicas, lo que indica que si se requiere obtener una medida multivariada que refleje el patrón de variación total del cuerpo de un ave, cualquier análisis de componentes principales es suficiente.

El agrupamiento de las OGU's de Sudamérica que se observa tanto en los machos como en las hembras, en las gráficas del PCA, corresponde a la semejanza en tamaño presentada entre estas poblaciones, quienes se encuentran relativamente separadas del resto. La separación de la OGU 8 que pertenece a la población de los Tuxtlas en México, sugiere una clara diferenciación en forma y tamaño del resto de las poblaciones. Estos resultados habían sido documentados anteriormente por Peterson *et al.* (1992) con estudios de variación genética en las poblaciones mexicanas de esta misma especie y de *Chlorospingus flavopectus*. Ellos reportaron valores de distancias genéticas que reflejaron altos niveles de diferenciación entre poblaciones, especialmente en la población de la Sierra de los Tuxtlas. Esta diferencia es atribuida al aislamiento de la población a través de un largo periodo de tiempo, lo que conlleva a una fuerte reducción en el flujo de genes, que es suficiente para que la población se pueda diferenciar a través de deriva génica (Peterson *et al.* 1992). Esta explicación puede aplicarse también al caso de la OGU 31, que pertenece a la población ubicada cerca de la costa al oeste de Ecuador. Esta población parece aislada de la cordillera de los Andes que atraviesa Ecuador, se encuentra sobre una pequeña sierra al oeste nombrada Cordillera Chongón Colonche (Benítez, 1990) y funciona así mismo como una población aislada que tiene como consecuencia su diferenciación.

La relación de mayor semejanza entre las poblaciones mexicanas y las de Centroamérica quedó también registrada en los resultados del análisis de agrupamiento. Estos resultados confirman los anteriores, corroborando que las poblaciones de Sudamérica son un grupo que probablemente se aisló de sus congéneres del norte, lo que lo ha llevado a evolucionar de una manera diferente. Las OGU's de los Los Tuxtlas y de Nicaragua (8, 18 y 19) forman un solo grupo sugiriendo que son más semejantes entre sí, lo que se debe probablemente a que algunos caracteres presentaron medidas promedio similares, generalmente pequeñas (LC hembras y AP hembras) y son más semejantes a las poblaciones de México y Centroamérica. Por otro lado, la OGU 31 WEcu se separa también del grupo de las poblaciones de Sudamérica, confirmando los resultados del análisis de componentes principales y de las gráficas de las tendencias generales de la variación (CA y LC machos).

### **Variación dentro de los grupos genéticos.**

El análisis discriminante se utilizó para probar si la hipótesis filogenética concuerda o muestra algún parecido con las agrupaciones obtenidas con base en los

caracteres morfológicos. Su resultado apoya una vez más la conformación del grupo de las poblaciones de Sudamérica sugiriendo una posible base genética. Estos resultados sugieren que las poblaciones de *A. brunneinucha* a lo largo de su distribución se encuentran relacionadas morfológica y genéticamente en los siguientes patrones: las poblaciones de México y Centroamérica forman un grupo semejante que presenta algunas clinas opuestas de aumento y disminución de tamaño en dirección norte-sur y las poblaciones sudamericanas conforman un segundo grupo unido por su semejanza morfológica y genética en donde se presenta una ligera clina de aumento de tamaño en dirección norte-sur.

Cabe mencionar que el grupo nombrado *A. "virenticeps"* apareció mezclado con las poblaciones mexicanas de *A. brunneinucha* en todos los análisis, así como en los agrupamientos formados genéticamente, mostrando que mantienen caracteres morfológicos y genéticos similares por lo que se apoyan los resultados obtenidos por Navarro-Sigüenza *et al.* (2008), ubicando a *A. virenticeps* como parte de las poblaciones del oeste de México dentro del complejo *A. brunneinucha*.

### **Caracterización bioclimática-geográfica.**

Para tratar de explicar los patrones espaciales que se presentaron en este taxón, se mencionará primero una hipótesis a la que se recurre para explicar la variación geográfica que se presenta en los organismos, ya sea a nivel de especies o en niveles más grandes (género, familia). Esta hipótesis explica los patrones espaciales en las características exhibidas dentro de las especies individuales, que reflejan su covariación con variables sobre su posición geográfica (por ejemplo, latitud, longitud, altitud, profundidad) o con variables ambientales (por ejemplo, temperatura, precipitación, salinidad, productividad) y asume comúnmente que la variación ambiental puede explicar la variación geográfica (Gaston *et al.* 2008). Estos patrones incluyen tendencias en la morfología (principalmente tamaño corporal; por ejemplo Chown y Gaston 1999, Ashton *et al.* 2000, Ashton 2002, Meiri *et al.* 2004a), en la fisiología (por ejemplo, Spicer y Gaston 1999, Hoffmann *et al.* 2001, Lardies y Bozinovic 2006), historia de vida (por ejemplo, Fleming y Gross 1990, Jonas y Geber 1999, Jenkins y Hockey 2001), dinámica poblacional (por ejemplo, Brown 1984, Philippart *et al.* 1998, Brewer y Gaston 2002, 2003) y variación genética (por ejemplo, Green *et al.* 1996, Weeks *et al.* 2002, Hutchison 2003, Collinge *et al.* 2006). En estos análisis las tendencias particulares son comunes y las excepciones parecen ser suficientemente escasas,

algunos de estos patrones o modelos han llegado a ser considerados como ejemplos de “reglas eogeográficas” (Gaston *et al.* 2008). Estas incluyen la “regla de Bergmanniana” (*sensu* James 1970) o la “regla de James” (*sensu* Blackburn *et al.* 1999a), la cual se refiere al incremento en tamaño de una especie hacia latitudes altas o hacia temperaturas más bajas. Es también frecuentemente referida como “regla de Bergmann”.

La regla de Bergmann enuncia que “las razas de climas fríos tienden a ser más grandes en especies de vertebrados de sangre caliente que las razas de la misma especie que viven en climas más cálidos” (Mayr 1963). La razón que se usa para explicar esta regla es que los animales más grandes gastan menos energía en su termorregulación debido a que tienen una menor proporción superficie-volumen, por lo que se sostiene la idea de que es más económico para individuos más grandes vivir en climas fríos que para los individuos pequeños (McNab 1971). La interpretación de esta regla ha sido severamente criticada por varios autores, por ejemplo, Scholander (1955) argumentó que muchas especies no siguen la regla y muestran incrementos clinales en peso que no tienen importancia fisiológica. También apuntó que muchos de los caracteres estudiados con referencia a esta regla no tienen significado en el intercambio de calor. James (1970) hizo un análisis detallado de la variación geográfica de la longitud del ala en aves, en el cual correlacionó este carácter, que presumiblemente refleja el tamaño corporal, con condiciones áridas o frías y concluyó que un incremento en el tamaño corporal es energéticamente ventajoso en un clima frío. Posteriormente (1982), explica que esta interpretación de la regla de Bergmann es una expresión inadecuada de nuestro conocimiento común sobre la variación clinal en aves, debido a que su consideración está limitada a la temperatura de bulbo-seco, y explica que cuando se consideran además vías adicionales del intercambio de calor entre el organismo y el ambiente, las relaciones tamaño-clima se vuelven más imprevistas y aparecen muchas excepciones a la regla.

En los machos de *A. b runneinucha*, la longitud y ancho de pico, longitud y diámetro de tarso y longitud de la uña del hálux mostraron una correlación negativa y significativa con la latitud, disminuyendo de tamaño conforme ésta aumentaba. En las hembras además de estos caracteres, también fue significativa la correlación con la cuerda alar. En ambos casos la relación presenta los tamaños más pequeños al norte, lo que resulta o puesto a la regla de Bergmann. Estos resultados concuerdan con los reportados por Johnston y Selander (1973) quienes encuentran que el tamaño corporal

de los Gorriones comunes (*Passer domesticus*) en Europa decrece conforme incrementa la latitud. Sin embargo, con esta misma especie en Norteamérica se ha reportado un patrón opuesto, pero que va de acuerdo a la regla de Bergmann (Johnston y Selander 1971). En 1980, Baker reportó que el tamaño del cuerpo de estos mismos Gorriones (*Passer domesticus*) en Nueva Zelanda está negativamente correlacionado con la latitud, patrón que está también en oposición a la Regla de Bergmann. Posteriormente Murphy (1985) realizó un trabajo en donde analizó la variación geográfica de los Gorriones comunes (*Passer domesticus*) en su distribución mundial y encontró que hay una fuerte correlación positiva entre el tamaño del cuerpo y la latitud, lo que resulta así mismo, contrario al patrón encontrado en *A. brunneinucha*.

Otra correlación importante que se ha tomado en cuenta en estudios anteriores (Johnston 1969, Murphy 1985) es la relación entre el tamaño corporal y el rango de temperatura anual. En el caso de *A. brunneinucha* se encontró que la curvatura alar, longitud y ancho de pico, longitud y diámetro del tarso y la longitud de la uña del hálux de los machos presentan una correlación positiva con la temperatura, aumentando de tamaño conforme aumenta el rango de temperatura anual. En el caso de las hembras esta misma correlación positiva se presentó sólo en los caracteres del ancho de pico, longitud y diámetro de tarso y longitud de la uña del hálux. Estos resultados concuerdan con los reportados por Murphy (1985), quien encontró que los Gorriones comunes (*Passer domesticus*) en su distribución mundial presentaron una fuerte correlación positiva entre el tamaño corporal y el rango de temperatura anual y que esta variable parece ser más importante que las otras variables climáticas usadas en su estudio e incluso más importante que cualquier variable física como la latitud; argumentó que esta relación se basa en que el rango de temperatura anual refleja el contraste de temperaturas estacionales (la mínima en invierno y la máxima en verano) lo que da como consecuencia una marcada estacionalidad y en estos ambientes un tamaño grande resulta ventajoso debido a una mayor resistencia a la yunco. En el caso de *A. brunneinucha*, esta relación fue positiva, presentando los tamaños más pequeños al norte donde el rango de temperatura es menor, mostrando que para esta especie la temperatura y la latitud contribuyen a la formación de la variación geográfica (disminuyendo de tamaño conforme aumenta la latitud y aumentando de tamaño conforme aumenta el rango de temperatura).

