



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA DE LOS CARPINTEROS DEL  
COMPLEJO *Melanerpes carolinus* (AVES: PICIDAE)

## TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ERICK ALEJANDRO GARCÍA TREJO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

DR. JESÚS ALEJANDRO ESPINOSA DE LOS MONTEROS SOLÍS

MÉXICO, D.F.

MARZO 2010



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE MÉXICO

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

OFICIO FCIE/DEP/083/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

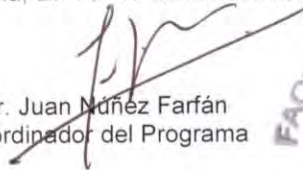
Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **26 de octubre de 2009**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **GARCIA TREJO ERICK ALEJANDRO** con número de cuenta **94381382** con la tesis titulada: "**Sistemática de los carpinteros del complejo *Melanerpes carolinus* (Aves: Picidae).**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA:**

Presidente:	DRA. ELLA GLORIA VAZQUEZ DOMINGUEZ
Vocal:	DR. JESUS ALEJANDRO ESPINOSA DE LOS MONTEROS SOLIS
Vocal:	DRA. KATHERINE RENTON
Vocal:	DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Secretario:	DRA. MA. DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

De acuerdo con lo anterior, el(a) alumno(a) se acogió a la nueva normatividad, con base en el artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (9 octubre de 2006).

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

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 15 de febrero de 2010.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa



JNF/DCRV/ASR/mnm

## AGRADECIMIENTOS

Al programa del Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por permitirme realizar mis estudios de Doctorado. Asimismo, la realización de este trabajo no habría sido posible sin el apoyo de una beca de excelencia otorgada por **CONACyT (172241)** y el apoyo de una beca complementaria otorgado por **DGEP-UNAM**.

Adicionalmente agradezco el apoyo otorgado durante diferentes etapas de este trabajo, (especialmente para la realización de una estancia en la Universidad de Kansas en Lawrence) a los proyectos **PAPIIT IN 216408, IN 208906**, así como al fondo sectorial **SEMARNAT-CONACyT COI 0265**. Al proyecto **CONABIO V-009** por el apoyo otorgado para revisar y medir los ejemplares alojados en la colección de aves del National Museum of Natural History Tring, Hertz (Reino Unido).

Agradezco también al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (**PAEP**) por los apoyos otorgados para la asistencia al AOU meeting 2005 en Santa Barbara, CA, así como para la realización de estancias para la revisión y medición de ejemplares en las siguientes instituciones: Field Museum of Natural History, Chicago; American Museum of Natural History (AMNH), NY; Delaware Museum of Natural History (DMNH), DE y U.S. National Museum of Natural History-Smithsonian Institution (USNMNH), Washington D.C. También agradezco el apoyo del **AMNH** al otorgarme un *collections study grant* para la revisión de los ejemplares alojados en su colección. De igual forma agradezco al **CONACyT** por otorgarme un apoyo extraordinario del Fondo de Formación de Doctores (**53149**), para concluir con el trabajo de secuenciación de ADN.

A mi tutor, Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza por su apoyo durante todo este proyecto, pero muy en especial por su comprensión y ayuda larguen todo momento, gracias por todos los comentarios, sugerencias y sobretodo por ayudarme a ser un investigador independiente.

A los miembros del comité tutorial Dr. Alejandro Espinosa de los Monteros y Dra. María del Coro Arizmendi por haber aceptado formar parte del mismo y por toda la ayuda que me brindaron durante todas las etapas de este trabajo. A los miembros del jurado Dra. Katherine Renton, Dra. Ella Vázquez Domínguez y Dr. Atilano Contreras porque sus comentarios y sugerencias enriquecieron este trabajo.

Finalmente, pero no al último a los jurados del examen de candidatura quienes con su evaluación, comentarios y críticas constructivas contribuyeron a mi mejoramiento académico: Dra. María del Coro Arizmendi, Dr. Oscar A. Flores Villela, Dra. Virginia León Regagnon, Dra. Ella Vázquez Domínguez y Dra. Roxana Torres Avilés.

***A todos, mil gracias!***

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al iniciar mis estudios de doctorado, sabía que el éxito de esta empresa no sería únicamente debido a mi esfuerzo y trabajo personal, sino también al generoso apoyo de otras personas que contribuirían de alguna u otra forma a que este proyecto se llevara a cabo. Sin embargo, al volver hoy la vista atrás me doy cuenta que estaba lejos de imaginar la cantidad de personas que me brindarían su ayuda y amistad, incondicional y desinteresada, a lo largo de todo este proyecto. Debo decir sin temor a equivocarme que, gracias a esa ayuda, pude concluir con esta etapa de mi vida académica, pero sobretodo a la amistad que me brindaron, pues quien encuentra un amigo encuentra un tesoro. Por lo anterior trataré de agradecer a todas esas personas en este pequeño espacio y en verdad espero no olvidar u omitir a nadie, si eso llegase a pasar, de antemano me disculpo.

Así para comenzar quisiera agradecer a mi familia, en especial a mis padres María Elena y Víctor Manuel por todo su apoyo incondicional y por brindarme tanto amor y cariño siempre hasta en los momentos más difíciles, esto fue el motor que me motivo a continuar con mis sueños. A mis hermanos María de la Luz y Víctor Manuel quienes han sido para mi un ejemplo de valor y coraje, así como por tantos años de alegría juntos que hicieron mi vida tan feliz, sin ustedes no habría sido lo mismo.

Al Dr. Adolfo Navarro, quien ha sido mi tutor durante toda mi vida académica, gracias por permitirme ingresar a tu grupo de trabajo, pero sobretodo gracias por ser mi amigo y haberme ayudado siempre que lo necesite, por las sesiones de diván, los regaños y los momentos de alegría, gracias por brindarme tu apoyo siempre.

Tres personas me han brindado su ayuda en todo momento y sin lugar a dudas desde el momento en que las conocí, gracias a ellas es que pude concluir esta tesis, quisiera expresar mi más grande agradecimiento por todo su apoyo económico, moral y espiritual, pero sobretodo por su amistad y cariño en todo momento a Sonia Juárez, Alma Orozco y Blanca Pérez. Sin ustedes no se que habría pasado conmigo y con este trabajo, nunca podré resarcirles todo lo que me han brindado pero intentaré siempre, a partir de este momento, llenar la bolsa de canicas ;-). A Sonia, gracias por todo tu amor y cariño y por soportarme durante el desarrollo de este trabajo, espero que sepas lo mucho que ha significado para mi: *Elen sila lummen omentielvo*.

Un especial agradecimiento a la Dra. Blanca Hernández y al grupo de las “moleculitas” Magali, Gabriela y Nandadevi, por toda su ayuda en el trabajo laboratorio, por la paciencia y confianza que me tuvieron y por enseñarme a usar las herramientas de software que utilice para realizar los análisis filogenéticos, así como a todas las personas

que me ayudaron a coleccionar tejidos para llevar a cabo los análisis filogenéticos, entre ellos Samuel, Hernán, Chente, Héctor, Gaby Deras, Luis Antonio, Aldegundo Garza, Dr. Martín García y Dr. Adolfo Navarro.

A Octavio Rojas Soto y toda su familia, en especial a Elvira y Margarita Soto, Lorrain Giddings B. y a John y Lorrain Giddings Soto, por toda su ayuda durante mis estancias en Jalapa y por brindarme amablemente sus hogares y amistad. También al Dr. Fernando Puebla por su ayuda en los viajes conjuntos al INECOL.

Una parte muy importante de este trabajo se desarrolló en la Universidad de Kansas en Lawrence, esta estancia fue posible gracias a la valiosa ayuda de Yoshinori Nakazawa, Elisa Bonaccorso, A. Townsend Peterson y toda su familia Rosy, Milly y Dani. Gracias a todos ustedes por haberme recibido en sus casas pero sobre todo por su amistad.

Agradezco infinitamente a Esther Quintero, Hugo Escobar, Paul Sweet, Alejandro Ocegüera y Peg Hart por toda la ayuda que me brindaron durante mi estancia en el AMNH, pero muy en especial por su amistad a través de los años. También agradezco a James P. Dean por toda su ayuda y apoyo para revisar la colección del USNMNH en DC.

Asimismo durante mi estancia en el Museo Field recibí la valiosa ayuda de José (Pepe) Tello, Paul Velazco, David Willard, John Bates y Shannon Hackett. De igual forma quisiera dar un agradecimiento muy especial a Gene Hess y a su esposa Sally Shelton por haberme recibido en su hogar durante mi estancia en Delaware, nunca olvidaré esa primera cena de Thanksgiving, ni la estancia en Newark, DE. :D.

Un agradecimiento muy especial a mis grandes amigos Luis Antonio Sánchez, Octavio Rojas Soto y Fernando Puebla quienes fueron mis mentores en la ornitología y por todos los valiosos comentarios que aportaron a este trabajo, por todas las aventuras en el campo y las tardes de discusión de temas muy serios como sistemática y biogeografía, o no tan serios como la película del momento. Pero sobretodo por seguir siendo mis grandes amigos a pesar de la distancia.

Doy también las gracias a todos mis amigos del museo que siempre me han ayudado de una u otra forma y que siempre han estado allí para mí (aunque ya no estén en el MZFC) en las buenas y en las malas así que a: Luis Antonio, Anahí (Anchí), César (Sasquatch), Susette (Sus), Roxana (vecina), Samuel, Gaby Deras (Sis), Héctor, Nanda, Magui, Vicente (Chente), Roberto (Mampo), Enrique, Blanca, Alejandro (Gordillo), Livia y más recientemente Gala, Marco, Dani Tovilla (te extrañamos), Tania Kobel y Daniela y Claudia Gutiérrez, mil gracias!

A mi gran amiga, Magali, por toda tu ayuda en el laboratorio y en el museo, también por iniciar juntos la aventura de entrar al posgrado y, junto con Emmanuel, la aventura de la vida independiente, espero sigamos siendo amigos toda la vida como desde aquel primer día de clases en la facultad.

A Enrique Arbeláez Cortés por los buenos ratos de alegría, las tardes de discusión sobre ciencia, filosofía, cultura, cine y el correcto uso del idioma Español :D pero sobretodo por tu amistad a lo largo del tiempo que has estado en México. A mi gran amigo y vecino de escritorio, César Antonio Ríos ☺ por toda tu amistad incondicional a lo largo de tanto tiempo (desde el primer semestre de la carrera), por ayudarme con tus conocimientos de SIG y por animarme cuando no aceptaron el artículo. A Nandadevi, por tu amistad a través de los años y porque, aunque estés lejos, se que siempre mantendremos esa amistad.

A Gala Cortés por la amistad y confianza que me has brindado, por los ratos agradables y divertidos que hemos pasado juntos, así como por las discusiones y comentarios sobre ciencia y otros diversos temas, también por permitirme aprender de tu visión del mundo.

A todos los que me ayudaron con diversos análisis o revisiones del manuscrito en diferentes etapas del proyecto, Anahi, Gordillo, Gaby Deras, Elisa Bonaccorso, Luis Antonio Sánchez, Lynna Kiere, A. Townsend Peterson, Fred Sheldon, Michael Patten y Phillip Unitt.

A todos ustedes, GRACIAS!!

A mis padres Víctor Manuel y María Elena  
A mis hermanos María de la Luz y Víctor Manuel  
A mi abuela María de la Luz

A mis abuelos Sara<sup>†</sup> y Filemón<sup>†</sup> y a mi bisabuela Concepción<sup>†</sup>, a  
quienes espero volver a ver algún día, más allá de las Estancias de  
Mandos, en costas de arenas blancas y aguas cristalinas.



**"Shine on you crazy diamond"**

Remember when you were young, you shone like the sun.

Shine on, you crazy diamond.

Now there's a look in your eyes, like black holes in the sky.

Shine on, you crazy diamond.

You were caught on the crossfire of childhood and stardom,

blown on the steel breeze.

Come on you target for faraway laughter,

come on you stranger, you legend, you martyr, and shine!

You reached for the secret too soon, you cried for the moon.

Shine on, you crazy diamond.

Threatened by shadows at night, and exposed in the light.

Shine on, you crazy diamond.

Well you wore out your welcome with random precision,

rode on the steel breeze.

Come on you raver, you seer of visions,

come on you painter, you piper, you prisoner, and shine!

Nobody knows where you are, how near or how far.

Shine on, you crazy diamond.

Pile on many more layers and I'll be joining you there.

Shine on, you crazy diamond.

And we'll bask in the shadow of yesterday's triumph,

sail on the steel breeze.

Come on you boy child, you winner and loser,

come on you miner for truth and delusion, and shine

<b>INDICE</b>	
<b>RESUMEN</b>	<b>IV</b>
<b>ABSTRACT.</b>	<b>V</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>1</b>
<b>CAPÍTULO I</b>	
<b>MOLECULAR SYSTEMATICS OF THE RED-BELLIED AND GOLDEN-FRONTED WOODPECKERS. CONDOR 111(3):442–452, 2009</b>	<b>8</b>
<b>CAPÍTULO II</b>	
<b>VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN LA MORFOLOGÍA DE LAS POBLACIONES DEL COMPLEJO <i>CAROLINUS- AURIFRONS- SANTACRUZI</i> (AVES: PICIDAE: <i>MELANERPES</i>).</b>	<b>20</b>
<b>DISCUSIÓN GENERAL</b>	<b>57</b>
<b>CONCLUSIONES GENERALES</b>	<b>65</b>
<b>LITERATURA CITADA.</b>	<b>67</b>

## RESUMEN

Se examinó la sistemática del grupo *Melanerpes [carolinus]* con sus parientes cercanos, usando secuencias de DNA mitocondrial a partir de seis fragmentos de genes. Así mismo, se utilizaron caracteres morfológicos y de coloración para llevar a cabo un análisis de la variación morfológica del grupo. Para los análisis filogenéticos se amplificaron 872 pares de bases que incluyen fragmentos de los genes ND2, ND3, COIII, y tRNAm<sup>et</sup>. Los árboles fueron construidos a partir del combinado de secuencias usando los métodos de máxima parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia Bayesiana. En el análisis filogenético, la superespecie reconocida por Short (1982) como *M. [carolinus]*, no es un grupo monofilético e incluye a más especies de las que originalmente se creía. *M. aurifrons* es parafilético y se separa en dos diferentes clados: uno que incluye a las poblaciones tropicales (*M. santacruzi*) y uno formado por las poblaciones norteadas (*M. aurifrons*), el cual es el grupo hermano de *M. carolinus*. Los resultados muestran también que el género *Melanerpes* es monofilético y se valida la inclusión de diversos géneros reconocidos en el pasado

Los análisis de la variación geográfica revelaron la existencia de al menos cinco grupos dentro del complejo *M. carolinus* – *M. aurifrons* – *M. santacruzi*. Un primer grupo que se separa y es específicamente distinto del resto y que está formado por las poblaciones de *M. carolinus*. Un segundo grupo está formado por *M. aurifrons* y tres grupos que corresponden a las poblaciones de *M. santacruzi*, pero que no son recuperados en el análisis de DNA mitocondrial. Los resultados sugieren la formación de cinco grupos morfométricos diagnosticables por una combinación única de varios caracteres, por lo que son susceptibles de ser reconocidos como especies filogenéticas diferentes. De acuerdo con estos resultados, es altamente probable que los patrones biogeográficos y de especiación del grupo *M. carolinus* sean el resultado de la dinámica de los ciclos glaciares-interglaciares previos y durante el Pleistoceno, a través de varios eventos vicariantes debido a la fragmentación de las zonas áridas y húmedas en Mesoamérica. Los resultados sugieren que es necesaria una actualización taxonómica en el complejo por lo que se recomienda la clasificación del grupo con base en estos resultados. Se sugiere además realizar análisis más finos con marcadores nucleares y mitocondriales, así como análisis de genética de poblaciones en especial para las zonas de transición en el norte de Veracruz y en el Istmo de Tehuantepec, con el fin de clarificar y obtener mayor evidencia de la diversificación y la historia biogeográfica del grupo.

## ABSTRACT.

We examined the systematics of the Red-bellied Woodpecker (*Melanerpes [carolinus]*) species group with its close relatives, using DNA sequences from six mitochondrial gene fragments. Likewise, morphological and coloration traits were used to perform an analysis of morphological and geographical variation of the group. For the phylogenetic analyses, 872 base pairs were amplified including fragments of genes ND2, ND3, COIII, and tRNAm<sup>et</sup>. The trees were constructed from the combined sequences using maximum parsimony, maximum likelihood and Bayesian inference methods. In the phylogenetic analyses, the superspecies recognized as *M. [carolinus]* by Short (1982) is a non-monophyletic group and includes more species than originally thought. *M. aurifrons* is paraphyletic and separated into two distinct clades: one including tropical populations (*M. santacruzi*) and one consisting of the northern populations (*M. aurifrons*), which is the sister group of *M. carolinus*. The results also show that the genus *Melanerpes* is monophyletic and validates the inclusion of several genus recognized in the past

The analyses of geographic variation of morphology revealed the existence of at least five groups within the complex *M. carolinus* - *M. aurifrons* - *M. santacruzi*. The first group is separated and specifically distinct from the other two taxa and it's formed by the populations of *M. carolinus*. A second group is composed of the populations of *M. aurifrons* and the three remaining groups corresponds to the populations of *M. santacruzi*, but the last three are not recovered in the mtDNA analysis. The results suggest the formation of five morphometric groups diagnosable by the unique combination of several characters, so they are likely to be recognized as different phylogenetic species. According to these results, it is highly probable that the speciation and biogeographic patterns of the group *M carolinus* are the result of the dynamics of glacial-interglacial cycles, before and during the Pleistocene, through several vicariance events, due to the fragmentation of dry and moist areas in Mesoamerica. The results suggest that a taxonomic update is needed for the complex, for this reason it is highly recommended that the new classification of the group will be based on these results. We also suggest a thorough analysis using nuclear and other mitochondrial markers and population genetics analyses with special emphasis in the transitional areas of northern Veracruz and the Isthmus of Tehuantepec, in order to clarify and gather further evidence of the diversification and biogeographic history of the group.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

El Neotrópico es la región biogeográfica con la mayor riqueza y endemismo de aves del mundo, baste mencionar que de las aproximadamente 150 familias de aves que existen, 90 se encuentran en la región y, de éstas, 28 son endémicas. Asimismo, las aves se encuentran entre los grupos de vertebrados neotropicales más estudiados (Stotz *et al.* 1996). A pesar de esto, el estudio y entendimiento de los patrones de distribución, la taxonomía y las relaciones filogenéticas de las aves del Neotrópico aún dista mucho de estar completo (Ribas *et al.* 2009). En este sentido, estudios recientes a menudo han cuestionado los esquemas tradicionales de clasificación de diferentes grupos de aves, mostrando que los arreglos y esquemas clasificatorios actuales no son del todo adecuados, por lo que hay mucho trabajo por hacer para poder clarificar y entender las relaciones filogenéticas, los límites de especies y lo que debe considerarse una unidad evolutiva (i.e. especie) dentro de diferentes grupos de aves neotropicales (García-Moreno *et al.* 2004, 2006, Cortés-Rodríguez *et al.* 2008a, 2008b, Maurício *et al.* 2008, Navarro-Sigüenza *et al.* 2008, Puebla-Olivares *et al.* 2008, Arbeláez-Cortés 2009, García-Trejo *et al.* 2009, Mata *et al.* 2009, Ribas *et al.* 2009, Winker *et al.* 2009). Consecuentemente, los cambios en la clasificación y el entendimiento de los patrones de las relaciones filogenéticas de diversos grupos y especies de aves, tienen repercusiones en la aplicación directa de acciones para la conservación y en nuestro conocimiento de la historia evolutiva de la avifauna (Bates y Demos 2001).

No obstante, estudios recientes de variación geográfica, variación genética y/o filogeografía han demostrado que incluso en una región bien conocida como lo es Norteamérica, aún faltan estudios en este campo, ya que diferentes trabajos han mostrado que tanto la taxonomía como las relaciones evolutivas de diferentes especies norteamericanas han sido cuestionadas y redefinidas (Zink *et al.* 1997, 2000b, 2002, Milá *et al.* 2000, Baker *et al.* 2003, Rojas-Soto 2003, Klicka *et al.* 2005, Milá *et al.* 2007a, 2007b, Milá *et al.* Rojas-Soto *et al.* 2007, García-Deras *et al.* 2008, Benkman *et al.* 2009, Rising *et al.* 2009, Sturge *et al.* 2009).

En México se encuentra la transición de las dos regiones biogeográficas mayores de América; el Neártico y el Neotrópico. Como consecuencia de esta transición, así como de su compleja historia geológica y su intrincada orografía, es una de las regiones con mayor riqueza y diversidad de aves del Neotrópico, lo que lo coloca entre los doce países

megadiversos en avifauna (Mittermeier y Goettsch 1992, Navarro-Sigüenza y Sánchez-González 2003). Aunado a lo anterior, México ha sido centro de diversificación y evolución de aves, lo cual se refleja en el alto porcentaje de especies endémicas del país (Navarro-Sigüenza y Sánchez-González 2003). A pesar de lo anterior, y al igual que el resto del Neotrópico, la avifauna de México no ha sido estudiada exhaustivamente, por lo que aún existen huecos en el conocimiento no sólo de los patrones de diversificación y distribución de muchas especies de aves, sino también de su historia natural, ecología y relaciones filogenéticas. Recientemente se han multiplicado los esfuerzos por entender los patrones de diversificación de la avifauna mexicana al implementar nuevas técnicas de análisis y/o considerar un mayor número de caracteres, lo que ha permitido tener una visión más integral de la historia evolutiva de varios grupos de aves. Al igual que en el resto del Neotrópico y en Norteamérica, los resultados de estos trabajos a menudo han mostrado que es necesaria una modificación en la taxonomía y la clasificación actuales (i.e. AOU 1998) de las aves de México (Navarro-S. *et al.* 2001, Rojas-Soto *et al.* 2007, Bonaccorso *et al.* 2008, García-Deras *et al.* 2008, McCormack *et al.* 2008, Puebla-Olivares *et al.* 2008).

Un ejemplo claro de un grupo de aves mexicanas que necesita una revisión sistemática profunda es el de los pájaros carpinteros del género *Melanerpes* (Piciformes: Picidae), particularmente del complejo de especies del grupo *M. [carolinus]* (sensu Short 1982). Este género es uno de los más diversos del grupo de los carpinteros, pues se cuenta con 22 especies. También es considerado uno de los más plesiomórficos dentro de la subfamilia Picinae y se distribuye únicamente en el Nuevo Mundo, desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina, incluyendo algunas islas del Caribe. Aunque seis de las 22 especies se distribuyen en Norteamérica, el género es más diverso en el Neotrópico, en especial en México donde se congregan ocho de las diez especies que se encuentran en Mesoamérica (Short 1982, AOU 1998, Winkler y Christie 2002).

Originalmente, este género se encontraba separado en dos diferentes grupos: el género *Centurus*, caracterizado por la presencia de barras blancas y negras, alternadas en la espalda de las especies de este grupo, y el género *Melanerpes* en donde se presentaba un patrón liso de color negro, uniforme en la espalda; aunque entre estos dos extremos existe una gama de patrones intermedios en diferentes especies (Winkler y Christie 2002). Como resultado, durante mucho tiempo este género de carpinteros estuvo fragmentado en diversos grupos genéricos como *Trypsurus*, *Balanosphyra*, *Leuconerpes*,

*Chryserpes*, y *Asyndesmus* en adición a los previamente mencionados *Centurus* y *Melanerpes*. Pero, con base en dichos patrones intermedios y otros caracteres del plumaje, como el patrón de plumaje de los juveniles, así como en la idea de una variación clinal entre especies y/o grupos de especies, Peters (1948) y Short (1982) fusionan todos estos géneros en el *Melanerpes* actual (e.g. Short considera que “*Tripsurus*” [= *M. pucherani*] es el grupo que liga a las especies sociales del género *Melanerpes* (*sensu stricto*) [= *M. formicivorus*], con los no-sociales del género “*Centurus*”). Por lo anterior, la monofilia de este género ha sido cuestionada, aunque recientemente en algunos estudios y con base en un muestreo poco extensivo, se ha sugerido que el género *Melanerpes* es un grupo natural (Webb y Moore 2005, Benz *et al.* 2006, Overton y Rhoads 2006).

A pesar de lo anterior, la taxonomía, las relaciones filogenéticas y la clasificación de este grupo de carpinteros aún siguen siendo ambiguas y poco claras, razón por la cual los esquemas actuales de clasificación (Sibley y Monroe 1990, Winkler *et al.* 1995, AOU 1998, Winkler y Christie 2002) siguen la propuesta de Short (1982) como la clasificación válida, a falta de una revisión más profunda del grupo. Sin embargo, resulta necesario realizar más estudios del grupo para tener una visión más clara de las relaciones al interior del género y de éste con el resto de los carpinteros de la subfamilia Picinae (AOU 1998, Webb y Moore 2005, Benz *et al.* 2006). Dentro de este complejo género de pájaros carpinteros, y de manera particular, un análisis detallado de las relaciones filogenéticas dentro del grupo de especies del Carpintero vientre-rojo, *Melanerpes* [*carolinus*], que agrupa una importante cantidad de especies que se distribuyen principalmente en México, es necesario para, en un futuro próximo, entender los patrones de diversificación de este género, el cual representa un grupo de carpinteros ampliamente distribuidos con complejos patrones de distribución y variación morfológica, y así la de otros grupos de aves en México y el Neotrópico.

El grupo de especies de *Melanerpes* [*carolinus*] (Short 1982) incluye seis especies de carpinteros (*M. carolinus*, *M. “aurifrons”*, *M. uropygialis*, *M. superciliaris* y *M. hoffmannii* Fig. 1) muy similares morfológicamente entre sí, pues todos presentan espaldas barradas en blanco y negro, coloración general del cuerpo grisácea-café, nuca, penachos nasales y vientres de color amarillo o rojo, coronas rojas presentes en los machos. Debido a dicha similitud, ha sido muy problemático establecer las relaciones entre las especies que componen este grupo, así como los límites de especies dentro del complejo (Selander y Giller 1963, Short 1982, AOU 1998).

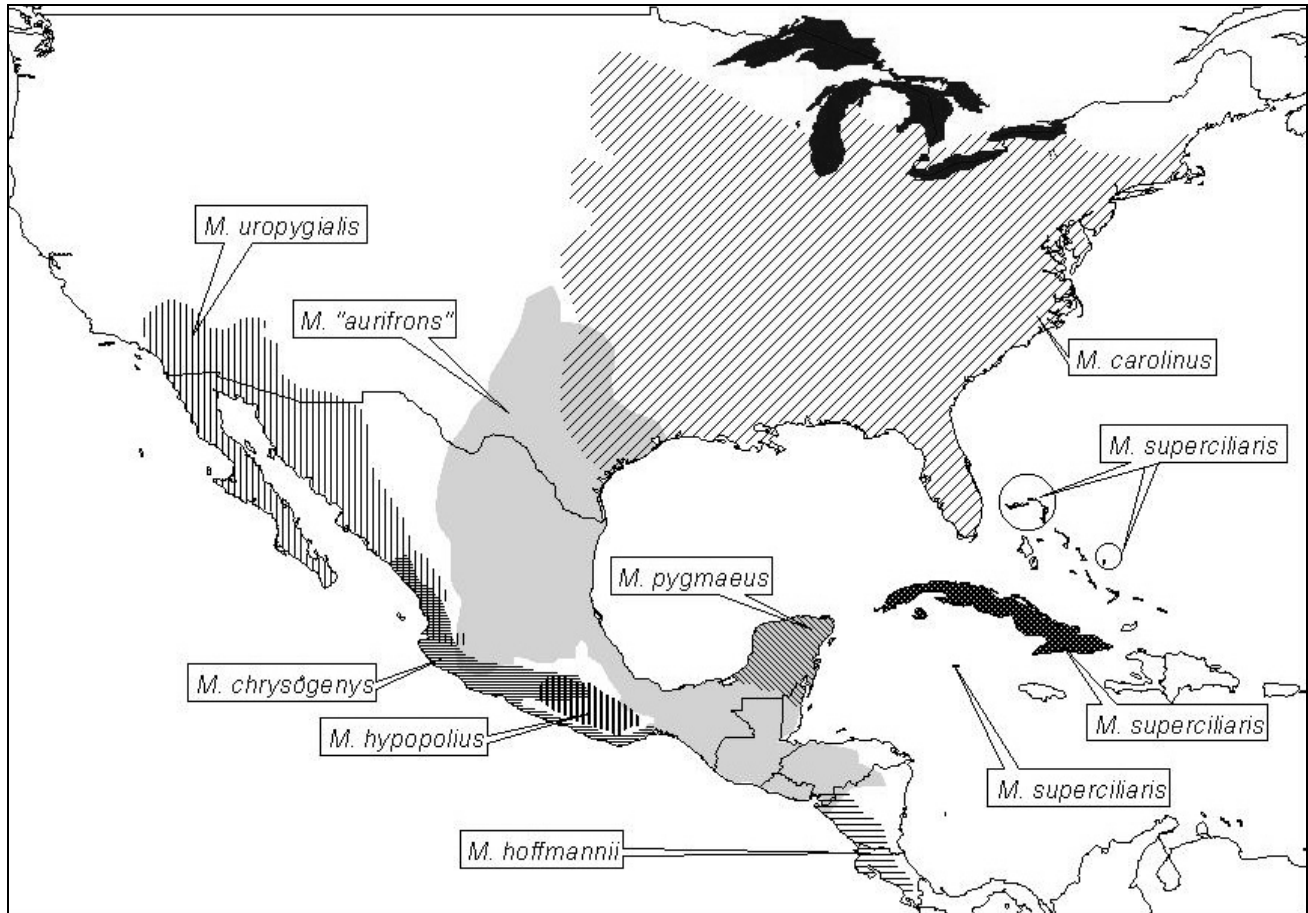


Figura 1. Distribución geográfica de las especies del grupo *Melanerpes [carolinus]* y taxones relacionados sensu Short 1982, AOU 1998.

