



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**FILOGEOGRAFÍA Y LÍMITES DE ESPECIES
EN LA TUCANETA *AULACORHYNCHUS
PRASINUS* (AVES).**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

FERNANDO PUEBLA OLIVARES

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

MEXICO, D. F.

Septiembre, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto se llevó a cabo gracias a la beca doctoral otorgada por la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT; 126842).

Adicionalmente agradezco el financiamiento otorgado durante las diferentes etapas del proyecto al Fondo Sectorial SEMARNAT-CONACyT (C01-0265) y CONACYT R-27961. También agradezco al Dr. Oliver Komar y al Dr. James Owen por su apoyo durante el trabajo de campo realizado en El Salvador; al Dr. Alejandro Espinosa de los Monteros Solís por el apoyo para la realización de trabajo de laboratorio.

Este proyecto se realizó con el apoyo de muchas personas. Pero le agradezco profundamente al Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza, mi tutor durante toda mi vida académica, por su apoyo durante todas las etapas del proyecto.

También agradezco a los Drs. Alejandro Espinosa de los Monteros, Jorge Llorente Bousquets y Kevin Omland, por aceptar formar parte del comité tutural y por sus atinadas sugerencias para mejorar el proyecto durante sus diferentes fases, durante el trabajo de laboratorio y por sus revisiones al manuscrito producto de este proyecto.

Agradezco también a los investigadores que participaron como sinodales en el examen predoctoral, y que de alguna u otra manera, con sus críticas constructivas, contribuyeron a mi mejoramiento académico (Dr, Juan José Morrone, Dr, Fernando Cervantes, Dra, María del Coro Arizmendi, Dr. Gerardo Ponce de León).

Gracias a todos los miembros del jurado designado para evaluar este trabajo, Dr. Jorge Llorente, Bousquets, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Dra, Katherine Renton, Dra. Virginia León Regagnon, Dra, Ella Vázquez Domínguez y Dr. Alejandro Espinosa de los Monteros, quienes enriquecieron con sus sugerencias esta tesis
A todos ellos muchas gracias.

Agradecimientos Personales

Alguna vez pensé que para realizar un proyecto de doctorado y tras contar como experiencia el haber realizado una maestría, tenía el camino bastante allanado para poder hacerlo, sin embargo, este logro hubiera sido más difícil sin la ayuda desinteresada de muchas personas. Quiero agradecer profundamente a Adolfo Navarro quien a ha sido mi tutor durante toda mi vida académica; debo agradecerle porque a lo largo de todos estos años y en la gran mayoría de las ocasiones, ha sido más que un excelente tutor, mi amigo; incluso, en sus sesiones de divan, ha sido un confidente a quien poderle contar, aunque suene cursi, varias penas y alegrías. Adolfo, de nueva cuenta te expreso mi más sincero agradecimiento.

Agradezco también a Blanca Hernández, de quien tuve apoyo durante gran parte del trabajo de laboratorio, pero le agradezco principalmente por su valiosa amistad durante todo el tiempo que llevamos de conocernos. También a Laura Marquez y Alejandro Espinosa por su apoyo y enseñanzas durante el trabajo de laboratorio. Al Dr. Jorge Llorente por su gran apoyo y paciencia durante la realización del proyecto. Doy gracias también a todo el personal del Museo de Zoología simplemente por ser mis amigos, a Howell quien me ayudó para la colecta de ejemplares y trabajo de campo, a Erick, a Gaby Deras, Samuel, Carlos Almazán, Livia León, a Octavio Rojas (el Profe), Alejandro Gordillo, Al Dr. Florecitas (Oscar Flores Villela) ¡que como da lata con lo dela computadora, pero bueno!, A todos los que no he mencionado y crean que lo merecen, vaya también para ellos mi más sincero agradecimiento.

No hace falta decir cuanto tengo que agradecerle a mi familia, ahora incompleta. A mi madre de quien siempre he tenido y seguiré teniendo su apoyo y su cariño pase lo que pase; a mi padre, quien ya no está conmigo y quien tanta falta me hace, a mis hermanas por estar siempre a mi lado.

Mi más profundo agradecimiento para quien ha llenado y es parte de una las etapas más felices de mi vida, quien me ha dado su apoyo sin condiciones y me ha ofrecido su amor y cariño, y quien ha llorado conmigo en los momentos más dolorosos, a Elsa Figueroa, por ser mi amiga y mi esposa y quien es un aliciente para continuar en todo lo que me propongo.

Con gran cariño para
Raymundo Puebla Vergara
Josefina Olivares Valle
Nancy, Claudia y Olivia

y como un logro compartido
por su apoyo y amor, para
Elsa Figueroa

INDICE

Abstract	1
Resumen	1
Introducción general	2
Hipótesis y objetivos	3
Literatura citada	5
Capítulo 1. Speciation in the Emerald toucanet (<i>Aulacorhynchus prasinus</i>) complex	7
Abstract	8
Resumen	8
Introduction	9
Methods	11
Taxon sampling	11
DNA isolation, amplification and sequencing	11
Population genetics descriptors	12
Phylogenetic reconstruction	12
Results	14
Discussion	16
Phylogeny	16
Biogeographic history	20
Taxonomic implications	21
Acknowledgments	24
Literature cited	25
Table 1	34
Table 2	35
Table 3	36
Figure 1	37
Figure 2	38
Capítulo 2. Variación morfológica del complejo <i>Aulacorhynchus prasinus</i>	39
Introducción	39
Objetivos	40
Distribución de <i>Aulacorhynchus prasinus</i>	41

Método	45
Resultados	46
Análisis de caracteres merísticos	46
Análisis de caracteres de coloración	55
Discusión	62
Literatura citada	67
Capítulo 3. Discusión general y conclusiones finales	69
Literatura citada	80
Apéndice 1.	84

Abstract.- Emerald toucanet *Aulacorhynchus prasinus* is a polytypic species and is distributed in the mountane forests of Mexico, Central and South America. The different recognized subspecies show several similarities, as body size, green pattern of their plumage, tail tips of cinnamon color and similar pattern of call notes, what has taken to consider that all they are conspecifics. However, fragmented pattern and the evolutionary isolation of the Neotropical mountane forests where *A. prasinus* lives, together with morfometric analysis of some of its populations has taken to suggest that some of them are different species. In this work, with base in sequences of the mitochondrial DNA genes Cytocrome b, ND2, and ND3 of tissues of almost all the recognized subspecies, and with morfometric analysis of the same ones, the patterns of geographical variation in the Emerald toucanet complex were analyzed. The genetic distances and the phylogeny obtained with the genetic data allow to recognize seven clades that agree with well-defined biogeographic limits across the distribution of the complex. These clades on one hand confirm some of the previously documented species limits, and for other hand, they show new information with respect to the taxonomic status of other populations. The morfometric analyses supplement the molecular evidence when evaluating the diagnostic morphological attributes, including size and color patterns related to the beak and/or plumage characteristics in the analysis of limits of species inside *Aulacorhynchus prasinus* complex.

Resumen.- La tucaneta verde *Aulacorhynchus prasinus* es una especie politípica distribuida en bosques montanos de México, Centro y Sudamérica. Las diferentes subespecies reconocidas presentan similitud en tamaño del cuerpo, patrón verde del plumaje, puntas canela de las rectrices y notas de llamado, por lo que son consideradas conespecíficas. Sin embargo, el patrón fragmentado y de aislamiento de los bosques montanos, junto con análisis morfométricos ha llevado a sugerir que algunas poblaciones son especies diferentes. En este trabajo, con base en secuencias de los genes mitocondriales Citocromo b, ND2 y ND3 de casi todas las subespecies y con análisis morfométricos de las mismas, se analizaron los patrones de variación geográfica en el complejo. La filogenia molecular obtenida permite reconocer siete clados que se corresponden con claras separaciones biogeográficas, los cuales por una parte, confirman algunos de los límites de especies previamente documentados y por otra, aportan nueva información referente al estatus taxonómico de otras poblaciones. Los análisis morfométricos y de coloración complementan la evidencia molecular al evaluar los caracteres morfológicos diagnósticos en el análisis de límites de especies dentro del complejo *Aulacorhynchus prasinus*.

Introducción General

La especiación es el proceso que lleva a la diversidad de especies, por lo que el entendimiento de los patrones generales y los procesos de especiación es fundamental para explicar dicha diversidad. Desde hace varios años, la expansión de la sistemática molecular ha abierto un poderoso acercamiento para este problema, ya que los árboles filogenéticos de un grupo taxonómico proveen un registro indirecto de los eventos de especiación que han originado las especies actuales. Adicionalmente, junto con información geográfica y de los atributos ecológicos de las especies, se pueden obtener respuestas acerca de las causas, eventos y tasas de especiación (Barraclough y Nee 2001).

Los datos moleculares se han convertido en una fuente de caracteres importante para establecer hipótesis filogenéticas, lo que ha llevado a un incremento explosivo en estudios de sistemática y genética de poblaciones (Avice 2000), enfocados en definir el estatus taxonómico de especies o poblaciones de una especie, asumiendo que las especies taxonómicas generalmente reflejan las entidades evolutivas cuyo origen deseamos explicar, aunque ésto no necesariamente es así, ya que el número e identidad de especies taxonómicas en un grupo depende del juicio del taxónomo quien las describe y las opiniones pueden variar.

El uso adecuado de caracteres moleculares puede llevar a inferencias acerca de la historia de las poblaciones y la distribución geográfica de linajes genealógicos, especialmente aquellos dentro y entre especies relacionadas. Es decir, que un examen de la variación geográfica entre las poblaciones, a través de la distribución localizada de sus haplotipos (diferentes alelos de poblaciones) de DNAm (Avice 1994, 2000), puede revelar asociaciones históricas y los procesos de reestructuración genética que pueden conducir a la especiación. Lo anterior permite inferir los mecanismos históricos y ecológicos, así como mostrar patrones fenotípicos y de distribución para diferentes tipos de organismos (Wenink *et al.* 1996, Avice 2000). Entonces, entender estos patrones de variación geográfica es el primer paso para inferir los procesos evolutivos en poblaciones naturales (Zink y Remsen 1986).

Los estudios enfocados a explicar la distribución geográfica de linajes genealógicos de aves de la región Neotropical (*e. g.* Aleixo 2004, García-Moreno *et al.* 2004, 2006, Eberhard y Bermingham 2005, Cadena *et al.* 2007 entre muchos otros) se han incrementado recientemente,

en un esfuerzo considerable para entender patrones biogeográficos de taxa de montaña y de tierras bajas.

El género *Aulacorhynchus* (“tucanetas verdes”, Ramphastidae) actualmente contiene seis especies politípicas restringidas generalmente a bosques húmedos montanos en la región Neotropical (Haffer 1974, AOU 1998). Dentro de ellas, las formas incluidas en la especie *Aulacorhynchus prasinus* presentan patrones de distribución geográfica restringida o interrumpida, así como patrones de variación discreta tanto en tamaño, como en coloración del plumaje y del pico, por lo que se considera que varias poblaciones aisladas en diferentes zonas montañosas pueden ser especies distintas. Así mismo, desde la descripción de las mismas existen controversias sobre su estatus taxonómico y en diferentes tiempos las subespecies actualmente reconocidas han sido consideradas como tal, como especies o como sinonimias (Haffer 1974, Winker 2000, Navarro *et al.* 2001).

En virtud de que a la fecha sólo se ha realizado un estudio morfológico para tratar de aclarar el estatus taxonómico de las formas incluidas en el complejo *A. prasinus* (Navarro *et al.* 2001) y ninguno con base en caracteres moleculares, se plantean las siguientes hipótesis:

Hipótesis:

- 1.- El aislamiento geográfico ha producido especiación en el complejo *A. prasinus*, por lo que al menos pueden reconocerse cuatro especies para la región de México y Centroamérica.
- 2.- El patrón de especiación de *A. prasinus* y la fragmentación de distribución de caracteres entre poblaciones de México, Centro y Sudamérica es congruente con patrones biogeográficos de otros organismos de bosques mesófilos (Liebherr 1991, Sullivan *et al.* 1997, Campbell 1999, Marshall y Liebherr 2000, García-Moreno *et al.* 2004, Eberhard y Bermingham 2005).

Para evaluar las hipótesis anteriores, y con ello, contribuir al entendimiento de la diferenciación evolutiva de la biota de los bosques montanos del Neotrópico, se delinean los siguientes

Objetivos:

- 1.- Estudiar la variación genética interpoblacional de *A. prasinus* y obtener una filogenia con base en marcadores moleculares para aclarar límites de especies en las formas distribuidas en México, Centro y Sudamérica.

2.- Reevaluar la variación morfológica del complejo *A. prasinus* a la luz de la información molecular.

De esta manera, el trabajo se ha dividido en tres capítulos, el primero trata la variación genética dentro del complejo *A. prasinus*, mientras que el segundo reevalúa la variación morfológica, y al final, en el capítulo 3, se discuten ambos tipos de información para clarificar el estatus taxonómico y los patrones de especiación de las formas incluidas en el complejo *A. prasinus*.

Literatura citada

- Aleixo, A. 2004. Historical diversification of a Terra-Firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypothesis of amazonian diversification. *Evolution*, 58(6): 1303-1317.
- American Ornithologists' Union (AOU). 1998. Check-list of North American Birds, 7th ed.
- Avise, J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. New York: Chapman & Hall.
- Avise, J. C. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press.
- Barracough, T. G and S. Nee. 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 16(7): 391-413.
- Cadena, C. D., J. Klicka, and R. Ricklefs. 2007. Evolutionary differentiation in the Neotropical montane region: Molecular phylogenetics and phylogeography of Buarremon brush-finches (Aves, Emberizidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44(3):993-1016.
- Campbell, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. Pp. 111-210. In: *Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective*. (W. E. Duellman, Ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Eberhard, J. R., and E. Bermingham. 2005. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36(2):288-304.
- García-Moreno, J., A. G. Navarro-Sigüenza, A. T. Peterson, and L. A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the Common Bush-Tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33(1):186-196.
- García-Moreno, J., N. Cortés, G. M. García-Deras, and B. E. Hernández-Baños. 2006. Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38(2):488-498.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. Publication of the Nuttall Ornithological Club No. 14.

- Lieberr, J. K. 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of Entomological Society of Washington* 93:390-406.
- Marshall, C. J., and J. K. Lieberr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27(1):203-216.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano, and H. Benítez-Díaz. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* Toucanets. *Wilson Bulletin* 113(4):363-372.
- Sullivan, J., J. A. Markert, and C. W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology* 46:426-440.
- Wenink, P. W., A. J. Baker, H-U. Rösner, and M. G. J. Tilanus. 1996. Global mitochondrial DNA phylogeography of holartic breeding dunlins (*Calidris alpina*). *Evolution* 50(1):318-330.
- Winker, K. 2000. A new subspecies of toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) from Veracruz, Mexico. *Ornitología Neotropical* 11(3):253-257.
- Zink, R. M. & J. V. Remsen Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variations in birds. Pp 1-69. In: Johnson (Ed.) *Current Ornithology* Vol. 4. Plenum Press, New York.

CAPÍTULO 1

SPECIATION IN THE EMERALD TOUCANET (*AULACORHYNCHUS PRASINUS*) COMPLEX

PUEBLA-OLIVARES, F., *ET AL.* 2008. THE AUK (EN PRENSA)

FERNANDO PUEBLA-OLIVARES ^{1,5}

ELISA BONACCORSO ²

ALEJANDRO ESPINOSA DE LOS MONTEROS ³

KEVIN E. OMLAND ⁴

JORGE E. LLORENTE-BOUSQUETS ¹

ADOLFO G. NAVARRO-SIGÜENZA ¹

¹*Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera," Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, D.F. 04510, México.*

²*Natural History Museum and Biodiversity Research Center, University of Kansas. Lawrence, Kansas 66045, USA.*

³*Departamento de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A. C., Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, México.*

⁴*Department of Biological Sciences, University of Maryland Baltimore County, Baltimore, MD, 21250 USA.*

⁵Corresponding author: fernandopuebla@hotmail.com

ABSTRACT.—We analyzed the genetic variation in the Emerald Toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*), a species complex that ranges primarily along the montane forests of southern and eastern Mexico south to Bolivia. Segments of three mitochondrial DNA genes (Cyt b, ND2, and ND3) were sequenced for a total of 1159 base pairs. We used Maximum Parsimony, Maximum Likelihood, and Bayesian analysis, and found a set of seven differentiated populations corresponding to clear geographic breaks throughout the highlands of the Neotropics. These genetically distinct populations also correspond with the geographic breaks found in previous analyses of morphological data. Molecular evidence suggests species treatment for four of the Central American clades and three South American clades.

Key words: *Aulacorhynchus prasinus*, cloud forest, species limits, molecular phylogeny, biogeography, Cyt b, ND2, ND3.

ESPECIACIÓN EN EL COMPLEJO DE LA TUCANETA ESMERALDA (*AULACORHYNCHUS PRASINUS*).

RESUMEN.—Se analizó la variación genética de la “Tucaneta verde” (*Aulacorhynchus prasinus*) dentro de su área de distribución geográfica en México, Centro y Sudamérica. Segmentos de tres genes mitocondriales (Cyt b, ND2 y ND3) fueron secuenciados para un total de 1159 pares de bases, los cuales mediante Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud y análisis Bayesianos revelaron siete poblaciones diferenciadas genéticamente que se segregan de acuerdo a claros rompimientos geográficos. Las poblaciones diferenciadas corresponden, en parte, con las especies sugeridas con base a datos morfológicos en estudios previos. La evidencia molecular

sugiere estatus de especie para cuatro de los clados identificados para México y Centroamérica y tres para Sudamérica.

INTRODUCTION

TOUCANS, toucanets, and araçaris, (Piciformes: Ramphastidae) are among the most striking of Neotropical birds owing to their large and brightly colored bills and bizarre plumage patterns. Such morphological variation is often associated with geographic clines and/or is restricted to specific areas. As such, this family has been the subject of a wide array of studies dealing with their diversity (e.g. Short and Horne 2001), ecology (e.g. Riley and Smith 1992), and evolution (e.g. Haffer 1974; Hackett and Lehn 1997; Eberhard and Bermingham 2005).

The “green” toucanets in the genus *Aulacorhynchus* are almost completely restricted to Neotropical humid montane forests from southern and eastern Mexico south to Bolivia. Currently they are placed in six to seven highly polytypic species (Haffer 1974; Sibley and Monroe 1990). *Aulacorhynchus* toucanets show discrete variation in coloration and size, and several populations isolated on single mountain ranges are surprisingly distinct. However, systematic study of this genus has been slowed by the paucity of specimens throughout its range (Navarro et al. 2001) and the lack of adequate series from any single site. Moreover, most species and subspecies were described in the 1800’s (see Dickinson 2003) from a single or few specimens, and interrelationships among forms and their taxonomic status are often not clear (e.g. Barker and Lanyon 2000; Eberhard and Bermingham 2005).

The variation within this genus is complex, because it shows, on one hand, morphological similarity (smaller size, long and graduated tail, green overall), but, on the other hand, dramatic variation in color patterns and bill shape (Haffer 1974; Navarro et al. 2001). Vocalizations are similar among currently recognized *Aulacorhynchus* species (Schwartz 1972), although most

forms are allopatric and replace each other along elevational and latitudinal gradients (Gilbert 2002). Haffer (1974) presented an analysis of morphological characters and biogeography, with emphasis on the South American forms, and, more recently, Navarro et al. (2001) described morphological variation of *A. prasinus* in Central America, for which they proposed division into four distinct species. *Aulacorhynchus prasinus*, as currently defined, includes 15–16 recognized subspecies, mainly distinguished by patterns of coloration of the throat and bill (Peters 1948; Winker 2000; Dickinson 2003; Short and Horne 2001).

Application of the biological species concept for the treatment of allopatric populations (e.g. Helbig et al. 2002; Remsen 2005) has led to the classic “single polytypic species” approach in the group (AOU 1998; Short and Horne 2001). However, alternative nomenclatures, which would recognize at least six species, may be more adequate for understanding the taxon from a more consistent evolutionary perspective (Wiley 1981; Navarro-Sigüenza and Peterson 2004).

Molecular characters may provide further insight into evolutionary patterns among these complex taxa for which morphology and vocalizations have not provided definite answers regarding species limits and phylogeny. Such studies are scarce for the toucans (e.g. Hackett and Lehn 1997; Weckstein 2005), and we know of no previous analyses for *Aulacorhynchus*. Our study also enriches the knowledge about the diversification of biotas associated with montane forests and the complex array of paleoecological events including extended isolation (García-Moreno et al. 2004). Herein, we analyze the genetic variation and phylogeography of *A. prasinus*. We present sequence data from three mitochondrial genes, and use the resulting phylogeny to suggest hypotheses for their evolution and to re-assess the taxonomy and species limits in the group.

METHODS

Taxon sampling.—We sequenced most of the known subspecies of the Emerald Toucanet. Only two Colombian forms (*Aulacorhynchus prasinus lautus* and *A. p. phaeolaemus*) were not included for lack of tissue samples. Our analyses, therefore, are based on tissue samples of 56 individuals that cover the area of distribution of the species. For outgroup comparisons, we included two individuals of *A. derbianus*, and one individual each of *A. sulcatus*, *A. haematopygus*, and *A. coeruleicinctis* (Table 1). Tissue samples and associated voucher specimens were obtained from fieldwork carried out in Mexico, El Salvador (voucher specimens deposited at Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, and University of Kansas Natural History Museum, KUNHM), and Venezuela (voucher specimens deposited at Colección Ornitologica Phelps, COP; Museo de la Estación Biológica Rancho Grande, EBGR). Additional samples were obtained from scientific collections (Table 1).

DNA isolation, amplification, and sequencing.—DNA was isolated from frozen tissue using a proteinase-K digestion, followed by phenol-chloroform extraction, and final ethanol precipitation (Sambrook et al. 1989). Some old or rare tissue samples were processed with the Qiagen DNeasy extraction kit following the protocol suggested by the manufacturer. We amplified fragments of the mitochondrial genes ND2 (primers L5215-H5578; Hackett 1996), ND3 (primers L10647-H11151; Sorenson et al. 1999; Chesser 1999) and Cyt b (primers L15560-H16064; Sorenson et al. 1999) (primer position numbers are given in relation to the chicken mitochondrial genome; Desjardins and Morais 1990). PCR reactions were performed using a 3-step program of 30 cycles of: 95° C for 1 min, 48° C for 2 min, and 72° C for 3 min, followed by a final extension at 72° C for 10 min. Amplified products were cleaned with GenClean according to manufacturers

instructions and sequenced using dye-labeled terminators (BigDye v.3.1 Applied Biosystems). Sequencing reaction products were cleaned by gel filtration using Sephadex G50 columns (Sigma) and resolved on an ABI Prism 310 automated sequencer. Raw chromatograms were edited in Chromas v.1.45 (McCarthy 1998). Final alignments were performed using Clustal X (Thompson et al. 1997). All haplotype sequences have been deposited in GenBank (accession numbers *).

Population Genetics Descriptors.—To evaluate genetic variability within and between populations, we estimated gene flow (Nm) and fixation index (F_{st}) indices (Wright 1951, 1965). Nm represents an estimate of the absolute numbers of migrants exchanged between two haploid populations (Nei 1987), and is computed from pairwise F_{st} values, while F_{st} examines overall levels of genetic divergence among subpopulations. F_{st} has a theoretical minimum of 0 (no genetic divergence) and a theoretical maximum of 1 (fixation for alternative alleles in different subpopulations). The range 0–0.05 may be considered as indicating little genetic differentiation, 0.05–0.15 moderate differentiation, 0.15–0.25 strong genetic differentiation, and > 0.25 indicate very strong genetic differentiation (Hartl and Clark 1997).

Phylogenetic reconstruction.—Congruence of phylogenetic signal among genes was tested with the incongruence length difference test (Farris et al. 1994, 1995), implemented in PAUP* 4.0b10 (Swofford 2000) as the partition homogeneity test; the test excluded constant characters and ran for 1000 repetitions. Evolutionary rate heterogeneity across lineages was tested using a likelihood ratio test (Felsenstein 1981). Significance was assessed by comparing $\Lambda = -2\log LR$, where LR is the difference between the $-\ln$ likelihood of the tree with and without enforcing a molecular clock, with a χ^2 distribution ($n-2$ degrees of freedom, where n is the number of taxa). Statistical

significance of departures from homogeneity in base frequencies among lineages was assessed with a χ^2 test.

Phylogenetic analyses were conducted using maximum parsimony (MP), maximum likelihood (ML), and Bayesian analyses (BA). To optimize computational time, only unique haplotypes were used for estimating MP and ML trees using PAUP; identical haplotypes were collapsed using TCS (Clement et al. 2000). Parsimony analyses were conducted in PAUP for each gene individually (Cytb, ND2, and ND3), as well as for the combined mitochondrial dataset. MP trees were obtained through heuristic searches (1000 stepwise random additions, TBR branch-swapping) and clade support was estimated via 1000 bootstrap pseudoreplicates (Felsenstein 1985) with the same search options.

Prior to ML and BA analyses, best-fit models of molecular evolution for the individual genes and the combined dataset were selected using MODELTEST v.3.7 (Posada and Crandall 2001). The ML tree was obtained in PAUP using 100 random additions and clade support was assessed via 100 bootstrap pseudoreplicates (100 random additions each), with an initial tree generated by neighbor joining.