Así mismo, se han encontrado relaciones entre el tamaño corporal de las aves y la variable humedad, representada por la precipitación (Johnston 1969, James 1970 ,

Johnston y Selander 1971, Murphy 1985). En el caso de los machos de *A. brunneinucha* se encontró una correlación positiva significativa entre la precipitación anual y las variables cuerda alar, longitud de cola, ancho y profundidad de pico y diámetro de tarso, y una correlación negativa significativa con la longitud de cola. En las hembras la correlación positiva se encontró sólo en los caracteres de ancho de pico y diámetro de tarso. Estos resultados son contrarios a los reportados por Johnston y Selander (1971), quienes encuentran una correlación negativa entre el tamaño corporal y la precipitación del mes de Enero en los Gorriones comunes (*Passer domesticus*) de Norteamérica. Posteriormente Murphy (1985) encontró que existen fuertes correlaciones positivas entre el tamaño del cuerpo y la precipitación en los Gorriones comunes de Europa, cuyos resultados concuerdan con los encontrados en *A. brunneinucha*. Asimismo, Murphy demostró también que la precipitación anual tiene casi la misma importancia que el rango de temperatura anual en la predicción de la variación morfológica en esa especie, tanto para machos como para hembras. Por lo tanto, en las poblaciones de *A. brunneinucha* de México y Sudamérica, el tamaño corporal aumenta en las zonas donde hay una mayor humedad (mayor precipitación anual) únicamente en el caso de los machos, en un patrón semejante al que presentan los Gorriones comunes de Europa. Sin embargo, la razón de que se presente una relación entre estas dos variables es incierta, por lo que es necesario realizar más estudios que conlleven a formar una hipótesis sobre esta relación.

Los resultados obtenidos en *A. brunneinucha* podrían explicarse con base en lo subrayado por McNab (1971): “el incremento de tamaño resulta en un incremento en el metabolismo y pérdida de calor en un individuo”, y con base en lo que mencionó Kendeigh (1969): “la temperatura crítica más baja para la termoneutralidad es menor para especies grandes, estas especies grandes poseen límites extremos más bajos de tolerancia a cambios en la temperatura que las especies pequeñas” y concluyó que “cada ventaja fisiológica pesa más que la desventaja ecológica de necesitar más alimento” (expresada por los defensores de la regla de Bergmann). Con estos argumentos se puede sugerir que en *A. brunneinucha*, el incremento de tamaño hacia climas con una estacionalidad más marcada y temperaturas mínimas más extremas, probablemente corresponde a que los individuos más grandes poseen límites más bajos para mantener su termoneutralidad, por lo que este tamaño es favorecido en estos ambientes.

Boyce (1978) citó varias excepciones a la regla de Bergmann y observó en todos los casos que el tamaño del cuerpo incrementa como incrementa la estacionalidad.



Argumentó que tamaños más grandes deberían ser favorecidos en ambientes estacionales donde ocurre escasez de alimentos o donde el alimento no está disponible temporalmente, ya que a pesar de que los individuos grandes necesitan más alimento pueden también sobrevivir más tiempo sin comida que individuos más pequeños (ver Morrison 1960). Por lo tanto, un tamaño más grande de individuos de *A. brunneinucha* en latitudes menores se ve favorecido ya que en estos ambientes se presenta una estacionalidad más marcada, lo que puede provocar temporadas de escasez de alimentos y presentar un tamaño más grande les puede ayudar a sobrevivir. Por otro lado, si consideramos que en el norte la disponibilidad de comida es también un factor limitante, y ya que un incremento en tamaño resulta en un incremento en la demanda por el alimento (Mayr 1992), el tamaño puede decrecer hacia el norte donde se verán favorecidos los tamaños pequeños que demandan menor cantidad de alimento. Lo que podría explicar también la disminución de tamaño de *A. brunneinucha* en las latitudes del norte.

El fenotipo prevalente de una población será el resultado de un balance entre muchas presiones de selección contradictorias que pueden estar actuando al mismo tiempo (competencia, migración, requerimientos energéticos, diferentes factores climáticos, altitud, comportamiento, tipo de forrajeo, cortejo, etc.) (Mayr 1992). Cada excepción a una regla cogeográfica es un indicador de este conflicto, por lo tanto, resulta interesante seguir estudiando la relación entre la variación morfológica y ambiental de esta especie.

James (1983) mencionó que las aves exhiben tendencias regionales en la variación de tamaño que cambian gradualmente, de forma que reflejan las características topográficas. Se asume que el mecanismo que mantiene cada clina de variación es la selección natural para las características que representan adaptaciones a condiciones locales. El agente de selección en el caso de *A. brunneinucha* podría ser el rango de temperatura anual, lo que está apoyado por las correlaciones entre éste y la variación en tamaño. Si la selección natural está manteniendo la variación clinal entre localidades, hay evidentemente variación inducida ambientalmente y por lo tanto, la variación genética debería covariar positivamente con la variación inducida ambientalmente. Con base en los resultados, esta relación es probable, sin embargo, es necesario realizar más estudios para analizar más detalladamente este punto. Lo que se puede afirmar es que *Arremon brunneinucha* presenta una tendencia de variación geográfica apoyada por su variación genética y que parece estar mantenida gracias al efecto de la selección natural

a través del ambiente (factor temperatura y como consecuencia la latitud). La otra posibilidad sería que las diferencias genéticas entre poblaciones sean independientes de las diferencias morfológicas inducidas ambientalmente, en cuyo caso el componente ambiental de la variación fenotípica podría estar causando los cambios en la frecuencia de genes y de esta forma, afectando a la evolución (James 1983). Una tercera posibilidad es que los patrones intraespecíficos de variación geográfica pueden no ser adaptativos en ningún sentido, ya que resulta muy difícil determinar el significado biológico de las diferencias morfológicas y fisiológicas que varían clinalmente sobre una escala continental (James 1983).

Mayr (1992) mencionó, que para tratar de dar una interpretación fisiológica a las reglas eco geográficas, se puede intentar determinar si existen adaptaciones a las condiciones locales; por lo que, cuando se encuentra un paralelismo cercano entre un gradiente de carácter y un gradiente ambiental, si se encuentra que tiene una base genética, se puede interpretar como el resultado de la selección natural.

## CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos sugieren que las poblaciones de *Arremon brunneinucha* y las de *A. virenticeps* son similares morfológicamente, ya que no presentaron una separación clara en ninguno de los caracteres estudiados. El complejo *A. brunneinucha* presenta los siguientes patrones de variación morfológica a lo largo de toda su distribución: las aves pequeñas se encuentran en su distribución más al norte, representadas por las poblaciones Mexicanas. Se presenta una clina general a aumentar de tamaño de norte a sur, con individuos más grandes en el sureste de México. Posteriormente hay una reducción en tamaño hacia la parte media de Centroamérica, con los individuos más pequeños en Nicaragua. Desde el sur de Centroamérica se presenta un nuevo aumento de tamaño hacia Sudamérica, siguiendo la tendencia general. La variación morfológica parece tener una base genética, lo que se observa principalmente en la diferenciación de las poblaciones de Sudamérica del resto. Las poblaciones mexicanas y centroamericanas forman un grupo similar morfológico-genético y las poblaciones de Sudamérica forman un segundo grupo.

La tendencia en la variación geográfica que se presenta en el complejo parece estar apoyada por su variación genética y se mantiene probablemente gracias al efecto de la selección natural a través del ambiente (temperatura). Asimismo, los individuos de tamaño más grande que se encuentran en latitudes menores probablemente sean favorecidos, ya que en estos ambientes se pueden llegar a presentar temporadas de escasez de alimento y un mayor tamaño les ayuda a poder sobrevivir. Por otro lado, un incremento en tamaño conlleva un incremento en la demanda por el alimento, por lo que tamaños pequeños resultan favorecidos en latitudes mayores (hacia el norte) donde el factor limitante es el alimento. Probablemente esas presiones de selección, además de muchas otras fuerzas o puestas, son las que están actuando sobre esta especie y contribuyen a que presente los patrones de variación morfológica reportados en este estudio.