Sin duda, Selander y Giller (1963) realizaron el trabajo más completo para este grupo, originalmente ubicado en el género *Centurus*, del que hacen una revisión extensiva, con especial atención a la variación exhibida por el carpintero frente dorada (*M. "aurifrons" sensu AOU 1998*) y su relación con el resto de las especies de *Centurus* (i.e. especies del grupo *M. [carolinus]*). Esta especie es altamente politépica y ha sufrido pasado por diversos de cambios taxonómicos en los últimos 100 años (Ridgway 1881, 1914, Winkler y Christie 2002). Los autores señalan la existencia de cinco "subespecies" dentro de *M. "aurifrons"*, con reservas al análisis de las poblaciones insulares de este complejo de especies. Por otra parte, también reconocen una estrecha relación entre *M. "aurifrons"* y *M. carolinus* de Norteamérica con base en la zona de simpatria que presentan en el centro de Texas. Asimismo, sugieren la posibilidad de que estas dos especies y el



carpintero de Gila (*M. uropygialis*) conformen una “superespecie” y reconocen la relación estrecha de estos taxones con el resto de las especies de *Centurus* (= *M. chrysogenys*, *hypopolius*, *rubricapillus* y *pygmaeus*).

Este arreglo taxonómico es revisado nuevamente por Short (1982) y aceptado con ligeras modificaciones al reconocer a las poblaciones insulares de Cozumel, Turneffe, Utila y Roatán-Barbareta-Helenè como subespecies válidas, con base en las diferencias de plumaje y la propuesta de Monroe (1968). De igual forma, Short incluye a todas las especies de *Centurus* en el género *Melanerpes*, basado en los análisis de Selander y Giller (1963) y las aportaciones de Peters (1948). La principal aportación de Short (1982) al conocimiento del grupo [*carolinus*] es la propuesta de que las cinco especies más similares del grupo *M. carolinus*, *M. “aurifrons”*, *M. uropygialis*, *M. superciliaris* y *M. hoffmannii* forman una “superespecie” a la cual denomina *M. [carolinus]*. La idea de grupos superespecíficos dentro del género *Melanerpes* ha perdurado en las clasificaciones más actuales (AOU 1998, Winkler y Christie 2002), aunque difieren las especies involucradas, por ejemplo para Sibley y Monroe (1990) y Winkler et al. (1995) *M. carolinus* y *M. superciliaris* forman una superespecie, mientras que *M. aurifrons* y *M. hoffmannii* forman otra.

Esta última especie también ha pasado por diferentes cambios nomenclaturales, y debido a su gran parecido con *M. aurifrons*, en particular por su alta similitud con las formas *aurifrons* (del norte de México y suroeste de EUA) y *polygrammus* (Istmo de Tehuantepec), fue considerada durante mucho tiempo una subespecie de *M. aurifrons* (Peters 1948). Sin embargo, también ha sido considerada una especie separada en tratamientos previos y recientes (Ridgway 1914, AOU 1998). Tal es la similitud entre *M. a. aurifrons*, *M. a. polygrammus* y *M. hoffmannii* que Selander y Giller (1963) consideran que estos taxones son conespecíficos y en algún momento formaron una población continua, fragmentada por invasiones de las poblaciones de *M. a. santacruzi* y *M. a. dubius*. Sin embargo no mencionan de donde provinieron dichas invasiones o en qué momento ocurrieron.

Por lo anterior, el carpintero frente-dorada despierta mucho interés pues exhibe una enorme variación geográfica y presenta complejos patrones de distribución que incluyen poblaciones alopátricas y simpátricas. Al menos 15 subespecies han sido descritas para este taxón, aunque actualmente se reconocen sólo 12 (Winkler y Christie 2002). Asimismo, ciertas formas o “subespecies” de este taxón son mucho más similares

a otras especies del grupo [*carolinus*] que al resto de las poblaciones del mismo *M. "aurifrons"*, como es el caso ya mencionado de *M. a. aurifrons* y *M. a. polygrammus* con *M. hoffmannii* (Selander y Giller 1963), o de *M. a. dubius* del Golfo de México y la península de Yucatán y *M. a. leei* de Isla Cozumel, con *M. carolinus perplexus* de la península de Florida (M. Patten com. pers.). En tratamientos previos como el de Ridgway (1914) dicho taxón fue clasificado como cuatro diferentes especies; mientras que en los tratamientos más actuales, bajo un concepto biológico de especie, es considerado como una sola especie politípica (AOU 1998, Winkler y Christie 2002) con base en la evidencia de intergradación y a las zonas de contacto entre las diferentes formas. No obstante, recientemente Navarro-Sigüenza y Peterson (2004) proponen una clasificación alternativa, con base en un concepto filogenético/evolutivo de especie, para las aves de México. En este nuevo esquema de clasificación, el carpintero frente dorada en realidad está formado por cuatro diferentes especies *M. aurifrons (sensu stricto)*, *M. grateloupensis*, *M. santacruzii* y *M. polygrammus*.

Como puede apreciarse después de esta breve reseña, el grupo de carpinteros de *Melanerpes [carolinus]* resulta un modelo idóneo para un estudio profundo de sus relaciones filogenéticas para de esta forma entender sus patrones de diversificación, límites de especies e historia evolutiva. Por lo anterior, el presente trabajo tiene como objetivo principal analizar las relaciones filogenéticas entre las especies del complejo [*carolinus*] y taxones relacionados, mediante el uso de caracteres moleculares (i.e. secuencias de DNA mitocondrial), así como el análisis de los patrones de variación morfológica de *M. "aurifrons"* y sus parientes cercanos, para tener una visión integral y entender la compleja historia filogenética y la dinámica diversificación de este grupo de carpinteros. De esta manera, se intenta aportar información al conocimiento de la evolución y diversificación de la avifauna mexicana y del Neotrópico.

La presente tesis doctoral consta de dos capítulos, cada uno de ellos en formato de artículo científico y una sección de discusión general-conclusiones. El primer capítulo concierne a las relaciones filogenéticas y la diversificación del grupo de especies o "superespecie" (*sensu* Short 1982) *Melanerpes [carolinus]* utilizando secuencias de DNA mitocondrial para seis fragmentos de genes, puesto que a la fecha no se ha realizado ningún análisis filogenético para el grupo, ya sea con caracteres moleculares o morfológicos, en parte por la gran cantidad de convergencias en el plumaje que ocurren en los pájaros carpinteros y en parte por lo incompleto del muestreo taxonómico del grupo

en cuestión en análisis previos (e.g. Webb y Moore 2005, Benz *et al.* 2006, Overton y Rhoads 2006).

El segundo capítulo corresponde al análisis de la variación geográfica en morfología de las poblaciones del complejo que incluye al carpintero frente dorada *M. aurifrons*, a *M. carolinus* su especie hermana y al nuevo taxón propuesto en el capítulo I de este trabajo, *M. santacruzii*, grupo hermano de las otras dos especies. Finalmente, se propone un nuevo tratamiento taxonómico a nivel de especie para el grupo, se discute un poco acerca de su historia biogeográfica y sus posibles patrones de diversificación. Se recomienda continuar con estudios más particulares como análisis de genética de poblaciones, variación en cantos y comportamiento, así como el uso de modelos predictivos al pasado para corroborar las hipótesis de diversificación.

# CAPÍTULO I

**Molecular systematics of the Red-bellied and Golden-fronted woodpeckers.  
Condor 111(3):442–452, 2009**

*Erick A. García-Trejo*<sup>1,4</sup>, *Alejandro Espinosa de los Monteros*<sup>2</sup>, *Ma. del Coro Arizmendi*<sup>3</sup>, and  
*Adolfo G. Navarro-Sigüenza*<sup>1</sup>

*1 Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, and Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, D. F. 04510, México*

*2 Departamento de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología A. C., Apartado Postal 63. Xalapa, Veracruz 91070.*

*3 Laboratorio de Ecología, UBIPRO, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlanepantla, Edo. México CP 54090*

*4 Corresponding author: [eagt@hp.fciencias.unam.mx](mailto:eagt@hp.fciencias.unam.mx)*

## MOLECULAR SYSTEMATICS OF THE RED-BELLIED AND GOLDEN-FRONTED WOODPECKERS

ERICK A. GARCÍA-TREJÓ<sup>1,4</sup>, ALEJANDRO ESPINOSA DE LOS MONTEROS<sup>2</sup>, MA. DEL CORO ARIZMENDI<sup>3</sup>,  
AND ADOLFO G. NAVARRO-SIGÜENZA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera,” Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, and Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, México, D. F. 04510, México

<sup>2</sup>Departamento de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología A. C., Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz 91070, México

<sup>3</sup>Laboratorio de Ecología, UBIPRO, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlanepantla, Edo. México 54090, México

**Abstract.** The Red-bellied Woodpecker species group (*Melanerpes carolinus* and relatives) is composed of five morphologically similar species whose limits have been unclear. The relationship of the Golden-fronted Woodpecker (*M. aurifrons*) to the remainder of the group is particularly uncertain. We used mitochondrial DNA sequences to examine the phylogeny of this group and its close relatives. We sequenced 872 bp, including fragments of the genes for ND2, ND3, COIII, and tRNAm<sup>et</sup>, of 11 species of *Melanerpes*. We constructed trees from combined sequences by using the maximum likelihood and Bayesian inference approaches. We found that *M. aurifrons* is not monophyletic but rather consists of two clades, one comprising tropical populations (*M. santacruzii*), the other, consisting of northern populations, being sister to *M. carolinus*. The Caribbean species, *M. superciliaris*, is sister to the *carolinus*–*aurifrons* clade. The group as a whole appears to have diversified into multiple lineages in response to several episodes of vicariance, perhaps associated with glacial–interglacial cycles. As a result of these findings, major taxonomic changes in the group are needed.

**Key words:** *Melanerpes carolinus*, *Melanerpes aurifrons*, Middle America, molecular phylogeny, speciation, Golden-fronted Woodpecker, Red-bellied Woodpecker.

### Sistemática Molecular del Grupo de los Carpinteros *Melanerpes carolinus* y *M. aurifrons*

**Resumen.** El grupo de especies de *Melanerpes carolinus* está compuesto por cinco especies morfológicamente similares cuyos límites han sido poco claros. Particularmente, la relación de *M. aurifrons* con el resto del grupo es incierta. Examinamos las relaciones filogenéticas de este grupo y sus parientes cercanos usando secuencias de ADN mitocondrial. Para un total de 11 especies del género *Melanerpes* amplificamos 872 pb que incluían fragmentos de los genes ND2, ND3, COIII, y tRNAm<sup>et</sup>. Los árboles fueron construidos a partir de las secuencias combinadas usando los métodos de máxima verosimilitud e inferencia Bayesiana. Encontramos que *M. aurifrons* no es monofilético y se separa en dos clados diferentes, uno que incluye a las poblaciones tropicales (*M. santacruzii*) y otro formado por las poblaciones nortteñas, el cual es el grupo hermano de *M. carolinus*. La especie caribeña *M. superciliaris* fue el taxón hermano del clado *carolinus*–*aurifrons*. El grupo en general parece haberse diversificado en varios linajes como respuesta a varios eventos vicariantes. De acuerdo con nuestros resultados, es altamente probable que los patrones biogeográficos y de especiación del grupo *carolinus* estén asociados con los ciclos glaciares–interglaciares. Nuestros resultados sugieren que es necesario realizar una actualización taxonómica del complejo.

## INTRODUCTION

The genus *Melanerpes* (Piciiformes, Picidae) comprises 17–22 species (Peters 1948, Dickinson 2003) that range from south-eastern Canada to northern Argentina and some Caribbean islands. The species inhabit diverse forested habitats, from lowlands to mountains and from desert to rainforests (Short 1982, AOU 1998, Winkler and Christie 2002). Species richness of the genus is highest in Mesoamerica (nine species); Mexico has eight species, two of which are endemic (Table 1; AOU 1998, Dickinson 2003).

*Melanerpes* contains taxa that in the past have been allocated to other genera, such as *Centurus*, *Tripsurus*, *Balanosphyra*, *Leuconerpes*, *Chryserpes*, and *Asyndesmus* (Selander and Giller 1963). These genera were merged into a more inclusive *Melanerpes* by Peters (1948) and Short (1982), mainly on the basis of plumage characters and “clinal variation” among species (Short 1982). The *Melanerpes carolinus* group (a superspecies sensu Short 1982) comprises five morphologically similar species (*M. carolinus*, *M. aurifrons*, *M. uropygialis*, *M. superciliaris*, and *M. hoffmannii*; Table 1) that have white and black barring on their backs, solid gray or buff underparts, red

Manuscript received 29 August 2008; accepted 17 June 2009.

<sup>4</sup>E-mail: eagt@hp.fciencias.unam.mx

TABLE 1. Proposed classification of *Melanerpes* taxa analyzed and equivalences in previous treatments.

This paper	Species taxa sensu AOU (1998)	Subspecies included sensu Dickinson (2003)	English name
<i>M. cactorum</i>	<i>M. cactorum</i>	Monotypic	White-fronted Woodpecker
<i>M. candidus</i>	<i>M. candidus</i>	Monotypic	White Woodpecker
<i>M. hypopolius</i> <sup>a</sup>	<i>M. hypopolius</i>	Monotypic	Gray-breasted Woodpecker
<i>M. pucherani</i> <sup>b</sup>	<i>M. pucherani</i>	Monotypic	Black-cheeked Woodpecker
<i>M. pygmaeus</i> <sup>b</sup>	<i>M. pygmaeus</i>	<i>tysoni, rubricornis, pygmaeus</i>	Yucatan Woodpecker
<i>M. rubricapillus</i> <sup>b,c</sup>	<i>M. rubricapillus</i>	<i>rubricapillus, subfuscus, seductus, paraguayanae</i>	Red-crowned Woodpecker
<i>M. hoffmannii</i> <sup>b,d</sup>	<i>M. hoffmannii</i>	Monotypic	Hoffmann's Woodpecker
<i>M. chrysogenys</i> <sup>a,d</sup>	<i>M. chrysogenys</i>	<i>chrysogenys, flavinuchus</i>	Golden-cheeked Woodpecker
<i>M. uropygialis</i> <sup>b,d</sup>	<i>M. uropygialis</i>	<i>uropygialis, cardonensis, brewsteri, fuscescens</i>	Gila Woodpecker
<i>M. superciliaris</i> <sup>d</sup>	<i>M. superciliaris</i>	<i>nyeanus, blakei, superciliaris, murceus, caymanensis</i>	West Indian Woodpecker
<i>M. santacruzi</i> <sup>d</sup>	<i>M. aurifrons</i>	<i>grateloupensis</i> (incl. <i>veracruzis</i> ), <i>dubius, leei, turneffensis</i> <sup>e</sup> , <i>polygrammus, santacruzi, hughlandi</i> <sup>e</sup> , <i>pauper, insulanus</i> <sup>e</sup> , <i>canescens</i> <sup>e</sup>	Velásquez's Woodpecker (according to Ridgway 1914)
<i>M. aurifrons</i> <sup>d</sup>	<i>M. aurifrons</i>	Monotypic	Golden-fronted Woodpecker
<i>M. carolinus</i> <sup>d</sup>	<i>M. carolinus</i>	Monotypic	Red-bellied Woodpecker

<sup>a</sup> Mexican endemic.

<sup>b</sup> Mesoamerican taxon.

<sup>c</sup> No samples from this taxon were analyzed.

<sup>d</sup> Species belonging to the superspecies *M. carolinus* according to Short (1982).

crowns, yellow or red napes, red or yellow bellies and nasal tufts, and lack black patches on the auriculars and head (Short 1982). They occupy diverse lowland and submontane habitats from deserts (*M. uropygialis*) to tropical rain forests (e.g., *M. a. santacruzi*).

There is considerable morphological variation within some species of the complex. For instance, Short (1982) recognized three subspecies of *M. uropygialis*, five of *M. superciliaris*, although *M. hoffmannii* is monotypic. The Golden-fronted Woodpecker (*M. a. aurifrons*) ranges from southern Oklahoma south through eastern Mexico to northern Nicaragua and is notable for its extreme morphological variation (Howell and Webb 1995). Fourteen subspecies have been described, of which eight were recognized by Selander and Giller (1963), ten by Short (1982); one was described after those revisions (Dickerman 1987). Some resemble other forms in the *carolinus* group (e.g., *M. a. dubius* of the Yucatan Peninsula is similar to *M. carolinus* of Florida; see Winkler and Christie 2002; M. Patten, pers. comm.) whereas others resemble species outside the group (e.g., *M. a. santacruzi* is similar to *M. pygmaeus*). The distributional patterns of these populations are complex, with several zones of sympatry or parapatry among forms with limited interbreeding, producing unevenness in the taxonomy. Ridgway (1914), for example, recognized several species within the *aurifrons* complex, whereas Peters (1948) and the AOU (1957, 1983, 1998) united them all in a single species.

Morphological variation in *M. aurifrons* is most evident in the coloration of the head, underparts, and in the pattern

of barring on the back. Generally, males have a red crown separated from a golden-orange nape (*M. a. aurifrons*), but males of some populations (e.g., *M. a. dubius*, *M. a. santacruzi*, *M. a. polygrammus*) have color continuous from crown to nape; indeed, some populations have both a red crown and a red nape, while some have a red crown and orange nape. In both sexes, the nasal tufts range from yellow to red. The back and upperparts are barred black and white, but the width of the white bars ranges from wide (*M. a. aurifrons*) to very narrow (*M. a. dubius*). The central rectrices vary from all black (*M. a. aurifrons*) to barred with white (most strongly in *M. a. polygrammus*). Finally, the color of breast and flanks varies widely: birds of northern populations (*M. a. aurifrons*) are light gray, while southern forms (*M. a. dubius*, *M. a. santacruzi*, *M. a. polygrammus*) have grayish-brown to olive brown underparts.

Selander and Giller (1963), in an extensive revision of *Centurus*, recognized *M. aurifrons* as a single species. Nevertheless, they pointed out that some subspecies in the complex might be more closely related to other species. They also suggested that *M. aurifrons* as well as *M. carolinus*, *M. hoffmannii*, and *M. uropygialis* belong to a closely related group. No studies since those of Selander and Giller (1963) and Short (1982) have addressed the taxonomy of the entire group, even though many have highlighted the need of a thorough revision of it (Howell and Webb 1995, Winkler and Christie 2002, Navarro-Sigüenza and Peterson 2004, Benz et al. 2006). Our goal in this study is to analyze molecular characters to evaluate phylogenetic relationships within the *M. carolinus* species group and with other putatively closely related taxa.

## METHODS

## TAXONOMIC SAMPLING

We compared a total of 89 individuals of 11 species of *Melanerpes* (Figure 1; Table 2). These included the five species of the Red-bellied (or *M. carolinus*) species group sensu Short (1982). Of these we analyzed 8 of the 12 subspecies of *M. aurifrons* recognized by Winkler and Christie (2002). No samples of the insular forms *leeii* (Cozumel), *turneffensis* (Turneffe Island, Belize), *canescens* (Roatán and Barbareta Islands, Honduras), or *insulanus* (Utila Island, Honduras) were available. We also examined four other species of *Melanerpes* from Middle America (*M. chrysogenys*, *M. pygmaeus*, *M. hypopolius*, and *M. pucherani*) and two from South America (*M. candidus* and *M. cactorum*). No samples of the closely related *M. rubricapillus* were available. As outgroups we used two species of

*Sphyrapicus* (*S. nuchalis* and *S. thyroideus*), the likely sister group of *Melanerpes* (Winkler and Christie 2002, Webb and Moore 2005, Benz et al. 2006), and *Dryocopus pileatus*, available from GenBank (Gibb et al. 2007), as a representative of nonmelanerpine woodpeckers. All samples are documented by voucher specimens deposited in scientific collections available to the public (Table 2). The monotypic genus *Xiphidiopicus*, endemic to Cuba, likely represents another closely related taxon (Overton and Rhoads 2006), but we were unable to include samples of it.

## DNA EXTRACTION AND SEQUENCING

Following the manufacturer's protocol, we extracted genomic DNA from frozen or ethanol-preserved tissue samples (muscle, heart or liver) with the DNEasy Extraction Kit (Qiagen). We amplified portions of three mitochondrial

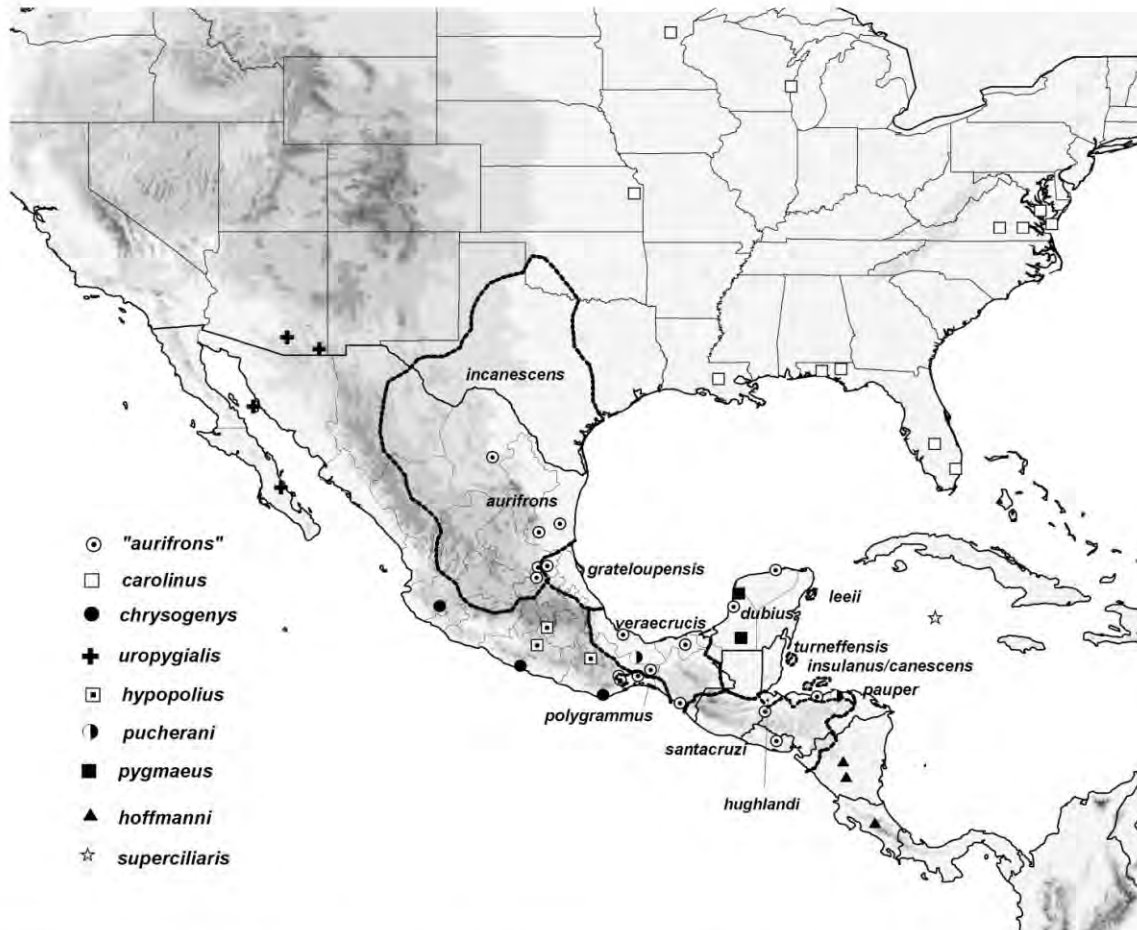


FIGURE 1. Geographic distribution and taxa of samples of *Melanerpes* used in this study. Full species, sensu AOU (1998), are depicted by symbols; those followed by an asterisk are also species of the *carolinus* group. Dashed lines depict geographic limits of the subspecies of *M. aurifrons* according to Miller et al. (1957), Selander and Giller (1963), and Monroe (1968).

DNA genes: NADH dehydrogenase subunits 2 and 3 (ND2 and ND3) and cytochrome oxidase subunit 3 (COIII). The 366-bp ND2 fragment comprised tRNA-Met (last 30 bp) and NADH dehydrogenase subunit 2 (first 336 bp), and the 506-bp ND3–COIII fragment comprised the last 59 bp of COIII, 69 bp of tRNA-Gly, 351 bp of NADH dehydrogenase subunit 3, and 27 bp of tRNA-Arg. The ND2 fragment was amplified with primers L5215 (Helm-Bychowski and Cracraft 1983) and H5578 (Hackett 1996), the ND3 fragment with primers L10647 (Mindell et al. 1998) and H11151 (Chesser 1999).

PCR amplification was carried out in 50- $\mu$ l reactions with a GeneAmp PCR system 9700 (Applied Biosystems). Thermocycling conditions for ND2 included an initial hold of 2 min at 94 °C followed by 10 cycles of 15 sec at 94 °C, 30 sec at 55 °C, and 30 sec at 72 °C, followed by three cycles of 15 sec at 94 °C, 15 sec at 50 °C, and 30 sec at 72 °C, and a final hold of 3 min at 72 °C. For ND3 thermocycling conditions were 35 cycles of 1 min at 94 °C, 1 min at 50 °C, and 1 min at 72 °C, followed by a 7-min final extension period at 72 °C.

Following the manufacturer's procedures, we purified the resulting PCR products with Millipore purifying plates (Millipore Corporation) and visualized the products on 1% agarose gels stained with ethidium bromide. Purified PCR products were amplified and cycle-sequenced in 20- $\mu$ l reactions with the ABI Prism BigDye v3.1 kit (Applied Biosystems), with the same primers mentioned above for amplification. Cycle-sequenced products were purified with Sephadex G50 columns (Sigma Corporation) or CleanSEQ (Agencourt) magnetic-bead purification and analyzed in an ABI 377 automated DNA sequencer (Applied Biosystems).

#### PHYLOGENETIC ANALYSES

We assembled chromatograms of complementary strands by using PreGap4 v1.5 and Gap4 v4.10 from the Staden Package (Bonfield et al. 1995). We used Clustal X 1.81 (Thompson et al. 1997, 1999) with the default settings to align sequences.

We analysed the combined sequences phylogenetically by using two approaches, maximum likelihood (ML) with PAUP 4.0b10 (Swofford 2003) and Bayesian inference (BI) with MrBayes 3.0b4 (Huelsenbeck and Ronquist 2001). We performed tree-space searches with the aid of PAUPRat (Sikes and Lewis 2001), which implements a ratchet subroutine for PAUP (Nixon 1999). For ML analyses, we performed 10 repetitions of the ratchet with 200 iterations per run.

We used ModelTest v. 3.06 (Posada and Crandall 1998) to determine the best-fit model of evolution and estimate parameters for ML and BI analyses. For ML analyses, we estimated nodal support by bootstrap analysis (Felsenstein 1985) with a full heuristic search, tree bisection, and the reconnection branch-swapping option. We estimated clade robustness in ML with 200 full heuristic bootstrap replications, performed with informative sites only.

For BI, four Markov chains, in two independent searches, were run for  $7 \times 10^6$  generations, sampling trees every 250 generations. Because 224 000 generations were required for the  $-\ln L$  scores to reach stability (burn-in period), we discarded these initial generations (849 trees). On the basis of the remaining trees, we used a majority-rule consensus of trees generated after the burn-in to estimate posterior probabilities for each node (Huelsenbeck et al. 2002). We considered  $P \geq 95\%$  to indicate strong branch support.

We estimated dates of key nodes in the phylogeny after computing the time to most recent common ancestor with the software BEAST (Drummond and Rambaut 2007). This program executes Bayesian Markov-chain analysis for molecular sequences to average over tree space, so that each tree is weighted proportionally to its posterior probability. We used the best-fit model obtained from Modeltest v. 3.06 (Posada and Crandall 1998) to define the pattern of nucleotide substitution. Because no fossil calibration is available for *Melanerpes*, we assumed a fixed sequence-divergence rate of 2% per million years (García-Moreno 2004), which has been used for other taxa (Weir and Schluter 2008) in spite of possible drawbacks pointed out by Lovette (2004) and Pereira and Baker (2006). The relaxed uncorrelated lognormal molecular-clock option (Drummond et al. 2006) was implemented. We obtained the posterior-probabilities distribution after running ten iterations of 10 000 000 generations each. We used the default values declared in BEAST for all other priors and operators.