BA was performed in Mr Bayes 3.1 (Ronquist and Huelsenbeck 2003), implementing a partition by gene (Cyt b, ND2, and ND3), and assigning each partition its best-fit model of evolution. All parameters were unlinked between partitions, except topology and branch lengths. Analyses consisted of 2 runs of 2.5×10^6 generations and 4 Markov chains (1 cold chain; 3 heated chains, temperature set to 0.20), with trees sampled every 1000 generations. From the 2500 resulting trees, the first 500 were discarded as “burn in,” and the rest were used to calculate posterior probabilities in a 50% majority-rule consensus tree. Stationarity was confirmed by plotting $-\ln L$ per generation.

RESULTS

Genetic distances among *Aulacorhynchus* species used as outgroups varied 6.7–11.4%, while ingroup populations were 10.1–12.7% divergent from outgroups (Table 2). For the complete mitochondrial dataset, MODELTEST selected the GTR+ Γ model (for Cyt b, the TIM+ Γ ; for ND2, the TVM+I; and for ND3, the HKY+ Γ model). Our final data matrix included 61 sequences (1159 bp), of which 26 represented unique haplotypes (22 haplotypes for Emerald Toucanet and four from outgroups; Table 2). Informative sites were distributed among genes as follows: 92 for Cyt b (444 bp), 64 for ND2 (363 bp), and 55 for ND3 (352 bp).

MP analyses for the three genes produced trees that were largely congruent; the few nodes that differed between genes were generally not well supported (bootstrap values < 50%). Also, the results of the partition homogeneity test were not significant ($P = 0.95$). Hence, since we found no sign of phylogenetic incongruence, we were confident of the appropriateness of conducting further analyses using a combined dataset. We found no evidence of heterogeneity in base frequencies among lineages for the combined dataset (χ^2 test, $P > 0.05$), and empirical base frequencies were relatively similar to those estimated by MODELTEST under the GTR+ Γ model.

The combined dataset produced two most parsimonious trees (510 steps; CI = 0.6824, RI = 0.8318; RC = 0.5676), which differed only in the position of one haplotype in a clade that groups all samples from the Sierra Madre Oriental (not shown). ML analysis recovered a single tree (-lnL = 4123.1724; GTR+ Γ model; base frequencies: A = 0.277, C = 0.3744, G = 0.1071, T = 0.2415; substitutions: A-C = 0.5377, A-G = 14.0171, A-T = 0.7333, C-G = 1.8386, C-T = 9.8144, G-T = 1; shape parameter = 0.2229) which topology was highly congruent with those of the MP and BA trees. Therefore, we present the BA tree, indicating the level of node support recovered by BA, ML, and MP analyses (Fig. 2). Finally, given that the LR test detected significant rate

heterogeneity among lineages (molecular clock rejected; $X^2 = 37.65$, $P = 0.05$), divergence times were not calculated among clades.

Our tree (Fig. 2) shows *Aulacorhynchus prasinus* populations forming a monophyletic group. Ingroup samples were divided in two main clades with high bootstrap support: a Mesoamerican clade of haplotypes distributed in Mexico and Central America, and a second clade with haplotypes distributed in South America; between these clades, the average genetic distance was 7.03% (Table 2), $F_{st} = 0.57$, and $Nm = 0.18$ (Table 3).

The South American clade was divided in two sister groups. The first group (named here as Venezuelan group, VEN) includes samples from Sierra de Perijá (T and U haplotypes), and Cordillera de Mérida in Venezuela (haplotype V), and a sample from the eastern Andes of Colombia (EAC; also haplotype V). The second group includes samples from the eastern Andes of Peru and northwestern Bolivia (EPB; P haplotype), the Andes of northeastern Ecuador (NEE; O haplotype) and northwestern Peru (NWP; O haplotype), and the Central Andes of Colombia (CAC; Q, S, and R haplotypes). Average genetic distance among these groups was 5.16%, which indicates strong genetic differentiation and null gene flow (Table 2 and 3). The genetic distance among the samples from Sierra de Perijá and Cordillera de Mérida was 0.4%. Within the second group, the clade from the Central Andes of Colombia was sister to the rest of the Andean samples, and among them the average genetic distance was 1.57% (Table 2).

In Mesoamerica, we recovered four main clades. The first includes the M haplotype from Darien, eastern Panama (DAR). This clade was sister to the other Mesoamerican populations, with an average genetic divergence of 6.13% between them (Table 2), with F_{st} of 0.52, and Nm of 0.23 (Table 3). The second clade includes samples from Chiriquí and Veraguas in western Panama (L haplotype), and from the Cordillera Volcánica of Costa Rica (CRP; K haplotype). Relatively low levels of mtDNA divergence (0.09%; Table 2) were observed between these the

two regions, suggesting a lack of isolation between the two. This Costa Rica-Panama clade is sister to the northern Central America and Mexican populations, with an average genetic divergence of 5.36%, which indicates strong genetic differentiation and null gene flow (Table 2 and 3).

The northern Central American and Mexican populations were divided in two main clades. The first includes samples from El Salvador (H and I haplotypes) and Nicaragua (J haplotype) (here called the northern Central America population, NCA), and Southern and Eastern Mexico (Tuxtlas [TUX], F haplotype; Sierra Madre Oriental [SMO], E haplotype; and Sierra Madre del Sur de Chiapas [CHI], G haplotype). The last clade includes samples from the Sierra Madre del Sur (SMS; Guerrero and southern Oaxaca; A, B, C, and D haplotypes), this being the sister group of the rest of the Mexican populations with an average genetic divergence of 3.68% from them, strong genetic differentiation, and null gene flow. An average genetic divergence of only 1.0% was found within the Sierra Madre del Sur clade (Table 2 and 3).

In sum, we here identified clear genetic subgroups within *Aulacorhynchus prasinus*, which are distributed in a long, slender chain through the montane Neotropics. Genetic differentiation (F_{st}) among adjacent pairs of these subgroups, and among sister subgroups as defined by the phylogenetic results, were very high; they varied between 0.49 and 1.00 (Table 3). This result indicates strong genetic divergence among populations (Hartl and Clark 1997), as well as low or null gene flow among them, suggesting a long history of isolation and high genetic differentiation (Table 3).

DISCUSSION

Phylogeny.—Previous analyses have stressed the dramatic morphological variation among isolated populations of the Emerald Toucanet (*Aulacorhynchus "prasinus" sensu lato*) throughout

its range (Peters 1948; Wetmore 1968; Haffer 1974; O'Neill and Gardner 1974; Winker 2000). Careful analyses of morphology and coloration have also led to the proposal that the group is, in fact, composed of several species (Navarro et al. 2001). However, given that no genetic data were available at that time, the proposal was largely ignored (Remsen 2005).

First, we consider the well-supported monophyly of the populations included in *Aulacorhynchus prasinus sensu lato* (e.g. AOU 1998), in spite of its wild morphological variation (Haffer 1974, Short and Horne 2001; Gilbert 2002). Ongoing phylogenetic analyses that include the full set of *Aulacorhynchus* species are in preparation (Bonaccorso et al., in prep.).

Second, concordant with the morphological variation within *Aulacorhynchus "prasinus"* (Navarro et al. 2001), we found deep divergence values among its subclades, comparable to levels of sequence divergence between other species of *Aulacorhynchus* (e.g. *A. derbianus* vs. *A. sulcatus* 6.7%; *A. sulcatus* vs. *A. haematopygus* 7.7%; Table 1). This study thus shows high levels of genetic variation among populations of this complex.

The maximum parsimony, maximum likelihood, and Bayesian analyzes recovered the same major clades, and agreed on patterns of relationships among them. The phylogenetic reconstruction showed seven well-differentiated clades in a hierarchical pattern of relationships. These clades agree with well-defined biogeographic limits across the distribution of the complex; they also agree with limits based on morphological evidence and with patterns for other bird species with similar distributions, at least in Mexico and Central America (e.g. García-Moreno et al. 2004; Solórzano et al. 2004).

The phylogeny recovered a deep separation between the populations of South America and those of Central America and Mexico (Mesoamerica). Such deep splits have been observed for other bird complexes with similar distributions (e.g. Eberhard and Bermingham 2004, 2005). Curiously, this separation does not coincide with the lowland break in central Panama, but rather

in the complex Darien region; our genetic data suggest deep genetic differentiation and no gene flow among northern and southern clades. This is contra Haffer (1967), who suggested that the avifauna of Darien was related to that of the Andes, from which it is derived (e.g. *Calliphlox mitchellii*). The Darien populations are isolated by almost 200 km of lowlands separating them from the highlands of northwestern Colombia (Porter 1973; Robbins et al. 1985). Also, the montane areas of Darien, western Panama, and northwestern Colombia have different geological histories (Bartlett and Barghoorn 1973), which might have influenced the deep split we observed for the Darien populations, as well as for other taxa discussed by Robbins et al. (1985).

On the other hand, the Costa Rica-Western Panama clade includes the forms recognized as *Aulacorhynchus prasinus caeruleogularis* of the regions of Chiriquí and Veraguas in western Panama, and *A. p. maxillaris* of Costa Rica (Peters 1948; Haffer 1974). This clade also shows deep genetic differentiation (5.36%) compared to its sister group (northern Central America and Mexico); isolated by the lowlands of the Lake Nicaragua, which impedes gene flow among populations of other montane bird taxa (e.g. *Pharomachrus moccinno*, Solórzano et al. 2004). Very low levels of genetic differentiation (0.09) were observed within this clade.

The Sierra Madre del Sur clade in southeastern Mexico (currently recognized as *Aulacorhynchus prasinus wagleri*) shows deep genetic differentiation (3.6%) from its sister group (eastern Mexico and northern Central America). Surprisingly, a nontrivial average genetic distance of 1.0% was observed between the Guerrero and Oaxaca populations of this clade, despite their being separated only by the Río Verde drainage (Ferrusquía 1998); similar differentiation has been reported for the *Eupherusa* hummingbirds (Hernández-Baños et al. 1995) and the *Chlorospingus* bush-tanagers (García-Moreno et al. 2004). Further analyses are necessary to better understand the biogeographic and evolutionary implications of these differences.

Sister to the populations from Sierra Madre del Sur is a clade that includes the populations from eastern Mexico and northern Central America. Although the basal split separates populations of the Sierra Madre de Chiapas and Guatemala (current *Aulacorhynchus prasinus chiapensis*; Peters 1948); average genetic differentiation of 0.96% compared with the rest of this clade, isolated from the remaining Central American populations by the Rio Motagua Valley in Guatemala. Curiously, though, other Central American populations nestle within the Mexican members of this clade. More generally, minor subclades correspond to the populations of (1) The Tuxlas massif, (2) Nicaragua, and El Salvador, and (3) eastern Mexico, but levels of differentiation are low.

Differentiation within the South American clade provides a view of the complexities of speciation in the region. The first split off this broad lineage are the populations of the Sierra de Perijá, Cordillera de Mérida, and the Eastern Andes of Colombia; this clade differs genetically by 5.16% from the remaining South American populations. An average genetic distance of 0.4% was observed inside this clade, a lower order of magnitude. This isolated Venezuelan and eastern Colombian clade (form *Aulacorhynchus prasinus albivitta*) is thus quite distinct in molecular characters, as well as phenotypic features (Peters 1948; Haffer 1974).

The sister clade to the *Aulacorhynchus prasinus albivitta* lineage includes populations of the Central Andes of Colombia, as well as of Ecuador, Peru, and Bolivia. The Colombian populations (form *A. p. griseigularis*), a well-supported clade, are distributed along the Central Andes of Colombia, and differ by an average genetic distance of 1.57%.

Populations from Ecuador, Peru, and Bolivia belong to a poorly supported clade with relationships that are not resolved. This group includes populations assigned to subspecies *cyanolaemus*, *atrogularis*, and *dimidiatus* (Haffer 1974; Short and Horne 2001, Navarro et al. 2001). Although low levels of differentiation between some populations allow perception of

some geographic structuring, our results suggest that the intergradation of morphological traits among those “subspecies” (Haffer 1974) may reflect gene flow or recent connection among them.

A full picture of divergence patterns among all *Aulacorhynchus prasinus* populations was not possible for lack of samples from the Western Andes (form *A. p. phaeolaemus*) and the Sierra de Santa Marta (*A. p. lautus*) in Colombia. These regions are examples of extreme geomorphological complexity, formed by several mountain ranges of different geological origins (Kattan et al. 2004). Future addition of samples from these regions will provide a more complete view of the biogeographic history and speciation of *A. prasinus* and other taxa in South America.

Biogeographic history of Aulacorhynchus “prasinus.” —Given the phylogenetic relationships just discussed, we can reconstruct a general hypothesis of the historical biogeography of the *A. prasinus* populations. Emerald Toucanets have been considered a group whose distribution and differentiation fits “nicely” into the refugia hypothesis of diversification in the Neotropics as a result of Pleistocene climatic fluctuations (Haffer 1974), via cycles of range contraction and expansion resulting in fragmentation and isolation of populations, with subsequent speciation (Toledo 1982; Llorente 1984; Graham 1998; Whitmore and Prance 1987).

Although genetic data of toucanets from the northernmost distributional areas in Colombia are not yet available, similar patterns of a basal separation of Mesoamerican and South American populations was also observed in *Amazona ochrocephala* (Eberhard and Bermingham 2004).

This old divergence appears to have been followed in South America by range expansion southward through the Andes, and with basal populations in the isolated ranges of the northern Andes. The low levels of genetic differentiation observed among populations in Ecuador, Peru, and Bolivia suggest that the events that caused their divergence are more recent, which agrees with Pleistocene climatic fluctuations, even though direct evidence is limited. Similar

biogeographic patterns have been found in the *Pionopsitta* and *Pteroglossus* complexes (Eberhard and Bermingham 2005). Nevertheless, other studies indicate additional factors, such as the importance of the emergence of the Andes (Kattan et al. 2004), riverine barriers (García-Moreno and Fjeldså 2000, Franke et al. 2005), or even the linearity of the Andes, which results in elongated geographical ranges of taxa that reduces the potential contact and gene flow of parapatric forms (Graves 1982, Remsen 1984).

In Central America, short genetic distances among populations and relationships between Mesoamerican and South American lineages suggest that “Emerald Toucanet” ancestors have been present in Central America for a long time, with a northward expansion of populations from southern Central America. Both the short internodes and the short terminal branch lengths of the northern Central America and Mexican populations suggest that the diversification in the area was relatively quick and more recent. That is to say, an ancestral population could have been divided by vicariant events via fragmentation of the cloud forests as the climates changed. Similar vicariant mechanisms have been suggested in studies of other habitat-restricted taxa, including amphibians (Campbell 1999), mammals (Sullivan et al. 1997, 2000; León-Paniagua et al. *in press*), birds (García-Moreno et al. 2004, 2006), and beetles (Liebherr 1991; Marshall and Liebherr 2000). Dispersal, nonetheless, cannot be ruled out as an alternative explanation for this biogeographic pattern.

Taxonomic implications.—According to the morphological evidence available (Navarro et al. 2001, Short and Horne 2001), paired with the molecular data presented herein that suggest clear differentiation and lack of gene flow between clades, a full reevaluation of the taxonomy of the forms included in *Aulacorhynchus* “*prasinus*” (*sensu* AOU 1998) is badly needed. Deep divergences among the groups of populations discussed above are clearly reflecting long periods

of significant genetic isolation (Omland et al. 1999, Johnson and Sorenson 1999; Burns 1997; Table 2).

All clades under discussion can be identified easily by diagnostic morphological attributes, including size and color patterns related to the beak and/or plumage characteristics (Navarro et al. 2001), contra Short and Horne (2001). These characters are important in social and reproductive behavior in the Ramphastidae (Haffer 1974; Skutch 1967); therefore they could facilitate reproductive isolation in cases where populations came into contact. As a result, the clades that we have identified likely represent species entities recognizable under the biological, evolutionary, and phylogenetic concepts (Mayr 2000, Cracraft 1983, McKittrick and Zink 1988, Navarro-Sigüenza and Peterson 2004). We thus consider that sufficient morphological and genetic evidence (Helbig et al. 2002) is available now to reevaluate the taxonomic status of the group, and suggest that four species in Mesoamerica and three in South America be recognized. The Mesoamerican taxa largely correspond to those suggested by Navarro et al. (2001). Common names follow Ridgway (1914) and Hilty (2003):

- 1) *Aulacorhynchus cognatus* (Nelson). Goldman's Blue-throated Toucanet. Endemic to the isolated mountains in the Darien of eastern Panama (Cerro Pirre and Cerro Tacarcuna; Robbins et al. 1985; Hilty and Brown 1986). Although this form has been considered morphologically very similar to *A. caeruleogularis*, the base of the culmen is black and the measurements are somewhat smaller.
- 2) *Aulacorhynchus caeruleogularis* (Gould). Blue-throated Toucanet. This species is endemic to the mountains of Costa Rica and western Panama, and is well differentiated from the other Mesoamerican species. It includes the forms *caeruleogularis* and *maxillaris* (Peters 1948), among which low levels of mtDNA divergence were observed.

- 3) *Aulacorhynchus wagleri* (Sturm & Sturm). Wagler's Toucanet. Endemic to the Sierra Madre del Sur of Guerrero and southern Oaxaca in Mexico. This species shows strong genetic differentiation from other Mesoamerican species, and it is characterized mainly by the black color at the base of the beak.
- 4) *Aulacorhynchus prasinus* (Gould). Emerald Toucanet. Inhabits cloud forest from northeastern Mexico south to Nicaragua, and includes *wagneri* from the Tuxtlas, *chiapensis* from the Pacific slopes of southern Chiapas and southwestern Guatemala; *virescens* from northern Guatemala, Belize, Honduras, and Nicaragua; *stenorhabdus* from northern El Salvador; and *volcanius* from the San Miguel Volcano of El Salvador (Peters 1948).
- 5) *Aulacorhynchus albivitta* (Boissonneau) White-throated Toucanet. Ranges along the Andes of northern South America from Venezuela and eastern Colombia. This form is widespread along the northern Andes, and no variation has been described among its populations (Dickinson 2003).
- 6) *Aulacorhynchus griseigularis* (Chapman). Grey-throated Toucanet. Endemic to the central and western Andes of Colombia. We ascribe three Colombian samples to this taxon based on distributional data presented by Haffer (1974), and the deep morphological (Navarro et al. 2001) and molecular differences exhibited.
- 7) *Aulacorhynchus atrogularis* (Sturm & Sturm). Black-throated Toucanet. Ranges along the eastern slopes of the Andes of Peru and Bolivia, and includes forms *cyanolaemus* (Ecuador and Peru), *dimidiatus* (Bolivia), and nominate *atrogularis* (O'Neill and Gardner 1974, Navarro et al. 2001). Although we detected relatively high values of genetic divergence between some of the populations within this clade, our data support the hypothesis of ample intergradation among forms. More sampling is necessary to elucidate the status of these populations, for each of which species status has been suggested (Gilbert 2002).

Many challenges still remain for a complete understanding of the evolution and diversification of *Aulacorhynchus* in the Neotropics. What is more, for South American populations we have analyzed only a minor proportion of the diversity in this complex. Our results suggest the importance of history along with ecological factors in the process of speciation of the *A. prasinus* populations. This study, together with others that address evolution in similarly distributed taxa (e.g. García-Moreno et al. 2004, 2006; Pérez-Emán 2005; Dingle et al. 2006) contribute to a new understanding of the complexities of the evolution in the rich Neotropical montane avifauna.

ACKNOWLEDGMENTS

Thanks to A. T. Peterson for correcting this manuscript, for logistic support, and enlighten comments and discussions. Livia León, A. Gordillo, J. J. Morrone, and two anonymous reviewers made valuable comments on previous versions of the manuscript. We thank the curators of the following collections and individuals for the access to tissue samples: Museo Estación Biológica Rancho Grande, Venezuela (EBGR); J. D. Palacio and C. Villafane, Instituto Alexander von Humboldt, Colombia (IAcH); Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP); Museum of Natural Science Louisiana State University (LSUMZ); Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC); M. Lentino and I. Carreño, Colección Ornitológica Phelps (COP), Caracas; Universidad de Costa Rica (UCR); Zoological Museum of the University of Copenhagen (ZMUC); J. Klicka, Barrick Museum, University of Nevada, Las Vegas (UNLV); University of California Berkeley; and F. González-García, Instituto Nacional de Ecología Xalapa, Veracruz México. Collecting permits were granted by Instituto Nacional de

Ecología (SEMARNAT, México), Ministerio del Medio Ambiente (El Salvador), and Ministerio del Ambiente (Venezuela). We appreciate the assistance for obtaining samples in the field from O. Komar, R. Gutiérrez, C. Almazán, L. A. Sánchez-González, E. Figueroa, B. Hernández, O. Rojas, S. López, G. García-Deras, E. García-Trejo, J. Pérez-Emán, M. Lentino, and I. Carreño. We especially thank L. Márquez and B. Hernández for help in the laboratory at UNAM (Museo de Zoología and Instituto de Biología), and L. F. García (Laboratorio de Genética, Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia) and J. M. Guayasamin for making possible the molecular work. Funding for developing diverse stages of the project were obtained from the SEMARNAT-CONACyT Sectorial Funds (C01-0265); CONACyT R-27961 Research Grant; CONACyT and DGEP granted a doctoral fellowship to F. Puebla-Olivares; and NSF granted a Dissertation Improvement Grant (DEB-0508910) to E. Bonaccorso.

LITERATURE CITED

- American Ornithologists' Union. 1998. Check-list of North American Birds, 7th ed. Washington, D. C.
- Barker, F. K., and S. M. Lanyon. 2000. The impact of parsimony weighting schemes on inferred relationships among toucans and Neotropical barbets (Aves: Piciformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15:215-234.
- Bartlett, A. S., and E. S. Barghoorn. 1973. Phytogeographic history of the Isthmus of Panamá during the past 12,000 years (A history of vegetation, climate and sea-level change). Pages 203-299 in *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America* (A. Graham, Ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- Burns, K. J. 1997. Molecular systematics of tanagers (Thraupinae): Evolution and biogeography of a diverse radiation of neotropical birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8:334-348.

- Cadena, C. D., J. Klicka, and R. Ricklefs. 2007. Evolutionary differentiation in the Neotropical montane region: Molecular phylogenetics and phylogeography of Buarremon brush-Wnches (Aves, Emberizidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Campbell, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. Pages 111-210 in *Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective* (W. E. Duellman, Ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Clement, M., D. Posada, and K. A. Crandall. 2000. TCS: A computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9:1657-1659.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Pp. 159–188. In: *Current Ornithology*. (F. Johnston, Ed.) vol. 1. Plenum Press, New York
- Chesser, R. T. 1999. Molecular systematics of the rhinocryptid genus *Pteroptochos*. *Condor* 101:439-446.
- Desjardins, P., and R. Morais. 1990. Sequence and gene organization of the chicken mitochondrial genome: A novel gene order in higher vertebrates. *Journal of Molecular Biology* 212:599-634.
- Dickinson, E. C. (Ed.). 2003. *Complete checklist of the birds of the World*. Princeton University Press, Princeton.
- Dingle, C., I. J. Lovette, C. Canaday, and T. B. Smith. 2006. Elevational speciation and the phylogenetic relationships of the *Henicorhina* wood-wrens. *Auk* 123:119-134.
- Eberhard, J. R., and E. Bermingham. 2004. Phylogeny and biogeography of the *Amazona ochrocephala* (Aves: Psittacidae) complex. *Auk* 121:318-332.
- Eberhard, J. R., and E. Bermingham. 2005. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36:288-304.

- Farris, J. S., M. Källersjö, A. G. Kluge, and C. Bult. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10:315-319.
- Farris, J. S., M. Källersjö, A. G. Kluge, and C. Bult. 1995. Constructing a significance test for incongruence. *Systematic Biology* 44:570-572.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17:368-376.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits in phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783-791.
- Ferrusquía, V. I. 1998. Geología de México: Una sinopsis. Pages 3-108 in *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución* (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Franke, J. I., J. Mattos, L. Salinas, C. Mendoza, and S. Zambrano. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en Perú. Pages 471-619 in *BirdLife International and Conservation International. Áreas importantes para la conservación de las aves en Los Andes tropicales: Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. BirdLife International (Serie de Conservación de BirdLife No. 14), Quito, Ecuador.
- García-Moreno, J., and J. Fjeldså. 2000. Chronology and mode of speciation in the Andean avifauna. Pages 25-46 in *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics* (G. Rheinwald, Ed.). *Bonner Zoologische Monographien* 46.
- García-Moreno, J., A. G. Navarro-Sigüenza, A. T. Peterson, and L. A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the Common Bush-Tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33:186-196.

- García-Moreno, J., N. Cortés, G. M. García-Deras, and B. E. Hernández-Baños. 2006. Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38:488-498.
- Gilbert, A. 2002. Ramphastidae. Pages 250-287 in *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 7. Jacamars to Woodpeckers (J. del Hoyo, A. Elliot, and J. Sargatal, Eds.). Lynx Editions, Barcelona.
- Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. Pages 109-127 in *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución* (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Graves, G. R. 1982. Speciation in the Carbonated Flower-Piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. *Condor* 84:1-14.
- Hackett, S. J. 1996. Molecular phylogenetics and biogeography of tanagers in the genus *Ramphocelus* (Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5:368-382.
- Hackett, S. J., and C. A. Lehn. 1997. Lack of genetic divergence in a genus (*Pteroglossus*) of neotropical birds: The connection between life-history characteristics and levels of genetic divergence. *Ornithological Monographs* 48:267-279.
- Haffer, J. 1967. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. *American Museum Novitates* No. 2294.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Publication of the Nuttall Ornithological Club* No. 14.
- Hartl, D. L., and A. G. Clark. 1997. *Principles of population genetics*, 2nd ed. Sinauer, Sunderland.

