



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

EL PAPEL DEL ISTMO DE TEHUANTEPEC EN LOS PATRONES
BIOGEOGRÁFICOS DE LA AVIFAUNA MESOAMERICANA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)
P R E S E N T A

Biol. VICENTE RODRÍGUEZ CONTRERAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO
SIGÜENZA

MÉXICO D.F.

ABRIL, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) otorgó una beca de Posgrado para la realización del programa de Maestría en Ciencias y DGEP un complemento de beca. Parte del trabajo se llevó a cabo gracias a los proyectos SEMARNAT-CONACyT C01-0265, CONACYT R27961 y PAPIIT IN-208906. Jorge Meave y David Espinosa aceptaron amablemente ser parte de mi Comité Tutorial. Adolfo Navarro aceptó ser el director de tesis de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Los mapas de distribución potencial del proyecto Atlas de las Aves de México se realizaron con datos facilitados por los curadores de las siguientes instituciones: American Museum of Natural

History, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Bell Museum (University of Minnesota), Natural History Museum (British Museum), Carnegie Museum of Natural History, California Academy of Sciences, Canadian Museum of Nature, Denver Museum of Natural History, Delaware Museum of Natural History, Florida Museum of Natural History, Fort Hays State College, Field Museum, Iowa State University, University of Kansas, Los Angeles County Museum, Leiden Natuurhistorische Museum, Louisiana State University Museum of Zoology, Museum of Comparative Zoology (Harvard University), Moore Laboratory of Zoology, University of Michigan, Museo de Historia Natural de París, Museo de Ciencias Naturales de Madrid, Museum of Vertebrate Zoology (Berkeley Univ.), Museo de Zoología (Facultad de Ciencias UNAM), University of Nebraska, Royal Ontario Museum, San Diego Natural History Museum, Southwestern College, Texas A&M University, University of Arizona, University of British Columbia, University of California Los Angeles, University of Oklahoma, Western Foundation of Vertebrate Zoology, United States National Museum y Peabody Museum (Yale University), por brindarnos el acceso a sus datos. Apoyo financiero para la construcción de la base de datos del Atlas fue obtenido de Conabio (A002, E018 y V009), CONACyT, DGAPA-UNAM (IN 218598, 214200), British Council México, National Science Foundation y la Comisión de Cooperación Ambiental para América del Norte. Adolfo Navarro amable y pacientemente aceptó ser el director de este trabajo.. Patricia Koleff y Octavio Rojas aceptaron ser sinodales de este trabajo, por lo cual les estoy muy agradecido. Luis Antonio Sánchez, Cesar Ríos, Patricia Koleff, Alejandro Gordillo, Erick García, Andrés Lira, Hernán Vázquez, Roberto Sosa, Alberto Gallardo ayudaron invaluablemente con comentarios y logística indispensables. Abril C. Heredia fomentó que el borrador de esta tesis se terminara en el área de estudio. Jorge Meave facilitó mi primer contacto con el Istmo de Tehuantepec. Mil gracias.

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN.....	6
ANTECEDENTES	7
VEGETACIÓN.....	7
ESTUDIOS ORNITOLÓGICOS EN EL ISTMO DE TEHUANTEPEC.....	8
EL ISTMO DE TEHUANTEPEC COMO ZONA DE TRANSICIÓN AVIFAUNÍSTICA.....	10
PATRONES BIOGEOGRÁFICOS, ZONAS DE TRANSICIÓN Y DIVERSIDAD BETA.....	15
OBJETIVOS	17
MÉTODOS.....	18
RESULTADOS	21
TRABAJO ORNITOLÓGICO EN EL ISTMO DE TEHUANTEPEC.....	21
PATRONES DE RIQUEZA DE ESPECIES SELECCIONADAS.....	22
ANÁLISIS DE SIMPLICIDAD DE ENDEMISMOS (PAE)	24
DIVERSIDAD BETA.....	27
COMPONENTES DE LA FORMULA BSIM.....	29
DISCUSIÓN.....	33
ESFUERZO DE COLECTA EN EL ISTMO DE TEHUANTEPEC.....	33
HISTORIA GEOLÓGICA DEL ISTMO DE TEHUANTEPEC	34
PATRONES DE RIQUEZA DE ESPECIES SELECCIONADAS.....	35
REGIONALIZACIÓN DE LA AVIFAUNA.....	37
PATRONES DE DISTRIBUCIÓN, RIQUEZA Y DIVERSIDAD BETA	41
CONSERVACIÓN	44
CONCLUSIONES	46
LITERATURA CITADA.....	47

RESUMEN

Se analizaron los patrones biogeográficos de la avifauna del Istmo de Tehuantepec mediante la regionalización del área con base en un Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) y la evaluación del recambio espacial de especies. Los resultados del PAE así como los valores de diversidad beta sugieren que el Oeste de México posee una avifauna muy distinta a la del resto del área de estudio. Se distinguen cinco regiones principales que se nombraron: El Oeste de México, Tehuantepec, la Planicie Costera del Golfo de México, el Este de la Costa del Pacífico, y la zona de Transición. A pesar del corredor de tierras bajas que existe entre planicies costeras del país, estas difieren entre sí, con altos valores de recambio entre ellas. Los diferentes valores de recambio al interior de ambas planicies sugieren que han sido afectadas de forma distinta por los eventos históricos que moldearon la composición de la fauna, como los cambios climáticos del Pleistoceno.

ABSTRACT

Biogeographical patterns of the Tehuantepec Isthmus' avifauna were analysed by developing a Parsimony Analysis of Endemicity and by studying species' spatial turnover. Results suggest that Western Mexico possesses an avifauna different than the one from the rest of the study area. Five principal regions can be distinguished: Western Mexico, Tehuantepec, Gulf of Mexico's Coastal Plain, East of the Pacific Coastal Plain and the Transition Zone. Nevertheless the connection between both Coastal Plains, there is high species turnover between them. The difference of turnover values within slopes suggest historic events affected such slopes differentially.

INTRODUCCIÓN

El Istmo de Tehuantepec, situado en la parte oriental de los estados de Oaxaca y Veracruz, así como en la región occidental de Tabasco y Chiapas en México, es una constricción de la masa continental, que forma la parte más angosta que divide los océanos Atlántico y Pacífico en Norteamérica (figura 1). Debido a esto y a sus condiciones orográficas, el área es considerada como de alta especiación y diferenciación de poblaciones para taxones como aves, mamíferos y mariposas (Peterson *et al.* 1999). Esta zona se ha definido para la avifauna como una barrera para las especies de tierras altas, un corredor entre las vertientes pacífica y atlántica y un corredor para las aves migrantes entre Norte y Sudamérica (Binford 1989). Tanto la región atlántica como la pacífica correspondientes al Istmo tienen características relevantes: la región pacífica del Istmo de Tehuantepec (Planicies Costeras de Tehuantepec) ha sido descrita como un Área de Aves Endémicas (EBA), presentándose dos especies de aves endémicas para el área (*Passerina rositae* y *Aimophila sumichrasti*) y una cuasiendémica (*Aratinga strenua*, Stattersfield *et al.* 1998). Este hecho contrasta con los patrones de endemismo encontrados para el país, ya que, a pesar de que el Oeste de México ha sido mencionado como región alta en endemismos (García-Trejo y Navarro 2004) se ha encontrado que el patrón general de la distribución de taxones endémicos en el país es que haya un mayor número en tierras altas y menor en las bajas (Peterson *et al.* 1993). En la región atlántica, es relevante la presencia de la Sierra de los Tuxtlas, de origen volcánico, que representa la extensión más oriental del Eje Neovolcánico Transversal (Dirzo *et al.* 1997). Este sistema montañoso, aislado completamente de otros, presenta varios taxones endémicos distribuidos en los diferentes tipos de vegetación que ahí se encuentran. Además, esta sierra ha sido señalada como límite de la distribución de varias especies de aves (Winker 1997).

Como reflejo del alto grado de especiación y diferenciación existente en la zona para varios taxones, las regionalizaciones bióticas basadas en aves, mamíferos, reptiles y anfibios (Fa y Morales 1998) consideran al Istmo de Tehuantepec como límite entre provincias al este y al oeste del mismo. Por otro lado, el papel que desempeña esta región como zona de contacto o corredor biológico entre las vertientes atlántica y pacífica ha sido identificado para plantas vasculares (Wendt 1992, Pérez.García y Meave 2006).

En una región como el Istmo de Tehuantepec, en donde los patrones de biodiversidad son complejos debido a la gran heterogeneidad ambiental, geográfica e histórica, la evaluación del reemplazo espacial en la identidad de las especies entre áreas (diversidad beta [β], Koleff 2005) junto con el análisis de los patrones de distribución y regionalización biogeográfica, puede contribuir al entendimiento de los factores que afectan la composición de la avifauna regional.

En este trabajo se buscó evaluar las características biogeográficas del Istmo de Tehuantepec, tanto como barrera como corredor biogeográfico, así como los patrones de riqueza y distribución de las especies de aves a nivel local, por medio de un Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE) así como de un análisis de los valores de diversidad beta entre diferentes secciones del Istmo de Tehuantepec.

ANTECEDENTES

Vegetación

En el Atlas Regional del Istmo de Tehuantepec (Sánchez y Oropeza 2003) puede distinguirse una división muy clara entre ambas planicies costeras y las tierras altas en cuanto a los tipos de vegetación original que en dichas zonas predominaban. En la Planicie Costera del Golfo de México, predominan las selvas altas y medianas, mientras que en la Planicie costera del Pacífico imperan las selvas secas. Esta división es coincidente con el parteaguas continental. Para las tierras altas, los bosques templados son el tipo de vegetación más común. Es importante mencionar que la reducción de cobertura vegetal original en la zona ha sido dramática en los últimos 30 años.

Estudios ornitológicos en el Istmo de Tehuantepec

Desde la visita a Oaxaca de Ferdinand Deppe en 1825, la exploración ornitológica en el estado ha sido intensa, siendo los alrededores de la ciudad de Oaxaca y el Istmo de Tehuantepec las zonas más visitadas (Binford 1989). A finales del siglo XIX, el profesor Francis E. Sumichrast realizó un trabajo avifaunístico intensivo en la

región del Istmo, principalmente su porción pacífica, estando vecindado en la ciudad de Juchitán, con el objeto de coleccionar especímenes para el Museo Nacional de Historia Natural en de los Estados Unidos de América Como resultado de su amplio trabajo de colecta científica en la región, varias especies fueron descritas y nombradas en su honor (e.g. *Aimophila sumichrasti*, *Hylorchilus sumichrasti*). Ya durante el siglo XX el interés por el estudio ornitológico crece y se mantiene en cuanto a expediciones de inventarios y colecta científica (Navarro et al 2004).

La obra que sintetiza el conocimiento moderno sobre las aves en Oaxaca es la de Binford (1989), que está basado tanto en colecciones biológicas como en trabajo de campo personal (Navarro *et al.* 2004). En éste, se analiza la distribución y la sistemática de las especies, haciendo énfasis en la importancia biogeográfica del Istmo de Tehuantepec, y además se menciona la falta de conocimiento acerca del papel de la región en los patrones de migración en la región.

A partir de la publicación de Binford (1989) se produjeron numerosos trabajos acerca de la avifauna estatal (Navarro *et al.* 2004). La región ístmica no fue la excepción. Schaldach *et al.* (1997) publicaron 13 nuevos registros para el Estado basados en colectas en la región ístmica de Oaxaca, aunque Binford (1989) había predicho la existencia en la región de estas especies con anterioridad.

En la vertiente atlántica del Istmo de Tehuantepec, la región de Los Tuxtlas ha recibido gran atención por parte de ornitólogos nacionales y extranjeros. Desde las primeras colectas en la zona en 1857 realizadas por Sclater, las aves de Los Tuxtlas han sido estudiadas de manera constante hasta la actualidad, en aspectos como distribución, ecología y migración (Winker 1997).

En un estudio mas reciente, Peterson *et al.* (2003) estudiaron la avifauna de la región de Los Chimalapas. En dicho estudio se expone la importancia de la región, debida al alto grado de conservación de sus hábitats, la gran diversidad de especies de aves, mayor que la de cualquier región del país de tamaño similar, y la existencia de especies críticas como el águila arpía *Harpia harpyja*, el pajuil *Penelopina nigra* y probablemente el pavón *Oreophasis derbianus*, la guacamaya roja *Ara macao*, el zacatonero itsmeño *Aimophila sumichrasti*, el colorín azulrosa *Passerina rositae* y el

quetzal *Pharomachrus mocinno*. Los autores hacen notar que los patrones de endemismo encontrados para esta región contradicen los patrones generales de riqueza y endemismo presentes en México (Peterson *et al.* 1993), ya que la riqueza mayor encontrada por ellos para la zona se concentra en los ambientes húmedos de la vertiente atlántica, mientras que el valor de endemismo más alto se ubica en los hábitats secos de la vertiente del pacífico para la región. Para Peterson *et al.* (2003), las tierras bajas de la vertiente pacífica de la región de Los Chimalapas pudiera ser el área de las últimas poblaciones viables a largo plazo de *Passerina rositae* y *Aimophila sumichrasti*. Sin embargo, hay regiones en la Planicie Costera del Pacífico en donde estas dos especies microendémicas son muy comunes (Rodríguez-Contreras 2004, Rodríguez-Contreras *et al.* en prep.). Este hecho habla de la falta de trabajo ornitológico en los ambientes secos del Istmo de Tehuantepec.