## RESULTS

#### SEQUENCE VARIATION

Alignment of the six gene fragments for the ingroup (the Red-bellied species group plus *M. chrysogenys*) resulted in a total of 872 bp of sequence data. Of these sites, 706 were conserved, 164 were variable, and 148 (17%) were phylogenetically informative. As expected, the overall number of transitions was higher than that of transversions;  $R = 6.9$  (31 vs. 5). Two species of *Melanerpes* (*M. cactorum* and *M. candidus*) and the three outgroups had an extra nucleotide in position 174 of the ND3 gene. This nucleotide apparently represents a bulge in the sequence, detected also in other birds and vertebrates (Mindell et al. 1998). On the basis of Akaike's information criterion (AIC), we selected GTR + I +  $\Gamma$  as the model of evolution. Parameter estimates were  $ts/tv$  ratio 5.2,  $\Gamma$  distribution shape 1.4776, and proportion of invariable sites 0.5659. We used base-frequency values as estimated by the model: A = 0.2901, C = 0.3048, G = 0.1351, T = 0.2700.

#### PHYLOGENETIC ANALYSES

The 89 sequences analyzed yielded 46 distinct haplotypes. Except for some poorly supported nodes close to the base of the tree, the two phylogenetic methods used converged on a single, largely congruent topology (Fig. 2). Relationships within the *carolinus* group



TABLE 2. Summary of samples used in this study. All sequences provided to GenBank, numbers pending.

Taxon	Source <sup>a</sup>	Field no.	Country	Locality	Haplotype key	Latitude	Longitude
<i>Melanerpes carolinus</i>	AMNH	PAC 774	USA	NI, Bellevillenew	NY1	40.7936	-74.1506
		PRS 1304		NY, Suffolk County, Huntington		40.874343	-73.419648
		PRS 613		NY, Suffolk County, Northport		40.904363	-73.342762
	FMNH	387666		FL, Old State Rt 8	FL2		
		393573		FL, Placid Lakes Estates	FL1	27.241117	-81.408461
		428662		FL, Pensacola		30.420568	-87.217240
<i>M. aurifrons</i>	MZFC	437259	Mexico	Coahuila, Rancho Santo Domingo, Mpio. Ramos Arizpe	Coahuila	25.895	-101.107
		COA66					
		HMM01-03		Tamaulipas, Miquihuana	Tamps1	23.5667	-99.7833
		CONACYT 1133		Tamaulipas, zona arqueológica El Sabinito	Tamps2	23.660277	-98.4
		CONACYT 1171		Tamaulipas, Rancho El Mogote		23.634	-98.394
		CONACYT 1206		Tamaulipas, Rancho San Pablo		23.790	-97.926
<i>M. santaeruzi</i>	MZFC	CONACYT 1251	Mexico	San Luis Potosí, El Mezquital		21.471	-99.463
		HGO-SLP 060					
		HGO-SLP 068					
		HGO-SLP 416		San Luis Potosí, San Nicolás de los Montes		22.121	-99.425
		HGO-SLP 433					
		QRO 0327		Querétaro, Río Tancuilitin	Qro	21.273	-99.034
<i>M. s. grateloupenis</i> <i>M. s. veraecrucis</i>	MZFC	SLA 04	Mexico	Veracruz, Tlacoatalpan	Oax3	18.615	-95.658
		SLA 05					
		SLA 06					
		MEX 95		Veracruz, Los Tuxtlas	Ver1	18.321	-94.831
		MZFC04-030		Tabasco, Laguna El Rosario	Tab1	17.870	-93.883
		MZFC04-112			Tab2		
<i>M. s. dubius</i>	MZFC	MZFC04-142	Mexico	Oaxaca, Chalchijapa	Oax3	17.006	-94.689
		CHIMA 506		Campeche, Estación de Vida Silvestre	Camp1	19.933	-90.4
		DEUT 019		Hampolol			
		CONACYT 036		Campeche, Tenabó	Camp2		
		CONACYT 146		Yucatán, Dzilam de Bravo	Camp1	20.174	-90.286
		B 0585		Yucatán, Rancho Sinkahuel, Dzilam de Bravo	Yuc1	21.466	-88.566
<i>M. s. polygrammus</i>	KUNHM	B 0601	Mexico	Yucatán, Rancho Sinkahuel, Dzilam de Bravo	Yuc3	21.466	-88.566
		586			Yuc2		
		587			Oax1		
	MZFC	CONACYT 1457	Mexico	Oaxaca, Nizanda, Agua Tibia		16.678	-94.992
		CONACYT 1470					
		NIZA 129		Oaxaca, Nizanda, camino a las Sabanas		16.677953	-95.02317
<i>M. s. santacruzii</i>		NIZA 147					
		CONACYT 04-61		Oaxaca, Santa María Lachixonace	Oax2	16.449	-95.829
		CONACYT 1492		Oaxaca, Nizanda, camino al Aguaje	Oax2	16.653	-94.950
		NIZA 143		Oaxaca, Nizanda, Agua Tibia		16.678	-94.992
		NIZA 44		Oaxaca, Nizanda, Piedra Azul		16.745	-95.115
		OMVP 0775		Oaxaca, Cerro Piedra Larga	Oax3	16.606	-95.8
<i>M. s. santacruzii</i>	MZFC	AMTB-12	Mexico	Chiapas, Pijijapan	Chis	15.691	-93.218
		AMTB-17				15.714	-93.220
	KUNHM	4942	El Salvador	Dpto. Morazán, Cantón Joya El Matazano, Cerro Cacahuatique	Salv	13.762	-88.2

UNLVB	4981 JK99 11	Honduras	Dpto. Copán, Copán Ruinas	Hondl	14,866	-89.05
	JK99 19			Hond2		
	DHB 2958					
	DHB 3053					
	DHB 3064					
	DHB 3119					
	DHB 3126					
	DHB 3356					
	DHB 3478					
	DHB 3529					
	JK99 20					
	TKA 155					
	TKA 172					
	TKA 180					
	DHB 3772				15.75	-86.916
	DHB 3685					
	DHB 3689					
	DHB 3694					
	DHB 3753					
	DHB 3762					
	DHB 3261					
UNLVB	TKA 75	USA	AZ, Pima Co.	AZ	32,896	-109,828
	CONACYT 628	Mexico	AZ, Santa Cruz Co.	BC	25,931	-111,620
	CONACYT 229		Baja California, Rancho Monte Alto		29,015	-112,293
	NKK 773	Cayman Is.	Sonora, Isla Tiburón, El Caracol	M.	19,331	-81,260
			Grand Cayman	<i>superciliaris</i>		
	DAB 1635	Nicaragua	Chocoyero, La Flor	Niel	11,133	-85,7833
	DAB 1896		Chocoyero, Las Plazuelas		11,768	-85,95517
	DAB 984		Managua	Nic2	12,147	-86,273442
	DAB 985					
	393041	Costa Rica		CR		
	JK04-231	Mexico	Oaxaca, Puerto Escondido	Oax	16,093	-97,08
	CONACYT 889		Guerrero, Frac. Laguna Nuxco	Gro	17,203	-100,796
	CONACYT 1571		Jalisco, Autlán, El Chante	Jal	19,769	-104,368
	ATP2002-7	Mexico	Morelos, Chalcatzingo	Mor	18,674	-98,767
	Bal 335		Guerrero, San Miguel Tecuicapan, Talalpa	Gro	18,027	-99,515
	Bal 337					
	OMVP 833		Oaxaca, Etla, Zoquiapan de los Rios		17,64	-96,851
	CONA109	Mexico	Campeche, Tzotzil	M.	20,176	-90,395
	B 2009		Campeche, Calakmul, El Arroyo	<i>pygmaeus</i>	18,592	-90,256
	DHB 3769	Honduras	Dpto. Atlántida, La Ceiba	Hond	15,683	-86,966
	CHIMA 068	Mexico	Oaxaca, San Isidro La Gringa	Oax	17,091	-94,118
	3089	Paraguay	Alto Paraguay, Rio Negro	M.	-23.04	-57,33333
	3118	Paraguay	Alto Paraguay, Rio Negro	M.	-23.04	-57,33333
	QRO 196	Mexico	Querétaro, Laguna de la Cruz	<i>M. candidus</i>	-23.04	-99,5048
	SIN 121	Mexico	Durango, Mexiquillo		21,361	-105,676

<sup>a</sup>AMNH, American Museum of Natural History; UNLVB, University of Nevada Las Vegas Marjorie Barrick Museum of Natural History; FMNH, Field Museum of Natural History; KUNHM, University of Kansas Natural History Museum and Biodiversity Research Center; MZFC, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM.

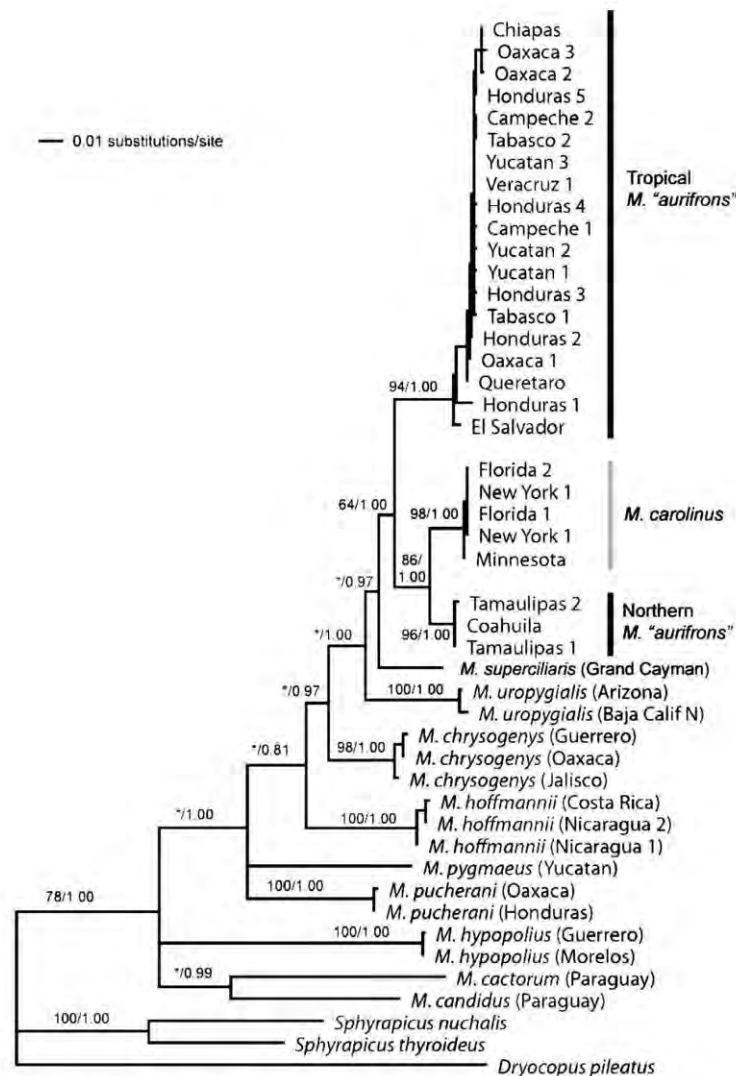


FIGURE 2. Phylogenetic patterns as estimated by maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI) approaches. Numbers above each node represent the bootstrap/posterior probabilities values (ML/BI). Asterisks indicate bootstrap values <50%. Inconsistencies among trees are depicted as collapsed nodes.

according to the two trees were consistent. Maximum likelihood yielded a single tree ( $-\ln L = 4567.6$ ). The ML results differed from the BI tree at two nodes. The analyses concurred in separating *M. aurifrons* haplotypes into two groups that are not sisters: northern populations were sister to the North American *M. carolinus* rather than to southern populations of *M. aurifrons*. The West Indian *M. superciliaris* was placed as sister to the *M. carolinus*–*M. aurifrons* complex, though not with clear branch support from either method. The following branches in the tree were *M. uropygialis*, then *M. chrysogenys*. *Melanerpes hoffmannii* did not appear to be part of the *carolinus* group.

Divergence time estimates obtained by BEAST place the split between the *carolinus*–*aurifrons* clade and the rest of the *Melanerpes* species we analyzed at about 5.4 mya (95% confidence limit 10.5 to 2.4 mya). The divergence between the clade containing tropical populations of *M. aurifrons* and the clade containing *M. carolinus* and northern *M. aurifrons* is dated at 1.02 mya (95% confidence limit 2.3 to 0.22 mya), whereas the separation between northern *M. aurifrons* and *M. carolinus* is estimated to have occurred 0.215 mya (95% confidence limit 0.55 to 0.04 mya).

## DISCUSSION

MONOPHYLY OF *MELANERPES*  
AND TAXON SAMPLING

Our results support the monophyly of *Melanerpes*, as did Webb and Moore (2005), Benz et al. (2006), and Overton and Rhoads (2006). Those studies sampled the broader diversity of woodpeckers better but did not have the fuller representation within the genus that we assembled. Although we did not examine all species of *Melanerpes* or the possibly closely related *Xiphidopicus*, we were able to compare several species of four genera that have at times been recognized within the current *Melanerpes*, viz., *Centurus* (e.g., *M. carolinus*), *Tripsurus* (e.g., *M. pucherani*), *Leuconerpes* (*M. candidus*), and *Trichopicus* (e.g., *M. caetorum*). Thus our study provides a first molecular view into the validity of merging these taxa. Unfortunately, our examination of *Melanerpes* suffered to some extent from the lack of the Red-crowned Woodpecker (*M. rubricapillus*) for comparison. This species, although not considered part of the *carolinus* group, is very similar in morphology and sometimes is considered conspecific with or as the sister species of *M. pygmaeus* (Peters 1948, Short 1982, Winkler and Christie 2002).

MONOPHYLY OF THE *CAROLINUS* GROUP

Our results indicate that the superspecies *M. carolinus*, as defined by Selander and Giller (1963) and Short (1982), is paraphyletic. Moreover, this clade includes species not previously considered closely related (e.g., *M. chrysogenys* and probably *M. pygmaeus*). *M. chrysogenys*, endemic to the tropical dry forest of western Mexico (Winkler and Christie 2002), was previously considered a close relative of *M. pucherani* and *M. hypopolius*, but our analyses place it securely within the *carolinus* group as sister to a clade containing *M. uropygialis*, *M. carolinus*, and *M. aurifrons* (Fig. 2).

The monophyletic group composed of *M. carolinus*, *M. aurifrons*, and *M. uropygialis* we identified was previously suggested by Selander and Giller (1963). Beside similarities in morphology and coloration, these three species share several unique features, including call structure, a massive hyoid apparatus, naked orbital region, and orange subcutaneous fat. Our results differed from Selander and Giller's (1963), however, by including the large Caribbean species *M. superciliaris* within the group. Those authors had also suggested a close phylogenetic relationship of this species with the *aurifrons*–*carolinus* complex, but their idea that *M. superciliaris* is sister to *M. carolinus* is not supported by our results. More thorough analyses of *M. superciliaris* are needed and will require tissue samples from throughout the Caribbean.

Several authors have suggested that *M. hoffmannii* is a close relative of *M. aurifrons* (Short 1982, Selander and Giller 1963, Winkler and Christie 2002). Contrary to this idea, we found *M. hoffmannii* close to the base of the North American–Mesoamerican clade that resembles Short's (1982) *carolinus*

group (superspecies *M. carolinus*). Previous hypotheses appear to have been based on ambiguous evidence from convergent morphology and parapatric distributions (Selander and Giller 1963) and on reports of hybridization of this species with *M. a. santacruzii* in Honduras (Monroe 1968).

NONMONOPHYLY OF *MELANERPES AURIFRONS*

We did not recover *Melanerpes aurifrons*, as currently recognized (AOU 1998), as a monophyletic group. Rather, *M. carolinus* and samples of *M. aurifrons* from northeastern Mexico to the southern United States showed well-supported reciprocal monophyly. Tropical populations of *M. aurifrons* (eastern Mexico to Nicaragua) appeared as sister to a clade formed by the previous two lineages. This result was consistent across all of our analytical approaches, suggesting that *M. carolinus* is part of the *aurifrons* complex and that *M. aurifrons* (as currently recognized) comprises at least two distinct lineages. Similarities between northern *M. aurifrons* (*sensu stricto*) and *M. carolinus* have been noted previously in studies of genetics (Smith 1987), vocalizations (Skutch 1969), and morphology (Bent 1964).

Ecological requirements of *M. carolinus* and *M. a. aurifrons* are also similar. *Melanerpes carolinus* inhabits a variety of habitats, especially deciduous and other types of open forest (AOU 1998). The northern *aurifrons* is found in open areas, especially under arid and semiarid conditions, and the two taxa occur sympatrically in central Texas, where their sizes, nesting habits, and foraging behaviors are similar. This region has been recognized as the climatic break between the arid zones of Texas and the Mexican Plateau and the humid regions of the eastern United States and southeastern Canada (Smith 1987). In the contact zone, both species defend territories interspecifically and intraspecifically, with little evidence of interbreeding in the area of sympatry (Smith 1987). On the other hand, tropical populations of *M. aurifrons* range mainly in moist tropical lowlands from eastern Mexico to Nicaragua.

This differentiation of *M. aurifrons* into two clades also corresponds to marked morphological differences, specifically in plumage coloration and size of the northern and tropical populations. Birds belonging to the northern clade have a light gray breast and flanks (smoke gray of Smithe 1975), like those of *M. carolinus*, a yellow-to-orange nape separated from a red crown, yellow nasal tufts and belly, and broad white bars in the back, whereas the tropical populations belonging to the southern *aurifrons* clade (including *M. a. dubius*, *M. a. santacruzii*, and *M. a. polygrammus*) have the nape and crown uniform (completely red in *dubius* and *santacruzii*, red and orange in *polygrammus*) and dark breasts and flanks ranging from grayish horn color to brownish olive (Smithe 1975). The width of the bars on the back also differs from that of the northern clade but varies among tropical forms: very thin in *dubius* and *santacruzii*, medium in *polygrammus*. The nasal tufts and belly are red in *dubius*, yellow in *polygrammus*, and orange to red in *santacruzii*.

The subspecies *polygrammus*, restricted to the Pacific slope of the Isthmus of Tehuantepec in Oaxaca and southern Chiapas (Miller et al. 1957), is the most morphologically distinct taxon in the tropical clade of *M. aurifrons*. Morphologically similar to northern *M. aurifrons*, *polygrammus* occurs in arid and semi-arid habitats with vegetation similar in phenology to that on the central Mexican plateau (Gallardo-Cruz et al. 2005). Haplotypes from *polygrammus* are nonetheless intermingled broadly with those of other members of the tropical clade (e.g., within Oaxaca3 and Oaxaca1 haplotypes; Fig. 2, Table 2), thus not supporting Navarro-Sigüenza and Peterson's (2004) suggestion that *polygrammus* may represent a distinct species. Areas of contact between *polygrammus* and neighboring *santacruzi* have been documented in coastal Chiapas, a region that constitutes a zone of secondary contact for other species (e.g., *Campylorhynchus rufinucha*; Selander 1964, Vázquez-Miranda et al. 2009).

#### OTHER FINDINGS

Our results set the stage for further phylogenetic studies of South American taxa. For example, they highlight interesting issues regarding the Mexican endemic *M. hypopolius*, which has been considered closely related to the South American *M. cruentatus* (Short 1982) or to *M. uropygialis* (Peters 1948). Although the phylogenetic position of *M. hypopolius* in our three analyses was consistent (close to the South American taxa we analyzed), expanded taxon sampling will be required for relationships among the remaining Central and South American forms of the genus to be resolved.

*Biogeography.* The woodpeckers of the *M. carolinus* group exhibit a complex array of distributional patterns, mainly allopatric but with some areas of parapatry. Our phylogeny suggests that speciation proceeded in a geographically coherent sequence (Fig. 3). Diversification of this group



FIGURE 3. Hypothesized geographic separations that led to the pattern of speciation recovered in *Melanerpes* woodpeckers.

may have begun in western Middle America and continued through eastern Mexico, North America, and the Caribbean, finally isolating species in the deserts and North American deciduous forest from those in the tropical lowlands of Mesoamerica (Fig. 3).

Divergence times estimated in BEAST suggest that speciation within the *M. carolinus*–*aurifrons*–*santacruz* clade may have occurred in association with the several glacial–interglacial cycles approximately every 100 000 years over the last million years (Paillard 1998). These events have had diverse and wide-ranging effects on bird habitats and species' distributions along altitudinal and latitudinal gradients (Pielou 1991, Johnson and Cicero 2004).

According to Hubbard (1973), biogeographic patterns of several bird lineages were molded during the Pleistocene by the alternating effects of these glacial–interglacial cycles restricting species to refugia, especially in arid regions, and by vicariance during the last two glacial and interglacial cycles, about 0.3 mya. However, according to Zink et al. (2000), and as suggested by our data, these speciations might be older than the last two glaciations.

**Taxonomic implications.** Our findings also suggest that a taxonomic revision of the *Melanerpes aurifrons*–*carolinus* complex is necessary. To reflect the phylogenetic pattern and recognize only natural taxa, we suggest splitting the present *M. aurifrons* into two species. *M. aurifrons* (Wagler, 1829), sister to and specifically distinct from *M. carolinus* (Linnaeus, 1758), encompasses only populations ranging from Texas and southern Oklahoma south through the Mexican Plateau to Zacatecas and Jalisco currently recognized as *M. a. aurifrons*. The other species, to which *Melanerpes santacruz* (Bonaparte, 1838) applies as the oldest name, encompasses the tropical populations from southern San Luis Potosí and northeastern Querétaro south along the Atlantic slope of Mexico to Honduras and along the Pacific coast from easternmost Oaxaca and Chiapas to north-central Nicaragua (Ridgway 1914, Navarro-Sigüenza and Peterson 2004). Table 1 synthesizes the proposal and allocation of subspecies. Considering that several morphological features presented by these taxa are established and fixed (i.e., union/separation of nape and crown, width of white bars on the back, as well as DNA sequence variation), each species is diagnosable by a unique combination of characters (Wheeler and Platnick 2000). Further research on the phylogeny of *Melanerpes* involving all the species of the genus, and deeper analyses of the closely related taxa (e.g., *M. supercilaris*), will bring greater understanding of the evolution of this important clade of woodpeckers and elucidate its biogeographic history in the Americas.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank the following institutions and individuals for supplying tissue samples: American Museum of Natural History (AMNH; Paul Sweet), Field Museum of Natural History (David Willard),

University of Nevada, Las Vegas (John Klicka), and Kansas University Natural History Museum (KUNHM; Mark Robbins). Invaluable help in the lab was obtained from Blanca Hernández, Nandadevi Cortés, Gabriela García-Deras, Magali Honey, Anahi Ávila (all Museo de Zoología, Facultad de Ciencias), and Laura Márquez (Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México). Further help was obtained from Elisa Bonaccorso and Town Peterson during the stay of EAG-T at KUNHM, and from Esther Quintero and Paul Sweet at AMNH. We thank the following individuals for invaluable help in the field: Aldegundo Garza de León, Hernán Vázquez, Vicente Rodríguez, Luis Antonio Sánchez, Samuel López, Héctor Olguín, Roberto Sosa, and Oliver Komar. Comments on various versions of the manuscript were obtained from Townsend Peterson, Michael Patten, Philip Unitt, Luis A. Sánchez, Gabriela García Deras, Esther Quintero, Lynna Kiere, and two anonymous reviewers. We especially thank Fred Sheldon for valuable comments and for his great help in improving the English of the final version. Financial support for various stages of this project was obtained from the SEMARNAT-CONACyT Sectorial Funds (C01-0265), CONACyT (R27961), CONABIO (V009), DGAPA-UNAM (IN 208906), a collections study grant from the American Museum of Natural History, and a graduate studies scholarship from CONACyT and DGEP-UNAM to EAG-T.

#### LITERATURE CITED

- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. 1957. Check-list of North American birds. 5th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. 1983. Check-list of North American birds. 6th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. 1998. Check-list of North American birds. 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- BENT, A. C. 1964. Life histories of North American woodpeckers. Dover Publications, NY.
- BENZ, B. W., M. B. ROBBINS, AND A. T. PETERSON. 2006. Evolutionary history of woodpeckers and allies (Aves: Picidae): placing key taxa on the phylogenetic tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:389–399.
- BONFIELD, J. K., K. F. SMITH, AND R. STADEN. 1995. A new DNA sequence assembly program. *Nucleic Acids Research* 25:4992–4999.
- CHESSER, R. T. 1999. Molecular systematics of the rhinocryptid genus *Pteroptochos*. *Condor* 101:439–446.
- DICKERMAN, R. W. 1987. Two new subspecies of birds from Guatemala. *Occasional Papers of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 3.
- DICKINSON, E. C. 2003. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- DRUMMOND, A. J., S. Y. W. HO, M. J. PHILLIPS, AND A. RAMBAUT. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4:e88.
- DRUMMOND, A., AND A. RAMBAUT. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7:214.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783–791.
- GALLARDO-CRUZ, J. A., J. A. MEAVE, AND E. A. PÉREZ GARCÍA. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19–35.

- GARCIA-MORENO, J. 2004. Is there a universal mtDNA clock for birds? *Journal of Avian Biology* 35:465–468.
- GIBB, G. B., O. KARDAILSKY, R. T. KIMBALL, E. L. BRAUN, AND D. PENNY. 2007. Mitochondrial genomes and avian phylogeny: complex characters and resolvability without explosive radiations. *Molecular Biology and Evolution* 24:269–280.
- HACKETT, S. J. 1996. Molecular phylogenetics and biogeography of tanagers in the genus *Ramphocelus* (Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5:368–382.
- HELM-BYCHOWSKI, K., AND J. CRACRAFT. 1983. Recovering phylogenetic signal from DNA sequences: relationships within the corvine assemblage (class Aves) as inferred from complete sequences of the mitochondrial DNA cytochrome-b gene. *Molecular Biology and Evolution* 10:1196–1214.
- HOWELL, S. N. G., AND S. WEBB. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford, UK.
- HUBBARD, J. P. 1973. Avian evolution in the aridlands of North America. *Living Bird* 12:155–196.
- HUELSENBECK, J., B. LARGET, R. MILLER, AND F. RONQUIST. 2002. Potential applications and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny. *Systematic Biology* 51:673–688.
- HUELSENBECK, J. P., AND F. RONQUIST. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754–755.
- JOHNSON, N. K., AND C. CICERO. 2004. New mitochondrial DNA data affirm the importance of Pleistocene speciation in North American birds. *Evolution* 58:1122–1130.
- LOVETTE, I. J. 2004. Mitochondrial dating and mixed support for the “2% rule” in birds. *Auk* 121:1–6.
- MILLER, A. H., H. FRIEDMANN, L. GRISCOM AND R. T. MOORE. 1957. Distributional checklist of the birds of Mexico. Part II. Pacific Coast Avifauna 33.
- MINDELL, D. P., M. D. SORENSON, AND D. E. DIMCHEFF. 1998. An extra nucleotide is not translated in mitochondrial ND3 of some birds and turtles. *Molecular Biology and Evolution* 15:1568–1571.
- MONROE, B. L., JR. 1968. A distributional survey of the birds of Honduras. *Ornithological Monographs* 7.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A. G., AND A. T. PETERSON. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* 4:1–32.
- NIXON, K. C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15:407–414.
- OVERTON, L. C., AND D. D. RHOADS. 2006. Molecular phylogenetic relationships of *Xiphidiopicus percussus*, *Melanerpes*, and *Sphyrapicus* (Aves: Picidae) based on cytochrome b sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41:288–294.
- PAILLARD, D. 1998. The timing of Pleistocene glaciations from a simple multiple-state climate model. *Nature* 391:378–381.
- PEREIRA, S. L., AND A. J. BAKER. 2006. A mitogenomic timescale for birds detects variable phylogenetic rates of molecular evolution and refutes the standard molecular clock. *Molecular Biology and Evolution* 23:1731–1740.
- PETERS, J. L. 1948. Check-list of birds of the world. Vol. 6. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- PIELOU, E. C. 1991. After the ice age: the return of life to glaciated North America. University of Chicago Press, Chicago.
- POSADA, D., AND K. A. CRANDALL. 1998. MODELTEST: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14:817–818.
- RIDGWAY, R. 1914. The birds of North and Middle America. *Bulletin of the United States National Museum* 50 6:65–88.
- SELANDER, R. K., AND D. R. GILLER. 1963. Species limits in the woodpecker genus *Centurus* (Aves). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 124:217–273.
- SELANDER, R. K. 1964. Speciation in wrens of the genus *Campylorhynchus*. University of California Publications in Zoology 74:1–305.
- SHORT, L. L. 1982. Woodpeckers of the world. Delaware Museum of Natural History, Greenville, DE.
- SKES, D. S., AND P. O. LEWIS. 2001. PAUPRat: PAUP\* implementation of the parsimony ratchet. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT.
- SKUTCH, A. F. 1969. Life histories of Central American birds III. Pacific Coast Avifauna 35.
- SMITH, J. I. 1987. Evidence of hybridization between Red-bellied and Golden-fronted Woodpeckers. *Condor* 89:377–386.
- SMITHE, F. B. 1975. Naturalist's color guide. American Museum of Natural History, New York.
- SWOFFORD, D. L. 2003. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- THOMPSON, J. D., T. J. GIBSON, F. PLEWNIAK, F. JEANMOUGIN, AND D. G. HIGGINS. 1997. The CLUSTAL\_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25:4876–4882.
- THOMPSON, J. D., F. PLEWNIAK, AND O. POCH. 1999. A comprehensive comparison of multiple sequence alignment programs. *Nucleic Acids Research* 27:2682–2690.
- VÁZQUEZ-MIRANDA, H., A. G. NAVARRO-SIGÜENZA, AND K. E. OMLAND. 2009. Phylogeography of the Rufous-naped Wren complex (*Campylorhynchus rufinucha*): speciation and hybridization in Mesoamerica. *Auk* 126, in press.
- WEBB, D. M., AND W. S. MOORE. 2005. A phylogenetic analysis of woodpeckers and their allies using 12S, Cyt b, and COI nucleotide sequences (class Aves; order Piciformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36:233–248.
- WEIR, J. T., AND D. SCHLUTER. 2008. Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology* 17:2321–2328.
- WHEELER, Q. D., AND N. I. PLATNICK. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick), p. 55–69. *In* Q. D. Wheeler and R. Meier [EDS.], *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York.
- WINKLER, H., AND D. A. CHRISTIE. 2002. Family Picidae (woodpeckers), p. 296–555. *In* J. del Hoyo, A. Elliot, and J. Sargatal [EDS.], *Handbook of the birds of the world*. Lynx Edicions, Barcelona.
- ZINK, R. M., R. C. BLACKWELL-RAGO, AND F. RONQUIST. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 267:497–503.