## LITERATURA CITADA

- Aldrich, J. and F. C. James. 1991. Ecogeographic variation in the American robin (*Turdus migratorius*). *Auk* 108: 230-249.
- AOU (American Ornithologists' Union). 1998. Check-list of North American Birds. Séptima Edición. American Ornithologists Union, Washington D. C. 829 p.
- Banks, R. C., Chesser, R. T., Cicero, C., Dunn, J. L., Kratter, A. W., Lovette, I. J., Rasmussen, P. C., Remsen, J. V. Jr., Rising, J. D., Sotz, D. F. y K. Winker. 2008. Forty-ninth supplement to the American Ornithologists' Union Check-List of North American Birds. *Auk* 125 (3): 758-768.
- Ashton, K. G., Tracy, M. C. and A. de Quiroz. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist* 156: 390-415.
- Ashton, K. G. 2002. Patterns of within-species body size variation of birds: Strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography* 11: 505-523.
- Awise, J. C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Springer. 532 pp.
- Baker, A. J. 1980. Morphometric differentiation in New Zealand populations of the House Sparrow (*Passer domesticus*). *Evolution* 34: 368-653.
- Baldwin, S. P., H. C. Oberholser, L. G. Worley and J. M. Valentine. 1931. *Measurements of Birds*. Scientific Publications of the Cleveland Museum of Natural History. Cleveland, Ohio. 165p.
- Benítez, S. 1990. Mapa geológico de las formaciones Cayo y Guayaquil en Guayaquil. Memoria Técnica. IIEA, Universidad de Guayaquil. Inédito.
- Blackburn, T., Gaston, K. J. and Loder, N. 1999a. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165-174.
- Blem, C. R. 1975. Geographic variation in Wing-loading of the House Sparrow. *The Willson Bulletin* Vol. 87: 4 (543-549).
- Bock, W. J. 1970. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models. *Evolution* 24: 704-22
- Bonaparte, C. L., 1850. *Conspectus Generum Avium*. E. J. Brill, Leiden.
- Bonaparte, C. L., 1855. [Principales espèces nouvelles d'oiseaux qu'il vient d'observer dans son récent voyage en Écosse et en Angleterre]. *Comparative Rendiconti* 41, 651–661.
- Bookstein, F. L., B. C. Chernoff, R. L. Elder, J. M. Humphries, G. R. Smith and R. E. Strauss. 1985. *Morphometrics in evolutionary biology*. Academy of Natural Science, Philadelphia, Special Publication. 15.

- Boyce, M. S. 1978. Climatic variability and body size variation in the muskrats (*Ondatra zibethicus*) of North America. *Oecologia* 36: 1-20.
- Brewer, A. M. and K. J. Gaston. 2002. The geographical range structure of the holly leaf-miner. I. Population density. *Journal of Animal Ecology* 71: 99-111.
- Brewer, A. M. and K. J. Gaston. 2003. The geographical range structure of the holly leaf-miner. II. Demographic rates. *Journal of Animal Ecology* 72: 82-93.
- Brown, J. H. 1984. On the relationships between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- Brown, A. D. y M. Kappelle. 1995. Introducción a los bosques nublados de l Neotrópico: Una síntesis regional. En: Kappelle, M., Brown, A. D. (Eds.), *Bosques Nublados del Neotrópico*. INBio, San José, Costa Rica, pp. 25-40.
- Brumfield, R. T. and J. V. Remsen Jr. 1996. Geographic variation and species limits in *Cinnycerthia* wrens of the Andes. *Wilson Bulletin* 108: 205-227.
- Cadena, C. D., J. Klicka and R. E. Ricklefs. 2007. Evolutionary differentiation in the Neotropical montane region: Molecular phylogenetics and phylogeography of *Buarremon* brush-finches (Aves, Emberizidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 993-1016.
- Cadena, C. D. and A. M. Cuervo. 2010. Molecules, ecology, morphology, and songs in concert: how many species is *Arremon torquatus* (Aves: Emberizidae)? *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 152-176.
- Chapman, F. M. 1923. Mutation among birds in the genus *Buarremon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 243-278.
- Chown, S. L. and K. J. Gaston. 1999. Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews* 74: 87-120.
- Collinge, J. E., Hoffmann, A. A. and S. W. McKechnie. 2006. Altitudinal patterns for latitudinally varying traits and polymorphic markers in *Drosophila melanogaster* from eastern Australia. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 473-482.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1: 159-187.
- Crisi, J. V. y M. F. López. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D. C.
- Dickinson, E. C., 2003. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*, third ed. Princeton University Press, Princeton.
- Escalante, P., Sada, A. M. y J. Robles-Gil. 1996. Listado de nombres comunes de las aves de México. México, Agrupación Sierra Madre S. C. 32p.

- ESRI, 1998. ArcView GIS ver. 3.2 Environmental Systems Research Institute, New York.
- Fleming, I. A. and M. T. Gross. 1990. Latitudinal clines: a tradeoff between egg number and size in Pacific Salmon. *Ecology* 71: 1-11.
- Flórez-Rodríguez, A., Carling, M. D. and C. D. Cadena. 2011. Reconstructing the phylogeny of “*Buarremon*” brush-finches and near relatives (Aves, Emberizidae) from individual gene trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 58: 297-303.
- Foster, P., 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55: 73–106.
- García, P. 1997. Paleontología. UNAM, México, D. F., 246p.
- Gaston, K. J., Steven L. C. and K. L. Evans. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography* 35: 483-500.
- Gill, F. B. 1973. Intra-island variation in the Mascarene Whistling-bird, *Zosterops borbonica*. *Ornithological Monographs* No. 12.
- Gould S. J. and R. F. Johnston. 1979. Geographic Variation. *Annual Review of Ecology and Systematics* Vol. 3 (1972), pp. 457-498.
- Graves, G. R. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in Andean forest birds. *Auk* 102: 556-579.
- Graves, G. R. 1991. Bergmann's rule near the equator: Altitudinal clines in body size of an Andean passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88: 2322-2325.
- Green, D. M., Sharbel, T. F., Kearsley, J. and H. Kaiser. 1996. Postglacial range fluctuation, genetic subdivision and speciation in the western North America spotted frog complex, *Rana pretiosa*. *Evolution* 50: 374-390.
- Hoffmann, A. A., Hallas, R., Sinclair, C. and P. Mitrovski. 2001. Levels of variation in stress resistance in *Drosophila* among strains, local populations, and geographic regions: patterns of food desiccation, starvation, cold resistance, and associated traits. *Evolution* 55: 1621-1630.
- Hutchison, D. W. 2003. Testing the central/peripheral model: analyses of microsatellite variability in the eastern collared lizard (*Crotaphytus collaris collaris*). *American Midland Naturalist* 149: 148-162.
- James, F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationships to climate. *Ecology* 51 (3): 365-390.
- James, F. C. 1982. The ecological morphology of birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* 19: 265-275.

- James, F. 1983. Environmental component of morphological differentiation in birds. *Science* Vol. (221): 184-186.
- Jehl, J. R., Jr. and B. G. Murray Jr. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. Pp. 1-86 in *Current ornithology*, vol. 3 (R. F. Johnston, Ed.). New York, Plenum Press.
- Jenkins, A. R. and P. A. R. Hockey. 2001. Prey availability influences habitat tolerance: an explanation for the rarity of peregrine falcons in the tropics. *Ecography* 24: 359-367.
- Johnston, R. F. 1969. Character variation and adaptation in European sparrows. *Systematic Zoology* 18: 206-231.
- Johnston, R. F. and R. K. Selander. 1971. Evolution in the House Sparrows. II. Adaptive differentiation in North America populations. *Evolution* 25: 1-28.
- Johnston, R. F. and R. K. Selander. 1973. Evolution in the House Sparrows. III. Variation in size and sexual dimorphism in Europe and North and South America. *American Naturalist* 107: 373-390.
- Jonas, C. S. and M. A. Gerber. 1999. Variation among populations of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany* 86: 333-343.
- Kendeigh, S. C. 1969. Tolerance of cold and Bergmann's rule. *Auk* 86: 13-25.
- Kirchman, J. J., L. A. Whittingham and 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.
- Lack, D. M. 1971. *Ecological isolation in birds*. Cambridge, Harvard University Press.
- Lardies, M. A. and F. Bozinovic. 2006. Geographic covariation between metabolic rate and life-history traits. *Evolutionary Ecology Research* 8: 455-470.
- Lobo, F. y C. Abdala. 2001. Variación morfológica en el esqueleto de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). Búsqueda y descripción de caracteres. *Cuadernos de Herpetología* 15 (2): 119-135.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and Evolution*. Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 797p.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E. 1992. Geographical character gradients and climatic adaptation. *Ecology* 73 (6): 105-108.
- McNab, B. K. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* 52 (5): 845-854.

- Meiri, S., Dayan, T. and D., Simberloff. 2004a. Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 579-588.
- Morrison, P. 1960. Some interrelations between weight and hibernation function. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 124: 75-91.
- Mosimann, J. E. 1970. Size-allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distribution. *Journal of American Statistical Association* 65: 930-945.
- Mosimann, J. E. and F. C. James. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33: 444-459.
- Murphy, E. C. 1985. Bergmann's Rule, Seasonality and Geographic variation in body size of House Sparrows. *Evolution* 39 (6): 1327-1334.
- NatureServe. 2014. NatureServe Explorer: An online encyclopedia of life [web application]. Version 7.1. NatureServe, Arlington, Virginia. Available <http://explorer.natureserve.org>. (Accessed: January 3, 2015).
- Navarro-Sigüenza, A. G. and A. T. Peterson. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* 4, electronic journal <http://www.biotaneotropica.org.br>
- Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T., Nyari, A., García-Deras, G. M. and J. García-Moreno. 2008. Phylogeography of the *Buarremon* brush-finch complex (Aves, Emberizidae) in Mesoamerica. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 21-35.
- Navarro-Sigüenza, A. G., García-Hernández, M. A. and A. T. Peterson. 2013. A new species of Brush-finch (*Arremon*; Emberizidae) from western Mexico. *Wilson Journal of Ornithology* 125 (3): 443-453.
- Parkes, K. C. 1954. A revision of the Neotropical finch *Atlapetes brunneinucha*. *Condor* 56: 129-138.
- Parkes, K. C. 1957. The juvenal plumages of the finch genera *Atlapetes* and *Pipilo*. *Auk* 74: 499-502.
- Parkes, K. C. 1959. Subspecific status of *Atlapetes brunnei-nucha* in South America. *Condor* 61: 156-157.
- Payne, R. B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs* No. 33.
- Paynter Jr. R. A. 1970. Subfamily Emberizinae. In: Paynter, Jr., R.A. (Ed.), *Check-list of Birds of the World*, vol. 13. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, pp. 3-214.
- Paynter Jr. R. A. 1978. Biology and evolution of the avian genus *Atlapetes* (Emberizinae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 148: 323-369.