Es posible que la zona menos estudiada dentro del área de estudio sea la correspondiente al estado de Tabasco. De las 25 publicaciones referentes a aves de dicho estado aparecidas entre 1825 y 1998, sólo dos hacen referencia a la riqueza de especies dentro de la entidad (Chablé-Santos *et al.* 2005).

El Istmo de Tehuantepec como zona de transición avifaunística.

El sureste mexicano ha sido identificado como un área de alta complejidad biológica, debido en parte a la mezcla de faunas con diferentes historias biogeográficas (Flores y Gerez 1994). Esta intergradación de faunas neárticas y neotropicales hace de esta región una zona de transición biogeográfica. En este sentido, el Istmo de Tehuantepec participa en esta zona de transición como límite de distribución y diferenciación de especies. Este efecto está bien documentado para las aves, mamíferos, peces y murciélagos (Pauly *et al.* 2004). Varios taxones de aves que en Sudamérica son diversos alcanzan su límite norte en México, principalmente en el Istmo de Tehuantepec, con frecuencia con diversidad reducida, como la familia Pipridae de origen neotropical. Asimismo, varios grupos Norteamericanos tienen su límite sur en

México en la misma región, aparentemente sin mayor diferenciación; ejemplo de esto son las familias Sittidae, Paridae, Laniidae y Alaudidae (Escalante *et al.* 1998). Sin embargo, este efecto de barrera no funciona de la misma forma para todos los taxones, aun siendo del mismo grupo, lo que hace que esta zona de transición sea una región amplia (Pauly *et al.* 2004).

En algunas de sus notas, Sumichrast (Lawrence 1875) hace notar la posibilidad de dividir la región ístmica en dos porciones independientes entre sí, basándose en las especies de aves registradas: costa oriental (atlántica) y costa occidental (pacífica). Esta división sería la misma que la que resulta de separar al Istmo con base en la dirección de afluencia de los cursos de agua que allí existen. Sumichrast encontró un número de especies exclusivas de cada una de las regiones del Istmo, es decir, que no incurren en la otra región, y que a su vez, presentan un taxón filogenéticamente cercano en la otra parte del Istmo que igualmente no incurre en la primera (Lawrence 1875). Sin embargo, menciona que en la zona límite entre las dos regiones es posible que pudieran encontrarse ambos taxones. Por otra parte, hace notar el hecho de que pocas o ninguna de las especies que pertenecen a la región occidental se extienden hacia la oriental, mientras que varias especies de esta última si se extienden en la dirección contraria.

En su estudio sobre la distribución de la avifauna oaxaqueña, Binford (1989) hizo amplia referencia al Istmo de Tehuantepec como un área relevante en cuanto a la distribución de su avifauna. Él mencionó que es en el Istmo de Tehuantepec donde puede verse una barrera mayor para la dispersión de las especies de hábitats templados que se encuentran en la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre de Chiapas en un eje norte sur. Por el contrario, los tipos de vegetación húmedos de ambas vertientes hacen contacto en esta zona de tal forma que se permitiría un intercambio directo de faunas entre las vertientes, sin embargo, la dispersión a través de esta brecha, que se esperaba no tuviera obstrucciones, no ocurre de esa forma, ya que entre varias especies que se extienden entre ambas vertientes presentan una notoria diferenciación racial (Binford 1989). En su estudio, divide a la región ístmica de Oaxaca, básicamente como lo hace Sumichrast (Lawrence 1875) utilizando las vertientes continentales.

Binford (1989) analizó la avifauna de Oaxaca con base en los diferentes tipos de “hábitats terrestres” (tipos de vegetación) que distinguió en el estado, registrando las

especies que se encuentran en cada tipo de vegetación al este y al oeste de la parte media del Istmo, entendiendo como “Istmo” la interrupción de tierras altas (figura 1), y con respecto a las vertientes pacífica y atlántica. Él menciona que para los hábitats tropicales húmedos y secos, de las 49 especies de aves que se encuentran tanto en la vertiente atlántica como en la pacífica, sólo 40 se encuentran completamente distribuidas al este y al oeste del Istmo sobre ambas vertientes; las restantes se distribuyen a ambos lados de la vertiente atlántica, pero no en toda la vertiente pacífica: tres se encuentran sólo en el lado este, y seis únicamente en el lado oeste de la vertiente pacífica. Asimismo, de las especies que se distribuyen en ambientes tropicales, 40 especies presentan una marcada diferenciación racial a lo largo de un eje este-oeste en la vertiente del Pacífico, y lo mismo pasa con 16 especies en la vertiente del Atlántico.



Figura 1. Istmo de Tehuantepec y sus diferentes regiones mencionadas en este estudio.

En el caso del bosque tropical perennifolio y subperennifolio; 92 especies de aves solamente se han registrado en la vertiente atlántica, 26 sólo se encuentran en la porción este de la vertiente pacífica y tres en el lado oeste de la misma. Para el bosque de niebla, existen 11 especies que exclusivamente se encuentran al este del Istmo en la Sierra Madre de Chiapas, nueve especies se encuentran en esta misma sierra y al oeste del Istmo en la vertiente atlántica, tres especies sólo se encuentran en la vertiente atlántica al oeste del Istmo, dos únicamente se registran en la vertiente pacífica y son endémicas de las tierras altas al oeste de la región Istmica. De 19 especies de bosque nublado que se encuentran a ambos lados del istmo, nueve presentan diferenciación racial. Sobre las especies de aves que habitan bosques de pino y encino, existen 53 especies que se distribuyen exclusivamente al oeste del Istmo, a lo largo de las sierras de Miahuatlán y de Juárez (aunque 21 reaparecen al sur en Guatemala). Sólo siete especies de aves registradas en este hábitat se encuentran tanto al este como al oeste del Istmo, y 12 especies registradas en bosques húmedos de pino y encino presentan diferencias raciales entre el este y el oeste de mismo.

En el matorral de encino (oak scrub), que forma un pequeño cinturón a menor altitud que el bosque seco de pino-encino, habitan 3 especies de aves que solo se registran al oeste del Istmo. Para el bosque tropical caducifolio, Binford (1989) menciona que de las especies de aves que lo habitan, 29 se encuentran tanto al este como al oeste del Istmo, trece sólo se encuentran al este del istmo sobre la vertiente pacífica, y siete únicamente al oeste, en la misma región. Finalmente, en el matorral espinoso seco habitan 21 especies de aves al oeste de Istmo, que no cruzan hacia el este, de las cuales 14 son endémicas para Norteamérica, a la vez que 5 especies habitan este tipo de vegetación al este del Istmo y no se registran al oeste del mismo.

Por otra parte, Binford (1989) hace notar de manera importante el efecto de barrera en un eje norte-sur entre los tipos de vegetación tropicales de ambas vertientes, basado en la fuerte diferenciación racial presente en 29 de las 49 especies compartidas entre la vertiente atlántica y la pacífica.

Como parte de una nueva propuesta taxonómica, Navarro y Peterson (2004) propusieron la reevaluación del estatus taxonómico de varias especies de aves de México al utilizar el concepto filogenético y evolutivo de especie en lugar del biológico. De estas, 33 especies biológicas, se ven afectadas en su distribución debido al efecto de barrera del Istmo de Tehuantepec en alguno de sus sentidos (norte-sur y este-oeste). Debido a esto, resultan divididas en 74 especies filogenéticas, lo cual modifica los patrones de riqueza y endemismo del país. Por ejemplo, *Melanerpes polygrammus* y *Chlorospingus wetmorei*, entre otros taxones, son entonces especies endémicas de la Planicie costera del Pacífico y a la Sierra de los Tuxtlas respectivamente, resaltando aún más los valores de riqueza de especies endémicas en el Istmo de Tehuantepec.

Estos efectos de barrera y corredor biogeográficos se ven reflejadas en las regionalizaciones hechas con base en las distribuciones de distintos taxones, en las que el Istmo de Tehuantepec surge como una zona de importancia biogeográfica relevante. Comparando diversos sistemas de regionalización, Espinosa *et al.* (2000) desarrollaron un sistema consensado de provincias y regiones, el cual fue clasificado mediante un PAE utilizando datos de monografías y revisiones de plantas, aves e insectos. En dicho análisis, la zona del Istmo de Tehuantepec queda incluida en la región Neotropical, y en dicha región se encuentra el límite o separación entre las provincias de tierras altas al este y al oeste del mismo (Sierra Madre del Sur al oeste; Altos de Chiapas y Soconusco al este) así como el límite entre las provincias de tierras bajas en el norte y en el sur del mismo (Golfo de México y Pacífico, respectivamente).

Este efecto vicariante del Istmo de Tehuantepec evidente para varios taxones de tierras altas ha sido estudiado incluso para analizar los cambios en el nicho ecológico de los taxones en un evento de especiación. En este sentido, Peterson *et al.* (1999) mencionaron que, para el caso de las aves, las especies hermanas separadas por el Istmo presentan básicamente el mismo nicho ecológico, lo que sugiere que después de que un evento vicariante genera dos taxones a partir de uno, éstos conservan el mismo nicho ecológico, manteniéndose por varios millones de años de evolución independiente. Sin embargo, es notorio como este efecto no ha sido estudiado en el Istmo de Tehuantepec, entre las vertientes atlántica y pacífica, que como se mencionó, pudiera funcionar como un corredor entre ambas vertientes, aunque al haber diferenciación racial en gran parte de los taxones de aves distribuidos a través de la región Istmeña, se desprende que sí

puede existir de un efecto de barrera biogeográfica en el mismo sentido. Asimismo, existen taxones que se registran en la vertiente pacífica del Istmo, que presentan afinidad atlántica en sus distribuciones, tanto de aves (Rodríguez-Contreras 2004) como de plantas vasculares (Pérez-García *et al.* 2001). Por otra parte, esta región ha sido señalada como rica en endemismos (Pérez-García *et al.* 2001, Stattersfield *et al.* 1998).

García-Trejo y Navarro (2004), al estudiar los patrones de riqueza y endemismo de aves en la región oeste de México, encontraron valores altos de recambio de especies en el Golfo de Tehuantepec, sin embargo, no es posible interpretar este hallazgo de una manera satisfactoria.

Patrones biogeográficos, zonas de transición y diversidad beta.

En años recientes, el estudio de la biodiversidad, particularmente en países megadiversos como México, se ha enfocado en gran medida en la biología de la conservación, como respuesta a la pérdida acelerada de hábitat y extinción masiva de especies. En este sentido, la búsqueda de patrones geográficos a partir de la distribución de los organismos es uno de los primeros abordajes de la biodiversidad con relación al espacio (Toledo 1994). Por otra parte, dichos patrones son reflejo de la biodiversidad y de procesos evolutivos que la formaron, así como de los factores que la influyen. Los patrones de distribución de las especies permiten el reconocimiento de áreas particulares asociadas a características en común: regiones o distritos (Rojas-Soto *et al.* 2003).

. El Análisis de Simplicidad de Endemismos, o PAE (por sus siglas en inglés), originalmente usado para identificar y definir patrones de distribución congruentes (Posadas 1996, en Rojas –Soto *et al.* 2003), ha sido usado recientemente como una herramienta biogeográfica para detectar similitud entre áreas (Rojas–Soto *et al.* 2003) y para regionalización biogeográfica, ya que este método permite obtener un agrupamiento jerárquico de las celdas, que pueden ser interpretados como regiones, dominios, provincias o distritos biogeográficos (Espinosa *et al.* 2001).

Se puede esperar que el recambio de especies entre dichas regiones sea alto debido a la diferencia en la composición de las faunas entre una y otra zona. La diversidad beta, definida en su sentido original como la tasa de recambio de especies en

un gradiente ambiental (Whittaker 1972), ha sido utilizada recientemente para evaluar la diferencia en la composición de especies entre comunidades, así como para detectar zonas de transición entre distintos hábitats o unidades geográficas mayores (Rodríguez-Moreno 2006). Sin embargo, mientras que las zonas de transición pueden ser límites definidos claramente en una zona, en otra pueden ser menos obvios, tratándose de “clinas” o gradientes” (Williams 1996). En este sentido, para el Istmo de Tehuantepec resulta importante no sólo analizar los patrones biogeográficos a una escala detallada, sino también estudiar el recambio de especies entre regiones, ya que en una zona de transición entre biotas tan relevante, es de esperar que algunos límites entre regiones sean muy notorios en cuanto a las diferencias entre sus avifaunas y que otros, en cambio no lo sean tanto.

OBJETIVOS

General

- Identificar y analizar patrones biogeográficos para la avifauna del Istmo de Tehuantepec

Particulares

- Evaluar el trabajo ornitológico en el Istmo de Tehuantepec
- Seleccionar las especies de aves cuya distribución aporte información sobre patrones biogeográficos al interior de la zona de estudio.
- Proponer una regionalización del área de estudio mediante un análisis de simplicidad de endemismos (PAE).
- Reconocer patrones en el recambio y la diversidad β de especies de aves al interior de la región.