## CAPÍTULO II

### **Variación geográfica en la morfología de las poblaciones del complejo *carolinus- aurifrons- santacruz* (Aves: Picidae: *Melanerpes*).**

*Erick A. García-Trejo*<sup>1,2</sup>, *Alejandro Gordillo Martínez*<sup>1</sup> y *Adolfo G. Navarro- Sigüenza*<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, D.F. 04510, México

<sup>2</sup> Corresponding author: [erickgarcia5@gmail.com](mailto:erickgarcia5@gmail.com)



**Resumen.-** Se analizaron los patrones de la variación geográfica en caracteres morfológicos y de coloración dentro de las poblaciones del grupo de especies de *Melanerpes carolinus* – *M. aurifrons* - *M. santacruzi*, un grupo de especies estrechamente relacionadas. Se analizaron en total 14 caracteres, seis merísticos y ocho de coloración con el objeto de probar si los agrupamientos obtenidos con un análisis de DNA mitocondrial previo, predecían la variación geográfica de estos caracteres. Se usaron un total de 1,146 ejemplares agrupados en 24 unidades geográficas operativas. Los análisis revelaron la existencia de un patrón de “salto de rana” o “leapfrog” para varios caracteres de coloración, mientras que los caracteres merísticos revelaron la existencia de convergencias evolutivas en las tres especies. Estos análisis mostraron la separación de las poblaciones en cinco grupos diagnosticables por una combinación de caracteres, uno que corresponde a las poblaciones de *M. carolinus*, uno a las poblaciones de *M. aurifrons* y tres grupos que corresponden a las poblaciones de *M. santacruzi*. La separación de los tres taxones fue recuperada en un análisis molecular previo, no así la fragmentación de *M. santacruzi*. Debido a lo anterior los cinco grupos pueden ser reconocidos como especies filogenéticas. Las poblaciones insulares de Roatán-Barbareta (*M. s. canescens*) y Utila (*M. s. insulanus*), a pesar de ser muy cercanas, muestran diferencias en varios caracteres entre sí y similitudes con grupos continentales, sin embargo la falta de evidencia molecular las excluye de más recomendaciones taxonómicas. Se propone un arreglo taxonómico nuevo y se hacen recomendaciones para estudios a futuro del grupo.

**Palabras Clave.** *Melanerpes aurifrons*, *M. carolinus*, *M. santacruzi*, variación geográfica, “leap-frog”, “salto de rana”, límites de especies.

## 1. Introducción

Los patrones de variación geográfica han sido históricamente documentados y analizados en ornitología desde hace más de medio siglo, inicialmente con la intención de enfatizar las variaciones fenotípicas dentro de diferentes poblaciones de una misma especie o de describir subespecies (Zink 1989). No obstante, la interpretación de estos patrones también ha sido fundamental para el entendimiento y el desarrollo de teorías en el campo de la especiación (Renssen 1984). De esta forma, se ha observado que diferentes especies de aves presentan patrones de variación concordantes, especialmente en la coloración del plumaje, con respecto a su distribución geográfica (Zink y Renssen 1986, Rojas-Soto 2003). Como resultado de lo anterior, la suma de los patrones de la variación geográfica de diferentes especies representan diferentes reglas ecogeográficas, como la regla de Gloger (la tendencia de las poblaciones de áreas más húmedas a tener una mayor pigmentación que las poblaciones conespecíficas de áreas menos húmedas) o la descripción de patrones generales como el patrón de “salto de rana” (Renssen 1984), lo que sugiere la presencia de una causa u origen común para la variación (Rojas-Soto 2003).

De esta manera, muchos estudios sólo se enfocaban en algunos aspectos de la variación de las poblaciones, ya sea en la morfología o la coloración del plumaje, sin considerar las variaciones en conjunto de toda el área de distribución de los taxones analizados. Como resultado, diversos estudios de variación geográfica se limitaron únicamente a la descripción de nuevos taxones subespecíficos considerando ciertos caracteres en lugar de considerar una visión más amplia de la variación (Zink y Renssen 1986). En muchos casos estos taxones han resultado ser artificiales, más que grupos naturales (e. g. Rojas-Soto 2003, Cortés-Rodríguez *et al.* 2008, Vázquez-Miranda *et al.* 2009).

Por otra parte, muchos estudios evolutivos de variación geográfica se basan en dos supuestos: 1) que las diferencias geográficas representan la adaptación de las poblaciones a variaciones ambientales locales y 2) que la diferenciación geográfica es un estadio previo en el proceso de especiación (Zink 1989). Sin embargo, para otros autores la variación geográfica es a menudo una consecuencia, no un prerrequisito, de la especiación. Bajo dicha visión, la variación geográfica en una especie biológica politípica representa la existencia de más de una unidad evolutiva [*i. e.* especie filogenética] (Cracraft 1983, Zink y Renssen 1986). Así mismo, algunos autores señalan que la

variación geográfica no necesariamente se debe a adaptaciones locales de algunos caracteres, sino que son resultado de procesos que involucran la adaptación de muchos caracteres a una variedad de factores ambientales interdependientes (Sokal y Rinkel 1963, Zink 1989, Rojas-Soto 2003).

Recientemente los análisis de variación geográfica han considerado técnicas de análisis tanto univariadas como multivariadas con las cuales se puedan analizar muchos caracteres a la vez; ello, para, de esta forma contar con una herramienta más confiable para contar con bases sólidas para entender el origen de dichas diferencias geográficas y clarificar el estatus taxonómico de las diferentes poblaciones y/o especies (Zink 1989, Johnson 2002, Sánchez-González *et al.* 2007, Rising *et al.* 2009). Un objetivo importante del estudio de la variación geográfica es el entender cómo se relaciona con la especiación y qué grupos pueden ser considerados unidades evolutivas (*i.e.* especies) en estudios, históricos, ecológicos, etc. El estudio de la variación geográfica puede contribuir a clarificar los límites de especies en taxones politípicos y lo que debe ser considerado una unidad evolutiva mínima diagnosticable (Zink y Remsen 1986, Rojas-Soto 2003).

Los carpinteros *Melanerpes carolinus*, *M. aurifrons* y *M. santacruzi* conforman un grupo de especies estrechamente relacionadas que presentan una alta similitud morfológica (García-Trejo *et al.* 2009). No obstante, se ha detectado una alta variabilidad dentro del recientemente propuesto *Melanerpes santacruzi*, el cual se encontraba originalmente clasificado como una subespecie de *M. aurifrons*, debido a la mencionada similitud morfológica y a que se presentan zonas de contacto entre los tres taxones. Así, para comprender los límites de especies dentro de este grupo es crítico evaluar los patrones de variación geográfica de los tres taxones. Selander y Giller (1963) resumieron los patrones de variación geográfica de este grupo y de otras especies del género *Centurus* (ahora considerado un sinónimo de *Melanerpes*). Analizaron a profundidad los patrones de variación del complejo con base en análisis cuantitativos, incluyendo tanto caracteres de coloración como morfométricos, y consideraron a la variación como un estadio previo a la especiación. Por tanto, reconocieron a *M. aurifrons* como una sola especie altamente politípica, con base en ligas reproductivas entre las diferentes formas, intergradación en zonas de contacto y la variación clinal de algunas poblaciones, especialmente de *M. a. grateloupensis*. Así, *M. santacruzi* fue considerado un grupo de subespecies dentro de *M. "aurifrons"*. Finalmente, Selander y Giller reconocieron cinco subespecies para las poblaciones continentales de esta especie, aunque no consideraron a las poblaciones insulares; señalan además la posible relación específica del complejo

*M. "aurifrons"* con la especie norteamericana *M. carolinus*, debido a la zona de simpatria en el centro de Texas, así como la separación específica de *M. hoffmannii* del complejo *aurifrons*.

Short (1982) reconoció las cinco subespecies continentales propuestas por Selander y Giller (1963) pero adicionalmente reconoció cuatro subespecies insulares (entre ellas *M. a. leei* de la Isla Cozumel), y reconoce a la subespecie *pauper* de la costa del Caribe de Honduras. Así mismo sugiere que el complejo *M. "aurifrons"*, y *M. carolinus*, junto con *M. hoffmanni*, *M. uropygialis* y *M. superciliaris* forman una "superespecie" que denomina *M. [carolinus]*. Este esquema es el que ha perdurado más tiempo y actualmente el reconocido por AOU (1998) aunque, como se mencionó anteriormente, en un tratamiento más actual Winkler y Christie (2002) reconocen 12 subespecies. Por otro lado, algunos autores han tratado a este taxón como diferentes especies, tal es el caso de Ridgway (1914) quien reconoce cuatro diferentes especies, Howell y Webb (1995) a pesar de reconocer al taxón como una sola especie, señalan que se trata de un complejo de especies formado por al menos tres diferentes grupos. Recientemente Navarro-Sigüenza y Peterson (2004) consideran también la existencia de cuatro especies distintas, bajo un concepto filogenético/evolutivo de especie.

Finalmente García-Trejo et al. (2009), en un análisis filogenético con secuencias de mtDNA, identifican que el taxón actualmente reconocido como *M. "aurifrons"* en realidad está compuesto por dos diferentes unidades evolutivas, una que corresponde a las poblaciones nortañas y otra a las poblaciones tropicales, propuestas como *M. aurifrons* y *M. santacruzii*, respectivamente; así mismo que la relación de *M. carolinus* con estos dos taxones, es mucho más estrecha de lo que se pensaba, pues es el grupo hermano de *M. aurifrons (sensu stricto)*, mientras que *M. santacruzii* es el grupo hermano de los dos anteriores. Por lo anterior se decidió realizar el presente trabajo, cuyos objetivos son: 1) analizar los patrones de variación geográfica del grupo de especies *M. carolinus-M.aurifrons-M. santacruzii (sensu García-Trejo et al. 2009)* y reevaluar los límites de especies del complejo con base en dichos patrones, 2) comparar si los patrones de la variación geográfica corresponden con los clados obtenidos en el análisis molecular y 3) verificar si los patrones de variación concuerdan con las "subespecies" descritas de *M. santacruzii* o si éstas representan agrupaciones artificiales.

## 2. Métodos

*Muestreo taxonómico.* Se utilizaron un total de 1,146 ejemplares adultos de las tres especies analizadas, de estos 519 fueron de *M. aurifrons*, 552 de *M. santacruzi* y 75 de *M. carolinus*. Para los análisis merísticos fueron empleados 314 machos y 205 hembras de *M. aurifrons* y 292 machos y 260 hembras de *M. santacruzi*, mientras que para los análisis de coloración se usaron 298 machos y 198 hembras y 252 machos y 224 hembras de ambas especies respectivamente. Se utilizaron únicamente ejemplares adultos de ambos sexos para evitar variación debida a la edad, sin embargo, debido a la existencia de dimorfismo sexual en estas especies es posible que un componente de la variación se deba a las diferencias en tamaño entre hembras y machos, por lo que con el objeto de evaluar si existía algún componente de variación debida al sexo, se llevó a cabo una prueba de ANOVA para determinar si los diferentes análisis deben llevarse a cabo por separado para cada sexo (Zink y Remsen 1986). Para comprobar la edad y el sexo de los especímenes se consultó la información de las etiquetas (e. g. osificación del cráneo, tamaño de las gónadas, etc.), además se emplearon criterios del plumaje (Short 1982), y en caso de existir duda sobre la edad o el sexo de los ejemplares, éstos fueron excluidos de los análisis.

*Unidades geográficas operacionales.* Para facilitar el estudio de la variación geográfica, los ejemplares fueron agrupados en 24 Unidades Geográficas Operacionales (OGU's por sus siglas en inglés), que fueron delimitadas con base en la distribución de cada taxón y en la localidad de colecta de los especímenes, siguiendo los criterios de cercanía y continuidad geográfica; usando como límites eventos geográficos bien marcados (*i.e.* ríos, cadenas montañosas, etc.), tratando de cubrir la totalidad de la distribución conocida para el complejo (Figura 1, Cuadro 1). De igual forma se intentó incluir en la mayoría de las OGU al menos 10 individuos, aunque en algunos casos esto no fue posible, como se aprecia en el cuadro 1 (vale la pena mencionar que por esta razón se eliminó la OGU 16 Turneffe, pues sólo se contaba con dos especímenes, ambos hembras de esta localidad, por lo que no aparecen en el cuadro 1).

*Caracteres.*- Se analizaron seis variables merísticas: longitud de la cuerda alar (WNC), longitud del tarso (TAR), longitud de las rectrices centrales (TAIL) y longitud (BL), ancho (BW) y profundidad (BD) del pico, las tres mediciones fueron tomadas desde el borde anterior de los nostrilos a la punta del pico. Estas medidas fueron tomadas solo una vez con el objeto de minimizar el tiempo de medición en las colecciones extranjeras, por

lo que para evitar el sesgo debido al error de medición, previo a estas mediciones se hizo una estandarización practicando con una serie de 100 ejemplares, midiendo las seis diferentes variables tres veces y posteriormente para cada set de práctica se llevó a cabo una prueba de correlación de Producto-Momento de Pearson. Todas las mediciones fueron realizadas utilizando un vernier digital marca Mitutoyo™ Mod. CD-6”C con una exactitud de 0.01 mm, conectado a una computadora portátil. Adicionalmente se analizaron ocho caracteres cualitativos, que incluyen cuatro caracteres de coloración: color de la nuca, color de los copetes nasales, color del vientre, y coloración general del cuerpo (partes ventrales); así como cuatro patrones de coloración del plumaje: ancho del barrado de la espalda, patrón de coloración de la cola, unión nuca-corona, y unión frente-corona, estos últimos dos caracteres solo fueron analizados para machos. En general los caracteres usados en este estudio han sido los mismos caracteres usados en diferentes trabajos de sistemática del grupo (e. g. Wetmore 1948, Short 1982).

Los caracteres de coloración fueron agrupados en categorías discretas para obtener las frecuencias de los estados de carácter por OGU. Los colores de los cuatro caracteres de coloración fueron codificados usando la guía de colores de Smithe (1975), de esta forma se asignaron los estados de carácter para cada color de una manera objetiva utilizando las fichas de la guía y creando una serie de referencia a partir de los ejemplares. Así, con estos datos se hicieron gráficas de frecuencias para analizar su variación geográfica.

Cuadro 1. Resumen de los taxones y Unidades Geográficas Operacionales utilizadas en este trabajo.

No.	Acónimo	Nombre	Taxón	N machos/hembras
1	TX	Texas, USA	<i>M. aurifrons</i>	168/110
2	N MEX	Norte de México	<i>M. aurifrons</i>	45/25
3	S TAMPS	Sur de Tamaulipas	<i>M. aurifrons</i>	26/20
4	CENT MEX	Centro de México	<i>M. aurifrons</i>	46/28
5	SLP-VER	San Luis Potosí-Veracruz	<i>M. aurifrons</i>	16/10
6	JAL-MICH	Jalisco-Michoacán	<i>M. aurifrons</i>	13/12
7	GOLFO MEX	Planicie Costera del Golfo de México	<i>M. santacruzi dubius</i>	45/39
8	SE MEX	Sureste de México	<i>M. s. dubius</i>	21/10
9	YUC PEN	Península de Yucatán	<i>M. s. dubius</i>	44/42
10	COZUMEL	Isla Cozumel (México)	<i>M. s. leei</i>	20/15
11	ISTMO	Istmo de Tehuantepec	<i>M. s. polygrammus</i>	28/24
12	COSTA CHIS	Costa oeste de Chiapas	<i>M. s. polygrammus</i>	16/5
13	CENT CHIS	Centro de Chiapas	<i>M. s. polygrammus</i>	17/12
14	SE CHIS-S GUAT	Sureste de Chiapas-sur de Guatemala	<i>M. s. santacruzi</i>	45/50
15	CENT GUAT	Centro de Guatemala	<i>M. s. santacruzi</i>	15/20
17	SALV-HOND	El Salvador-sur de Honduras	<i>M. s. santacruzi</i>	13/11
18	N HOND	Norte de Honduras (costa del Caribe)	<i>M. s. pauper</i>	8/9
19	ROAT-BAR	Islas Roatán y Barbareta (Honduras)	<i>M. s. canescens</i>	15/20
20	UTILA	Isla de Utila (Honduras)	<i>M. s. insulanus</i>	5/3
22	NE USA	Noreste de EUA-sureste de Canadá	<i>M. carolinus</i>	3/3
23	MID WEST	Medio oeste, USA	<i>M. carolinus</i>	10/6
24	SE USA	Sureste de USA	<i>M. carolinus</i>	12/6
25	FLORIDA	Península de Florida, USA	<i>M. carolinus</i>	10/5
26	S USA	Sur de USA	<i>M. carolinus</i>	9/11

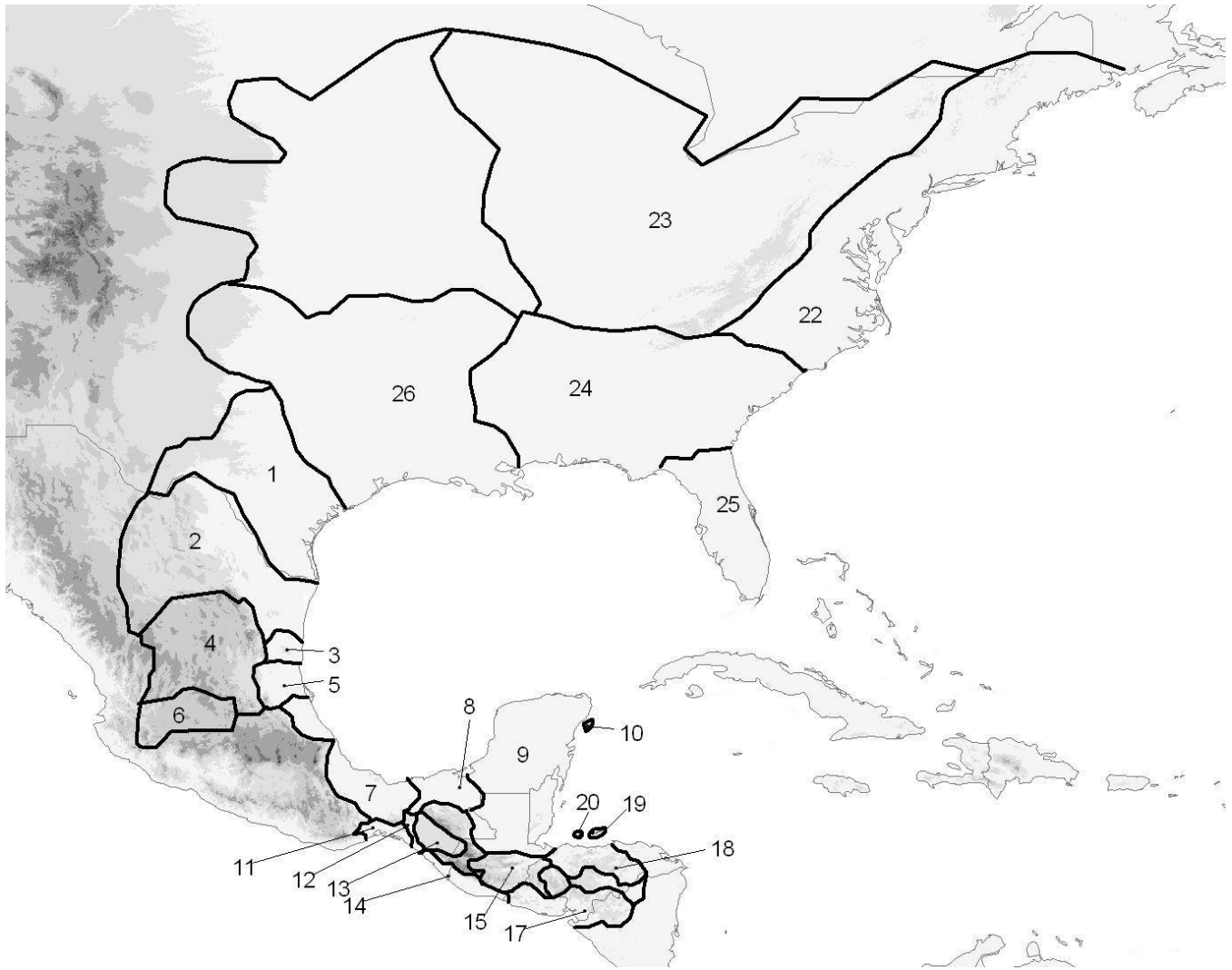


Figura 1. Distribución de las unidades geográficas operativas (OGU's) usadas en este estudio, los números de cada OGU se refieren a los usados en el cuadro 1.

*Análisis estadísticos.*- Todos los análisis estadísticos se hicieron en Statistica 6.0 (Statsoft 2001). Para eliminar sesgos debidos a la variación intrapoblacional, se utilizaron los valores promedio por OGU para las variables merísticas, utilizando el mayor número posible de ejemplares por OGU (Zink y Remsen 1986). Para analizar la variación en cada carácter individual, se analizaron las medias de cada carácter por OGU, ordenando de norte a sur y de este a oeste para facilitar el análisis espacial de los datos; de esta forma se puede apreciar la tendencia general de cada variable con respecto al espacio geográfico. Para analizar si las diferencias de tamaño entre los sexos son significativas se llevo a cabo una prueba de ANOVA factorial por OGU, de ser así todos los análisis estadísticos se deben realizar por separado para machos y hembras (Crisci y López-



Armengol 1983, Zink y Remsen 1986). Para verificar que las variables merísticas por OGU tuvieran una distribución normal, se llevó a cabo una prueba de Kolmogorov-Smirnov (Townend 2002). También se realizó una prueba de producto-momento de Pearson para conocer si existían variables correlacionadas, en caso de encontrarse variables que presenten una alta correlación, las variables redundantes deben ser eliminadas del análisis (Zink y Remsen 1986, Townend 2002).

Por otro lado, para analizar las similitudes fenéticas entre las OGU's se generó una matriz de distancia utilizando el coeficiente de distancia taxonómica y de Manhattan como medidas de similitud utilizando los valores de las medias por OGU, a partir de la cual se llevó a cabo un análisis de agrupamiento con el método de agrupamiento pareado no ponderado o UPGMA, por sus siglas en Inglés (Sneath y Sokal 1973) utilizando el programa NTSYS Ver. 2.02c (Rohlf 1997). De igual forma, también se realizó un análisis de agrupamiento de UPGMA para los caracteres de coloración, utilizando una matriz de distancias basada en la frecuencia de aparición de los estados de carácter, usando los mismos coeficientes de distancia usados para el análisis de los caracteres merísticos. Finalmente se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) para analizar la variación geográfica de los caracteres morfométricos en conjunto y determinar las agrupaciones principales entre las OGU. Estas dos últimas técnicas (análisis de agrupamiento y PCA) son complementarias, pues el PCA provee una visualización general de los agrupamientos principales, mientras que el UPGMA revela similitudes en la longitud de las ramas (Sneath y Sokal 1973, Crisci y López-Armengol 1983, Sánchez-González *et al.* 2007).

### **3. Resultados.**

#### ***3.1 Análisis de caracteres merísticos.***

Con base a los resultados obtenidos de la prueba de Kolmogorov-Smirnoff, todos los caracteres merísticos se distribuyeron de forma normal ( $p < 0.05$ ), por lo que se analizaron con métodos paramétricos. La prueba de correlación indicó que no existía redundancia entre las diferentes variables ( $r = 0.8$   $p < 0.05$ ), tanto para machos como para hembras, por lo que se utilizaron todas las variables merísticas en los análisis sucesivos. Las pruebas de ANOVA indicaron que hay diferencias significativas en el tamaño entre los sexos y entre las OGU's (Wilks 0.83,  $p = 0.023$ ), por lo que los análisis morfométricos se llevaron a cabo por separado para cada sexo por OGU. No obstante, solo se presentan

los resultados obtenidos para los machos debido a que los resultados de los análisis para las hembras difirieron muy poco, además de que fue mayor el tamaño de muestra para machos (650/496).

Se graficaron las medias de las seis variables por OGU para identificar si existía alguna tendencia general o clinas para cada variable. En la Figura 2 se presentan los datos, ordenados en un arreglo norte-sur y este-oeste para facilitar su visualización. Los caracteres que en general reflejan el tamaño corporal, no muestran una tendencia general para la totalidad de las OGU, aunque se observan la formación de cuatro grupos geográficos y algunas tendencias particulares al interior de éstos.

En primer lugar se observa la separación de las OGU's de *M. carolinus* OGU's (22 a 26), las cuales presentan valores bajos para la mayoría de las variables (Figs. 2a, b, c, y e), excepto para la cuerda alar (WNC) y la cola (TAIL) (Figs. 2d y f). En general, estas poblaciones son similares en tamaño, pues no se aprecian grandes cambios o variaciones entre las variables excepto para BD y TAIL (Figs. 2c, f). Así mismo, hay similitud entre este grupo y las poblaciones de *M. santacruzi* en las OGU's desde el Golfo de México hasta la isla de Utila (7 a 20) para las caracteres de longitud del pico (Fig. 2a) y tarso (Fig. 2f). Un segundo grupo se forma por las poblaciones de *M. aurifrons*, desde Texas hasta Jalisco-Michoacán (OGU's 1 a 6), se aprecian muy similares entre sí y de nuevo con poca variabilidad entre ellas. Estas son las poblaciones que presentan el mayor tamaño de la longitud y ancho del pico (Figs. 2a y b), adicionalmente también presentan valores altos para la cuerda alar y el tarso (Figs. 2d y f), por lo que la combinación de estas cuatro variables sugiere que este grupo es el de mayor talla.

Por otro lado se observa un grupo formado por ciertas poblaciones de *M. santacruzi*, incluyendo las del Istmo de Tehuantepec y centro de Chiapas (OGU's 11-13), Centroamérica (OGU's 14-18) e Islas de la Bahía de Honduras, Utila y Roatán (OGU's 19-20). Dicho grupo presenta los valores más pequeños para diferentes variables como la longitud del pico y el tarso (Figs. 2a y 2e), sugiriendo que se trata de aves más pequeñas que las poblaciones de *M. aurifrons* y del este de México, pero similares en tamaño a las poblaciones de *M. carolinus*. Adicionalmente, este grupo de poblaciones es el que presenta la mayor variabilidad del complejo. En contraste se aprecia un segundo grupo formado por poblaciones de *M. santacruzi*, del este de México y la península de Yucatán incluyendo la Isla Cozumel (OGU's 7 a 10), el cual presenta un patrón clinal que aumenta de norte a sur para diferentes variables (Fig. 2a-c, e-f). Vale la pena mencionar que de este grupo la población de Cozumel presenta los valores más altos, en general de todas

las poblaciones analizadas, para casi todas la variables, muy similar a los valores que se observan en *M. aurifrons*.