- Peterson, A. T., Escalante-Pliego, P. and A. G. Navarro-Sigüenza. 1992. Genetic variation and differentiation in Mexican populations of Chestnut-capped Brush-finches (*Atlapetes brunneinucha*) and Common Bush-tanagers (*Chlorospingus ophthalmicus*). *Condor*. 94: 242-251.
- Philippart, C. J. M., Henderson, P. A., Johannessen, T., Rijnsdorp, A. D. and S. I. Rogers. 1998. Latitudinal variation in fish recruits in Northwest Europe. *Journal of Sea Research* 39: 69-77.
- Pimentel, R. A. 1979. *Morphometrics*. Dubuque, Iowa, Kendall Hunt Co.
- Priego-Santander A. G. 2003. Tipos morfométricos del relieve de México, escala 1 : 250,000. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT.
- Renssen, J. V., Jr., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Robbins, M. B., Schulenberg, T. S., Stiles, F. G., Stotz, D. F. and K. J. Zimmer. Version October 30, 2006. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union <http://www.museum.lsu.edu/~Renssen/SACCBaseline.html>.
- Renssen, J. V., Jr., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Robbins, M. B., Schulenberg, T. S., Stiles, F. G., Stotz, D. F. and K. J. Zimmer. 2010. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union <http://www.museum.lsu.edu/~Renssen/SACCBaseline.html>.
- Renssen, J. V., Jr., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Pérez-Emán, J., Robbins, M. B., Stiles, F. G., Stotz, D. F. and K. J. Zimmer. Version [Diciembre 2013]. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union <http://www.museum.lsu.edu/~Renssen/SACCBaseline.html>.
- Rensch, B. 1959. *Evolution above the species level*. Wiley, New York.
- Rising, J.D. 1988. Geographic variation in sex ratios and body size in wintering flocks of Savannah Sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Wilson Bulletin* 100:183-203.
- Rising, J. D. and K. M. Somers. 1989. The measurement of overall body size in birds. *Auk* 106: 666-674.
- Rojas-Soto, O. R. 2003. Geographic variation of the Curve-billed thrasher (*Toxostoma curvirostre*) complex. *Auk* 120 (2): 311-322.
- Rohlf, J. 1992. *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (NTSYS)*. Exeter Software, New York.
- Sánchez-González, L. A., Morrone, J. J. and A. G. Navarro-Sigüenza. 2008. Distributional patterns of the Neotropical montane forest avifaunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 175–194.
- Santos-Moreno, J. A. y Y. Hortelano. 1997. La variación en mamíferos: una revisión de los enfoques metodológicos actuales. *Acta Zoológica Mexicana* 70: 13-34.

- Schaeffer, B. and M. K. Hecht. 1965. Symposium: The origin of higher levels of organization. *Systematic Zoology* 14: 245-342
- Scholander, P. F. 1955. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9: 15-26.
- Searcy, W. A. 1980. Optimum body sizes at different ambient temperatures: An energetics explanation of Bergmann's rule. *Journal of Theoretical Biology* 83: 579-593.
- Selander, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68: 113-151.
- Simpson, G. G. 1953. The major features of evolution. New York: Columbia Univ. Press. 434 pp.
- Sneath, P. H. and R. R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman y Co., San Francisco.
- Snyder, N. F. R. and J. W. Wiley. 1976. Sexual size dimorphism in Hawks and owls of North America. *Ornithological Monographs* No. 20.
- Sokal, R. R. and R. C. Rinkel. 1963. Geographic variation of the *A. late* *Pemphigus populi-trans-versus* in east North America. *University Kansas Science Bulletin* 44: 467-507.
- Spicer, J. J. and K. J. Gaston. 1999. Physiological diversity and its ecological implications. Blackwell Science, Oxford.
- Statistica V. 5.1, 1998. [Software de computadora en CD-ROM] Tulsa: SatatSoft.
- Swanepoel, P. and H. H. Genoways. 1979. Morphometrics. En: R. J. Baker and K. Jones, Jr. (Eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*. Part III. Special Publications of The Museum of Texas Tech University 16: 13-106.
- Vuilleumier, F. 1980. Reconstructing the course of speciation. Pp. 1296-1301. In *Acta XVII Congress International of Ornithology* 1296-1301.
- Webster, G. L. 1995. The panorama of Neotropical cloud forests. En: Churchill, S. P., Balsev, H., Forero, E., Luteyn, J. M. (Eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, New York, pp. 53-77.
- Weeks, A. R., McKechnie, S. W. and A. A. Hoffmann. 2002. Dissecting adaptive clinal variation: markers, inversions and size/stress associations in *Drosophila melanogaster* from a central field population. *Ecology Letters* 5: 756-763.
- Zink, R. M. 1986. Patterns and evolutionary significance of Geographic variation in the *schistacea* group of the Fox sparrow (*Passerella iliaca*). *Ornithological Monographs* No. 40 American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Zink, R. M. 1989. The study of geographic variation. *Auk* 106:157-160.

Zink, R. M. and J. V. Jr. Remsen. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds, 1-69. In F. Johnston (ed.) *Current Ornithology*, Vol. 4. Plenum Press, New York.

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

## APÉNDICE

Colecciones ornitológicas visitadas para la medición de los ejemplares de *A. brunneinucha* y *A. virenticeps*.

---

<b>ABREVIATURA</b>	<b>COLECCIÓN CIENTÍFICA ORNITOLÓGICA</b>
MZFC, UNAM	Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
CNAV, UNAM	Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
IPN	Colección de Aves de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional.
UMSNH	Colección de Aves de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
ANS	Academy of Natural Sciences of Drexel University.
AMNH	American Museum of Natural History
NMNH	National Museum of Natural History Smithsonian
MCZ	Museum of Comparative Zoology of Harvard University

---

## ANEXO 1

Prueba Mann-Whitney U para determinar diferencias entre machos y hembras en cada OGU (Se marcan en negritas las diferencias significativas  $p < 0.05$ ). Las OGUs ausentes no presentaron suficientes datos para realizar esta prueba.

OGU	VARIABLE	<i>n</i> M	<i>n</i> H	SUMA M	SUMA H	<i>U</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>
<b>2</b>	<b>CA</b>	<b>17</b>	<b>3</b>	<b>198</b>	<b>12</b>	<b>6</b>	<b>2.064099</b>	<b>0.039016</b>
	LC	15	3	145	26	20	0.296174	0.767099
	LP	17	3	181	29	23	0.264628	0.791298
	AP	17	3	174	36	21	-0.476331	0.633842
	PP	17	3	189	21	15	1.111438	0.266388
	LT	17	3	187	23	17	0.899735	0.368268
	DT	17	3	183	27	21	0.476331	0.633842
	LUH	17	3	176	34	23	-0.264628	0.791298
<b>3</b>	<b>CA</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>332</b>	<b>133</b>	<b>13</b>	<b>4.127068</b>	<b>0.000037</b>
	<b>LC</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>284</b>	<b>181</b>	<b>61</b>	<b>2.136121</b>	<b>0.032677</b>
	LP	15	15	228	237	108	-0.186651	0.851935
	AP	15	15	224	240	104	-0.331825	0.740024
	PP	15	15	262	203	83	1.223603	0.221111
	LT	15	15	266	199	79	1.389515	0.164686
	<b>DT</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>295</b>	<b>169</b>	<b>49</b>	<b>2.613118</b>	<b>0.008976</b>
	LUH	15	15	218	247	98	-0.601432	0.547557
<b>4</b>	<b>CA</b>	<b>29</b>	<b>16</b>	<b>815</b>	<b>220</b>	<b>84</b>	<b>3.509251</b>	<b>0.000450</b>
	<b>LC</b>	<b>29</b>	<b>16</b>	<b>783</b>	<b>251</b>	<b>115</b>	<b>2.762350</b>	<b>0.005742</b>
	LP	29	16	545	358	194	-0.362608	0.716900
	AP	29	16	541	362	190	-0.466211	0.641068
	PP	29	16	601	301	165	1.100775	0.271003
	LT	29	17	751	329	176	1.593002	0.111170
	<b>DT</b>	<b>29</b>	<b>17</b>	<b>796</b>	<b>285</b>	<b>132</b>	<b>2.605696</b>	<b>0.009173</b>
	LUH	29	17	757	323	170	1.729545	0.083721
<b>5</b>	<b>CA</b>	<b>42</b>	<b>30</b>	<b>1870.5</b>	<b>757.5</b>	<b>292.5</b>	<b>3.854941</b>	<b>0.000116</b>
	<b>LC</b>	<b>41</b>	<b>30</b>	<b>1692</b>	<b>864</b>	<b>399</b>	<b>2.514349</b>	<b>0.011930</b>
	<b>LP</b>	<b>41</b>	<b>29</b>	<b>1625</b>	<b>860</b>	<b>425</b>	<b>2.020879</b>	<b>0.043301</b>
	AP	41	29	1582	902.5	467.5	1.514169	0.129993
	PP	41	29	1583	901.5	466.5	1.526091	0.126997
	LT	43	30	1543	1157.5	597.5	-0.532566	0.594338
	<b>DT</b>	<b>43</b>	<b>30</b>	<b>1885</b>	<b>816</b>	<b>351</b>	<b>3.296304</b>	<b>0.000981</b>
	<b>LUH</b>	<b>42</b>	<b>30</b>	<b>1740</b>	<b>887.5</b>	<b>422.5</b>	<b>2.370075</b>	<b>0.017790</b>
<b>6</b>	<b>CA</b>	<b>32</b>	<b>26</b>	<b>1209</b>	<b>502</b>	<b>151</b>	<b>4.143323</b>	<b>0.000034</b>
	LC	31	25	994	602	277	1.821229	0.068581
	LP	32	24	993.5	602.5	302.5	1.349367	0.177229
	AP	32	24	995	601	301	1.374202	0.169388
	PP	32	24	931	665	365	0.314576	0.753085
	<b>LT</b>	<b>32</b>	<b>25</b>	<b>1135</b>	<b>518</b>	<b>193</b>	<b>3.328909</b>	<b>0.000873</b>
	<b>DT</b>	<b>32</b>	<b>25</b>	<b>1107</b>	<b>545.5</b>	<b>220.5</b>	<b>2.886663</b>	<b>0.003896</b>
	LUH	32	25	895	758	367	-0.530696	0.595633
<b>7</b>	<b>CA</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>143</b>	<b>88</b>	<b>22</b>	<b>2.323790</b>	<b>0.020143</b>
	<b>LC</b>	<b>9</b>	<b>11</b>	<b>126</b>	<b>84</b>	<b>18</b>	<b>2.393172</b>	<b>0.016709</b>
	LP	10	11	134	97	31	1.690029	0.091032
	AP	10	11	96	135	41	-0.985850	0.324214
	PP	10	11	110	121	55	0.000000	1.000000
	<b>LT</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>145</b>	<b>86</b>	<b>20</b>	<b>2.464626</b>	<b>0.013721</b>
	DT	10	11	133.5	97.5	31.5	1.654820	0.097971
	LUH	10	9	114.5	75.5	30.5	1.183920	0.236248
<b>8</b>	<b>CA</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>207</b>	<b>93</b>	<b>15</b>	<b>3.290896</b>	<b>0.000997</b>
	LC	12	12	147	153	69	-0.173205	0.862491
	LP	12	12	178.5	121.5	43.5	1.645448	0.099814
	<b>AP</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>188.5</b>	<b>111.5</b>	<b>33.5</b>	<b>2.222799</b>	<b>0.026204</b>