MÉTODOS

Como primer paso para el estudio, se seleccionaron las especies de aves a incluir en los análisis usando la taxonomía alternativa para las aves de México propuesta por Navarro y Peterson (2004) y las distribuciones de las aves en el territorio Nacional propuestas por Howell y Webb (1995) e *Infonatura* (2004). Se seleccionaron las especies que se distribuyen en el Istmo de Tehuantepec y cuya área de distribución no abarca toda el área de estudio, con el fin de elegir especies cuyas distribuciones aporten información acerca de los patrones biogeográficos al interior de la zona de estudio, ya que, para el PAE las especies que se distribuyen en todas las áreas a comparar, participan como caracteres simplesiomórficos y por lo tanto no informativos en dicho análisis.

Con el fin de evaluar el trabajo ornitológico para la zona, se usó la base de datos del *Atlas de las Aves de México* (Navarro *et al.* 2003) de todos los registros existentes dentro del área de estudio. Para esto, se seleccionaron todos los registros dentro de los 92° 65' y 96° 30' de longitud oeste y entre los meridianos 14° 98' y 18° 94' de latitud norte (Figura 2). Con esta delimitación quedan representados los principales elementos geográficos y bióticos, tanto de la parte norte como sur del Istmo de Tehuantepec, como son la planicie costera del Golfo de México y la Planicie Costera del Pacífico; la zona del Soconusco y parte de los Altos de Chiapas al este del Istmo; la Sierra Madre del Sur y las tierras altas al oeste del mismo. Estos registros provienen de la información de ejemplares mexicanos depositados en 80 fuentes de datos científicos de México, Estados Unidos, Canadá y Europa (Navarro *et al.* 2003).

Con base en estos puntos, se generaron mapas de distribución potencial de las especies que se seleccionaron para el estudio. Estos mapas, incluidos en el proyecto “Mapas de las aves de México basados en la Web” (Navarro y Peterson en prep.) se generaron mediante el programa DesktopGARP v 1.1.3, basándose en la teoría del nicho ecológico de cada especie, utilizando 453,540 datos georreferidos provenientes del *Atlas de las Aves de México* (Navarro *et al.* 2003), utilizando 15 coberturas digitales ambientales de las cuales cuatro se derivan del modelo digital de elevación de Hydro-1K y 11 de las

climatologías de alta resolución producidas en el proyecto WorldClim. Estos mapas son editados (recortados) de acuerdo con discontinuidades en áreas de predicción, basados en la presencia de registros en la base de datos y al conocimiento previo en la literatura (e.g. Howell y Webb 1995, AOU 1998, Rodríguez-Yáñez *et al.* 1994). Se busca que estos mapas representen la distribución nuclear de cada especie, dejando fuera las áreas de tránsito y de registros ocasionales de las especies.

Con el fin de poder discernir adecuadamente patrones biogeográficos en la región, se generó una gradilla mediante un sistema de información geográfica (ArcView, versión 3.2; ESRI 1999) de 0.25 grados por lado, usando los límites establecidos con anterioridad para el área de éste estudio. Posteriormente, dicha gradilla fue sobrelapada con el mapa de la República Mexicana, dentro de los límites establecidos para el estudio. De esta forma se generaron 218 celdas de aproximadamente 742 km², las cuales cubren completamente el área delimitada para el presente estudio. Con este tamaño de celda se busca tener una buena representatividad de la heterogeneidad ambiental de la zona, sin comprometer la capacidad de cómputo al tener demasiadas áreas dentro de los análisis.

Los mapas de las distribuciones hipotéticas de trabajo de cada especie seleccionada obtenidas mediante GARP se utilizaron como criterio para asignar valores de presencia o ausencia de la especie en cuestión para cada celda de la gradilla obtenida, definiendo a la especie como presente para todos los cuadros sobre los que la predicción se sobrelape con los mismos, y ausente en aquellos celdas en los que esto no suceda. Para hacer esto, se sobrelapó cada uno de los mapas potenciales de las especies (en formato Grid) con la gradilla de 0.25 de grado, utilizando la herramienta “*tabulate areas*” del sistema de información geográfica ArcView versión 3.2. (ERSI 1999). De esta forma se obtiene una tabla con la proporción del área de cada celda que corresponde tanto a presencia de la especie como a ausencia de la misma. Estas tablas fueron exportadas como archivos de DBASE, para ser luego compiladas dentro de una sola matriz en el programa Microsoft Excel. Una vez en este programa se sustituyeron los valores de proporción de áreas por valores de presencia (1) o ausencia (0) de la especie para cada celda.

Con el fin de reconocer patrones de regionalización y relación biogeográfica para la avifauna del Istmo de Tehuantepec, se realizó por una parte la representación de la riqueza de especies por cuadrante dentro del mapa de la zona de estudio, así como un análisis de parsimonia de endemismos (PAE; por sus siglas en inglés) entre las celdas, con base en la presencia o ausencia de las especies de aves seleccionadas para este estudio. Para el desarrollo de este análisis, se utilizó la matriz de presencias y ausencias de especies, obtenida anteriormente. Mediante el programa NONA (Goloboff 1994) se realizó una búsqueda heurística considerando a los cuadrantes como especies y a las especies como caracteres. Se generó un área hipotética con valores de ausencia para todas las especies, la cual fue utilizada como grupo externo. Posteriormente se realizó un consenso estricto con todos los árboles obtenidos, mediante el programa WinClada (Nixon 1999).

Buscando evaluar el papel que juega el recambio de especies local en la estructuración geográfica de la avifauna dentro del área, siguiendo a Koleff (2005), el recambio de especies (diversidad β) se medirá comparando cada celda de la gradilla con sus cuadros vecinos, como sigue:

$$\beta_{sim} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (1 - S_i); S_i = \frac{a_i}{a_i + \min(b_i, c_i)}$$

siendo n el número de comparaciones (S_i) hechas para un solo celda. Dentro de cada comparación S_i , entre la celda original y su vecino (i), a es el número de especies compartidas entre los dos celdas, b es el número de especies que están presentes en el cuadro vecino y no en el original, y c el número de especies que ocurren en el cuadro original mas no en el vecino.

Los valores de β_{sim} para cada cuadro fueron presentados en el mapa del área de estudio, utilizando el sistema de información geográfica ArcView versión 3.2, buscando contrastar la representación gráfica de dichos valores contra lo obtenido mediante el análisis de parsimonia de endemismos. La misma representación gráfica se hizo con los promedios de a , b y c , componentes de la fórmula de β_{sim} .

RESULTADOS

Trabajo ornitológico en el Istmo de Tehuantepec.

Es evidente (Figura 2), que la mayor parte los trabajos mas intensos de colecta en la región ha sido enfocado a regiones particulares que han contado con el interés de muchos investigadores (Sierra de los Tuxtlas, Sierra Madre del Sur, Los Chimalapas) o bien zonas de relativa facilidad en cuanto al acceso (Carretera trans-ístmica, costa de Chiapas, cercanías de Tuxtla Gutiérrez). Este patrón resalta la falta de muestreo en grandes regiones del Istmo, como las regiones al este y al oeste de la carretera trans-Ístmica. Al analizar la riqueza por localidad, puede verse que son pocos los sitios de colecta en que se registraron más de 45 especies.

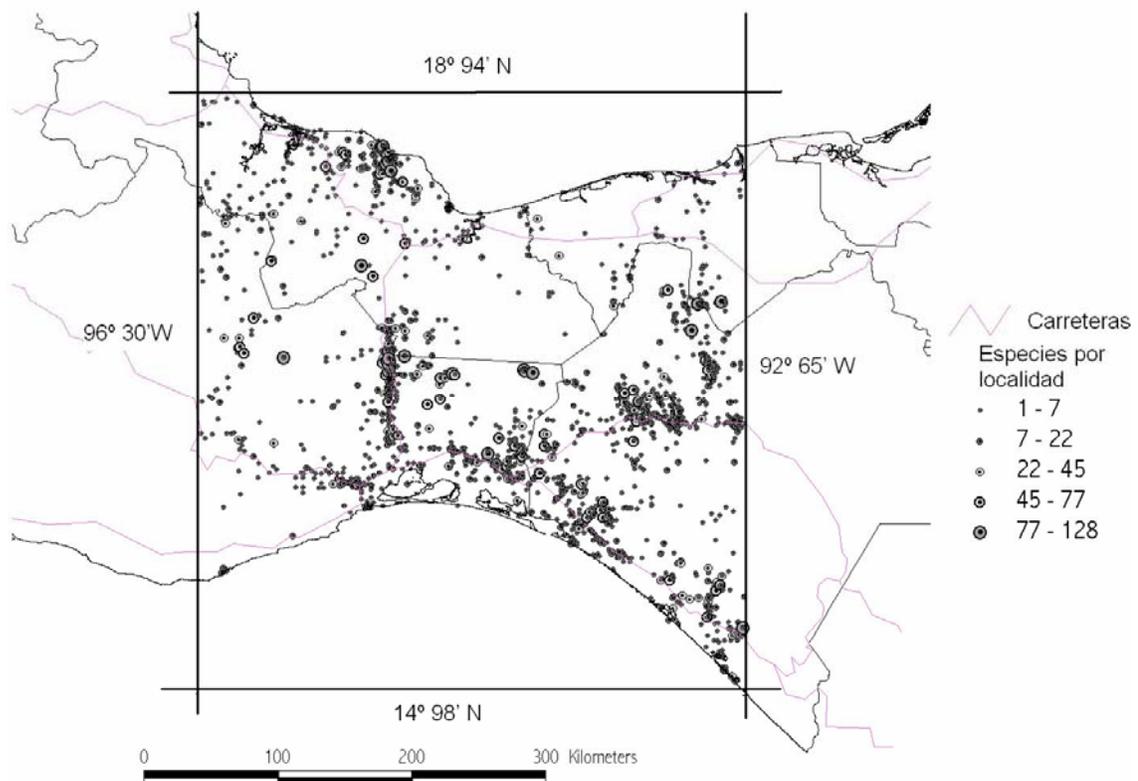


Figura 2.. Delimitación del área de estudio y localidades de colecta de aves en el Istmo de Tehuantepec, recortados del *Atlas de las Aves de México* (Navarro *et al.* 2003). El tamaño de los círculos indica el número de especies registradas para cada localidad

Patrones de riqueza de especies seleccionadas.

Se obtuvieron del Atlas de las aves de México (Navarro *et al.* 2003) los mapas de distribución potencial de 366 especies de aves que cumplen con las precisiones planteadas para este estudio. Es por esto, que los patrones de riqueza observados no representan la riqueza total de especies de aves para la zona de estudio. Esta representación gráfica de riqueza “relativa” está entonces mayormente influenciada por los patrones de diferenciación racial al interior de la región.

Al representar gráficamente la riqueza de especies por celda dentro del mapa de la región (Figura 3) se puede ver una alta congruencia geográfica de los patrones. Las zonas más ricas del área de estudio forman una franja que corre en un eje este-oeste, desde la parte este de la **Sierra Norte de Oaxaca**, siguiendo hacia la parte más angosta entre las tierras altas, separadas por el Istmo, y continúa por la Sierra Norte de Chiapas. Las celdas más ricas dentro de esta franja se encuentran precisamente en las Sierras Norte de Oaxaca y Chiapas, y en la franja de tierras bajas que interrumpen la continuidad de las Sierras en el Istmo. Se puede decir que hay una franja continua de alta riqueza de especies a través de toda la zona de estudio en sentido este-oeste.

Existen otras zonas en el área de estudio que tienen mayor riqueza que las regiones que las circundan, como son la Sierra Madre de Chiapas, y la Sierra de los Tuxtlas, sin embargo, los valores de riqueza que se ven en la franja antes mencionada.

Por otra parte, el mapa permite identificar las áreas con riqueza de especies más baja para la zona de estudio. En este sentido, son evidentes dos regiones: la parte oeste de la Depresión Central de Chiapas, y la parte este de la Planicie Costera del Golfo de México. De hecho, en esta última puede verse una disminución en la riqueza de especies en sentido oeste – este (Figura 3).