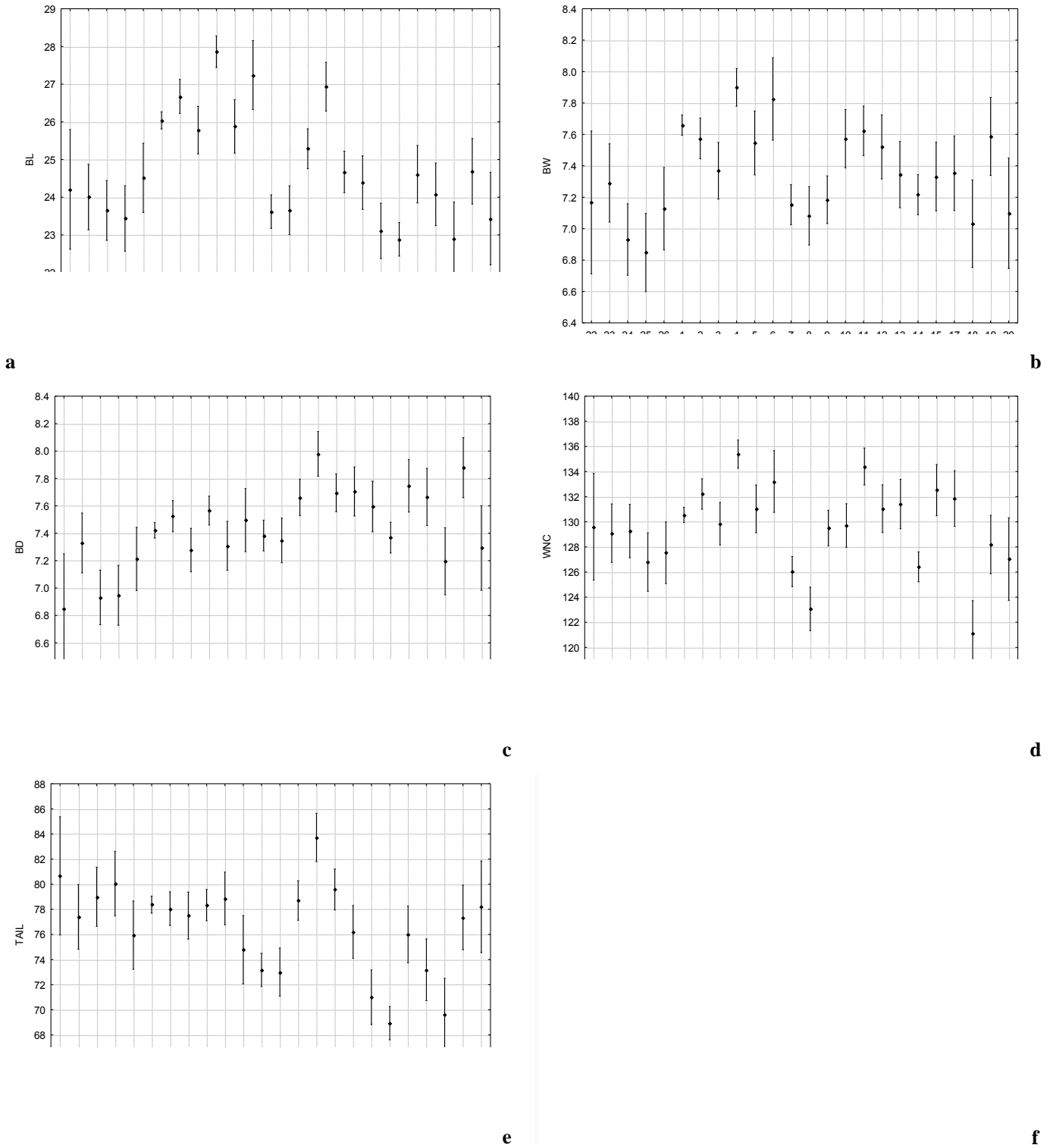


Figura 2. Valores promedio (♦) y error estándar (bigote) por OGU para los caracteres merísticos. Los números de de las OGU's se refieren a los usados en el cuadro 1.

En general los individuos de las poblaciones de *M. aurifrons* y las poblaciones de *M. santacruzi* del este de México, resultaron ser los más grandes en varias características de longitud y ancho de pico (Figs 2a y b), cuerda alar (Fig 2d) y cola (Fig 2e), alcanzando su máximo en la OGU 10, Isla Cozumel. Por otro lado, los individuos más pequeños son los de las poblaciones centroamericanas de *M. santacruzi* desde el Istmo de Tehuantepec hasta las islas de la Bahía en Honduras (OGUs 11 a 20), donde se presenta una tendencia de decremento-incremento para las caracteres de ancho de pico (Fig 2b), longitud de cola (Fig 2e), tarso (Fig 2f). Por su parte las poblaciones de *M. carolinus* también muestran valores pequeños para diferentes variables (Figs. 2b y 2c), pero son ligeramente mayores que los de *M. santacruzi*.

Para el análisis de componentes principales (PCA) se presentan los primeros dos componentes que, en conjunto explican el 80.34% de la variación total, mientras que si se incluye al componente 3 se explica hasta un 88.5% de la variación (Cuadro 2). En este caso los caracteres que aportan la mayor parte de la variación son la longitud y ancho del pico y en seguida la longitud del tarso, cuerda alar y longitud de la cola (Cuadro 2), es decir los que hacen referencia al tamaño. Sin embargo el siguiente carácter que aporta información es el de profundidad del pico (Cuadro 2), lo que quiere decir que, aunque el tamaño explica la mayor parte de la variación, la forma del pico también es importante para la formación de grupos en el PCA.

<b>Variable</b>	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>	<b>Componente 3</b>
Longitud del pico (BL)	<b>-0.455769</b>	-0.208473	0.194101
Ancho del pico (BW)	<b>-0.468868</b>	0.175531	0.402466
Profundidad del pico (BD)	-0.352786	<b>0.521726</b>	-0.628401
Cuerda alar (WNC)	<b>-0.422313</b>	-0.112666	0.371400
Longitud del tarso (TAR)	<b>-0.463300</b>	0.132447	-0.221797
Longitud de la cola (TAIL)	-0.234488	<b>-0.789490</b>	-0.467255
Eigen valor	3.743200	1.077240	0.490425
% Total de varianza	62.38666	17.95400	8.17376
Eigen valor acumulado	3.743200	4.820440	5.310865
% Acumulado	62.3867	80.3407	88.5144

Cuadro 2. Factores de carga y eigen valores para los componentes obtenidos en el PCA. Se resaltan en negritas los valores que explican la mayor cantidad de variación.

El PCA reveló la existencia de al menos cuatro grupos que no presentan una concordancia geográfica o que no coinciden con la estructura taxonómica (Fig. 3). De acuerdo con ésto se puede apreciar un grupo heterogéneo (rojo) de poblaciones de *M.*

*aurifrons*, y *M. santacruzi* (del este de México y Centroamérica (Fig. 3). En este grupo se encuentran las poblaciones que presentan los valores más altos para diversas variables. En un segundo agrupamiento (verde) se incluyen poblaciones de *M. santacruzi* únicamente, sin embargo son geográficamente distantes mientras que las poblaciones más cercanas a estas se encuentran incluidas en otros grupos (Fig. 3). Este agrupamiento incluye las poblaciones del Golfo y sureste de México y de Centroamérica (centro y sureste de Chiapas, El Salvador-Honduras y norte de Honduras), donde las poblaciones geográficamente más cercanas se encuentran agrupadas con las poblaciones de *M. aurifrons*.

Un tercer grupo (negro), está formado sólo por poblaciones de *M. carolinus* (SEUSA, NEUSA y FL), en este caso se trata de las poblaciones que presentaron los valores más pequeños para la mayoría de las variables, mientras que el resto de las poblaciones de esta especie (MIDWEST y S USA) forman otro agrupamiento (azul) con la población de la Isla Utila, Honduras (*M. santacruzi*) (Fig. 3). En adición a lo anterior, también se aprecia un comportamiento clinal para las OGU's; Golfo de México, SE México, península de Yucatán e Isla Cozumel, del este de México (*M. Santacruzi* flechas rojas), que se encuentran agrupadas en diferentes grupos pero que evidencian un cambio gradual en tamaño a lo largo de su distribución alcanzando su máximo en Cozumel (Figs. 2 y 3).

Se obtuvo un fenograma a partir de los valores promedio por OGU para las seis variables merísticas, utilizando los coeficientes de distancia Manhattan y distancia taxonómica, ambos análisis arrojaron como resultado una topología similar. Sin embargo, éste mostró agrupamientos de poblaciones heterogéneas, por lo que respecta a la distribución geográfica. Así mismo, tampoco se obtuvo un agrupamiento congruente con las especies del complejo (Figura 4).

La estructura del fenograma revela siete agrupaciones mayores. Por un lado se aprecia un primer grupo bastante heterogéneo y con poca concordancia geográfica, en general éste concentra a las poblaciones que tienen las mayores tallas. Este grupo está formado en su mayoría por las poblaciones *M. aurifrons*, aunque también incluye a la población de la Península de Yucatán (*M. santacruzi*) con niveles de similitud altos (Fig. 4). Cabe destacar que la población de Texas resulta más similar, en morfometría, a la de SLP-Veracruz, que a su población vecina del norte de México o a las poblaciones de *M. carolinus*, más cercanas geográficamente (Fig. 4).

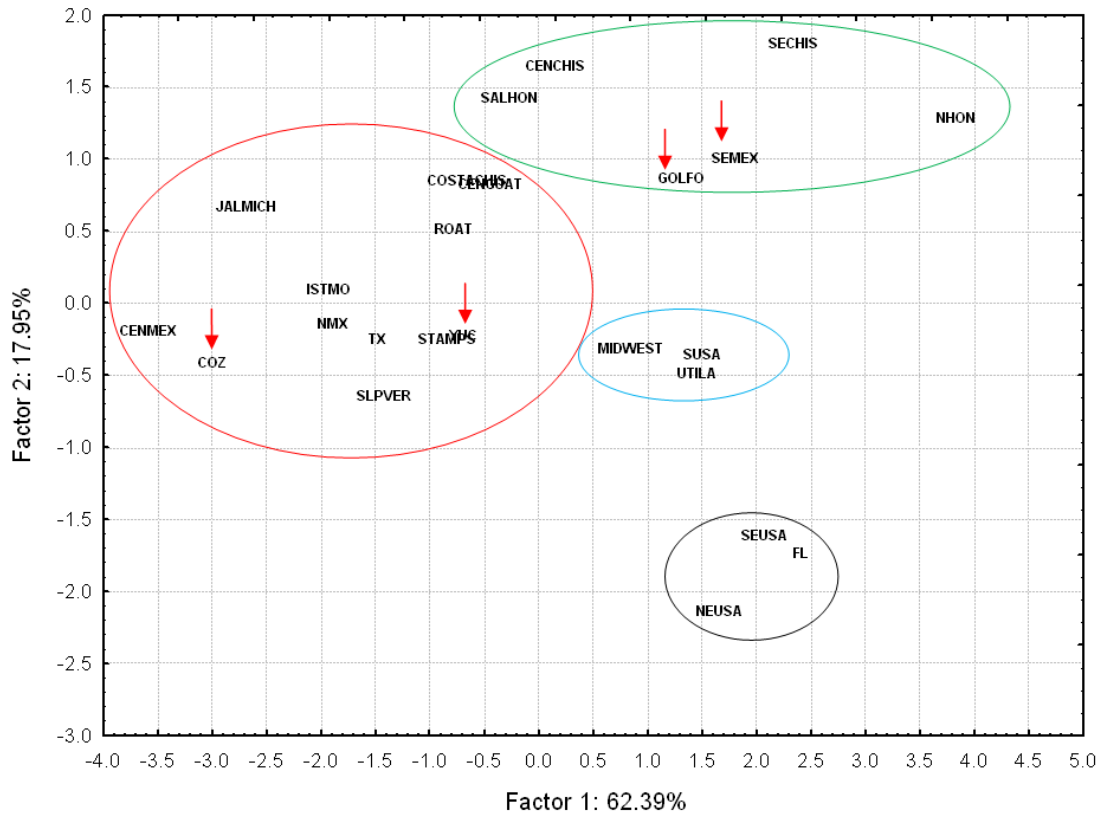


Figura 3. Análisis de componentes principales, se presentan los componentes 1 y 2. Los acrónimos de las OGU's se refieren a los usados en el cuadro 1. Las flechas señalan un grupo de poblaciones de *M. santacruxi* en donde se aprecia un incremento clinal de tamaño.

El segundo grupo incluye a las poblaciones de *M. carolinus* (excepto la OGU S USA) y las poblaciones insulares de Utila y Roatán-Barbareta de *M. santacruxi* (Fig. 4). Al interior de este agrupamiento se forman dos subgrupos, uno en donde la mayor similitud la presentan las poblaciones de Utila y Florida y otro donde la mayor afinidad se presenta entre Roatán-Barbareta y la población del Medio-oeste de los EU (Fig. 4).

El siguiente grupo sólo lo conforman las poblaciones del Golfo de México (*M. santacruxi*) y sur de EU (S USA, *M. carolinus*), mientras que el cuarto grupo está formado por poblaciones de *M. santacruxi* (Centroamérica) y de *M. aurifrons* (JAL-MICH), donde de nuevo no hay congruencia geográfica (Fig. 4). El quinto grupo está formado por las poblaciones, centro de México (*M. aurifrons*) e Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*), mientras que la siguiente agrupación incluye a la población de Isla Cozumel (*M. s. leei* Fig. 4). Finalmente, la última agrupación, que resulta ser la más disímil del complejo, se encuentra formada por las poblaciones del sureste de México (*M.*

*s. dubius*), norte de Honduras (*M. s. pauper*) y SE de Chiapas-S de Guatemala (*M. s. santacruzi* Fig. 4).

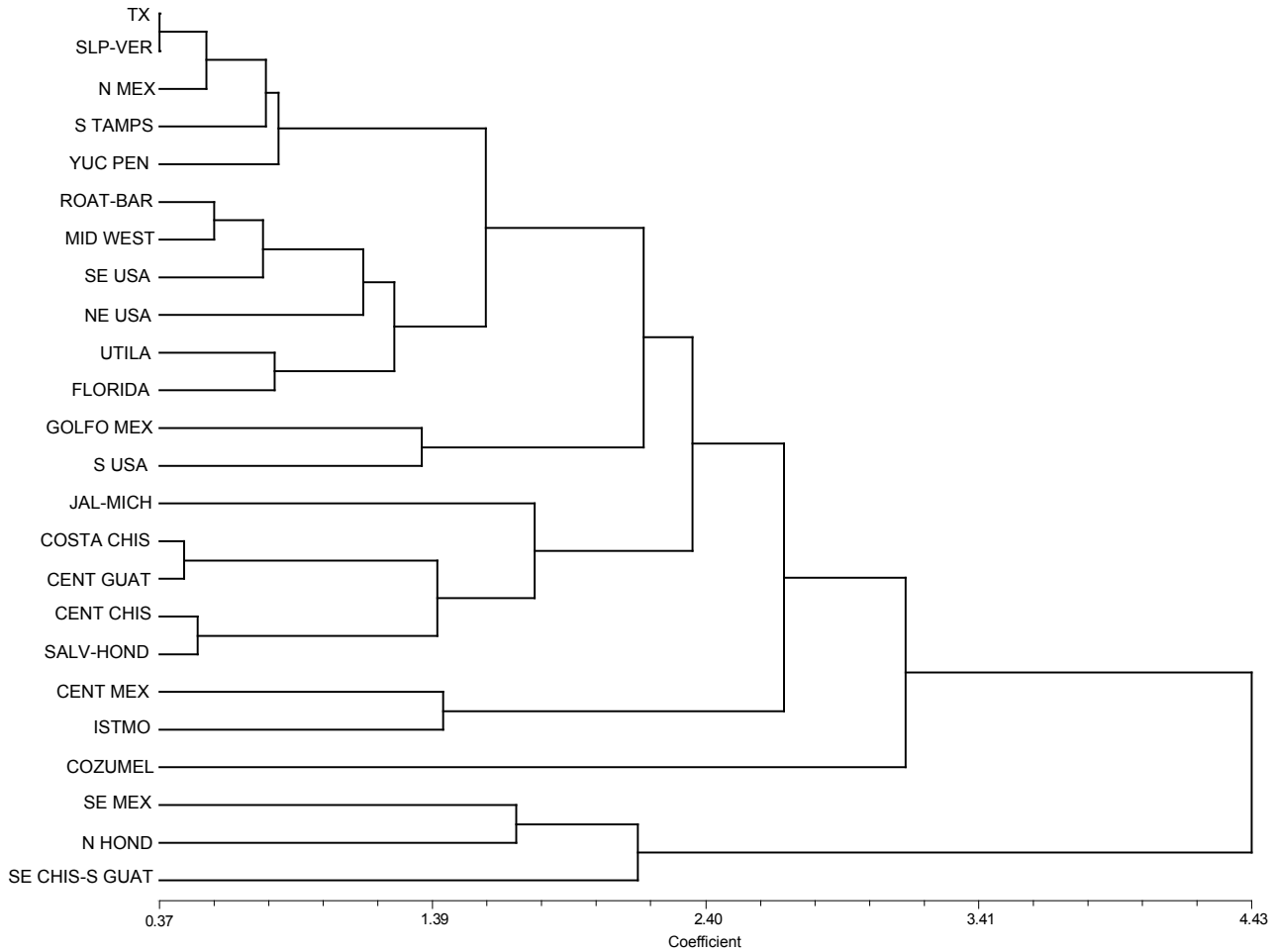


Figura 4. Fenograma de los caracteres morfométricos  $r=0.81274$ . Los acrónimos de las OGU's se refieren a los usados en el cuadro 1.

### 3.2 Análisis de caracteres de coloración

La coloración de la nuca (Fig. 5a) muestra un patrón de “salto de rana” (“leap-frog” en Inglés, Remsen 1984), para los caracteres más frecuentes. El color rojo aparece en las poblaciones de *M. carolinus* en Norteamérica; pero desaparece en las poblaciones de *M. aurifrons* en Texas (TX) donde ambas especies son simpátricas (Fig. 5). El color rojo vuelve a aparecer en las poblaciones de *M. santacruzi dubius* del Golfo de México hasta la Isla Cozumel (*M. s. leei*), luego saltando a las poblaciones de Centroamérica (*M. s. santacruzi*) incluyendo las islas de la Bahía; Roatán-Barbareta y Utila (*M. s. canescens*, *M. s. insulanus* Fig. 5). Por otra parte, los estados amarillo y anaranjado, presentes y

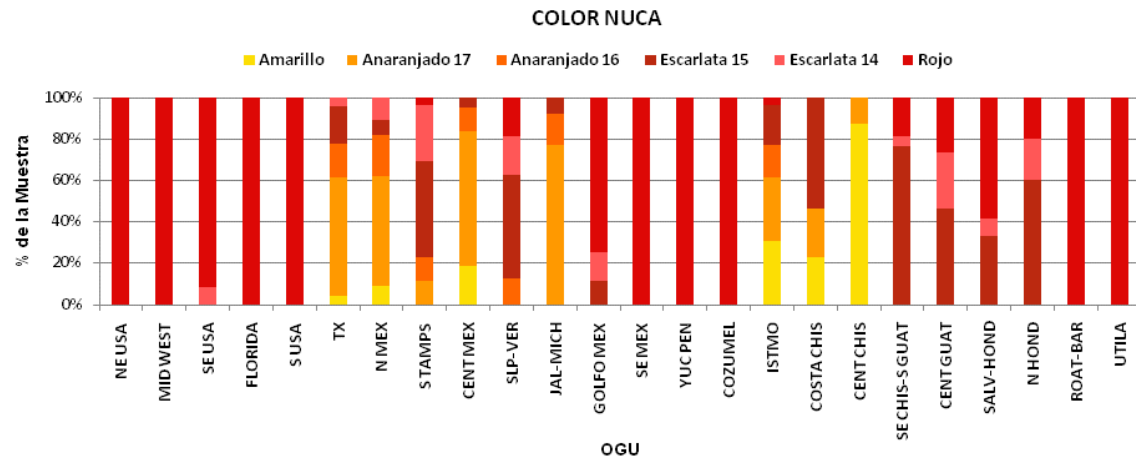
dominantes en las poblaciones de *M. aurifrons* (desde Texas y hasta el centro de México), aparecen por última vez en la población de Jalisco-Michoacán y son reemplazados por el color rojo en las poblaciones de *M. santacruzii dubius* y *leei* del Golfo de México (Fig. 5). Sin embargo, los colores amarillo y anaranjado vuelven a aparecer en las poblaciones del Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*), para desaparecer de nuevo en las poblaciones de *M. s. santacruzii* (Centroamérica Fig. 5). En este caso, el único estado de carácter que se encuentra fijo en alguna población es el color rojo. Así, para las poblaciones de *M. s. dubius* la nuca de color rojo se encuentra fija en las OGU's sureste de México y península de Yucatán, y para *M. s. leei* (Cozumel), y en las dos subespecies insulares de Honduras, *M. s. canescens* (Roatán-Barbarteta) y *M. s. insulanus* (Utila), mientras que para *M. carolinus* se encuentra fijo en casi todas las poblaciones, con la sola excepción del sureste de Estados Unidos. Por otro lado, los estados anaranjado y amarillo no se encuentran fijos en ninguna población, aunque el amarillo se encuentra con una proporción del 90% en la población del centro de Chiapas y el anaranjado con una proporción del 80% en Jalisco-Michoacán (Fig. 5). No obstante es evidente que ambos estados se presentan con una alta frecuencia en las diferentes poblaciones en donde aparecen.

Con respecto a la coloración de los copetes nasales (Fig. 5b), de nuevo se presenta el patrón de “salto de rana” (Remsen 1984), pero es mucho más evidente que en el caso anterior y en general el comportamiento de este carácter concuerda con el carácter el color de la nuca (Fig. 5a). Los copetes nasales de color rojo se encuentran presentes siempre en poblaciones que tienen la nuca de color rojo; por otro lado los copetes de color amarillo en general se presentan en poblaciones que tienen la nuca de color amarillo o anaranjada (Figs. 5a y b).

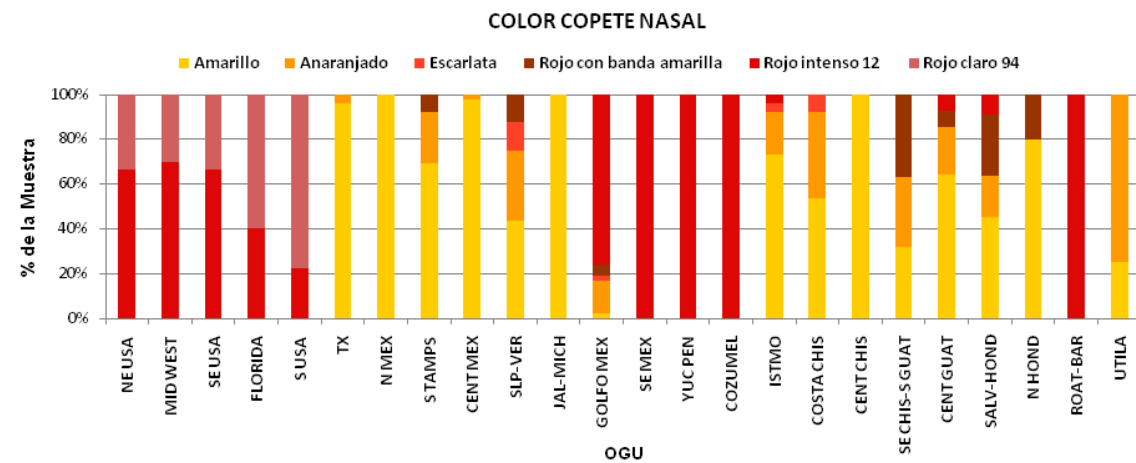
Así, nuevamente las poblaciones de *M. carolinus* presentan copetes nasales rojos (colores rojo y rojo claro), saltando para aparecer hasta las poblaciones de *M. s. dubius* y *leei* (Fig. 5b), y de nuevo hay un salto de este estado de carácter hasta la población de Roatán-Barbarteta, aunque hay presencia de copetes rojos en algunas poblaciones centroamericanas de *M. santacruzii*, pero en muy baja frecuencia (Fig. 5b). Por otro lado la coloración amarillo-anaranjada es dominante en las poblaciones de *M. aurifrons*, desapareciendo en las poblaciones adyacentes, para aparecer de nuevo en el Istmo de Tehuantepec hasta el centro de Chiapas, y en las poblaciones centroamericanas en donde es dominante, pero hay la presencia de los colores rojo y escarlata en frecuencias



del 20 o 30% (Fig. 5b). Finalmente, desaparece en la población insular de Utila y vuelve a aparecer en las Islas de Roatán-Barbarena.



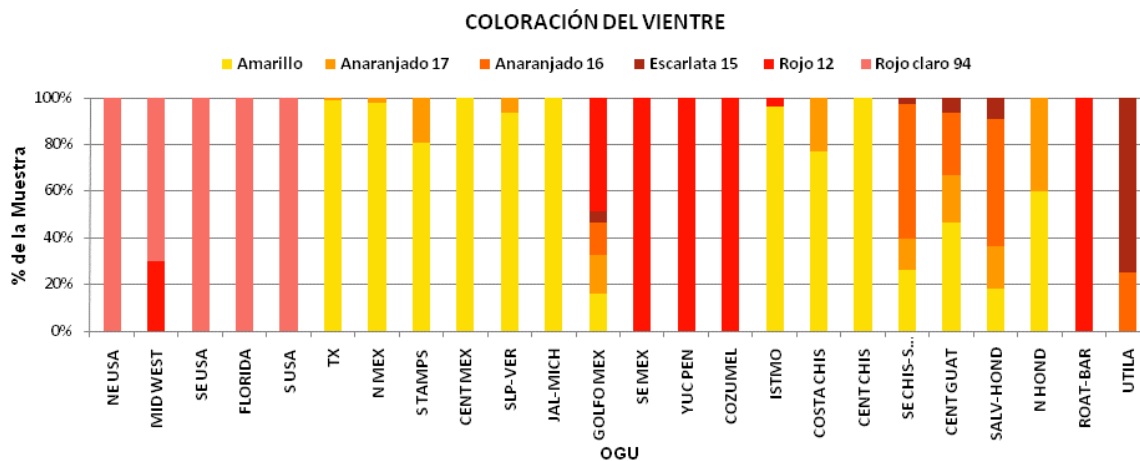
**a**



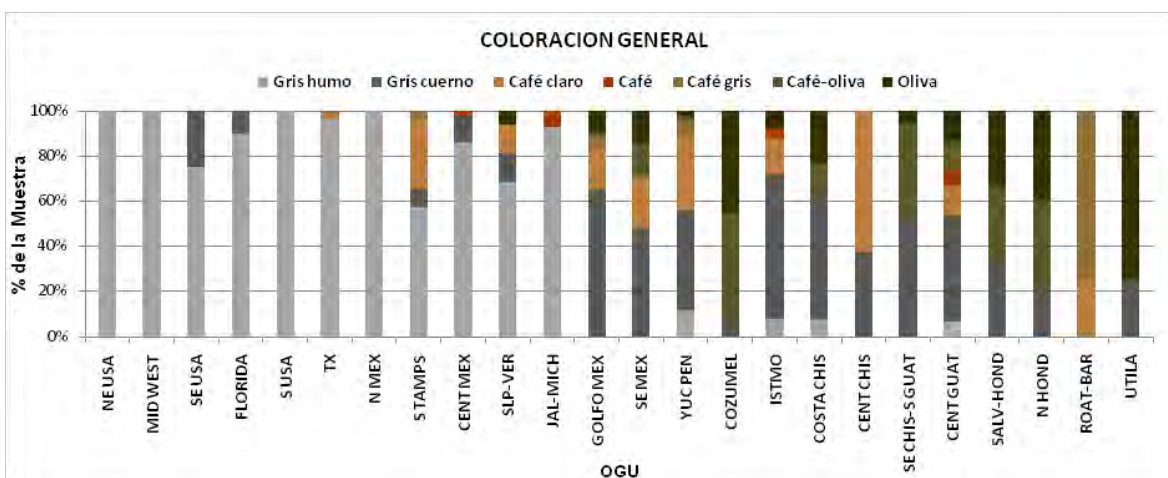
**b**

Figura 5. Frecuencias de los patrones de coloración para los machos del complejo, expresadas en porcentaje de la muestra total examinada a) color de la nuca b) coloración de los copetes nasales.

Al igual que en el color de la nuca, son pocas las poblaciones en donde hay algún estado de carácter fijo, en este caso solo las poblaciones centro de México y centro Chiapas presentan la fijación del color amarillo, mientras que las poblaciones SE México, península de Yucatán e Isla Cozumel, así como en la población insular de Roatán-Barbarena el carácter fijo es el color rojo.



**a**



**b**

Figura 6. Frecuencias de los patrones de coloración para los machos del complejo, expresadas en porcentaje de la muestra total examinada a) Coloración del vientre b) Coloración general del cuerpo.