OGU	VARIABLE	n M	n H	SUMA M	SUMA H	U	Z	p
	PP	12	12	172	128	50	1.270171	0.204033
	<b>LT</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>202</b>	<b>98</b>	<b>20</b>	<b>3.002221</b>	<b>0.002682</b>
	DT	12	12	173	127	49	1.327906	0.184123
10	LUH	12	12	169	131	53	1.096966	0.272665
	CA	11	5	104	32	17	1.189526	0.234241
	LC	11	5	100	36	21	0.736374	0.461509
	LP	11	5	105.5	30.5	15.5	1.360460	0.173694
	AP	11	5	96	40	25	0.283221	0.777010
	PP	11	5	98.5	37.5	22.5	0.566858	0.570815
	LT	11	5	109	27	12	1.755968	0.079103
	DT	11	5	104	32	17	1.189526	0.234241
	LUH	11	5	106	30	15	1.416103	0.156755
11	<b>CA</b>	<b>30</b>	<b>22</b>	<b>1048</b>	<b>330</b>	<b>77</b>	<b>4.685989</b>	<b>0.000003</b>
	<b>LC</b>	<b>30</b>	<b>21</b>	<b>972</b>	<b>354</b>	<b>123</b>	<b>3.674683</b>	<b>0.000239</b>
	LP	25	19	628	361.5	171.5	1.563801	0.117848
	AP	25	19	605	384.5	194.5	1.018984	0.308218
	<b>PP</b>	<b>25</b>	<b>19</b>	<b>677</b>	<b>312.5</b>	<b>122.5</b>	<b>2.725381</b>	<b>0.006426</b>
	<b>LT</b>	<b>30</b>	<b>23</b>	<b>931</b>	<b>499.5</b>	<b>223.5</b>	<b>2.180491</b>	<b>0.029228</b>
	DT	30	23	898	533	257	1.579413	0.114251
	<b>LUH</b>	<b>29</b>	<b>23</b>	<b>926</b>	<b>452</b>	<b>176</b>	<b>2.901881</b>	<b>0.003712</b>
12	CA	5	5	33	22	7	1.148913	0.250601
	LC	5	5	33	22	7	1.148913	0.250601
	LP	5	5	33	22	7	1.148913	0.250601
	AP	5	5	26	29	11	-0.313340	0.754025
	PP	5	5	36	19	4	1.775592	0.075810
	LT	5	5	33	22	7	1.148913	0.250601
	DT	5	5	30	25	10	0.522233	0.601512
	LUH	5	5	32	23	8	0.940019	0.347215
13	CA	9	2	57	9	6	0.707107	0.479505
	LC	9	2	56	10	7	0.471405	0.637355
	LP	9	2	53	13	8	-0.235702	0.813665
	AP	9	2	58	8	5	0.942809	0.345786
	PP	9	2	58	8	5	0.942809	0.345786
	LT	9	2	61	5	2	1.649916	0.098970
	DT	9	2	57	9	6	0.707107	0.479505
	LUH	9	2	58	7.5	4.5	1.060660	0.288852
14	<b>CA</b>	<b>18</b>	<b>9</b>	<b>310.5</b>	<b>67.5</b>	<b>22.5</b>	<b>3.008915</b>	<b>0.002624</b>
	LC	18	9	266	112	67	0.720082	0.471480
	LP	17	9	249	102	57	1.050988	0.293272
	AP	17	9	254	97	52	1.320472	0.186687
	PP	17	9	255	96	51	1.374369	0.169337
	LT	18	9	259	119	74	0.360041	0.718819
	DT	18	9	251	127	80	-0.051434	0.958980
	LUH	18	9	251	126.5	80.5	-0.025717	0.979483
15	CA	8	6	74	31	10	1.80739	0.070711
	<b>LC</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>76.5</b>	<b>28.5</b>	<b>7.5</b>	<b>2.13014</b>	<b>0.033168</b>
	LP	8	6	53	52	17	-0.90370	0.366163
	AP	8	6	61	44	23	0.12910	0.897280
	PP	7	6	57.5	33.5	12.5	1.21429	0.224648
	LT	8	6	74	31	10	1.80739	0.070711
	DT	8	6	69	36	15	1.16190	0.245287
	LUH	8	6	51	54	15	-1.16190	0.245287
16	<b>CA</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>35</b>	<b>10</b>	<b>0</b>	<b>2.449490</b>	<b>0.014311</b>
	<b>LC</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>34</b>	<b>11</b>	<b>1</b>	<b>2.204541</b>	<b>0.027493</b>
	<b>LP</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>35</b>	<b>10</b>	<b>0</b>	<b>2.449490</b>	<b>0.014311</b>
	AP	5	4	30	15	5	1.224745	0.220680
	PP	5	4	32	13	3	1.714643	0.086420
	LT	5	4	28	17	7	0.734847	0.462438
	<b>DT</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>33.5</b>	<b>11.5</b>	<b>1.5</b>	<b>2.082066</b>	<b>0.036554</b>