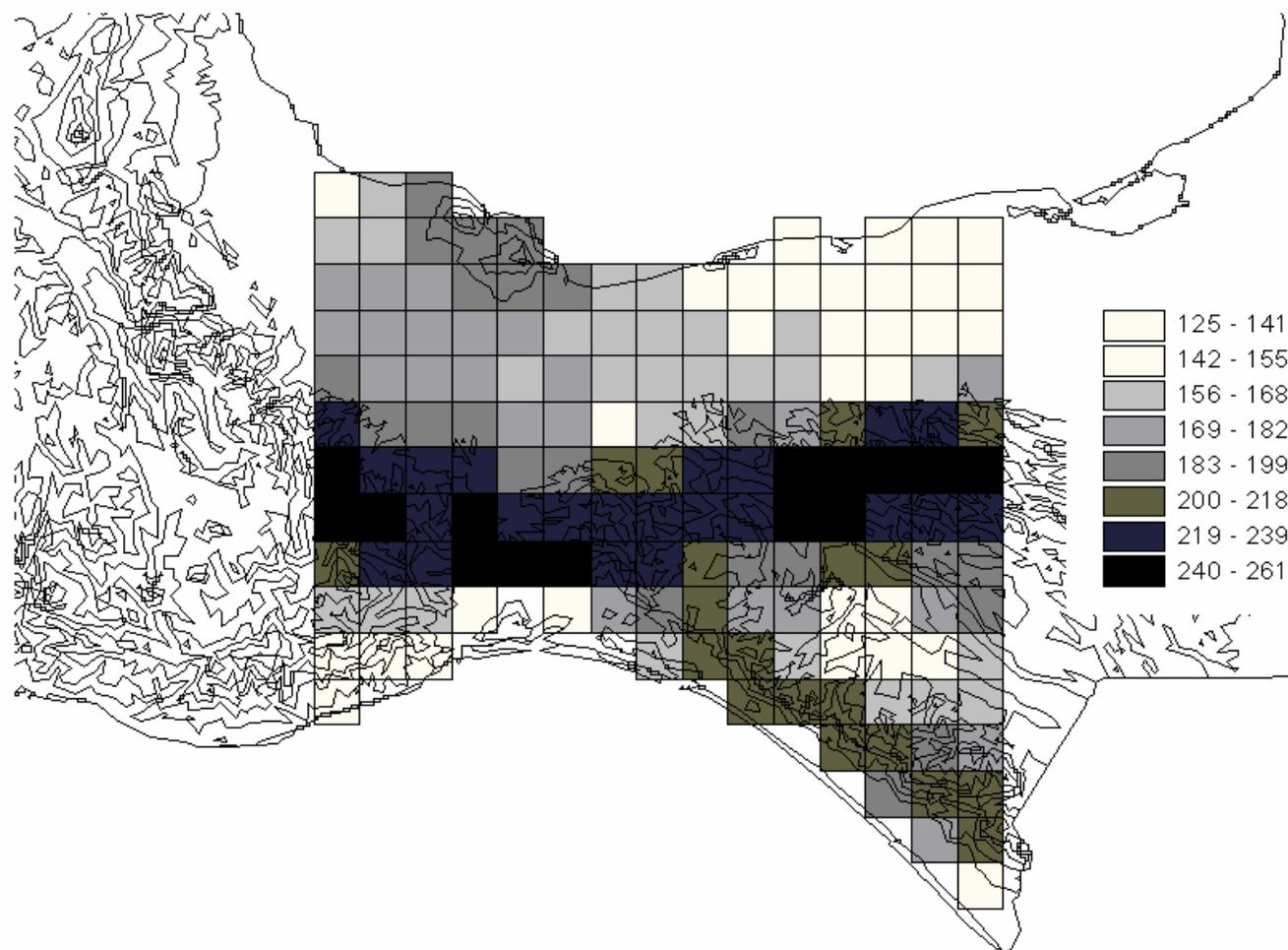


Figura 3. Representación gráfica de los valores de riqueza de especies (del total de especies seleccionadas para el estudio, ver texto) por celda en el área de estudio.

Análisis de Simplicidad de Endemismos (PAE)

Se llevó a cabo el PAE basado en datos binarios de presencia-ausencia de las especies en las celdas de la gradilla. Se obtuvieron 1000 árboles con igual número de pasos. El cladograma de consenso estricto obtenido a partir de éstos (Figura 4), con índice de consistencia (CI) de 12, e índice de retención (RI) de 86, muestra una gran congruencia geográfica al proyectarlo sobre las celdas del análisis, puestos sobre un mapa del área de estudio (Figura 5).

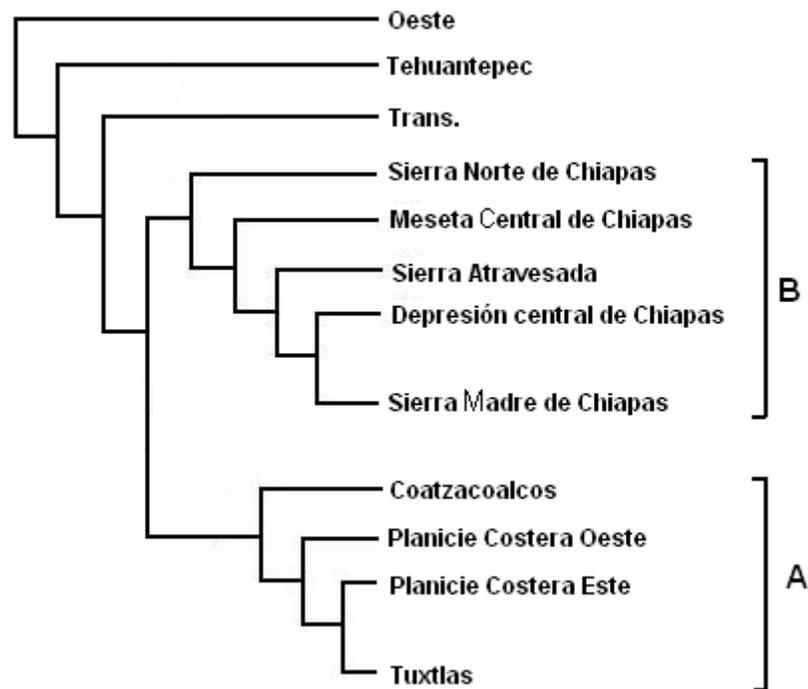


Figura 4. Cladograma de consenso estricto obtenido del Análisis de Simplicidad de Endemismos|: grupo A; Planicie Costera del Pacífico, grupo B; Este de la Costa del Pacífico. Los nombres asignados a las regiones se explican en el texto.

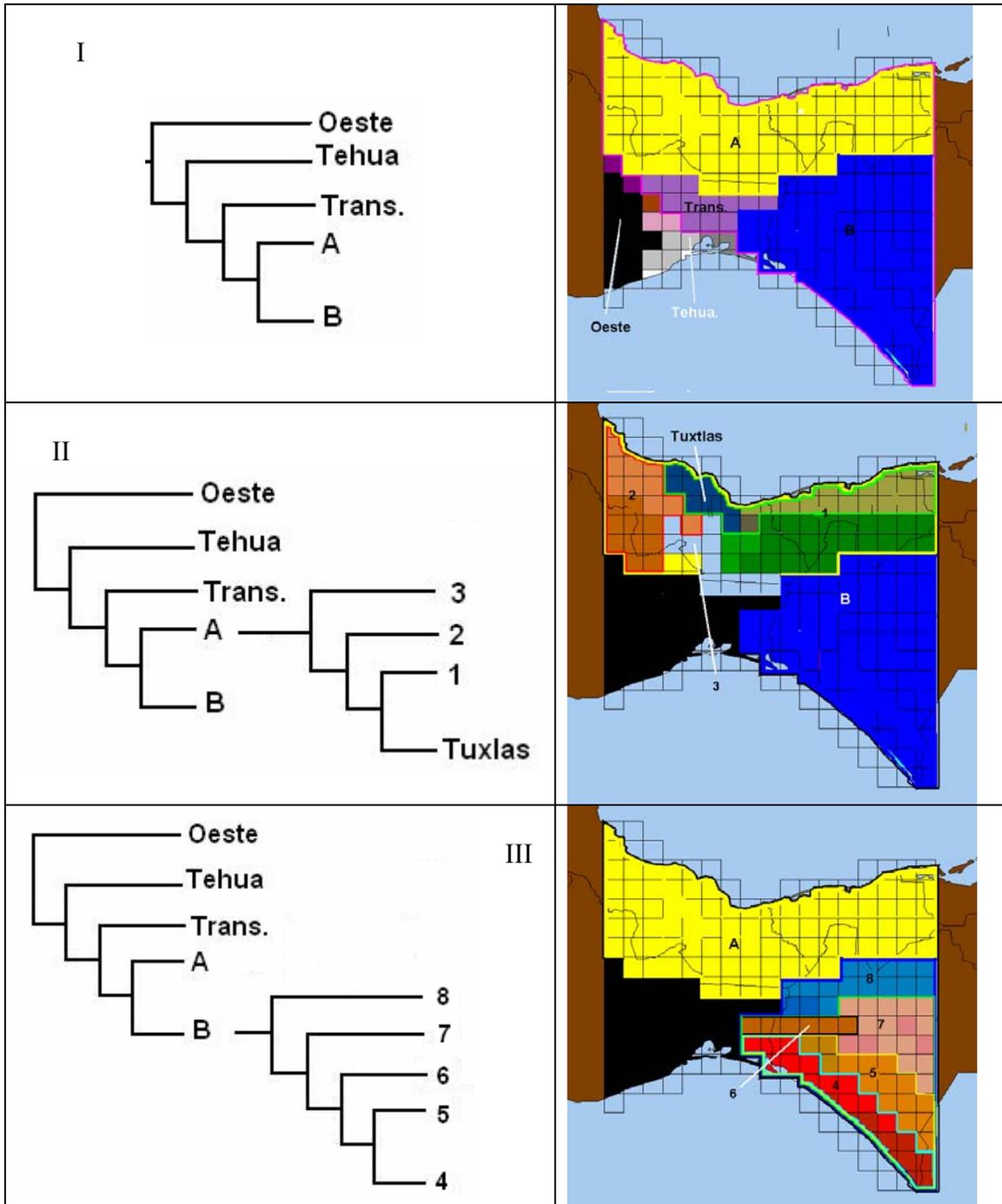


Figura 5. Proyección geográfica del resultado del PAE sobre el área de estudio: I) Relación entre el Oeste de México, el grupo Tehuantepec (Tehua), La zona de Transición (Trans) y los grupos principales A y B. II) Relación de las áreas al interior del grupo A (Planicie Costera del Golfo de México): 1 Planicie Costera Este; 2 Planicie Costera Oeste; 3 Coatzacoalcos. III) Relación de las áreas al interior del grupo B (este de la Costa del Pacífico): 4 Sierra Madre de Chiapas, 5 Depresión Central de Chiapas, 6 Sierra Atravesada, 7 Meseta Central de Chiapas, 8 Sierra Norte de Chiapas.

Los patrones de relación entre áreas se entienden mejor al combinar el cladograma con la proyección gráfica sobre el mapa. En el cladograma pueden distinguirse dos grandes grupos A y B, los cuales se desglosan a continuación. La primer región al interior del grupo A, está formado por la Sierra de Los Tuxtlas, que es un área bien definida por ser la única elevación en la Planicie Costera del Golfo de México. Los dos siguientes grupos estan formados por las regiones de la Planicie Costera del Golfo de México, al este y al oeste de la Sierra de los Tuxtlas respectivamente (figura 5, II). La región hermana de estos grupos es un área que ocupa de manera muy general gran parte de la cuenca del río Coatzacoalcos (Figura 5, II). A su vez, todas estas áreas forman un solo grupo, geográficamente bien definido, el cual se nombró grupo A: Planicie Costera del Golfo de México.

Al interior del grupo B, nombrado este de la Costa del Pacífico (Figura 5, III), en primer lugar, se aprecia que un grupo está formado por la Sierra Madre de Chiapas incluyendo su vertiente pacífica hasta la costa. A continuación se define como área hermana de ésta, la región de la Depresión Central de Chiapas. Parte de la Selva Zoque, incluyendo la zona de Los Chimalapas, se define como un grupo hermano de estas regiones, para este trabajo se nombrará Sierra Atravesada, elevación que coincide con esta agrupación (figura 5, III) . El siguiente grupo formado engloba la región de la Meseta Central de Chiapas. En la parte basal del grupo B se ubica un grupo que forma parte de la Sierra Norte de Chiapas. Éste limita al norte con el grupo A.

Existe una zona formada por 12 celdas que se sitúa como área hermana de los dos grupos principales (A y B). Dicho grupo de celdas, al que se hará referencia en este trabajo como zona de transición (figura 5, Trans.) se ubica directamente al sur del límite del grupo A y al oeste del B. Parte del área que abarcan las celdas se ubica en la parte noreste de la Sierra Norte de Oaxaca, o Sierra Mixe, otra zona en una porción de la región de los Chimalapas, y principalmente, la región de tierras bajas ubicada entre las últimas estribaciones de las tierras altas al este y al oeste del Istmo: parte de la Sierra Banderilla, el Cordón La Cordillera y parte de la Sierra Atravesada. (Figura 5, I).

La siguiente región en definirse está formada por un grupo de celdas ubicadas en la región ístmica de la Planicie Costera del Pacífico, por lo que son nombradas región Tehuantepec.

Finalmente, en las partes basales del cladograma se encuentran parte de la Sierra madre del Sur, parte de la Planicie Costera del Pacífico al oeste del Istmo, parte de La Sierra Norte de Oaxaca. Al ser esta zona la más distinta en cuanto a su composición avifaunística, se le nombró Oeste de México (Figuras 4 y 5)

Diversidad beta

Con respecto a la representación en el mapa de la diversidad beta obtenida mediante la fórmula de β_{sim} , es evidente que la congruencia geográfica encontrada no sigue el mismo patrón que la riqueza (Figura 6). En primera instancia se observa una franja de alta diversidad β que se extiende desde la Sierra Madre del Sur hacia el centro de la Sierra Madre de Chiapas, pasando por las tierras bajas entre éstas. Se distinguen dos celdas más con altos valores de diversidad beta, que se encuentran al norte y al sur de la Depresión Central de Chiapas. Hay otras regiones con valores altos de diversidad beta, aunque no tan altos como los anteriores. Estas regiones pueden verse como una segunda franja, que rodea por el sur a la región de Los Tuxtlas, y sigue hacia el este, separando por un lado las tierras altas y por el otro la Planicie Costera del Golfo de México.

En el interior de la zona o franja principal con altos valores de β_{sim} , se distinguen celdas agrupadas en regiones con los valores más sobresalientes de la franja. Una de estas regiones es la zona de tierras altas donde confluyen las Sierras Mixe de Oaxaca y Madre del Sur, y se extiende hasta la costa en el límite oeste del Golfo de Tehuantepec. La otra región con los valores más altos de β_{sim} abarca desde las tierras bajas que se encuentran al norte del Golfo de Tehuantepec, entre las estribaciones de las tierras altas, hacia el este a través de la Sierra Madre de Chiapas, ocupando una porción de la Selva Zoque.