- Helbig, A., A. G. Knox, D. T. Parkin, G. Sangster, and M. Collinson. 2002. Guidelines for assigning species rank. *Ibis* 144:518-525.
- Hernández-Baños, B. E., A. T. Peterson, A. G. Navarro-Sigüenza, and P. Escalante-Pliego. 1995. Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: Biogeographic patterns and priorities for conservation. *Bird Conservation International* 5:251-277.
- Hilty, S. L. 2003. *Birds of Venezuela*. Princeton University Press, Princeton.
- Hilty, S. L., and W. L. Brown. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton.
- Johnson, K. P., and M. D. Sorenson. 1999. Phylogeny and biogeography of dabbling ducks (genus: *Anas*): A comparison of molecular and morphological evidence. *Auk* 116:792-805.
- Kattan, H. G., P. Franco, V. Rojas, and G. Morales. 2004. Biological diversification in a complex region: A spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31:1829-1839.
- León-Paniagua, L., A. G. Navarro, B. Hernández y J. C. Morales. Phylogeny of the Mesoamerican arboreal mice genus *Habromys* (Rodentia: Neotominae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. *In press*.
- Lieberr, J. K. 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of Entomological Society of Washington* 93:390-406.
- Llorente, J. B. 1984. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphinae de México, con especial referencia del género *Enantia* Huebner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomológica Mexicana* 58:1-207.
- Marshall, C. J., and J. K. Lieberr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27:203-216.

- Mayr, E. 2000. The biological species concept. Pages 17-29 in *Species Concepts and Phylogenetic Theory. A debate* (Q. D. Wheeler and R. Meier, Eds). Columbia University Press, New York.
- McCarthy, C. 1998. Chromas v.1.45. School of Health Science, Griffith University, Gold Coast Campus Southpart, Queensland, Australia.
- McKittrick, M., & R. M. Zink. 1988. Species concepts in ornithology. *Condor* 90:1-14.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano, and H. Benítez-Díaz. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* Toucanets. *Wilson Bulletin* 113:363-372.
- Navarro-Sigüenza, A. G., and A. T. Peterson. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* 2 (<http://www.biotaneotropica.org.br/v4n2/pt/abstract?taxonomic-review+BN03504022004>).
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Omland, K. E., S. M. Lanyon, and S. J. Fritz. 1999. A molecular phylogeny of the New World orioles (*Icterus*): The importance of dense taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:224-239.
- O'Neill, J. P., and A. L. Gardner. 1974. Rediscovery of *Aulacorhynchus prasinus dimidiatus* (Ridgway). *Auk* 91:700-704.
- Pérez-Emán, J. 2005. Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical redstarts (*Myioborus*: Aves, Parulinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:511-528.
- Peters, J. L. 1948. *Check-list of Birds of the World*. Vol. VI. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Porter, D. M. 1973. The vegetation of Panamá: A review. Pages 167-201 in *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America* (A. Graham, Ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, New York.

- Posada, D., and K. A. Crandall. 2001. Selecting the best-fit model of nucleotide substitution. *Systematic Biology* 50:580-601.
- Remsen, J. V. Jr. 1984. High incidence of “leapfrog” pattern of geographic variation in Andean birds: Implications for the speciation process. *Science* 224:171-173.
- Remsen, J. V. Jr. 2005. Pattern, process, and rigor meet classification. *Auk* 122:403-413.
- Ridgway, R. 1914. The birds of North and Middle America. Part VI. Washington: Government Printing Office, Washington, D. C.
- Riley, C. M., and K.G. Smith. 1992. Sexual dimorphism and foraging behavior of Emerald Toucanets *Aulacorhynchus prasinus* in Costa Rica. *Ornis Scandinavica* 23:459-466.
- Robbins, M. B., T. A. Parker III, and S. E. Allen. 1985. The avifauna of Cerro Pirre, Darién, eastern Panamá. Pages 198-232 in *Neotropical Ornithology* (P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, and F. G. Buckley, Eds.). Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas.
- Ronquist, F., and J. P. Huelsenbeck. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.
- Sambrook, J., E. F. Fritsch, and T. Maniats. 1989. *Molecular cloning. A laboratory manual*. 2nd ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press. Cold Spring Harbor, New York.
- Schwartz, P. 1972. On the taxonomic rank on the Yellow-billed Toucanet (*Aulacorhynchus calorhynchus*). *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29:459-476.
- Short, L. L., and J. F. M. Horne. 2001. *Toucans, Barbets, and Honeyguides*. Oxford University Press, Oxford.
- Sibley, C. G., and B. L. Monroe. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven.
- Skutch, A. 1967. Life histories of Central American highland birds. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* 7:1-213.

- Solórzano, S., A. J. Baker, and K. Oyama. 2004. Conservation priorities for Resplendent Quetzals based on analysis of mitochondrial DNA control-region sequences. *Condor* 106:449-456.
- Sorenson, M. D., J. C. Ast, D. E. Dimcheff, T. Yuri, and D. P. Mindell. 1999. Primers for a PCR-based approach to mitochondrial genome sequencing in birds and other vertebrates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:105-114.
- Sullivan, J., E. Arellano, and D. S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: Concerted versus independent response to past climatic fluctuations. *American Naturalist* 155:755-768.
- Sullivan, J., J. A. Markert, and C. W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology* 46:426-440.
- Swofford, D. L. 2000. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods), Ver 4.0b4a. Sinauer Associates, Sunderland.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, E. Plewniak, E. Jean-Mougin, and D. G. Higgins. 1997. The Clustal X window interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 24:4876-4882.
- Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. Pages 93-111 in *Biological Diversification in the Tropics* (G. T. Prance, Ed.). Columbia University Press, New York.
- Weckstein, J. D. 2005. Molecular phylogenetics of the *Ramphastos* toucans: Implications for the evolution of morphology, vocalizations, and coloration. *Auk* 122:1191-1209.

- Wetmore, A. 1968. The Birds of the Republic of Panamá, Vol. 2. Columbidae (Pigeons) to Picidae (Woodpeckers). Smithsonian Miscellaneous Collections, 150. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Whitmore, T. C., and G. T. Prance. 1987. Biogeography and Quaternary History in Tropical America. Clarendon Press, Oxford.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Sytematics. Wiley Interscience, New York.
- Winker, K. 2000. A new subspecies of toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) from Veracruz, Mexico. *Ornitología Neotropical* 11:253-257.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15:323-354.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19:395-420.

Table 1. Collection localities and museum catalog number for specimens which tissue samples were used in the genetic analysis. Acronyms: ANSP = Academy of Natural Sciences of Philadelphia; EBGR = Museo Estación Biológica de Rancho Grande, Venezuela; KUNHM = Natural History Museum, University of Kansas; COP = Colección Ornitológica Phelps, Caracas, Venezuela; LSUMZ = Museum of Natural Science Louisiana State University; MZFC = Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; UCR = Universidad de Costa Rica; ZMUC = Zoological Museum of the University of Copenhagen; DAB and DHB = Barrick Museum, University of Nevada, Las Vegas; IAvH = Instituto Alexander von Humboldt, Colombia; IEJ = Instituto Nacional de Ecología Jalapa, Veracruz, México. Loc. No. = locality number (see Fig. 1). Hap. = haplotypes.

Loc No.	Hap	Locality	Subspecies	Museum and Catalog Number	Abbreviations in Fig. 2
1	A	México, Guerrero, Carrizal de Bravo	<i>wagleri</i>	MZFC CAON 78	MexGuerrero1
2	A	México, Guerrero, Sierra de Petatlán	<i>wagleri</i>	MZFC CAON147, 149	MexGuerrero2-3
3	B	México, Oaxaca, Putla, Sta Ana del Progreso	<i>wagleri</i>	MZFC OMVP 697, 705, 708	MexSouthwestOax1-3
4	C, D	México, Oaxaca, Miahuatlán, Pluma Hidalgo	<i>wagleri</i>	MZFCONA 205-206	MexSoutheastOax1-2
5	E	México, Hidalgo, Chalpuhuacan, Arroyo Blanco	<i>prasinus</i>	MZFCBMM 898-899	MexHidalgo1-2
6	E	México, Hidalgo, Pisaflores, El Coyol	<i>prasinus</i>	MZFC H-SLP139	MexHidalgo3
7	E	México, Veracruz, Cordoba, Naranjal	<i>prasinus</i>	MZFC NAR 29	MexVeracruz
8	E	México, Oaxaca, Teotitlán, San Martin Caballero	<i>prasinus</i>	MZFC OMVP 1071	MexNorthOaxaca
9	E	México, Puebla, Jonotla	<i>prasinus</i>	MZFC PUE 154	MexPuebla
10	E	México, Querétaro, Landa de Matamoros	<i>prasinus</i>	MZFC QRO 324	MexQuerétaro
11	F	México, Veracruz, Sontecomapan, Sierra Sta Marta	<i>warneri</i>	MZFCF TUXO1-03	MexTux1-3
12	G	México, Chiapas, El Triunfo	<i>chiapensis</i>	IEJ 01	MexChiapas1
13	G	México, Unión Juárez, Volcán Tacaná	<i>chiapensis</i>	MZFC BMM 803	MexChiapas2
14	G	Guatemala, Quetzaltenango, Sta Maria de Jesús	<i>chiapensis</i>	DHB4450	GuatQuetzal
15	H	El Salvador, Cacahuatique	<i>stenorhabdus</i>	MZFC EAGT 38	ElSalNorth
16	I	El Salvador, Volcán San Miguel	<i>volcanius</i>	MZFCPUE01-02	ElSalVolSanMig1-2
17	J	Nicaragua, Matagalpa	<i>virescens</i>	DAB1273, 13140, 1367,1368	Nicaragua1-4
18	K	Costa Rica, Cartago, Muñeco	<i>maxillaris</i>	UCR1211	CostaRica1
19	K	Costa Rica, Monteverde, Puntarenas	<i>maxillaris</i>	UCR3965, UCRnone	CostaRica2-3
20	L	Panamá, Chiriquí, Gualaca, Lago Fortuna	<i>caeroleogularis</i>	LSUMZ-26464	PanamaWest1-2
21	M	Panamá, Darién, Cerro Pirre	<i>cognatus</i>	LSUMZ-1373	Darien
22	N	Ecuador, Napo, El Chaco, Mirador	<i>albivitta</i>	ANSP4837,4799	Ecuador, Northeast1-2
23	O	Perú, Cajamarca, Machete on Sapalache	<i>cyanolaemus</i>	LSUMZ-213	PeruWest1
24	O	Perú, Cajamarca, Quebrada Las Palmas, Chontalli	<i>cyanolaemus</i>	LSUMZ-32663, 32676, 32829	PeruWest2-4
25	O	Perú, Cajamarca, San José de Lourdes	<i>cyanolaemus</i>	LSUMZ-33050, 33052	PeruWest5-6
26	O	Perú, Cajamarca, Cordillera del Condor, Picorana	<i>cyanolaemus</i>	LSUMZ-33837, 33865	PeruWest7-8
27	O	Ecuador, Loja	<i>cyanolaemus</i>	ZMUC 115022	EcuadorSouthwest
28	P	Perú, Madre de Dios, Colpa Guacamayos, Río Tambopata	<i>atrogularis</i>	LSUMZ-21201	PeruSoutheast
29	P	Perú, Ucayali, Río Shesha, Pucalpa	<i>atrogularis</i>	LSUMZ-10742	PeruNortheast
30	P	Bolivia, Pando, Nicolaz Suárez, Mucden	<i>dimidiatus</i>	LSUMZ-9661	Bolivia, Northwest
31	V	Colombia, Carrizal, Cucutilla, Norte de Santander	<i>albivitta</i>	IAvH-CT 1752	ColEasternAndes
32	Q	Colombia, Caldas, El Laurel, Aranzazu	<i>griseigularis</i>	IAvH-CT 1696	ColCentralAndes 1
33	S	Colombia, Valle del Cauca, Chicoral, La Cumbre	<i>griseigularis</i>	IAvH-CT 2611	ColCentralAndes 2
34	T	Venezuela, Zulia, Sierra de las Lajas, Serranía de Perijá	<i>albivitta</i>	COP81127, 81128	VenSierraPerijá1, 2,
34	U	Venezuela, Zulia, Sierra de las Lajas, Serranía de Perijá	<i>albivitta</i>	COP81129	VenSierraPerijá3
35	V	Venezuela, Mérida, La Mucuy	<i>albivitta</i>	KUNHM EB12	VenCordilleraMérida
36	R	Colombia, Risaralda, Pueblo Rico, La Cumbre	<i>griseigularis</i>	IAvH-CT 4003	ColCentralAndes 3
		Venezuela, Aragua, Rancho Grande	<i>A. sulcatus</i>	EBRG 12237	Outgroup
		Ecuador, El Oro, Machalilla, Cerro San Sebastián	<i>A. haematopygus</i>	ANSP 2912	Outgroup
		Perú, Pasco, Santa Cruz, about 9km SSE Oxapampa	<i>A. coeruleicinctis</i>	LSU 1616	Outgroup
		Guyana	<i>A. derbianus</i>	ANSP3964	Outgroup

Table 2. Uncorrected percent sequence divergence between haplotypes. In bold values >5%. See the Table 1, Figure 1 and Figure 2 for more details on collecting localities.

Haplotype	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1 E MexHidalgo1																									
2 F MexTux1	0.6																								
3 G MexChiapas1	1.3	0.7																							
4 B MexSouthwestOax1	3.7	3.7	3.6																						
5 C MexSoutheastOax1	3.9	3.9	3.7	1.1																					
6 D MexSoutheastOax2	4	4	3.9	1.3	0.6																				
7 A MexGuerrero1	2.9	2.9	2.7	0.9	1	1.1																			
8 J Nicaragua1	0.7	0.1	0.9	3.9	4	4.1	3																		
9 H ElSalNorth	0.7	0.1	0.9	3.9	4	4.1	3	0.09																	
10 I El SalVolSanMig1	0.9	0.3	1	4	4.1	4.3	3.1	0.1	0.1																
11 K CostaRica1	5.1	5.1	5	4.3	4.9	5	4	5.3	5.3	5.4															
12 L PanamaWest1	5.1	5.1	5	4.3	4.9	5	4	5.3	5.3	5.4	0.09														
13 M Darien	6.1	6.1	6.3	6.3	6.6	6.7	6	6	6	6.1	5.7	5.7													
14 Q ColCentralAndes1	7.4	6.9	7	7.1	7.7	7.9	6.9	6.7	6.7	6.9	6.1	6.1	6.6												
15 R ColEasternAndes	7.9	7.3	7.4	7.6	8.1	8.3	7.3	7.1	7.1	7.3	6.6	6.6	7	0.4											
16 S ColCentralAndes2	8.1	7.6	7.7	7.9	8.4	8.6	7.6	7.4	7.4	7.6	6.9	6.9	7.3	0.7	0.3										
17 T IC837Apra	7.9	7.6	7.7	7.3	7.9	8	7	7.7	7.7	7.9	6.9	6.9	6.7	4.9	5	5.3									
18 U IC885Apra	7.9	7.6	7.7	7.3	7.9	8	7	7.7	7.7	7.9	6.9	6.9	6.7	4.9	5	5.3	0.09								
19 V EB12Apra	7.4	7.1	7.3	6.9	7.4	7.6	6.6	7.3	7.3	7.4	6.4	6.4	6.3	4.4	4.9	5.1	0.4	0.4							
20 N EcuadorNortheast	7	6.4	6.6	6.7	7.3	7.4	6.4	6.3	6.3	6.4	6	6	6.4	1.3	1.4	1.7	5.6	5.6	5.1						
21 O PeruWest1	7	6.4	6.6	6.7	7.3	7.4	6.4	6.3	6.3	6.4	6	6	6.4	1.3	1.4	1.7	5.6	5.6	5.1	0.6					
22 P PeruSoutheast	6.7	6.1	6.3	6.4	7	7.1	6.1	6	6	6.1	5.7	5.7	6.1	1.4	1.9	2.1	5.3	5.3	4.9	1	1				
23 <i>A. derbianus</i> 1	11	10.9	10.7	10.1	11	11.1	10.1	10.7	10.7	10.9	10.4	10.4	11.1	11.1	11	11.3	11	11	10.9	10.1	10.4	10.1			
24 <i>A. sulcatus</i>	11.7	11.6	11.3	10.3	11.1	11.3	10.6	11.4	11.4	11.6	11.1	11.1	11.6	10.9	10.7	11	11.3	11.3	11.1	10.9	10.9	10.6	6.7		
25 <i>A. haematopygus</i>	12.4	12.3	12.4	11.7	12.6	12.7	11.9	12.1	12.1	12.3	11.6	11.6	12.6	12.4	12.3	12.6	12.6	12.6	12.4	12.4	12.4	12.1	8.1	7.7	
26 <i>A. coeruleicinctis</i>	11.1	11.3	11.1	10.6	11.1	11.3	10.6	11.4	11.4	11.6	11.7	11.7	12.4	11.6	11.7	12	11.3	11.3	11.3	11.6	11.6	10.7	11.3	10.6	11.4

Table 3. Average genetic distance, parameters of genetic differentiation (F_{st}), and gene flow (Nm) among sister clades defined by phylogenetic relationships and between some populations geographically close.

	% Av. Gen. Dist.	F_{ST}	P	Nm
(Meso America)-(South America)	7.02	0.57	0.000	0.18
(EPB-NEE- NWP-CAC) & VEN	5.16	0.91	0.000	0.02
(EPB-NEE-NWP) & CAC	1.57	0.59	0.009	0.17
(NEE-NWP) & EPB	1	0.86	0.003	0.04
(NWP) & (NEE)	0.6	1	0.022	0
(NCA-SMO-TUX-CHI-SMS-CRP)&(DAR)	6.13	0.52	0.000	0.23
(NCA-SMO-TUX-CHI-SMS)&(CRP)	5.36	0.82	0.000	0.05
(NCA-SMO-TUX-CHI)&(SMS)	3.68	0.80	0.000	0.06
(NCA-SMO-TUX)&(CHI)	0.96	0.76	0.000	0.08

The abbreviations refer to groups of samples included in clades in the phylogeny; see results, Table 1, and Fig. 1: VEN: (Venezuelan group), EPB (Eastern Andes of Peru and northwestern Bolivia), NEE (Andes of northeastern Ecuador), NWP (northwestern Peru), CAC (Central Andes of Colombia), DAR (Darién), CRP (Costa Rica-Western Panama), NCA (Northern Central America), Tuxtlas (TUX), SMO (Sierra Madre Oriental), CHI (Sierra Madre del Sur de Chiapas), SMS (Sierra Madre del Sur).

Figure 1. Distribution of *Aulacorhynchus prasinus* complex in Mesoamerica (top) and South America (bottom). Black dots indicate localities where tissue samples were collected. Numbers refer to localities listed in Table 1. The stippled patterns represent the ranges of species recognized herein.

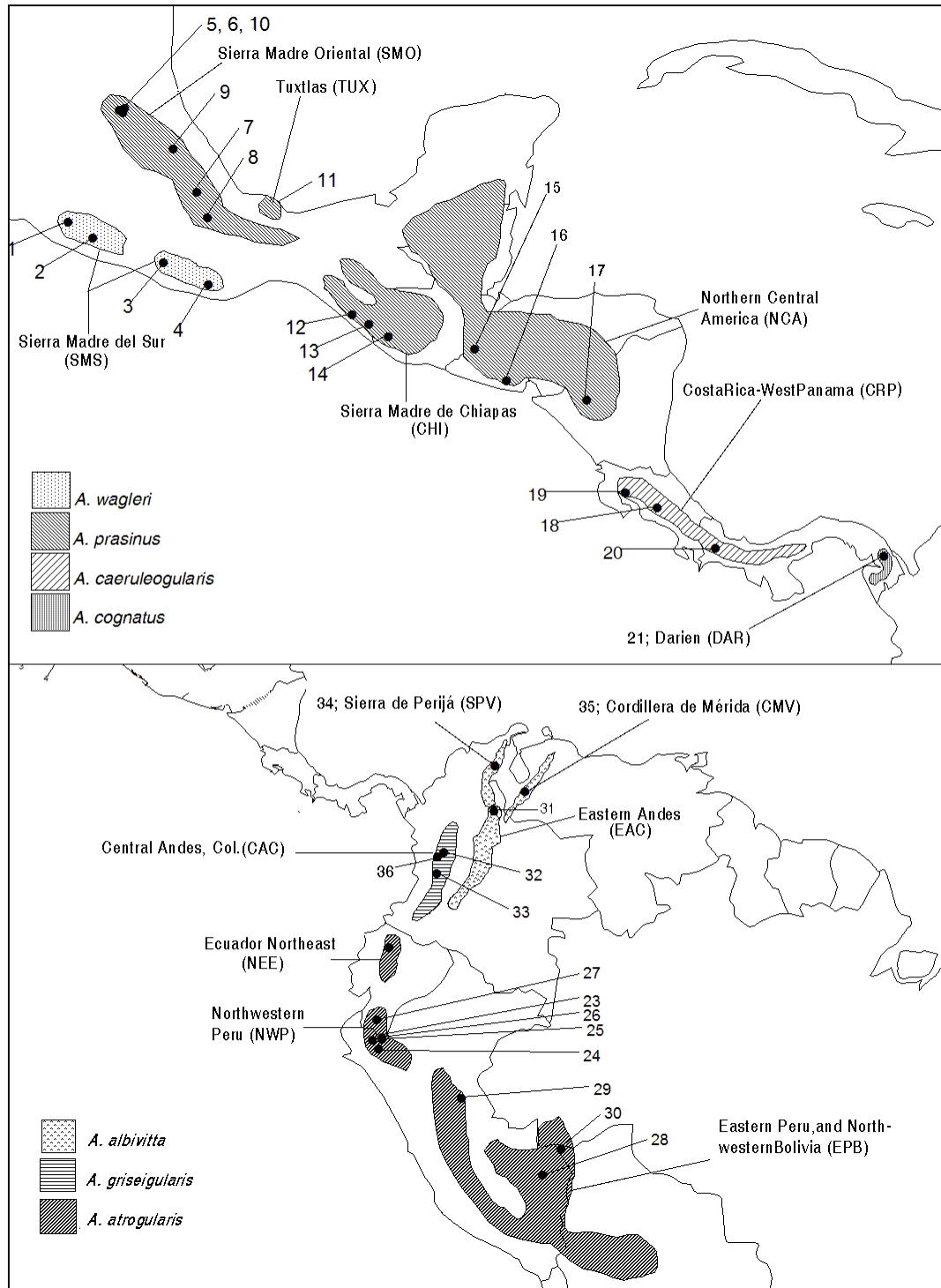
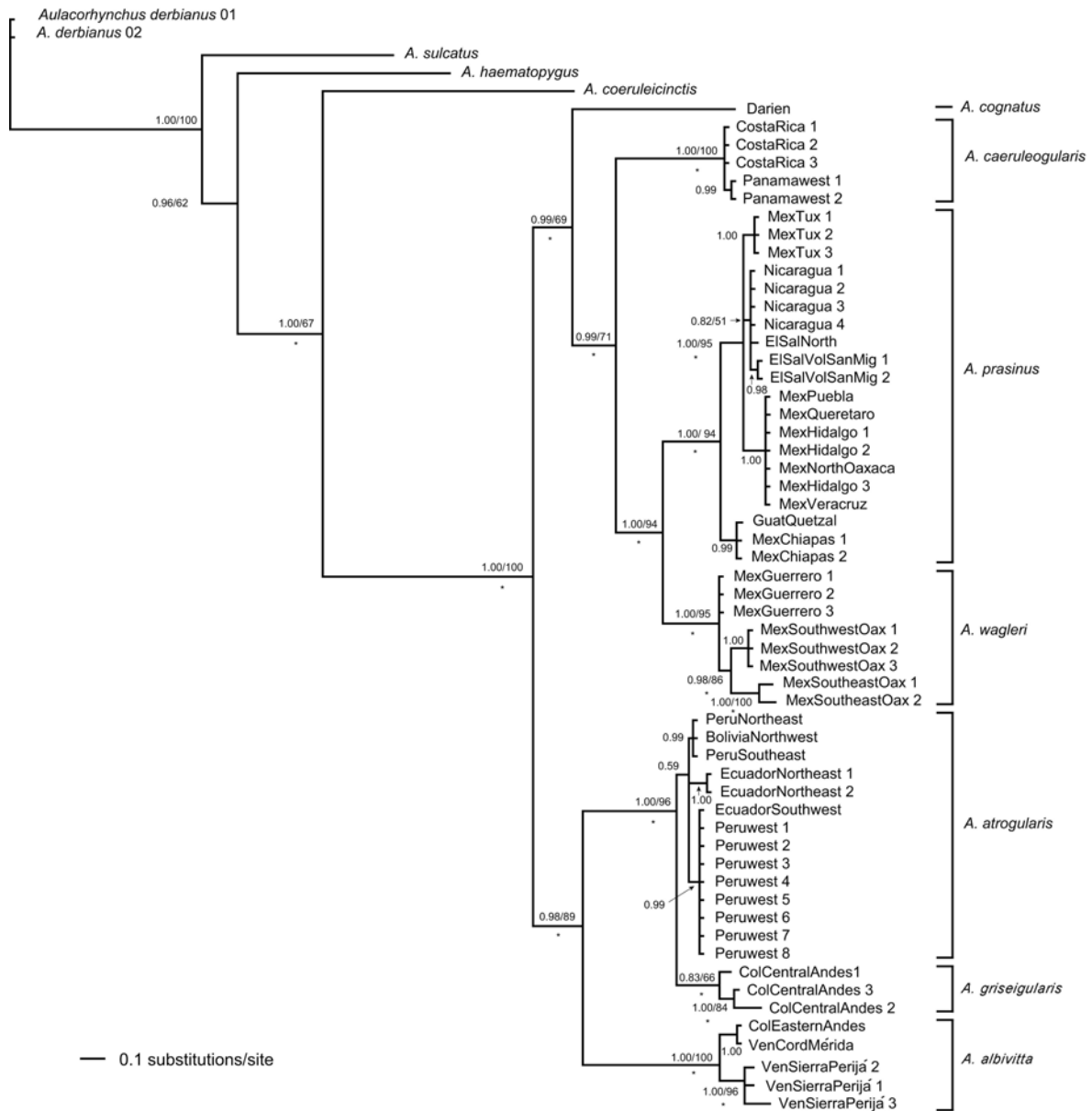


Figure 2. Bayesian 50% majority rule consensus tree that resulted from the analysis of Cy b, ND2, and ND3 combined. Numbers over nodes indicate posterior probability values and maximum likelihood bootstrap support; numbers below nodes show parsimony bootstrap support; * indicates Maximum Parsimony bootstrap support >70%; terminal nodes showing only posterior probability values represent identical haplotypes. Putative phylogenetic species are labeled along the right margin. See Table 1 for current subspecific names assigned to haplotypes in the phylogeny.