OGU	VARIABLE	n M	n H	SUMA M	SUMA H	U	Z	p
	LUH	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>35</b>	<b>10</b>	<b>0</b>	<b>2.449490</b>	<b>0.014311</b>
<b>17</b>	CA	<b>23</b>	<b>10</b>	<b>462</b>	<b>99</b>	<b>44</b>	<b>2.781286</b>	<b>0.005418</b>
	LC	22	10	401	127	72	1.544920	0.122376
	LP	23	10	414	147	92	0.900980	0.367606
	AP	23	10	405	156	101	0.548423	0.583406
	PP	23	10	397.5	163.5	108.5	0.254625	0.799015
	LT	23	10	426	135	80	1.371056	0.170367
	DT	<b>23</b>	<b>10</b>	<b>451.5</b>	<b>109.5</b>	<b>54.5</b>	<b>2.369969</b>	<b>0.017795</b>
	LUH	23	10	404	157	102	0.509250	0.610581
<b>18</b>	CA	12	6	133	38	17	1.779513	0.075165
	LC	<b>12</b>	<b>6</b>	<b>140</b>	<b>31</b>	<b>10</b>	<b>2.435123</b>	<b>0.014892</b>
	LP	12	6	128	43	22	1.311220	0.189793
	AP	12	6	111	60	33	-0.280976	0.778731
	PP	12	6	97	56	31	-0.201008	0.840694
	LT	12	6	122	49	28	0.749269	0.453701
	DT	12	6	129.5	41.5	20.5	1.453208	0.146176
	LUH	12	6	111.5	59.5	33.5	-0.234267	0.814779
<b>20</b>	CA	<b>22</b>	<b>13</b>	<b>501</b>	<b>129</b>	<b>38</b>	<b>3.584641</b>	<b>0.000338</b>
	LC	<b>22</b>	<b>13</b>	<b>474</b>	<b>156</b>	<b>65</b>	<b>2.662876</b>	<b>0.007751</b>
	LP	<b>22</b>	<b>13</b>	<b>459</b>	<b>171</b>	<b>80</b>	<b>2.150784</b>	<b>0.031501</b>
	AP	22	13	395	235	142	-0.034139	0.972766
	PP	22	13	452	178	87	1.911808	0.055910
	LT	22	13	423.5	206.5	115.5	0.938835	0.347823
	DT	<b>22</b>	<b>13</b>	<b>514</b>	<b>116</b>	<b>25</b>	<b>4.028453</b>	<b>0.000056</b>
	LUH	22	13	430	200	109	1.160741	0.245756
<b>21</b>	CA	<b>60</b>	<b>35</b>	<b>3504</b>	<b>1056</b>	<b>426</b>	<b>4.81426</b>	<b>0.000001</b>
	LC	<b>59</b>	<b>35</b>	<b>3368</b>	<b>1097</b>	<b>467</b>	<b>4.42284</b>	<b>0.000010</b>
	LP	60	35	3114.5	1445.5	815.5	1.80921	0.070428
	AP	60	35	2655.5	1904.5	825.5	-1.73206	0.083273
	PP	<b>60</b>	<b>35</b>	<b>3249.5</b>	<b>1310.5</b>	<b>680.5</b>	<b>2.85075</b>	<b>0.004364</b>
	LT	<b>60</b>	<b>35</b>	<b>3155.5</b>	<b>1404.5</b>	<b>774.5</b>	<b>2.12553</b>	<b>0.033550</b>
	DT	<b>60</b>	<b>35</b>	<b>3340</b>	<b>1220</b>	<b>590</b>	<b>3.54898</b>	<b>0.000387</b>
	LUH	60	35	2951.5	1608.5	978.5	0.55163	0.581203
<b>22</b>	CA	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>397</b>	<b>233</b>	<b>62</b>	<b>3.003448</b>	<b>0.002671</b>
	LC	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>374</b>	<b>256</b>	<b>85</b>	<b>2.244334</b>	<b>0.024818</b>
	LP	17	18	326	304	133	0.660098	0.509195
	AP	17	18	297.5	332.5	144.5	-0.280542	0.779064
	PP	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>371.5</b>	<b>258.5</b>	<b>87.5</b>	<b>2.161822</b>	<b>0.030639</b>
	LT	17	18	324	306	135	0.594089	0.552457
	DT	17	18	358	272	101	1.716256	0.086125
	LUH	17	18	305	325	152	-0.033005	0.973671
<b>23</b>	CA	<b>11</b>	<b>8</b>	<b>145</b>	<b>45</b>	<b>9</b>	<b>2.890030</b>	<b>0.003855</b>
	LC	<b>11</b>	<b>8</b>	<b>142</b>	<b>48</b>	<b>12</b>	<b>2.642313</b>	<b>0.008238</b>
	LP	11	8	127	63	27	1.403729	0.160409
	AP	11	8	104	86	38	-0.495434	0.620297
	PP	<b>11</b>	<b>8</b>	<b>135</b>	<b>55</b>	<b>19</b>	<b>2.064307</b>	<b>0.038997</b>
	LT	11	8	124	66	30	1.156012	0.247685
	DT	<b>11</b>	<b>8</b>	<b>139</b>	<b>51</b>	<b>15</b>	<b>2.394596</b>	<b>0.016644</b>
	LUH	11	8	118	72	36	0.660578	0.508888
<b>25</b>	CA	10	6	98	38	17	1.410048	0.158535
	LC	10	6	100	36	15	1.626978	0.103751
	LP	10	6	85	51	30	0.000000	1.000000
	AP	10	6	92.5	43.5	22.5	0.813489	0.415944
	PP	10	6	96	40	19	1.193117	0.232832
	LT	10	6	87	49	28	0.216930	0.828264
	DT	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>113</b>	<b>23</b>	<b>2</b>	<b>3.037026</b>	<b>0.002391</b>
	LUH	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>104</b>	<b>32</b>	<b>11</b>	<b>2.060839</b>	<b>0.039326</b>
<b>26</b>	CA	<b>30</b>	<b>18</b>	<b>924</b>	<b>252</b>	<b>81</b>	<b>4.024922</b>	<b>0.000057</b>
	LC	<b>29</b>	<b>18</b>	<b>815</b>	<b>313</b>	<b>142</b>	<b>2.604244</b>	<b>0.009212</b>

OGU	VARIABLE	n M	n H	SUMA M	SUMA H	U	Z	p	
27	LP	30	17	746.5	381.5	228.5	0.586720	0.557396	
	AP	30	18	799.5	376.5	205.5	1.373585	0.169580	
	PP	30	18	768	408	237	0.702764	0.482208	
	LT	30	18	820.5	355.5	184.5	1.820798	0.068647	
	DT	30	18	816.5	359.5	188.5	1.735615	0.082642	
	LUH	30	18	797	379	208	1.320345	0.186729	
	<b>CA</b>	<b>22</b>	<b>13</b>	<b>457</b>	<b>173</b>	<b>82</b>	<b>2.082506</b>	<b>0.037304</b>	
	LC	22	13	444	186	95	1.638693	0.101287	
	<b>LP</b>	<b>22</b>	<b>13</b>	<b>458</b>	<b>172</b>	<b>81</b>	<b>2.116645</b>	<b>0.034298</b>	
	AP	22	13	408	222	131	0.409673	0.682048	
28	PP	22	13	452	178	87	1.911808	0.055910	
	LT	22	13	388	242	135	-0.273115	0.784766	
	DT	22	13	414	216	125	0.614510	0.538863	
	LUH	21	12	359	202	124	0.074848	0.940336	
	<b>CA</b>	<b>45</b>	<b>23</b>	<b>1906</b>	<b>440</b>	<b>164</b>	<b>4.582319</b>	<b>0.000005</b>	
	<b>LC</b>	<b>45</b>	<b>23</b>	<b>1746</b>	<b>600</b>	<b>324</b>	<b>2.508285</b>	<b>0.012137</b>	
	<b>LP</b>	<b>43</b>	<b>22</b>	<b>1657</b>	<b>488</b>	<b>235</b>	<b>3.299515</b>	<b>0.000970</b>	
	AP	43	22	1552	593	340	1.843846	0.065215	
	<b>PP</b>	<b>43</b>	<b>22</b>	<b>1583.5</b>	<b>561.5</b>	<b>308.5</b>	<b>2.280547</b>	<b>0.022582</b>	
	<b>LT</b>	<b>45</b>	<b>23</b>	<b>1756.5</b>	<b>589.5</b>	<b>313.5</b>	<b>2.644393</b>	<b>0.008188</b>	
29	<b>DT</b>	<b>45</b>	<b>23</b>	<b>1753.5</b>	<b>592.5</b>	<b>316.5</b>	<b>2.605505</b>	<b>0.009178</b>	
	LUH	45	23	1585	761	485	0.421288	0.673548	
	<b>CA</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>84</b>	<b>21</b>	<b>6</b>	<b>2.200000</b>	<b>0.027814</b>	
	LC	9	5	75	30	15	1.000000	0.317318	
	LP	9	5	82	23	8	1.933333	0.053204	
	AP	9	5	73	32	17	0.733333	0.463361	
	PP	9	5	82	23	8	1.933333	0.053204	
	LT	9	5	80.5	24.5	9.5	1.735241	0.082708	
	<b>DT</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>87</b>	<b>18</b>	<b>3</b>	<b>2.602862</b>	<b>0.009249</b>	
	LUH	9	5	78	27	12	1.400000	0.161523	
30	<b>CA</b>	<b>33</b>	<b>21</b>	<b>1088</b>	<b>397</b>	<b>166</b>	<b>3.202727</b>	<b>0.001363</b>	
	<b>LC</b>	<b>32</b>	<b>21</b>	<b>1039.5</b>	<b>391.5</b>	<b>160.5</b>	<b>3.191437</b>	<b>0.001417</b>	
	LP	33	21	977.5	507.5	276.5	1.242055	0.214199	
	AP	33	21	917	568	337	0.168565	0.866138	
	PP	33	21	938	547	316	0.541181	0.588380	
	LT	33	21	1013	472	241	1.871954	0.061202	
	DT	33	21	1009	476	245	1.800979	0.071694	
	LUH	33	21	1011	474	243	1.836467	0.066272	
	32	CA	2	2	6	4	1	0.774597	0.438584
		LC	2	2	7	3	0	1.549193	0.121345
LP		2	2	6	4	1	0.774597	0.438584	
AP		2	2	6	4	1	0.774597	0.438584	
PP		2	2	7	3	0	1.549193	0.121345	
LT		2	2	6	4	1	0.774597	0.438584	
DT		2	2	4	6	1	-0.774597	0.438584	
LUH		2	2	5	5	2	0.000000	1.000000	
33		CA	11	9	128	82	37	0.949671	0.342286
		LC	11	9	117	93	48	0.113961	0.909270
	LP	11	9	110	100	44	-0.417855	0.676056	
	AP	11	9	119	91	46	0.265908	0.790312	
	PP	11	9	124	86	41	0.645777	0.518429	
	LT	11	9	120	90	45	0.341882	0.732442	
	DT	11	9	123	86.5	41.5	0.607790	0.543331	
	LUH	11	9	123	87	42	0.569803	0.568815	
	34	CA	6	4	37	18	8	0.852803	0.393775
		LC	6	4	32	23	11	-0.213201	0.831172
LP		6	4	32	23	11	-0.213201	0.831172	
AP		6	4	32	23	11	-0.213201	0.831172	
PP		6	4	35	20	10	0.426401	0.669818	



OGU	VARIABLE	<i>n</i> M	<i>n</i> H	SUMA M	SUMA H	<i>U</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>
35	LT	6	4	41	14	4	1.705606	0.088091
	DT	6	4	38	17	7	1.066004	0.286430
	LUH	6	4	34	21	11	0.213201	0.831172
	<b>CA</b>	<b>17</b>	<b>7</b>	<b>253</b>	<b>47</b>	<b>19</b>	<b>2.572185</b>	<b>0.010110</b>
	LC	17	7	233	67	39	1.301970	0.192936
	LP	17	7	201.5	98.5	48.5	-0.698618	0.484796
	AP	17	7	217.5	82.5	54.5	0.317554	0.750826
	PP	17	7	219	81	53	0.412820	0.679741
	LT	17	7	230	70	42	1.111438	0.266388
	DT	17	7	198.5	101.5	45.5	-0.889150	0.373929
36	LUH	17	7	229	71	43	1.047927	0.294680
	CA	3	5	11	25	5	-0.74536	0.456062
	LC	3	5	10	26	4	-1.04350	0.296725
	LP	3	5	11	25	5	-0.74536	0.456062
	AP	3	5	12	24	6	-0.44721	0.654724
	PP	3	5	14	22	7	0.14907	0.881498
	LT	3	5	17	19	4	1.04350	0.296725
	DT	3	5	15	21	6	0.44721	0.654724
	LUH	3	5	15	21	6	0.44721	0.654724

## ANEXO 2

Media de las variables en cada OGU ( $\pm$  Error Estándar), datos de machos.