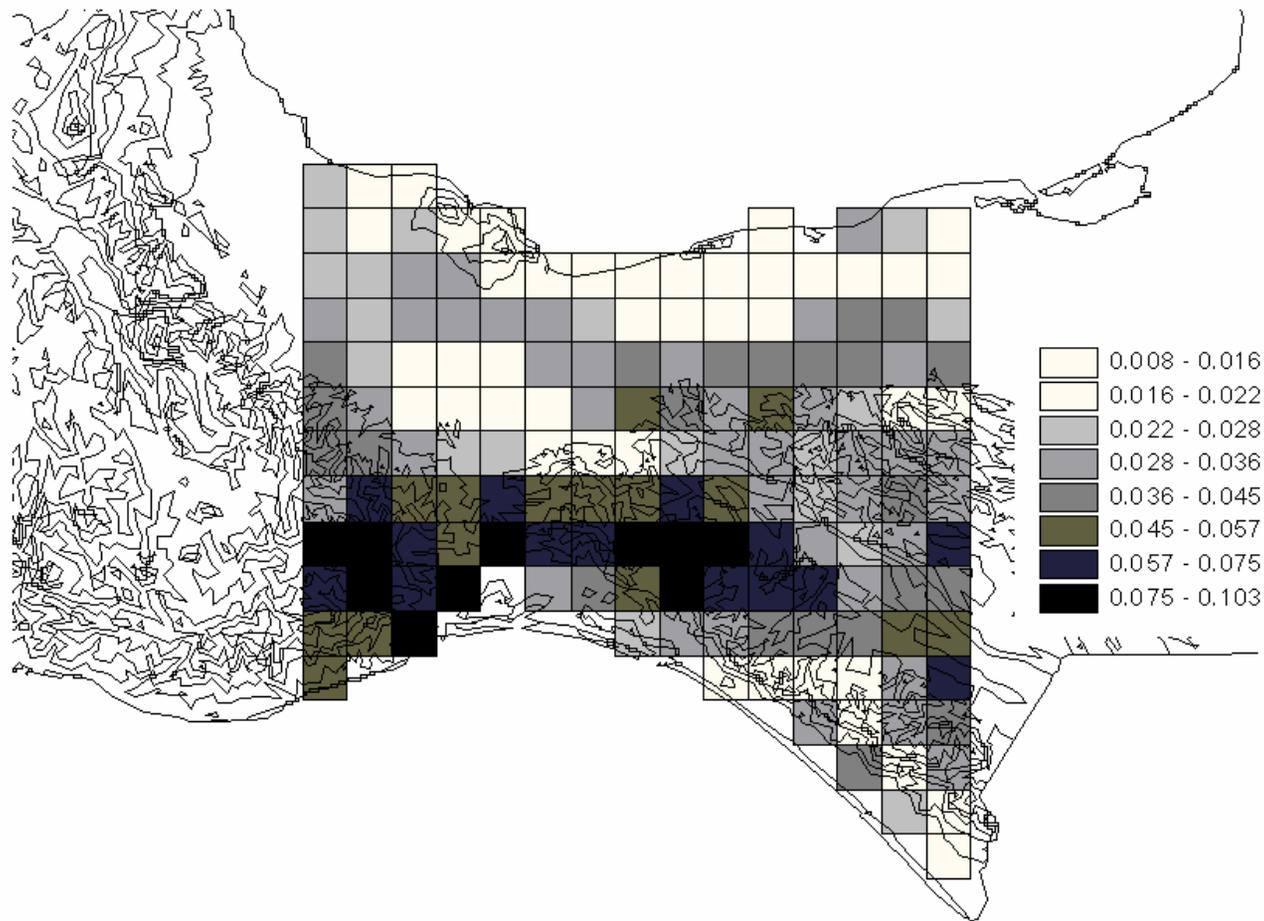


Figura 6. Representación gráfica de los valores de β_{sim} por celda en el área de estudio.

Componentes de la Formula β_{sim} .

Los componentes a , b y c de la fórmula β_{sim} de diversidad beta pueden entenderse siguiendo a Koleff (2005) de la siguiente forma: el componente a de la fórmula se refiere a las especies compartidas o en común entre un par de celdas, el componente b mide entonces las especies ganadas y el componente c las especies perdidas en relación al cuadrante focal.

Teniendo esto en mente, se observa que al representar la riqueza de especies para cada cuadro sobre el mapa (Figura 3), el patrón es muy similar al que se observa al proyectar el promedio de a y similar también de manera general al promedio de c por celda en el mapa (figuras 7 y 9). Es decir, al aumentar los valores de riqueza de especies, aumenta el número de especies compartidas (a), así como el número de especies presentes en la celda focal pero no en las celdas vecinos. Este patrón fue encontrado por Koleff y Gaston (2002) al analizar el recambio de especies en la avifauna del sureste de Escocia. En el caso del componente c , se observa una zona con valores muy altos en el área de Transición, y franjas con valores menores sobre las tierras altas. Para la región de la Planicie Costera del Golfo de México, se observan valores bajos de c , excepto en las regiones inmediatas a las tierras altas de la Sierra de Los Tuxtlas.

Por otra parte, el promedio del componente b de la fórmula, muestra un patrón diferente, más parecido al patrón general de la diversidad beta medida en β_{sim} (Figuras 6 y 8). En el mapa del componente b (Figura 8), las celdas con valores más altos pertenecen al grupo Tehuantepec, formado por celdas con baja riqueza de especies, pero rodeadas de otras más ricas. Esto se entiende ya que éste componente se refiere al número de especies que se encuentran en las celdas vecinas pero no en la celda focal, y las celdas de Tehuantepec son de baja riqueza rodeados de otros más ricos.

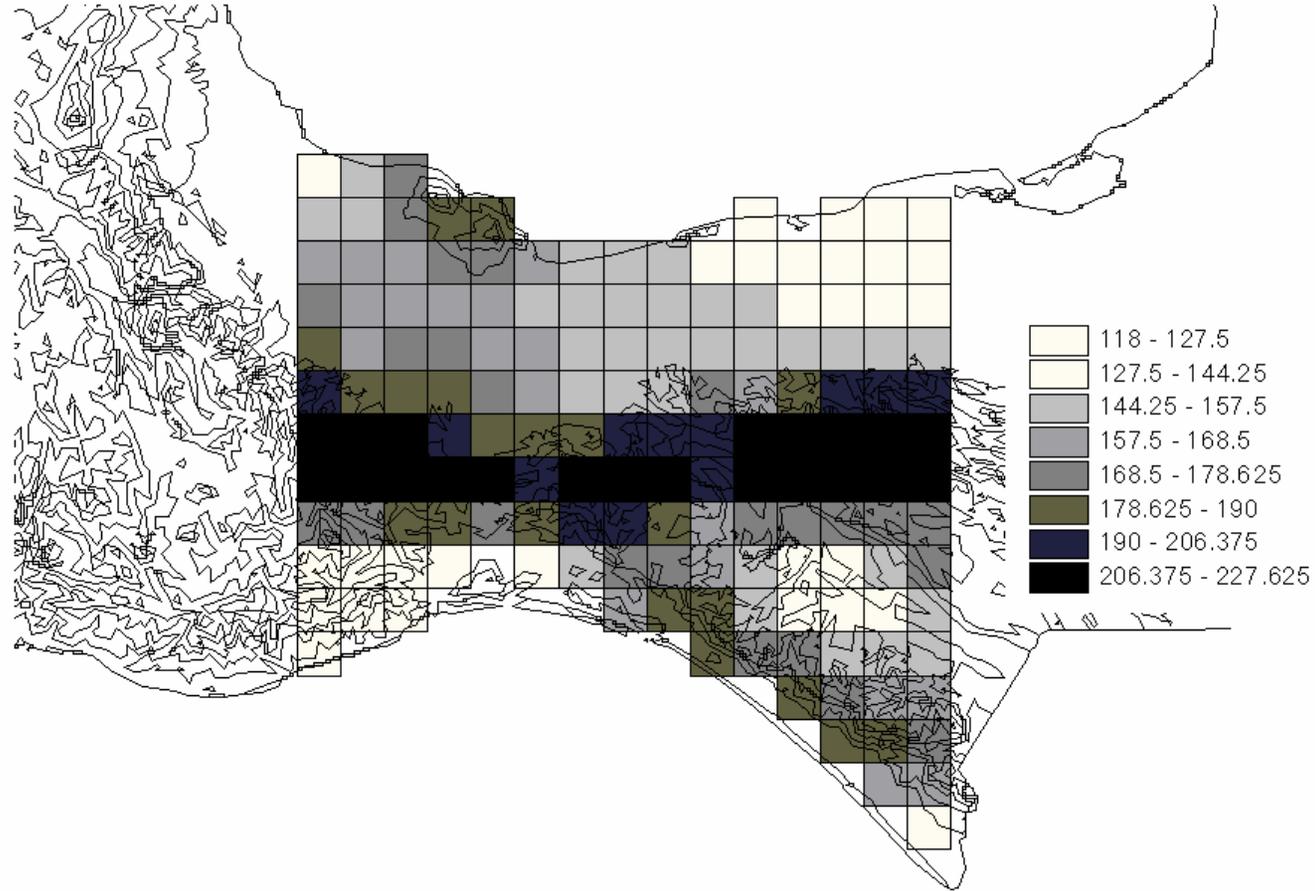


Figura 7. Representación geográfica de los valores del promedio del componente a (especies compartidas para un par de celdas) de la fórmula de β_{sim} en el área de estudio.

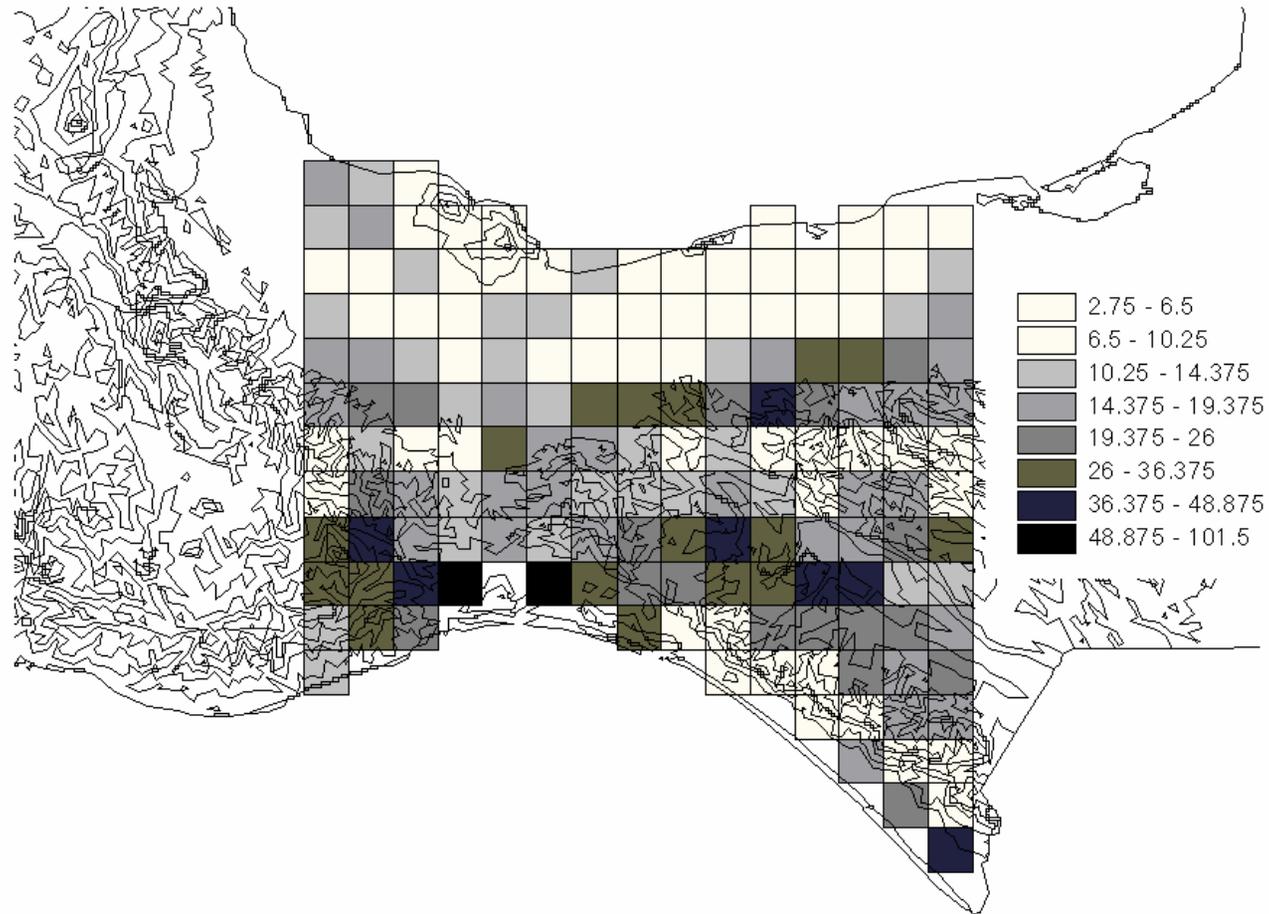


Figura 8. Representación geográfica de los valores del promedio del componente b (especies ganadas en relación al cuadro focal) de la fórmula de β_{sim} en el área de estudio.