CAPÍTULO 2

VARIACIÓN MORFOLÓGICA DEL COMPLEJO *AULACORHYNCHUS PRASINUS*

INTRODUCCIÓN

Los tucanes (Piciformes: Ramphastidae) son un grupo de aves Neotropicales notorias por su gran pico y plumaje brillante. La mayoría de las especies fueron descritas en el siglo XIX en los géneros que básicamente se mantienen en la actualidad, aunque existen controversias sobre sus relaciones, por lo que de tiempo en tiempo han aparecido revisiones taxonómicas del grupo (Haffer 1974, O'Neil and Gardner 1974, Winker 2000, Navarro *et al.* 2001, Gilbert 2002).

Estas controversias gravitan en que las especies de tierras bajas y montañas son muy diferenciadas en morfología y en coloración, sin embargo, las especies que se consideran ancestros de las formas andinas no se pueden diferenciar de las actuales especies amazónicas; además, el llamado de las especies montañas y de algunas especies de tierras bajas son muy similares, lo que sugiere relaciones generales de los géneros de ambas zonas (Haffer 1974).

Las especies de *Aulacorhynchus* son muy similares, incluso en sus vocalizaciones (Schwartz 1972) y no presentan dimorfismo sexual evidente, excepto el pico de los machos que es más largo que en las hembras. Dentro del género algunas poblaciones se describieron como especies, después se consideraron como subespecies o viceversa, o como sinonimias (ver Sclater y Shelley 1891, Ridgway 1914, Cory 1919), pero actualmente se reconocen seis especies: *A. sulcatus*, *A. derbianus*, *A. haematopygus*, *A. huallagae*, *A. coeruleicinctus* y *A. prasinus* (Hilty y Brown 1986, AOU 1998).

Haffer (1974) estudió la variación morfológica dentro del género, pero con pocos análisis cuantitativos y enfocándose sobre las formas de Sudamérica. Todas las especies son politípicas y se agrupan en tres grupos zoogeográficos (Haffer 1974) o, según Gilbert (2002), en dos: uno formado por *Aulacorhynchus prasinus* junto con la superespecie constituida por *A. sulcatus* y *A. derbianus*, y otro denominado de “rabadilla roja”, que incluye la superespecie comprendida por *A. haematopygus*, *A. huallagae* y *A. coeruleicinctus*. Algo de simpatria parcial ocurre entre

especies de los dos grupos, pero dentro de cada uno de ellos el grado de solapamiento distribucional es limitado (Gilbert 2002).

Aulacorhynchus prasinus (Gould) 1834, agrupa 15 o 16 subespecies, que se distinguen por el patrón de coloración de la garganta y del pico (Chapman 1917, Cory 1919, Dickey y van Rossem 1938, Peters 1948, O'Neill y Gardner 1974, Winker 2000). La interpretación de que las formas son coespecíficas se soporta por el hecho de que en todas ellas es común el color castaño de las cobertoras inferiores de la cola y de las puntas de las rectrices (excepto para el par más externo en *A. p. atrogularis*); a que varias formas geográficas no difieren conspicuamente en tamaño (según Haffer [1974] las medidas más pequeñas de *A. p. dimidiatus*, se deben a que habita colinas de tierras bajas a alguna distancia de los Andes); y a que los llamados de *A. p. albivitta* del oeste de Venezuela, los de *A. p. virescens* de Chiapas y los de *A. p. cognatus* del este de Panamá son muy similares en tiempo y patrón básico (Wetmore 1968, Schwartz 1972).

Navarro *et al.* (2001) sugirieron con base en morfología que seis especies pueden reconocerse como especies diferentes, por lo que dada la compleja variación morfológica dentro del complejo *A. prasinus*, en este capítulo reevaluamos dicha variación a la luz de la información molecular obtenida en el capítulo anterior con los objetivos de:

Objetivos

- 1) Complementar la información genética y la información morfológica para explicar la diferenciación evolutiva, el patrón de especiación y los límites de especies de este complejo.
- 2) El análisis también permitirá comprender la fragmentación en la distribución de caracteres entre las poblaciones de México, Centro y Sudamérica para explicar patrones biogeográficos de bosques mesófilos.

Distribución de *Aulacorhynchus prasinus*

Las poblaciones del complejo están aisladas a lo largo de los Andes desde Bolivia hasta Colombia y en las montañas de Centroamérica y México. Los caracteres y distribución de las subespecies se describen a continuación de acuerdo con Peters (1948) y Haffer (1974) (Fig. 1):

1) *A. p. atrogularis* (Sturn) 1841. Garganta negra, culmen y lados de la mandíbula superior extensivamente amarillos, resto del pico negro, excepto la línea basal, la cual es amarilla de arriba y blanco de abajo; el culmen aplanado y la maxila cóncava. Habita bosques montanos bajos en la vertiente este de los Andes de Bolivia y Perú intergraduando con *A. p. cyanolaemus* en el noreste de Perú.

2) *A. p. dimidiatus* (Ridgway) 1886: difiere de *atrogularis* en su tamaño más pequeño y el pico más corto. Habita en el este de Perú a alguna distancia de los Andes en la zona tropical (localidad tipo: Balta, Departamento de Loreto, en las colinas de los ríos Purús y el valle del Ucayali).

3) *A. p. cyanolaemus* (Gould) 1866: Garganta azul y pico principalmente negro, sólo la punta de la mandíbula superior es amarilla. La línea basal es amarilla de arriba y blanca de abajo. El culmen es amplio y los lados de la maxila son bastante cóncavos. Se distribuye en bosques montanos bajos de la vertiente del Amazonas de los Andes en el sur de Ecuador y el norte de Perú. Los ejemplares del valle superior del río Marañón son típicos, sin embargo las aves recolectadas en las montañas al sur y Este del mismo río cerca de la localidad de La Lejía indican introgresión de *atrogularis* sureños.

4) *A. p. albivitta* (Boissoneau) 1840: Garganta blanca y rayas maxilares negras; base del pico negra (excepto su ángulo inferior y su punta que son castaño); banda basal del pico de color blanco. El culmen es redondo y angosto; los lados de la maxila son suavemente cóncavos. Habita los Andes del este de Colombia, la Serranía de Perijá y los Andes de Mérida en Venezuela y hacia el sur hasta el norte de Ecuador. Ejemplares del este de los Andes Centrales de Colombia tienen garganta de color blanco puro, como los *albivitta* típicos de los Andes del Este, pero la punta rojiza de la mandíbula es reducida y el negro de las rayas maxilares es más amplio. En estos caracteres los ejemplares son más similares a *griseigularis* del oeste de los Andes Centrales.

5) *A. p. lautus* (Bangs) 1898: Garganta gris teñida de azul hacia su parte posterior. El pico es negro con el culmen amarillo olivo, excepto en la base; banda basal blanca bordeada proximalmente sobre la mandíbula superior con amarillo. El culmen es amplio y los lados de la maxila son conspicuamente cóncavos. Se distribuye en bosques de la zona subtropical y templada de la sierra de Santa Martha, Colombia.

6) *A. p. griseigularis* (Chapman) 1915: La garganta es gris con un tinte azuloso, especialmente a lo largo del margen inferior; el pico es parecido al de *phaeolaemus*. Según Haffer (1974), el color de la garganta es intermedio entre el blanco de *albivitta* del este de los Andes y el azul de *phaeolaemus* del oeste de Colombia; sugiere que *A. p. griseigularis* puede haberse originado por intergradación secundaria de *albivitta* y *phaeolaemus*. Habita la vertiente oeste de los Andes centrales y el centro de Colombia.

7) *A. p. phaeolaemus* Gould 1874: la garganta es profundamente gris azuloso y el culmen es amarillo excepto en la base, la cual es negra igual que el resto del pico. Banda basal del pico de color blanco. Habita los bosques subtropicales de la mitad sur de los Andes Occidentales de Colombia.

8) *A. p. cognatus* (Nelson) 1912: muy similar a la forma centroamericana *caeruleogularis*, incluyendo la línea amarilla en el extremo de la base de la maxila, sin embargo la base del culmen es negra y las medidas son algo más pequeñas. Habita las montañas aisladas del Darién, Panamá (cerro Pirre y cerro Tacarcuna).

9) *A. p. caeruleogularis* (Gould) 1853: Garganta azul, pico casi negro, culmen ampliamente amarillo, excepto la base, la cual es negra y bordeada a cada lado por un área rectangular de color rojo vino que se extiende alrededor de los nostrilos. Lados de la maxila cóncavos en dos tercios de su longitud. Se encuentra restringida a Cerro Flores, oeste de Chiriquí y Veraguas en el oeste de Panamá, entre los 1000 y 2000 msnm.

10) *A. p. maxillaris* Griscom, 1924: muy similar a *caeruleogularis* pero se distingue por una coloración más roja en la base del culmen. Habita las montañas de Costa Rica y el este de

Chiriquí en Panamá. Wetmore (1968) colocó a *maxillaris* como sinónimo de *caeruleogularis*, pero otros autores son de la opinión que la división es correcta.

11) *A. p. virescens* Ridgway 1912: Garganta blanca; rayas maxilares negras más angostas y tamaño del cuerpo más pequeño en comparación a *A. p. prasinus* del este de México. *A. p. virescens* habita en Quintana Roo, México, norte de Guatemala, Belice, Honduras y Nicaragua.

12) *A. p. stenorhabdus* Dickey y Van Rossem 1930: esta forma (localidad tipo cerro Los Naranjos, Volcán Santa Ana, El Salvador), junto con *chiapensis* (localidad tipo Monte Ovando, Chiapas), se considera forman una amplia banda de poblaciones intermedias con *A. p. virescens*. Peters (1948). No es reconocida por Monroe (1968), mientras que Winker (2000) incluyó a *chiapensis* y *stenorhabdus* en *A. p. virescens*, considerando variación clinal entre ellas.

13) *A. p. volcanius* Dickey y van Rossem 1930: es una población ligeramente más pálida que habita en el volcán San Miguel, El Salvador. Se considera muy semejante a *A. p. stenorhabdus*, pero con las alas y la cola más cortas, el pico más grande y punta de la cola más pálida.

14) *A. p. prasinus* (Gould) 1834: esta forma comprende una banda continua de poblaciones que se distribuyen en el este de México desde el estado de Hidalgo hasta el norte de Oaxaca y norte de Chiapas. A diferencia de *A. p. wagleri*, la base de la maxila es de color amarillo.

15) *A. p. wagleri* (Sturm) 1841: caracterizada principalmente por la base de la maxila de color negro. Habita las montañas del sur de México en la vertiente del Pacífico (Sierra Madre del Sur, Oaxaca y Guerrero).

16) *A. p. warneri* Winker 2000: se distingue de otras subespecies por el amarillo lavado de la garganta y una banda amarillenta moderadamente brillante en la interfase blanca-verdosa en el área auricular (en *A. p. prasinus*, la población vecina más cercana, estas áreas son de color azul o sólo son blancas y verdes). El azul sobre los ojos tiende a ser más pronunciado en *A. p. prasinus*, mientras que *warneri* decididamente tiene un tinte más amarillento en comparación a su plumaje verde. Habita la sierra de Los Tuxtlas Veracruz, México.

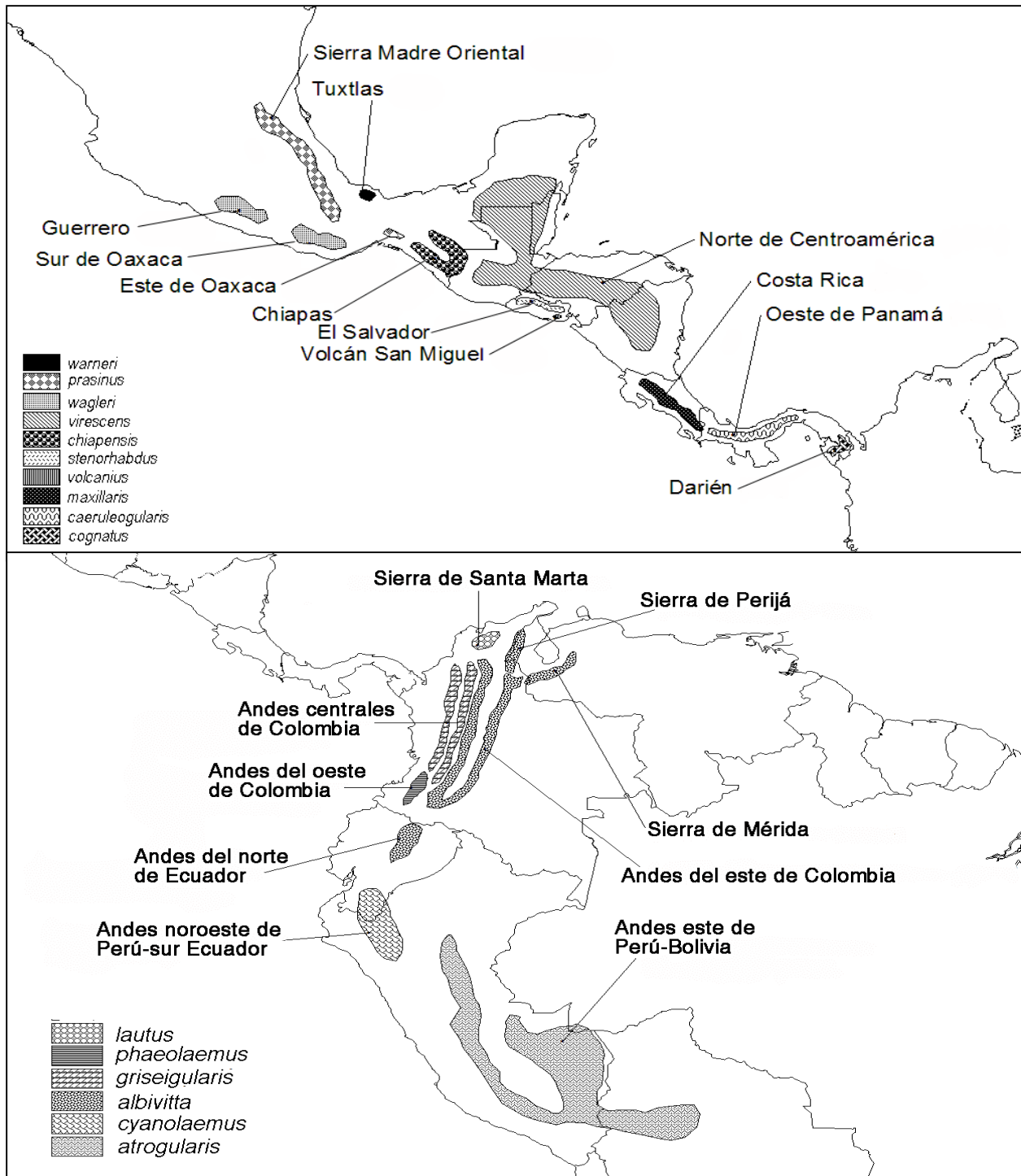


Figura 1. Área de distribución de las diferentes subespecies reconocidas de *Aulacorhynchus prasinus* y OGU de muestreo para el análisis morfológico.

Método

Los análisis morfológicos se realizaron con datos tomados por Navarro *et al.* (2001) de 284 especímenes adultos que pertenecen a colecciones diferentes de Estados Unidos y México. Además, se anexaron datos de tres ejemplares de la forma *A. p. warneri* (Winker 2000) que fueron recolectados como parte de este proyecto y que están depositados en el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, UNAM. Los ejemplares de la muestra se asignaron a unidades geográficas operacionales (OGU’s) que se corresponden con el área de distribución de cada una de las subespecies reconocidas por Peters (1948) y Haffer (1974), así como con límites geográficos bien marcados (*sensu* Cracraft 1985 y Morrone 2001; Fig. 1).

Se analizaron siete variables merísticas: ancho de la banda maxilar, longitud del pico, amplitud de pico, profundidad del pico, cuerda alar, longitud de la cola y longitud del tarso. Las medidas referentes al pico se tomaron del borde anterior del nostrilo a la punta del mismo. También se analizaron los caracteres “patrón de coloración del pico”, “color de la garganta”, “color de la superciliar” y “color de la banda de la maxila” (detalles de la manera en que se midieron estos caracteres están en Navarro *et al.* 2001). Seis hembras y 29 machos no tuvieron datos completos, mientras que en seis individuos el sexo no se determinó, por lo que los análisis merísticos se condujeron con una muestra de 247 ejemplares con sexo asignado (156 machos y 91 hembras).

Las variables por OGU’s o poblaciones fueron sometidas a pruebas de Kolmogorov-Smirnov para verificar su normalidad. Los caracteres merísticos se sometieron después a un análisis de correlación de Spearman para conocer y eliminar variables redundantes con base en índices altos de correlación (100% de correlación, Zink y Remsen 1986). La variación sexual fue analizada mediante pruebas de Kruskal Wallis para determinar si los análisis debían realizarse conjuntado datos de ambos sexos, o por sexos separados; todos los análisis estadísticos se realizaron en Statistica v.4.5 (StatSoft 1998).

Para eliminar el sesgo originado por la variabilidad intrapoblacional se obtuvieron valores promedio de las variables analizadas de las poblaciones bajo estudio (Zink y Remsen 1986) utilizando el mayor número posible de ejemplares. Los valores promedio se utilizaron para graficar la tendencia de las variables entre poblaciones en el espacio geográfico, ordenando a las mismas de norte a sur y de este a oeste (Crisci y López 1983, Zink y Remsen 1986).

Para conocer la similitud en caracteres merísticos, entre OGU's o poblaciones, se generó un análisis de agrupamiento y un fenograma con el programa NTSYS v.2.02c (Rohlf 1992), lo cual se realizó utilizando la distancia taxonómica como medida de similitud y el método de aglomeración “unweighted pair—group average” (UPGMA, Sneath y Sokal 1973), para el cual ninguna variable es ponderada. También se realizó un análisis de componentes principales para analizar la variación geográfica de los caracteres, así como para determinar relaciones entre poblaciones, mismas que son establecidas por su proximidad en el espacio delimitado por los componentes, y en el que a mayor cercanía mayor relación (Crisci y López 1983).

Por otra parte, los caracteres de coloración se analizaron para obtener frecuencias porcentuales de estados de carácter por OGU's o población (utilizamos los estados definidos por Navarro *et al.* 2001 y que se indican en la sección de Resultados). Con esto valores se realizaron gráficas que, al igual que los caracteres merísticos, se ordenaron de norte a sur y de este a oeste para estudiar su variación geográfica. Para estos datos también se obtuvo un fenograma utilizando la distancia taxonómica como medida de similitud y el método de aglomeración “unweighted pair—group average” (UPGMA, Sneath y Sokal 1973) con el programa NTSYS v.2.02c (Rohlf 1992).

Resultados

Análisis de caracteres merísticos

Al analizar datos conjuntos de machos y hembras, las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro Wilks mostraron que las variables ancho de la banda maxilar, longitud del ala y longitud de la cola no se distribuyeron de manera normal ($p < 0.05$), mientras que las variables profundidad de pico, ancho de pico, longitud de pico y longitud de tarso se distribuyeron de forma normal ($p > 0.05$). Por lo tanto, los datos en lo sucesivo fueron analizados con métodos no paramétricos. Diferentes variables se correlacionaron de manera positiva y significativa pero sus valores de r^2 se encontraron por debajo del 40%, mientras que otras no presentaron correlación significativa, por lo que todas las variables fueron utilizadas para el análisis de morfometría (Cuadro 1).

Cuadro 1. Valores de correlación (intervalos de Spearman) entre variables (r debajo de la diagonal) y valores de probabilidad arriba de la diagonal.

Variable	bm	bd	bw	nt	tar	wc	tl
Ancho banda maxilar (bm)		0.061	<0.003	0.8473	0.0259	0.1000	0.6200
Profundidad de pico (bd)	-0.120		<0.003	<0.003	<0.003	<0.003	<0.003
Amplitud de pico (bw)	0.230	0.405		<0.003	<0.003	<0.003	<0.003
Largo de pico (nt)	0.012	0.626	0.343		<0.003	<0.003	<0.003
Longitud tarso (tar)	0.143	0.333	0.368	0.399		<0.003	0.0056
Longitud ala (wc)	-0.106	0.401	0.335	0.450	0.353		<0.003
Longitud cola (tl)	-0.032	0.351	0.217	0.452	0.178	0.574	

En un primer análisis para discernir si existían diferencias entre machos y hembras y si ambos sexos debían ser analizados por separado, los machos resultaron significativamente más grandes que las hembras, excepto en el ancho de la banda maxilar y la longitud de la cola (Kruskal Wallis $p > 0.05$; Cuadro 2), por lo que para los análisis de las variables merísticas entre poblaciones, se usaron sólo 155 ejemplares machos que contaron con datos para todas estas variables. La muestra de machos mostró diferencias significativas entre OGU's con respecto a las variables analizadas (Kruskal-Wallis: $H [19, n = 155] = 98.95$ $p = 0.0000$) (Cuadro 3).

Cuadro 2. Promedios \pm error estandar de variables merísticas y prueba de Kruskal-Wallis entre machos y hembras de la muestra analizada.

Variable	Prom (mm) ♂ \pm SE (n=155)	Prom (mm) ♀ \pm SE (n=90)	Valor Kruskal-Wallis	Nivel sign.
Ancho banda maxilar	2.99 (0.10)	2.75 (0.13)	3.46	$p = .06$
Profundidad de pico	23.98 (0.10)	23 (0.13)	33.06	$p = .00$
Ancho de pico	22.38 (0.10)	21.61 (0.13)	21.45	$p = .00$
Longitud de pico	68.33 (0.58)	59.01 (0.76)	75.25	$p = .00$
Longitud tarso	33.95 (0.11)	33.08 (0.14)	25.03	$p = .00$
Cuerda alar	127.16 (0.42)	123.68 (0.54)	21.10	$p = .00$
Longitud cola	114.15 (0.58)	112.56 (0.75)	2.71	$p = .09$

n= número de individuos analizados.

Cuadro 3. Valores promedio \pm error estandar de las diferentes variables analizadas para la muestra de 155 machos.