OGU	CA	LC	LP	AP	PP	LT	DT	LUH
1	83.24 $\pm$ 0.29	89.48 $\pm$ 0.72	12.52 $\pm$ 0.21	5.75 $\pm$ 0.17	7.22 $\pm$ 0.07	26.99 $\pm$ 0.30	2.81 $\pm$ 0.09	8.86 $\pm$ 0.24
2	77.37 $\pm$ 0.55	84.38 $\pm$ 1.30	12.02 $\pm$ 0.09	6.04 $\pm$ 0.09	7.06 $\pm$ 0.08	26.03 $\pm$ 0.13	2.80 $\pm$ 0.04	8.08 $\pm$ 0.14
3	78.77 $\pm$ 0.63	81.30 $\pm$ 1.01	12.16 $\pm$ 0.11	6.29 $\pm$ 0.08	7.37 $\pm$ 0.09	25.93 $\pm$ 0.16	2.78 $\pm$ 0.03	8.26 $\pm$ 0.12
4	80.60 $\pm$ 0.47	88.57 $\pm$ 0.87	11.90 $\pm$ 0.11	6.18 $\pm$ 0.10	7.40 $\pm$ 0.07	25.94 $\pm$ 0.13	2.81 $\pm$ 0.02	8.37 $\pm$ 0.07
5	79.19 $\pm$ 0.40	84.94 $\pm$ 0.85	11.69 $\pm$ 0.09	6.10 $\pm$ 0.05	7.25 $\pm$ 0.05	26.32 $\pm$ 0.13	2.70 $\pm$ 0.02	8.50 $\pm$ 0.06
6	81.79 $\pm$ 0.56	85.00 $\pm$ 0.80	12.33 $\pm$ 0.12	6.23 $\pm$ 0.05	7.89 $\pm$ 0.08	27.56 $\pm$ 0.18	2.99 $\pm$ 0.02	8.68 $\pm$ 0.07
7	80.93 $\pm$ 0.75	83.77 $\pm$ 0.77	11.95 $\pm$ 0.13	5.91 $\pm$ 0.10	7.33 $\pm$ 0.07	26.91 $\pm$ 0.30	3.07 $\pm$ 0.07	8.40 $\pm$ 0.17
8	81.20 $\pm$ 0.91	75.04 $\pm$ 0.86	12.35 $\pm$ 0.17	6.84 $\pm$ 0.09	7.63 $\pm$ 0.08	26.33 $\pm$ 0.17	3.01 $\pm$ 0.04	8.32 $\pm$ 0.12
9	77.88	84.50	12.23	6.53	7.17	26.79	2.86	8.77
10	79.62 $\pm$ 0.73	81.80 $\pm$ 1.48	11.67 $\pm$ 0.12	6.27 $\pm$ 0.14	7.35 $\pm$ 0.08	26.24 $\pm$ 0.32	2.86 $\pm$ 0.03	8.80 $\pm$ 0.17
11	82.57 $\pm$ 0.48	89.53 $\pm$ 0.97	12.35 $\pm$ 0.18	6.38 $\pm$ 0.05	7.59 $\pm$ 0.11	27.31 $\pm$ 0.19	2.86 $\pm$ 0.03	8.73 $\pm$ 0.08
12	79.48 $\pm$ 0.93	83.83 $\pm$ 2.63	11.98 $\pm$ 0.22	6.28 $\pm$ 0.20	7.61 $\pm$ 0.16	26.86 $\pm$ 0.34	3.03 $\pm$ 0.06	8.76 $\pm$ 0.32
13	83.35 $\pm$ 1.10	89.32 $\pm$ 1.80	12.36 $\pm$ 0.28	6.41 $\pm$ 0.09	7.50 $\pm$ 0.17	27.17 $\pm$ 0.26	3.07 $\pm$ 0.05	8.84 $\pm$ 0.18
14	82.29 $\pm$ 0.94	89.52 $\pm$ 1.15	12.42 $\pm$ 0.16	6.68 $\pm$ 0.12	7.74 $\pm$ 0.12	28.26 $\pm$ 0.20	2.92 $\pm$ 0.04	8.98 $\pm$ 0.09
15	81.28 $\pm$ 0.99	89.24 $\pm$ 0.99	11.89 $\pm$ 0.30	6.15 $\pm$ 0.13	7.47 $\pm$ 0.13	27.13 $\pm$ 0.21	3.04 $\pm$ 0.04	8.78 $\pm$ 0.19
16	82.12 $\pm$ 0.97	84.51 $\pm$ 0.91	12.40 $\pm$ 0.15	6.08 $\pm$ 0.10	7.72 $\pm$ 0.14	26.42 $\pm$ 0.27	3.05 $\pm$ 0.04	9.04 $\pm$ 0.12
17	82.84 $\pm$ 0.64	83.99 $\pm$ 0.80	11.78 $\pm$ 0.11	5.93 $\pm$ 0.08	7.35 $\pm$ 0.07	26.13 $\pm$ 0.20	3.08 $\pm$ 0.05	8.51 $\pm$ 0.10
18	80.26 $\pm$ 1.07	82.13 $\pm$ 1.20	11.72 $\pm$ 0.18	6.18 $\pm$ 0.10	7.31 $\pm$ 0.08	25.42 $\pm$ 0.21	3.09 $\pm$ 0.05	8.27 $\pm$ 0.10
19	77.39	77.63	11.35	6.25	7.34	26.24	2.85	8.45
20	81.12 $\pm$ 0.54	81.81 $\pm$ 0.80	11.94 $\pm$ 0.13	6.13 $\pm$ 0.07	7.16 $\pm$ 0.07	25.82 $\pm$ 0.20	3.12 $\pm$ 0.04	8.50 $\pm$ 0.12
21	80.82 $\pm$ 0.38	83.91 $\pm$ 0.52	12.08 $\pm$ 0.08	6.35 $\pm$ 0.04	7.54 $\pm$ 0.05	26.52 $\pm$ 0.10	3.11 $\pm$ 0.02	8.62 $\pm$ 0.06
22	80.70 $\pm$ 0.52	82.73 $\pm$ 0.76	12.80 $\pm$ 0.13	6.74 $\pm$ 0.06	7.67 $\pm$ 0.06	26.88 $\pm$ 0.18	3.21 $\pm$ 0.03	8.76 $\pm$ 0.12
23	78.43 $\pm$ 1.00	86.17 $\pm$ 1.05	13.12 $\pm$ 0.12	6.32 $\pm$ 0.09	7.46 $\pm$ 0.11	27.14 $\pm$ 0.17	3.03 $\pm$ 0.03	9.02 $\pm$ 0.12
24	79.46 $\pm$ 0.90	90.01 $\pm$ 1.21	13.00 $\pm$ 0.16	6.38 $\pm$ 0.11	7.36 $\pm$ 0.11	27.54 $\pm$ 0.30	3.03 $\pm$ 0.07	8.89 $\pm$ 0.12
25	80.86 $\pm$ 0.84	84.16 $\pm$ 0.96	12.90 $\pm$ 0.15	6.28 $\pm$ 0.07	7.68 $\pm$ 0.10	28.24 $\pm$ 0.14	3.14 $\pm$ 0.04	9.15 $\pm$ 0.11
26	82.24 $\pm$ 0.60	84.62 $\pm$ 0.62	12.37 $\pm$ 0.11	6.62 $\pm$ 0.08	7.49 $\pm$ 0.07	27.69 $\pm$ 0.17	3.15 $\pm$ 0.04	9.04 $\pm$ 0.10
27	81.89 $\pm$ 0.58	84.69 $\pm$ 0.68	12.63 $\pm$ 0.14	6.72 $\pm$ 0.06	7.77 $\pm$ 0.07	27.69 $\pm$ 0.21	3.20 $\pm$ 0.04	9.20 $\pm$ 0.09