El color del vientre varía de manera muy similar a los caracteres anteriores (Fig. 6a). De nuevo se presenta un patrón de salto de rana para los colores dominantes amarillo, anaranjado y rojo intenso. Las poblaciones de *M. carolinus* presentan una coloración rojo claro casi en su totalidad, solo en la población del Medio-oeste se presenta una baja proporción del color rojo intenso (Fig. 6a). Por su parte todas las poblaciones de *M. aurifrons* (desde Texas hasta Jalisco-Michoacán) presentan la coloración amarilla como la condición dominante, desapareciendo en la población *M. s. dubius* del Golfo de México para volver a aparecer en *M. s. polygrammus* del Istmo de Tehuantepec, *M. s. santacruzii* del SE de Chiapas y S de Guatemala, y *M. s. pauper* en el norte de Honduras (Fig. 6a). Cabe destacar que, mientras que el color amarillo es dominante en las

poblaciones del Istmo de Tehuantepec, es reemplazado de forma gradual por el color anaranjado, como el color dominante en Centroamérica, desde el SE de Chiapas hasta el norte de Honduras (Fig. 6a). Para estos tres caracteres, color de la nuca, de los copetes nasales y del vientre la población del Golfo de México presenta la transición de los colores amarillo-anaranjados a rojo intenso, aunque este último es el dominante.

Con respecto a la coloración general del cuerpo no se aprecia un patrón de saltos, como ocurre con los caracteres anteriores, sino que existe una tendencia a oscurecerse conforme la latitud disminuye, se aprecia un cambio gradual de los colores grisáceos a los oliváceos (Fig. 6b y 7). Por lo cual, las poblaciones de hábitats más húmedos parecen ser los que presentan la coloración general más pigmentada. Para la coloración general del cuerpo se puede identificar tres grupos de colores, los grises, los café y los oliváceos. En este caso. El color gris humo es el dominante, tanto para las poblaciones de *M. carolinus* como para las de *M. aurifrons* del noreste de Estados Unidos a Jalisco-Michoacán en México (Fig 6b). El color gris prácticamente desaparece de las poblaciones al sur de Michoacán, solo volviendo a aparecer en saltos con frecuencias menores al 10% en las poblaciones de la península de Yucatán (*M. s. dubius*), el Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*) y el centro de Guatemala (*M. s. santacruzii*) (Fig 6b).

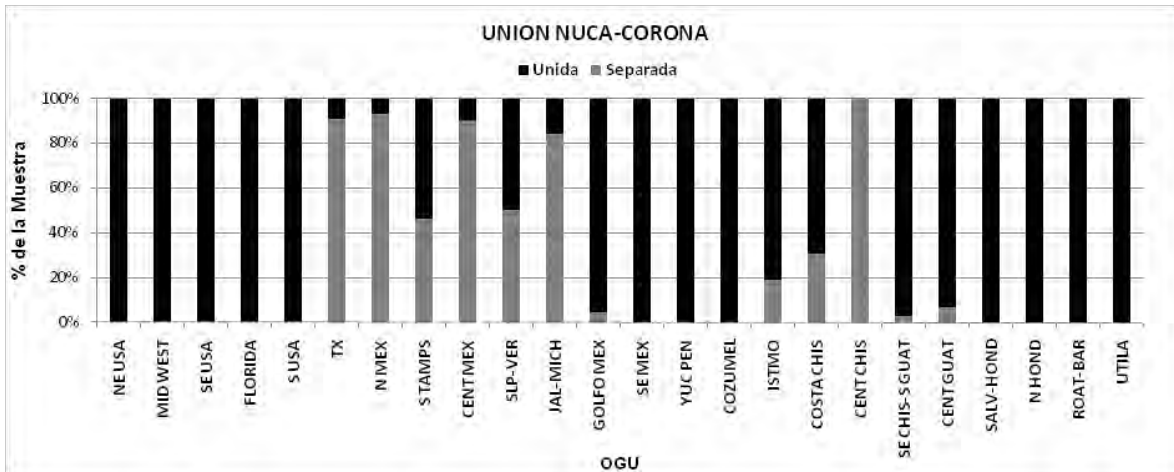
Los colores gris cuerno y café claro son los dominantes en las poblaciones del Golfo de México (*M. s. dubius*) y de Centroamérica (*M. s. santacruzii*), mientras los colores café y café claro son dominantes en las poblaciones del centro de Chiapas (*M. s. polygrammus*), y Roatán-Barbareta (*M. s. canescens*). Finalmente los colores oliváceos (oliva y café oliva) son más abundantes en las poblaciones de Centroamérica (*M. s. santacruzii*) y dominantes en las poblaciones insulares de Cozumel (*M. s. leei*) y Utila (*M. s. insulanus*). Cabe destacar que, las islas vecinas de Roatán-Barbareta (*M. s. canescens*) y Utila (*M. s. insulanus*) en la Bahía de Honduras presentan la expresión de estados de carácter completamente diferentes, mientras que Roatán-Barbareta presenta la expresión de colores café, en Utila se presentan solamente los oliváceos.



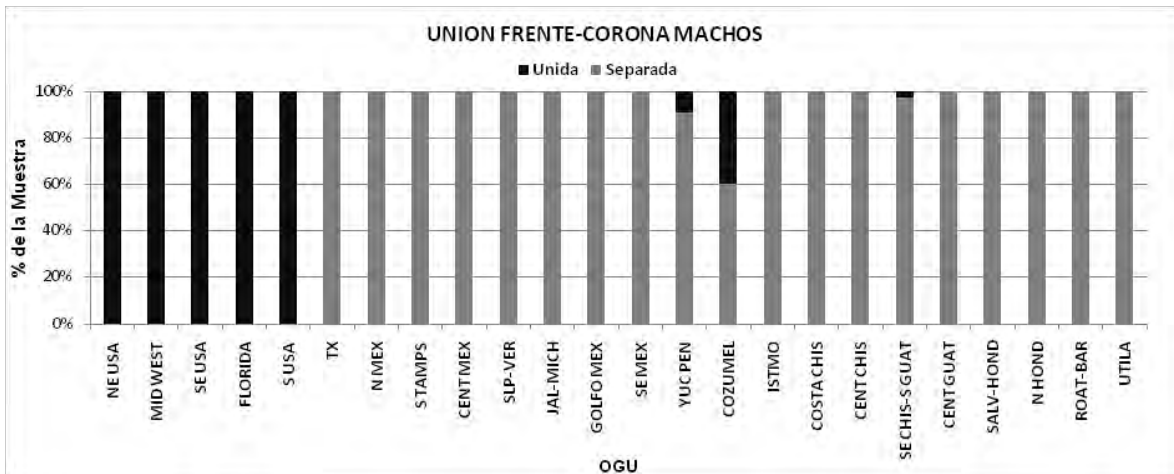
Figura 7. Serie de ejemplares de *M. aurifrons* y *M. santacruzi* alojados en el USNMNH provenientes de las siguientes localidades (de izquierda a derecha), *M. aurifrons* 163634 Fort Clark, TX; 363464 Monterrey, NL; *M. s. dubius* 359746 Tres Zapotes, Ver.; *M. s. dubius* 371710 La venta, Tab.; *M. s. dubius* 167694 Chichen-Itzá, Yuc.; *M. s. leei* 102783 Isla Cozumel, QRoo., *M. s. santacruzi* 188896 Ceiba, Hond.; *M. s. polygrammus* 187541 Tehuantepec, Oax. y *M. s. santacruzi* 154962 Huehuetán, Chis. Se aprecian los cambios de coloración ventral, coloración general del cuerpo y el tamaño.

La nuca separada de la corona (unión corona-nuca), también presenta un patrón de salto de rana (Fig. 8a). La separación entre la nuca y la corona se presenta inicialmente en un 90% a 50% en las poblaciones de *M. aurifrons*, desde Texas hasta Jalisco-Michoacán (Fig 8a). Esta condición se presenta con una proporción menor al 10% en la población del Golfo de México (*M. s. dubius*), luego siendo reemplazado por la condición de corona-nuca unida en la Península de Yucatán (Fig 8a). La separación de nuca-corona vuelve a aparecer en el Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*) a partir de la cual incrementa su proporción hasta ser la condición fija en la población del centro de Chiapas (*M. s. polygrammus*) y finalmente se presenta en niveles muy bajos en las poblaciones de *M. s. santacruzi* en SE Chiapas-Guatemala y el centro de Guatemala (Fig. 8a). Por otro lado la corona unida a la nuca, se presenta en casi todas las poblaciones, pero es menos frecuente en las poblaciones de *M. aurifrons*, siendo la condición

dominante en las poblaciones de *M. carolinus*, y de *M. santacruzi* incluyendo Utila y Roatán-Barbareta (Fig. 8a).



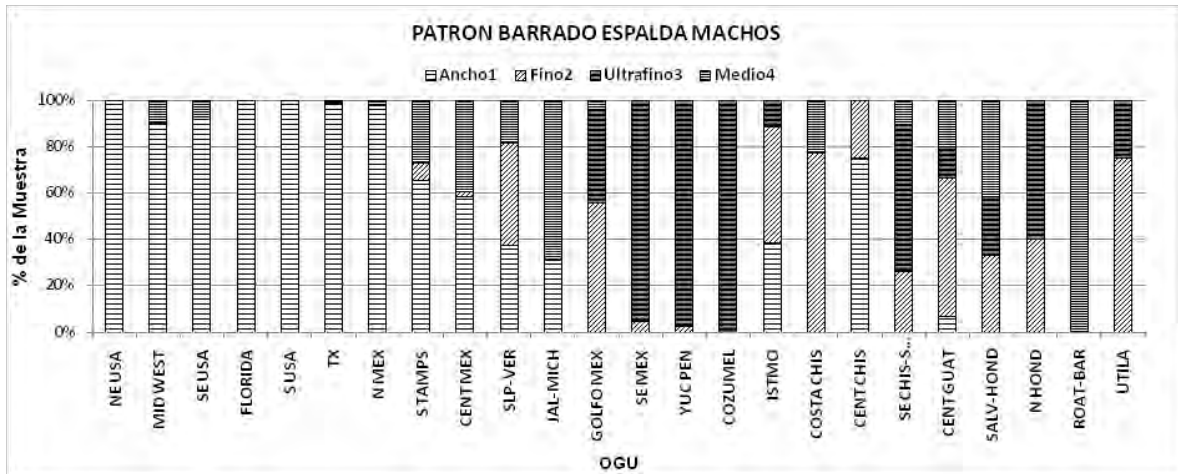
a



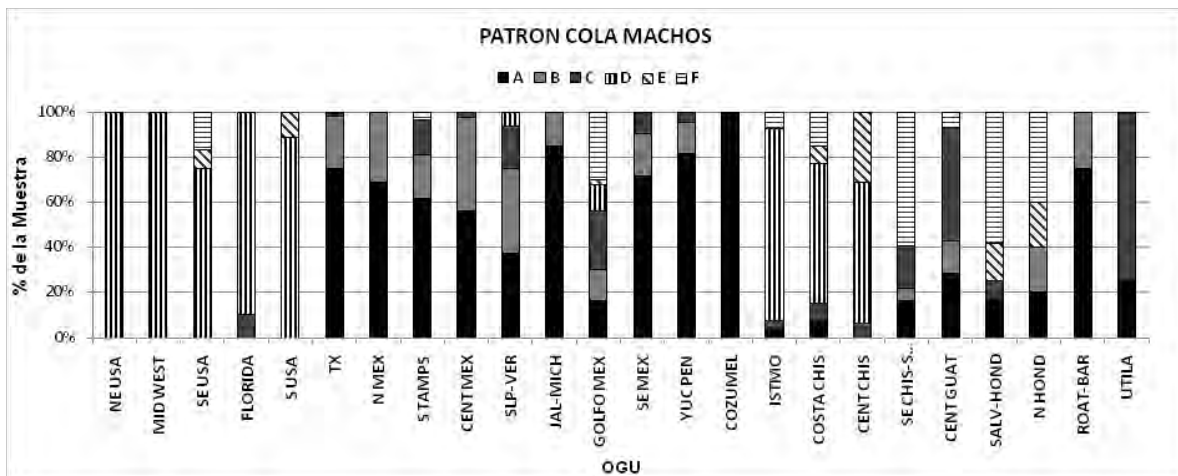
b

Figura 8. Frecuencias de los patrones de coloración para los machos del complejo, expresadas en porcentaje de la muestra total examinada a) Unión nuca-corona b) Unión frente-corona.

En contraste, la unión frente-corona se encuentra fija en las poblaciones de *M. carolinus* en Estados Unidos (Fig. 8b). Luego se presenta la condición de frente-corona unida en proporciones muy bajas para las poblaciones de la península de Yucatán (*M. s. dubius*) e Isla Cozumel (*M. s. leei*), presentando la mayor proporción de 40% en Cozumel (Fig. 8b). Esta condición también está presente en un único individuo analizado de la población del sureste de Chiapas sur de Guatemala (*M. s. santacruzi*). La condición alterna, frente separada de la corona se encuentra fija en el resto de las poblaciones (Fig. 8b).



a



b

Figura 9. Frecuencias de los patrones de coloración para los machos del complejo, expresadas en porcentaje de la muestra total examinada. a) Patrón del ancho de las barras blancas de la espalda b) Patrón de la coloración de las rectrices centrales.

Por lo que respecta al patrón del ancho de las barras blancas de la espalda, también se presenta en un patrón de “salto de rana”. En primer lugar, el barrado ancho es el estado dominante en las poblaciones de *M. carolinus* y *M. aurifrons* con una frecuencia de 90% a 100% (Fig. 9a). Sin embargo, en las poblaciones de *M. aurifrons* en México, el barrado ancho tiende a disminuir en las poblaciones desde el norte de México hasta una frecuencia de 40% en las poblaciones de San Luis Potosí y 30% en Jalisco-Michoacán, donde se presenta por última vez (Fig. 9a). El barrado ancho luego realiza tres saltos: a la población del Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*), aunque con una proporción baja (ca. 40%); a la población del centro de Chiapas (*M. s. polygrammus*) donde es la

condición dominante; y por último a la población del centro de Guatemala (*M. s. santacruzii*) en donde se presenta con una frecuencia extremadamente baja (Fig. 9a).

El barrado medio inicia con una frecuencia muy baja de 10% y 40% en las poblaciones norteadas de *M. aurifrons* desde Texas hasta el centro de México y tiende a aumentar hasta la población de Jalisco-Michoacán en donde se vuelve el carácter dominante (Fig. 9a). Vuelve a presentarse en la población de la costa de Chiapas donde de nuevo salta y aparece en las poblaciones de Centroamérica (*M. s. santacruzii*) para aparecer por última vez en la población de Roatán-Barbareta (*M. s. insulanus*) en donde es la condición fija para esta población sin que este carácter se encuentre presente en ninguna de las dos poblaciones vecinas Utila y el norte de Honduras (Fig. 9a).

El barrado fino aparece en dos poblaciones de *M. aurifrons*, sur de Tamaulipas, en una proporción muy baja (10%) y SLP-Veracruz con una frecuencia de 40%, mientras que el ultrafino aparece en la población del Golfo de México (*M. s. dubius*) donde el patrón dominante de 60% es el barrado fino (fig. 9a). Resalta que en esta población se presenta también el barrado medio en únicamente dos individuos. El patrón ultrafino se convierte en la condición dominante en las poblaciones del SE de México hasta Cozumel (*M. s. dubius* y *leei*) en donde se encuentra fijo, posteriormente vuelve a saltar, y se presenta en diferentes poblaciones del Istmo de Tehuantepec y Centroamérica hasta Utila (Fig. 9a). Finalmente, el patrón de coloración de la cola (rectrices centrales) presenta seis estados de carácter que pueden ser agrupados en dos categorías, 1) Cola con mayor cantidad de negro, estados A-C y 2) cola con mayor cantidad de blanco patrones D-F (Fig. 10). En primer lugar, en las poblaciones de *M. carolinus* domina el patrón D (Fig. 9b) aunque en algunas poblaciones hay presencia del resto de los patrones de la categoría 2 y en la población de Florida se presenta la condición C en un 10% de la muestra (Fig. 9b). Este patrón muestra de nuevo el “salto de rana” pues desaparece en las poblaciones de *M. aurifrons* excepto en SLP-Veracruz, y vuelve a aparecer en el Golfo de México (*M. s. dubius*) en proporciones bajas (no mayor al 10%), donde de nuevo salta hasta las poblaciones del Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*) en donde de nuevo es la condición dominante y desaparece definitivamente (Fig. 9b).

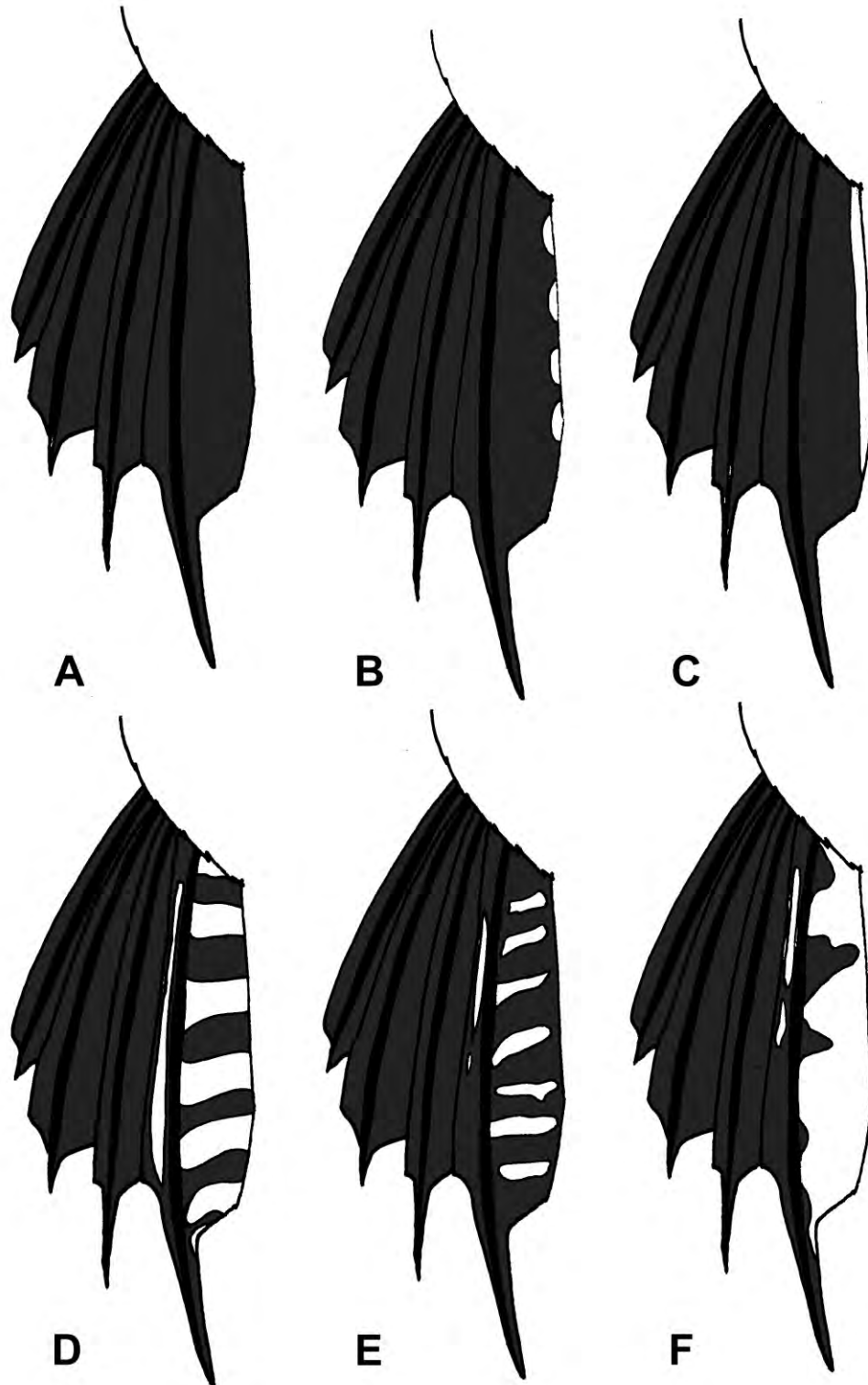


Figura 10. Vista dorsal del patrón de coloración de las rectrices centrales. A) Negro, B) negro con ligeros tintes de blanco al centro, C) con una delgada línea blanca al centro, D) bandas blancas, E) bandas atenuadas, F) centro blanco.



Para la categoría de coloración negra (patrones A-C Fig. 10), particularmente el patrón A (cola totalmente negra), se encuentra como la dominante en las poblaciones de *M. aurifrons* (excepto en SLP-Veracruz) y en las poblaciones de *M. s. dubius-leei* (excepto en la población del Golfo) disminuyendo su proporción al mínimo en las poblaciones del Istmo, hasta que vuelve a ser dominante en Roatán-Barbareta (*M. s. canescens*) (Fig. 9b). Los patrones E y F (Fig. 10) son dominantes en las poblaciones de *M. s. santacruz-pauper* (SE de Chiapas-S de Guatemala hasta el norte de Honduras), excepto en el centro de Guatemala donde vuelven a dominar las categorías negras, al igual que en la Isla de Utila (*M. s. insulanus*), donde la dominante es el patrón C (Fig. 9b). Llama la atención que al igual que con otros caracteres, la población del Golfo de México presenta los seis diferentes patrones, con la dominancia del patrón F con mayor cantidad de blanco (Fig. 9b).

Se obtuvo un fenograma para los caracteres de coloración en el que se aprecia la formación de cuatro grupos bien diferenciados (Fig. 11), que en general presentan concordancia geográfica pero que no son coincidentes con los caracteres merísticos. En primer lugar se separa un grupo que incluye a todas las poblaciones de *M. carolinus* con la menor similitud con las poblaciones de *M. aurifrons* y *M. santacruz* que se separan nuevamente en tres grupos (Fig. 11), En este agrupamiento se observan dos grupos geográficos: 1) Centroamérica Norte (pobs. Centro de Guatemala y Norte de Honduras) y 2) Centroamérica Sur (pobs. Sureste Chiapas-sur de Guatemala y El Salvador-Honduras). Un subgrupo a las poblaciones de *M. santacruz* del este de México (*M. s. dubius*) y de la isla Roatán-Barbareta (*M. s. canescens*), que es la más disímil del grupo.

El siguiente grupo incluye solamente poblaciones de *M. santacruz* entre estas están las poblaciones del Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*), las poblaciones centroamericanas (*M. s. santacruz* y *M. s. pauper*) y la isla de Utila (*M. s. insulanus*), aunque los subgrupos que se forman al interior no presentan un índice de similitud muy alto, se aprecia una estructura geográfica (Fig. 11), pues se forman dos subgrupos, uno correspondiente al Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*) y uno que corresponde a Centroamérica (*M. s. santacruz* y *M. s. pauper*), y al final separada de estos dos y con menor similitud la Isla de Utila (*M. s. insulanus*), ubicada en la Bahía de Honduras muy cercana a la costa norte de Honduras y de las islas de Roatán-Barbareta.

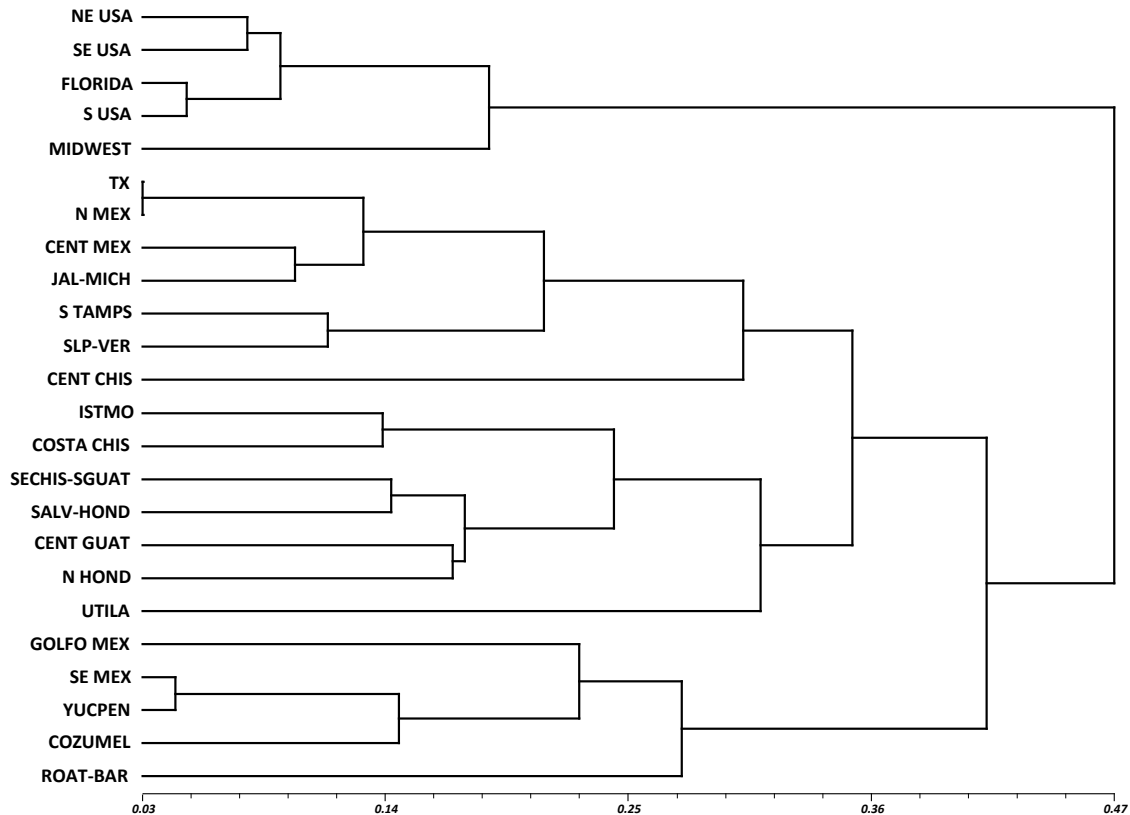


Figura 11. Fenograma de los caracteres de coloración  $r=0.89135$ .

#### 4. Discusión.

**Variación morfológica.**-Los resultados muestran que hay variación geográfica significativa en la morfología de las poblaciones del grupo de especies *Melanerpes carolinus* - *M. aurifrons* - *M. santacruzi*, principalmente en los caracteres de coloración, pero también en el tamaño general del cuerpo. Se aprecia un patrón de “salto de rana” o “leap-frog”, el cual consiste en la expresión de caracteres similares en poblaciones que se encuentran geográficamente separadas una de la otra, por una población con caracteres distintos (Remsen 1984) que se presenta de forma coincidente para varios caracteres principalmente la coloración de la nuca, el vientre y los penachos nasales; el patrón del barrado de la espalda y de las rectrices centrales. La expresión del patrón de “salto de rana” es el resultado de presiones de selección similares en áreas separadas geográficamente (Remsen 1984), aunque también podría involucrar diferencias evolutivas relacionadas con el reconocimiento específico (Johnson 2002, Sánchez-González *et al.* 2007). Asimismo este patrón es coincidente con análisis filogenéticos (García-Trejo *et al.* 2009) en donde existe una separación específica de *M. carolinus*, *M. aurifrons* y *M.*

*santacruzii*, aunque dentro de *M. santacruzii*, hay una separación en al menos tres grupos morfológicos diferentes que presentan una concordancia geográfica.

Por separado, los análisis morfométricos no muestran una formación de grupos que presenten una correspondencia geográfica, tanto en el análisis de componentes principales (ACP) como en el de agrupamiento, éstos inclusive muestran agrupamientos de poblaciones que se encuentran muy lejanas entre sí. Por ejemplo, en el análisis de UPGMA se forma un grupo que incluye a poblaciones de *M. aurifrons* (norte de México y Texas) con *M. santacruzii dubius* (península de Yucatán), o contrariamente, la separación de poblaciones cercanamente geográficas, como es el caso de poblaciones de *M. aurifrons* (centro de México y Jalisco-Michoacán) que son más cercanas a las poblaciones del norte de México pero que se agrupan con la población del Istmo de Tehuantepec (*M. s. polygrammus*). Es posible apreciar que muchas de las agrupaciones que se forman analizando únicamente los caracteres merísticos representan unidades con tamaños corporales similares pero que se encuentran separadas geográficamente. No obstante se encuentran distribuidas en ambientes similares, por ejemplo las poblaciones del norte de México y Texas (*M. aurifrons*) y de la península de Yucatán (*M. santacruzii dubius*) se encuentran agrupadas tanto en el análisis de PCA como en el de agrupamiento. Ambas poblaciones presentan valores altos para diferentes variables que son relativas al tamaño corporal (BL, BW y WNC), y las tres poblaciones se distribuyen en ambientes áridos (Short 1982, Winkler y Christie 2002, García-Trejo *et al.* 2009). Algo similar sucede para poblaciones que se distribuyen en hábitats húmedos como en el caso de las poblaciones de *M. carolinus* y ciertas poblaciones de *M. santacruzii* que son agrupadas juntas en ambos análisis y que presentan valores pequeños para dichas variables.