OGU	n	Banda maxilar	Profundidad Pico	Amplitud de Pico	Longitud Pico	Longitud Tarso	Cuerda Alar	Longitud Cola
Guerrero	10	5.27 \pm 0.38	23.25 \pm 0.28	22.24 \pm 0.37	68.12 \pm 1.05	34.26 \pm 0.33	126.00 \pm 0.75	115.25 \pm 1.74
Sur de Oaxaca	11	4.51 \pm 0.30	23.22 \pm 0.25	22.98 \pm 0.26	74.44 \pm 1.22	34.24 \pm 0.24	126.63 \pm 0.51	116.63 \pm 0.96
Sierra Madre Oriental	15	2.23 \pm 0.18	24.90 \pm 0.26	22.51 \pm 0.28	74.54 \pm 1.50	34.08 \pm 0.33	129.66 \pm 1.56	117.66 \pm 1.43
Este de Oaxaca	4	2.97 \pm 0.53	24.93 \pm 0.25	23.03 \pm 0.76	77.45 \pm 2.32	35.13 \pm 0.35	125.50 \pm 2.10	110.25 \pm 1.44
Los Tuxtlas	2	2.47 \pm 0.01	25.05 \pm 0.65	20.15 \pm 0.05	74.47 \pm 6.68	32.81 \pm 0.20	115.77 \pm 0.33	105.85 \pm 2.95
Sur de Chiapas	29	2.02 \pm 0.13	24.53 \pm 0.20	22.23 \pm 0.19	72.85 \pm 1.08	34.04 \pm 0.22	127.79 \pm 0.80	116.62 \pm 1.11
Norte de Centroamérica	14	2.00 \pm 0.16	23.61 \pm 0.28	21.47 \pm 0.28	66.65 \pm 1.57	34.10 \pm 0.24	125.85 \pm 0.77	113.68 \pm 1.41
El Salvador	3	2.25 \pm 0.08	24.36 \pm 0.49	20.69 \pm 0.14	70.13 \pm 1.21	33.97 \pm 0.62	127.66 \pm 1.76	118.33 \pm 2.85
Volcán San Miguel	7	4.23 \pm 0.27	24.36 \pm 0.19	21.24 \pm 0.34	72.04 \pm 0.80	32.37 \pm 0.37	121.71 \pm 0.57	113.57 \pm 2.07
Costa Rica	10	2.76 \pm 0.17	23.62 \pm 0.65	22.49 \pm 0.24	58.65 \pm 1.65	33.52 \pm 0.18	122.20 \pm 1.95	104.37 \pm 1.74
Oeste de Panamá	6	2.87 \pm 0.27	23.06 \pm 0.49	22.01 \pm 0.30	58.65 \pm 1.33	33.16 \pm 0.83	126.33 \pm 1.28	105.66 \pm 0.71
Darién	4	3.04 \pm 0.28	22.12 \pm 0.37	22.31 \pm 0.67	58.71 \pm 0.97	34.00 \pm 0.37	120.25 \pm 0.25	99.02 \pm 2.13
Sierra Santa Marta	6	4.23 \pm 0.34	24.11 \pm 0.36	24.09 \pm 0.24	68.37 \pm 1.43	35.27 \pm 0.51	130.83 \pm 2.65	108.43 \pm 2.09
Andes Centrales Colombia	5	3.79 \pm 0.33	24.44 \pm 0.36	23.69 \pm 0.19	62.54 \pm 2.50	33.30 \pm 0.68	126.80 \pm 1.77	114.76 \pm 2.65
Andes Oeste Colombia	6	3.01 \pm 0.22	24.63 \pm 0.31	23.06 \pm 0.48	66.44 \pm 0.96	34.72 \pm 0.31	129.50 \pm 1.88	120.66 \pm 3.41
Sierra de Perijá y Mérida	3	3.89 \pm 0.27	23.85 \pm 0.58	22.88 \pm 0.11	64.76 \pm 0.07	34.69 \pm 0.85	133.00 \pm 1.00	114.90 \pm 2.97
Andes Este de Colombia	7	2.99 \pm 0.27	23.14 \pm 0.24	22.54 \pm 0.44	62.89 \pm 1.17	33.89 \pm 0.68	127.71 \pm 2.24	116.94 \pm 1.73
Norte Andes de Ecuador	4	2.92 \pm 0.57	22.67 \pm 0.99	21.72 \pm 0.87	57.81 \pm 2.81	32.87 \pm 0.63	130.50 \pm 2.06	115.25 \pm 1.11
Andes Oeste Perú y sur Ecuador	7	2.49 \pm 0.17	24.62 \pm 0.27	22.24 \pm 0.36	67.01 \pm 1.03	33.57 \pm 0.46	132.57 \pm 0.87	118.28 \pm 2.58
Andes Este Perú-Bolivia	2	2.97 \pm 0.27	24.78 \pm 0.60	23.22 \pm 0.47	69.39 \pm 1.52	31.37 \pm 0.47	127.00 \pm 1.00	113.64 \pm 1.65

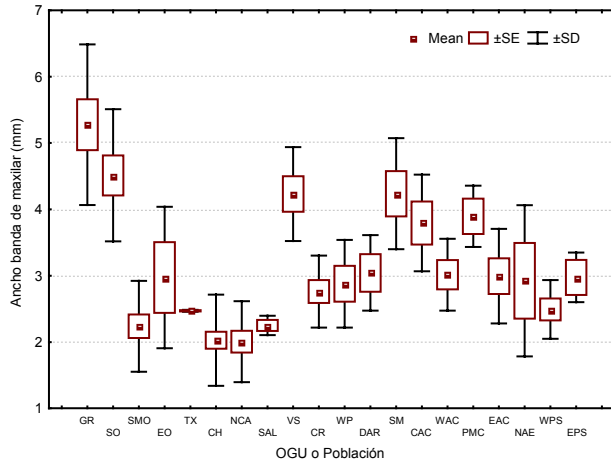
Por otra parte, al ordenar los valores promedio de las variables para las diferentes poblaciones distribuidas geográficamente de norte-sur y este-oeste, se observó un patrón complejo de variación clinal irregular, en el que no es obvia una diferenciación que incluya todas las variables para caracterizar una población y distinguirla de otras. En la figura 2a-g es posible observar, aunque diferente para cada variable, una tendencia al incremento-disminución-incremento del tamaño norte-sur y este-oeste, sin embargo algunas poblaciones rompen totalmente con esta idea. Así pues, Guerrero y Sur de Oaxaca (*wagleri*) presentan la banda maxilar más ancho que el resto de las poblaciones, mientras que Norte de Centroamérica (*virescens*), Chiapas (*chiapensis*), Sierra Madre Oriental (*prasinus*) y Los Tuxtlas (*warneri*) son las poblaciones con la banda maxilar más angosta; el resto de las poblaciones se mantienen más o menos constantes en un ancho de banda maxilar de entre 2-4.5 mm (Figura 2a; diferencias significativas en esta variable se indican en el Apéndice 1).

Respecto a la variable profundidad de pico el tamaño se mantiene más o menos constante entre los 22 y 25 mm, pero en Mesoamérica las poblaciones de la Sierra Madre Oriental, este de Oaxaca (*prasinus*) y Los Tuxtlas (*warneri*) son las poblaciones que presentan más grande la profundidad de pico, mientras que en Sudamérica son las del oeste de los Andes de Perú (*cyanolaemus*) y del este de los Andes de Perú y Bolivia (*atrogularis*); mientras que el Darién (*cognatus*) presenta la menor profundidad de pico (Figura 2b) (diferencias significativas entre poblaciones respecto a la profundidad del pico se indican en el Apéndice 1).

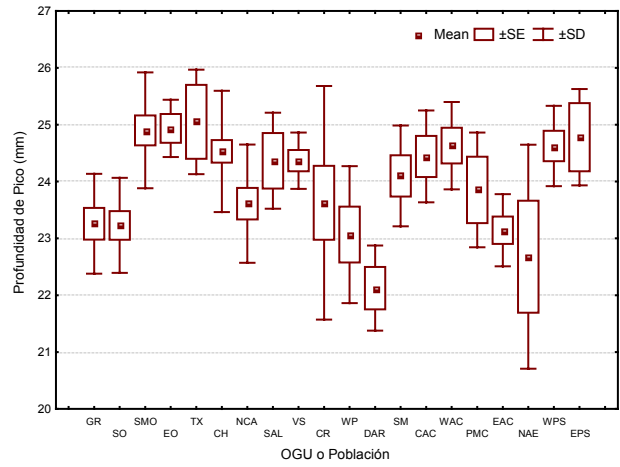
Por otra parte las poblaciones de Santa Marta (*lautus*) y de los Andes Centrales de Colombia son las que presentan el mayor tamaño en cuanto a la amplitud del pico (24.0 y 23.69 mm respectivamente), mientras que Los Tuxtlas (*warneri*) y El Salvador (*stenorhabdus*) presentan el menor tamaño (20.15 y 20.69 mm respectivamente) (Figura 2c) (diferencias significativas entre poblaciones respecto al amplitud del pico se indican en el Apéndice 1).

En cuanto a longitud del pico son las poblaciones mexicanas (*wagleri*, *prasinus*, *warneri*, *chiapensis*), norte de Centroamérica (*virescens*), El Salvador (*stenorhabdus*) y Volcán San Miguel (*volcanius*) las que presentan mayor longitud (66.6-74.5 mm), mientras que en las poblaciones de Costa Rica (*maxillaris*), oeste de Panamá (*caeruleogularis*) y el Darién (*cognatus*) el tamaño es más pequeño pero uniforme (58.6 mm). Las poblaciones sudamericanas mantienen un tamaño de longitud de pico intermedio (69.4-57.8 mm) entre las poblaciones mexicanas y las de Costa Rica y Panamá (Figura 2d) (diferencias significativas entre poblaciones respecto a la longitud del pico se indican en el Apéndice 1).

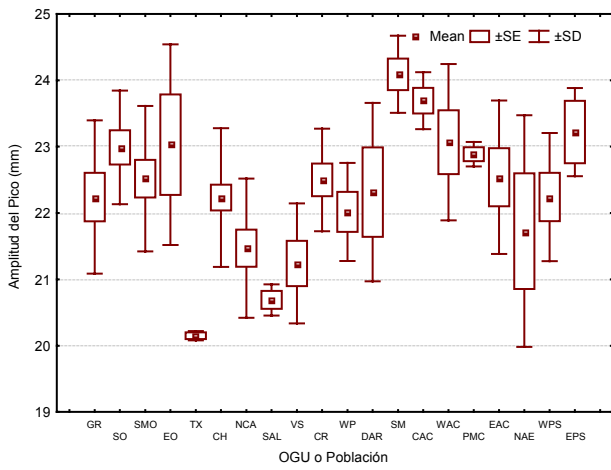
En cuanto al tarso, el tamaño se mantiene más o menos constante entre las diferentes poblaciones (32.37-35.27 mm), excepto para la población de los Andes del este de Perú y Bolivia (*atrogularis*) que presenta el tamaño promedio más pequeño (31.37 mm) (Figura 2e) (diferencias significativas entre poblaciones respecto a la longitud del tarso se indican en el Apéndice 1). El tamaño de la cuerda alar se mantiene más o menos constante en las poblaciones de México y Centroamérica (121.2-129.7 mm), excepto los Tuxtlas (*warneri*) y el Darién (*cognatus*) que presentan el menor tamaño de todas las poblaciones (115.77 y 120.5 mm respectivamente); en cambio, las poblaciones sudamericanas tienden a mantener un mayor tamaño que las mexicanas y centroamericanas (126.8-133 mm) (Figura 2f) (diferencias significativas entre poblaciones respecto a la cuerda alar se indican en el Apéndice 1).



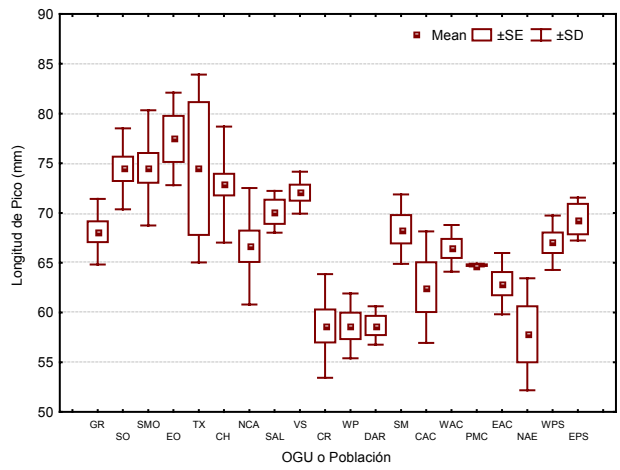
a)



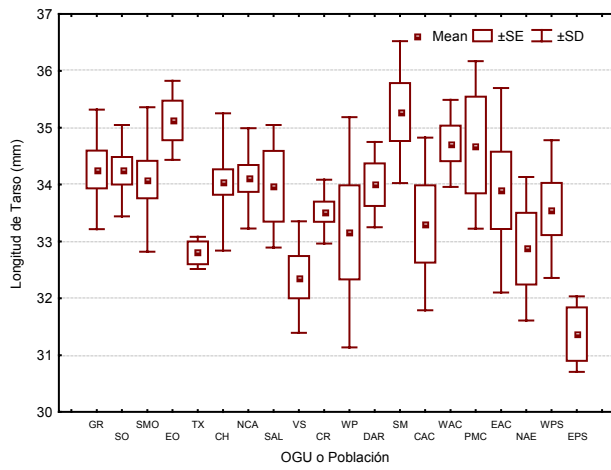
b)



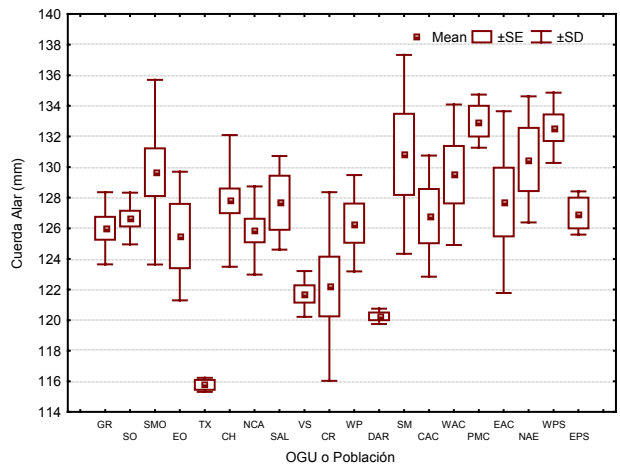
c)



d)



e)



f)

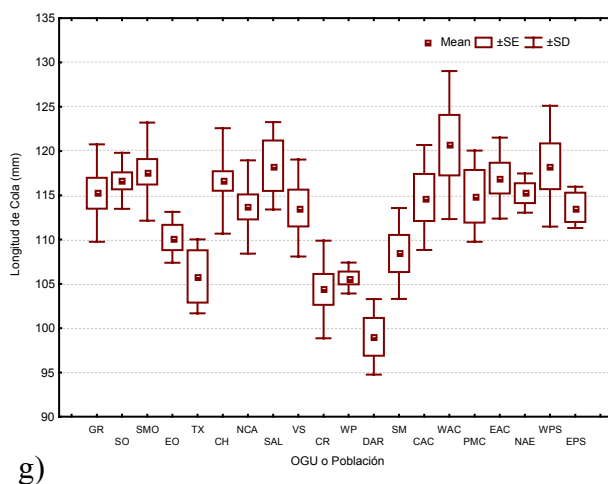


Figura 2. Valores promedio de las variables analizadas para las diferentes OGU o poblaciones. GR (Guerrero), SO (Sur de Oaxaca), SMO (Sierra Madre Oriental), EO (Este de Oaxaca), TX (Los Tuxtlas), CH (sur de Chiapas), NCA (Norte de Centroamérica), SAL (El Salvador), VS (Volcán San Miguel), CR (Costa Rica), WP (Oeste de Panamá), DAR (El Darién), SM (Sierra de Santa Marta, Colombia), CAC (Andes Centrales de Colombia), WAC (Andes del Oeste de Colombia), PMC (Sierra de Perijá), EAC (Andes del Este de Colombia), NAE (Norte de los Andes de Ecuador), WPS (Andes del sur de Ecuador y del Oeste de Perú), EPS (Andes del este de Perú-Bolivia).

La longitud de la cola también se mantiene más o menos constante en las poblaciones analizadas (110.2-120.7 mm), pero las poblaciones de Costa Rica (*maxillaris*), oeste de Panamá (*caeruleogularis*) y el Darién (*cognatus*) presentan el tamaño más pequeño (99-105.6 mm) (Figura 2g) (diferencias significativas entre poblaciones respecto a esta variable se indican en el Apéndice 1).

Para el análisis de componentes principales se extrajeron dos componentes que en total explican el 53.3% de la variación dentro del complejo, mientras que cinco componentes más explican el restante 47% de la variación; los factores de carga y los eigen valores para estos componentes se proporcionan en el cuadro 4. Los caracteres que explican la mayor cantidad de variación son la amplitud y profundidad del pico, los cuales revelan que la forma del pico es importante para la agrupación de las poblaciones dentro del complejo.

En la gráfica de componentes principales (Figura 3), la separación de poblaciones a través de los dos factores de carga mencionados, así como de los caracteres que explican la mayor cantidad de variación geográfica permite observar la asociación de poblaciones y separación de grupos muy heterogéneos y geográficamente distantes.

Tres de las poblaciones que se separan de manera clara son la de Chiapas (*stenorhabdus*) y Los Tuxtlas (*warneri*), y Santa Marta, Colombia (*lautus*). Un grupo distinguible incluye las poblaciones geográficamente cercanas del Norte de Centroamérica (*virescens*), Volcán San Miguel (*volcanius*) y El Salvador, sin embargo en este análisis, ésta última es muy cercana a la población de los Andes del este de Perú y Bolivia (*atrogularis*). Otro de los grupos distinguibles incluye el Darién (*cognatus*), oeste de Panamá (*caeruleogularis*) y Costa Rica (*maxillaris*), poblaciones geográficamente cercanas que en este análisis presentan mayor similitud con la del Norte de Ecuador (*albivitta*). Otro grupo distinguible incluye las poblaciones de la Sierra Madre Oriental y del este de Oaxaca (ambas *prasinus*).

El agrupamiento de las restantes poblaciones es más complejo ya que las poblaciones que se esperaba se agruparan por su cercanía geográfica, por ejemplo sur de Oaxaca y Guerrero (ambas *wagleri*) no lo hacen, pero en cambio presentan mayor cercanía con las poblaciones de los Andes centrales de Colombia (*griseigularis*) o la de la Sierra de Perijá y Mérida (*albivitta*), o con los Andes del este de Colombia respectivamente. Los Andes del Sur de Ecuador-oeste de Perú (*cyanolaemus*) presenta una mayor cercanía con la de los Andes del oeste de Colombia (*phaeolaemus*) (Figura 3).

Cuadro 4. Factores de carga y eigen valores para dos componentes obtenidos para el análisis de componentes principales. Las variables que explican la mayor cantidad de variación están en negritas.

Variable	Componente 1	Componente 2
Ancho banda maxilar	0.467802	0.313424
Profundidad de pico	-0.072972	-0.892041
Amplitud de pico	0.804030	-0.169171
Longitud pico	-0.025315	-0.856741
Longitud tarso	0.645378	-0.181510
Cuerda alar	0.742685	-0.094589
Longitud cola	0.281075	0.320228
Eigen Valor	1.910000	1.801034
Prop. de varianza	27.4052	25.72906

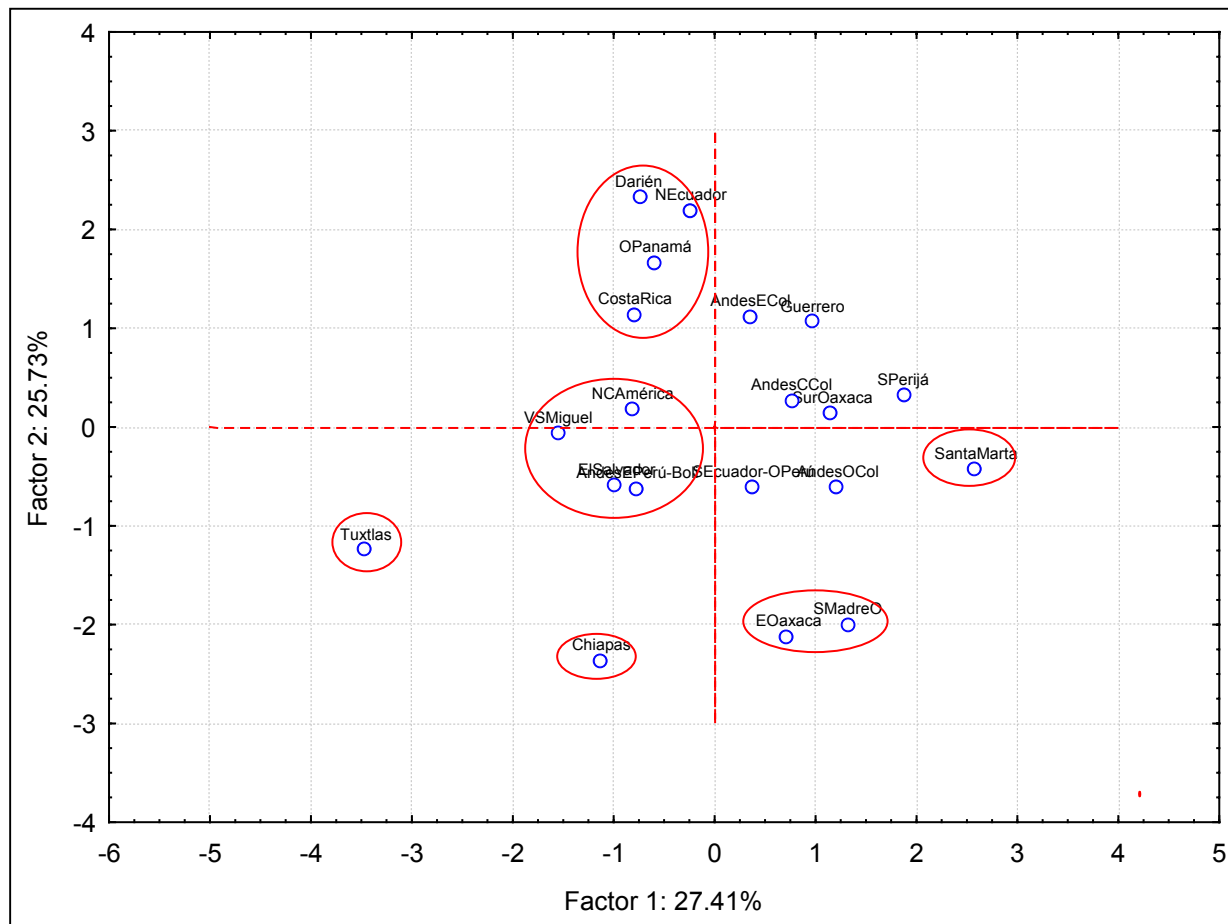


Figura 3. Grupos de poblaciones del complejo *Aulacorhynchus prasinus* formados por el análisis de componentes principales.

El fenograma obtenido mediante valores promedio de los caracteres merísticos por OGU, mostró agrupamientos de poblaciones heterogéneas en cuanto a su distribución geográfica (Figura 4). En primera instancia se distinguen dos grupos principales a bajos niveles de similitud, el primero se constituye de la OGU Chiapas (*chiapensis*), el cual se separa de las poblaciones meso y sudamericanas. En el segundo grupo y a niveles de similitud altos (1.4-6.50 de distancia taxonómica) se observa la formación de varios subgrupos, uno incluye los Tuxtias (*warneri*) separado del resto de las poblaciones; mientras que otro incluye el Darién (*cognatus*), Costa Rica (*maxillaris*) y oeste de Panamá (*caeruleogularis*) (estas dos últimas guardan mayor similitud entre sí) y se separa de las poblaciones restantes, las cuales forman un patrón complejo de más subagrupaciones en las que las poblaciones, por ejemplo de Guerrero muestran mayor similitud

con la población del Norte de Centroamérica (*virescens*) y con poblaciones sudamericanas que con la población del Sur de Oaxaca (también *wagleri*), mientras que ésta última muestra mayor similitud con la población de la Sierra Madre Oriental (*prasinus*), este de Oaxaca (*prasinus*) y volcán san Miguel (*volcanius*) (Figura 4).

Algo remarcable en el fenograma es que todas las poblaciones sudamericanas son incluidas en un único gran grupo (independientemente de que incluya tres poblaciones mesoamericanas), en el cual las que guardan menos similitud con las poblaciones restantes son la del Norte de Ecuador (*albivitta*) y Santa Marta Colombia (*lautus*). El resto de las poblaciones forman dos subgrupos más pequeños, el primero incluye los Andes del este de Perú-Bolivia (*atrogularis*), los Andes centrales de Colombia (*griseigularis*) y los Andes del este de Colombia (*albivitta*), pero éstas dos últimas muestran mayor similitud entre sí que con la primera. El segundo incluye la sierra de Perijá (*albivitta*), los Andes del oeste de Colombia (*phaeolaemus*) y del sur de Ecuador-oeste de Perú (*cyanolaemus*), pero las dos últimas poblaciones muestran mayor similitud (Figura 4).