OGU	CA	LC	LP	AP	PP	LT	DT	LUH
28	84.02 ± 0.38	86.42 ± 0.50	12.72 ± 0.09	6.80 ± 0.05	7.76 ± 0.06	28.09 ± 0.15	3.25 ± 0.03	9.19 ± 0.06
29	81.52 ± 1.00	83.93 ± 1.86	12.98 ± 0.15	6.82 ± 0.09	7.82 ± 0.13	27.43 ± 0.37	3.25 ± 0.05	9.49 ± 0.16
30	81.54 ± 0.66	83.18 ± 0.71	12.47 ± 0.09	6.65 ± 0.05	7.46 ± 0.07	27.88 ± 0.12	3.23 ± 0.03	8.95 ± 0.10
31	75.48 ± 1.02	75.80 ± 0.86	12.72 ± 0.31	6.26 ± 0.06	7.43 ± 0.11	27.46 ± 0.13	3.03 ± 0.14	8.92 ± 0.18
32	79.66 ± 1.34	81.11 ± 0.59	12.02 ± 0.18	6.46 ± 0.07	7.48 ± 0.05	27.83 ± 0.35	2.90 ± 0.05	8.71 ± 0.11
33	79.00 ± 1.22	81.77 ± 1.53	12.18 ± 0.15	6.56 ± 0.07	7.46 ± 0.10	27.69 ± 0.36	3.13 ± 0.06	8.91 ± 0.21
34	81.41 ± 1.07	80.71 ± 1.25	12.41 ± 0.17	6.56 ± 0.09	7.46 ± 0.15	28.25 ± 0.27	3.36 ± 0.07	9.06 ± 0.11
35	80.40 ± 0.86	83.11 ± 1.25	12.03 ± 0.13	6.52 ± 0.07	7.59 ± 0.07	27.67 ± 0.19	3.13 ± 0.04	8.92 ± 0.12
36	78.10 ± 0.034	84.61 ± 1.40	12.13 ± 0.46	6.48 ± 0.13	7.68 ± 0.11	27.94 ± 0.87	3.28 ± 0.08	9.13 ± 0.08

Media de las variables en cada OGU (± Error Estándar), datos de hembras.

OGU	CA	LC	LP	AP	PP	LT	DT	LUH
2	74.26 ± 0.65	85.01 ± 2.86	12.08 ± 0.45	6.19 ± 0.17	6.90 ± 0.27	25.61 ± 0.41	2.72 ± 0.10	8.21 ± 0.39
3	73.42 ± 0.45	78.46 ± 0.66	12.23 ± 0.09	6.30 ± 0.10	7.17 ± 0.09	25.59 ± 0.18	2.66 ± 0.03	8.33 ± 0.10
4	77.30 ± 0.57	83.40 ± 1.57	12.00 ± 0.12	6.31 ± 0.15	7.38 ± 0.14	25.61 ± 0.25	2.70 ± 0.03	8.12 ± 0.10
5	76.52 ± 0.46	81.57 ± 0.79	11.42 ± 0.08	5.99 ± 0.07	7.10 ± 0.07	26.35 ± 0.16	2.57 ± 0.02	8.24 ± 0.09
6	77.98 ± 0.63	82.97 ± 0.58	12.12 ± 0.13	6.14 ± 0.06	7.81 ± 0.12	26.73 ± 0.17	2.86 ± 0.03	8.78 ± 0.12
7	76.80 ± 1.19	80.56 ± 0.80	11.54 ± 0.16	6.07 ± 0.07	7.37 ± 0.11	25.83 ± 0.30	2.90 ± 0.05	8.13 ± 0.12
8	76.08 ± 0.77	75.05 ± 1.02	11.94 ± 0.14	6.53 ± 0.07	7.44 ± 0.11	25.48 ± 0.19	2.94 ± 0.04	8.17 ± 0.11
9	75.16 ± 0.60	82.05 ± 1.27	11.69 ± 0.34	5.96 ± 0.16	7.17 ± 0.24	26.45 ± 0.04	2.48 ± 0.11	8.11 ± 0.11
10	77.09 ± 1.80	79.26 ± 2.59	11.29 ± 0.33	6.20 ± 0.15	7.34 ± 0.16	25.23 ± 0.34	2.78 ± 0.05	8.30 ± 0.25
11	77.96 ± 0.59	82.82 ± 1.33	11.98 ± 0.17	6.29 ± 0.06	7.25 ± 0.05	26.58 ± 0.26	2.79 ± 0.03	8.36 ± 0.08
12	78.38 ± 0.52	79.62 ± 2.03	11.64 ± 0.23	6.36 ± 0.19	7.17 ± 0.19	26.19 ± 0.32	2.88 ± 0.12	8.4 ± 0.14
13	81.63 ± 1.51	87.36 ± 2.84	12.51 ± 0.78	6.12 ± 0.25	7.08 ± 0.36	26.03 ± 0.21	2.99 ± 0.07	8.33 ± 0.35
14	77.07 ± 0.89	88.36 ± 0.94	11.82 ± 0.36	6.37 ± 0.14	7.34 ± 0.22	28.07 ± 0.33	2.91 ± 0.06	9.00 ± 0.17
15	78.92 ± 0.67	84.41 ± 1.45	12.15 ± 0.33	6.04 ± 0.19	7.28 ± 0.14	26.53 ± 0.18	2.96 ± 0.11	9.04 ± 0.17
16	76.74 ± 0.38	80.83 ± 0.58	11.52 ± 0.17	5.93 ± 0.27	7.26 ± 0.17	26.22 ± 0.48	2.91 ± 0.05	8.37 ± 0.08

<b>OGU</b>	<b>CA</b>	<b>LC</b>	<b>LP</b>	<b>AP</b>	<b>PP</b>	<b>LT</b>	<b>DT</b>	<b>LUH</b>
17	79.56 ± 0.79	81.74 ± 0.90	11.64 ± 0.16	5.85 ± 0.07	7.31 ± 0.12	25.78 ± 0.11	2.90 ± 0.03	8.40 ± 0.14
18	78.55 ± 0.61	77.90 ± 0.87	11.25 ± 0.23	6.22 ± 0.09	7.30 ± 0.17	25.05 ± 0.22	2.98 ± 0.05	8.37 ± 0.17
19	75.85 ± 0.34	78.02 ± 1.13	11.51 ± 0.08	6.41 ± 0.11	7.02 ± 0.28	24.94 ± 0.18	2.97 ± 0.01	8.17 ± 0.03
20	77.36 ± 0.63	78.29 ± 0.77	11.51 ± 0.13	6.09 ± 0.08	6.92 ± 0.09	25.54 ± 0.13	2.79 ± 0.04	8.30 ± 0.12
21	77.30 ± 0.48	79.65 ± 0.74	11.81 ± 0.12	6.44 ± 0.06	7.30 ± 0.06	26.12 ± 0.15	2.97 ± 0.03	8.60 ± 0.10
22	78.21 ± 0.62	80.17 ± 0.84	12.70 ± 0.11	6.77 ± 0.05	6.77 ± 0.05	26.77 ± 0.15	3.10 ± 0.04	8.79 ± 0.11
23	73.87 ± 0.61	80.72 ± 0.91	12.86 ± 0.10	6.34 ± 0.13	7.09 ± 0.12	26.75 ± 0.33	2.90 ± 0.03	8.95 ± 0.17
24	85.50	84.84	12.68	6.26	7.58	28.86	2.84	9.12
25	79.16 ± 0.68	81.34 ± 1.06	12.87 ± 0.12	6.14 ± 0.10	7.51 ± 0.09	28.20 ± 0.20	2.93 ± 0.04	8.75 ± 0.11
26	78.08 ± 0.48	82.01 ± 0.66	12.24 ± 0.13	6.46 ± 0.07	7.39 ± 0.07	27.30 ± 0.19	3.05 ± 0.03	8.97 ± 0.09
27	79.42 ± 0.97	81.88 ± 1.39	12.24 ± 0.17	6.71 ± 0.11	7.49 ± 0.10	27.71 ± 0.27	3.16 ± 0.04	9.18 ± 0.18
28	80.02 ± 0.62	84.05 ± 0.75	11.92 ± 0.20	6.66 ± 0.08	7.49 ± 0.08	27.44 ± 0.21	3.10 ± 0.04	9.15 ± 0.09
29	77.14 ± 1.60	80.26 ± 2.90	12.31 ± 0.27	6.75 ± 0.16	7.51 ± 0.04	26.71 ± 0.46	2.91 ± 0.06	9.14 ± 0.18
30	77.74 ± 0.68	79.32 ± 0.78	12.28 ± 0.09	6.66 ± 0.09	7.41 ± 0.07	27.45 ± 0.16	3.14 ± 0.05	8.69 ± 0.10
31	72.64	74.47	12.44	6.41	7.21	26.28	2.66	8.41
32	78.57 ± 1.37	78.23 ± 0.42	11.69 ± 0.21	6.17 ± 0.27	7.14 ± 0.13	27.54 ± 0.10	2.93 ± 0.05	8.75 ± 0.35
33	77.80 ± 1.18	81.13 ± 1.37	12.29 ± 0.15	6.49 ± 0.08	7.38 ± 0.14	27.53 ± 0.31	3.02 ± 0.10	8.87 ± 0.17
34	79.99 ± 0.97	80.17 ± 2.06	12.43 ± 0.28	6.67 ± 0.19	7.30 ± 0.18	27.44 ± 0.36	3.24 ± 0.05	9.06 ± 0.21
35	76.49 ± 0.73	80.13 ± 1.14	12.22 ± 0.20	6.48 ± 0.11	7.58 ± 0.10	27.45 ± 0.30	3.23 ± 0.10	8.71 ± 0.14
36	78.92 ± 0.59	85.64 ± 0.72	12.27 ± 0.15	6.56 ± 0.16	7.66 ± 0.22	27.30 ± 0.35	3.20 ± 0.07	8.94 ± 0.15