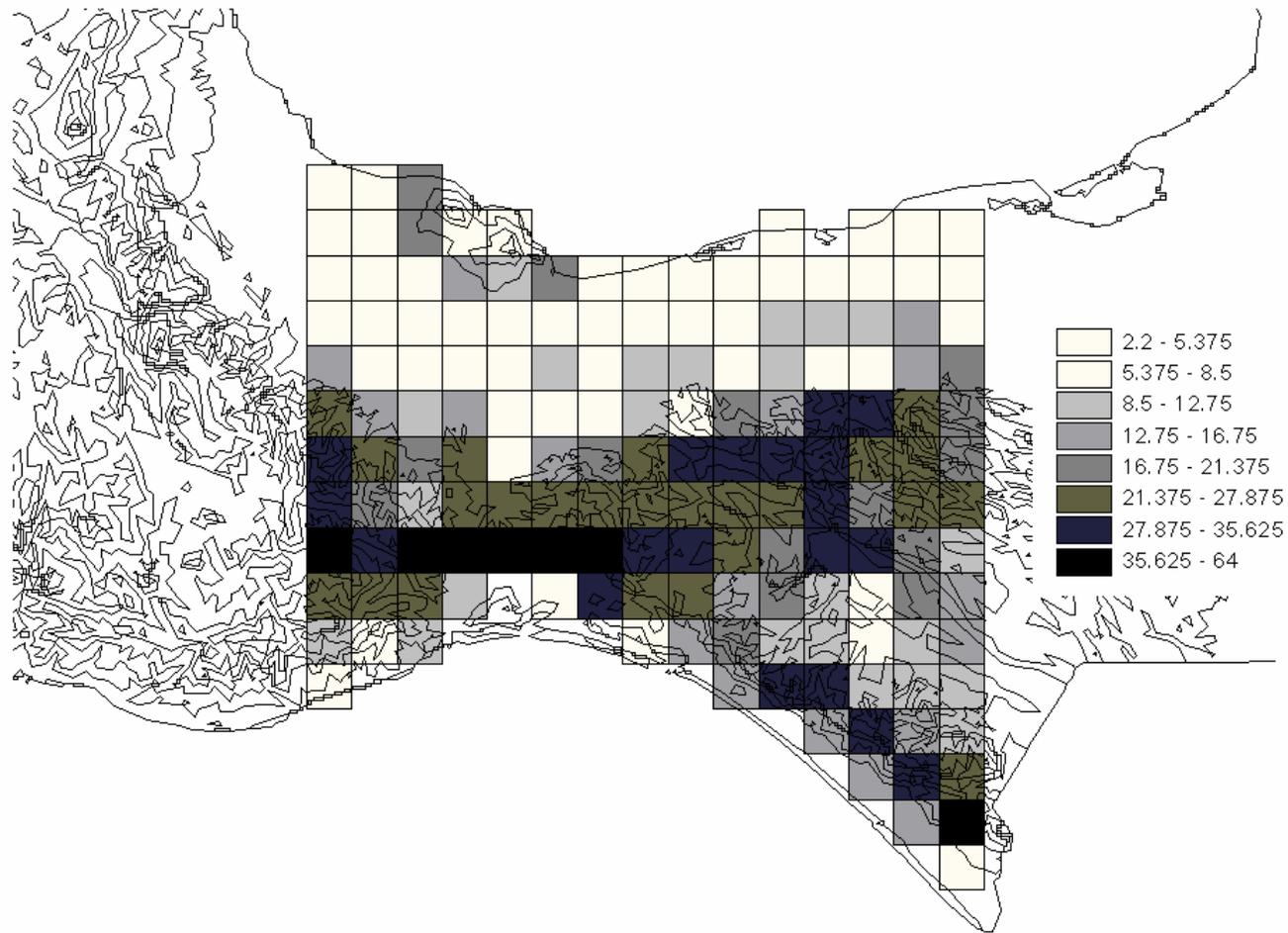


Figura 9. Representación geográfica de los valores del promedio del componente c (especies perdidas en relación a la celda focal) de la fórmula de β_{sim} en el área de estudio.

DISCUSIÓN

Esfuerzo de colecta en el Istmo de Tehuantepec

Al revisar los puntos de colecta de ejemplares para el área de estudio, es evidente que para esta zona, que ha sido de interés para la ornitología en general, el trabajo avifaunístico no ha sido homogéneo. Es evidente que hay grandes regiones sin muestreo de aves en la zona aledaña al límite entre los estados de Veracruz y Oaxaca, así como la zona limítrofe entre Veracruz y Tabasco. Debido a esta falta de trabajo ornitológico, no sólo en la zona de estudio sino en todo México existen aún grandes huecos que no permiten un entendimiento íntegro de los patrones de distribución de las especies (Rojas-Soto *et al.* 2002). Al afrontar la acelerada pérdida de especies, es evidente que el trabajo faunístico necesario para subsanar estos huecos nunca podría darse a una velocidad equiparable a la velocidad con que se pierde la biodiversidad.

Morrone y Escalante (2002), para comparar la resolución del Análisis de simplicidad de Endemismos (PAE) a diferentes escalas (celdas de medio y un grado por lado, ecoregiones y provincias) realizaron cuatro PAE usando registros puntuales de mamíferos para México y encontraron un grado mucho menor de resolución en sus cladogramas al reducir el tamaño de las áreas a comparar (la menor resolución en 0.5 grado). El hecho de usar datos puntuales pudo haber influido drásticamente en la pérdida de resolución, sobre todo si el esfuerzo de colecta y el muestreo no han sido homogéneos en toda el área de estudio. En este caso, la falta de muestreo en las celdas puede generar un efecto de “distribución disyunta” de las especies, cuando es posible que dicha distribución sea continua. Este efecto será más notorio al disminuir el tamaño de las celdas del análisis. En sentido opuesto, al incrementarse el tamaño del área de las unidades que se desea comparar (e.g. ecoregiones, provincias) este efecto de “mosaico” se pierde, lo cual se traduce en una gran resolución de los análisis de simplicidad. De esta forma, un análisis de este tipo, pero usando un tamaño pequeño de áreas a comparar (gradillas de menos de medio grado) ganaría resolución si se logra eliminar estos huecos en las distribuciones debido al desconocimiento de la presencia o ausencia de especies.

En un Análisis de Parsimonia de Endemismos para la península de Baja California, Rojas-Soto *et al.* (2003) utilizaron tanto registros puntuales como áreas de distribución potencial generadas mediante GARP para asignar la presencia o ausencia de las especies en las celdas que se usaron para dividir el área de dicho estudio. El árbol consenso que obtuvieron con datos puntuales resultaba muy poco resuelto, a diferencia del cladograma de consenso obtenido con distribuciones potenciales. Este resultado refuerza la necesidad de usar un algoritmo computacional como el GARP con el cual generar una hipótesis de distribución potencial para las especies con las cuales poder evaluar patrones de distribución en un área con trabajo de colecta poco homogéneo como el Istmo de Tehuantepec.

Historia geológica del Istmo de Tehuantepec

Los sistemas biogeográficos nunca son definitivos, estos cambian cuando nuestra visión de los patrones geobióticos cambia (Morrone 2006). En este sentido, es difícil interpretar patrones biogeográficos al interior del Istmo de Tehuantepec, ya que su historia geológica es complicada y hasta la fecha no existe un consenso en cuanto a ella.

Los últimos eventos tectónicos relevantes para la conformación actual del Istmo de Tehuantepec pueden datarse en el Mioceno, época para la cual existían ya las principales elevaciones de la región, las cuales originalmente formaban un continuo con orientación este-oeste, y que debido a diversas fallas se creó una interrupción después de mioceno tardío. Dicha interrupción, aunada a un estrechamiento debido principalmente a la acción de la Zona de Fractura de Tehuantepec (Barrier *et al.* 1998), dio forma al Istmo propiamente dicho, básicamente con la configuración actual, es decir, una franja angosta de tierra y una irrupción entre cadenas montañosas. Con esta base, en la regionalización resultante del PAE es evidente que las cadenas montañosas ubicadas a ambos lados del Istmo son muy distintas avifaunísticamente, posiblemente debido a este evento vicariante. El angostamiento más reciente que sufre el Istmo data del mioceno tardío, debido a la imposición de la placa de Tehuantepec sobre la Planicie Costera del Pacífico, creándose así el terreno más reciente de la región ístmica en el Golfo de Tehuantepec.

El debate sobre si existió o no un canal interoceánico en el Istmo de Tehuantepec separando Norteamérica de Centroamérica sigue vigente (Campbell 1999, en Mulcahy *et al.* 2006). La diferenciación que existe entre las avifaunas de las regiones orientales y occidentales de ambas planicies costeras, a pesar de que aparentemente el hábitat es muy semejante a ambos lados para cada planicie, puede ser explicada por la existencia de dicho canal hipotético. Sin embargo, Duellman (1960) sugiere que esos patrones de diferenciación de biotas pueden ser explicados no con la existencia de dicho canal, sino con los cambios climáticos y subsecuentes avances y retrocesos de los hábitats templados, tanto latitudinal como longitudinalmente, durante el Pleistoceno.

Patrones de riqueza de especies seleccionadas.

Es importante hacer notar de nuevo que los patrones de riqueza surgen de solo las especies seleccionadas para el análisis, esto es, especies que brindaran información acerca de los efectos del Istmo de Tehuantepec en los patrones biogeográficos de la avifauna. En este sentido, los patrones observados de riqueza de especies tienen gran congruencia geográfica, en parte opuesta a los resultados de Escalante *et al.* (1998) en los que el mayor número de especies para el país se concentran en las tierras bajas del sureste de México, incluyendo las tierras bajas del sur del Istmo.

El hecho de que las principales zonas de alta riqueza de especies seleccionadas para el estudio se localicen en las cadenas montañosas puede explicarse tanto por la gran cantidad de microhábitats que pueden encontrarse en dichas tierras altas debido a su complicada orografía, así como a las grandes tasas de diferenciación y especiación que han tenido lugar en el Istmo (Peterson *et al.* 1999) en tierras altas debido a la separación que sufrieron al fracturarse el continuo montañoso (Barrier *et al.* 1998). Es por esto que la mayoría de las especies seleccionadas se concentran en las cadenas montañosas. Por otro lado, la zona de alta riqueza de especies puede deber parte de este valor al hecho de que sus celdas abarcan tanto tierras altas como regiones bajas, por lo que en dichas celdas hay presencia de especies de ambas regiones.

En cuanto a las regiones que presentan valores bajos de riqueza, es notorio que se presentan en las tierras bajas, con variedad de hábitats mucho menor. Las zonas más notables son la Planicie costera del Pacífico, la Depresión Central del Balsas y la región

este de la Planicie Costera del Golfo de México. En esta última, Chablé-Santos *et al.* (2005) encontraron que, para el estado de Tabasco, la región de Carlos A. Madrazo en el Mpio. de Huimanguillo (cerca del límite con Veracruz) era una de las más ricas para el Estado, con 113 especies. Stotz *et al.* (1996) señalaron que en la región zoogeográfica “Vertiente del Golfo-Caribe (Gulf-Caribbean Slope)”, la cual engloba la parte atlántica del área de estudio de este análisis, alberga a 689 especies de aves. Es importante hacer notar que este número no estima adecuadamente la riqueza de especies de la porción atlántica de la zona de estudio ya que incluye a todas las aves distribuidas desde Tamaulipas hasta la Península de Yucatán. Un gran número de estas especies corresponden a aves migratorias (más de 200), las cuales no fueron incluidas en este estudio. De manera más regional, Escalante *et al.* (1998) encontraron que las provincias bióticas que confluyen en la parte atlántica de la zona de estudio (Petén, Sierra de Los Tuxtlas y Costa Este Media) son las más ricas con riqueza de entre 230 a 300 especies. A una escala menor, Navarro *et al.* (2004) encontraron al regionalizar el estado de Oaxaca en cuanto a su avifauna, que la región atlántica es, con más de 450 especies de aves, mucho más rica que la región Istmo, con 390 especies. Los resultados de éste trabajo predicen una riqueza para la región atlántica de entre 142 a 155 de las especies seleccionadas (Figura 3). El hecho de que en este análisis se excluyeran varias especies cosmopolitas y migratorias y que a pesar de eso los valores de riqueza para la Planicie Costera del Golfo de México coincidan con los reportados por Chablé-Santos *et al.* (2005) sugiere que la avifauna de Tabasco está pobremente estudiada.

Para la parte del área de estudio que corresponde a la vertiente pacífica, (García-Trejo 2002) reporta 498 especies de aves, tomando en cuenta aquellas que se registran desde el parteaguas de las Sierras Madre del Sur y de Chiapas hasta la costa pacífica. En este caso, y sobre todo para la Vertiente del Golfo de México y del Caribe, un número considerable de especies son marinas, las cuales fueron excluidas del presente estudio ya que, al predecir las distribuciones de especies mediante condiciones ambientales sin tomar en cuenta factores históricos (Nakazawa 2003), el GARP es poco confiable con especies que se encuentran en este hábitat. Considerando esto se puede ver que Planicie Costera del Golfo de México es menos rica en especies de aves terrestres seleccionadas para este análisis que el resto del área de estudio, lo cual se debe en gran medida a la diversidad de hábitats encontrados desde el nivel del mar hasta los sistemas montañosos del Oeste de México y del Este la costa Pacífica.