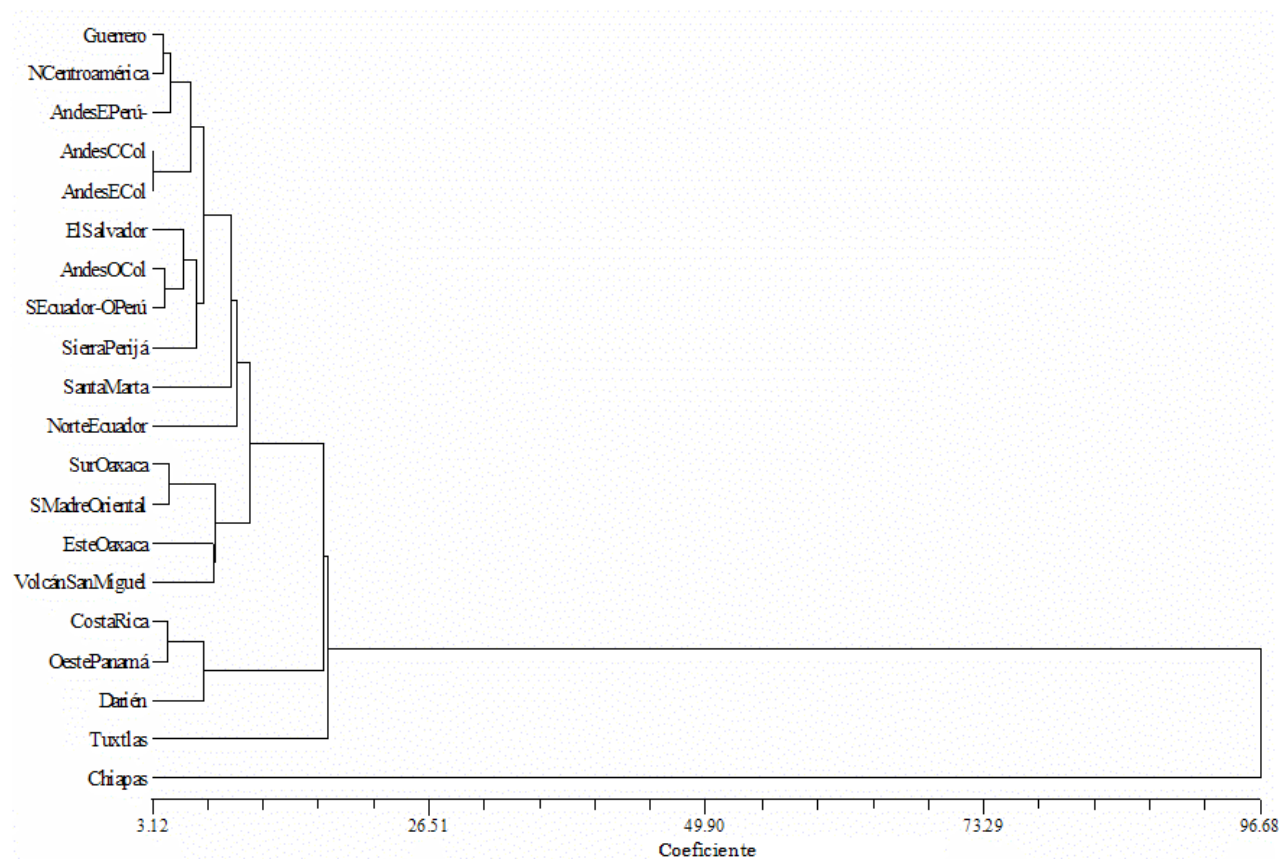


Figura 4. Agrupaciones obtenidas mediante el valor promedio de caracteres merísticos.

Análisis de caracteres de coloración

No se observó dimorfismo sexual en caracteres de coloración, por lo que para este análisis se analizó un total 284 ejemplares tanto machos como hembras de las diferentes poblaciones de *A. prasinus*. Estas variables incluyeron los caracteres patrón de coloración del pico, color de la garganta, color de la superciliar y color de la banda de la maxila. Respecto al patrón de coloración del pico fueron reconocidos once de ellos (Figura 5), los cuales se encuentran como estado fijo en diferentes poblaciones (Figura 6).

El patrón A está presente únicamente en la poblaciones del oeste de México (Guerrero y Sur de Oaxaca, ambas subespecie *wagleri*), el patrón B se halla presente en las poblaciones de la Sierra Madre, este de Oaxaca (ambas *prasinus*), Chiapas (*chiapensis*), norte de Centroamérica (*virescens*), El Salvador (*stenorhabdus*) y Volcán San Miguel (*volcanius*) (Figuras 5 y 6). El patrón de pico presente en la población de Los Tuxtlas (*warneri*) es similar al de *prasinus*, sin embargo aquí ha sido denominado como patrón C debido a la diferencia en la coloración de la garganta, la cual tiene un tinte amarillo (Figuras 5 y 6).

Las poblaciones de Costa Rica (*maxillaris*) y oeste de Panamá (*caeruleogularis*) presentan el patrón D, mientras que la población de Darién (*cognatus*) presenta el patrón E, muy similar al anterior. Las poblaciones de Santa Marta (*lautus*), de los Andes del sur de Ecuador-oeste de los andes de Perú (*cyanolaemus*) y de los Andes del este de Perú-Bolivia (*atrogularis*) también presentan cada una de ellas un patrón único (H, J, y K, respectivamente) (Figuras 5 y 6). Por otra parte, la población de la Sierra de Perijá y de la Sierra de Mérida (ambas *albivitta*), presentan el patrón de pico I, mientras que las poblaciones del este de los Andes de Colombia y del norte de los Andes de Ecuador (también *albivitta*), presentan tanto el patrón de pico I como el patrón F en diferentes proporciones de la muestra (Figuras 5 y 6).

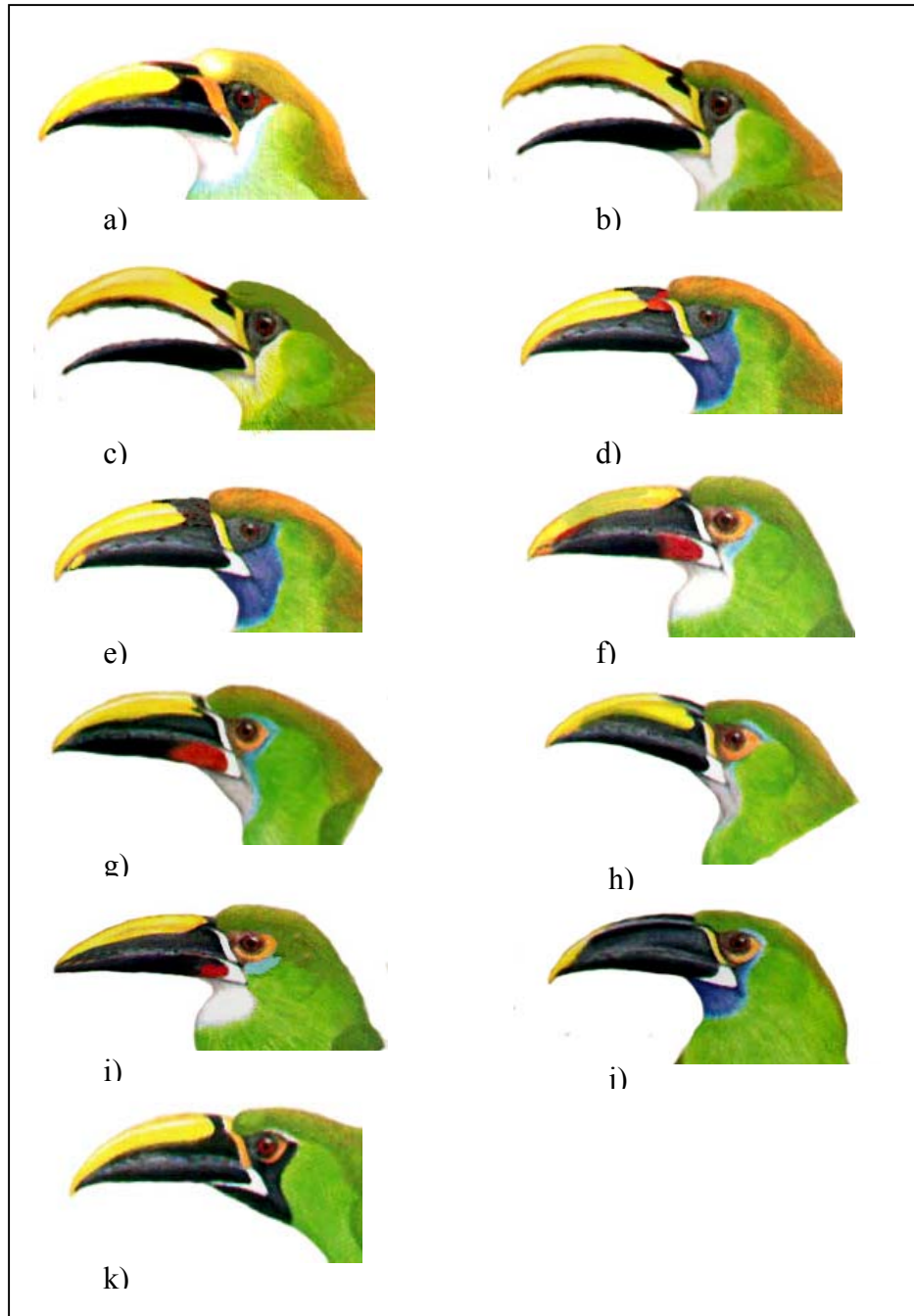


Figura 5. Patrones de pico observados en poblaciones de *A. prasinus*. Los esquemas se basan en datos colectados en este trabajo e información de Navarro *et al.* (2001) y en los siguientes ejemplares: a) garganta blanca, LSUMZ 3313, México, Oaxaca; b) garganta blanca, LSUMZ 11245 México, San Luis Potosí; c) garganta amarillenta, PUETUX01 México, Veracruz, Los Tuxtlas; d) garganta azul, LSUMZ 68696 Costa Rica, Punta Arenas; e) garganta azul, AMNH 135520 Panamá Darién, Montaña Tacarcuna; f) garganta blanca, LSUMZ 61505 Colombia, Santander, Surutá; g) garganta gris, AMNH 108880 Colombia, Cauca, E Palmira; h) garganta gris claro, AMNH 71352 Colombia, Santa Marta; i) garganta blanca con borde gris, AMNH 186357, norte de Ecuador; j) garganta azul grisáceo, AMNH 18126, Perú, Chaupe; k) garganta negra, LSUMZ 123738, Bolivia, Beni, Serranía Pilón.

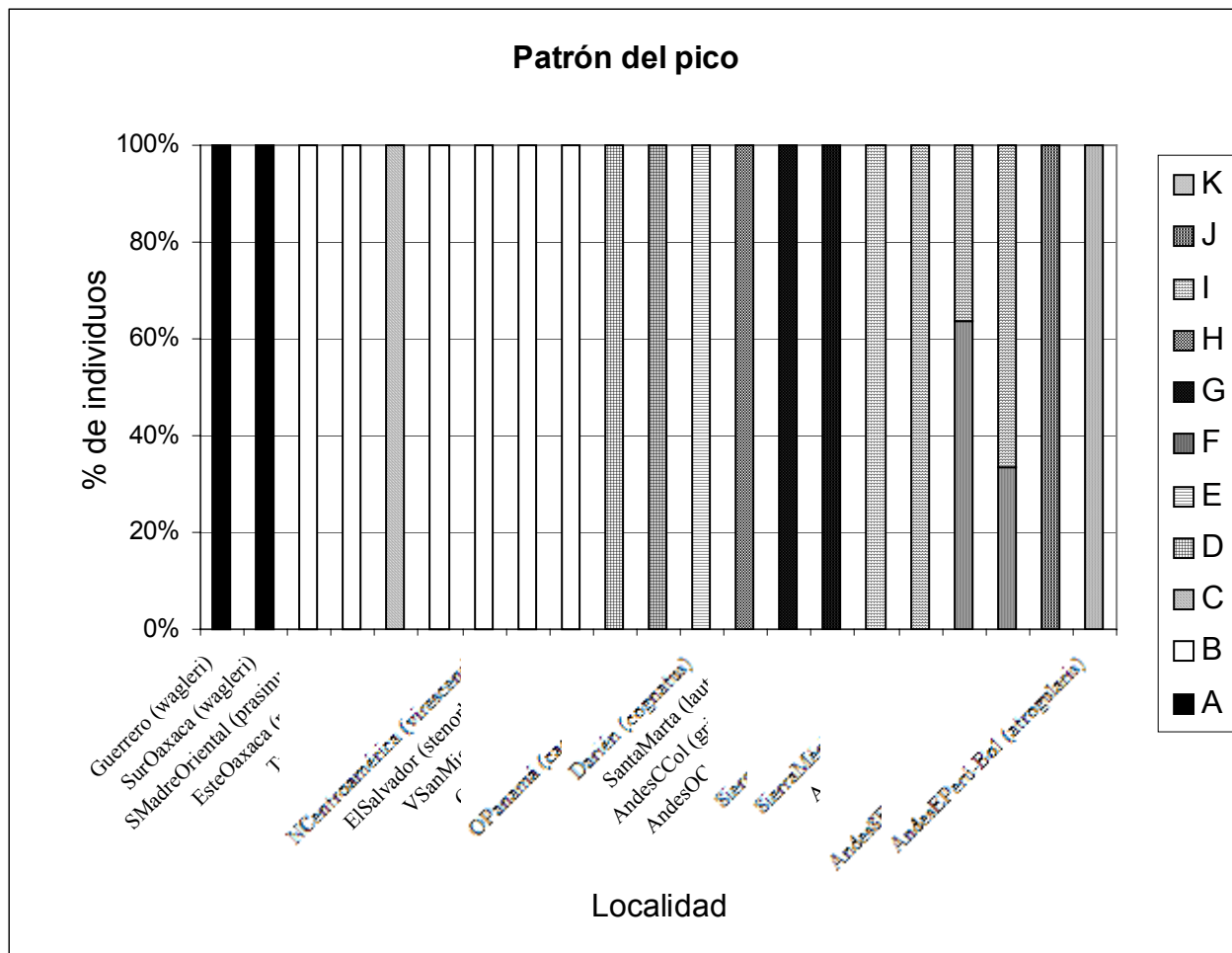


Figura 6. Frecuencias de patrón de coloración de pico en poblaciones de *A. prasinus*, expresados como porcentajes de las muestras examinadas. Los patrones de pico pueden observarse en la figura 5.

La banda de la maxila color ocre caracteriza a las poblaciones del oeste de México (Guerrero y sur de Oaxaca, ambas *wagleri*), mientras que en 90 al 100% de la muestra de las poblaciones Sierra Madre Oriental, este de Oaxaca (ambas *prasinus*), Los Tuxtlas (*wagneri*), Chiapas (*chiapensis*), norte de Centroamérica (*virescens*), El Salvador (*stenorhabdus*) y Volcán San Miguel (*volcanius*) la banda de la maxila es de color amarillo, mientras que una proporción menor de las muestras la presentan de color blanco. Las poblaciones de Costa Rica (*maxillaris*), oeste de Panamá (*caeruleogularis*), Darién (*cognatus*) y de Sudamérica se caracterizan por presentar la banda de la maxila de color blanco (Figura 7).

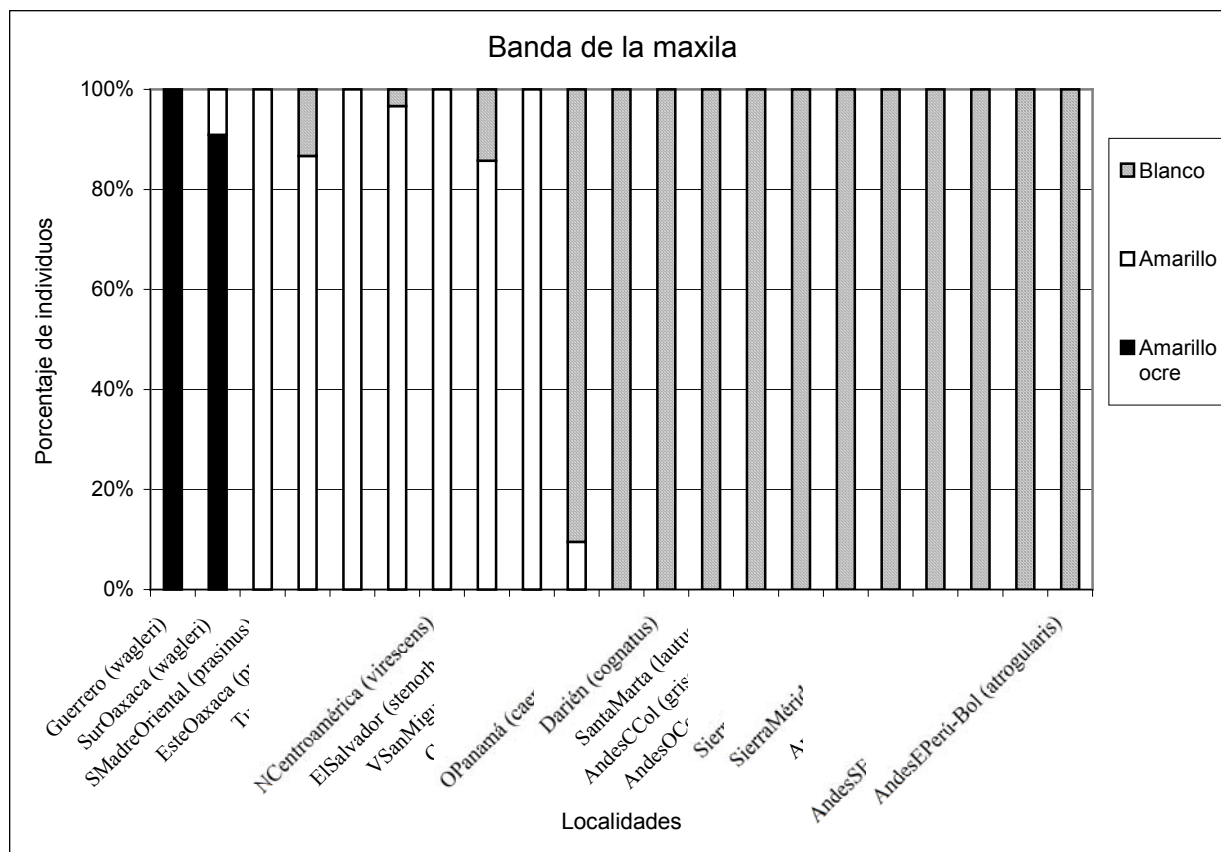


Figura 7. Frecuencias de color de la banda de la maxila en poblaciones de *A. prasinus*, expresados como porcentajes de las muestras examinadas.

Por otra parte, las poblaciones de México (excepto Los Tuxtlas), el norte de Centroamérica (*virescens*), El Salvador (*stenorhabdus*) y Volcán San Miguel (*volcanius*) presentan fijo el estado “blanco” para el color de la garganta. La población de los Tuxtlas, en cambio, se caracteriza por presentar fijo el estado color amarillo para la garganta, mientras que las poblaciones de Costa Rica (*maxillaris*), oeste de Panamá (*caeruleogularis*) y Darién (*cognatus*) presentan la garganta de color azul violeta (Figura 8).

En las poblaciones de Sudamérica, principalmente en las de Colombia, ocurre una mayor diversidad de estados de color de la garganta; así, las poblaciones Santa Marta (*lautus*) y de los Andes Centrales de Colombia (*griseigularis*) presentan la garganta de color gris con un tinte azul, mientras que en la de los Andes del oeste de Colombia (*phaeolaemus*) la garganta es azul claro. En la de los Andes del este de Colombia (*albivitta*) y de la Sierra de Mérida, Venezuela (*albivitta*) el color de la garganta es blanco, mientras que en las poblaciones *albivitta* de la Sierra

de Perijá y del norte de los Andes de Ecuador la garganta blanca presenta tintes grisáceos (Figura 8). La muestra del sur de Ecuador-oeste de los Andes de Perú (*cyanolaemus*) presentan la garganta azul grisáceo mientras que la muestra del este de los Andes de Perú-Bolivia la presentan de color negro (*atrogularis*) (Figura 8).

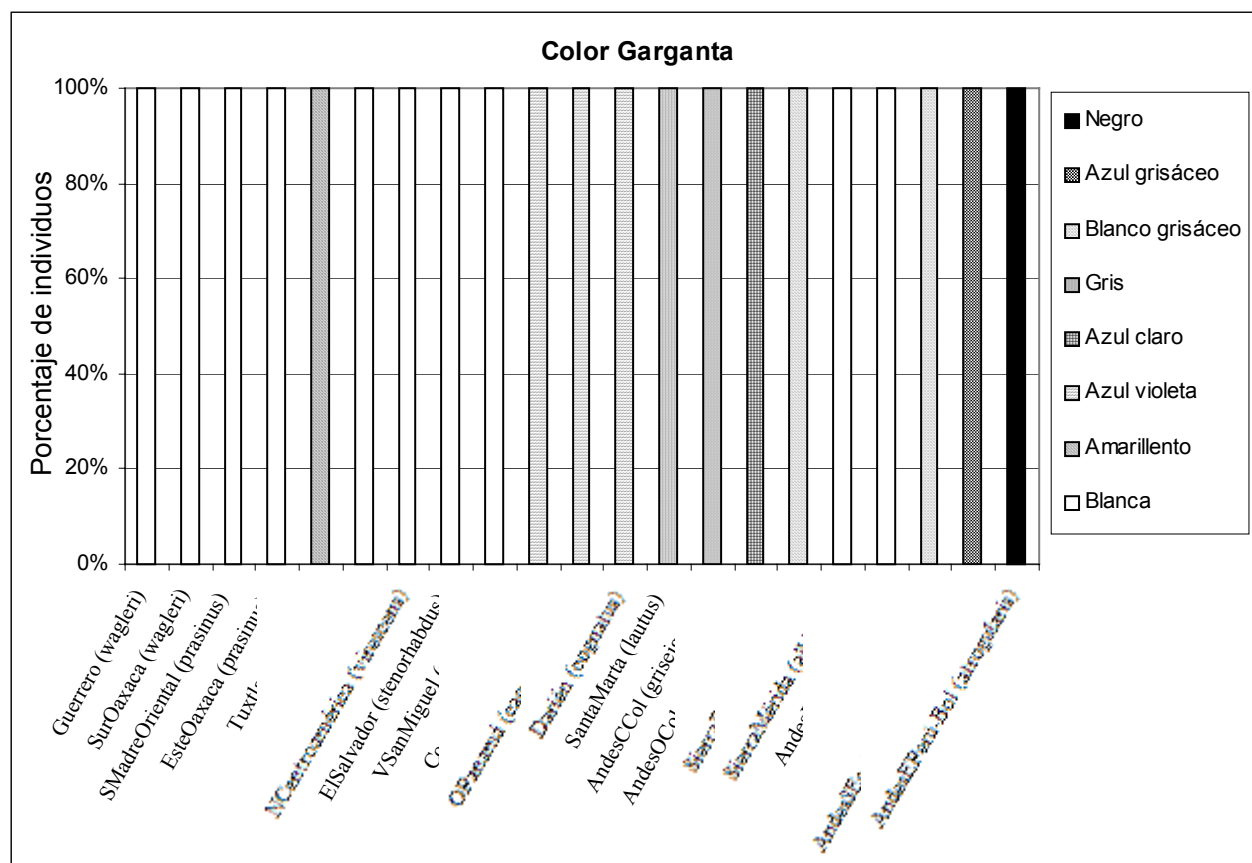


Figura 8. Frecuencias de color de la garganta en poblaciones de *A. prasinus*, expresados como porcentajes de las muestras examinadas.

Respecto al carácter “color de la superciliar”, el 100% de la muestra de Guerrero y sur de Oaxaca (ambas *wagleri*) la presentan color verde, mientras que las poblaciones de Sierra Madre Oriental, este de Oaxaca (ambas *prasinus*), Los Tuxtlas (*warneri*), Chiapas (*chiapensis*), norte de Centroamérica (*virescens*), El Salvador (*stenorhabdus*) y Volcán San Miguel (*volcanius*) presentan del 90 al 100% de la muestra la superciliar de color azul y un porcentaje menor de color verde (Figura 9). Las de Costa Rica (*maxillaris*) y oeste de Panamá (*caeruleogularis*)

presentan proporciones diferentes de color verde, azul y violeta, mientras que El Darién (*cognatus*) el color verde se presenta de nueva cuenta en la mayor proporción de la población (80%) y el azul en la proporción restante. En la población del este de los Andes de Perú-Bolivia (*atrogularis*) el color azul de la superciliar ocurre en aproximadamente el 50% de la muestra, y el resto presentan superciliar de color verde o blancuzco; en el 100% de las otras poblaciones de Sudamérica la línea superciliar es azul (Figura 9).

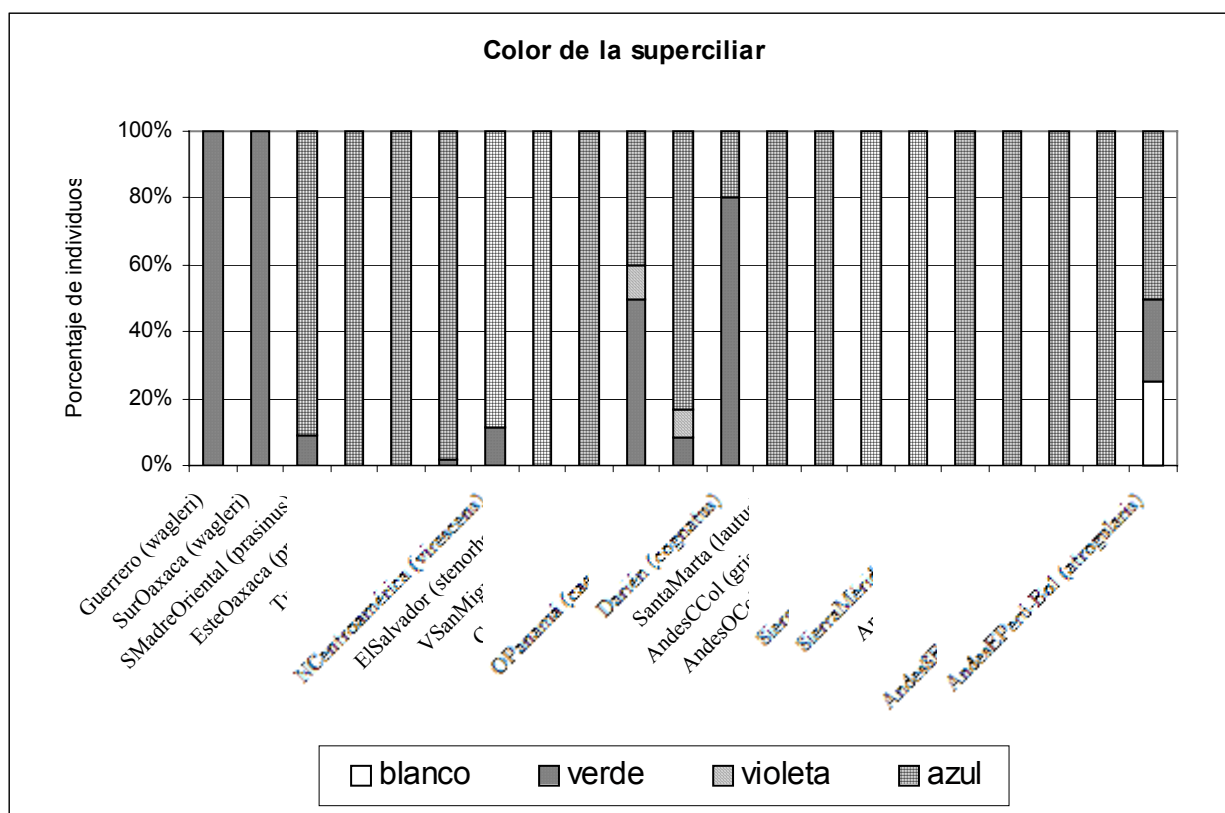


Figura 9. Frecuencias de color de la línea superciliar en poblaciones de *A. prasinus*, expresados como porcentajes de las muestras examinadas.