Por otra parte, tampoco se aprecian variaciones clinales que han sido mencionadas con anterioridad por otros autores (Selander y Giller 1963, Short 1982). Sin embargo, sí se observó una variación clinal en las poblaciones del este de México (*M. s. dubius-leei*), en donde los especímenes tienden a incrementar de tamaño de norte a sur. Resulta interesante señalar que tanto para Selander y Giller (1963) como para Short (1982), las poblaciones del Golfo de México representan una subespecie de *M. "aurifrons"* (ssp *grateloupensis*); bajo esta visión, este taxón constituye una variación clinal que une a las poblaciones nortteñas de *M. "aurifrons"* (ssp *aurifrons*) con las poblaciones tropicales de Yucatán (*M. a. dubius*), Oaxaca (*M. a. polygrammus*) y Chiapas (*M. a. santacruzii*). No obstante, en el presente estudio pues se presenta un patrón de incremento sólo para las poblaciones del este de México (*M. s. dubius*), sin que se aprecie una continuidad con las

poblaciones de *M. aurifrons*, o con las de *M. santacruzii* (García-Trejo *et al.* 2009). Por lo anterior pareciera que este conjunto de poblaciones se comporta como una unidad aislada del resto de las poblaciones del complejo. Considerando los dos sets de datos, en este trabajo se pueden diferenciar cinco grupos diagnosticables por la combinación de caracteres:

**Poblaciones y agrupamientos.**- Un grupo que se encuentra formado únicamente por las poblaciones que corresponden a *M. carolinus*, el cual se caracteriza por presentar una coloración rojiza en la nuca, el vientre y los copetes nasales. Los machos poseen la nuca y la frente unidas a la corona, por lo que exhiben toda la cabeza de color rojo a diferencia de las hembras, que no presentan corona. Por lo que respecta a la coloración general del cuerpo, luce color gris-humo (Smoke gray 45, Smithe 1973) y en la espalda ostentan un barrado ancho, mientras que en el patrón de coloración de las rectrices centrales presentan las bandas blancas del patrón D. Por lo que respecta al tamaño, considerando los caracteres que representan el tamaño corporal (BL, BW, WNC) en general son aves de talla pequeña. La distribución de este grupo corresponde con los hábitats húmedos de los bosques deciduos del este de los EU y Canadá (Short 1982, Smith 1987).

En contraste con el grupo mencionado en el párrafo anterior, tenemos la formación de un grupo geográficamente adyacente a *M. carolinus* y se conforma de las poblaciones que corresponden a *M. aurifrons* (desde Texas hasta el centro de México), el cual se define por poseer una coloración amarillo-anaranjada, para la nuca, el vientre y los copetes nasales; la coloración general del cuerpo de color gris humo (smoke gray 45 Smithe 1973,), así como por presentar en su mayoría una coloración negra en el patrón de la cola (o con ligeros tintes de blanco). Los machos presentan la nuca y la frente separada de la corona por lo que la cabeza de estas aves luce muy diferente a la de *M. carolinus*, con tres zonas bien delimitadas, mientras que las hembras solo ostentan la nuca y los copetes nasales amarillos. En general este grupo presenta un tamaño corporal mucho mayor al resto de los grupos con la sola excepción de la población de la isla Cozumel. Este grupo se distribuye en los hábitats áridos y semiaridos de Texas, y el norte y centro de México.

Por otro lado de las poblaciones pertenecientes a *M. santacruzii*, se forma un grupo que engloba las poblaciones del este de México (Golfo y sureste de México, península de Yucatán e Isla Cozumel), las cuales corresponden a los taxones *M. s. dubuis* y *M. s. leei*, en el cual se presenta el primer “salto de rana” y presentan caracteres de coloración

similares a los de *M. carolinus*, por lo que de nuevo se observa la dominancia del color rojo para la nuca, el vientre y los copetes nasales, y la unión de la corona con la nuca. La unión frente corona, solo se presenta en una proporción más o menos baja en individuos de la Península de Yucatán y la Isla Cozumel. Además, también aparecen caracteres que no se encontraban presentes en ninguno de los dos primeros grupos; la pigmentación general del cuerpo en esta población es más oscura, mayoritariamente de un color gris cuerno (grayish horn color 91 Smithe 1973), así como el barrado de la espalda estado ultrafino. El patrón de la cola también tiende a ser negro en su mayoría como en *M. aurifrons* y a diferencia de *M. carolinus*. También es importante resaltar que en este grupo se presenta una tendencia a incrementar la talla desde la población del Golfo de México, hasta la Isla Cozumel en donde se presentan los individuos de mayor tamaño corporal de las tres especies.

Las poblaciones del Istmo de Tehuantepec, la costa y el centro de Chiapas que corresponden al taxón *M. s. polygrammus* son separables por una combinación única de varios estados de carácter, algunos de los cuales están fijados en ciertas poblaciones. Vuelven a aparecer las coloraciones amarillo-anaranjado para la nuca, los copetes nasales y el vientre como en *M. aurifrons*. En contraste, para las rectrices centrales se vuelve a presentar el patrón de coloración de bandas blancas (como en *M. carolinus*) y la coloración general es más pigmentada, presentándose los colores gris cuerno y café claro (grayish horn color 91, light drab 119C Smithe 1973), de igual forma se vuelve a presentar la separación de nuca-corona en mayor proporción. Este grupo de poblaciones se distribuye nuevamente en hábitats áridos y semiáridos de la región del Istmo de Tehuantepec, en la vertiente del Pacífico en donde dominan los matorrales xerófilos, y presenta convergencias de tamaño con *M. aurifrons* en ciertos caracteres merísticos (BD, TAR, WNC).

Las poblaciones de Centroamérica (SE Chiapas-S Guatemala hasta N de Honduras) forman el último grupo y corresponden a los taxones *M. s. santacruzii* y *M. s. pauper*, se aprecia que en este grupo hay una mayor variabilidad en la expresión de los caracteres analizados. Aún así se presenta una combinación de caracteres diferente al resto de las poblaciones de *M. santacruzii* o las otras dos especies. La nuca presenta una coloración rojo-escarlata, mientras que para los copetes nasales y el vientre la coloración dominante es amarillo-anaranjado, los machos nuevamente presentan la nuca unida a la corona, pero separada de la frente, por lo que también tiene una apariencia de “cabeza roja” que los identifica de *M. aurifrons* y *M. s. polygrammus*. En comparación, los

caracteres restantes como coloración general del cuerpo, patrón de barrado de la espalda y de las rectrices centrales, son mucho más variables en este grupo de poblaciones y no hay una condición fija en las poblaciones, pero muestran tendencias hacia ciertas condiciones, por ejemplo en la coloración general del cuerpo, la mayor proporción presente es de gris cuerno y oliva, el barrado de la espalda se presenta en mayor proporción el ultrafino y medio, y para el patrón de coloración de las rectrices centrales domina la condición de centro blanco y bandas atenuadas. La distribución de este grupo coincide con los bosques tropicales húmedos de Centroamérica y en general presenta los tamaños corporales más pequeños del complejo.

**Poblaciones insulares.**- Cabe destacar que aunque las islas de la Bahía, Utila, Roatán y Barbareta se ubican geográficamente muy cercanas entre sí, las poblaciones de *M. santacruzi* de estas islas se encuentran en dos diferentes agrupamientos, Roatán-Barbareta (*M. s. canescens*) se agrupa con *M. s. dubius*, pues presenta fija la coloración roja para la nuca, los copetes nasales y el vientre, un patrón de barrado medio para la espalda coloración general del cuerpo café-oliva y café claro (olive-brown 29 y light drab 119C) y rectrices centrales negras o con poco blanco (estados A y B). Por otro lado, la población de Utila (*M. s. insulanus*) se agrupa con *M. s. santacruzi*, debido a que presenta una coloración roja para la nuca, pero anaranjada-amarilla para los copetes nasales y escarlata-anaranjada para el vientre coloración general del cuerpo oliva y gris cuerno (olive 30 y grayish horn 91, Smithe 1975) barrado de la espalda fino y ultrafino y el patrón de coloración de la cola negra con una delgada línea blanca al centro en su mayoría.

En este sentido Monroe (1968) sugiere que la distribución de estas dos subespecies en dichas islas es el resultado de un proceso de dispersión en dos diferentes invasiones. De esta forma la población de Roatán (incluyendo las islitas de Barbareta y Helenè) es el resultado de la dispersión desde la península de Yucatán, por esta razón la subespecie *canescens* de estas islas es más similar a la subespecie *dubius* y *leei* de Yucatán y Cozumel. Asimismo y como resultado de un evento de dispersión diferente, proveniente de la costa norte de Honduras, de la subespecie *pauper* (o *santacruzi*) se formaría la población de la isla de Utila, subespecie *insulanus*.

Contrariamente a esta idea, Croizat (1976) propone una hipótesis alterna explicando la distribución de estos taxones en estas diferentes islas por eventos vicariantes, mencionando, con base en la distribución de diferentes especies de aves, la existencia de diferentes trazos individuales a lo largo de esta distribución, los cuales coinciden en un trazo generalizado que corre desde Cozumel hasta las Antillas Menores,

pasando por las Islas de la Bahía (Utila, Roatán y Guanaja), San Andrés y Providencia hacia Cuaraçao y Bonaire entre otras. En este sentido, la distribución tan particular de estas dos subespecies, (“distribución *horstiana*”) se debería al hundimiento de un amplio trozo de la plataforma continental de Centroamérica y el norte de Sudamérica en el Mar de las Antillas, por lo que las islas actuales quedaron aisladas del continente separando las distribuciones de diferentes especies. Distribuciones similares para otros taxones apoyan esta hipótesis (Franco Rosselli 2001). Nuestros resultados señalan la gran similitud y el agrupamiento de estas poblaciones con poblaciones de tierra firme, en el caso de Roatán y Barbareta en el grupo *M. s. dubius* y de Utila con el grupo *M. s. santacruzi*. Sin embargo se necesita más información y realizar análisis biogeográficos o filogeográficos para determinar los procesos que moldearon esta distribución tan particular.

**Consideraciones taxonómicas.-** En resumen, las diferencias en tamaño observadas en este estudio corresponden con el hábitat en el que se distribuye cada taxón. Por lo anterior estos caracteres varían en este complejo de manera convergente, como adaptaciones a hábitats similares. Por esta razón se aprecian similitudes entre poblaciones que se encuentran muy separadas geográficamente y que no están relacionadas filogenéticamente (García-Trejo *et al.* 2009). Sin embargo, se observó la existencia de un patrón de “salto de rana” para varios caracteres cualitativos, el cual es coincidente con la separación de grupos históricos. Al considerar tanto los caracteres de coloración como los merísticos se forman al menos cuatro grupos que son diagnosticables por la combinación de estos caracteres, dichas agrupaciones corresponden con ciertos “rompimientos” ecológicos o geográficos en su distribución y además son en cierta medida coincidentes con grupos históricos recientemente propuestos (García-Trejo *et al.* 2009).

*M. “aurifrons”* (*sensu* AOU 1998) era originalmente incluido en la anteriormente denominada superespecie *Melanerpes [carolinus]* (Short 1982), en este grupo se consideraba que *M. “aurifrons”* estaba constituido por diferentes subespecies con base en la variación que este supuesto taxón exhibía y en la idea de intergradación en zonas de contacto de las diferentes subespecies. El trabajo de García-Trejo *et al.* (2009) con secuencias de DNA mitocondrial reveló que este taxón en realidad está constituido por tres especies en dos clados bien definidos. *M. aurifrons* hermano de *M. carolinus*, constituido por la poblaciones norteañas del “*aurifrons*” de Short (1982), y por *M. santacruzi*, hermano del clado (*M. aurifrons*, *M. carolinus*), constituido por el resto de las

poblaciones del “aurifrons” de Short (1982). Considerando esta separación en tres diferentes entidades evolutivas y que en el presente análisis se forman grupos diagnosticables por una combinación única de caracteres, que son en cierta medida coincidentes con dichas unidades evolutivas, es posible que estos grupos representen especies filogenéticas (Wheeler y Platnick 2000).

En conclusión, el análisis de la variación geográfica, de los caracteres de coloración, reveló la existencia de un patrón de “salto de rana” (Remsen 1984) para varios caracteres, entre estos, la coloración de la nuca, de los copetes nasales, del vientre y de la unión nuca-corona. Por su parte el análisis de los caracteres morfométricos no corresponde con los de coloración, de igual forma tampoco se aprecian patrones de salto de rana, aunque se observa una variación clinal que tiende a incrementar en el taxón *M. santacruzi dubius* sin que haya alguna continuidad con *M. carolinus*, *M. aurifrons* o con el resto de las poblaciones de *M. santacruzi*. Es altamente probable que los caracteres morfométricos no sean informativos a este nivel, debido a que estos caracteres aparecen convergentemente como adaptaciones de las poblaciones a hábitat similares.

Nuestros resultados sugieren la formación de cinco grupos morfométricos diagnosticables por una combinación única de varios caracteres dentro del complejo por lo que son susceptibles de ser reconocidos como especies filogenéticas diferentes. Por lo tanto se propone el siguiente tratamiento taxonómico:

1) *Melanerpes carolinus*. Linnaeus, 1758. Red-bellied woodpecker. sureste de Norteamérica, desde el SE de Dakota del Norte, centro de Minnesota y N de Wisconsin, al este, hasta el extremo sur de Ontario al sur a través del este de EUA hasta Texas y Florida.

2) *Melanerpes aurifrons*. Wagler, 1829. Golden-fronted woodpecker. Texas y sur de Oklahoma al sur a través del Altiplano Central Mexicano en los estados de Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila hasta Zacatecas, Jalisco y Michoacán.

3) *Melanerpes grateloupensis* (grupo *dubius*). Lesson, 1839. Planicie Costera del Golfo de México desde el norte de Veracruz hasta la Península de Yucatán, incluyendo la isla Cozumel y el Petén y probablemente las islas de Roatán, Barbareta y Helenè.

4) *Melanerpes polygrammus* Cabanis, 1862. Istmo de Tehuantepec, costa del Pacífico desde el suroeste de Oaxaca al este hasta el interior de Chiapas.



5) *Melanerpes santacruzi*. Bonaparte, 1838. Velásquez's woodpecker. Tierras bajas de Centroamérica, desde la costa sur de Chiapas a través del centro de Guatemala hasta el Norte de Honduras y norte de Nicaragua.

En cualquier caso, el estatus de las formas de las Islas de la Bahía, Honduras sigue siendo incierto por lo que se sugiere continuar con estudios del grupo utilizando otros tipos de datos, como etología, conducta y caracteres ecológicos, así como la inclusión de muestras de tejido de estas islas a diferentes análisis de secuencias de DNA para clarificar su estatus taxonómico.

## Agradecimientos

Agradecemos a las siguientes instituciones e individuos por su valiosa ayuda en el acceso a los ejemplares alojados en sus colecciones: FMNH (David Willard y John Bates), AMNH (Paul Sweet y Joel Cracraft), USNMNH-SI (James P. Dean), NMNH-UK (Robert Prÿs-Jones, Mark Adams, Michael Walters y F. E. Warr), KU-NHM (Town Peterson, Mark Robbins y Yoshinori Nakazawa), y el MZFC-UNAM (Fanny Rebón). Apoyo financiero para diferentes etapas del proyecto fue obtenido de SEMARNAT-CONACyT (Fondo Sectorial C01-0265), PAPIIT (IN216408), el Collections Study Grant del American Museum of Natural History y una beca de estudios de posgrado de CONACyT-DGEP.

## Literatura citada.

- American Ornithologists' Union. 1998. Check-List of North American Birds. American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- Cortés-Rodríguez, N., B. E. Hernández-Baños, A. G. Navarro-Sigüenza, y K. E. Omland. 2008. Geographic Variation and Genetic Structure in the Streak-Backed Oriole: Low Mitochondrial DNA Differentiation Reveals Recent Divergence. *The Condor* 110:729-739.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis, p. 159-187. *In* R. F. Johnston [ed.], *Current ornithology*. Plenum Press, New York.
- Crisci, J. V., y M. F. López-Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington DC.
- Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética (Panbiogeografía) de las Américas, Caracas.
- Franco Rosselli, P. 2001. Estudios panbiogeográficos en Colombia, p. 221-224. *In* J. Llorente Bousquets and J. J. Morrone [eds.], *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, UNAM, México D.F.
- García-Trejo, E. A., A. Espinosa de Los Monteros, M. C. Arizmendi, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2009. Molecular systematics of the Red-bellied and Golden-fronted woodpeckers. *The Condor* 111:442-452.
- Howell, S. N. G., y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Oxford.
- Johnson, N. K. 2002. Leapfrogging revisited in Andean birds: geographical variation in the Tody-tyrant superspecies *Poecilotriccus ruficeps* and *P. luluae*. *Ibis* 144:69-84.

- Monroe, B. L. J. 1968. A distributional survey of the birds of Honduras. Ornithological Monographs 7:458.
- Navarro-Sigüenza, A. G., y A. T. Peterson. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. Biota Neotropica 4:1-32.
- Remsen, J. V. 1984. High Incidence of "Leapfrog" Pattern of Geographic Variation in Andean Birds: Implications for the Speciation Process. Science 224:171-173.
- Ridgway, R. 1914. The birds of North and Middle America. Bulletin of the United States National Museum No. 50.
- Rising, J. D., D. A. Jackson, y H. B. Fokidis. 2009. Geographic Variation in Plumage Pattern and Coloration of Savannah Sparrows. The Wilson Journal of Ornithology 121:253-264.
- Rohlf, F. J. 1997. NTSYS pc: Numerical Taxonomy System, . Exeter Software, Applied Biostatistics Incorporated.
- Rojas-Soto, O. R. 2003. Geographic variation of the Curve-billed thrasher (*Toxostoma curvirostre*) complex. The Auk 120:311-322.
- Sánchez-González, L. A., A. G. Navarro-Sigüenza, A. T. Peterson, y J. García-Moreno. 2007. Taxonomy of *Chlorospingus ophthalmicus* in Mexico and northern Central America. Bulletin of the British Ornithologists Club 127:34-49.
- Selander, R. K., y D. R. Giller. 1963. Species limits in the woodpecker Genus *Centurus* (Aves). Bulletin of the American Museum of Natural History 124 273.
- Short, L. L. 1982. Woodpeckers of the World. Delaware Museum of Natural History, Greenville, Delaware.
- Smith, J. I. 1987. Evidence of hybridization between red-bellied and golden-fronted woodpeckers. Condor 89:377-386.
- Smithe, F. B. 1975. Naturalist's color guide. American Museum of Natural History, New York, New York.
- Sneath, P. H. A., y R. R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. W.H. Freeman and Co., San Francisco, CA.
- Sokal, R. R., y R. C. Rinkel. 1963. Geographic variation of the Alate Pemphigus populi-transversus in east North America. University of Kansas Science Bulletin 44:467-507.
- Statsoft, I. 2001. Statistica (data analysis software system) Ver. 6.
- Townend, J. 2002. Practical Statistics for Environmental and Biological Sciences. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, UK.

- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro-Sigüenza, y K. E. Omland. 2009. Phylogeography of the Rufous-Naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*): Speciation and Hybridization in Mesoamerica. *The Auk* 126:765-778.
- Wetmore, A. 1948. The Golden-fronted Woodpeckers of Texas and Northern Mexico. *Wilson Bulletin* 60:185-186.
- Wheeler, Q. D., y N. I. Platnick. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick), p. 55-69. *In* Q. D. Wheeler and R. Meier [eds.], *Species concepts and the phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York.
- Winkler, H., y D. A. Christie. 2002. Family Picidae (Woodpeckers), p. 296-555. *In* J. del Hoyo, A. Elliot and J. Sargatal [eds.], *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Editions, Barcelona.
- Zink, R. M. 1989. The Study of Geographic Variation. *Auk* 106:157-160.
- Zink, R. M., y J. V. Remsen. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds, p. 1-69. *In* R. F. Johnston [ed.], *Current ornithology*. Plenum Press, New York.

## DISCUSIÓN GENERAL

En los últimos años, los estudios sobre la sistemática de los pájaros carpinteros (Picidae: Piciformes) se han incrementado, dado que es un grupo del cual aún se desconoce mucho sobre su historia evolutiva, relaciones filogenéticas e inclusive sobre la historia natural, especialmente de especies neotropicales. Además el uso de nuevas metodologías y fuentes alternas de caracteres, particularmente de secuencias de DNA, han permitido llevar a cabo estudios con una resolución más fina a diferentes niveles taxonómicos (Weibel y Moore 2002a, 2002b, Webb y Moore 2005, Benz *et al.* 2006, Fuchs *et al.* 2006, Overton y Rhoads 2006, Fuchs *et al.* 2008). Estos estudios han mostrado que la clasificación y las relaciones filogenéticas propuestas previamente para diferentes grupos de carpinteros eran incorrectas, en buena medida debido a que la sistemática y taxonomía que prevalecieron para la familia Picidae se basaban en propuestas evolucionistas, fundamentadas principalmente en el uso de caracteres morfológicos y del plumaje (Short 1982). En muchos casos, estos caracteres presentan convergencias resultado de adaptaciones a hábitats similares (Weibel y Moore 2005, Moore *et al.* 2006). Actualmente, con base en dichos estudios y diferentes análisis filogenéticos, se proponen nuevos arreglos taxonómicos tanto para Picidae (Webb y Moore 2005, Benz *et al.* 2006), como para otros grupos por debajo de la categoría de familia como: subfamilias (Fuchs *et al.* 2006), tribus (Fuchs *et al.* 2008), géneros (Weibel y Moore 2002a) o especies (Winkler *et al.* 2005).

Este grupo de carpinteros representa uno de los más interesantes y enigmáticos de Norte y Mesoamérica, por sus complejos patrones de distribución y la similitud morfológica exhibida entre todas las especies que conforman el grupo. Por lo anterior, los taxones de este grupo se han visto envueltos en una serie de múltiples arreglos taxonómicos. Muy probablemente, esto se ha debido a la dominancia del concepto biológico de especie (BSC por sus siglas en inglés) (Mayr 1942, 2000), en ornitología por más de medio siglo (McKittrick y Zink 1988). Este concepto se centra principalmente en la idea de que las especies son: “grupos de poblaciones naturales con entrecruzamiento y aislados reproductivamente de otros grupos similares” (Mayr 2000).

Los resultados del capítulo I del presente trabajo muestran una nueva hipótesis filogenética para el grupo [*carolinus*] con base en las secuencias de DNA mitocondrial, lo que permitió apreciar que el complejo de especies *M. “aurifrons”* en realidad está formado

por dos clados independientes que no son grupos hermanos, por lo que estos dos taxones en realidad corresponden a tres especies evolutivas. Más aún, también mostró que el grupo [*carolinus*] (*sensu* Short 1982) tampoco está conformado como un grupo monofilético y que en realidad, es parte de un grupo monofilético más grande de lo que originalmente se estableció (García-Trejo *et al.* 2009). Asimismo, se pudo apreciar que este grupo de carpinteros tiene un posible origen mesoamericano y que su diversificación puede haber sido resultado de la dinámica de los ciclos glaciares-interglaciares (Hubbard 1973, Zink *et al.* 2000a). Sin embargo, para confirmar esta hipótesis se necesitan estudios adicionales, especialmente análisis de biogeografía histórica o el uso de modelos predictivos hacia el pasado (Martínez-Meyer *et al.* 2004, Peterson *et al.* 2004).

Por otro lado, en el capítulo II de este trabajo, se llevo a cabo un análisis de la variación morfológica de las especies más relacionadas de este grupo, *M. aurifrons*, *M. carolinus* y el recientemente propuesto *M. santacruz*i (García-Trejo *et al.* 2009), anteriormente considerado como parte del complejo *M. "aurifrons"* (Short 1982, AOU 1998). Este estudio arrojó resultados que en cierta medida coincidieron con los análisis de filogenia molecular, particularmente en la separación de *M. aurifrons* y *M. carolinus*. Sin embargo, los resultados de este análisis también mostraron que dentro de *M. santacruz*i hay al menos cuatro unidades que son diagnosticables morfológicamente, (i.e. especies filogenéticas) aunque estas unidades no son recuperadas en el análisis filogenético.

En primer lugar, una de las contribuciones más importantes del presente trabajo es la confirmación de la monofilia del género *Melanerpes*, pues como se ha mencionado en repetidas ocasiones en el presente trabajo, este género ha tenido muchos cambios taxonómicos desde hace más de 100 años. Originalmente descrito por Swainson (1831) este género sólo contenía a las especies *M. erythrocephalus*, *M. torquatus* (= *M. lewis*) y *M. portoricensis* (Ridgway 1914), el resto de las especies que actualmente lo componen se ubicaban en los géneros: *Centurus*, *Tripsurus*, *Linneopicus*, *Asyndesmus*, *Balanosphyra*, *Chryserpes*, *Trichopicus* y *Leuconerpes* (Peters 1948, AOU 1998). Posteriormente, en la última década del siglo XIX y en la primera del XX, varios de estos taxones fueron designados como sinonimias de *Melanerpes* por diferentes autores, sin embargo varios de estos cambios, fueron nuevamente revertidos al esquema original y volvieron a recuperar su estatus genérico (Ridgway 1914). Posteriormente, Peters (1948) incluye a casi todos estos géneros (excepto *Asyndesmus* y *Leuconerpes*) en *Melanerpes* y finalmente Short (1982) los reconoce a todos como sinónimos de *Melanerpes*.

El caso de *Centurus*, también descrito por Swainson (1837), es particularmente interesante, ya que es uno de los que más cambios taxonómicos han tenido. Aunque actualmente los tratamientos oficiales reconocen exclusivamente al *Melanerpes de* Short (1982) (AOU 1998), algunos autores todavía lo reconocen como género válido (e.g. Howell y Webb 1995), lo cual se debe principalmente a las diferencias que presenta en los patrones de coloración del plumaje, especialmente en el conspicuo patrón del barrado de la espalda y las alas que presentan las especies del grupo “*Centurus*”, a diferencia de la coloración negra y uniforme que se presenta en los “verdaderos *Melanepes*” (Winkler y Christie 2002). Por ejemplo, Ridgway (1914) señala que, “*Centurus* es muy parecido a *Melanerpes*, aunque difieren en que el primero presenta una cola relativamente más larga (aproximadamente dos tercios más larga que la cola), plumaje del pecho y garganta mucho más laxo y espalda, alas y en ocasiones también la rabadilla, cobertoras superiores de la cola y las timoneras conspicuamente barradas en blanco y negro”, razón por la cual separa a ambos géneros. No obstante, vale la pena mencionar que esta característica no es exclusiva de este taxón y ha aparecido paralelamente en otros grupos de carpinteros como *Dendrocopos*, *Picoides* y *Meiglyptes* (ver Winkler y Christie 2002 láminas 26-27, 32-33, 35-36 y 48).

Considerando lo anterior y la gran diferenciación morfológica exhibida por las 22 especies que actualmente conforman al género (Winkler y Christie 2002, Dickinson 2003), se ha cuestionado si el género *Melanerpes* es un grupo monofilético, al igual que otros grupos de carpinteros de la subfamilia Picinae (Webb y Moore 2005). Los análisis de DNA mitocondrial de Webb y Moore (2005), Benz et al. (2006) y Overton y Rhoads (2006) han provisto las primeras evidencias de la naturalidad de este grupo, sin embargo debido a que no se enfocaban específicamente en analizar las relaciones filogenéticas de este grupo de carpinteros, sus muestreos taxonómicos no eran lo suficientemente amplios para poder ser conclusivos en la monofilia de *Melanerpes* y validar la inclusión de todos los taxones que lo componen en un solo género.

El capítulo I de la presente tesis doctoral incluyó un muestreo taxonómico mucho más amplio que cualquiera de los estudios anteriores, que incluyó especies de Norte, Centro y Sudamérica, que originalmente habían sido ubicadas en los géneros *Centurus*, *Leuconerpes*, *Tripsurus* y *Trichopicus*, así como del género *Sphyrapicus* y de *Dryocopus* como grupos externos. Los resultados mostraron siempre un clado que contenía a todos los representantes de *Melanerpes*. Así, este análisis provee la primera validación con

buen soporte de la inclusión de todos estos taxones en un solo género de carpinteros. No obstante se necesita incluir ahora a miembros de los anteriormente válidos *Balanosphyra*, y *Asyndesmus*, así como otros taxones del Caribe (i.e. *M. herminieri*) para no dejar lugar a dudas de la monofilia de este género.

Por otro lado el grupo de especies *M. [carolinus]*, considerado como superespecie por Short (1982), resulta ser un grupo parafilético, pues en su concepción inicial este grupo solo incluye a las especies *M. carolinus*, *M. "aurifrons"*, *M. uropygialis*, *M. superciliaris*, y *M. hoffmannii*, excluyendo al menos a *M. chrysogenys*. Los resultados del presente trabajo incluyen en un grupo monofilético a esta última especie, por lo que sin duda es parte del grupo *carolinus*, aunque en tratamientos previos nunca fue considerada como una especie emparentada con la superespecie *M. [carolinus]* (Short 1982). Selander y Giller (1963) consideran que *M. chrysogenys* presenta una similitud superficial con *M. aurifrons (sensu stricto)*, sin embargo con base en la coloración del iris, la región orbital, la coloración del tarso y el llamado, consideran que esta especie no está muy relacionada con la "superespecie" *aurifrons-uropygialis-carolinus*, por el contrario, opinan que está más estrechamente relacionada con *Centurus pucherani (=M. pucherani)* y otras especies del "grupo *Tripsurus*".