Regionalización de la Avifauna.

El árbol de consenso obtenido en este estudio presenta muy pocos clados no resueltos. En general los clados principales definen áreas bien delimitadas geográficamente al proyectar el cladograma sobre el mapa.

La compleja historia geológica del Istmo de Tehuantepec, aunada a los importantes cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno, parecen haber influido en la distribución de la flora y fauna de forma notable, siendo muy probablemente parte de las causas principales de los patrones biogeográficos encontrados para la avifauna de la región. Por otra parte, los patrones de riqueza de especies encontrados sugieren que los factores ecológicos juegan un papel importante en la regionalización del área de estudio basada en la avifauna.

Al comparar el mapa de riqueza y de la representación gráfica del PAE, observamos que la franja de riqueza más elevada, que corre de este a oeste, coincide de manera muy general con los límites entre el grupo A y el resto del área de estudio (Figuras 3 y 5). De hecho toda la región de La planicie Costera del Golfo de México (Grupo A) comparte valores bajos de riqueza de especies seleccionadas, con la notable excepción de la Sierra de Los Tuxtlas, inclusive, la división que resulta al interior del grupo A (Planicie Costera del Golfo de México) en el PAE también está relacionada con la riqueza de especies al este y al oeste del mismo. Muchos factores pueden contribuir a que la Planicie Costera del Golfo de México forme una región tan bien definida. Esta región es una provincia morfotectónica definida e independiente (“Planicie Costera del Golfo”; Ferrusquía-Villafranca 1998). Los factores climáticos son muy distintos entre la Planicie Costera del Golfo de México y la del Pacífico (Sánchez y Oropeza 2003) y es notable la divergencia entre la vegetación de estas dos vertientes pacífica y atlántica (Pérez-García y Meave 2006). Ochoa y Flores (2006) al realizar un PAE basados en datos de la herpetofauna Mexicana, encontraron que la parte atlántica del Istmo de Tehuantepec forma una región independiente (sur de Veracruz) delimitada también por la planicie costera. En el caso de la Sierra de Los Tuxtlas, no solo la alta riqueza de especies, sino también el gran número de taxones endémicos contribuyen a la definición de esta unidad biogeográfica.

De manera general, en el grupo B (Este de la costa del Pacífico) también se pueden distinguir patrones coincidentes en la distribución de la riqueza y la regionalización del PAE (e.g. Sierra Madre de Chiapas, Depresión Central de Chiapas).

En cuanto a zonas de baja riqueza, cerca de la base del cladograma se definen claramente dos grupos de celdas cercanos entre sí, los cuales se localizan en la Planicie Costera del Pacífico, específicamente en el Golfo de Tehuantepec (Figura 5). Para esta zona, Barrier *et al.* (1998) mencionan que el fragmento de Planicie Costera de Tehuantepec es de un origen mucho más reciente que el resto de la Planicie costera del Golfo, fechándola como del Mioceno tardío, y sugiere que la inclusión de esta franja de tierra fue el evento más reciente de constricción del Istmo en un sentido norte sur, es decir, entre vertientes. El hecho de que estas agrupaciones de áreas se encuentren cerca de la base del cladograma puede deberse a un número de especies bajo, que puede explicarse por el pequeño tamaño de las áreas enmarcadas por dichas celdas.

De acuerdo con la regionalización obtenida mediante el PAE, es evidente que las tierras altas juegan un papel importante no sólo en la agrupación de áreas, sino también en la disimilitud o el grado de diferenciación entre éstas. En este sentido, es importante enfatizar que la fractura entre las tierras altas en el Istmo de Tehuantepec no fue el único evento vicariante. Duellman (1960) sugirió que durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, los hábitats templados se expandieron a tal grado durante los máximos glaciares, que pudieron abarcar las tierras bajas aledañas a las sierras, permitiendo que los taxones de anfibios colonizaran los sistemas montañosos a ambos lados del Istmo. Con el ascenso de la temperatura los hábitats cálidos aislarían a los templados formando refugios en las tierras altas, explicando así los actuales patrones biogeográficos de este grupo para la región. En una regionalización basada en grupos de insectos, Morrone (2006) encontró un patrón recurrente, con taxones de tierras altas que sufrieron diferenciación durante el Plioceno y Pleistoceno. En el caso de las aves, varios taxones (e.g. el género *Melanotis* y los complejos *Chlorospingus* y *Lampornis*) muestran clara diferenciación entre los diferentes sistemas montañosos del área de estudio. De esta forma, el Istmo funciona como un límite entre regiones montañosas.

Entre los grupos “Este de la costa Pacífica” y “Oeste de México” es muy notable que las tierras bajas de la Planicie Costera del Pacífico están separadas drásticamente, a pesar de que los tipos de vegetación localizados en toda esta franja costera son muy similares (Sánchez y Oropeza 2003). Al analizar el recambio de especies en el Oeste de México, García Trejo y Navarro (2004) encontraron un nivel de recambio de especies de aves muy alto justo en la Planicie Costera del Pacífico del Istmo de Tehuantepec. Fa y Morales (1998), al hacer una regionalización de México con base en un Índice de Recambio Faunístico aplicado a la Mastofauna Nacional, encontraron que el Istmo de Tehuantepec representa el límite entre tres Áreas Primarias: la Planicie Costera Veracruzana y la Sierra Madre del Sur al este, y las “Regiones Tropicales del Sur” al oeste, abarcando éstas parte del estado de Chiapas y los estados de Tabasco y la Península de Yucatán. En este caso, es evidente que ambas planicies costeras se encuentran separadas en un eje este-oeste. Taxones de aves como *Otus cooperii*, *Amazilia beryllina* y *Campylorhynchus rufinucha* muestran una fuerte diferenciación racial a uno y otro lado del Istmo, sobre la vertiente pacífica. De hecho, datos moleculares de este último taxón sugieren que *C. humilus* y *C. capistratus* (Navarro y Peterson 2004) hibridizan en una zona de contacto en la Planicie Costera del Pacífico, fenómeno que sin duda es posterior al aislamiento de ambos linajes (Vázquez-Miranda *et al.* en revisión).

Para Mulcahy *et al.* (2006), los patrones filogeográficos encontrados en dos especies de sapos (*Bufo*) de tierras bajas sugieren que un evento durante el Plioceno medio pudo haber separado a las poblaciones al este y al oeste del Istmo, y sugieren que pudo haber sido un canal interoceánico, o bien, aislamiento entre estas regiones debido a cambios en el nivel del mar.

Hay evidencias de que los cambios climáticos que ocurrieron en el planeta antes y durante el período que abarca desde el Eoceno tardío hasta el Pleistoceno, favorecieron la expansión de los ambientes templados y fríos de norte a sur, de tal forma que los tipos de vegetación tropicales se vieron desplazados hacia el sur (Graham 1998). Con los períodos de calentamiento del planeta intercalados entre los períodos glaciares a partir del Paleoceno, estos últimos tipos de vegetación se expanden de nuevo hacia el norte. Estos cambios y desplazamientos sucesivos de los tipos de vegetación en la zona pudieron aislar en refugios o permitir la expansión alternativamente de varios taxones al este y al oeste de las tierras bajas del Istmo. Para

Duellman (1960) esta es una explicación robusta para patrones similares encontrados en anfibios de tierras bajas a lo largo del Istmo, ya que supone que grandes cuerpos de agua como el oceano Pacífico o el Atlántico logran mantener temperaturas altas en las tierras aledañas a éstos, manteniendo condiciones para que permanecieran manchones de vegetación tropical a lo largo de las Planicies Costeras, formando un intercalamiento de ambientes tropicales y templados, los cuales pudieron haberse expandido y contraído inversamente siguiendo las fluctuaciones térmicas Pleistocénicas.

En la región de Transición entre los grupos A y B (Figura 3) se encuentran, en invierno, casi todas las especies del género *Passerina* (Rodríguez-Contreras *et al.* en prep), taxón que pudo haber presentado una radiación adaptativa al expandirse los pastizales (*grasslands*) junto con los hábitats templados en las fases frías s del Pleistoceno (Klicka *et al* 2001).

Patrones de distribución, riqueza y diversidad beta

La investigación biogeográfica en zonas de transición biótica forma parte esencial del estudio de los procesos que gobiernan la distribución y la diversidad de los organismos (Williams 1996). En este sentido, La diversidad beta, definida como el recambio de especies a través del espacio, captura una faceta fundamental de los patrones espaciales de la biodiversidad (Koleff *et al.* 2003). Estudiar los patrones de diversidad beta entre las celdas utilizadas del actual análisis ayuda a generar hipótesis acerca de los procesos que contribuyen a definir los patrones de distribución actuales en el Istmo, ya que el recambio espacial de especies puede reflejar procesos determinísticos tales como la adaptación de las especies a diferentes condiciones, especiación, respuestas a eventos climáticos u otros efectos históricos (Condit *et al.* 2002).

Algunos estimadores de ladiversidad beta pueden estar directamente influenciados por los valores de riqueza (Koleff 2005). Sin embargo, al comparar las proyecciones gráficas de la riqueza y de la diversidad beta, podemos ver que no siguen los mismos patrones de distribución. Utilizando el estimador de diversidad beta β_{sim} , Koleff y Gaston (2002) encontraron una relación negativa entre la riqueza de especies y

el recambio espacial de éstas en el sureste de Escocia. Este patrón también fue observado para la avifauna total de Inglaterra (Lennon *et al.* 2001). Los autores sugirieron que en los trópicos este patrón pudiera ser muy diferente, esperando que alta diversidad de especies contribuyera con alto recambio espacial de éstas. Sin embargo, no fue el caso de los resultados encontrados para este trabajo.

Cuando se compara el patrón obtenido en este estudio mediante la proyección gráfica de la diversidad beta, con las agrupaciones del PAE en el mismo, se observa que el recambio espacial de especies no tiene los mismos valores a lo largo de los límites entre las regiones encontradas, sino que en algunos casos es un fenómeno leve y en otros muy marcado, de la forma en que se menciona por Williams (1996). Las regiones donde se concentran los valores altos de beta son en su mayoría áreas aledañas a la zona de transición entre los grupos A y B: al oeste en el límite con el Oeste Mexicano tanto en la Planicie Costera del Pacífico como en la Sierra Norte de Oaxaca, y al este entre los límites de la zona de transición con la Sierra Atravesada, dentro del Clado B. Por otra parte, los límites entre los grupos principales A y B presentan niveles de recambio de especies no tan marcados como los anteriores. Esto sugiere que la diferencia en la composición de las avifaunas es más marcada aun entre la zona de transición y la región Tehuantepec y el Oeste de México que entre los grupos principales A y B, es decir, entre la Planicie Costera del Golfo de México y el Este de la costa Pacífica. Este hallazgo refuerza los patrones de diferenciación y especiación encontrados en el Istmo, ya que ilustra la gran diferencia entre la composición de las avifaunas de tierras altas al este, y al oeste del área, y obviamente en la zona de separación entre ambas. Por otra parte, es evidente que las regiones con valores altos de recambio aledañas a la zona de transición entre los grupos A y B se concentran más hacia el grupo del Este de la costa Pacífica y no hacia la Planicie Costera del Golfo de México, lo que sugiere que la zona de transición es más afín a la vertiente atlántica antes que a la pacífica o a Tehuantepec.

Es posible distinguir zonas de fuerte recambio de especies alrededor y dentro de la región Tehuantepec, principalmente entre ésta y las regiones de Transición y Oeste de México. A una escala mayor, García-Trejo y Navarro (2004) encontraron que la región Istmica es una zona con gran recambio de especies de aves para el oeste de México utilizando curvas de atenuación. La medición del recambio mediante valores de diversidad beta promedio entre celdas permite tener una visión más espacial de estos

patrones, es decir, una ubicación más precisa de las zonas importantes en recambio tanto latitudinal como longitudinalmente. En este sentido, para el Oeste de México, las zonas con recambio importante de especies se localizan en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur, desde las tierras altas de la vertiente pacífica, hasta el nivel del mar. Se podría pensar que estos valores altos responden al hecho de que las celdas en los que aparecen comparten hábitats de tierras altas y bajas, sin embargo, para el caso de las celdas ubicadas en la fractura entre tierras altas, los hábitats son predominantemente secos y bajos. No obstante, el hecho de que estas celdas se sitúen entre tierras altas de diferentes regiones, con diferentes composiciones avifaunísticas puede contribuir al alto valor de beta.