Por otra parte, el análisis de agrupamiento (UPGMA) con base en los caracteres de coloración y utilizando el coeficiente de concordancia simple, permite observar que los Tuxtla (*wagneri*) presenta la menor similitud con respecto al resto de las poblaciones analizadas (Figura 10). Las poblaciones restantes forman dos grandes grupos con un valor concordancia entre ellos de 0.74; el primero se forma de dos subgrupos y uno de ellos incluye las poblaciones de Guerrero

y Sur de Oaxaca (ambas *wagleri*), el cual se separa del otro que incluye la Sierra Madre Oriental (*prasinus*), norte de Centroamérica (*virescens*), Chiapas (*chiapensis*) (estas tres mostrando mayor similitud entre sí), este de Oaxaca (*prasinus*), El Salvador (*stenorhabdus*) y Volcán San Miguel (*volcanius*) (éstas últimas tres mostrando mayor similitud entre sí).

El segundo gran grupo forma básicamente dos subgrupos; el primero incluye la poblaciones de Costa Rica (*maxillaris*), oeste de Panamá (*caeruleularis*), Darién (*cognatus*), y los Andes del este de Perú-Bolivia (*atroregularis*), y donde las dos primeras muestran mayor similitud entre y se separan del Darién y éstas a su vez se separan de *atroregularis*. El otro subgrupo forma dos conjuntos de poblaciones; uno incluye la Sierra de Perijá, los Andes del norte de Ecuador (ambas *albivitta* y mostrando mayor similitud entre sí), la Sierra de Mérida y los Andes del este de Colombia (también *albivitta* y mostrando mayor similitud entre sí que con las dos primeras poblaciones). El otro conjunto incluye cuatro poblaciones: los Andes del oeste de Colombia (*phaeolaemus*), los Andes centrales de Colombia (*griseigularis*), las cuales muestran mayor similitud entre sí, que con la tercera población incluida, Santa Marta (*lautus*), y éstas a su vez guardan menor similitud con la cuarta población, los Andes del oeste de Perú y sur de Ecuador (*cyanolaemus*).

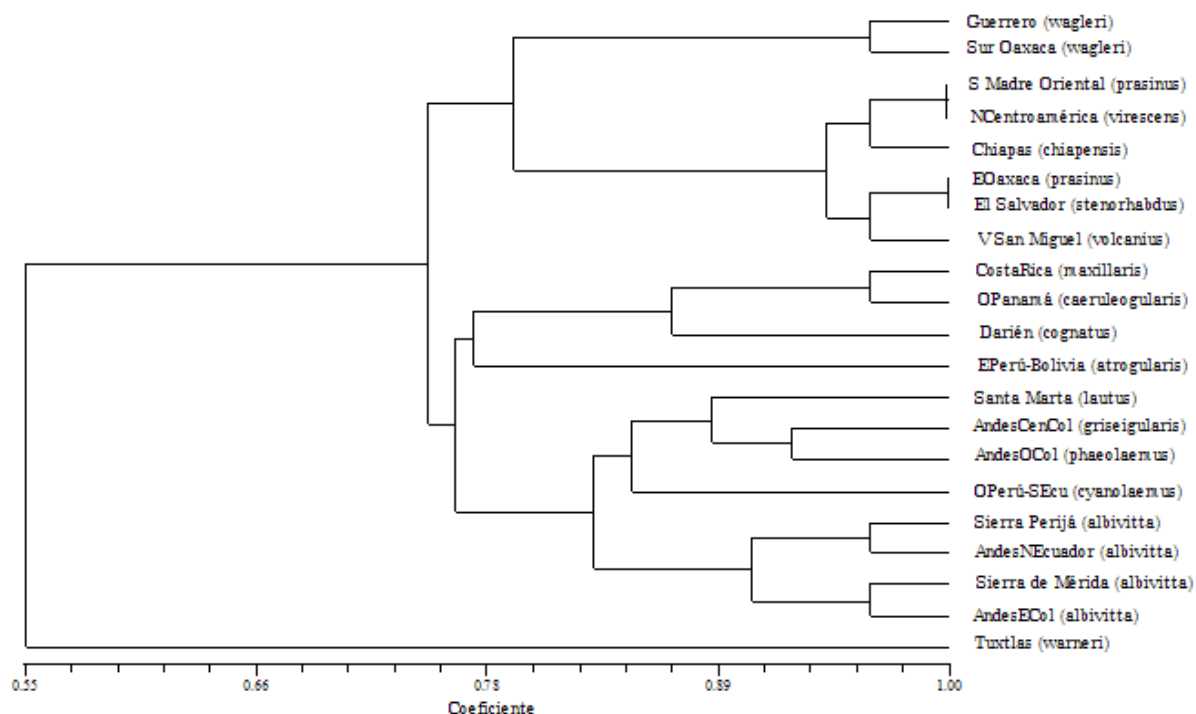


Figura 10. Análisis de agrupamiento del complejo *Aulacorhynchus prasinus*, con base en los caracteres “color de garganta”, “patrón de pico”, “color de superciliar” y “color de la banda de la maxila”.

Discusión

Por separado, nuestros análisis de la variación geográfica con base en caracteres morfométricos y morfológicos, no muestran una clara separación de las poblaciones del complejo, ya que mientras algunas de las variables muestran congruencia entre poblaciones que se han sugerido en trabajos previos (Navarro *et al.* 2001) sean reconocidas como una especie única, con otras variables estas congruencias no ocurren. Sin embargo ambos tipos de variables cuando se complementan arrojan información valiosa respecto al estatus taxonómico de las diferentes poblaciones del complejo.

Así pues en primera instancia las variables morfométricas no muestran una tendencia clara en cuanto al aumento o disminución de tamaño en los individuos de las diferentes poblaciones, de tal forma que algunas de ellas, geográficamente distantes, son muy similares en tamaño, por lo que se unen en el análisis de agrupamiento, mientras que algunas otras que se esperaba se unieran por su cercanía geográfica se muestran separadas. Un ejemplo de lo anterior son las poblaciones de Guerrero y Sur de Oaxaca (ambas consideradas como subespecie *wagleri*), las cuales morfológicamente no muestran similitud entre sí, sino con la población del norte de Centroamérica (*virescens*) y con la de Sierra Madre Oriental (*prasinus*) respectivamente; sin embargo, el análisis de agrupamiento por caracteres de coloración muestra que las poblaciones de Guerrero y sur de Oaxaca sí son similares en este aspecto y se observan juntas en este análisis.

Un aspecto importante de los análisis morfométricos es que existe una separación más o menos clara de las poblaciones mesoamericanas y sudamericanas. Lo anterior es más obvio en el análisis de caracteres morfológicos en donde todas las poblaciones sudamericanas están incluidas en un grupo, independientemente de que en el mismo se incluyan tres poblaciones mexicanas; mientras que en el análisis de caracteres de coloración casi todas las formas sudamericanas, excepto los Andes del este de Perú-Bolivia (*atrogularis*) son incluidas en único grupo, que

muestra más similitud con las poblaciones de Costa Rica (*maxillaris*), oeste de Panamá (*caeruleogularis*) y Darién (*cognatus*) que con las poblaciones del norte de Centroamérica y las de México, mientras que en el análisis merístico sucede lo contrario.

Algo también importante de resaltar, es la clara separación de las poblaciones de Costa Rica, oeste de Panamá y Darién del resto de las poblaciones mesoamericanas y sudamericanas. La mayor similitud de estas tres poblaciones se debe a que presentan, en proporciones diferentes de las muestras analizadas, el color verde, violeta o azul de la línea superciliar y un color similar de garganta (azul violeta). Sin embargo, la población *cognatus* del Darién tiene como estado de carácter fijo y exclusivo el patrón de pico tipo “E” lo que ha llevado a considerarla como una especie separada (*A. cognatus*, Navarro *et al.* 2001), mientras que las formas *A. p. caeruleogularis* de la región de Chiriquí y Veraguas en el oeste de Panamá y *A. p. maxillaris* de las montañas de Talamanca y de la Cordillera Volcánica de Costa Rica (Peters 1948; Haffer 1974), presentan como estado de carácter fijo el patrón de pico D (en lo que difieren con *cognatus* del Darién) y se agrupan como una unidad, ya que no difieren en ninguna variable merística ni carácter de coloración, por lo que se ha sugerido que ambas poblaciones constituyen una única especie: *A. caeruleogularis* (Navarro *et al.* 2001, Gilbert 2002).

La separación de las restantes poblaciones mesoamericanas es más compleja con base en los datos merísticos, sin embargo, se forma un grupo en el que guardan mayor similitud las poblaciones de Sierra Madre Oriental, el este de Oaxaca y del Volcán San Miguel. Mientras que mediante el análisis morfológico las poblaciones mexicanas y del norte de Centroamérica se agrupan al presentar fijo el carácter “garganta color blanco” y forman un subgrupo que incluye las poblaciones de la vertiente del este de México, es decir la Sierra Madre Oriental y este de Oaxaca (*prasinus*), así como las del norte de Centroamérica (*virescens*), Chiapas (*chiapensis*), El Salvador (*stenorhabdus*) y Volcán San Miguel (*volcanius*). Entre las poblaciones de este

subgrupo, en general no hay diferencias en las variables merísticas analizadas y presentan fijo el patrón de pico “B” y en la casi totalidad de las muestras ocurre el color amarillo en la banda de la maxila y el color azul en la línea superciliar, por lo cual, se ha sugerido que todas estas poblaciones son una especie única, *A. prasinus* (Navarro *et al.* 2001).

En cambio, las poblaciones de Guerrero y Sur de Oaxaca (*wagleri*) del oeste mexicano difieren de las del grupo anterior en la mayor amplitud de la banda de la maxila, en el color amarillo ocre de la banda de la maxila, la menor profundidad del pico, la línea superciliar de color verde y por presentar fijo el patrón de pico “A”, lo que llevado sugerir que son otra especie, *A. wagleri* (Navarro *et al.* 2001).

Otro aspecto importante de los análisis morfométricos es que Los Tuxtlas aparece como un grupo totalmente a parte de las poblaciones del este de México y norte de Centroamérica, lo cual se debe a que si bien esta población no muestra diferencias significativas en las variables merísticas (excepto con la población de Chiapas en la cuerda alar) y morfológicas con las poblaciones mencionadas, también es la única que presenta fijo el carácter “garganta amarillenta”. El estatus taxonómico de esta forma no ha sido tratado en ningún trabajo previo, a excepción de Winker (2000), quien la considera como una subespecie, que según él, muestra afinidades no con *A. p. prasinus*, la subespecie más cercana, sino con las poblaciones más sureñas del norte de Centroamérica (*A. p. virescens*), en las cuales, aunque no es común, se presenta el carácter garganta y auriculares de color amarillento.

Otra observación importante de hacer notar es respecto a la población de Chiapas (*chiapensis*), la cual no muestra diferencias en caracteres de coloración con respecto a las poblaciones del este de México y del norte de la región de Centroamérica, pero merísticamente aparece como un grupo separado de éstas mismas poblaciones, ya que si bien los ejemplares machos de *chiapensis* no difieren en tamaño con los de las poblaciones de la Sierra Madre

Oriental, este de Oaxaca (ambas *prasinus*), y norte de Centroamérica (*virescens*), sí son más grandes en varios caracteres que los de las poblaciones de El Salvador (*stenorhabdus*) y Volcán San Miguel (*volcanius*). El análisis de agrupamiento merístico muestra una diferenciación de la población *chiapensis* no observada en estudios previos, en donde su estatus taxonómico es incierto, ya que si bien es una forma reconocida por Peters (1948), en su estudio, Haffer (1974), ni siquiera la menciona y considera que la población de Chiapas pertenece a la forma *stenorhabdus*, mientras que Winker (2000), la incluyen dentro de la subespecie *A. p. virescens* junto con *stenorhabdus* y Navarro *et al.* (2001) la incluyen dentro de la especie *A. prasinus*.

Por otra parte, todas las poblaciones sudamericanas forman un grupo, y casi todas ellas se caracterizan por presentar el color azul como estado de carácter fijo para la línea superciliar, excepto la población de los Andes del este de Perú (*atrogularis*) cuya muestra presenta diferentes proporciones de individuos con superciliar azul o verde, lo cual en el análisis de agrupamiento la une a niveles bajos de similitud al grupo de poblaciones del sur de Centroamérica, sin embargo, *atrogularis* también es la única población que presenta como carácter fijo el patrón de pico K y la garganta de color negro. Los caracteres morfológicos también muestran un subgrupo que incluye las poblaciones de los Andes Centrales y del oeste de Colombia, así como la de Santa Marta (*lautus*), al cual se une la población de los Andes del oeste de Perú. Mientras que en el otro subgrupo se unen por una parte la población de la Sierra de Mérida en Venezuela y la de los Andes del este de Colombia y por otra la de Sierra de Perijá con los Andes del norte de Ecuador.

El patrón del pico y color de la garganta nuevamente son la diferencia entre las poblaciones sudamericanas. De esta manera, el patrón de pico H y la garganta de color gris son diagnósticos para la población *A. p. lautus* de Santa Marta, la cual se ha sugerido debe ser considerada una especie separada, *A. lautus* (Navarro *et al.* 2001). El patrón G está fijo en la población de los Andes centrales (*griseigularis*) y en la de los Andes del oeste de Colombia

(*phaeolaemus*), pero *griseigularis* presenta fijo el estado gris como color de la garganta, mientras que en *phaeolaemus* la garganta es azul claro. Una menor similitud guardan las poblaciones mencionadas con la del oeste de los Andes de Perú (*cyenolaemus*), la cual presenta fijo el patrón de pico J y el color azul grisáceo en la garganta.

Por otro lado las poblaciones de la Sierra de Mérida en Venezuela, la de Sierra de Perijá, la de los Andes del este de Colombia y los Andes del norte de Ecuador son reconocidas como *A. p. albivitta* (Haffer 1974), y se agrupan como una unidad separada de las poblaciones sudamericanas de los Andes centrales y del oeste de Colombia. Navarro *et al.* (2001) sugirió que la variación entre las formas *griseigularis*, *phaeolaemus* y *albivitta* es clinal, por lo que a estas tres formas las consideró una única especie, *A. albivitta*, mientras que también consideró que *cyanolaemus*, *atrogularis* y *dimidiatus* (una forma más pequeña que *atrogularis* con la cual se considera conespecífica; Haffer 1974, O'Neill y Gardner 1974, Navarro *et al.* 2001) muestran variación clinal y constituyen otra especie única, *A. atrogularis*.

La información obtenida en este capítulo permite aproximarnos al entendimiento de las relaciones con base en similitudes y diferencias morfométricas entre las poblaciones del complejo, sin embargo el estatus taxonómico de las mismas debe ser propuesto con base también en los caracteres moleculares obtenidos en el primer capítulo de este trabajo, lo que consideramos arrojará una mayor certeza de dichas relaciones y de los límites de especies dentro del complejo *Aulacorhynchus prasinus*, y lo cual se discutirá en el siguiente capítulo.

Literatura citada

- American Ornithologists' Union (AOU). 1998. Check-list of North American Birds, 7th ed.
- Chapman, M. F. 1917. The distribution of bird-life in Colombia; a contribution to a biological survey of South America. Bulletin of the American Museum Natural History. (Ed. J. A. Allen) Vol. 36. New York.
- Cory, C. B. 1919. Catalogue of birds of the Americas and the adjacent islands. Part 11, No. 2. Field Museum of Natural History, Chicago.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South America avifauna: areas of endemism. Pp. 49-84. In: Neotropical Ornithology (P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, and F. G. Buckley, Eds.). Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas.
- Crisci, J. V. y M. F. López Armengold. 1983. Introducción a la teoría práctica de la taxonomía numérica. Secretaría de la Organización de Estados Americanos, Washington, D.C.
- Dickey, R. D. and A. J. van Rossem. 1938. The birds of El Salvador. Zoological series, Field Museum of Natural History. Vol. 23.
- Gilbert, A. 2002. Ramphastidae. Pp. 250-287. In: Handbook of the Birds of the World. Vol. 7. Jacamars to Woodpeckers (J. del Hoyo, A. Elliot, and J. Sargatal, Eds.). Lynx Editions, Barcelona.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. Publication of the Nuttall Ornithological Club No. 14.
- Hilty, S. L., and W. L. Brown. 1986. A Guide to the Birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton.
- Monroe, B. L. Jr. 1968. A distributional survey of the birds of Honduras. Lawrence, KA: AOU Ornith. Monogr. No. 7. 458 pp.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano, and H. Benítez-Díaz. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* Toucanets. Wilson Bulletin 113(4):363-372.
- O'Neill, J. P., and A. L. Gardner. 1974. Rediscovery of *Aulacorhynchus prasinus dimidiatus* (Ridgway). Auk 91(4):700-704.

- Peters, J. L. 1948. Check-list of Birds of the World. Vol. VI. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Ridgway, R. 1914. The birds of North and Middle America. Part VI. Washington: Government Printing Office, Washington, D. C.
- Rohlf, J. 1992. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (NTSYS). Exeter Software, New York.
- Schwartz, P. 1972. On the taxonomic rank on the Yellow-billed Toucanet (*Aulacorhynchus calorhynchus*). Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 29:459-476.
- Sclater, P. L. y G. E. Shelley. 1891. Catalogue of the Picariae in the Collection of the British Museum. British Museum (Natural History), London.
- Sneath, P. H., and R. R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. W. H. Freeman & Co. San Francisco California.
- StatSoft, Inc. (1998). STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tolsa, OK, WEB: <http://wwwstatsoft.com>.
- Wetmore, A. 1968. The Birds of the Republic of Panamá, Vol. 2. Columbidae (Pigeons) to Picidae (Woodpeckers). Smithsonian Miscellaneous Collections, 150. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Winker, K. 2000. A new subspecies of toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) from Veracruz, Mexico. Ornitología Neotropical 11(3):253-257.
- Zink, R. M. & J. V. Remsen Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variations in birds. Pp 1-69. In: Current Ornithology. (F. Johnston, Ed.) Vol. 4. Plenum Presss, New York.

CAPÍTULO 3

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES FINALES.

Estudios previos de Haffer (1974) y Navarro *et al.* (2001) han mostrado la variación morfológica en el complejo *A. prasinus*, sin embargo, sólo los últimos autores han realizado un análisis morfométrico enfocado a aclarar el estatus taxonómico de las formas incluidas en el mismo, sugiriendo reconocer cuatro especies para Mesoamérica y tres para Sudamérica.

Sin embargo, con base en el análisis de caracteres moleculares y la filogenia obtenida en el capítulo 1 para el complejo, y la información morfométrica y de patrones de coloración de las diferentes subespecies analizados en el capítulo 2 (Figura 11), lo cual se complementa, es posible reconocer de una manera más clara la separación de varios de los patrones morfológicos y con ello comprender los límites de especies dentro del complejo *A. prasinus*, varios de los cuales concuerdan con límites basados sobre evidencia morfológica y genética de otras especies de aves con patrones de distribución similar al de *A. prasinus* (*e.g.* García-Moreno *et al.* 2004; Solórzano *et al.* 2004).

Así pues, con base en la evidencia molecular este complejo resultó monofilético y en primera instancia es clara una separación de las poblaciones mesoamericanas y sudamericanas. También es claro con la evidencia molecular que las poblaciones del Darién (*cognatus*), oeste de Panamá (*caeruleogularis*) y Costa Rica (*maxillaris*) tienen una mayor relación filogenética con las poblaciones mesoamericanas que con las sudamericanas. Sin embargo, el análisis morfológico muestra que el carácter banda de la maxila de color “blanco” y el color “azul violeta” de la

garganta de estas poblaciones es más similar al de las poblaciones sudamericanas, ya que estos caracteres no se presentan en las poblaciones del norte de Centroamérica ni de México (Figura 11), como ha sugerido Haffer (1967), quien indica que la avifauna del Darién se deriva de los Andes (*e.g. Caliphlox mitchellii*).

Eberhard y Bermingham (2004, 2005) han sugerido una división entre los linajes del Choco de Sudamérica y los de Centroamérica, así como eventos finales vicariantes que llevaron a una diversificación de taxas en el área de endemismo de la cuenca superior del Amazonas y de las poblaciones de Centroamérica. El patrón de separación observado con base en los caracteres moleculares en la región del Darién, junto con distancias genéticas que muestran una acentuada diferenciación entre las poblaciones mesoamericanas y sudamericanas del complejo *A. prasinus*, se ajusta a lo observado por Eberhard y Bermingham, aunque las relaciones de ambos grupos podrían ser diferentes si muestras del noreste de los Andes (*phaeolaemus*) o de la Sierra de Santa Marta de Colombia (*lautus*) se hubieran incluido en los análisis moleculares.

Esta vieja divergencia parece entonces haber sido seguida en Sudamérica por una expansión posterior de poblaciones hacia el sur a través de los Andes. Los bajos niveles de diferenciación genética observados entre las poblaciones de *A. prasinus* en Ecuador, Perú y Bolivia sugieren que los eventos que han causado su divergencia son más recientes, los cuales parecen concordar con fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, aunque la evidencia directa es limitada (*e.g.* Eberhard y Bermingham 2004, 2005). No obstante, otros estudios indican factores adicionales importantes en la diversificación de la avifauna neotropical como son el surgimiento de los Andes (Kattan *et al.* 2004), ríos que actúan como barreras (García-Moreno y Fjeldså 2000, Franke *et al.* 2005), o incluso la linearidad de los Andes, lo cual resulta en distribuciones geográficas alargadas de taxones que reduce el contacto potencial y flujo de formas parapátricas (Graves 1982, Remsen 1984).

Las relaciones entre los linajes mesoamericanos y sudamericanos sugieren que ancestros de *A. prasinus* han estado presentes en el sur de Centroamérica por un largo tiempo, mientras que los internodos y las longitudes cortas de las ramas terminales de las poblaciones del norte de Centroamérica y de México sugieren que la diversificación en el área fue relativamente rápida y más reciente que en el sur. Es decir una población ancestral puede haberse dividido por eventos vicariantes vía fragmentación de los bosques mesófilos debido a cambios climáticos. Mecanismos vicariantes similares han sido sugeridos en estudios de otros taxa de hábitat restringido incluyendo anfibios (Campbell 1999), mamíferos (Sullivan *et al.* 1997, 2000; León-Paniagua *et al.* 2007), aves (García-Moreno *et al.* 2004, 2006) y escarabajos (Lieberr 1991; Marshall y Lieberr 2000). No obstante, la dispersión no puede ser descartada como una explicación alternativa para este patrón geográfico

La distribución de las diferentes poblaciones, tanto en Mesoamérica como en Sudamérica, concuerda con claros rompimientos geográficos, los cuales han aislado y originado diferenciación genética entre ellas (ver capítulo 1). Este aislamiento se refleja en una distribución en el que caracteres de coloración, más obvios en la garganta, se alternan de manera similar al patrón de “salto de rana” propuesto por Remsen (1984), el cual se ha sugerido, se debe a una presión de selección similar en áreas ampliamente separadas que resultan en expresiones similares de caracteres (Remsen 1984, Fjeldså y Krabbe 1990, García-Moreno y Fjeldså 2000), lo cual puede involucrar diferencias evolutivas relacionadas a reconocimiento individual y de especies (Cracraft 1983, Johnson 2002). De esta manera y de acuerdo con la filogenia puede suponerse un ancestro de *A. prasinus* en los Andes del norte de Sudamérica, aunque es incierto si el color de la garganta fue azul o blanco, y cuyas poblaciones al diversificarse y aislarse alternan entre estos colores, excepto la población de Los Tuxtlas cuya garganta es amarilla y la del este de los Andes de Perú en la cual es negra (Figura 11).