De igual forma, Short (1982) considera que esta especie, endémica de las tierras bajas de la Planicie Costera del Pacífico y la cuenca del Balsas, probablemente está más relacionada con la superespecie *M. [cruentatus] (=Tripsurus)*, un grupo esencialmente sudamericano, especialmente con *M. pucherani*, una especie que se distribuye en las tierras húmedas del SE de México y hasta el NW de Sudamérica (W de Colombia y W de Ecuador). Aunque no es conclusivo en este punto, pues también considera posible que esté más relacionado con *M. hypopolius*, otra especie del grupo *[cruentatus]* y endémica del interior de México, distribuida en las zonas áridas del sur de Morelos, norte de Guerrero y centro de Oaxaca. En este sentido, Short (1982) considera que el grupo *M. [cruentatus]* efectivamente pertenece al género *Melanerpes* y es el grupo que representa la unión de los "verdaderos *Melanerpes*" (i.e. las aves con las espaldas y alas negras) con el "grupo *Centurus*" (aves con espaldas y alas barradas), mediante la variación clinal en secuencia de las especies *M. pucherani-M. hypopolius-M. chrysogenys*. Asimismo algunos autores han considerado que *M. uropygialis* representaba una subespecie de *M. hypopolius* (Peters 1948, Short 1982, Winkler y Christie 2002), aunque datos de las



vocalizaciones, distribución geográfica y ecológica, mostraron que en realidad se trataba de entidades diferentes (Selander y Giller 1982, AOU 1982).

Los análisis de este trabajo ubican a *M. chrysogenys* como el grupo hermano del clado (*M. uropigyalis*, (*M. superciliaris*, (*M. santacruzii*, (*M. carolinus*, *M. aurifrons*))), por lo que este resultado cambia la idea general de que esta especie está relacionada con otros taxones y en realidad está más emparentada con este grupo que con *M. pucherani* o *M. hypopolius*. Por lo anterior, a partir de estos análisis se determina que este clado representa una unidad natural y es el que realmente representa al grupo de especies de *M. carolinus*, no como una superespecie (Short 1982) sino como un grupo monofilético que comparte un ancestro común. Adicionalmente, la posición de *M. hypopolius*, resultó ser muy lejana a este clado natural y más cercano a la base de *Melanerpes*, junto con los representantes sudamericanos del género. Si bien a este nivel las relaciones del árbol no están totalmente resueltas (ver fig. 2 capítulo I), es muy probable que en realidad este taxón este más relacionado con las especies sudamericanas. Un muestreo que incluya a los representantes del género que no fueron no incluidos en este análisis, ayudará a resolver esta parte del cladograma (García-Trejo et al. en prep.).

Este análisis también corrobora la idea de que las hipótesis previas de las relaciones filogenéticas de este grupo de carpinteros, y muy probablemente otros grupos relacionados, también están basadas en caracteres convergentes que no recuperan la correcta historia evolutiva del taxón, pues a pesar de que *M. hypopolius* es en extremo similar a *M. uropigyalis* y al resto del grupo *carolinus*, sus relaciones lo ubican en una rama diferente del árbol filogenético, por lo que es muy probable que los caracteres del plumaje, vocalizaciones y hábitos sean el resultado de convergencias por adaptaciones a las zonas áridas del centro-oeste de México típicas en donde se localizan estas dos especies. De la misma manera, el presente trabajo arrojó como resultado la existencia de una relación más lejana para el carpintero de Hoffman, *M. hoffmannii*, el cual era considerado muy relacionado con *M. aurifrons* (*sensu lato* Short 1982 *sensu stricto* García-Trejo et al 2009) y en varias ocasiones conespecífico, debido principalmente a que exhibe un patrón del plumaje extremadamente similar, aunque de tamaño más pequeño (Ridgway 1914, Peters 1948, Short 1982, AOU 1998). Nuevamente, al igual que otros taxones de este grupo, este es un caso de convergencia del patrón del plumaje, pues esta especie habita las selvas secas de Centroamérica (Central American dry forest y Central American seasonal moist forest (Olson et al. 2009) en las tierras bajas de Honduras,

Nicaragua y Costa Rica, en donde predominan los ambientes áridos y semiáridos (Murphy y Lugo 1995, Ríos-Muñoz 2006) de Centroamérica, muy similares a los hábitat áridos del norte de México y de las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec donde habitan *M. aurifrons* y *M. santacruzii polygrammus* (Gallardo-Cruz *et al.* 2005, García-Trejo *et al.* 2009).

La segunda parte de este trabajo (Capítulo II) se enfocó en analizar la variación morfológica que exhiben las poblaciones de *M. aurifrons* y la recientemente propuesta *M. santacruzii* (García-Trejo *et al.* 2009), con la intención de corroborar si los patrones de la variación coincidían con los grupos obtenidos en el análisis filogenético. Los resultados de este análisis mostraron que los datos de coloración sugieren una clara separación de las poblaciones de *M. carolinus* y *M. aurifrons* (*sensu* Navarro-Sigüenza y Peterson 2004 y García-Trejo *et al.* 2009), similar a la separación encontrada en los análisis del capítulo I. Sin embargo, para las poblaciones de *Melanerpes santacruzii* los resultados muestran una separación en tres diferentes agrupamientos, con una concordancia geográfica: el primero corresponde a las poblaciones del Golfo de México y península de Yucatán (grupo *dubius*), otro que corresponde a las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec (grupo *polygrammus*) y uno más que corresponde a las tierras bajas de Centroamérica, desde Chiapas hasta el norte de Honduras (grupo *santacruzii*). Esta separación está fundamentada por el arreglo de los diferentes caracteres de coloración, determinada por la presencia de una combinación única de estados de carácter.

Empero, los caracteres merísticos no recuperan estos agrupamientos, y en realidad presentan una variación mucho mayor a los caracteres de coloración, de igual forma tampoco se aprecia una correspondencia geográfica entre estos caracteres y las poblaciones analizadas. Más aún, estos caracteres presentan similitudes entre poblaciones que se encuentran separadas geográficamente, pero que residen en hábitat similares. Un ejemplo claro de esto lo representa el tamaño del pico (longitud), el cual agrupa poblaciones muy distantes, y no relacionadas filogenéticamente, como el norte de México (*M. aurifrons*) y la península de Yucatán (*M. santacruzii dubius*) que son las poblaciones con los valores más altos para esta variable, pero ambas habitan ambientes semiáridos o secos. Mientras que por otro lado, estos caracteres agrupan a poblaciones que presentan un tamaño pequeño de la longitud del pico y que habitan ambientes más húmedos como las poblaciones del este de los EUA (*M. carolinus*) y las islas de Roatán y Utila (*M. s. canescens* y *M. s. insulanus*). Por ello, es muy probable que la similitud en los

caracteres morfométricos se deba nuevamente a convergencia por adaptaciones a ambientes similares (e.g. Aldrich y James 1991). Por esta razón no son caracteres recomendables para el análisis de las relaciones genealógicas o los límites de especies de este grupo.

Vale la pena mencionar que los tres grupos obtenidos en este análisis para este taxón han sido comúnmente designados como subespecies de *M. aurifrons*, o inclusive como especies válidas en ciertas propuestas taxonómicas. Por ejemplo, tanto Selander y Giller (1963) como Short (1982) reconocen a estos tres grupos como subespecies, mientras que para Navarro y Peterson (2004) representan tres especies filogenético–evolutivas diferentes; *M. santacruzii*, *M. grateloupensis* y *M. polygrammus*. Considerando que las tres agrupaciones están determinadas por una combinación única de diferentes estados de caracteres de coloración, y que estos agrupamientos representan a poblaciones que tienen una determinada distribución geográfica, en la que aparentemente cada agrupación (o población) tiene preferencias ecológicas diferentes, éstas agrupaciones podrían estar conformando unidades evolutivas independientes (i.e. especies filogenéticas) bajo el concepto filogenético de especie (Wheeler y Platnick 2000).

No obstante, en el análisis filogenético de las secuencias de DNA mitocondrial del primer capítulo, estas poblaciones forman un solo clado monofilético, sin evidencia que apoye la separación de *M. santacruzii* en las tres unidades que los datos morfológicos definen. Comparando los resultados de ambos análisis es posible apreciar que, en el clado que agrupa todas las poblaciones de *M. santacruzii*, hay una alta variedad de expresiones fenotípicas de los patrones de coloración del plumaje, con una estructura geográfica bien establecida. Se puede apreciar también que la divergencia de esas agrupaciones con sus parientes más cercanos ha ocurrido en un tiempo de divergencia más o menos reciente, considerando que el tiempo de divergencia del clado (*M. santacruzii*, (*M. carolinus*, *M. aurifrons*)) fue estimado en 1.02 mya.

Por lo anterior, los resultados sugieren que la marcada diferenciación del plumaje que se aprecia en *M. santacruzii*, con respecto a *M. aurifrons* y a *M. carolinus*, no es coincidente con la estructura del DNA mitocondrial, debido a que ha existido una divergencia muy rápida del plumaje, para *santacruzii*, considerando que el tiempo de divergencia de este grupo es más o menos reciente de acuerdo con los tiempos estimados en el análisis de BEAST (Drummond y Rambaut 2007). Resultados similares han sido reportados recientemente con otros grupos de aves, como es el caso del

complejo *Dendroica coronata* (Milá *et al.* 2007a), ciertas especies del género *Icterus* (Baker *et al.* 2003, Kondo *et al.* 2009), el pechiazul *Luscinia svecica* (Zink *et al.* 2003), algunas especies del género *Carduelis* (Seutin *et al.* 1995) entre otras. Ahora bien, a menudo se ha mencionado que el factor más probable que propicia la evolución rápida de la divergencia del plumaje es la selección sexual, puesto que se ha documentado que es capaz de promover la evolución rápida de patrones del plumaje muy llamativos, así como de propiciar convergencia en diferentes características del plumaje (Baker *et al.* 2003, Milá *et al.* 2007a, Kondo *et al.* 2009, Omland y Lanyon 2009). No obstante, se ha propuesto que otro posible factor causal de la evolución del plumaje es la selección natural, aunque se ha documentado que opera a tasas más lentas que la selección sexual (Crochet *et al.* 2000, Warren *et al.* 2005). En el trabajo de Milá *et al.* (2007a), debido a que las principales diferencias del plumaje que divergen rápidamente en *D. coronata* se encuentran restringidas al área de la cabeza, se favorece la hipótesis de que la selección sexual es la causante de la rápida evolución fenotípica con respecto a los datos moleculares, en lugar de la selección natural. A pesar de lo anterior, se mantienen renuentes respecto a asignar un estatus específico a los taxones *D. c. coronata* y *D. c. audubonii*, que exhiben la evolución rápida del plumaje, contrastante con la información del DNA mitocondrial.

En el caso de los carpinteros, se ha documentado para diferentes grupos que varios caracteres sexuales se concentran en la cabeza y el cuello, en forma de características distintivas que presentan colores muy conspicuos y llamativos, particularmente rojos, amarillos y/o negros (Winkler y Christie 2002). En especial para los carpinteros del presente estudio, *M. aurifrons*, *M. carolinus*, y *M. santacruzi*, la coloración roja o amarilla de la corona, los penachos nasales, la región malar, la nuca y muy probablemente el bajo vientre, principalmente de los machos (más reducidos en las hembras), juegan un papel importante en el reconocimiento sexual y el cortejo (Short 1982, Ehrlich *et al.* 1988, Winkler y Christie 2002). En el presente estudio se analizaron ocho caracteres de coloración de los cuales cinco están directamente relacionados con el cortejo, cuatro se ubican en la cabeza (nuca, copetes nasales, unión corona-nuca y unión frente-corona), y el quinto carácter en el vientre (coloración del vientre).

Por lo que al igual que en el caso de *D. coronata*, esta evidencia favorece la hipótesis de que, la rápida evolución del plumaje en el clado de *M. santacruzi*, ha sido resultado de selección sexual. Por esta razón, es posible que algo similar a lo que ocurre

en el complejo *D. c. coronota-audubonii* (Milá et al. 2007a) ocurra en este caso y que *M. santacruzi* esté formado por tres unidades evolutivas distintas en donde ha habido una rápida divergencia del plumaje, pero no ha habido una diferenciación en las secuencias de DNA mitocondrial. Aunque, de acuerdo con la definición del PSC (sensu Wheeler y Platnik 2000), estas agrupaciones pueden ser consideradas unidades evolutivas independientes (i.e. especies), se necesitan más estudios, especialmente utilizando otros marcadores nucleares, caracteres etológicos y ecológicos, así como estudios de genética de poblaciones para confirmar su estatus taxonómico.

## CONCLUSIONES GENERALES

1. Los análisis filogenéticos de secuencias de DNA mitocondrial aplicados a diferentes especies del género *Melanerpes*, así como a un número considerable de individuos de diferentes poblaciones de *M. carolinus*, *M. aurifrons* y *M. santacruzi*, aportan evidencia de que el género *Melanerpes* es monofilético, por lo que la inclusión de diversos grupos genéricos reconocidos en el pasado en este grupo es correcta y válida.
2. El grupo *M. [carolinus]* (sensu Short 1982) representa un grupo no monofilético por lo que las hipótesis de relaciones evolutivas dentro de este grupo han estado equivocadas, en particular la suposición de que este grupo representa una “superespecie”. El grupo de especies de *M. carolinus* propuesto en el capítulo uno del presente trabajo (García-Trejo et al. 2009) representa un grupo natural y permite apreciar que las especies pertenecientes a dicho grupo están estrechamente relacionadas y sus patrones de diversificación probablemente están ligados a la alternación de los ciclos glaciales-interglaciales de los últimos cinco millones de años.
3. El uso de caracteres del plumaje y morfología para la reconstrucción filogenética o el análisis de la variación geográfica, en este y otros grupos de carpinteros son poco recomendables dado que representan convergencias.
4. *M. “aurifrons”* (sensu Short 1982, AOU 1998) es en realidad parafilético. Las poblaciones norteadas y las poblaciones tropicales de *M. “aurifrons”* representan dos unidades evolutivas independientes a las que se denominó *M. aurifrons*

(Wagler, 1829) y *M. santacruzi* (Bonaparte, 1838) considerando el principio de prioridad. Por lo anterior *M. carolinus*, *M. aurifrons* y *M. santacruzi* representan especies bajo diferentes conceptos de especie, particularmente bajo los conceptos evolutivo y filogenético.

5. Se recomienda llevar a cabo análisis de genética de poblaciones y filogeográficos con el grupo *M. santacruzi* para corroborar la separación de tres entidades evolutivas en este clado. Asimismo, se recomienda realizar análisis biogeográficos, particularmente modelaje de las distribuciones del género *Melanerpes* en el pasado, para entender los procesos que moldearon su diversificación y distribución actuales.

## Literatura citada.

- Aldrich, J. W., y F. C. James. 1991. Ecogeographic variation in the American Robin (*Turdus migratorius*). *Auk* 108:230-249.
- American Ornithologists' Union. 1998. Check-List of North American Birds. American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- Arbeláez-Cortés, E. 2009. Filogeografía de *Lepidocolaptes affinis* (Aves, Furnariidae) en Mesoamérica, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Baker, J. M., E. López-Medrano, A. G. Navarro-Sigüenza, O. R. Rojas-Soto, y K. E. Omland. 2003. Recent speciation in the Orchard Oriole group: Divergence of *Icterus spurius spurius* and *Icterus spurius fuertesi* *The Auk* 120:848-859.
- Bates, J. M., y T. C. Demos. 2001. Do we need to devalue Amazonia and other large tropical forests? *Diversity & Distributions* 7:249-255.
- Benkman, C. W., J. W. Smith, P. C. Keenan, T. L. Parchman, y L. Santisteban. 2009. A New Species of the Red Crossbill (Fringillidae: *Loxia*) from Idaho. *The Condor* 111:169-176.
- Benz, B. W., M. B. Robbins, y A. T. Peterson. 2006. Evolutionary history of woodpeckers and allies (Aves: Picidae): Placing key taxa on the phylogenetic tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:389-399.
- Bonaccorso, E., A. G. Navarro-Sigüenza, L. A. Sánchez-González, A. T. Peterson, y J. García-Moreno. 2008. Genetic differentiation of the *Chlorospingus ophthalmicus* complex in Mexico and Central America. *Journal of Avian Biology* 39:311-321.
- Cortés-Rodríguez, N., B. E. Hernández-Baños, A. G. Navarro-Sigüenza, y K. E. Omland. 2008a. Geographic Variation and Genetic Structure in the Streak-Backed Oriole: Low Mitochondrial DNA Differentiation Reveals Recent Divergence. *The Condor* 110:729-739.
- Cortés-Rodríguez, N., B. E. Hernández-Baños, A. G. Navarro-Sigüenza, A. Townsend Peterson, y J. García-Moreno. 2008b. Phylogeography and population genetics of the Amethyst-throated Hummingbird (*Lampornis amethystinus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48:1-11.
- Crochet, P.-A., F. Bonhomme, y J.-D. Lebreton. 2000. Molecular phylogeny and plumage evolution in gulls (Larini). *Journal of Evolutionary Biology* 13:47-57.
- Dickinson, E. C. 2003. The Howard and Moore complete checklist of the Birds of the World. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Drummond, A., y A. Rambaut. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7:214.
- Ehrlich, P. R., D. S. Dobkin, y D. Wheye. 1988. *The Birder's Handbook: A Field Guide to the Natural History of North American Birds*. Simon and Schuster Inc., New York.

- Fuchs, J., J. I. Ohlson, P. G. P. Ericson, y E. Pasquet. 2006. Molecular phylogeny and biogeographic history of the piculets (Piciformes: Picumninae). *Journal of Avian Biology* 37:487-496.
- Fuchs, J., J.-M. Pons, P. G. P. Ericson, C. Bonillo, A. Couloux, y E. Pasquet. 2008. Molecular support for a rapid cladogenesis of the woodpecker clade Malarpicini, with further insights into the genus *Picus* (Piciformes: Picinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48:34-46.
- Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave, y E. A. Pérez García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 076:19-35.
- García-Deras, G. M., N. Cortés-Rodríguez, M. Honey, A. G. Navarro-Sigüenza, G.-M. Jaime, y B. E. Hernández-Baños. 2008. Phylogenetic relationships within the genus *Cyananthus* (Aves: Trochilidae), with emphasis on *C. doubledayi*. *Zootaxa* 1742:61-68.
- García-Moreno, J., A. G. Navarro-Sigüenza, A. T. Peterson, y L. A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33:186-196.
- García-Moreno, J., N. Cortés, G. M. García-Deras, y B. E. Hernández-Baños. 2006. Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38:488-498.
- García-Trejo, E. A., A. Espinosa de Los Monteros, M. C. Arizmendi, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2009. Molecular systematics of the Red-bellied and Golden-fronted woodpeckers. *The Condor* 111:442-452.
- Howell, S. N. G., y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Oxford.
- Hubbard, J. P. 1973. Avian evolution in the Aridlands of North America. *Living Bird* 12:155-196.
- Klicka, J., G. Voelker, y G. M. Spellman. 2005. A molecular phylogenetic analysis of the "true thrushes" (Aves: Turdinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:486-500.
- Kondo, B., J. M. Baker, y K. E. Omland. 2009. Recent speciation between the Baltimore Oriole and the Black-backed Oriole. *The Condor* 106:674-680.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson, y W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology & Biogeography* 13:305-314.
- Mata, H., C. S. Fontana, G. N. Mauricio, M. R. Bornschein, M. F. de Vasconcelos, y S. L. Bonatto. 2009. Molecular phylogeny and biogeography of the eastern Tapaculos (Aves: Rhinocryptidae: *Scytalopus*, *Eleoscytalopus*): Cryptic diversification in Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53:450-462.



- Maurício, G. N., H. Mata, M. R. Bornschein, C. D. Cadena, H. Alvarenga, y S. L. Bonatto. 2008. Hidden generic diversity in Neotropical birds: Molecular and anatomical data support a new genus for the "*Scytalopus*" indigoticus species-group (Aves: Rhinocryptidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49:125-135.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of the species*. Columbia Univ. Press, New York.
- Mayr, E. 2000. The biological species concept., p. 16–29. *In* Q. D. Wheeler and R. Meier [eds.], *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*. Columbia University Press, New York.
- McCormack, J. E., A. T. Peterson, E. Bonaccorso, y T. B. Smith. 2008. Speciation in the highlands of Mexico: genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular Ecology* 17:2505-2521.
- McKittrick, M. C., y R. M. Zink. 1988. Species concepts in ornithology. *Condor* 90:1-14.
- Milá, B., T. B. Smith, y R. K. Wayne. 2007a. Speciation and rapid phenotypic differentiation in the yellow-rumped warbler *Dendroica coronata* complex. *Molecular Ecology* 16:159-173.
- Milá, B., D. J. Girman, M. Kimura, y T. B. Smith. 2000. Genetic evidence for the effect of a postglacial population expansion on the phylogeography of a North American songbird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267:1033-1040.
- Milá, B., J. E. McCormack, G. Castañeda, R. K. Wayne, y T. B. Smith. 2007b. Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus *Junco*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:2653-2660.
- Mittermeier, R., y C. Goettsch. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México, p. 62–73. *In* J. Sarukhán and R. Dirzo [eds.], *México ante los retos de la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad México D.F., México.
- .
- Monroe, B. L. J. 1968. A distributional survey of the birds of Honduras. *Ornithological Monographs* 7:458.
- Moore, W. S., A. C. Weibel, y A. Agius. 2006. Mitochondrial DNA phylogeny of the woodpecker genus *Veniliornis* (Picidae, Picinae) and related genera implies convergent evolution of plumage patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 87:611-624.
- Murphy, P. G., y A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean, p. 9-34. *In* S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina [eds.], *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press., Cambridge, UK.
- Navarro-S., A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano, y H. Benítez Díaz. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. *The Wilson Bulletin* 113:363-372.
- Navarro-Sigüenza, A. G., y L. A. Sánchez-González. 2003. La diversidad de las aves, p. 24-85. *In* H. Gómez de Silva and A. Oliveras de Ita [eds.], *Conservación de aves. Experiencias en México*. CIPAMEX, CONABIO, NFWF, México D.F.

- Navarro-Sigüenza, A. G., y A. T. Peterson. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* 4:1-32.
- Navarro-Sigüenza, A. G., A. Townsend Peterson, A. Nyari, G. M. García-Deras, y J. García-Moreno. 2008. Phylogeography of the *Buarremon* brush-finch complex (Aves, Emberizidae) in Mesoamerica. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47:21-35.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao, y K. R. Kassem. 2009. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51:933-938.
- Omland, K. E., y S. M. Lanyon. 2009. Reconstructing plumage evolution in Orioles (*Icterus*): Repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution* 54:2119-2133.
- Overton, L. C., y D. D. Rhoads. 2006. Molecular phylogenetic relationships of *Xiphidiopicus percussus*, *Melanerpes*, and *Sphyrapicus* (Aves: Picidae) based on cytochrome b sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41:288-294.
- Peters, J. L. 1948. Check-List of Birds of the World. Harvard University Press, Cambridge.
- Peterson, A. T., E. Martínez-Meyer, y C. González-Salazar. 2004. Reconstructing the Pleistocene geography of the Aphelocoma jays (Corvidae). *Diversity & Distributions* 10:237-246.
- Puebla-Olivares, F., E. Bonaccorso, A. Espinosa de Los Monteros, K. E. Omland, J. E. Llorente-Bousquets, A. T. Peterson, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2008. Speciation in the Emerald Toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) Complex. *Auk* 125:39-50.
- Remsen Jr, J. V. 2005. Pattern, Process, and rigor meet classification. *Auk* 122:403-413.
- Ribas, C. C., C. Y. Miyaki, y J. Cracraft. 2009. Phylogenetic relationships, diversification and biogeography in Neotropical *Brotogeris* parakeets. *Journal of Biogeography* 36:1712-1729.
- Ridgway, R. 1881. A review of the genus *Centurus*, Swainson. *Proceedings of the United States National Museum* 4:93-119.
- Ridgway, R. 1914. The birds of North and Middle America. *Bulletin of the United States National Museum* No. 50.
- Ríos-Muñoz, C. A. 2006. Patrones biogeográficos de la avifauna de las selvas secas de Mesoamérica. Unpublished M. Sc. Diss., UNAM, México D.F.
- Rising, J. D., D. A. Jackson, y H. B. Fokidis. 2009. Geographic Variation in Plumage Pattern and Coloration of Savannah Sparrows. *The Wilson Journal of Ornithology* 121:253-264.
- Rojas-Soto, O. R. 2003. Geographic variation of the Curve-billed thrasher (*Toxostoma curvirostre*) complex. *The Auk* 120:311-322.
- Rojas-Soto, O. R., A. Espinosa de Los Monteros, y R. M. Zink. 2007. Phylogeography and patterns of differentiation in the Curve-billed Thrasher. *Condor* 109:456-463.

- Selander, R. K., y D. R. Giller. 1963. Species limits in the woodpecker Genus *Centurus* (Aves). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 124:273.
- Seutin, G., L. M. Ratcliffe, y P. T. Boag. 1995. Mitochondrial DNA Homogeneity in the phenotypically diverse Redpoll Finch complex (Aves: Carduelinae: *Carduelis flammea-hornemanni*). *Evolution* 49:962-973.
- Short, L. L. 1982. *Woodpeckers of the World*. Delaware Museum of Natural History, Greenville, Delaware.
- Sibley, C. G., y B. L. Monroe. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. I. Parker, y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Sturge, R. J., F. Jacobsen, B. B. Rosensteel, R. J. Neale, y K. E. Omland. 2009. Colonization of South America from Caribbean Islands Confirmed by Molecular Phylogeny with Increased Taxon Sampling. *The Condor* 111:575-579.
- Warren, B. H., E. Bermingham, R. P. Prys-Jones, y C. Thebaud. 2005. Tracking island colonization history and phenotypic shifts in Indian Ocean bulbuls (*Hypsipetes*: Pycnonotidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85:271-287.
- Webb, D. M., y W. S. Moore. 2005. A phylogenetic analysis of woodpeckers and their allies using 12S, Cyt b, and COI nucleotide sequences (class Aves; order Piciformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36:233-248.
- Weibel, A. C., y W. S. Moore. 2002a. Molecular phylogeny of a cosmopolitan group of Woodpeckers (Genus *Picoides*) Based on COI and Cyt b Mitochondrial Gene Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22:65-75.
- Weibel, A. C., y W. S. Moore. 2002b. A Test of a mitochondrial gene-based phylogeny of Woodpeckers (Genus *Picoides*) using an independent nuclear gene, [beta]-Fibrinogen Intron 7. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22:247-257.
- Weibel, A. C., y W. S. Moore. 2005. Plumage convergence in *Picoides* woodpeckers based on a molecular phylogeny, with emphasis on convergence in downy and hairy woodpeckers *Condor* 107:797-809.
- Wheeler, Q. D., y N. I. Platnick. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick), p. 55-69. *In* Q. D. Wheeler and R. Meier [eds.], *Species concepts and the phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York.
- Winker, K., C. L. Pruetz, y J. Klicka. 2009. Seasonal migration, speciation, and morphological convergence in the genus *Catharus* (Turdidae). *The Auk* 123:1052-1068.
- Winkler, H., y D. A. Christie. 2002. Family Picidae (Woodpeckers), p. 296-555. *In* J. del Hoyo, A. Elliot and J. Sargatal [eds.], *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Editions, Barcelona.
- Winkler, H., D. A. Christie, y D. Nurney. 1995. *Woodpeckers: A guide to the woodpeckers, piculets and wrynecks of the world*. Pica Press, Russel Friedman Books CC South Africa.

- Winkler, H., N. Kotaka, A. Gamauf, F. Nittinger, y E. Haring. 2005. On the phylogenetic position of the Okinawa woodpecker (*Sapheopipo noguchii*). *Journal of Ornithology* 146:103-110.
- Zink, R. M., y J. V. Remsen Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds, p. 1-69. *In* R. F. Johnston [ed.], *Current ornithology*. Plenum Press, New York.
- Zink, R. M., R. C. Blackwell-Rago, y O. Rojas-Soto. 1997. Species Limits in the Le Conte's Thrasher. *Condor* 99:132-138.
- Zink, R. M., R. C. Blackwell-Rago, y F. Ronquist. 2000a. The Shifting Roles of Dispersal and Vicariance in Biogeography. *Proceedings: Biological Sciences* 267:497-503.
- Zink, R. M., G. F. Barrowclough, J. L. Atwood, y R. C. Blackwell-Rago. 2000b. Genetics, Taxonomy, and conservation of the threatened California Gnatcatcher. *Conservation Biology* 14:1394-1405.
- Zink, R. M., S. Rohwer, S. Drovetski, R. C. Blackwell-Rago, y S. L. Farrell. 2002. Holartic phylogeography and species limits of Three-toed woodpeckers. *Condor* 104:167-170.
- Zink, R. M., S. V. Drovetski, S. Questiau, I. V. Fadeev, E. V. Nesterov, M. C. Westberg, y S. Rohwer. 2003. Recent evolutionary history of the bluethroat (*Luscinia svecica*) across Eurasia. *Molecular Ecology* 12:3069-3075.