Es esperable que entre las tierras altas al este y al oeste de la parte media del Istmo exista una zona de fuerte recambio, ya que ambas son regiones bien definidas y separadas. El caso de las tierras bajas es interesante, ya que no existe el mismo nivel de recambio en sentido este-oeste para la vertiente atlántica como para la pacífica. En esta última, de las 16 especies que presentan diferenciación racial este-oeste que menciona Binford (1989) cuatro (*Piaya cayana*, *Attila spadiceus*, *Tityra semifasciata* y *Saltator coerulescens*) han sido propuestas como diferentes especies filogenéticas a uno y otro lado del Istmo sobre la Planicie costera del Pacífico (Navarro y Peterson 2004). Esta clara división que se ha observado en otros taxa como anfibios y reptiles (Pauly et al 2004, Ochoa y Flores 2006) puede haberse originado durante los cambios climáticos en el Pleistoceno, como se ha mencionado, o bien por un canal interoceánico. Los resultados de este trabajo sugieren la inexistencia de dicho canal. De haber existido, se esperarían encontrar un recambio muy marcado entre las regiones de la planicie Costera del Golfo de México y sin embargo se observan patrones homogéneos en sentido este-oeste. Los cambios climáticos no habrían logrado el mismo efecto de aislamiento en esta planicie ya que la temperatura del mar en el Golfo de México habría permitido conservar tipos de vegetación tropicales a lo largo de la costa (Duellman 1960), lo que explicaría la diferencia entre el recambio encontrado en una y otra vertiente.

El análisis por separado de cada uno de los componentes de la fórmula de diversidad beta permitió observar patrones interesantes. El componente *a*, que se refiere a las especies que se encuentran tanto en la celda focal como en la vecina, sigue un

patrón muy similar al de la riqueza de especies ya que mientras más especies hay en los cuadrantes, el número de especies compartidas entre dos será alto también.

Para el componente *b*, es decir, las especies que se encuentran en la celda vecina mas no en la focal, se observó que los valores más altos se encuentran en la Planicie Costera del Pacífico, justo en la parte media del Istmo de Tehuantepec. Esto quizá se deba a que dichas celdas son de riqueza baja, sin embargo, inmediatamente al norte de ellos existen zonas mucho más ricas.

El componente *c*, es decir, las especies presentes en la celda focal pero no en la vecina, resulta muy interesante ya que puede interpretarse como una medida de endemismo en la región. Sobre este punto, vemos que los niveles altos de *c* se concentran también en las tierras altas, pero mayormente en la franja de tierras bajas entre las sierras al este y al oeste del Istmo. Otro punto importante en cuanto a valores de *c* es la región que rodea a la Sierra de Los Tuxtlas, es decir, las zonas de medianas alturas al pie de esta Sierra, ya que la mayoría de los taxones que bajo la taxonomía alterna de las aves de México (Navarro y Peterson 2005) son endémicos de la Sierra de los Tuxtlas, tienden a distribuirse en altitudes medias (A. Navarro, com. pers.).

Conservación

La importancia biológica del Istmo de Tehuantepec se reafirma con los resultados obtenidos de regionalización y recambio de especies de aves encontrados en este estudio, ya que ponen en evidencia avifaunas con composiciones muy distintas en una zona relativamente pequeña como es el Istmo.

De acuerdo con el *Atlas regional del Istmo de Tehuantepec* (Sánchez y Oropeza 2003) las comunidades vegetales que han sufrido más deterioro en los períodos de 1997 a 1990 y de 1990 a 2000 son las Selvas Altas, Medianas y Bajas así como el Matorral secundario, perdiendo desde el 20% hasta más del 40% de la superficie que ocupaban, en ambas etapas. En todos los casos el hábitat se transformó en pastizales y cultivos mayormente. Aunque los bosques de coníferas y frondosas (distribuidos principalmente en tierras altas, Sánchez y Oropeza 2003) también han sido deteriorados, el porcentaje no es tan dramático como puede verse en las selvas. Es en este tipo de vegetación donde

se localizan las zonas con más riqueza total de especies de aves para la región (Escalante *et al.* 1998) además de que, según los resultados actuales, las composiciones de las regiones en ambas vertientes, que es donde se ubican estas comunidades, son muy distintas. El problema de deforestación en estas regiones es más grave si consideramos que las pocas Áreas Naturales Protegidas ubicadas dentro del área de estudio están en su mayoría en tierras altas (con excepción de Los Tuxtlas, en Veracruz) del estado de Chiapas. En este sentido, cabe recalcar que al conservar parte de las zonas de tierras bajas en la Planicie Costera del Golfo de México (*e.g.* el área natural protegida de Los Tuxtlas), no se está representando la avifauna de tierras bajas en general, ya que como los resultados lo muestran, ambas vertientes presentan composición diferente en cuanto a las aves que las habitan.

Es importante recalcar la importancia de la zona de Transición entre los dos grupos principales Planicie Costera del Golfo de México y Este de la costa Pacífica, región no solo rica en especies de aves y que comparte elementos de ambas regiones principales sino que también presenta un alto nivel de recambio, además de ser una zona de convergencia para varias de las principales rutas migratorias de aves en Norteamérica. Esta zona contiene a las regiones con los vientos más fuertes y constantes del territorio nacional, por lo mismo, existen iniciativas para aprovechar intensivamente los vientos con granjas eoloelectricas. Esto es preocupante ya que se carecen de estudios y experiencia en el control del riesgo de colisiones de aves contra los aerogeneradores, sobre todo de passeriformes.

CONCLUSIONES

Para la franja ístmica se definen claramente cinco regiones principales: El Oeste de México, Tehuantepec, la Planicie Costera del Golfo de México (grupo A), el Este de la Costa Pacífica (grupo B), y la zona de Transición entre estas dos últimas. Dicha zona es relevante debido a su alto grado de recambio y su riqueza de composición de aves, ya que comparte elementos con los grupos principales. La compleja historia geológica, los cambios climáticos y el intercambio de faunas hacen del Istmo de Tehuantepec una zona con una complicada historia biogeográfica. Los patrones de riqueza de especies seleccionadas están muy relacionados con la regionalización obtenida mediante PAE, lo mismo que los patrones de diversidad beta. Esto sugiere que los eventos de aislamiento y especiación, así como los factores ecológicos, juegan papeles importantes en la generación de los patrones y la regionalización encontrados. Los patrones de recambio espacial de especies entre regiones indican la gran diferenciación entre las avifaunas de las tierras altas al este y al oeste de la región media del Istmo. El hecho de que el recambio espacial de especies entre el este y el oeste sea muy distinto para ambas vertientes oceánicas sugiere que no fue un canal interoceánico el que causó la diferenciación racial encontrada en la Planicie Costera del Pacífico.

LITERATURA CITADA

American Ornithologists' Union (AOU). 1998. *Checklist of North American Birds*. 7a. edición, American Ornithologists' Union, Washington D.C.

Barrier, E., L. Velasquillo, M. Chávez y R. Gaulon. 1998. Neotectonic evolution of the Isthmus of Tehuantepec (southeastern Mexico). *Tectonophysics* 287: 77-96.

Binford. L. C. 1989. *A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca*. Ornithological Monographs No. 43. The American Ornithologists' Union. Washington D.C.

Chablé-Santos, J. B., P. Escalante-Pliego y G. Gómez-Santiago. 2005 Aves. En: Bueno, J., F. Álvarez y S. Santiago (Eds.) *Biodiversidad del estado de Tabasco*. Pp: 261-288. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional Para en Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.

Condit, R., N. Pitman, E.G. Leigh Jr., J. Chave, J. Terborgh, R. B. Foster, P., Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. C. Muller-Landau, E. Losos y S. P Hubbell. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science* 295: 666-669.

Dirzo, R., E. González-Soriano y R.C. Vogt 1997. Introducción general. En González-Soriano, E., R. Dirzo, y R.C. Vogt, (eds.) *Historia natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Duellman, W.E. 1960. A distributional study of the amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. *University of Kansas Publications* 13: 19-72.

Escalante P., P., A.G. Navarro S. y A. T. Peterson 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot, y J. Fa (Compiladores). *Diversidad biológica de México:*

orígenes y distribución. Pp. 279-304. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Espinosa-Organista, D., C. Aguilar-Zúñiga y T. Escalante-Espinosa. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. En: Llorente, J. y J.J. Morrone (Eds.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Pp 31- 37. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

ESRI [Environmental System Research Institute]. 1999 ArcView GIS, V. 3.2 ESRI Inc., Redlands, California.

Fa, J.E. y L.M. Morales 1998. Patrones de diversidad de mamíferos de México. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Compiladores). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Pp. 315-352. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

García-Trejo, E.A. 2002. Análisis de los patrones del endemismo de aves en el oeste de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad nacional Autónoma de México. México D.F.

García-Trejo, E.A. y A.G. Navarro S. 2004. Patrones Biogeográficos de la Riqueza de Especies y el Endemismo de la Avifauna en el Oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20: 167-185

Goloboff, P. 1994. NONA: A tree searching program. Program and documentation.

< <ftp.unt.edu.ar/pub/parsimony> >. Consultado en septiembre de 2004.

Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot, y J. Fa (Compiladores). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Pp. 279-304. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Howell S. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of México and Northern Central América*. Oxford University Press. Nueva York.

InfoNatura: Birds, mammals, and amphibians of Latin America [web application]. 2004. Version 3.2. Arlington, Virginia (USA): NatureServe. Disponible en: <http://www.natureserve.org/infonatura>.

Klicka, J., A. Fry, R. Zink y C. Thompson. 2001. A cytochrome-b perspective on *Passerina* bunting relationships. *The Auk* 118: 611-623.

Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad β . En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Pp. 19-40. Monografías Tercer Milenio, Zaragoza.

Koleff, P. y K. J. Gaston. 2002. The relationship between local and regional species richness and species turnover. *Global Ecology and Biogeography* 11: 367-375.

Koleff, P., K. J. Gaston, y J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.

Lawrence, G. N. 1875. Birds of southwestern Mexico collected by Francis E. Sumichrast for the United States National Museum. *Bulletin of the United States National Museum* 4: 1-52.

Lennon, J.J., P. Koleff, J.J.D. Greenwood y K.J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*. 70: 966-979

Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Reviews of Entomology*. 51: 467-494.

Morrone, J.J. y T. Escalante. 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican Terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29: 1095-1104

Mulcahy, D. G., B. H. Morrill, J. R. Mendelson III. 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans-Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography* 33: 1889-1904

Nakazawa-Ueji, Y. J. 2003. Modelos predictivos como herramienta para el estudio de cambios estacionales del nicho de algunas aves migratorias neotropicales. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Navarro S., A.G., E.A. García-Trejo, A.T. Peterson y V. Rodríguez-Contreras. 2004. Aves. En: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México D.F.

Navarro-Sigüenza, A. G. y A. T. Peterson (2004). An alternative species taxonomy of the birds of México. *Biota Neotrópica* 4: 1-32.

Navarro S. A. G. , A. T. Peterson y A. Gordillo M. 2003. Museums working together: The Atlas of the birds of Mexico. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*. 123A: 207-225.

Nixon, K. C. 1999. WinClada (BETA ver. 0.9.99.unam21). Publicado por el autor. Ithaca, Nueva York.

Ochoa-Ochoa, L.M. y O. Flores-Villela. 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la hermetofauna mexicana. UNAM-CONABIO, México D.F.

Pauly, G. B., D. M. Hills and D. C. Canatella. 2004. The history of a nearctic colonization: molecular phylogenetics and biogeography of the nearctic toads (*Bufo*). *Evolution* 58: 2517–2535.

Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2006. Coexistence and divergent of tropical dry forests and savannas in southern México. *Journal of Biogeography* 33: 438-447.

Pérez-García, E. A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec. Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*. 56:19-88.

Peterson, A. T., O. A. Flores, L. S. León P., J. E. Llorente B., M. A., Luis M., A. G. Navarro-Sigüenza, M. G. Torres C. e I. Vargas F. 1993. Conservation priorities in northern Middle America: moving up in the world. *Biodiversity Letters* 1:33-38.

Peterson, A.T., A.G. Navarro-Sigüenza, B.E. Hernández-Baños, G. Escalona-Segura, F. Rebón-Gallardo, E. Rodríguez-Ayala, E.M. Figueroa-Esquivel y L. Cabrera-García 2003. The Chimalapas region, Oaxaca, Mexico: a high priority region for bird conservation in Mesoamerica. *Bird Conservation International*, 13: 227-253.

Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*. 285: 1265-1267

Rodríguez-Contreras, V. (2004). Distribución de las aves en de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Rodríguez-Moreno, M. del P. 2006. Escalas, diversidad beta y áreas de distribución de los mamíferos de América del Norte. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Rodríguez-Yáñez, C., R. Villalón-Calderón y A. G. Navarro S. 1994. Bibliografía de las aves de México (1825-1992). *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología* 8: 1-146.

Rojas-Soto, O., O. Alcántara-Ayala y A. G. Navarro S., 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, México: a parsimony analysis of endemism and distributional modeling approach. *Journal of Biogeography* 30: 449-461

Sánchez S. M.T. y O. Oropeza O. (Coords.) 2003. *Atlas Regional de Istmo de Tehuantepec*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Stattersfield, A. J., M. J. Crosby, A. J. Long y D. C. Wege 1998. *Endemic bird areas of the world*. Birdlife International. Cambridge.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical Birds. Ecology and Conservation*. The University of Chicago Press. Chicago y Londres.

Toledo, V. M. 1994. La diversidad biológica de México. *Ciencias* 34: 43-57.

Vázquez-Miranda H. 2007. Filogeografía de las poblaciones de *Campylorhynchus rufinucha* (Aves: Troglodytidae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea el dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. en Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot, y J. Fa (Compiladores). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Pp. 581-664. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Williams, P. H. 1996. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 263: 579-588.

Winker, K. 1997. Introducción a las aves de los Tuxtlas. En González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.) *Historia natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional autónoma de México. México D.F.

Whittaker, R. H. 1972. The evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.