Así pues y a través de este estudio el estatus taxonómico de varias formas dentro del complejo *A. prasinus* no está en duda, ya que bajo términos del concepto filogenético de especie (Wiley 1981, Cracraft 1983) y del concepto evolutivo de especie (Simpson 1961, en Valencia 1999), cada una de ellas es diagnosticable por la fijación de algún carácter (Concepto filogenético de especie) y por el aislamiento geográfico que conlleva a trayectorias evolutivas independientes con fijación de estados de carácter (Concepto evolutivo de especie). La gran mayoría de los clados en la filogenia pueden ser identificados por atributos morfológicos diagnosticables incluyendo tamaño y diferentes patrones de colores del pico y de la garganta (*cognatus*, *caeruleogularis*, *wagleri*, *prasinus*, *albivitta*, *cyanolaemus* y *atrogularis*). Estos caracteres pueden ser importantes en el comportamiento social y reproductivo dentro de los Ramphastidae (Haffer 1974; Skutch 1967) y por lo tanto pueden facilitar el aislamiento reproductivo en casos donde las poblaciones tuvieran contacto. Por lo tanto las poblaciones con estos caracteres fijos pueden también representar especies biológicas (Mayr 2000).

Así pues la población *cognatus* se caracteriza por presentar en general un tamaño más pequeño que las poblaciones mesoamericanas vecinas, así como fijo el patrón de pico tipo “E”., así como una gran diferenciación genética. Lo anterior es debido a que se encuentra aislada por grandes extensiones de tierras bajas (Porter 1973; Robbins *et al.* 1985), de las poblaciones de las montañas cercanas de Tabasara en el oeste de Panamá y de las tierras altas del noroeste de Colombia (las cuales incluso tienen diferentes historias geológicas; Bartlett y Barghoorn 1973), lo que ha influido en su acentuada divergencia con respecto a las otras poblaciones mesoamericanas y de Sudamérica. Sugerimos entonces que esta población sea reconocida como *A. cognatus*, una especie endémica de la región del Darién y regiones adyacentes de Colombia (Robbins *et al.* 1985, Hilty y Brown 1986).

Por otro lado, las formas reconocidas como *A. p. caeruleogularis* de la región de Chiriquí y Veraguas en el oeste de Panamá y *A. p. maxillaris* de las montañas de Talamanca y de la Cordillera Volcánica en Costa Rica (Peters 1948; Haffer 1974) no difieren genéticamente, y en cuanto a morfometría, ambas presentan fijo el color azul violeta en la garganta y el patrón de pico D (en lo que difieren con *cognatus* del Darién). *A. p. caeruleogularis* y *A. p. maxillaris* realmente se distribuyen en una misma cordillera volcánica, y al parecer, el Lago de Nicaragua es responsable en el rompimiento geográfico que separa ambas poblaciones de las del norte de Centroamérica y México, como ha sido sugerido en otros organismos (Halfiter 2003, Solórzano *et al.* 2004) con un patrón de distribución similar al del complejo *A. prasinus*, mientras que las tierras bajas existentes entre la Cordillera de Talamanca y la serranía de Tabasara en el oeste de Panamá impiden el flujo génico con *A. p. cognatus* del Darién. Así pues, y de acuerdo con el nombre taxonómico más viejo *A. caeruleogularis* debe ser reconocida como especie y debe incluir las formas *maxillaris* y *caeruleogularis* de Peters (1948).

Debido a que en general entre las poblaciones del norte de Centroamérica (*virescens*), El Salvador (*stenorhabdus*), Chiapas (*chiapensis*), Volcán San Miguel (*volcanius*), Sierra Madre Oriental, este de Oaxaca (ambas *prasinus*) (Peters 1948) y *warneri* (Winker 2000), no hay diferencias significativas en las variables merísticas analizadas, y se caracterizan además por presentar fijo el patrón de pico “B”, así como la banda de la maxila de color amarillo y línea superciliar de color azul (Figura 11), y de acuerdo al nombre taxonómico más viejo sugerimos que estas poblaciones sean reconocidas como una única especie, *Aulacorhynchus prasinus*.

Es importante destacar que si bien la forma *chiapensis* no muestra diferencias en patrones de pico y color con las restantes poblaciones que aquí consideramos constituyen la especie *A. prasinus* (Figura 11), sí muestra en cambio diferencias en tamaño, principalmente con las poblaciones de El Salvador (*stenorhabdus*) (aunque Haffer 1974, las ha considerado a ambas

como pertenecientes a esta última forma) y con *A. p. volcanius* del volcán San Miguel, así como también muestra una diferenciación genética promedio de 0.9% con respecto a las otras poblaciones consideradas dentro de *A. prasinus*.

Esta diferenciación genética se debe a que las poblaciones de *chiapensis* de México y Guatemala se localizan en la sección más norteña de las Montañas volcánicas de Centroamérica (Ferrusquía 1998), y ambas regiones son consideradas con base en flora y fauna una misma región biogeográfica (Breedlove 1973, Howell y Webb 1995) aislada de las poblaciones del Norte de Centroamérica por el Valle del Río Motagua en Guatemala, mientras que el Istmo de Tehuantepec es una barrera que la aísla de las poblaciones de la Sierra Madre Oriental (Morrone 2001). Un patrón similar de diferenciación genética y morfológica se observó en el complejo *Chlorospingus* (García-Moreno *et al.* 2004), por lo que consideramos, que si bien esta forma debe ser incluida por ahora dentro de la especie *A. prasinus*, un estudio con otros marcadores moleculares, puede arrojar más luz sobre el estatus taxonómico de la población *chiapensis*.

La población *A. p. warneri* de los Tuxtlas también es incluida dentro de *A. prasinus*, sin embargo presenta una diferencia genética de 0.7 % y es la única población que tiene como carácter fijo “garganta y auriculares de color amarillento” (Figura 11). La región montañosa de los Tuxtlas surgió en el Oligoceno (Halffter 2003), pero su actividad volcánica más significativa ocurrió en el Plio-Pleistoceno (Martin-del Pozzo 1997). Los Tuxtlas siempre ha estado aislado de otras regiones montañosas adyacentes, razón por la que en varios taxa se ha documentado un alto nivel de endemismo (González-Soriano *et al.* 1997), entre ellos varias especies de aves (Peterson 1993; Schaldach y Escalante-Pliego 1997; Winker 1997). En particular se ha observado una marcada diferenciación morfológica y genética en dos taxa endémicos restringidos a bosques de niebla con un patrón de distribución similar al de *A. prasinus* en los Tuxtlas: *Buarremon brunneinucha apertus* (Peterson *et al.* 1992) y *Chlorospingus ophthalmicus wetmorei* (García-

Moreno *et al.* 2004), por lo que bajo un concepto filogenético de especie y dado el carácter diagnóstico único de garganta amarillenta, además del endemismo de *A. p. warneri*, esta población debería ser considerada como una especie separada de *A. prasinus*, sin embargo también son necesarios más estudios con otros marcadores moleculares para probar esta idea.

Otra especie que debe ser reconocida es *Aulacorhynchus wagleri*, endémica del suroeste de México (Guerrero y sur de Oaxaca), la cual se caracteriza por presentar de manera obvia la banda de la maxila de color amarillo ocre, la línea superciliar de color azul y el patrón de pico “A” (Figura 11), y que la distingue de *Aulacorhynchus prasinus*.

Los límites de especies para las poblaciones sudamericanas son más complejos dado que no contamos con muestras de tejidos de todas las poblaciones. Sin embargo, con base en los caracteres morfológicos *A. lautus* debe ser reconocida como una especie endémica de las montañas aisladas de Santa Marta, Colombia.

Por otra parte y de acuerdo a los caracteres morfológicos, *A. p. phaeolaemus* de los Andes del oeste y *A. p. griseigularis* de los Andes Centrales de Colombia presentan el mismo patrón de pico, pero se diferencian en el color de la garganta lo cual se ha considerado una variación clinal y la filogenia corrobora en parte lo anterior, ya que no se contó con muestras de *A. p. griseigularis*; así que hasta nuevos análisis moleculares y de acuerdo al nombre más viejo disponible, *A. phaeolaemus* (incluyendo la forma *griseigularis* y *phaeolaemus*; Peters 1948) debiera ser reconocida como especie.

Es importante hacer notar que la filogenia indica que *A. p. griseigularis* y *A. p. albivitta* son unidades separadas, lo cual es contrario a lo sugerido por Navarro *et al.* (2001) respecto a que estas formas junto con *A. p. phaeolaemus* muestran variación clinal y que todas ellas debieran ser incluidas en una única especie: *A. albivitta*. La filogenia también muestra que *A. p. albivitta* es una forma parafilética ya que la población del norte de los Andes de Ecuador se agrupa con las

poblaciones de los Andes de Perú y no con las de los Andes del este de Colombia, la Sierra de Perijá de Colombia-Venezuela y de la Sierra de Mérida en Venezuela, como se hubiera esperado, por lo que sólo estas tres últimas poblaciones, y de acuerdo a la localidad tipo, deben ser reconocidas como la especie *Aulacorhynchus albivitta* en la que el carácter “blanco puro” de la garganta (Haffer 1974) es predominante.

Por otra parte las relaciones de las poblaciones de los Andes de Perú y Bolivia no están claramente definidas e incluyen las poblaciones de *A. p. atrogularis* del este de Perú y noroeste de Bolivia caracterizada por la garganta negra, las poblaciones de *A. p. cyanolaemus* del noroeste de Perú de garganta azul violeta y las poblaciones *A. p. albivitta* del noreste de Ecuador de garganta blanca con borde gris. Si bien existen diferencias morfológicas marcadas entre estas poblaciones, los bajos niveles de diferenciación genética entre ellas apenas permiten una percepción de algún estructuramiento geográfico, sugiriendo que en el sur de los Andes (Ecuador, Perú) la especiación ha sido más reciente que en el norte Colombia-Venezuela, como lo ha sugerido Eberhard y Bermingham (2005) para los generos *Pteroglossus* y *Pionopsitta*. Sin embargo, nuestros resultados también sugieren que puede existir intergradación de rasgos morfológicos entre estas formas del complejo *A. prasinus* (Haffer 1974), lo que puede reflejar flujo de genes o conexión reciente entre ellas, aunque son necesarios estudios con otros marcadores moleculares para corroborar o descartar estas ideas.

Así pues y de acuerdo al nombre más viejo aprovechable se sugiere que *Aulacorhynchus atrogularis* debe ser reconocida como otra especie que se distribuye en los Andes del noreste de Ecuador, Perú y noroeste de Bolivia y que debe incluir la forma *dimidiatus* de Peters (1948), y hasta realizar estudios, también debe incluir la forma *cyaenolaemus* del sur de Ecuador y noroeste de Perú, así como la población del noreste de Ecuador y que de acuerdo a Haffer (1974) debe ser *A. p. albivitta*. Cabe mencionar que bajo el concepto filogenético y evolutivo de especie, las tres

últimas formas mencionadas presentan caracteres diagnosticos únicos (Figura 11), por lo que pudieran ser reconocidas como especies diferentes, e incluso la forma del noreste de Ecuador se hallaría sin nombre asignado, ya que la especie que aquí es considerada *Aulacorhynchus albivitta* incluiría sólo las poblaciones de los Andes del este de Colombia, La Sierra de Perija y la Sierra de Mérida en Venezuela. Finalmente, las especies que sugerimos reconocer, así como su distribución geográfica puede observarse en la figura 12.

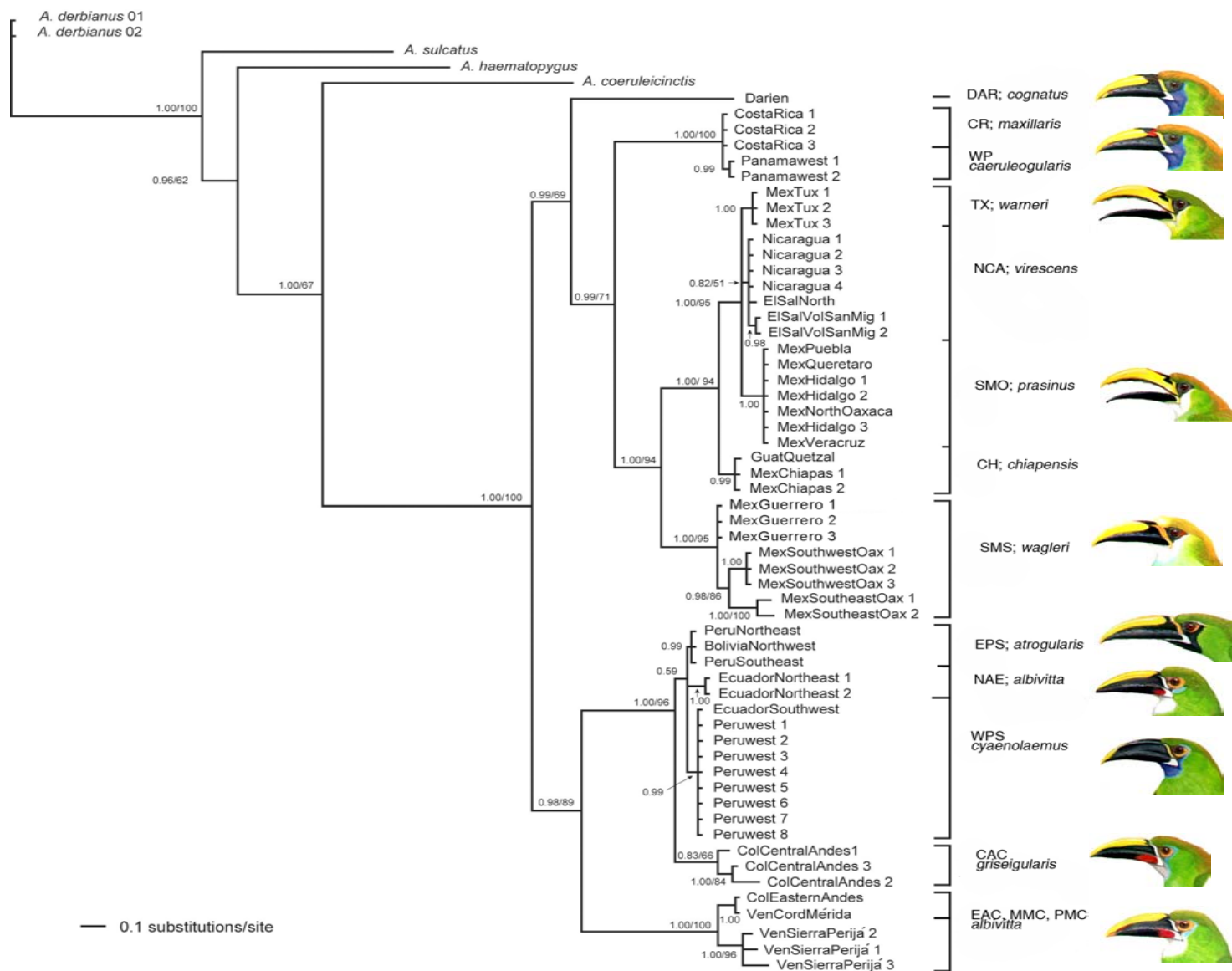


Figura 11. Relaciones filogenéticas con base en caracteres moleculares (ver capítulo 1) y patrones morfológicos de varias formas dentro del complejo *A. prasinus*.

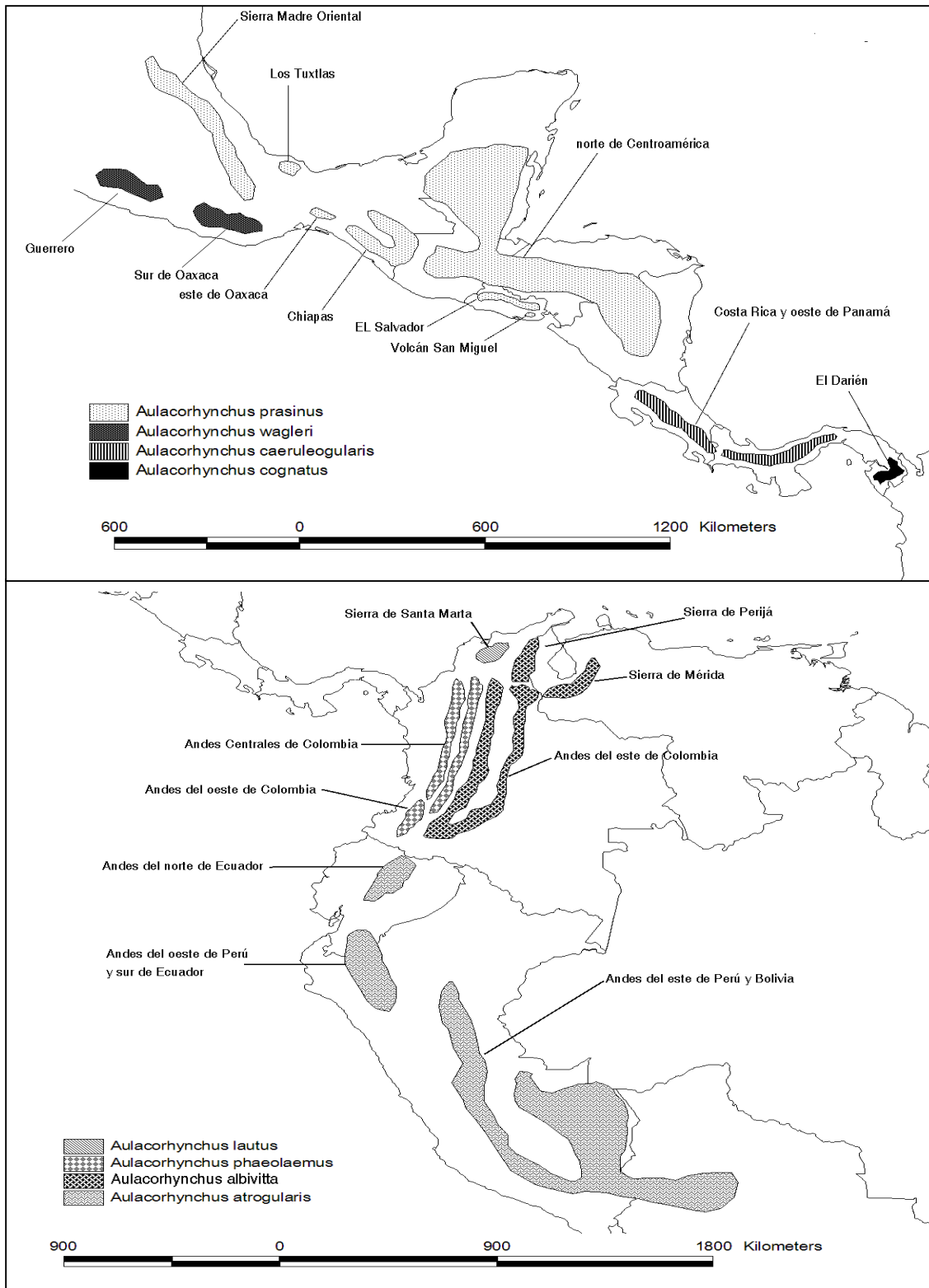


Figura 12. Áreas de distribución de especies dentro del complejo *A. prasinus* que con base en la evidencia genética y morfológica se proponen reconocer en México, Centro y Sudamérica.

Literatura citada

- Bartlett, A. S., and E. S. Barghoorn. 1973. Phytogeographic history of the Isthmus of Panamá during the past 12,000 years (A history of vegetation, climate and sea-level change). Pp. 203-299. In: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America* (A. Graham, Ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- Breedlove, D. E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). Pp. 149-165. In: *Vegetation and vegetational history of Northern Latin America* (A. Graham, Ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- Campbell, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. Pp. 111-210. In: *Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective* (W. E. Duellman, Ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Pp. 159–188. In: *Current Ornithology*. (F. Johnston, Ed.) vol. 1. Plenum Press, New York
- Eberhard, J. R., and E. Bermingham. 2004. Phylogeny and biogeography of the *Amazona ochrocephala* (Aves; Psittacidae) complex. *The Auk* 121(2):318-332.
- Eberhard, J. R., and E. Bermingham. 2005. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36(2):288-304.
- Ferrusquía, V. I. 1998. Geología de México: Una sinopsis. Pp. 3-108: In: *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución* (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Fjeldså, J. and N. Krabbe. 1990. *Birds of the high Andes*. Zool. Mus., Univ. of Copenhagen & Apollo Books, Svendborg.
- Franke, J. I., J. Mattos, L. Salinas, C. Mendoza, y S. Zambrano. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en Perú. Pp. 471-619. In: *BirdLife International and Conservation International. Áreas importantes para la conservación de las aves en Los Andes tropicales: Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. BirdLife International (Serie de Conservación de BirdLife No. 14), Quito, Ecuador.
- García-Moreno, J., and J. Fjeldså. 2000. Chronology and mode of speciation in the Andean avifauna. Pp. 25-46. In: *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics* (G. Rheinwald, Ed.). *Bonner Zoologische Monographien* 46.

- García-Moreno, J., A. G. Navarro-Sigüenza, A. T. Peterson, and L. A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the Common Bush-Tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33(1):186-196.
- García-Moreno, J., N. Cortés, G. M. García-Deras, and B. E. Hernández-Baños. 2006. Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38(2):488-498.
- González-Soriano, E., E. R. Dirzo, y R. C. Vogth. (Eds.). 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México-CONABIO (Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad). México, D. F.
- Graves, G. R. 1982. Speciation in the Carbonated Flower-Piercer (*Diglossa carbonaria*) complex of the Andes. *Condor* 84(1):1-14.
- Haffer, J. 1967. Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. *American Museum Novitates* No. 2294.
- Haffer, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Publication of the Nuttall Ornithological Club* No. 14.
- Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. Pp.87-98. In: *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. (J. J. Morrone y J. B. Llorente, Eds.). Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Hilty, S. L., and W. L. Brown. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton.
- Howell, S. N. G., and S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central American*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Johnson, N. K. 2002. Leapfrogging revisited in Andean birds: geographical variation in the tody-tyrant superspecies *Poecilotriccus ruficeps* and *P. luluae*. *Ibis* 144(1): 69–84. Washington, D. C.
- Kattan, H. G., P. Franco, V. Rojas, and G. Morales. 2004. Biological diversification in a complex region: A spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31(11):1829-1839.

- León-Paniagua, L., A. G. Navarro, B. Hernández and J. C. Morales. 2007. Phylogeny of the Mesoamerican arboreal mice genus *Habromys* (Rodentia: Neotominae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42(3): 653-664.
- Liebherr, J. K. 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of Entomological Society of Washington* 93:390-406.
- Marshall, C. J., and J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27(1):203-216.
- Martin-del Pozzo, A. L. 1997. Geología. Pp. 25–31. In: *Historia Natural de Los Tuxtlas* (E. González-Soriano, R. Dirzo, and R. C. Vogt, Eds.) Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad. México, D.F.
- Mayr, E. 2000. The biological species concept. Pp. 17-29. In: *Species Concepts and Phylogenetic Theory. A debate* (Q. D. Wheeler and R. Meier, Eds). Columbia University Press, New York.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano, and H. Benítez-Díaz. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* Toucanets. *Wilson Bulletin* 113(4):363-372.
- Peters, J. L. 1948. Check-list of Birds of the World. Vol. VI. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Peterson, A. T. 1993. Species status of *Geotrygon carrikeri*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 113: 166–168.
- Peterson, A. T., P. Escalante, and A. G. Navarro. 1992. Genetic variation and differentiation in Mexican populations of Common Bush-Tanagers and Chestnut-capped Brush-Finches. *Condor* 94(1): 244-253.
- Porter, D. M. 1973. The vegetation of Panamá: A review. Pp. 167-201. In: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America* (A. Graham, Ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- Remsen, J. V. Jr. 1984. High incidence of “leapfrog” pattern of geographic variation in Andean birds: Implications for the speciation process. *Science* 224:171-173.

- Robbins, M. B., T. A. Parker III, and S. E. Allen. 1985. The avifauna of Cerro Pirre, Darién, eastern Panamá. Pp. 198-232. In: Neotropical Ornithology (P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, and F. G. Buckley, Eds.). Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas.
- Schaldach, J. W. Jr. y B. P. Escalante-Pliego. 1997. Lista de aves. Pp. 571-588. In: Historia Natural de Los Tuxtlas (E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt, Eds.), Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, México, D. F.
- Skutch, A. 1967. Life histories of Central American highland birds. Publications of the Nuttall Ornithological Club 7:1-213.
- Solórzano, S., A. J. Baker, and K. Oyama. 2004. Conservation priorities for Resplendent Quetzals based on analysis of mitochondrial DNA control-region sequences. Condor 106(3):449-456.
- Sullivan, J., E. Arellano, and D. S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: Concerted versus independent response to past climatic fluctuations. American Naturalist 155(6):755-768.
- Sullivan, J., J. A. Markert, and C. W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. Systematic Biology 46(3):426-440.
- Valencia, Á. S. 1999. El problema del concepto de especie. Pp. 189-202. In: La Evolución biológica. (J. Nuñez-Farfán y L. E. Eguiarte, Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. Wiley Interscience, New York.
- Winker, K. 1997. Introducción a las aves de Los Tuxtlas. Pp. 535-543. In: Historia Natural de Los Tuxtlas (E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt, Eds.), Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, México, D. F.
- Winker, K. 2000. A new subspecies of toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) from Veracruz, Mexico. Ornitología Neotropical 11(3):253-257.

